



République Algérienne Démocratique et Populaire  
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche  
Scientifique

Université de Chahid Cheikh Larbi Tebessi -Tébessa-

Faculté des Sciences Exactes et Sciences de  
la Nature et de la Vie

Département Des Etres Vivants



## MEMOIRE DE MASTER

Domaine : Science de la nature et de la vie

Filière : Sciences biologiques

Spécialité : Ecophysiologie Végétale

**Thème :**

**Cinétique de quelques métabolites chez *Marrubium vulgare L.*  
au stade reproducteur**

**Présenté par**

**Maallem Chifa**

**Devant le jury**

<b>Souahi Hana</b>	<b>Pr</b>	<b>Univ. Tébessa</b>	<b>Président</b>
<b>Hioun Soaraya</b>	<b>M.A.A</b>	<b>Univ. Tébessa</b>	<b>Promoteur</b>
<b>Ghedabnia Karima</b>	<b>M.A.A</b>	<b>Univ. Tébessa</b>	<b>Examineur</b>

**Date de soutenance : 08 juin 2023**

## الملخص

هناك علاقة تعايشية بين نباتات العاسلة والحشرات الملقحة وخاصة النحل. هذه النباتات توفر الرحيق الغني بالسكريات والبروتينات والمركبات الثانوية وحبوب اللقاح الغنية بالبروتين في مقابل عملية التلقيح. يمكن أن تتأثر هذه المركبات البيوكيميائية بالعديد من العوامل الحيوية واللاحيوية خلال مراحل نمو.

هدفنا في هذه الدراسة هو مقارنة مستويات هذه المركبات البيوكيميائية في مرحلة الإزهار لنبات الروبية وهو الأكثر تواجدا في موقع الدراسة. كانت المتابعة أسبوعية في فترة الصباح والمساءً. ثم إجراء تقدير كمي للطبقات الزهرية وعدد الأزهار المفتوحة، ثم تم تقدير على مستوى الرحيق، السكريات، البوليفينول الكلي، الفلافونويد والعفص المكثف، كما تم تقدير البروتين في الأزهار والأسدية. أشارت النتائج إلى أن التتبع الأسبوعي لهذه المركبات البيوكيميائية تظهر تباينا بين الفترات اليومية والأسبوعية. تظهر عموماً أنه في الصباح لدينا كميات أكبر، خاصة في بداية الدورة ونهايتها. تظهر الحركية الأسبوعية لبعض المركبات تقلبات بين الأسبوع الثالث والرابع والتي قد تكون بسبب العديد من العوامل الخارجية أو المتعلقة بالنبات.

الكلمات المفتاحية: المروبية، الفينولوجيا، المكونات النشطة، الدورة اليومية، مناخ الشبه الجاف.

## Abstract

There is a symbiotic relationship between melliferous plants and pollinating insects, especially bees. They provide nectar rich in sugars, proteins, secondary compounds and pollen rich in proteins in exchange for the pollination process. These metabolites can be affected by many biotic and abiotic factors over time.

The focus of our investigation is to compare the amounts of biochemical principles across the reproductive stage specifically flowering in the dominant plant *Marrubium vulgare* in the study site. The follow-up was weekly with two daily periods, morning and afternoon. The number of flowers that were open and floral stages were counted first. The nectar's sugars, total polyphenols, flavonoids, and condensed tannins were quantified. Flowers and anthers were used for protein testin.

The results indicated that the kinetics of these metabolites show variation between daily and weekly periods. The quantifications generally show that in the morning we have more metabolites, especially at the start and end of the cycle. The weekly kinetics of some metabolites shows fluctuations between the third and fourth week which may be due to many external or plant-related factors.

**Keywords :** Horehound, phenology, plant metabolites, daily cycle, semi-arid.

## Résumé

Il existe une relation symbiotique entre les plantes mellifères et les insectes pollinisateurs et notamment les abeilles. Elles fournissent un nectar riche en sucres, en protéines, en composés secondaires et un pollen riche en protéines en échange du processus de pollinisation. Ces métabolites peuvent être affectés par de nombreux facteurs biotiques et abiotiques dans le temps.

Notre objectif dans cette étude est de comparer les teneurs de ces principes biochimiques dans le temps à partir du stade reproducteur spécifiquement la floraison chez le *Marrubium vulgare* plante dominante dans le site d'étude. Le suivi a été hebdomadaire avec deux périodes journalières, le matin et l'après-midi. Dans un premier temps, une quantification des étages floraux et le nombre de fleurs ouvertes, a été faite. Les dosages effectués au niveau du nectar sont les sucres, les polyphénols totaux, les flavonoïdes et les tanins condensés. Le dosage des protéines a été fait dans les fleurs et dans les anthères.

Les résultats ont indiqué que la cinétique de ces métabolites montre une variation entre les périodes journalière et hebdomadaires. Les quantifications montrent en général que le matin, nous avons plus de métabolites, notamment en début et fin de cycle. La cinétique hebdomadaire de certains métabolites montre des fluctuations entre la troisième et quatrième semaine pouvant être dû à de nombreux facteurs externes ou liés à la plante.

**Mots clés :** Marrube, phénologie, principes actifs, cycle journalier, semi-aride.

## Remerciements

Au début et avant tout, le remerciement et louange à "Allah" le tout puissant, de m'avoir donné le courage, la force, la patience et la santé de finaliser ce modeste travail et de m'avoir éclairé le chemin de la réussite.

Nos remerciements aux membres du jury : J'exprime mon profond respect et gratitude à Mme Souahi. H d'avoir accepté de présider le jury et à Mme Ghedabnia. K d'avoir accepté d'examiner ce travail, ainsi que pour leurs conseils et remarques qui viendront renforcer et enrichir ce manuscrit.

Je tiens à remercier ma promotrice Mme Hioun. S, pour sa rigueur scientifique et le temps consacré à ce travail, pour les fructueuses discussions que nous avons eues ensemble pour répondre à mes questions et résoudre toutes mes préoccupations. Ce modeste travail n'aurait pu ni se faire ni se dérouler dans les meilleures conditions sans son aide. Qu'elle trouve dans l'accomplissement de ce travail toute la sympathie et le respect que je lui porte.

Mes particuliers remerciements à Mr Maalem. S pour m'avoir suggéré de travailler avec une merveilleuse promotrice comme Mme Hioun. S et pour toutes les aides qu'il m'a apportés au cours de mon parcours universitaire.

Mes sincères remerciements vont aussi pour Mme Benarfa. N entomologue pour toute la confiance qu'elle m'a accordée pour accomplir ce travail, pour chaque mot d'encouragement que j'ai entendu de sa part et pour chaque aide qu'elle m'a apportée sans aucune hésitation.

Mes respectueux dévouements à Mr Dakak. A, Mme Sghier. H, Mme Mahalaine. S, et tout prof qui m'a donné une information et/ou un conseil au cours de ce travail.

Mes remerciements vont à toute l'équipe du laboratoire de biologies végétales (responsables et techniciennes) et particulièrement à Mme Amara. C, pour leurs aides et leurs précieux conseils durant la réalisation de mon travail expérimental. Ainsi qu'à tout le personnel de notre faculté, du doyen aux agents de sécurité, sans oublier la formidable Mme Djellab. S.

Mes remerciements s'adressent aussi et sans exception à tous mes précepteurs, directeurs, administrateurs et enseignants de l'école primaire, de l'école fondamentale, du lycée, et de l'université, à tous les enseignants de la faculté des sciences de la nature et de la vie de Tébessa et de Bab Ezzouar (au cours de ma deuxième année) de m'avoir partagé leurs savoirs, leurs expériences et leurs aides tout au long de ces années d'études.

Je suis reconnaissant à ma famille, qui m'a soutenue tout au long de mes études, à mes proches amis et toute personne m'ayant encouragées durant les périodes critiques et difficiles et qui m'ont permis de ne jamais dévier de mon objectif final.

Mes derniers remerciements, et ce ne sont pas les moindres, vont à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin, directement ou indirectement à l'aboutissement de ce travail.

## Dédicaces

Le voyage n'a pas été court, et ne devait pas l'être, le rêve n'a pas été proche et le chemin n'a pas été facile. Après de longs ennuis et après la fatigue des nombreuses années de mon cursus, finalement, je l'ai fait. Je dédie ce travail :

A celui à qui Dieu a confié prestige et dignité, à celui qui m'a appris à donner sans attendre, à celui dont je porte le nom avec fierté. Il me manque depuis 2019, mon cœur tremble à son souvenir. J'ai souhaité que Dieu prolonge sa vie pour voir ce que j'ai atteint aujourd'hui. À mon cher père Tidjani, qu'Allah ait son âme dans son vaste paradis.

Pour tout ce qu'elle a fait pour moi malgré ses maladies et sa fatigue après le départ de mon père. À mon ange dans la vie, la prune de mes yeux et la chose la plus chère que j'ai. Ma plus belle mère Assia, qu'Allah vous garde pour moi.

Mon premier et dernier recours, mon soutien et ma consolation, à ceux qui m'ont soutenu après mon père, qui m'ont compensé pour tout ce qui me manquait et m'ont amené à ce que je voulais, vers qui je lève la tête. Mes frères Hossam, Zakaria et Mahdi.

Malgré sa distance, mais elle reste toujours dans le cœur. Ma grande sœur Salma, qu'Allah la protège.

A l'ami des attitudes, pas des années, la partenaire du long chemin et de l'ambition lointaine, à celle qui a enlevé les épines de l'échec de mon chemin, qui a toujours été un lieu de penchant dans les pièges de ma vie, Fulla.

A celle qui m'a fait sentir que les jours d'enfance sont les plus beaux, à celle qui était à mes côtés dans les moments difficiles, douloureux et beaux, Sondos.

Aux meilleurs cadeaux de la famille, mes neveux et nièces, Loudjain, Ahmed, Youcef, Meriem, Yaakoub et Jouairia, tout le bonheur et la réussite dans tout ce qu'ils entreprennent.

A celle qui m'a élevé aux côtés de mes parents, qui m'a dorloté et forgé, qui est ma compensation dans les moments difficiles. Ma chère Tante et ma deuxième mère, Nora.

À ceux qui m'ont fait sentir que tout ce qui est difficile devient facile, à ceux qui se sont tenus à mes côtés à un moment où j'allais abandonner mes études, mes sœurs Aziza, Kamilia et Aya.

A celle qui m'a tendu la main quand la vie s'est arrêtée, à celle qui m'a appris que la compensation d'Allah est toujours belle. Ma cousine, Jihen.

Aux compagnons de la première étape et de la dernière étape, à ceux qui étaient dans les années des vaches maigres comme des nuages pluvieux, avec qui j'ai surmonté les moments les plus difficiles et les plus beaux. Mes proches amies et chers biologistes Asma et Imen.

A toutes les personnes que j'aime et que j'apprécie...À tous ceux qui ont oublié le stylo et sauvé le cœur, ma famille, mes amis et mes connaissances.



## Liste des figures

- **Figure 01.** Parties botaniques de *M. vulgare* (Köhler, 1897)
- **Figure 02.** Localisation de la commune d'El Hammamet dans la wilaya de Tébessa (Google Earth, 2023).
- **Figure 03.** Localisation du site d'échantillonnage de *M. vulgare* à El Hammamet (Google Earth, 2023).
- **Figure 04.** Carte climatologique de la wilaya de Tébessa (aniref.dz, 2020)
- **Figure 05.** Températures maximales et minimales à El Hammamet à Tébessa du 3 juin au 4 juillet, 2022 (Accu.Weather.com).
- **Figure 06.** Les échantillons du *M. vulgare* congelés (photo personnelle)
- **Figure 07.** Nombre moyen d'étages floraux par ramification chez *M. vulgare* du 03 juin au 4 juillet.
- **Figure 08.** Nombre moyen de fleurs ouvertes par étages florales par ramification au cours de chaque semaine chez *M. vulgare* du 03 juin au 4 juillet.
- **Figure 09.** Comparaison du nombre moyen de fleurs ouvertes par étages florales par ramification entre matin et après-midi au cours des semaines de floraison chez *M. vulgare* du 03 juin au 4 juillet.
- **Figure 10.** Cinétique des teneurs moyennes en sucres totaux dans les fleurs de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.
- **Figure 11.** Cinétique des teneurs moyennes en protéines solubles dans les fleurs de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.
- **Figure 12.** Cinétique des teneurs moyennes en polyphénols totaux dans les fleurs des extraits méthanoliques de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.
- **Figure 13.** Cinétique des teneurs moyennes en polyphénols totaux dans les fleurs des extraits hydriques de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.
- **Figure 14.** Cinétique des teneurs moyennes en flavonoïdes totaux dans les fleurs des extraits méthanoliques de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.
- **Figure 15.** Cinétique des teneurs moyennes en flavonoïdes totaux dans les fleurs des extraits hydriques de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.

- **Figure 16.** Cinétique des teneurs moyennes en tanins condensés dans les fleurs des extraits méthanoliques de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.
- **Figure 17.** Cinétique des teneurs moyennes en tanins condensés dans les fleurs des extraits hydriques de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.
- **Figure 18.** Cinétique des teneurs moyennes en protéines solubles dans les anthères de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.

## Liste des tableaux

- **Tableau 01.** Classification botanique de *M. vulgare* selon l'APG III (2009).
- **Tableau 02.** Différentes appellations du *M. vulgare* en plusieurs régions du monde.
- **Tableau 03.** Températures moyenne, minimale et maximale mesurés in situ et en comparaison avec celles du site Accu.Weather.com selon les intervalles de notre étude du 03 Juin au 04 juillet, 2022.

## Liste des abréviations

- 
- °C : Degré Celsius
- E : Est
- °F : Degré Fahrenheit
- N : Nord
- µl : microlitre
- ACG : Acide gallique
- ACT : Acide tannique
- AlCl<sub>3</sub> : Trichlorure d'aluminium
- BBC : Bleu Brillant de Coomassie G-250
- BSA : Bovine sérum albumine
- CAT : Catéchine
- cm : centimètre
- CO<sub>2</sub> : Dioxide de carbone
- Eq : Equivalent
- G : Glucose
- g : gramme
- h : heure
- H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> : Acide sulfurique
- HCL : Acide de chlorure d'hydrogène concentré
- K : Potassium
- km<sup>2</sup> : kilomètre carré
- l : litre
- m : mètre
- mg : milligramme
- min : minute
- ml : millilitre
- mm : millimètre
- N : Azote
- Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> : Carbonate de sodium
- nm : nanomètre
- P : Phosphore
- pH : Potentiel hydrogène
- R<sup>2</sup> : Coefficient de corrélation

## Table des matières

Remerciements-----	i
Dédicaces-----	ii
المخلص-----	iii
Abstract -----	iv
Résumé-----	v
Liste des figures-----	vi
Liste des tableaux-----	vii
Liste des abréviations-----	viii
Table des matières-----	ix

<b>Introduction-----</b>	<b>1</b>
--------------------------	----------

### Chapitre I. Revue bibliographique

1 Les plantes mellifères -----	3
1.1 Définition-----	3
1.2 Classes des plantes mellifères-----	3
1.2.1 Plantes nectarifères-----	3
1.2.2 Plantes pollinifères-----	3
1.2.3 Plantes nectarifères/pollinifères-----	3
1.3 Importance des plantes mellifères -----	4
1.3.1 Le nectar-----	4
1.3.1.1 Généralités -----	4
1.3.1.2 Localisation-----	4
1.3.1.3 Composition biochimique-----	5
1.3.2 Le pollen -----	6
1.3.2.1 Généralités -----	6
1.3.2.2 Composition biochimique-----	6
2 Les facteurs influençant le métabolisme des plantes au stade reproducteur -----	6
2.1 Les facteurs environnementaux -----	6
2.1.1 Facteurs biotiques -----	7
2.1.2 Facteurs abiotiques-----	7
2.1.2.1 La température-----	7
2.1.2.2 L'humidité -----	8
2.1.2.3 La lumière -----	8
2.1.2.4 La salinité-----	8

2.1.2.5 La région / l'emplacement	9
2.2 Les variations saisonnières	9
2.3 Le rythme circadien	10
2.4 Les facteurs liés à la plante	10
3 Relation des plantes mellifères et les insectes pollinisateurs	11
4 Les stratégies développées par les plantes pour attirer les insectes	12
5 <i>Marrubium vulgare</i>	13
5.1 Classification botanique	13
5.2 Appellation internationale	14
5.3 Description morphologique	14
5.4 Distribution	15
5.5 Exigences écologiques	17
5.6 Composition chimique	17
5.7 Activités biologiques	18
5.7.1 Activité antioxydant	18
5.7.2 Activité antimicrobienne	18
5.7.3 Activité anti-inflammatoire	18

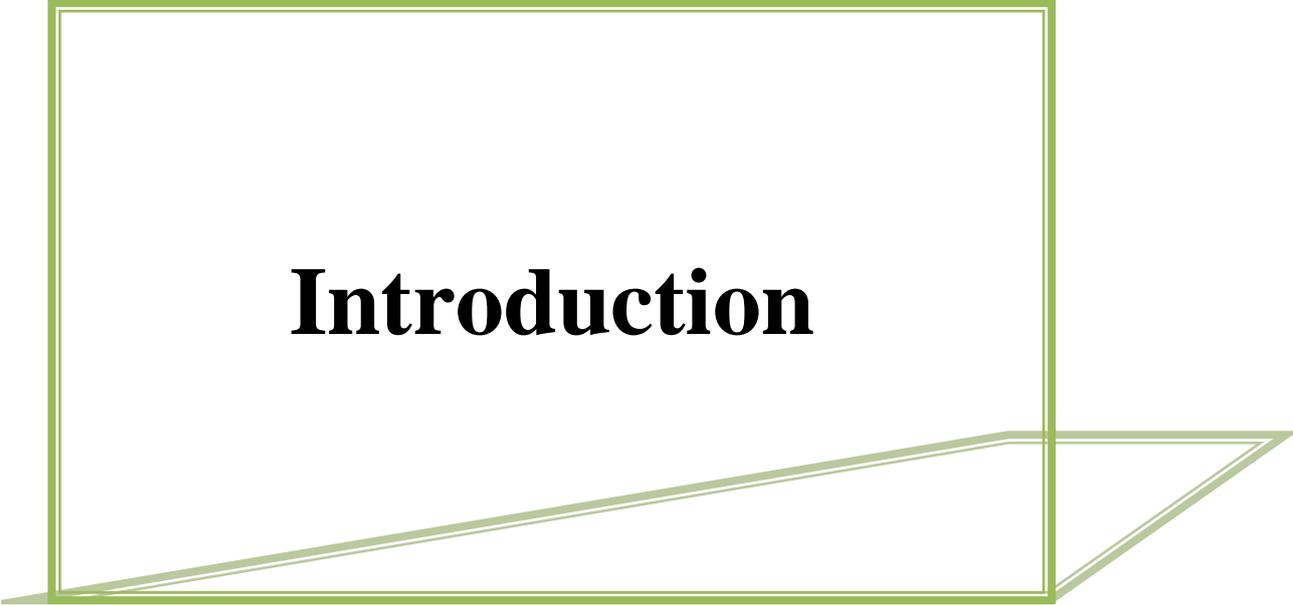
## **Chapitre II. Matériel et méthodes**

1 Présentation de la zone d'étude	20
1.1 Situation géographique	20
1.2 Données climatiques	21
2 Matériel végétal	23
3 Analyses quantitatives	24
3.1 Les composés présents dans le nectar	24
3.1.1 Les métabolites primaires	24
3.1.1.1 Préparation des extraits	25
3.1.1.2 Dosage des sucres solubles totaux	25
3.1.1.3 Dosage des protéines solubles totaux	25
3.1.2 Les métabolites secondaires	26
3.1.2.1 Préparations des extraits	26
3.1.2.2 Dosage des polyphénols totaux	27
3.1.2.3 Dosage des flavonoïdes totaux	27

3.1.2.4 Dosage des tanins condensés -----	28
3.2 Les composés présents dans le pollen -----	29
3.2.1 Préparation des extraits -----	29
3.2.2 Dosage des protéines solubles totaux -----	29
4 Analyses statistiques-----	29

### **Chapitre III. Résultats**

1 Aspects morphologiques -----	30
1.1 Nombre d'étages floraux par ramification -----	30
1.2 Nombre de fleurs ouvertes par étage floral -----	30
1.3 Nombre de fleurs ouvertes par étage floral entre matin et après-midi -----	31
2 Cinétique des métabolites dosés dans les fleurs -----	32
2.1 Métabolites primaires -----	31
2.1.1 Les sucres solubles totaux -----	31
2.1.2 Les protéines solubles totaux -----	33
2.2 Métabolites secondaires-----	33
2.2.1 Les polyphénols totaux -----	34
2.2.1.1 Dans les extraits méthanoliques -----	34
2.2.1.2 Dans les extraits hydriques -----	35
2.2.2 Les flavonoïdes totaux -----	35
2.2.2.1 Dans les extraits méthanoliques -----	35
2.2.2.2 Dans les extraits hydriques -----	36
2.2.3 Les tanins condensés -----	37
2.2.3.1 Dans les extraits méthanoliques -----	37
2.2.3.2 Dans les extraits hydriques -----	38
3 Cinétique des métabolites dosés dans les anthères -----	39
3.1 Les protéines solubles -----	39
<b>Discussion générale et conclusion</b> -----	<b>42</b>
<b>Références bibliographiques</b> -----	<b>46</b>



# **Introduction**

## Introduction

---

Les plantes sont l'une des ressources naturelles les plus importantes pour les humains et les autres animaux car, elles offrent de multiples avantages. Les graines, les fleurs et les fruits des plantes peuvent être utilisés directement par l'homme, tandis que d'autres produits tels que le nectar et le pollen peuvent être utilisés par les insectes (González-Suárez *et al.*, 2020). L'existence de relations physiques et chimiques entre les insectes et les plantes est connue depuis le début du XXe siècle (Richardson, 1925). Des recherches intensives sur les relations plantes-insectes ont commencé après 1950, initialement sur le comportement alimentaire (Thorsteinson, 1960 ; Beck, 1965 ; Fraenkel, 1959, 1969 ; Schoonhoven, 1968, 1981). Cette relation complexe est le résultat d'une longue évolution commune, l'apparition de plantes terrestres puis leur évolution ont fortement influencé l'évolution des insectes, de même les pressions exercées par les insectes sur les plantes ont pris une forte part dans la diversification des différentes lignées de plantes (Le Gall et Nel, 2013).

Les températures élevées et la sécheresse sont particulièrement fréquentes au printemps et en été, périodes critiques pour la plupart des plantes pour fleurir, polliniser et se reproduire. Bien qu'il puisse exister de nombreux mécanismes sous-jacents au déclin des pollinisateurs en raison du changement climatique, les effets de l'interaction de la température et du stress hydrique sur la quantité et la qualité des ressources en nectar floral et en pollen restent peu étudiés (Descamps *et al.*, 2021). Les interactions plantes-pollinisateurs dépendent des caractéristiques et des ressources florales (Michener, 2007) et peuvent être perturbées par les réponses des plantes au stress. Étant donné que la plupart des angiospermes dépendent des insectes pour leur reproduction (Ollerton *et al.*, 2011), les changements climatiques dans les interactions plantes-pollinisateurs serait un facteur écologique global important et pourrait avoir des implications économiques (Potts *et al.*, 2010 ; Settele *et al.*, 2016).

Les principaux pollinisateurs sont les abeilles, qui dépendent exclusivement des ressources en pollen et en nectar pour leur survie (Michener, 2007 ; Brodschneider et Crailsheim, 2010 ; Nicolson, 2009 ; Vaudo *et al.*, 2015). Environ 80% des plantes à fleurs et 75% des cultures dépendent des abeilles pour leurs pollinisations, une colonie de 40 000 abeilles (dont 30 000 butineuses) visite environ 21 millions de fleurs par jour, ce qui équivaut à 700 fleurs par abeille. Les organes floraux visités sont parfois très complexes et se caractérisés par leurs couleurs et leurs odeurs pour que les abeilles puissent reconnaître les fleurs et retrouver facilement le chemin vers le nectar et le pollen qui s'y cachent (Bonté et Desmoulière, 2013).

Ce travail vise à déterminer les variations dans les teneurs des métabolites présents dans le nectar et le pollen des fleurs de *M. vulgare* au stade reproducteur notamment la

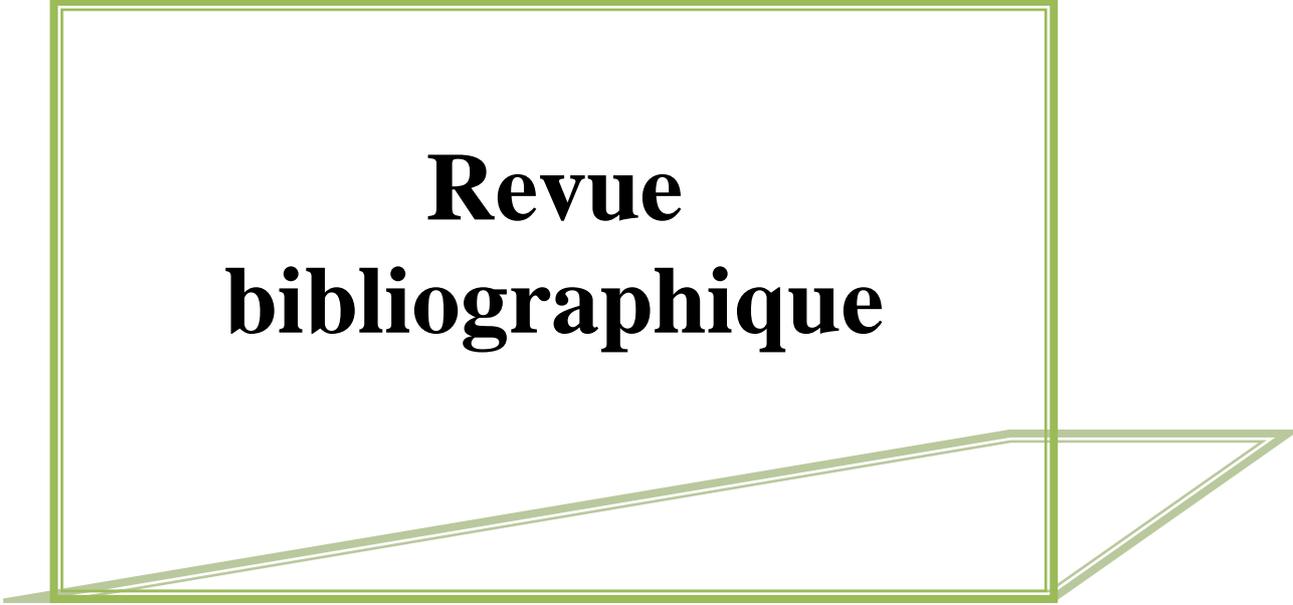
## Introduction

---

floraison sous l'effet de nombreux facteurs biotiques et abiotiques. Cette étude est constituée d'une introduction, d'une revue bibliographique basée sur :

- Des recherches sur les plantes mellifères et ses pollinisateurs
- Détermination des facteurs qui peuvent influencer les métabolites des plantes au stade reproducteur
- Représentation de la plante étudiée '' *Marrubium vulgare* ''

D'une partie englobant le matériel et méthodes, utilisés , d'une autre partie exposant les résultats obtenus et enfin une discussion générale et une conclusion.



**Revue  
bibliographique**

## 1 Les plantes mellifères

### 1.1 Définition

Le mot ‘‘mellifère’’ signifie toute substance recueillie par les abeilles pour produire du miel (Koçyigit, 2014). La flore mellifère appelée également plantes apicoles (Simenel *et al.*, 2015) peut se définir comme l'ensemble des plantes à fleurs fréquemment butinées par les abeilles pendant au moins trois minutes en prélevant des substances, notamment le nectar, le pollen et le miellat ou la propolis pour se nourrir et élaborer ses produits divers (Nguemo *et al.*, 2004).

### 1.2 Classes des plantes mellifères

Selon Amakpe *et al.* (2015), les plantes mellifères ont été classées en fonction de ces deux aliments principaux qu'elles fournissent pour les abeilles :

#### 1.2.1 Plantes nectarifères

Les plantes nectarifères sont des espèces végétales qui produisent principalement du nectar (Amakpe *et al.*, 2015), peuvent être identifiées par le comportement de l'abeille lors de la visite, lorsqu'elle pénètre profondément dans la corolle de ces plantes (Nguemo *et al.*, 2004), et y insère sa trompe pour aspirer leurs nectars (Yedomonhan *et al.*, 2009). Elles sont les plantes mellifères les plus importantes, car elles présentent une productivité nectarifère très élevée et régulière (Rabiet, 1984). Les espèces les plus nectarifères sont enregistrées dans les familles des Lamiacées, Fabacées, Rosacées, Astéracées, Boraginacées, Renonculacées, Fagacées, Liliacées (Grozeva et Budakov, 2010).

#### 1.2.2 Plantes pollinifères

Les plantes pollinifères sont des espèces végétales qui produisent majoritairement du pollen (Amakpe *et al.*, 2015), peuvent être distinguées des autres lorsque l'abeille s'arrête juste au niveau des anthères de ses fleurs (Yedomonhan *et al.*, 2009) et en repartait avec leur pollen facilement visible sur les corbeilles de ses pattes postérieures (Nguemo *et al.*, 2004).

#### 1.2.3 Plantes nectarifères/pollinifères

Ce sont des plantes mixtes productrices de nectar et de pollens (Yedomonhan *et al.*, 2009) sur lesquelles les abeilles butinent nectar et pollen à la fois (Amakpe *et al.*, 2015 ; Ahouandjinou *et al.*, 2017).

### 1.3 Importance des plantes mellifères

L'identification des plantes productrices de nectar et de pollen est très importants pour l'apiculture, en identifiant les plantes, les apiculteurs reconnaissent le lieu et le moment où ils établissent leurs ruchers et connaissent l'origine botanique du miel (Fagúndez et Caccavari, 2006). Les plantes mellifères jouent un rôle capital dans la dynamique des écosystèmes grâce aux insectes pollinisateurs (Koudegnan *et al.*, 2012), fournissent aux abeilles du nectar comme source de glucides et du pollen comme source de protéines (Louveaux, 1980). Outre leur rôle dans la production de nectar et de pollen, ces plantes ont une très grande importance en termes de nutrition et de santé (Tchoundjeu *et al.*, 2006), elles ont de nombreuses utilisations et valeurs ethnologiques, telles que les médicaments, le bois, les combustibles, les aliments pour le bétail, les légumes, les fruits et les fins ornementales (Dongock *et al.*, 2017).

#### 1.3.1 Le nectar

##### 1.3.1.1 Généralités

Virgile avait donné le nom de nectar au liquide que les abeilles sucent des fleurs comme un élément énergétique (Beutler, 1953), il est dérivé de la solution de phloème qui a les mêmes caractéristiques (Barrera et Nobel, 2004). Le nectar est une exsudation sucrée plus ou moins visqueuse, sa quantité dépend de nombreux facteurs dont la durée de floraison, la structure des inflorescences, le moment de la journée et l'humidité de l'air (Bonté et Desmoulière, 2013) sécrété par les nectaires depuis l'initiation de formation des bourgeons floraux et se poursuit jusqu'à ce que le fruit mûrisse (Falcão *et al.*, 2003). Le nectar est la ressource florale couramment recherchée par les visiteurs des plantes tels que les insectes, les oiseaux et les petits mammifères, en raison de son importance nutritionnelle (Baker et Baker, 1973; Kevan et Baker, 1983; Bobrowiec et Oliveira, 2012). Il joue donc un rôle essentiel dans l'attraction des pollinisateurs potentiels et dans la détermination du succès reproducteur des plantes (Leiss *et al.*, 2004 ; Kudo et Harder, 2005).

##### 1.3.1.2 Localisation

Les nectaires sont des glandes responsables de la synthèse et de la sécrétion du nectar et peuvent apparaître presque n'importe où sur la plante (Elias et Gelband, 1976; Vogel, 1998). Ils représentent l'une des caractéristiques des fleurs pollinisées par les insectes ou les oiseaux (Beutler, 1953). Ils sont trouvés dans quelques fougères, quelques gymnospermes et la plupart des angiospermes (Koptur *et al.*, 1982 ; Pacini *et al.*, 2003).

Les nectaires floraux, peuvent être localisés dans une variété de tissus floraux et souvent à la base des organes floraux, sur les pétales, sépales, étamines, carpelles, corolles (Schmid, 1988 ; Bonté *et al.*, 2011). Chez les angiospermes ils peuvent être trouvés près de la base intérieure de fleurs et sont généralement vascularisés par le phloème (Razem et Davis, 1999 ; Elias *et al.*, 1975), dont leur sécrétions représentent le principal produit qui attire les pollinisateurs (Roy *et al.*, 2017). Tandis que les nectaires extra-floraux peuvent apparaître presque n'importe où sur les tissus aériens, mais ils sont le plus souvent sur les bractées, les feuilles, les pétioles, les stipules et les tiges (Vogel, 1998 ; Bonté *et al.*, 2011). Chez les angiospermes ils manquent souvent d'apport vasculaire direct mais, ils ont tendance à se produire près des faisceaux vasculaires et sont fréquemment associés à des organes en développement (Elias et Gelband, 1976 ; Koptur *et al.*, 1982), leurs sécrétions assurent la médiation des défenses indirectes par l'attraction d'insectes prédateurs mutualistes pour limiter l'herbivorie (Roy *et al.*, 2017).

Le seul endroit où les nectaires n'ont pas encore été trouvés est dans les racines, bien qu'elles produisent des exsudats sucrés qui ont un impact sur les interactions biotiques dans la rhizosphère (Balendres *et al.*, 2016).

### 1.3.1.3 Composition biochimique

A l'exception de l'eau, le constituant du nectar le plus souvent est le sucre d'environ 90%, composé par le glucose, le fructose et le saccharose à des concentrations élevées par contre le maltose, le mélibiose, le raffinose, le tréhalose et le mélézitose sont à des concentrations plus faibles (Beutler, 1953) dont les proportions de chacun d'entre eux sont relativement stables pour une même espèce végétale (Bonté et Desmoulière, 2013).

Autres que les sucres, d'autres substances contribuent à l'arôme et à la valeur particulière du nectar et du miel, notamment les acides organiques (acides fumarique, succinique, malique, oxalique, etc.) donnent à la solution sa réaction acide habituelle (Beutler, 1953), des protéines, des lipides, des enzymes, des acides aminés libres (acides glutamique et aspartique, méthionine, sérine, tyrosine, etc.), des composés huileux, des composés inorganiques comme les phosphates et des substances bactéricides (Bonté et Desmoulière, 2013). Certains nectars peuvent contenir des alcaloïdes, des phénols, des substances antioxydantes et des cations inorganiques tels que le potassium (Baker, 1977). Chaque espèce végétale fournit un nectar aux caractéristiques propres qui confèrent au miel sa saveur et son parfum (Bonté et Desmoulière, 2013).

### 1.3.2 Le pollen

#### 1.3.2.1 Généralités

L'appareil sexuel mâle des fleurs possède une ou plusieurs étamines, chacune étant constituée de deux parties, le filet et l'anthère qui contient les grains de pollen représentant les gamètes mâles chez les plantes supérieures (Bonté et Desmoulière, 2013). Le pollen est la source la plus importante de protéines pour la survie des abeilles (Almeida *et al.*, 2005 ; Eckhardt *et al.*, 2014) contient des concentrations de composés photochimiques et de nutriments riches en métabolites secondaires (Rebiai *et al.*, 2014). Il est transporté d'une fleur à l'autre par les abeilles, 10 à 30 mg sont ramassés lors d'un voyage (Bonté et Desmoulière, 2013). Leur forme, couleur volume et composition différent selon les végétaux (Mezziane, 2006). Le plus grand dépôt de pollen se produit dans les fleurs femelles plus âgées ayant des niveaux de nectar enrichis (Galen et Plowright, 1985).

#### 1.3.2.2 Composition biochimique

Le pollen, en tant que produit naturel, très abondant, est composé de substances nutritionnellement essentielles telles que les protéines, les lipides, les hydrocarbures et les vitamines (Louveaux, 1958). Des analyses plus fines ont montré la présence d'acides aminés (histidine, isoleucines, leucine, lysine, méthionine, phénylalanine, thréonine, valine, arginine, asparagine, glutamine), les sucres des pentoses et des sucres réducteurs (lactose, fructose, saccharose, raffinose et stachyose), et des quantités considérables de substances polyphénoliques, des flavonoïdes, des caroténoïdes, des pollénines et une fraction acide (Hügel, 1962). Ainsi que des constituants minéraux notamment le potassium, le magnésium, le calcium, le cuivre, le fer, le silicium, le phosphore, le soufre et le chlore (Yang *et al.*, 2013). D'autres travaux ont indiqué la présence des acides gras, des acides nucléiques, des stérols, des alcools, des hormones, des enzymes et des coenzymes (Komosinka-Vassev *et al.*, 2015).

## 2 Les facteurs influençant le métabolisme des plantes au stade reproducteur

### 2.1 Les facteurs environnementaux

Les plantes réagissent aux changements environnementaux qui sont le résultat d'une activité biotique ou/et abiotique en augmentant les métabolites secondaires (Prinsloo et Nogemane, 2018). La synthèse de ces métabolites peut être stimulée par l'influence directe ou indirecte de ces changements sur divers paramètres (Sallas *et al.*, 2001).

### 2.1.1 Facteurs biotiques

Les plantes sont physiquement attaquées par de nombreux agents biologiques tels que les champignons, les virus, les bactéries et les nématodes, provoquant un stress biologique. De plus, les plantes, comme les animaux, ne sont pas immunisées, mais présentent une résistance à ces agents pathogènes par le biais de métabolites secondaires. Certains métabolites secondaires (phytoalexines) ont une activité antibactérienne qui agit comme une défense des systèmes végétaux contre ces pathogènes (Verma et Shukla, 2015).

Les plantes développent un système immunitaire en réponse à une attaque pathogène en activant diverses voies métaboliques. En conséquence, divers métabolites secondaires sont synthétisés avec des concentrations élevées pour protéger les plantes et sont diminués plus tard, tels que les composés phénoliques présentent des concentrations variables aux infections fongiques (Wojakowska *et al.*, 2013).

### 2.1.2 Facteurs abiotiques

Au cours de leur vie, les plantes interagissent avec leur environnement et entrent en contact avec divers constituants abiotiques tels que l'eau, la lumière, la température, le sol et les produits chimiques (minéraux/engrais). Les plantes ont besoin de quantités suffisantes de ces composants pour leur croissance et leur survie. Cependant, des quantités plus ou moins importantes de ces composants abiotiques finiront par provoquer un stress chez la plante (Verma et Shukla, 2015). L'effet des facteurs abiotiques a été bien étudié pour déterminer l'impact sur le profil des métabolites secondaires, entraînant souvent une augmentation de la production considérée comme de meilleure qualité (Selmar et Kleinwächter, 2013). Les métabolites secondaires n'ont pas une concentration constante pendant toute la vie de la plante, ils ont plutôt changé dans différentes conditions environnementales en fonction de leurs besoins (Verma et Shukla, 2015).

#### 2.1.2.1 La température

La croissance des plantes dépend de la bonne température dont l'augmentation et la diminution sont nocives pour les plantes, provoquant respectivement un stress dû à la chaleur et au froid (Yadav, 2010). Les températures élevées affectent la production de métabolites secondaires, de nombreuses études ont montré une augmentation de la biosynthèse des métabolites secondaires en réponse à l'augmentation de la température, alors que certaines études ont montré une diminution des métabolites secondaires (Jochum *et al.*, 2007). Cette augmentation de la température affecter la production de groupes de métabolites secondaires dont, les phénols, les terpènes, les alcaloïdes, les cyanogènes glycosides et les glucosinolates

(Selmar et Kleinwächter, 2013). Tandis que les températures basses inhibent directement les réactions métaboliques (Chinnusamy *et al.*, 2007).

### 2.1.2.2 L'humidité

L'eau joue donc un rôle important dans l'activité physiologique des plantes et peut modifier la concentration des métabolites secondaires et leur biosynthèse (Verma et Shukla, 2015). Le manque d'eau augmente la quantité de métabolites secondaires et leur excès réduit ces quantités (Zobayed *et al.*, 2007). Pour les alcaloïdes, par exemple, le stress hydrique augmente grandement la production d'alcaloïdes chez les espèces productrices d'alcaloïdes (Baricevic *et al.*, 1999). La culture dans les régions pauvres en eau augmente les teneurs en chlorophylle et en composés phénoliques totaux (Azhar *et al.*, 2011) et la production des flavonoïdes. Tandis que, l'excès d'eau augmente les glucides totaux, les huiles essentiels, la proline, l'azote (N), le phosphore (P), le potassium (K), la teneur en protéines (Khalid, 2006). Le métabolisme des glucides est très sensible aux conditions hydriques des plantes. Pendant la sécheresse, la teneur en amidon et en saccharose diminue fortement, alors que la teneur en glucose et en fructose augmentent (Wargo, 1996).

### 2.1.2.3 La lumière

La lumière est très importante en raison de son mécanisme d'action complexe sur le métabolisme des plantes, dont l'intensité lumineuse et la photopériode ont un impact significatif sur l'accumulation des métabolites secondaires (Verma et Shukla, 2015), une recherche a été menée pour étudier les variations des concentrations des coumarines lorsque les plantes sont exposés au soleil indique qu'une courte photopériode réduit leurs niveaux dans les feuilles, les tiges et les fleurs, tandis qu'une longue photopériode les augmente considérablement (Castro *et al.*, 2007).

### 2.1.2.4 La salinité

Le stress salin peut augmenter ou réduire les niveaux de métabolites secondaires au cours des différents stades des plantes (Akula et Ravishankar, 2011). Sous le stress salin, la concentration en alcaloïdes augmente dans les bourgeons et diminue dans les racines de certaines espèces (Said-Al Ahl et Omer, 2011). L'accumulation de divers acides phénoliques (acide protocatéchuïque, acide chlorogénique, acide caféique) se produit avec l'augmentation de la salinité (Kováčik *et al.*, 2009). Certaines plantes montrent une diminution de la teneur en huile essentielle dans des conditions de stress salin, tandis que certaines plantes montrent une

augmentation (Said-Al Ahl et Omer, 2011). Le stress salin peut augmenter également la teneur en proline, flavonoïde et saponine (Haghighi *et al.*, 2012).

Les plantes doivent répondre au stress salin par la synthèse et l'accumulation de solutés organiques osmoprotecteurs, principalement des composés aminés et des sucres. Une salinité élevée dans le sol induit la production d'espèces réactives de l'oxygène qui provoque un stress oxydatif chez les plantes et l'atténuation du stress oxydatif peut être obtenue grâce à la production d'antioxydants. Les plantes doivent également répondre au stress osmotique induit par la salinité en adoptant une stratégie osmotique consistant en la synthèse de solutés organiques osmoprotecteurs tels que la proline, la bétaine et certains sucres (Hanana *et al.*, 2011).

#### **2.1.2.5 La région / l'emplacement**

Dans certains endroits/régions, les plantes s'adaptent mieux que d'autres. Par conséquent, dans différentes régions, la même plante peut présenter des variations dans les concentrations de métabolites secondaires en fonction de la disponibilité de conditions climatiques favorables ou défavorables pour la plante dans cette région (Verma et Shukla, 2015). Différentes écorégions avec différentes latitudes et longitudes, températures moyennes et conditions climatiques affectent l'activité antioxydant et les composés phénoliques totaux (Asheesh *et al.*, 2013).

### **2.2 Les variations saisonnières**

Les plantes répondant positivement et souvent négativement aux variations saisonnières entraînant des changements sur les concentrations de certains métabolites secondaires. Dans une même plante, certains composés peuvent augmenter à certaines périodes de l'année, tandis qu'un autre ensemble de composés peut diminuer dans les mêmes conditions (Prinsloo et Nogemane, 2018).

Certaines plantes ont une meilleure qualité et une meilleure bioactivité pendant les saisons plus chaudes comme le printemps et l'été. Des études effectuées sur plusieurs espèces ont montré que les concentrations en acide rosmarinique, en carnosol, certains flavones et flavonols variaient largement du printemps à l'automne, ainsi qu'une augmentation de terpènes oxygénés en été, avec une variation des composés phénoliques au cours des différentes saisons (Sarrou *et al.*, 2016). Autres études indiquent que la disponibilité de l'eau dépend de l'impact des métabolites secondaires saisonniers, car l'eau varie considérablement selon la saison. Les échantillons de la saison sèche contenaient des niveaux

moins d'alcaloïdes, de stéroïdes, d'acides complexes et de glucides, avec une bioactivité variant avec la saison mais culminant au plus fort de la saison des pluies (Osadebe *et al.*, 2010).

### 2.3 Le rythme circadien

Les plantes sont exposées à un cycle lumière-obscurité quotidien d'une durée d'environ 24 heures (Graf *et al.*, 2010 ; Farré et Weise, 2012) ce qui permet aux plantes d'ajuster leur métabolisme, leur physiologie et leur comportement aux changements quotidiens de l'environnement entre le jour et la nuit (McClung, 2006 ; Simon et Dodd, 2017) et régule leur capacité à répondre aux stress biotique et abiotique (Yakir *et al.*, 2007).

Les gènes de l'horloge circadienne jouent un rôle important chez les plantes, impliqués dans de nombreux processus tels que le métabolisme interne et la signalisation hormonale, de la régulation du métabolisme, de la croissance, du développement, de l'ouverture des stomates aux processus métaboliques (McClung, 2008 ; Farré et Weise, 2012). L'expression des gènes biosynthétiques de la chlorophylle culmine en fin de nuit. Les gènes codant pour les protéines culminent pendant la journée. Les gènes de synthèse de l'amidon culminent à l'aube ou à midi, et les gènes de dégradation de l'amidon culminent au crépuscule et la plupart des gènes anabolisants d'azote et de sulfate culminent la nuit ou à l'aube (Harmer *et al.*, 2000 ; Smith *et al.*, 2004 ; Blasing *et al.*, 2005 ; Khan *et al.*, 2010).

Lorsque les plants sont exposés à une lumière constante, le transfert d'azote augmente pendant l'aube (Rufty *et al.*, 1989). De plus, les niveaux d'acides linoléiques de certaines plantes ont fluctué à des niveaux plus élevés pendant la nuit que pendant la journée (Rikin *et al.*, 1993). Les niveaux de protéines diminuent pendant la nuit et commencent à augmenter vers la fin de la nuit (Barajas-Lopez *et al.*, 2011). Les niveaux d'acides aminés libres peuvent se rétablir et s'accumuler à nouveau dans les premières heures de la nuit (Farré et Weise, 2012). De nombreuses enzymes impliquées dans la biosynthèse des lipides sont régulées transcriptionnellement par l'horloge circadienne (Harmer *et al.*, 2000).

### 2.4 Les facteurs liés à la plante

Des milliers de gènes ont été trouvés dans les génomes des plantes, mais seuls 15 à 25 % d'entre eux contribueraient à la synthèse de métabolites secondaires (Broun *et al.*, 2006). Ainsi, divers enzymes et facteurs de transcription peuvent entraîner une déstabilisation de l'accumulation ou de la production de certains de ces métabolites (Verma et Shukla, 2015).

Les différents stades ontogénétiques des plantes peuvent affecter les concentrations des alcaloïdes (Ohnmeiss et Baldwin, 2000 ; Gregianini *et al.*, 2004 ; Elger *et al.*, 2009), des composés phénoliques (Donaldson *et al.*, 2006 ; Neilson *et al.*, 2006 ; Elger *et al.*, 2009), des terpénoïdes (Langenheim *et al.*, 1986 ; Barton, 2007), des glycosides cyanogéniques (Goodger et Woodrow, 2002 ; Goodger *et al.*, 2006) et des protéines et enzymes défensives (Van Dam *et al.*, 2001 ; Doan *et al.*, 2004) en réponse à la défense. De même, la croissance et le développement ont un impact significatif sur la qualité et la quantité de la production d'huiles essentielles (Rowshan *et al.*, 2012), leur contenu phénolique diffère également à différents stades ontogénétiques (Cirak *et al.*, 2013). La composition de ces métabolites secondaires change pendant la période de floraison dont le phytol est le composant principal pendant la floraison, mais les docosanols, les hydrocarbures et les stérols sont également présents en petites quantités (Verma et Shukla, 2015). La biosynthèse des métabolites secondaires est généralement limitée à des tissus spécifiques (Pichersky et Gang, 2000). Les organes reproducteurs accumulent plus d'alcaloïdes que la partie végétative de la plante (Kutchan *et al.*, 1983).

### 3 Relation des plantes mellifères et les insectes pollinisateurs

La relation entre les plantes et les pollinisateurs est peut-être la classe d'interactions plantes-animaux la plus importante sur le plan écologique : sans les pollinisateurs, de nombreuses plantes ne peuvent pas produire de graines et se reproduire ; sans plantes pour fournir du pollen, du nectar et d'autres récompenses, le nombre de nombreux animaux diminuerait, avec des effets d'entraînement sur d'autres espèces (Kearns *et al.*, 1998). Du côté animal, les plantes à fleurs envahissantes influencent le régime alimentaire, le comportement, la santé et la condition physique des pollinisateurs. Du côté de la plante, les pollinisateurs indigènes, qui appartiennent souvent au même groupe fonctionnel que les pollinisateurs naturels de la plante, participent au processus d'invasion (Chittka et Schürkens, 2001 ; Emer *et al.*, 2015) . Les plantes et les insectes ont développé une variété d'interactions bénéfiques et nuisibles car, l'insecte fertilise la plante, les plantes carnivores piègent les insectes dans des organes spécialisés pour acquérir de l'azote et du phosphore supplémentaires dans des environnements pauvres en nutriments (Stotz *et al.*, 1999). Les fleurs peuvent également servir les insectes de refuge contre la pluie, le vent ou le froid, les prédateurs et les parasitoïdes (Kevan et Baker, 1983). D'autre part, les insectes pollinisateurs, par leur passage, provoquent la libération de grains de pollen contenus dans les anthères, qui sont transportés via les poils d'une fleur à l'autre, provoquant la pollinisation de la plante (Abrol, 2012).

La pollinisation des plantes à fleurs est principalement réalisée par le vent et les insectes, beaucoup d'insectes floricoles se nourrissent de pollen et/ou de nectar sans intervenir dans la pollinisation (Vaissière, 2005). Les pollinisateurs les plus importants sont les abeilles qui ont une relation indissociable avec les fleurs (Faegri et Van der pijil, 1971). En effet, la morphologie de l'abeille (présence de poils sur son corps), son régime alimentaire (uniquement nectar et pollen), et son comportement de butinage (fidélité aux espèces végétales lors du voyage) font des vecteurs pollinisateurs, particulièrement efficaces et précis (Michener, 2000). La pollinisation biotique est un facteur clé de diversification de grands groupes de plantes et d'animaux (Dodd *et al.*, 1999). Le mutualisme qui unit les abeilles et les fleurs a conduit à la coévolution et à la biodiversité telle que nous la connaissons aujourd'hui (Crepet, 1984). Plus de 20 000 espèces d'abeilles dans le monde contribuent à la survie et au développement de plus de 80% des espèces végétales (Burd, 1994 ; Buchmann et Nabhan ,1996 ; Allen-Wardell *et al.*, 1998 ; Michener, 2000). De plus, les environnements riches en espèces végétales sont plus susceptibles de fournir des ressources florales aux pollinisateurs sur de plus longues périodes, ce qui est important pour les espèces sociales avec des communautés à longue durée de vie (Wray et Elle, 2015).

#### 4 Les stratégies développées par les plantes pour attirer les insectes

Les plantes dépendent des stimuli chimiques complexes qu'ils agissent par olfaction et gustation pour attirer ces insectes pollinisateurs (Robert, 1986). Les signaux olfactifs sont des composés volatils captés par les insectes à l'aide de récepteurs situés sur les organes olfactifs, notamment les antennes, les palpes labiaux et maxillaires et les ovipositeurs (Touhara et Vosshall, 2009), ils peuvent être le sous-produit respiratoire CO<sub>2</sub> (Schumann *et al.*, 2018), ou des mélanges complexes de composés organiques volatils qui transmettent des informations détaillées sur l'identité de la plante (Bruce *et al.*, 2005), la teneur en nutriments (Goff et Klee, 2006), l'état de défense ou le risque de la prédation par les ennemis naturels (Low *et al.*, 2014 ; Helms *et al.*, 2019). Les signaux gustatifs sont des composés non volatils détectés par les insectes à l'aide de récepteurs gustatifs situés sur des organes tels que les antennes, les pièces buccales, les os du tarse et les ovipositeurs (Mitchell *et al.*, 1999), ils peuvent être des métabolites secondaires défensifs des plantes (Nishida, 2014) ou des nutriments végétaux tels que les sucres et les acides aminés (Walling, 2008).

Les plantes libèrent également des phéromones qui aident à localiser ses endroits (Webster et Cardé, 2017), des kairomones attractant les insectes et des allomones de défense

(Pavis, 1987). Ainsi, des combinaisons d'indices visuels codés sous forme de traits physiques de la plante tels que la taille, la forme, la texture, la réflectance ou la couleur peuvent transmettre diverses informations sur l'emplacement de la plante (Irwin *et al.*, 2003), sa nutrition (Kozlov *et al.*, 2018) et son état de défense (Karageorgou et Manetas, 2006).

## 5 *Marrubium vulgare*

*Marrubium vulgare* L. est un des 49 espèces acceptées du genre *Marrubium* (Ahvazi *et al.*, 2018), appartient à la famille des Lamiacées, qui a une distribution de plus de 7 200 espèces et environ 240 genres dans le monde (Bräuchler *et al.*, 2010). C'est une plante à fort potentiel bioactif (Aćimović *et al.*, 2020), souvent introduite dans les pays comme plante médicinale, mais peut également considérée comme une mauvaise herbe qui pousse largement sur les pâturages du bétail (Albuquerque *et al.*, 2018).

### 5.1 Classification botanique

La position systématique de *M. vulgare* est indiquée dans le tableau 01 selon l'APG III (2009) :

**Tableau 01.** Classification botanique de *M. vulgare* selon l'APG III (2009).

<b>Règne</b>	<b>Végétal</b>
<b>Sous- règne</b>	Tracheobionta
<b>Embranchement</b>	Spermatophytes
<b>Division</b>	Magnoliophytes
<b>Classe</b>	Magnolipsides
<b>Sous- classe</b>	Astérides
<b>Ordre</b>	Lamiales
<b>Famille</b>	Lamiacées
<b>Genre</b>	<i>Marrubium</i>
<b>Espèce</b>	<i>Marrubium vulgare</i> L.

## 5.2 Appellation internationale

Le nom latin *Marrubium* dérive du mot hébreu (marrob), qui fait référence au goût amer de l'herbe, tandis que *vulgare* signifie «commun» ou « bien connu » (Aćimović *et al.*, 2020). En anglais, *Marrubium*, communément appelé horehound ou hoarhound, dont le mot " hoar " réfère au blanc pubescence recouvrant la plante (Simon *et al.*, 1984).

Il est connu également avec plusieurs noms dans différentes régions du monde comme indiqué dans le tableau 02 ci-dessous :

**Tableau 02.** Différentes appellations du *M. vulgare* en plusieurs régions du monde.

Région	Appellation	Référence
Algérie	Merriout	Meyer, 1881
Maroc	Maroui, Marout,	Baillon , 1891
Tunisie	Oum erroubia, Marroubia	Belahssen, 2007
Egypte	Marruba	Georges, 1914
France	Marrube blanc	Zahedi, 1997
Angleterre	White horehound	Zahedi, 1997
Allemagne	Andorn	Zahedi, 1997
Italie	Marrobio bianco	Mérat et Lens, 1832
Espagne	Marrubio blanco	Mérat et Lens, 1832
Portugal	Marroio branco	Mérat et Lens, 1832

## 5.3 Description morphologique

*M. Vulgare* est une plante herbacée vivace de 30 à 80 cm de hauteur, d'aspect blanchâtre, ressemble un peu à la menthe, a une forte odeur pénétrante, légèrement musquée et un goût à la fois chaud et amer (Quézel et Santa, 1963 ; Bouterfas *et al.*, 2013). Leurs surfaces et leurs organes reproducteurs sont densément recouverts de trichomes glandulaires pelté ou capité (Aćimović *et al.*, 2020) et non glandulaires unicellulaires, multicellulaires ou multicellulaires ramifiés (Dmitruk et Haratym, 2014).

Les racines sont pivotantes, coriaces, ligneuses, ramifiées ou à nombreuses racines latérales fibreuses (Aćimović *et al.*, 2020).

Les tiges sont feuillues et fleuris, quadrangulaire, recouvertes de poils duveteux (Anton et Witchel, 2003) (Fig. 01). Elles sont dressées, très duveteuses hautes de 20 à 100 cm et se ramifient à partir de la base et le long de la plante (Aćimović *et al.*, 2020).

Les feuilles sont recouvertes de poils blancs, fins et d'aspect laineux, ovales, arrondies, souvent un peu cordées à la base, feutrées à la face intérieure (Rombi et Dominique, 2007). Elles sont disposées par paires opposées sur une longue tige, à l'aisselle des feuilles supérieures se forment les inflorescences (Aćimović *et al.*, 2020).

Ces dernières portent de nombreuses petites fleurs blanches de 12 à 15 mm de long (Rombi et Dominique, 2007). Les fleurs sont présentes, en de nombreux verticilles axillaires, elles sont compacts et espacés sur les tiges avec un calice tubulaire et lobé constitué des sépales cotonneux et recourbés sont bordés de crénelures et accompagnés quelquefois d'akènes noirs, triangulaires. (Anton et Witchel, 2003). Le calice contient plusieurs dents courtes et crochues (Rombi et Dominique, 2007), non épineuses au nombre variant de 10 à 20 et plus rarement de 5 (Quezel et Santa, 1963). Une corolle de couleur blanche à lavande pâle, d'aspect tubulaire avec deux lèvres (Aćimović *et al.*, 2020). Le tube de la corolle est renfermé dans le calice présente une lèvre supérieure dressée, terminée par deux lobes et une lèvre inférieure à 3 lobes dont, le médian est plus grand (Bonnier, 1909). La corolle comprend le style, les étamines et les anthères avec des sacs divergents (Yabrir, 2019), dont les étamines sont enfermées dans le tube de la corolle, ont des filets parallèles, tous athées fertiles et les loges sont opposées bout à bout (Bonnier, 1909). Les nectaires sont en forme de disque situées sous l'ovaire (Belzung, 1990). La forme des grains de pollen est oblate-sphéroïdale, à symétrie radiale et iso polaire (Aćimović *et al.*, 2020).

Les fruits sont de tétrakènes, fruits schizocarpe se séparant en 4 noyaux (Botineau, 2010).

#### 5.4 Distribution

*M. vulgare* est une espèce largement distribuée en Afrique du Nord, en Europe, en Asie, et Amériques (Sahpaz *et al.*, 2002 ; Meyre Silva et Cechinel Filho, 2010). Elle est très abondante dans la région méditerranéenne, notamment en Algérie où elle est assez répandue sur tout le territoire, très commune au nord et quasi absente au sud (Bouterfas *et al.*, 2013), présente aussi dans l'ouest algérien, poussant dans les forêts, les montagnes, les plateaux, sur les rochers, les cultures et divers pâturages (Bouhadjar, 2022). Elle peut croître sur les champs arénacés, les bords des routes, les garrigues, les djebels et les friches (Damerdji et Chekrouni, 2015).



Figure 01. Parties botaniques de *M. vulgare* (Köhler, 1897).

### 5.5 Exigences écologiques

*M. vulgare* est une plante facile à cultiver, pousse sur des sols tempérés, alcalins et calcaires (Sagliocco, 2000), on le trouve également dans les sols pauvres, secs et bien drainés à pH compris entre 4,5 et 8,3 et des températures variant de 45 à 75°F (7-24°C) (Simon *et al.*, 1984). Il fleurit généralement aux saisons chaudes de juin à septembre (Appleton *et al.*, 1967), facilement butiné par les abeilles pour le nectar, mais il a aussi été rapporté qu'il avait un potentiel d'autofécondation (Ahvazi *et al.*, 2018).

### 5.6 Composition chimique

*M. vulgare* est considéré comme une bonne source de diterpène de type labdane, en particulier la marrubiine dans ses feuilles (Karioti *et al.*, 2003). Des études phytochimiques sur les parties aériennes au stade de développement ont révélé la présence de divers composés tels que, les alcaloïdes, stéroïdes, lactones, terpènes et vitamine C (Meyre-Silva et Cechinel-Filho, 2010), ainsi que des coumarines et des saponines (Kurbatova *et al.*, 2003), des protéines et des lipides (Ibrahim *et al.*, 2014), du glucose, du cholestérols et des triglycérides (Herrera-Arellano *et al.*, 2004).

D'autres études sur les feuilles ont conduit à la caractérisation de plusieurs flavonoïdes dont la lutéoline, l'apigénine et leurs 7-glucosides et 7-lactates, vitexine (Nawwar *et al.*, 1989). D'autres études plus récentes ont montré qu'elles sont riches en composés phénoliques dont, les principales classes étant les acides phénoliques, les acides phénylpropanoïdes (cinnamiques), les esters et les dérivés de l'acide cinnamique et les tanins condensés. (Ghedadba *et al.*, 2016).

*M. vulgare* produit des traces d'huile essentielle, généralement entre 0,03% et 0,06% (Zawiślak, 2009 ; El-Leithy *et al.*, 2013) qui a démontré la présence de nombreux monoterpènes, l'alpha-pinène, le camphène, le limonène, le sabinène, p-cymol, p-fenchène et alpha-terpinolène (Meyre-Silva et Cechinel-Filho, 2010), oxyde de caryophyllène, trans-caryophyllène, de germacrene D, macrène bicycloger et de transanéthole comme composés principaux (Asadipour *et al.*, 2005 ; Khanavi *et al.*, 2005). Une analyse chimique détaillée a identifié les acides gallique, gentisique, p-hydroxybenzoïque, protocatéchique et syringique, des acides transcinnamique, férulique, o-coumarinique, p-coumarinique et sinapique, l'acide chologénique (Acimović *et al.*, 2020) ainsi que la présence de l'acide rosmarinique dans tous les organes (Ahmed *et al.*, 2010 ; Boulila *et al.*, 2015 ; Paunovic *et al.*, 2016).

## 5.7 Activités biologiques

Les diverses études ont montré la richesse de *M. vulgare* en composés bioactifs notamment les polyphénols, les flavonoïdes, les tanins et les huiles essentielles. Ce qui justifie la grande utilité de cette plante.

### 5.7.1 Activité antioxydante

Les parties aériennes et les sommités fleuris du *M. vulgare* possède une activité antioxydante élevée, en effet la richesse de cette plante par des phénylpropanoïdes glycosides a pu expliquer cette activité (Ghedadba *et al.*, 2014), ainsi que la présence de marrubiine, de composés phénoliques et de flavonoïdes qui ont un effet synergique (Yousefi *et al.*, 2016). Certaines études ont montré que l'huile essentiel de cette plante peut être considérée comme une source efficace d'antioxydants d'origine naturelle (Kadri *et al.*, 2011).

### 5.7.2 Activité antimicrobienne

Divers recherches ont montré qu'il existe une relation étroite entre les composés flavonoïques des parties aériennes et les activités antibactériennes (Biondi *et al.*, 1993 ; Jiménez et Garcia-Carmona, 1999). Les extraits flavonoïques de *M. vulgare* ont une activité antimicrobienne satisfaisante envers la majorité des souches bactériennes (Djahra *et al.*, 2015). De même, les composants de structure phénolique des huiles volatiles sont fortement actifs contre les microorganismes et agissent comme des agents dénaturants les protéines (Dorman et Deans, 2000), ainsi leurs tanins ont la capacité d'empêcher le développement des colonies bactériennes par la destruction de leurs parois cellulaires (Viljoen *et al.*, 2003 ; Erasto *et al.*, 2004).

### 5.7.3 Activité anti-inflammatoire

Les études in vitro indiquent que l'effet anti-inflammatoire de *M. vulgare* est révélé aux lutéoline-7-O- $\beta$ -glucopyranoside, apigénine-7-O- $\beta$ -glucopyranoside, acide oléanolique,  $\beta$ -sitostérol, lutéoline-7-O -rutinoside, et acide rosmarinique, montrant que ces composés ont la capacité d'inhiber la formation d'hormones qui contribuent à la production des intermédiaires inflammatoires (Neamah *et al.*, 2018). De plus, des nombreuses études ont indiqué que cette plante possède d'autres activités hémostatiques, anti hypertensives, hépato protectrices, antiprolifératives, sédatives, antidiabétiques, gastro-protectrices, des activités antivirales, antiparasitaires et antiprotozoaires, pouvant être utilisés ainsi en médecine vétérinaire et comme des pesticides (Acimović *et al.*, 2020).



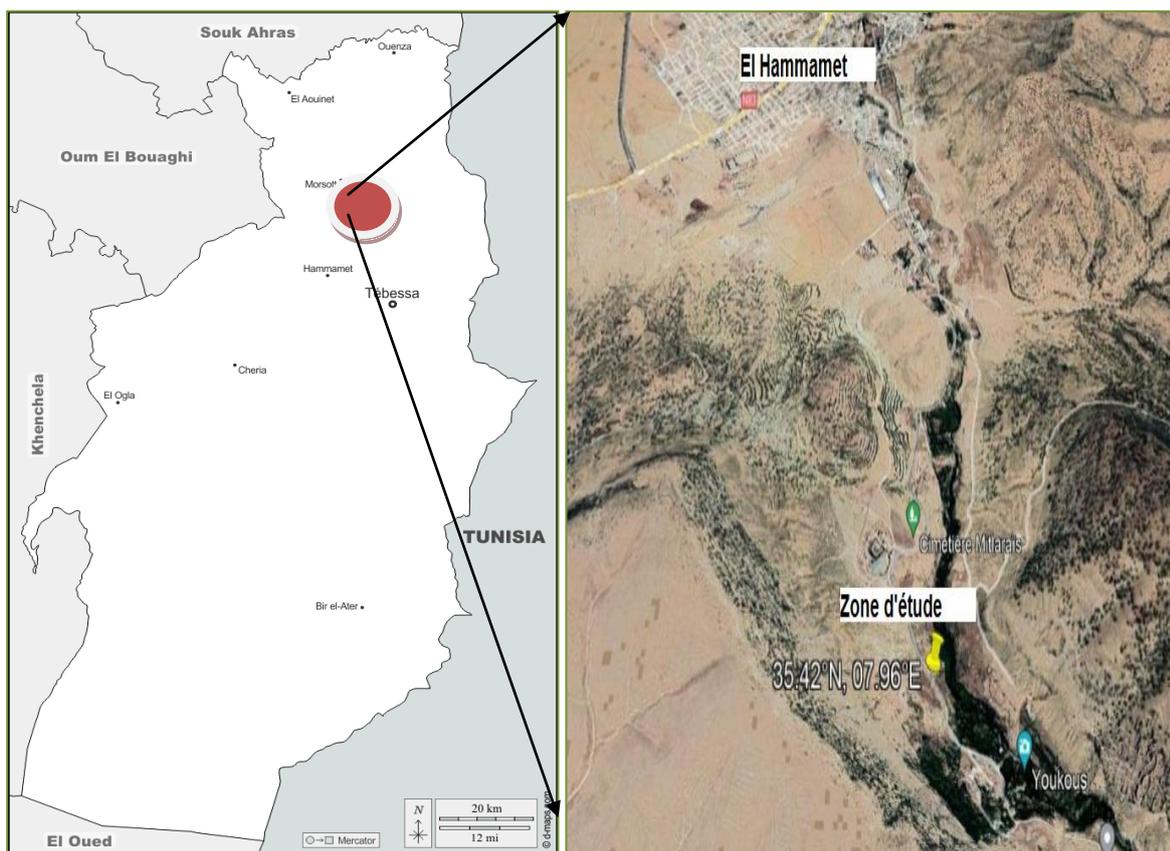
**Matériel  
et méthodes**

## 1 Présentation de la zone d'étude

### 1.1 Situation géographique

La wilaya de Tébessa se situe au nord-est de l'Algérie aux portes du désert. Elle se rattache avec ces 13 878 km<sup>2</sup> à l'immense étendue steppique du pays entre l'Atlas Tellien et l'Atlas Saharien. Elle est limitée au nord par la wilaya de Souk-Ahras, à l'ouest par les wilayates d'Oum El Bouaghi et Khenchela, au sud par la wilaya d'El Oued et à l'est sur 300 km<sup>2</sup> de frontières par la Tunisie.

El Hammamet est une commune de la wilaya de Tébessa, sa superficie est d'environ 88 km<sup>2</sup>. Elle se situe à une latitude de 35° 26' 54" nord et à une longitude de 7° 57' 11" est (Fig. 02).



**Figure 02.** Localisation de la commune d'El Hammamet dans la wilaya de Tébessa (Google Earth, 2023).

Le site d'échantillonnage de *M. vulgare* à El Hammamet est localisé entre 35.42°N et 07.96°E, à une altitude de 865 m (Fig. 03).



**Figure 03.** Localisation du site d'échantillonnage de *M. vulgare* à El Hammamet (Google Earth, 2023).

## 1.2 Données climatiques

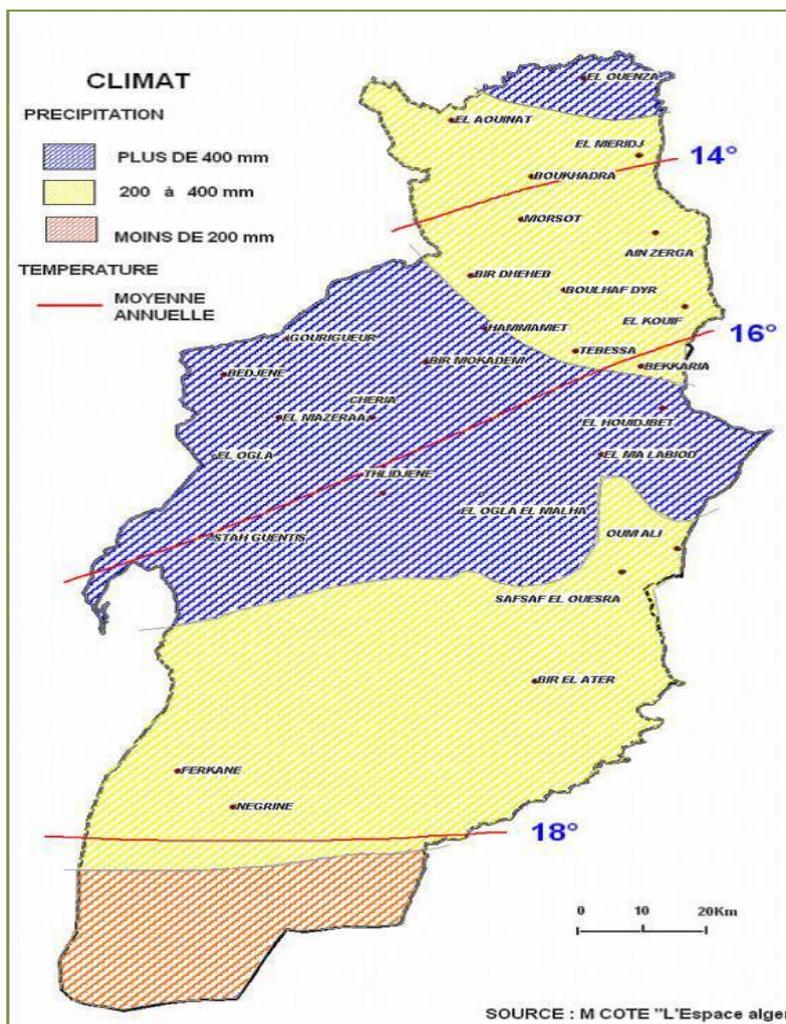
La wilaya de Tébessa fait partie du haut plateau tellien de l'étage bioclimatique semi-aride caractérisée par un hiver froid et un été chaud. Elle est une zone de transition météorologique composée de quatre (04) étages bioclimatiques (Fig. 04) :

Le subhumide : il est très peu étendu, limité aux sommets de quelques reliefs (djebel Serdies et djebel Bouroumane) où les précipitations sont très importantes et comprises entre 400 et 500 mm par an.

Le semi-aride : Il concerne 585,625 hectares, soit 27% de l'ensemble de la wilaya. Il est caractérisé par un climat frais, il couvre principalement la partie nord de la wilaya, particulièrement les lignes de hauteurs où les précipitations sont relativement importantes et comprises entre 350 et 400 mm par an.

Le subaride : Il occupe 58% de la superficie de la wilaya. Il couvre la partie centrale de la wilaya ou les plateaux steppiques d'Oum-Ali , Safsaf El Ouesra , Thlidjene et Bir El-Ater dont les précipitations sont comprises entre 200 et 300 mm par an.

L'aride ou saharien : doux, il occupe 15% de la superficie totale de la wilaya. Il couvre la partie sud de la wilaya, commence et s'étend au-delà de L'Atlas saharien et couvre les plateaux de Negrine et Ferkane. Il correspond essentiellement au piémont saharien où les précipitations ne dépassent pas les 200 mm par an.



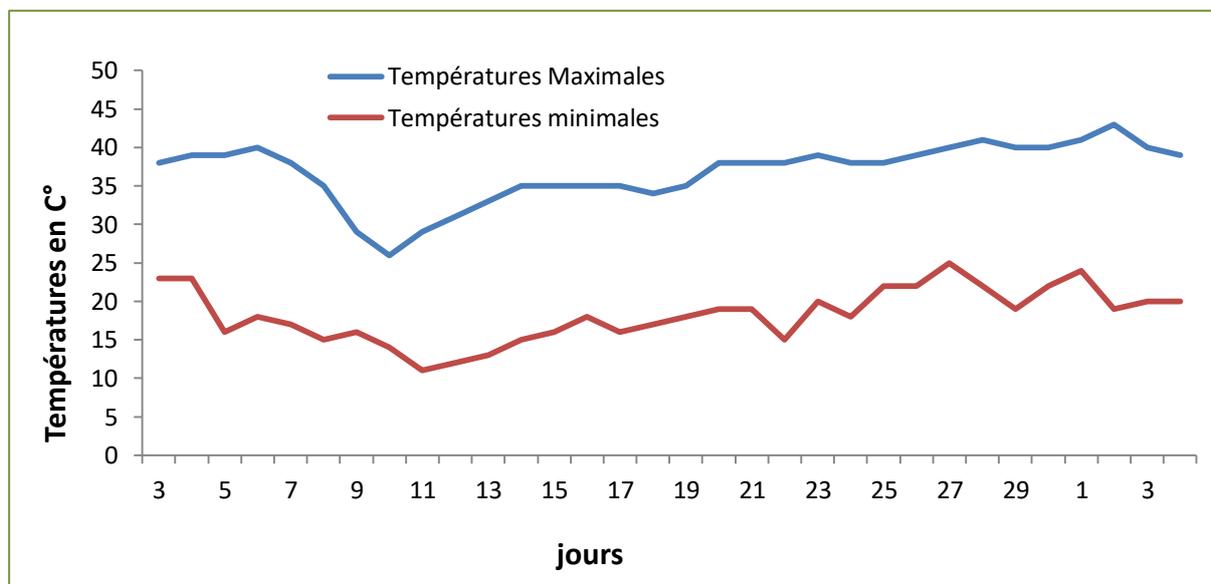
**Figure 04.** Carte climatologique de la wilaya de Tebessa (Aniref.dz, 2020)

La commune d’El Hammamet possède un climat tempéré subtropical humide, les étés sont courts, très chauds, secs et les hivers sont longs, frisquets, venteux et partiellement nuageux. Au cours de l’année, la température moyenne à El Hammamet est de 16,3 °C et les précipitations sont en moyenne de 371 mm.

En juin, les températures maximales quotidiennes *augmentent* de 5 °C, de 28 °C à 33 °C, rarement chutant en dessous de 21 °C ou dépassant 38 °C. Les températures minimales quotidiennes *augmentent* de 4 °C, de 14 °C à 18 °C, rarement en dessous de 10 °C ou dépassant 22 °C.

La pluviométrie moyenne en juin à El Hammamet diminue, commençant le mois à 35 mm et rarement supérieure à 72 mm ou inférieure à 5 mm, et terminant le mois à 17 mm et peu supérieure à 39 mm ou inférieure à 1 mm.

La figure 05 représente les températures maximales et minimales dans la commune d'El Hammamet à Tébessa du 3 juin au 4 juillet 2022, la température ayant atteint un maximum de 43 C° le 2 juillet et un minimum de 11 C° le 11 juin. La température a été en début d'expérimentation de 38 C°, puis a commencé à diminuer pour atteindre la valeur de 11 C° le 11 juin, puis a commencé à augmenter tout le long du reste de la période d'étude.



**Figure 05.** Températures maximales et minimales à El Hammamet à Tébessa du 3 juin au 4 juillet, 2022 (Accu.Weather.com).

## 2 Matériel végétal

Les échantillons de *M. vulgare* sont collectés par l'entomologiste Dr Benarfa, N. de l'Institut de Biologie, pendant la période de Floraison du 3 juin au 4 juillet 2022 dans le cadre d'une étude corrélative plantes- insectes pollinisateurs. Les sorties ont été effectuées le matin et l'après-midi, chaque deux jours. Les dosages ont été faits sur la moyenne des échantillons de chaque semaine par manque de produits (Tableau 03) et ils ont été numérotés selon la semaine de collecte et la période journalière. Les échantillons ont été conservés au congélateur jusqu'à ce que nous décidions d'y travailler au laboratoire (Fig. 06).

**Tableau 03.** Températures moyennes, minimales et maximales mesurées in situ et en comparaison avec celles du site Accu.Weather.com selon les intervalles de notre étude du 03 juin au 04 juillet, 2022.

Semaine		1	2	3	4	5
Intervalle		03-07 Juin	09-12 Juin	19-23 Juin	27-30 Juin	01-04 Juillet
Températures (Accu.Weather .com)	Max	38.8±0.75	28.75±1.73	37.5±1.5	40.25±0.43	42.1±1
	Min	19.4±3.01	13.25±1.92	18±1.87	22±2.12	21.5±2.5
	Moy	29.1	21	27.75	31.13	31.75
Températures mesurées in situ	Entre 7-9 h du matin	36	18.5	32	33	39
	17-19 h					
	Après-midi	25	27	31	31	35



**Figure 06.** Les échantillons de *M. vulgare* congelés (photo personnelle)

### 3 Analyses quantitatives

#### 3.1 Les composés présents dans le nectar

##### 3.1.1 Les métabolites primaires

Selon Bonté et Desmoulière (2013) le nectar est une solution sucrée, principale source des sucres pour les abeilles d'environ 90 % de sucres dont, les plus courants étant le saccharose, le glucose et le fructose, comme il contient également des protéines, des enzymes, des acides aminés...etc.

### 3.1.1.1 Préparation des extraits

De chaque échantillon, 9 fleurs ont été prélevées (avec élimination des anthères), et à 3 fleurs par tube est ajouté 10 ml de méthanol absolu. Les tubes ont été placés à l'obscurité, à une température ambiante pendant 24 heures. Ensuite, les fleurs ont été éliminées et les extraits conservés à 4 °C pour les dosages.

### 3.1.1.2 Dosage des sucres solubles totaux

#### ➤ Principe

Le dosage des sucres a été réalisé par l'utilisation de l'anthrone dans un milieu à forte concentration en soufre selon la méthode colorimétrique dite d'anthrone (Dreywood, 1946). Le principe dépend de la condensation des produits de dégradation des oses neutres par l'acide sulfurique ( $H_2SO_4$ ) concentré qui transforme par la chaleur les glucides en divers acides furfuriques qui se condensent avec le réactif de l'anthrone (9,10 dihydro-9-oxo-anthracène) pour donner une coloration bleu-verdâtre (Schields et Burnett, 1960).

#### ➤ Mode opératoire

Les sucres totaux sont dosés selon la technique utilisée par Dreywood (1946) avec de légères modifications.

Dans des tubes à hémolyse en verre, chaque 1 ml d'extrait méthanolique est mélangé avec 2 ml de réactif à l'anthrone (0.2%). Après agitation les tubes sont visés et mis dans un bain marie d'eau bouillante durant une durée précise de 7 minutes. Les tubes sont ensuite refroidis pendant 20 minutes dans un bain d'eau glacée (pour bloquer la réaction) à l'absence de lumière. L'absorbance est mesurée à l'aide d'un spectrophotomètre à une densité optique de 490 nm.

Les quantités des sucres totaux présentes dans les extraits sont déterminées par référence à une courbe d'étalonnage établie à partir d'une solution mère de glucose (1 mg/ml) à différentes concentrations (10-60 mg/ml) dans les mêmes conditions que le dosage. La droite de régression obtenue est :  $y = 23,15 x + 0,0156$  avec  $R^2 = 0,991$ .

### 3.1.1.3 Dosage des protéines solubles totaux

#### ➤ Principe

Le dosage des protéines a été effectué selon la méthode colorimétrique décrite par Bradford 1976, qui repose sur le principe qu'une solution d'acide de Bleu Brillant de Coomassie G-250 est absorbée en maximum à 595 nm, lorsqu'elle fixe avec les protéines. Ce

test est très reproductible et rapide avec le processus de liaison de colorant pratiquement complet en environ 2 min avec une bonne stabilité de la couleur pendant 1 h (Bradford, 1976). Cette méthode utilise la propriété du BBC à se fixer sur les acides aminés basiques (l'arginine en particulier) et aromatiques (Adrian *et al.*, 1998).

### ➤ Mode opératoire

Les protéines solubles sont dosées selon la technique utilisée par Bradford (1976).

Dans des tubes à hémolyses en verre, chaque 200 µl d'extrait méthanolique est mélangé avec 2 ml de réactif de Bleu Brillant de Coomassie (BBC) G-250. Après 5 minutes, les absorbances sont lues au spectrophotomètre à une longueur d'onde de 595 nm dans une période qui ne dépasse pas une heure. La courbe d'étalonnage a été effectuée Avec une solution de BSA 1 g/l.

Les quantités des protéines solubles présentes dans les extraits sont déterminées par référence à un courbe d'étalonnage établi a partir d'une solution mère de bovine sérum albumine BSA (1 mg/ml) à différentes concentrations (20-100 mg /ml) dans les mêmes conditions que le dosage. La droite de régression obtenue est :  $y = 0,001x + 0,000$ , avec  $R^2 = 0,997$ .

### 3.1.2 Les métabolites secondaires

Selon Wojakowska *et al.* (2013) les plantes produisent plus des métabolites secondaires au cours d'une attaque par des agents pathogènes. Ilia *et al.* (2021) notent que le miel possède plusieurs propriétés (antioxydants, antifongiques antibactériens et antiseptiques). Les abeilles transportent également de nombreux métabolites secondaires présents dans le nectar et le pollen qui ont ces propriétés biologiques, qu'elles utilisent plus tard dans la production du miel.

#### 3.1.2.1 Préparations des extraits

##### ➤ Extraits méthanoliques

Ces extraits alcooliques sont préparés à partir d'un nombre de 9 fleurs sans anthères de chaque échantillon. A chaque 3 fleurs par échantillon est ajouté 5 ml de méthanol absolu. Les tubes fermés sont conservés à l'abri de la lumière à une température ambiante. Après 24 heures les fleurs ont été enlevées des tubes et les extraits sont gardés pour le dosage.

➤ **Extraits Hydriques**

En suivant la même procédure utilisée pour les extraits méthanoliques, les 5 ml de méthanol sont remplacées par 5 ml d'eau distillée bouillante.

### 3.1.2.2 Dosage des polyphénols totaux

➤ **Principe**

Le dosage des polyphénols totaux par le réactif de Folin-Ciocalteu a été décrit dès 1965 par Singleton et Rossi. Le réactif est constitué par un mélange d'acide phospho-tunguistène ( $H_3PW_{12}O_{40}$ ) et d'acide phospho-molybdène ( $H_3PMO_{12}O_{40}$ ) utilisé pour le dosage colorimétrique in vitro des antioxydants phénoliques et polyphénoliques, également appelée méthode "GAE" d'équivalence de l'acide gallique (Singleton, 1999). Cette réaction entraîne la formation d'un nouveau complexe molybdène-tunguistène de couleur bleu (Ribereau-Gayon, 1968). La coloration produite, est proportionnelle à la quantité de polyphénols présents dans les extraits végétaux (Boizot et Charpentier, 2006).

➤ **Mode opératoire**

Les polyphénols totaux sont dosés par spectrophotométrie selon la technique utilisée par Singleton et Rossi (1965) en y apportant quelques modifications.

Dans des tubes à essais, un volume de 200  $\mu$ l de chaque extrait méthanolique et hydrique de la plante a été mélangé avec 1 ml de réactif Folin-Ciocalteu dilué 10 fois. Après 4 mn, un volume de 800  $\mu$ l d'une solution de carbonate de sodium ( $Na_2CO_3$ ) à 7,5% est ajouté au mélange. Les tubes sont ensuite agités puis conservés pendant 30 mn à l'obscurité à température ambiante. L'absorbance est lue par le spectrophotomètre à 765 nm.

La quantification des polyphénols totaux dans les extraits se fait en fonction d'une courbe d'étalonnage réalisée par l'acide gallique (1mg/ml) à différentes concentrations (0-200 mg/ml) comme standard. La courbe a été effectuée en parallèle dans les mêmes conditions opératoires que les échantillons. La droite de régression obtenue est :  $y = 11,161x - 0,03$ , avec  $R^2 = 0,9$ .

### 3.1.2.3 Dosage des flavonoïdes totaux

➤ **Principe**

Le dosage des flavonoïdes a été déterminé par spectrophotométrie en suivant la méthode de Trichlorure d'aluminium  $AlCl_3$  (Lamaison *et al.*, 1990). Un dosage colorimétrique est basé sur la formation d'un complexe de couleur jaune résulte de la fixation des ions  $Al^{3+}$  sur les atomes d'oxygène, présents sur les carbones 4 et 5 des flavonoïdes

(Ribereau-Gayan, 1968). Le chlorure d'aluminium forme ainsi des complexes acides labiles avec les groupes orthodihydroxyl dans le cycle A ou B de flavonoïdes (Chang *et al.*, 2002).

➤ **Mode opératoire**

Les flavonoïdes totaux sont dosés selon la technique utilisée par Quettier-Deleu *et al.* (2000).

Dans des tubes à essais, un volume de 1 ml de chaque extrait méthanolique et hydrique a été mélangé avec 1 ml de trichlorure d'aluminium (AlCl<sub>3</sub>) à 2% M. Les mélanges sont laissés réagir pendant 10 min, à température ambiante et à l'abri de la lumière. L'absorbance a été lue par le spectrophotomètre à une longueur d'onde de 430 nm.

La quantification des flavonoïdes totaux dans les extraits se fait en fonction d'une courbe d'étalonnage réalisée par la catéchine (01 mg/ml) à différentes concentrations (0-40 mg /ml) comme standard. La courbe a été effectuée en parallèle dans les mêmes conditions opératoires que les échantillons. La droite de régression obtenue est :  $y = 0,0224 x - 0,0037$ , avec  $R^2 = 0,992$ .

### 3.1.2.4 Dosage des tanins condensés

➤ **Principe**

Le dosage des tanins condensés a été décrit par Broadhurst et Jones (1978), modifiée par Heimler *et al.* (2006). Cette méthode est basée sur la capacité de la vanilline à réagir avec les unités des tanins condensés en présence d'acide pour produire un complexe coloré dont l'intensité est mesurée à 760 nm (Ba *et al.*, 2010). Le principe de cette réaction dépend de la fixation du groupement aldéhydique de vanilline avec le groupement flavonoïde terminal et la formation de complexes rouges, cela s'explique par la propriété des tanins à se transformer en anthocyanidols de couleur rouge par réaction avec la vanilline (Schofield *et al.*, 2001).

➤ **Mode opératoire**

Les tanins condensés sont dosés selon la technique utilisée par Price *et al.* (1978).

Dans des tubes à essais, un volume de 200 µl de chaque extrait méthanolique et hydrique a été mélangé avec 1,5 ml de vanilline et 700 µl d'acide de chlorure d'hydrogène concentré (HCL). Les mélanges sont conservés pendant 20 min, à température ambiante et à l'obscurité. L'absorbance a été lue par le spectrophotomètre à 500 nm.

La quantification des tanins condensés dans les extraits se fait en fonction d'une courbe d'étalonnage réalisée par l'acide tannique (01 mg/ml) à différentes concentrations (10-

60 mg /ml) comme standard. La courbe a été effectuée en parallèle dans les mêmes conditions opératoires que les échantillons. La droite de régression obtenue est :  $y = 0,4287 x + 0,0014$ , avec  $R^2 = 0,995$ .

### 3.2 Les composés présents dans le pollen

#### 3.2.1 Préparation des extraits

Pour chaque échantillon, 8 fleurs ont été prélevées, les anthères de chaque fleur sont mises dans un tube fermé contenant 4 ml d'éthanol absolu. Les tubes ont été laissés durant 24 heures à l'obscurité à une température ambiante avant leurs utilisations.

#### 3.2.2 Dosage des protéines solubles totaux

Selon Bonté et Desmoulière (2013). Le pollen constitue la principale source de protéines pour l'abeille par rapport aux ses autres composés (lipides, vitamines...). Un dosage a été fait pour déterminer les variations sur la teneur des protéines chez le *M. vulgare* au stade reproducteur.

Ce dosage a été effectué selon la méthode décrite par Bradford (1976) en suivant les mêmes étapes utilisées précédemment pour les protéines du nectar (Paragraphe 3.1.1.3).

## 4 Analyses statistiques

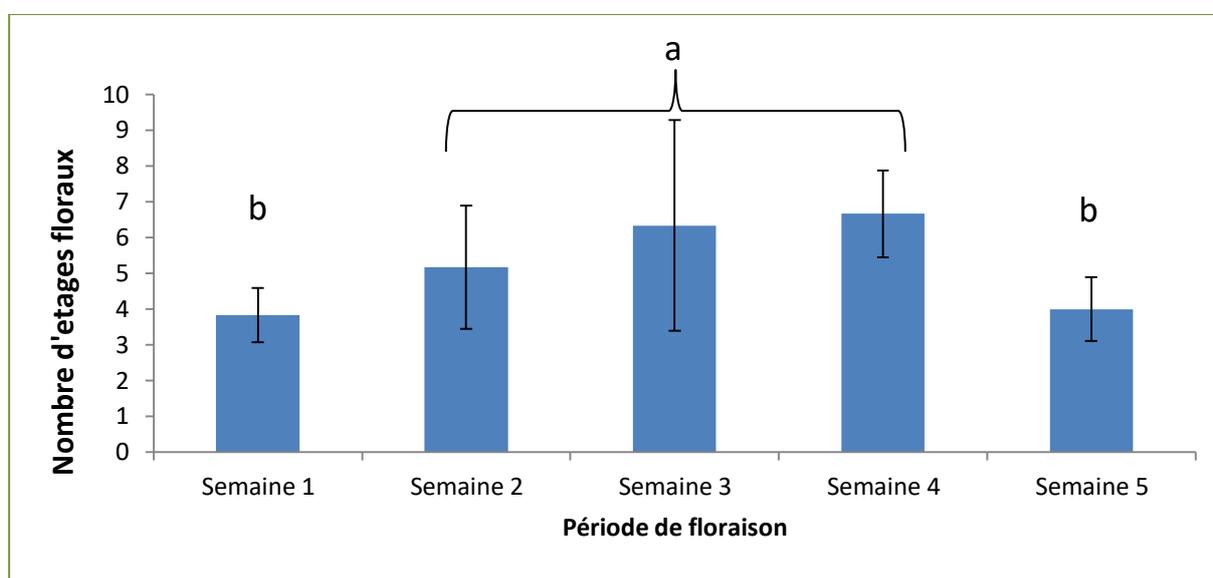
Les valeurs des paramètres étudiés ont été exprimées sous forme de moyennes  $\pm$  écart type. La comparaison entre les échantillons a été effectuée par l'analyse des variances (ANOVA), suivie le test de Tukey au seuil 5% lorsque le résultat est significatif. Le logiciel utilisé est STATISTICA version 10.

# Résultats

## 5 Aspects morphologiques

### 5.1 Nombre d'étages floraux par ramification

La figure 07 présente le nombre d'étages floraux de *M. vulgare* au cours de la période de floraison qui commence avec  $3,83 \pm 0,75$  et augmente jusqu'à la quatrième semaine pour atteindre  $6,66 \pm 1,21$  puis diminue à  $4 \pm 0,89$  en fin de floraison par fanaison ou diminution de formation des étages floraux, montrant un effet significatif avec  $F_{(4,15)} = 3,097$  ;  $P = 0,048$  mettant en évidence deux groupes homogènes selon le test HSD de tukey, un groupe pour la première et la cinquième semaine et un second pour le reste de l'essai.

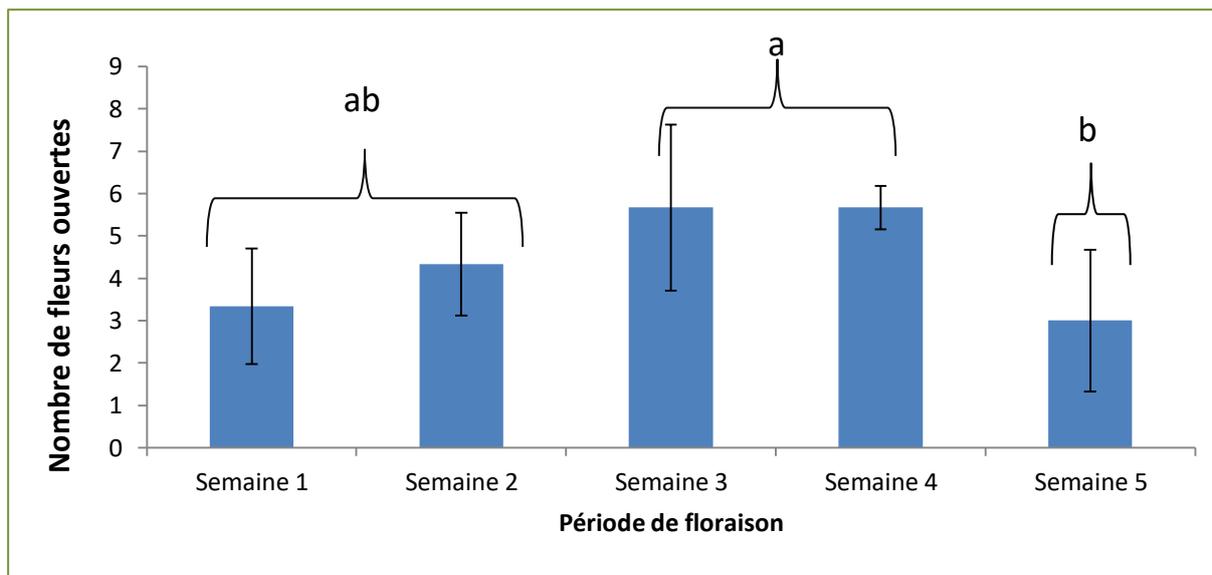


**Figure 07.** Nombre moyen d'étages floraux par ramification chez *M. vulgare* du 03 juin au 4 juillet.

Moyenne  $\pm$  écart-type ; a et b groupes homogènes par test HSD de Tukey.

### 5.2 Nombre de fleurs ouvertes par étage floral

D'après la figure 08 le nombre de fleurs ouvertes de *M. vulgare* par étage floral en moyenne est de  $3,33 \pm 1,36$  à  $5,66 \pm 1,96$  de la première à la quatrième semaine puis diminue à  $3 \pm 1,67$  en fin de période de floraison. L'analyse de la variance met en évidence un effet hautement significatif pour les semaines avec :  $F_{(4,25)} = 4,610$  ;  $P = 0,006$  avec 3 groupes distincts, début de floraison, floraison maximale et fanaison.



**Figure 08.** Nombre moyen de fleurs ouvertes par étages florales par ramification au cours de chaque semaine chez *M. vulgare* du 03 juin au 4 juillet.

Moyenne  $\pm$  écart-type ; a et b groupes homogènes par test HSD de Tukey.

### 5.3 Nombre de fleurs ouvertes par étage floral entre matin et après-midi

Selon la figure 09 le nombre de fleurs ouvertes de *M. vulgare* au cours des matins de chaque semaine sont de  $1,67 \pm 1,15$  à  $6,67 \pm 2,51$  avec une moyenne de  $4,066 \pm 1,38$ , les après-midis sont de  $3,33 \pm 0,58$  à  $6 \pm 1,16$  avec une moyenne de  $4,732 \pm 0,696$ . L'analyse statistique montre un effet non significatif avec :  $F(2,15) = 0,308$  ;  $P = 0,74$  pour les périodes journalières et  $F_{(8,15)} = 0,878$  ;  $P = 0,55$  pour l'ensemble de test, par contre la comparaison des semaines montre une signification avec :  $F_{(4,15)} = 4,176$  ;  $P = 0,018$  avec 3 groupes homogènes cités dans le paragraphe précédant.

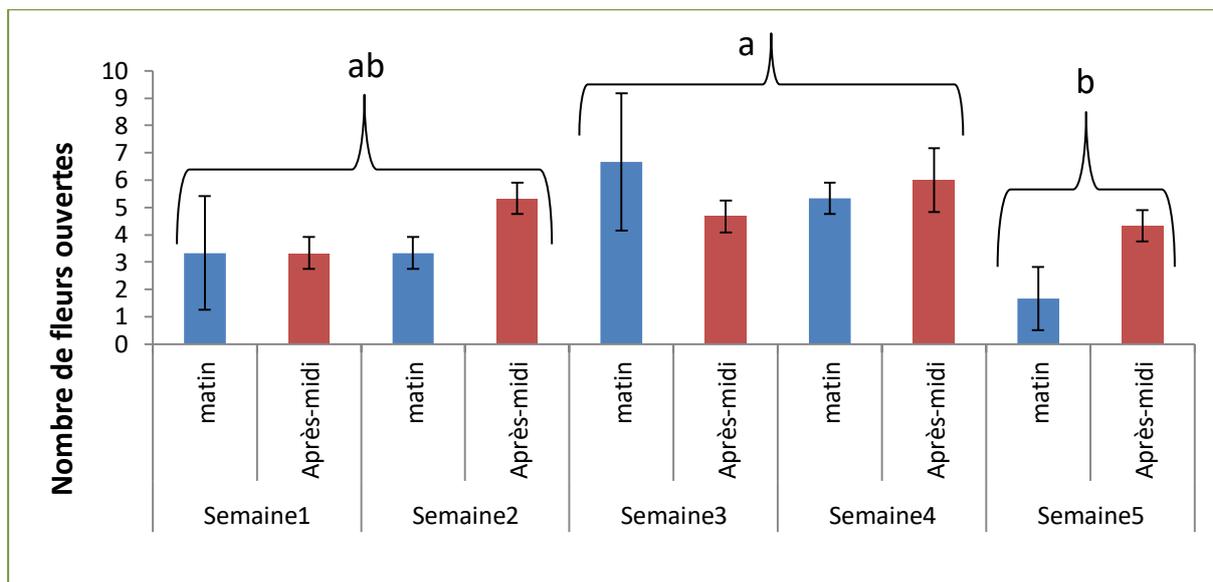
## 6 Cinétique des métabolites dosés dans les fleurs

### 6.1 Métabolites primaires

#### 6.1.1 Les sucres solubles totaux

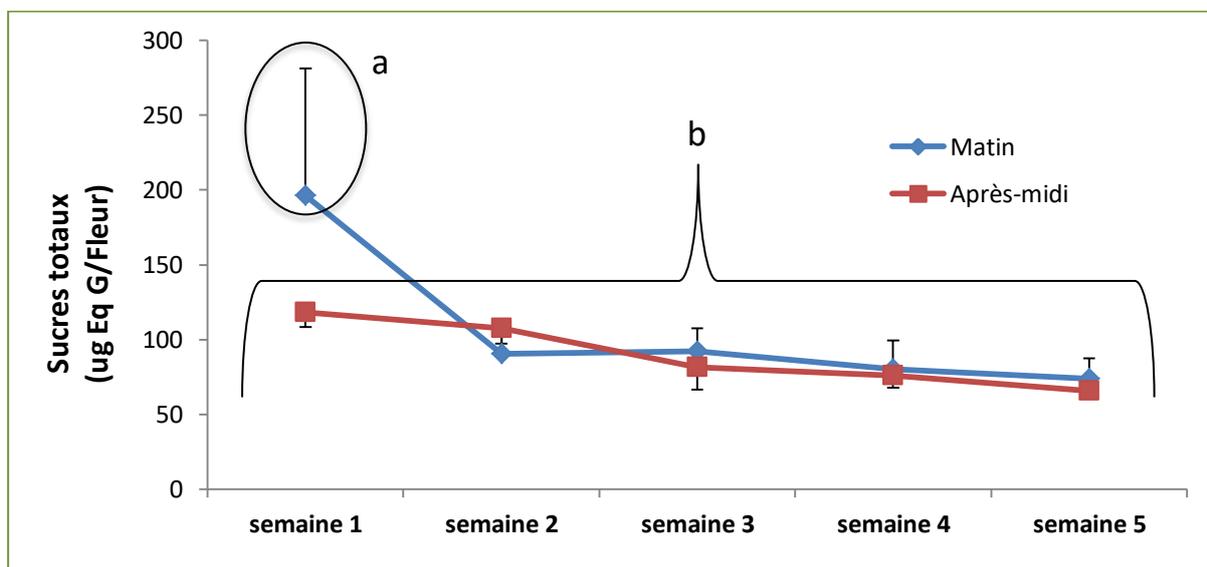
Les concentrations des sucres totaux dans les extraits méthanoliques des fleurs du *M. vulgare* sont exprimées en  $\mu\text{g}$  équivalent de glucose (Eq G) par fleur pour chaque période journalière et hebdomadaire.

D'après la figure 10, à l'exception du matin de la première semaine où la valeur des sucres est en moyenne de  $196,33 \pm 84,81 \mu\text{g Eq G / fleur}$  plus élevée, toutes les autres valeurs périodes confondues sont inférieurs à cette valeur de  $65,644 \pm 3,381$  à  $118,44 \pm 10,04 \mu\text{g Eq G / fleur}$ . L'analyse statistique montre une différence significative entre les deux



**Figure 09.** Comparaison du nombre moyen de fleurs ouvertes par étages florales par ramification entre matin et après-midi au cours des semaines de floraison chez *M. vulgare* du 03 juin au 4 juillet.

Moyenne ± écart-type ; a et b groupes homogènes par test HSD de Tukey.



**Figure 10.** Cinétique des teneurs moyennes en sucres solubles totaux dans les fleurs de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.

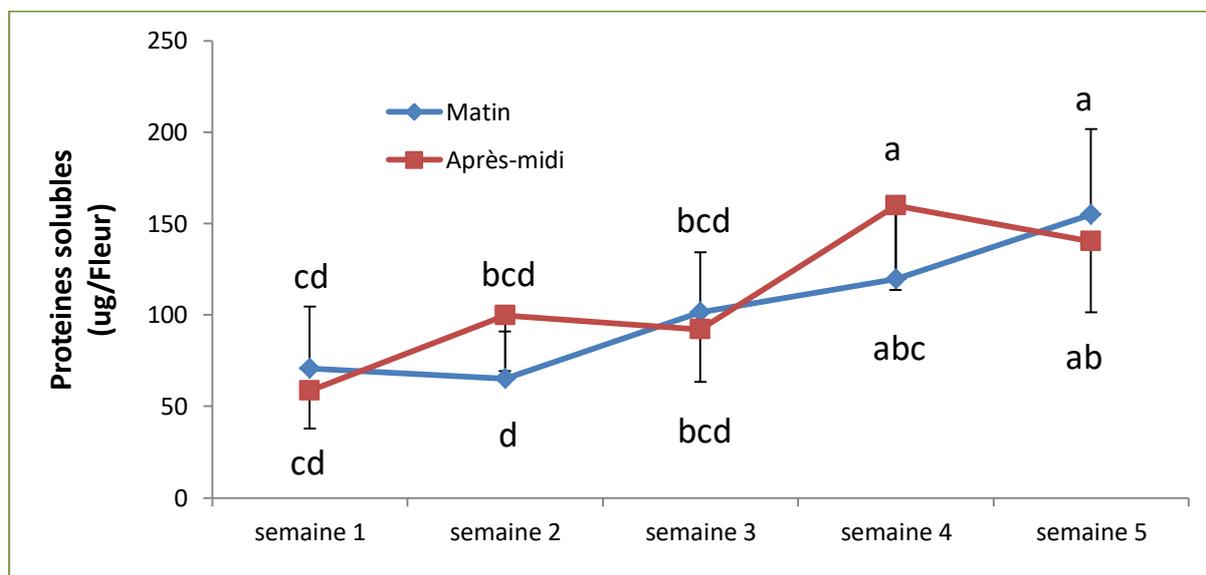
Moyenne ± écart-type ; a et b groupes homogènes par test HSD de Tukey.

périodes journalières avec :  $F_{(1,50)} = 4,892$  ;  $P = 0,031$ , très hautement significative entre les semaines avec :  $F_{(4,50)} = 16,702$  ;  $P < 0,0001$  avec deux groupes distincts séparant la première semaine des autres et hautement significative pour l'ensemble de l'essai avec :  $F_{(4,50)} = 4,421$  ;  $P = 0,0039$  avec deux groupes homogènes selon le test HSD de tukey, un groupe pour le matin de la première semaine et l'autre pour le reste.

### 6.1.2 Les protéines solubles totaux

Les concentrations des protéines solubles dans les extraits méthanoliques des fleurs du *M. vulgare* sont exprimées en  $\mu\text{g}$  par fleur pour chaque période journalière et hebdomadaire.

Selon la figure 11, on note une augmentation des valeurs moyennes en protéines au cours des matins et après-midis tout le long du cycle de floraison de  $58,66 \pm 20,768$  à  $154,77 \pm 46,86 \mu\text{g} / \text{fleur}$ . L'analyse statistique montre une différence non significative entre les deux périodes journalières avec :  $F_{(1,50)} = 0,095$  ;  $P = 0,75$ , très hautement significative entre les semaines avec :  $F_{(4,50)} = 20,148$  ;  $P < 0,0001$  avec 2 groupes distincts dont un regroupe les trois premières semaines et l'autre regroupe les deux dernières, et significative pour l'ensemble de l'essai avec :  $F_{(4,50)} = 3,439$  ;  $P = 0,014$  avec 6 groupes homogènes par le test HSD de tukey.



**Figure 11.** Cinétique des teneurs moyennes en protéines solubles totaux dans les fleurs de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières. Moyenne  $\pm$  écart-type ; a et b groupes homogènes par test HSD de Tukey.

## 6.2 Métabolites secondaires

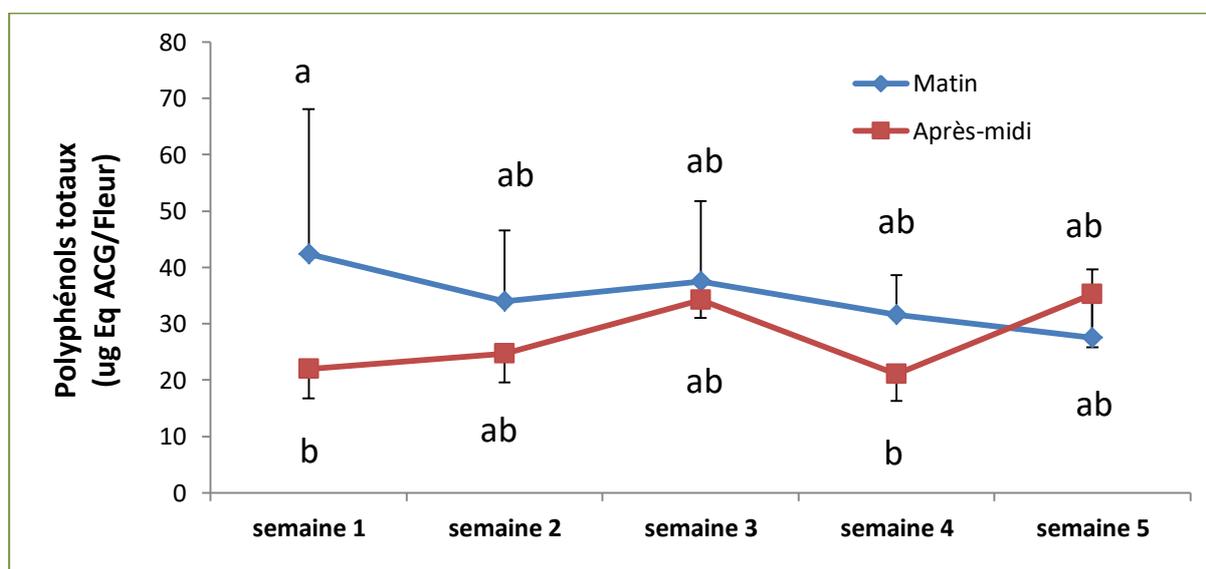
### 6.2.1 Les polyphénols totaux

#### 6.2.1.1 Dans les extraits méthanoliques

Les concentrations des polyphénols dans les extraits méthanoliques et hydriques des fleurs du *M. vulgare* sont exprimées en  $\mu\text{g}$  équivalent de l'acide gallique (Eq ACG) par fleur pour chaque période journalière et hebdomadaire.

La figure 12 indique que les teneurs des polyphénols des échantillons des matins sont de  $27,56 \pm 12,12$  à  $42,42 \pm 25,67 \mu\text{g}$  Eq ACG / fleur et pour celles des après-midis sont de  $21,92 \pm 5,10$  à  $35,19 \pm 9,42 \mu\text{g}$  Eq ACG / fleur, il est noté qu'à la dernière semaine les valeurs des après-midis sont supérieures à celles des matins. L'Anova montre une différence hautement significative entre les deux périodes journalières avec :  $F_{(1,80)} = 8,320$  ;  $P = 0,005$ .

À l'exception de la première semaine, la courbe des matins montre des valeurs proches à partir de la deuxième semaine jusqu'à la fin du cycle, pour les après-midis ceux-ci montrent quelques variations. L'analyse de la variance met en évidence une différence non significative entre les semaines avec :  $F_{(4,80)} = 1,598$  ;  $P = 0,18$  et significative pour l'ensemble de l'essai avec :  $F_{(4, 80)} = 3,453$  ;  $P = 0,0117$  met en évidence trois groupes homogènes selon le test HSD de tukey.



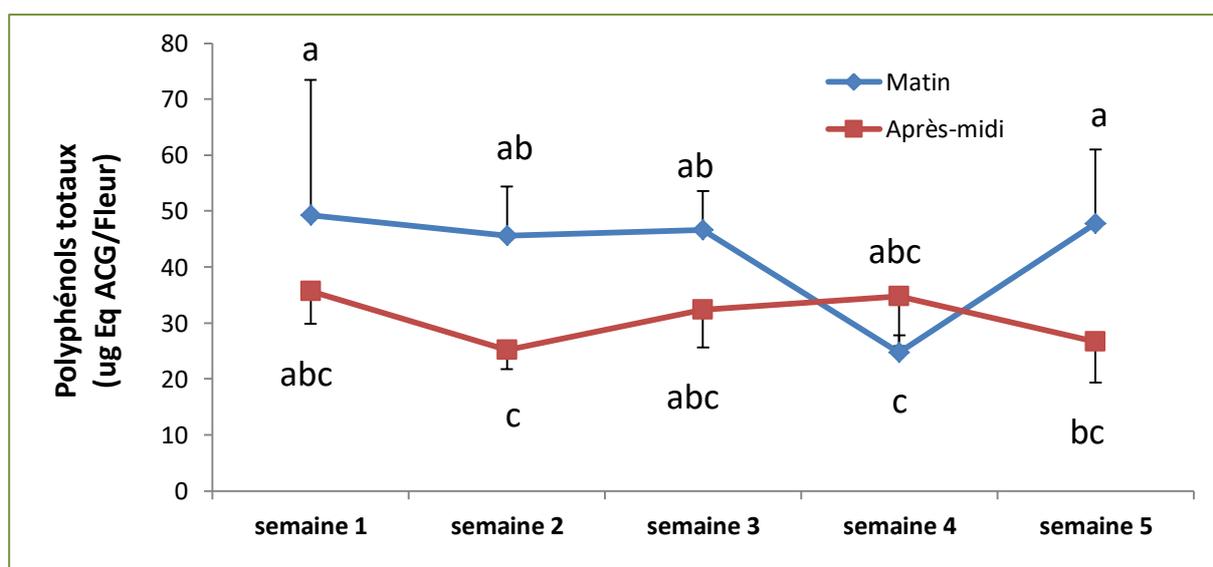
**Figure 12.** Cinétique des teneurs moyennes en polyphénols totaux dans les fleurs des extraits méthanoliques de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.

Moyenne  $\pm$  écart-type ; a et b groupes homogènes par test HSD de Tukey.

### 6.2.1.2 Dans les extraits hydriques

La figure 13 présente les variations des teneurs des polyphénols totaux dans les extraits hydriques semblent être plus ou moins stables avec des valeurs de  $25,187 \pm 3,49$  à  $35,66 \pm 5,81$   $\mu\text{g Eq ACG /fleur}$  pour les après-midis. Il est de même pour les échantillons des matins qui varie de  $47,78 \pm 13,22$  à  $49,20 \pm 24,24$   $\mu\text{g Eq ACG /fleur}$  à l'exception de la quatrième semaine avec  $24,69 \pm 3,06$ . L'anova montre un effet très hautement significatif entre les deux périodes journalières avec :  $F(1,50) = 18,820$  ;  $P < 0,0001$

La comparaison des semaines montre que les teneurs des matins sont supérieures à celles des après-midis sauf pour la quatrième. L'analyse de la variance met en évidence une différence non significative entre les semaines avec :  $F_{(4,50)} = 2,445$  ;  $P = 0,058$  et hautement significative pour l'ensemble de l'essai avec :  $F_{(4,50)} = 4,338$  ;  $P = 0,004$  avec cinq groupes homogènes par le test HSD de tukey.



**Figure 13.** Cinétique des teneurs moyennes en polyphénols totaux dans les fleurs des extraits hydriques de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.

Moyenne  $\pm$  écart-type ; a et b groupes homogènes par test HSD de Tukey.

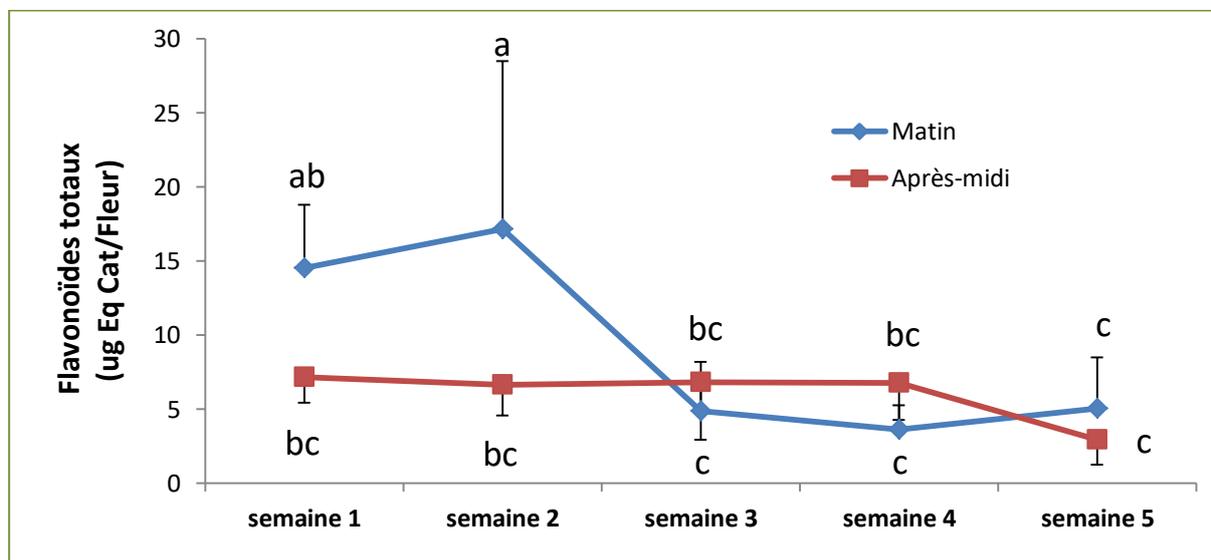
## 6.2.2 Les flavonoïdes totaux

### 6.2.2.1 Dans les extraits méthanoliques

Les concentrations des flavonoïdes totaux dans les extraits méthanoliques et hydriques des fleurs du *M. vulgare* sont exprimées en  $\mu\text{g}$  équivalent de catchecine (Eq CAT) par fleur pour chaque période journalière et hebdomadaire.

La figure 14 indique que les teneurs des flavonoïdes totaux des échantillons des matins sont d'environ  $14,54 \pm 4,26$  à  $17,185 \pm 11,32$   $\mu\text{g Eq CAT} / \text{fleur}$  au niveau des deux premières semaines puis chutent à  $4,87 \pm 3,34$   $\mu\text{g Eq CAT} / \text{fleur}$  à partir de la troisième semaine jusqu'à la fin de la période de floraison. Par contre, au niveau des après-midis, les teneurs sont stables pendant les quatre premières semaines avec une légère chute en fin de cycle de floraison.

L'analyse statistique montre des différences significatives à très hautement significatives avec :  $F_{(1,50)} = 6,594$  ;  $P = 0,013$  pour les périodes,  $F_{(4,50)} = 7,509$  ;  $P < 0,0001$  pour les semaines avec quatre groupes distincts et  $F_{(4,50)} = 5,126$  ;  $P = 0,001$  pour l'ensemble de l'essai avec 4 groupes homogènes selon le test HSD de Tukey.



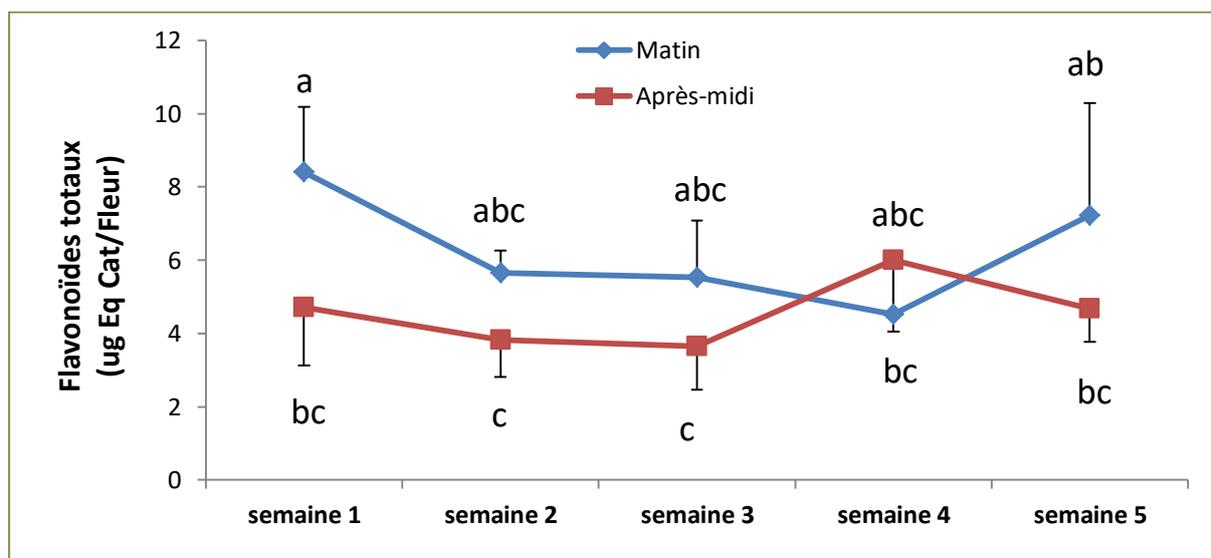
**Figure 14.** Cinétique des teneurs moyennes en flavonoïdes totaux dans les fleurs des extraits méthanoliques de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.

Moyenne  $\pm$  écart-type ; a et b groupes homogènes par test HSD de Tukey.

### 6.2.2.2 Dans les extraits hydriques

La figure 15 présente les variations des teneurs des flavonoïdes totaux dans les extraits hydriques semblent être plus ou moins stables avec des valeurs de  $4,51 \pm 1,44$  à  $8,40 \pm 1,78$   $\mu\text{g Eq CAT} / \text{fleur}$  pour les matins. Il est de même pour les échantillons des après-midis qui varie de  $3,65 \pm 1,19$  à  $5,99 \pm 1,94$   $\mu\text{g Eq CAT} / \text{fleur}$  à l'exception de la quatrième semaine avec  $5,99 \pm 1,95$ . L'Anova montre une différence très hautement significative entre les deux périodes journalières avec :  $F_{(1,50)} = 15,770$  ;  $P = 0,00023$ .

La comparaison des semaines montre que les teneurs des matins sont supérieures à celles des après-midis sauf pour la quatrième. L'analyse de la variance met en évidence une différence significative entre les semaines avec :  $F_{(4,50)} = 3,048$  ;  $P = 0,02$  avec 3 groupes distincts et une interaction hautement significative pour l'ensemble de l'essai avec :  $F_{(4,50)} = 4,124$  ;  $P = 0,005$  avec 5 groupes homogènes selon le test HSD de Tukey. Ce schéma a été remarqué chez les polyphénols des extraits hydriques.



**Figure 15.** Cinétique des teneurs moyennes en flavonoïdes totaux dans les fleurs des extraits hydriques de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.

Moyenne  $\pm$  écart-type ; a et b groupes homogènes par test HSD de Tukey.

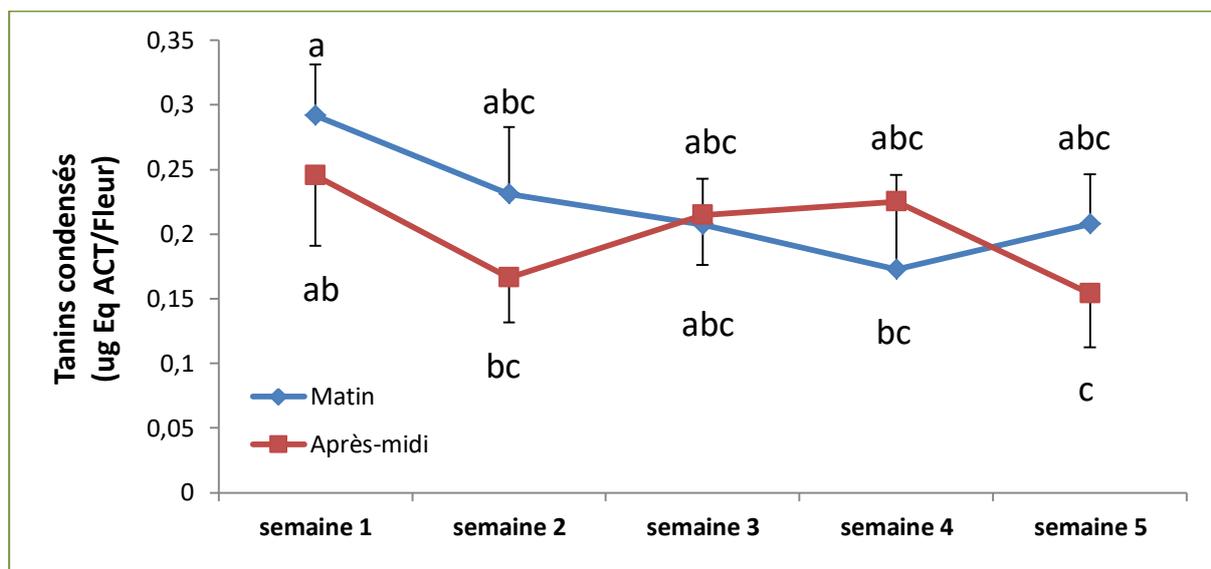
### 6.2.3 Les tanins condensés

#### 6.2.3.1 Dans les extraits méthanoliques

Les concentrations des tanins condensés dans les extraits méthanoliques et hydriques des fleurs du *M. vulgare* sont exprimées en  $\mu\text{g}$  équivalent de l'acide tannique (Eq ACT) fleur pour chaque période journalière et hebdomadaire.

La figure 16 indique que les teneurs des tanins condensés dans les échantillons des matins montre une valeur de  $0,29 \pm 0,039 \mu\text{g Eq ACT / fleur}$  dans la première semaine, puis diminue jusqu'à arrivée à  $0,17 \pm 0,073 \mu\text{g Eq ACT / fleur}$  dans la quatrième semaine et augmente à  $0,21 \pm 0,038 \mu\text{g Eq ACT / fleur}$  dans la fin de cycle de suivie. Par contre, les échantillons des après-midis montrent des variations entre les semaines de  $0,15 \pm 0,041$  à  $0,24 \pm 0,054 \mu\text{g Eq ACT / fleur}$ .

L'analyse statistique montre une différence non significative entre les deux périodes journalières avec :  $F_{(1,50)} = 2,949$  ;  $P = 0,09$ , très hautement significative entre les semaines avec :  $F_{(4,50)} = 6,057$  ;  $P = 0,000470$  avec 2 groupes distincts dont un regroupe seulement la première semaine et significative pour l'ensemble de l'essai avec :  $F_{(4,50)} = 3,305$  ;  $P = 0,0176$  avec 5 groupes homogènes selon le test HSD de tukey.



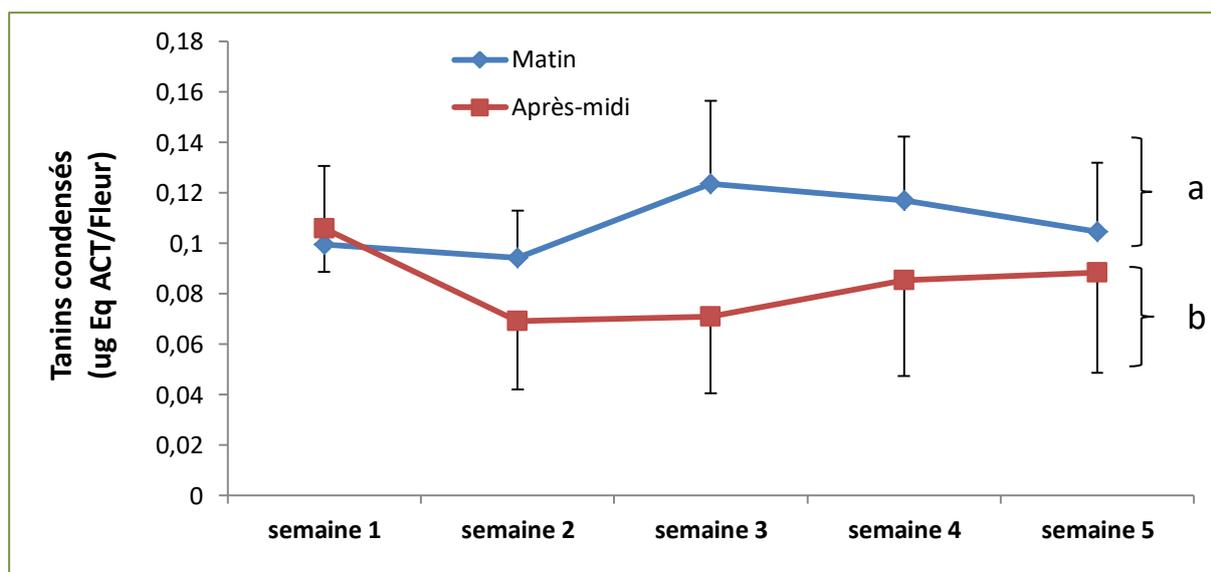
**Figure 16.** Cinétique des teneurs moyennes en tanins condensés dans les fleurs des extraits méthanoliques de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.

Moyenne  $\pm$  écart-type ; a et b groupes homogènes par test HSD de Tukey.

### 6.2.3.2 Dans les extraits hydriques

La figure 17 présente les variations des teneurs des tanins condensés dans les extraits hydriques. Les teneurs des échantillons des matins sont d'environ  $0,094 \pm 0,018$  à  $0,12 \pm 0,033$   $\mu\text{g Eq ACT / fleur}$ , ceux-ci sont supérieurs à celles des après-midis d'environ  $0,11 \pm 0,02$  à  $0,069 \pm 0,027$   $\mu\text{g Eq ACT / fleur}$  sauf au cours de la première semaine où ils semblent être égaux.

L'analyse statistique montre une différence hautement significative entre les deux périodes journalières avec :  $F_{(1,50)} = 9,706$  ;  $P = 0,003$  et non significative entre les semaines avec :  $F_{(4,50)} = 0,950$  ;  $P = 0,44$  et pour l'ensemble de l'essai avec :  $F_{(4,50)} = 1,590$  ;  $P = 0,19$ .



**Figure 17.** Cinétique des teneurs moyennes en tanins condensés dans les fleurs des extraits hydriques de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières.

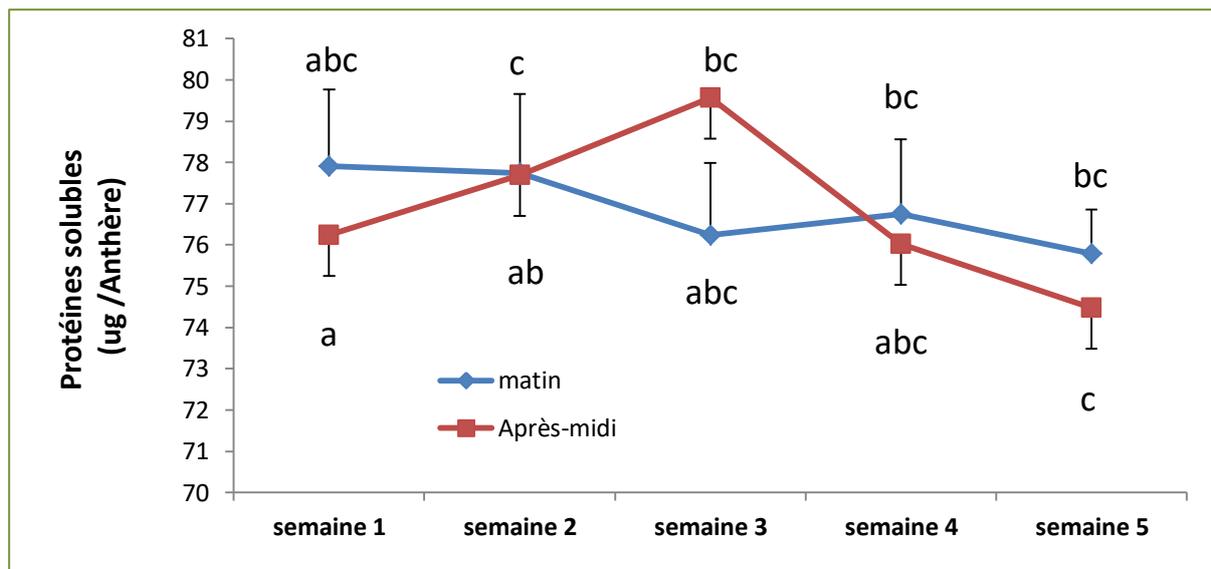
Moyenne  $\pm$  écart-type ; a et b groupes homogènes par test HSD de Tukey.

## 7 Cinétique des métabolites dosés dans les anthères

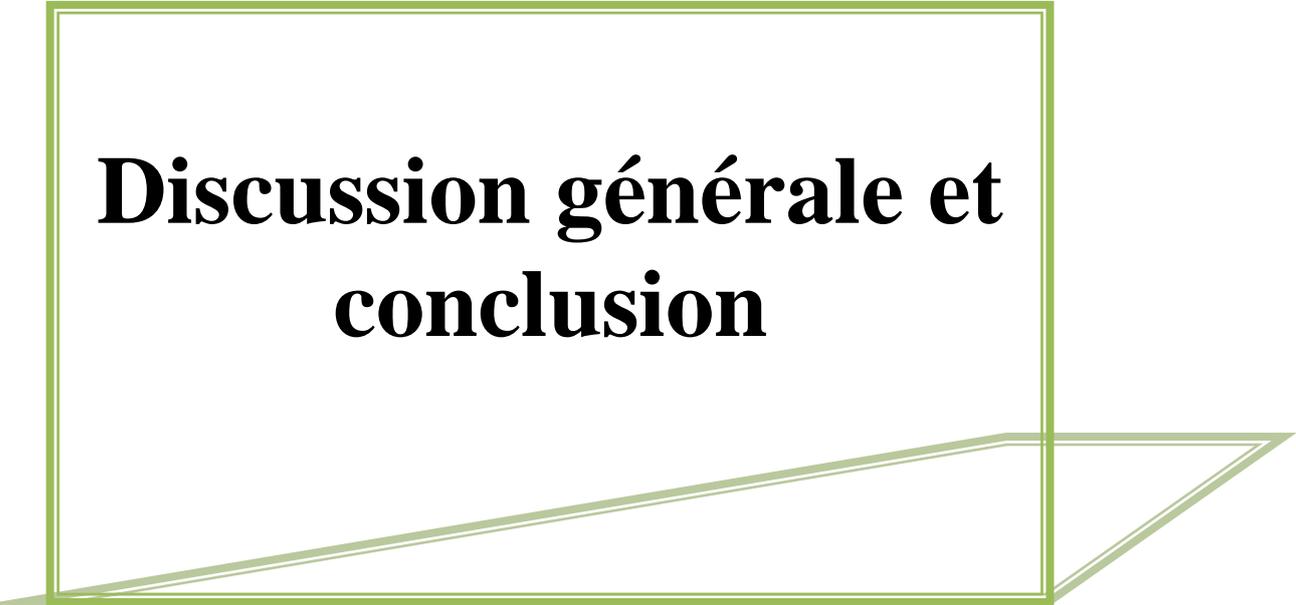
### 7.1 Les protéines solubles

Les concentrations des protéines solubles dans les extraits éthanoliques des anthères des fleurs du *M. vulgare* sont exprimées en  $\mu\text{g}$  par anthère pour chaque période journalière et hebdomadaire.

D'après la figure 18 les deux courbes montrent des réactions inverses depuis le début jusqu'à la quatrième semaine et une légère diminution à la fin de cycle de suivie, avec des moyennes de  $75,79 \pm 1,070$  à  $77,91 \pm 1,85$   $\mu\text{g}$  / anthère pour les matins et de  $74,48 \pm 2,16$  à  $79,57 \pm 2,20$   $\mu\text{g}$  / anthère pour les après-midis. L'analyse statistique montre une différence significative entre les périodes journalières avec :  $F_{(1,50)} = 5,97$  ;  $P = 0,018$ , très hautement significative entre les semaines avec :  $F_{(4,50)} = 8,95$  ;  $P < 0,0001$  avec 2 groupes distincts dont un regroupe seulement la première semaine et hautement significative pour l'ensemble de l'essai avec :  $F_{(4,50)} = 4,94$  ;  $P = 0,0019$  avec 5 groupes homogènes selon le test HSD de tukey.



**Figure 18.** Cinétique des teneurs moyennes en protéines solubles dans les anthères de *M. vulgare* au cours du stade reproducteur (en semaines) en deux périodes journalières. Moyenne  $\pm$  écart-type ; a et b groupes homogènes par test HSD de Tukey.



**Discussion générale et  
conclusion**

## Discussion générale et conclusion

---

Notre travail est complémentaire à un suivi entomologique qui met en relation les plantes et insectes pollinisateurs dans la commune d'El Hammamet de la wilaya de Tébessa. Le site d'étude a pour plante dominante le *Marrubium vulgare*, connue sous le nom de Marrube blanc appartenant à la famille des lamiaceae. Nous pouvons imaginer que les insectes pollinisateurs, dont les abeilles, dépendent de cette plante, à la quête de nourriture ou autres. Les périodes monoflorales obligent ces dernières à se rabattre sur ce qui est présent. Dans notre cas, cette espèce attire beaucoup de pollinisateurs potentiels, d'où la curiosité d'étudier le contenu en principes actifs des fleurs en parallèle au volet entomologique par nos collègues écologues.

*M. vulgare* est une plante vivace, dotée d'un feuillage aromatique d'une odeur assez prononcée. Sa floraison nectarifère et mellifère s'étale de mai à septembre en général, mais dans notre cas, cette période de floraison a été notée de juin jusqu'au début de juillet. Cette phase paraît très courte en comparaison de ce qui est cité précédemment, ceci peut être expliqué par les fortes chaleurs notées l'été de 2022 qui a accéléré ou raccourci cette phase florifère en plus de la rareté des pluies.

Le nombre d'étages floraux et le nombre de fleurs épanouies peuvent jouer un rôle important dans la quantité de visiteurs tels que les abeilles. Au cours de notre étude, on note que le nombre d'étages floraux chez *M. vulgare* est compris entre  $3,83 \pm 0,75$  et  $6,66 \pm 1,21$  par tige tandis que le nombre de fleurs par étage est entre  $1,67 \pm 1,15$  et  $6 \pm 1,16$  qui varient au cours du stade reproducteur. Ces résultats corroborent avec ceux annoncés par Lunca (2008) qui note que chaque tige a en moyenne 7 étages floraux au maximum la floraison, composés de neuf fleurs avec un cycle de vie moyen de deux jours. Le nombre de fleurs ouvertes/étages commencent à augmenter jusqu'à atteindre un maximum entre la deuxième et la quatrième semaine de floraison, puis diminuent. Cet état de fait du cycle de début et fin de floraison est noté chez la plupart des plantes, comme l'indiquent les travaux de Helenurm et Barrett (1987) sur 12 espèces florales. Le nombre d'étages avec des fleurs ouvertes peut augmenter le nombre d'insectes pollinisateurs au niveau de ces semaines de floraison, tandis que leur diminution peut amener les insectes à visiter d'autres plantes ou sites.

*M. vulgare* est l'une des plantes mellifères visitées par les abeilles et les insectes pollinisateurs pour leur nectar riche en sucres et d'autres métabolites et leur pollen riche en protéines (Louveaux, 1980 ; Bonté et Desmoulière, 2013). Au stade reproducteur, il est possible que la plante modifie la production et la concentration de certains métabolites pour favoriser la pollinisation ou la protection des organes reproducteurs. Aussi, pour faire face au stress environnemental, les plantes synthétisent un grand nombre de métabolites secondaires

## Discussion générale et conclusion

---

(Croteau *et al.*, 2000). Elles dérivent de métabolites primaires qui ont une fonction vitale pour les organismes vivants tels que les glucides, protéines et lipides (Iriti et Faoro, 2009). Ils protègent les plantes contre les attaques des herbivores et d'agents pathogènes, ils servent comme phytohormones ou encore comme substances stimulantes pour les pollinisateurs (Kimura *et al.*, 2001).

Le suivi des métabolites a été au cours des cinq semaines de floraison a raison de deux périodes journalières matin et après-midis. Notre étude sur la cinétique hebdomadaire des sucres indique une légère diminution en fin de cycle reproducteur avec des valeurs comprises entre  $65,64 \pm 3,38$  et  $196,34 \pm 84,81$  ug Eq G /fleur. Les recherches de Sood *et al.* (2006) sur les fleurs de deux espèces montrent que la teneur en sucres a diminué lorsque la fleur a atteint son stade de pleine floraison. Tandis que Shahri *et al.* (2011) indique une augmentation des sucres pendant l'ouverture des fleurs et diminution en cours de sénescence. Les résultats de Chabert *et al.* (2020) sur le nectar de tournesol indique que les quantités des sucres du nectar augmentent avec la température jusqu'à un optimum de 32 °C et baissent si elle dépasse cette valeur. Il indique aussi que l'humidité de l'air peut contrôler également ces quantités. Ces résultats sont opposés à ceux de Petanidou et Smets (1996) sur les plantes méditerranéennes, ceux-ci montrent que toutes les valeurs de nectar, notamment le volume par fleur, la teneur en sucre et la concentration, ont augmenté avec la température jusqu'à 38 °C, tant que les plantes n'étaient pas stressées par l'eau. Tandis que Azhar *et al.* (2011) note que le métabolisme des glucides est très sensible aux conditions hydriques des plantes. Nos résultats montrent des quantités de sucres plus ou moins constantes, on peut s'attendre à la présence de la même quantité de visiteurs au niveau de cette plante en corrélation avec le nombre de fleurs ouvertes.

Le deuxième métabolite suivi est les protéines, nous montrent une augmentation des teneurs en protéines dans les fleurs du *M. vulgare* au cours de la floraison avec des valeurs comprises entre  $58,66 \pm 20,77$  et  $159,77 \pm 46,02$  µg/fleur. Cette augmentation est constatée aussi bien le matin que l'après-midi. Gell *et al.* (1986) au cours de leurs études sur les fleurs de *Nicotiana glauca* montrent que la quantité totale et la concentration de protéines dans le stigmate augmentent au cours du développement de la fleur.

Les quantités en protéines dans le nectar et dans le pollen étaient respectivement entre  $58,66 \pm 20,77$  et  $159,77 \pm 46,02$  µg/fleur et entre  $74,48 \pm 2,16$  et  $79,57 \pm 2,20$  µg/anthère. Furuyama et Dzelzkalns (1999), trouvent que les niveaux de protéine observés dans les pistils des fleurs ouvertes sont plus élevés, par contre dans les anthères sont plus faibles. Van Herpen (1981) lors de son étude sur les fleurs de *Petunia hybrida* a conclu que

## Discussion générale et conclusion

---

la température affecte les teneurs en protéines dans les styles et les anthères. La cinétique des protéines du pollen montre une diminution au cours de ce stade ainsi qu'un pic en milieu du stade en après-midis que matin.

Les abeilles transportent les métabolites secondaires présents dans le nectar et le pollen qui ont certaines propriétés biologiques, qu'elles utilisent plus tard dans la production du miel. Les quantités de ces métabolites secondaires pour certains sont dans les extraits méthanoliques plus élevées que celles dans les extraits aqueux. Les teneurs moyennes en polyphénols totaux sont entre 21,07 et 42,42  $\mu\text{g Eq ACG}/\text{fleur}$  dans les extraits méthanoliques et entre 24,69 et 49,20  $\mu\text{g Eq ACG}/\text{fleur}$  dans les extraits aqueux. Les flavonoïdes sont entre 2,93 et 17,185  $\mu\text{g Eq CAT}/\text{fleur}$  dans les extraits méthanoliques et entre 3,65 et 8,40  $\mu\text{g Eq CAT}/\text{fleur}$  dans les extraits aqueux, et les tannins sont entre 0,07 et 0,12  $\mu\text{g Eq ACT}/\text{fleur}$  dans les extraits méthanoliques et 0,07 et 0,12  $\mu\text{g Eq ACT}/\text{fleur}$  dans les extraits aqueux. Nos résultats sont similaires à ceux de Mittal et Nanda (2016) où la plupart des constituants des plantes sont solubles dans l'alcool avec 8,66% tandis que dans l'eau, ils sont de 5,90%. Stankovic (2011) a trouvé que la solubilité élevée des polyphénols dans les solvants polaires donne la concentration élevée de ces composés dans les extraits obtenus. Les valeurs moyennes en polyphénols et tannins semblent plus ou moins stables au cours de la période de floraison, tandis que les flavonoïdes montrent une diminution. Jia *et al.* (2016) au cours d'une étude sur les feuilles et les fleurs de thé indique que la plupart des flavonoïdes ont diminué au cours du développement de la fleur.

Wojakowska *et al.* (2013), montre que l'augmentation des concentrations des métabolites secondaires tels que les composés phénoliques au cours d'une infection par agent pathogène est pour protéger les plantes puis diminue. Verma et Shukla (2015) lient ces variations aux changements des conditions environnementales au cours de la vie de la plante en fonction de leurs besoins. Ebrahimi *et al.* (2008) montre ainsi l'effet de plusieurs facteurs extrinsèques tels que les facteurs géographiques, climatiques et environnementaux sur la teneur des composés phénoliques. On note une cinétique identique des flavonoïdes et tanins des extraits hydriques, en particulier la diminution des valeurs au cours de la quatrième semaine, ce qui nous suppose qu'une substance n'est pas soluble pas dans l'eau tant que la température est élevée au cours de cette semaine où elle était en moyenne de 40 °C. On trouve que le *M. vulgare* a des quantités de flavonoïdes plus élevées à ceux des tanins. Bouterfas *et al.* (2013) a exposé des résultats différents indiquant que les extraits méthanoliques des fleurs accumulent plus des tannins condensés que des flavonoïdes, il montre que l'utilisation de

## Discussion générale et conclusion

---

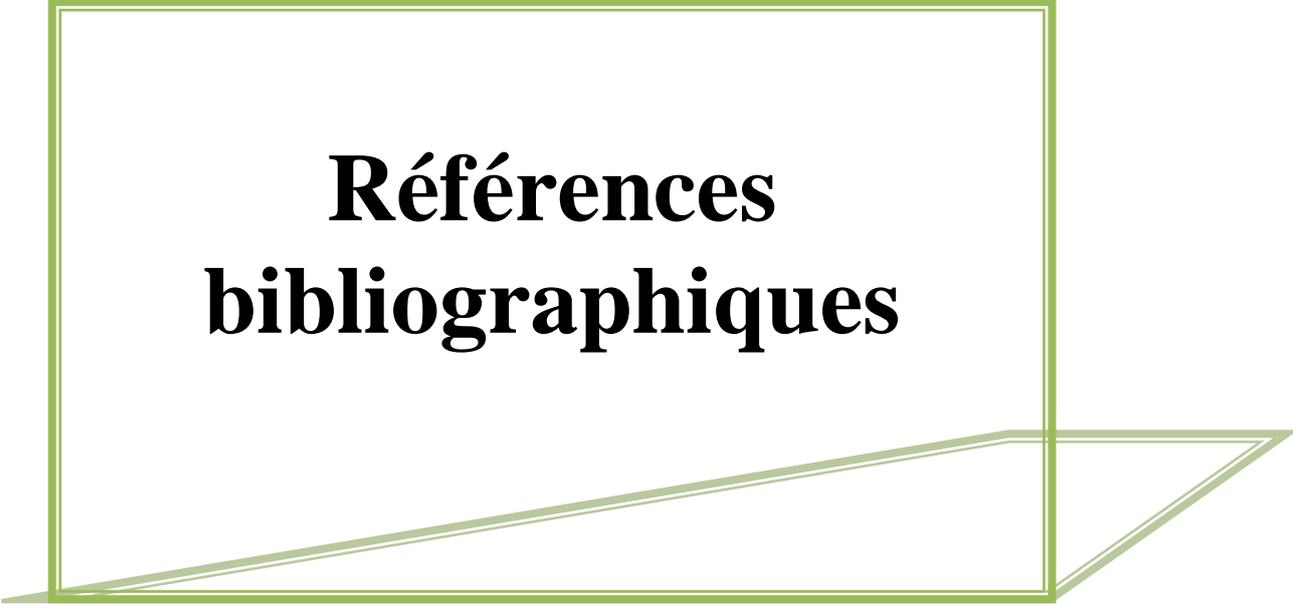
différentes méthodes de quantification et d'extraction, réduisent la fiabilité des comparaisons entre les études.

Plusieurs études sur différentes espèces mettent en évidence l'effet des paramètres biotiques et abiotiques par une augmentation ou diminution des métabolites secondaires notamment, les polyphénols totaux, les flavonoïdes et les tanins, on peut citer les hautes températures (Barani *et al.*, 2021), le manque d'eau (Zobayed *et al.*, 2007 ; Azhar *et al.*, 2011), la lumière (Verma et Shukla, 2015), le stress salin (Akula et Ravishankar, 2011), la durée du jour et les périodes journalières (Benarfa *et al.*, 2019), les variations saisonnières (Prinsloo et Nogemane, 2018). McClung (2006) présente l'effet de cycle jour et nuit et les variations des conditions climatiques entre ces deux périodes sur le métabolisme des plantes, ceux qui peuvent expliquer les concentrations plus élevées de la plupart des métabolites des fleurs de *M. vulgare* les matins que les après-midis.

Les variations dans les teneurs des métabolites du nectar et du pollen sont dépendantes de facteurs mentionnés précédemment représentés par les conditions climatiques qui varient entre les semaines et les heures du jour en corrélation avec les températures et la biologie de la plante. Tous ces changements peuvent diminuer la pollinisation et affecter le taux de visite des pollinisateurs et avoir des répercussions sur la reproduction de cette plante. En effet, la diminution de la quantité de sucre au cours du temps affecte négativement les performances de vol des abeilles (Hendriksma *et al.*, 2014). D'autres auteurs ont également indiqué que le taux de sécrétion de nectar, la concentration en sucre et la teneur en énergie sont déterminants dans la relation plante/pollinisateur (Cruden *et al.*, 1983 ; Pacini et Nepi, 2007 ; Galetto et Bernardello, 2004). Par conséquent, la sécrétion de nectar est essentielle aux plantes dépendantes de la pollinisation par les insectes pour leur reproduction (Shuel, 1992).

Au cours de cette étude, nous avons constaté que certains métabolites sont plus sensibles que d'autres vis-à-vis des fluctuations biotiques et abiotiques qui peut se répercuter sur la quantité du nectar et de pollen pris à différents moments du cycle de floraison et du jour par les pollinisateurs et delà sur le miel pour les abeilles. On suppose que la composition chimique du nectar et de pollen peut varier en fonction de la plante, de son stade de développement, de l'heure de la journée et même, de facteurs environnementaux tels que la température et l'humidité. Ces variations peuvent influencer la préférence des abeilles pour certaines plantes et affecter leur comportement de butinage.

Cette contribution est loin d'avancer des confirmations, il est recommandé d'utiliser des techniques plus adéquates et un suivi plus précis.



**Références  
bibliographiques**

- Abrol, D. P. (2012). *Pollination Biology: Biodiversity Conservation And Agricultural Production*. Ed. Springer, New York, pp 792.
- Aćimović, M., Jeremić, K., Salaj, N., Gavarić, N., Kiprovski, B., Sikora, V., & Zeremski, T. (2020). *Marrubium Vulgare L.: A Phytochemical And Pharmacological Overview*. *Molecules*, 25(12), 2898.
- Adrian, J., Potus, J., Poiffait, A., & Dauvillier, P. (1998). *Introduction A L'analyse Nutritionnelle Des Denrées Alimentaires*, Ed. Lavoisier, Paris, pp 29-145.
- Ahmed, B., Masoodi, M. H., Siddique, A. H., & Khan, S. (2010). *A New Monoterpene Acid From Marrubium Vulgare With Potential Antihepatotoxic Activity*. *Natural Product Research*, 24(18), 1671-1680.
- Ahouandjinou, T. B., Tossou, M. G., Yédomonhan, H., Zanou, A., Adomou, A. C., Akoègninou, A., & Koudegnan, C. M. (2017). *Importance Du Couplage De D'inventaire Des Plantes Melliferes Et De L'analyse Pollinique Des Miels De La Saison Des Pluies En Zone Ouest Soudanienne Au Nord-Bénin*. *European Scientific Journal*, 13(6), 1857-7881.
- Ahvazi, M., Balali, G. R., Jamzad, Z., & Saeidi, H. (2018). *Taxonomical, Morphological And Pharmacological Review Of Marrubium Vulgare L., An Old Medicinal Plant In Iran*. *Journal Of Medicinal Plants*, 1(65), 7-24.
- Akula, R., & Ravishankar, G. A. (2011). *Influence Of Abiotic Stress Signals On Secondary Metabolites In Plants*. *Plant Signaling And Behavior*, 6(11), 1720-1731.
- Albuquerque, U. P., Patil, U., & Máthé, Á. (2018). *Medicinal And Aromatic Plants Of South America: Brazil (Vol. 5)*. Ed. Springer, Netherlands, Pp 319.
- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P. A., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, C.E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellin, R., Medellin-Morales, S., Nabhan, G. P., Pavlik, B., Tepedino, V., Torchio, P., & Walker, S. (1998). *The Potential Consequences Of Pollinator Declines On The Conservation Of Biodiversity And Stability Of Food Crop Yields*. *Conservation Biology*, 12(1) 8-17.
- Almeida-Muradian, L. B. D., Pamplona, L. C., Coimbra, S., & Barth, O. M. (2005). *Chemical Composition And Botanical Evaluation Of Dried Bee Pollen Pellets*. *Journal Of Food Composition And Analysis*, 18(1), 105-111.
- Amakpe, F., Akouehou, G. S., De Graaf, D. C., & Sinsin, B. (2015). *Determination Of The Silvo-Melliferous Regions Of Benin: A Nationwide Categorization Of The Land Based On Melliferous Plants Suitable For Timber Production*. *Journal Of Agriculture And Rural Development In The Tropics And Subtropics (JARTS)*, 116(2), 143-156.

## Références bibliographiques

---

- Anton, R., & Witchel, M. (2003). *Plantes Thérapeutiques : Tradition, Pratique Officinale, Science Et Thérapeutique*. Ed. Technique Et Documentation, Paris, Pp 669.
- APG, III (2009). An Update Of The Angiosperm Phylogeny Group Classification For The Orders And Families Of Flowering Plants: APG III. *Botanical Journal Of The Linnaean Society*, 161, 105-121.
- Appleton, R. A., Fulke, J. W. B., Henderson, M. S., & McCrindle, R. (1967). The Stereochemistry Of Marrubiin. *Journal Of The Chemical Society C: Organic*, 1943-1947.
- Asadipour, A., Mehrabani, M., Nazeri, V., & Tabarraii, M. (2005). Composition Of The Essential Oil Of *Marrubium Vulgare* L. *Pharmaceutical Sciences*, 2, 75-82.
- Asheesh, K., Singhal, K. C., Sharma, R. A., Vyas, G. K., & Vinod, K. (2013). Total Phenolic And Antioxidant Activity Of *Catharanthus Roseus* In Different Geographical Locations Of Rajasthan. *Asian Journal Of Experimental Biological Sciences*, 4(1), 155-158.
- Azhar, N., Hussain, B., Ashraf, M. Y., & Abbasi, K. Y. (2011). Water Stress Mediated Changes In Growth, Physiology And Secondary Metabolites Of *Desi Ajwain* (*Trachyspermum Ammi* L.). *Pakistan Journal Of Botany*, 43(1), 15-19.
- Ba, K., Tine, E., Destain, J., Cissé, N., & Thonart, P. (2010). Étude Comparative Des Composés Phénoliques, Du Pouvoir Antioxydant De Différentes Variétés De Sorgho Sénégalais Et Des Enzymes Amylolytiques De Leur Malt. *Biotechnologie, Agronomie, Société Et Environnement*, 14(1), 131-139.
- Baillon, H. (1891). *Dictionnaire De Botanique*. Tome 3. Ed. Hachette, Paris, Pp 313.
- Baker, H. G. (1977). Non-Sugar Chemical Constituents Of Nectar. *Apidologie*, 8(4), 349-356.
- Baker, H. G., & Baker, I. (1973). Amino-Acids In Nectar And Their Evolutionary Significance. *Nature*, 241(5391), 543-545.
- Balendres, M. A., Nichols, D. S., Tegg, R. S., & Wilson, C. R. (2016). Metabolomes Of Potato Root Exudates: Compounds That Stimulate Resting Spore Germination Of The Soil-Borne Pathogen *Spongospora Subterranea*. *Journal Of Agricultural And Food Chemistry*, 64(40), 7466-7474.
- Barajas-López, J. D. D., Serrato, A. J., Cazalis, R., Meyer, Y., Chueca, A., Reichheld, J. P., & Sahrawy, M. (2011). Circadian Regulation Of Chloroplastic F And M Thioredoxins Through Control Of The CCA1 Transcription Factor. *Journal Of Experimental Botany*, 62(6), 2039-2051.
- Barani, Y. H., Zhang, M., & Wang, B. (2021). Effect Of Thermal And Ultrasonic Pretreatment On Enzyme Inactivation, Color, Phenolics And Flavonoids Contents Of Infrared Freeze-Dried Rose Flower. *Journal Of Food Measurement And Characterization*, 15(2), 995-1004.
- Baricevic, D., Umek, A., Kreft, S., Maticic, B., & Zupancic, A. (1999). Effect Of Water Stress And Nitrogen Fertilization On The Content Of Hyoscyamine And Scopolamine In The Roots

## Références bibliographiques

---

- Of Deadly Nightshade (*Atropa Belladonna*). *Environmental And Experimental Botany*, 42(1), 17-24.
- Barrera, E., & Nobel, P. S. (2004). Nectar: Properties, Floral Aspects, And Speculations On Origin. *Trends In Plant Science*, 9(2), 65-69.
  - Barton, K. E. (2007). Early Ontogenetic Patterns In Chemical Defense In *Plantago* (*Plantaginaceae*): Genetic Variation And Trade-Offs. *American Journal Of Botany*, 94(1), 56-66.
  - Beck, S. D. (1965). Resistance Of Plants To Insects. *Annual Review Of Entomology*, 10(1), 207-232.
  - Belhassen, M, R. (2007). *La Tunisie Au Fil Des Randonnées Récits De Voyages, Au 18 Eme, 19 Eme Et 20 Eme Siècle*. Ed. Maison Arabe Du Livre, Tunis, Pp 138.
  - Belzung, E. (1990). *Anatomie Et Physiologie Végétale*. Ed. Ancienne Librairie Germer Baillaire, Paris, Pp 564.
  - Benarfa, A., Gourine, N., Mahfoudi, R., Harrat, M., & Yousfi, M. (2019). Effect Of Seasonal And Regional Variations On Phenolic Compounds Of *Deverra Scoparia* (Flowers/Seeds) Methanolic Extract And The Evaluation Of Its In Vitro Antioxidant Activity. *Chemistry & Biodiversity*, 16(11), E1900420.
  - Beutler, R. (1953). Nectar. *Bee World*, 34(6), 106-116.
  - Biondi, D., Cianci, P., Geraci, C., Ruberto, G., & Piattelli, M. (1993). Antimicrobial Activity And Chemical Composition Of Essential Oils From Sicilian Aromatic Plants. *Flavour And Fragrance Journal*, 8(6), 331-337.
  - Blasing, O. E., Gibon, Y., Gunther, M., Hohne, M., Morcuende, R., Osuna, D., Thimm, O., Usadel, B., Scheible, W., & Stitt, M. (2005). Sugars And Circadian Regulation Make Major Contributions To The Global Regulation Of Diurnal Gene Expression In *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 17(12), 3257-3281.
  - Bobrowiec, P. E. D., & Oliveira, P. E. (2012). Removal Effects On Nectar Production In Bat-Pollinated Flowers Of The Brazilian Cerrado. *Biotropica*, 44(1), 1-5.
  - Boizot, N., & Charpentier, J. P. J. P. (2006). Méthode Rapide D'évaluation Du Contenu En Composés Phénoliques Des Organes D'un Arbre Forestier. *Cahier Des Techniques De l'Institut National De La Recherche Agronomique*, 79-82.
  - Bonnier, G. (1909). *La Végétation De La France, Flore Complète*. Tome, 9, 25-26.
  - Bonté, F., & Desmoulière, A. (2013). Le Miel: Origine Et Composition. *Actualités Pharmaceutiques*, 52(531), 18-21.
  - Bonté, F., Rossant, A., Archambault, J. C., & Desmoulière, A. (2011). Miels Et Plantes: De La Thérapeutique A La Cosmétique. *La Phytothérapie Européenne*, 63, 22-28.

## Références bibliographiques

---

- Botineau, M. (2010). *Botanique Systématique Et Appliquée Des Plantes A Fleurs*. Ed. Technique Et Documentation, Paris, Pp 1024.
- Bouhadjar, I. H. (2022). Characterization Of Soils Occupied By The Species *Marrubium Vulgare* L. *Plant Archives*, 22(1), 437-441.
- Boulila, A., Sanaa, A., Salem, I. B., Rokbeni, N., M'rabet, Y., Hosni, K., & Fernandez, X. (2015). Antioxidant Properties And Phenolic Variation In Wild Populations Of *Marrubium Vulgare* L.(Lamiaceae). *Industrial Crops And Products*, 100(76), 616-622.
- Bouterfas, K., Mehdadi, Z., Latreche, A., Hazem, Z., & Bouredja, N. (2013). Quantification De Quelques Polyphénols De *Marrubium Vulgare* L. Du Mont De Tessala (Algérie Occidentale) Pendant Les Deux Périodes De Végétation Et De Floraison. *Les Technologies De Laboratoire*, 8(31), 34-41.
- Bradford, M. M. (1976). A Rapid And Sensitive Method For The Quantitation Of Microgram Quantities Of Protein Utilizing The Principle Of Protein-Dye Binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1-2), 248-254.
- Bräuchler, C., Meimberg, H., & Heubl, G. (2010). Molecular Phylogeny Of Menthinae (Lamiaceae, Nepetoideae, Mentheae)–Taxonomy, Biogeography And Conflicts. *Molecular Phylogenetics And Evolution*, 55(2), 501-523.
- Broadhurst, R. B., & Jones, W. T. (1978). Analysis Of Condensed Tannins Using Acidified Vanillin. *Journal Of The Science Of Food And Agriculture*, 29(9), 788-794.
- Brodschneider, R., & Crailsheim, K. (2010). Nutrition And Health In Honey Bees. *Apidologie*, 41(3), 278-294.
- Broun, P., Liu, Y., Queen, E., Schwarz, Y., Abenes, M. L., & Leibman, M. (2006). Importance Of Transcription Factors In The Regulation Of Plant Secondary Metabolism And Their Relevance To The Control Of Terpenoid Accumulation. *Phytochemistry Reviews*, 1(5), 27-38.
- Bruce, T. J., Wadhams, L. J., & Woodcock, C. M. (2005). Insect Host Location: A Volatile Situation. *Trends In Plant Science*, 10(6), 269-274.
- Buchmann, S. L., & Nabhan, G. P. (1996). The Pollination Crisis. *The Sciences*, 36(4), 22-27.
- Burd, M. (1994). Bateman's Principle And Plant Reproduction: The Role Of Pollen Limitation In Fruit And Seed Set. *The Botanical Review*, 60(1), 83-139.
- Castro, E. M., Pinto, J. E. B. P., Bertolucci, S. K., Malta, M. R., Cardoso, M. D. G., & De M Silva, F. A. (2007). Coumarin Contents In Young *Mikania Glomerata* Plants (Guaco) Under Different Radiation Levels And Photoperiod. *Acta Farmaceutica Bonaerense*, 25(3), 387- 392.
- Chabert, S., Sénéchal, C., Fougereux, A., Pousse, J., Richard, F., Nozières, E., Geist, O., Vincent Guillemard, V., Leylavergne, S., Malard, C., Benoist, A., Carré, G., Caumes, E., Cenier, C., Treil, A., Danflous, S., & Vaissière, B.E. (2020). Effect Of Environmental

## Références bibliographiques

---

- Conditions And Genotype On Nectar Secretion In Sunflower (*Helianthus Annuus* L.). *Oilseeds And Fats Crops And Lipids*, 27, 51.
- Chang, C. C., Yang, M. H., Wen, H. M., & Chern, J. C. (2002). Estimation Of Total Flavonoid Content In Propolis By Two Complementary Colorimetric Methods. *Journal Of Food And Drug Analysis*, 10(3), 178–182.
  - Chinnusamy, V., Zhu, J., & Zhu, J. K. (2007). Cold Stress Regulation Of Gene Expression In Plants. *Trends In Plant Science*, 12(10), 444-451.
  - Chittka, L., & Schürkens, S. (2001). Successful Invasion Of A Floral Market. *Nature*, 411(6838), 653-653.
  - Cirak, C., Radusiene, J., Karpaviciene, B., Camas, N., Odabas, M.S. (2013). Changes Inphenolic Content Of Wild And Greenhouse Grown *Hypericum Triquetrifolium*during Plant Development. *Turkish Journal Of Agriculture And Forestry*, 37(3), 307–314.
  - Crepet, W. L. (1984). Advanced (Constant) Insect Pollination Mechanisms: Pattern Of Evolution And Implications Vis-À-Vis Angiosperm Diversity. *Annals Of The Missouri Botanical Garden*, 71(2) 607-630.
  - Croteau, R., Kutchan, T.M., & Lewis, N.G. (2000). Natural Products (Secondary Metabolites). *Biochemistry And Molecular Biology Of Plants*. 24, 1250-1319.
  - Cruden, R.W., Hermann,S.M., & Peterson, S. (1983). Patterns Of Nectar Production And Plant-Pollinator. *Coevolution*, 80–125.
  - Damerджи, A., & Chekrouni, I. (2015). Composition Et Structure Des Gastéropodes Dans Les Stations A *Marrubium Vulgare* L.(Labiatae) Dans Les Monts De Tlemcen, Algérie. *Afrique Science: Revue Internationale Des Sciences Et Technologie*, 11(2), 85-96.
  - Descamps, C., Quinet, M., & Jacquemart, A. L. (2021). Climate Change–Induced Stress Reduce Quantity And Alter Composition Of Nectar And Pollen From A Bee-Pollinated Species (*Borago Officinalis*, Boraginaceae). *Frontiers In Plant Science*, 12, 755843.
  - Djahra, A. B., Bordjiba, O., & Benkherara, S. (2015). Activité Antibactérienne Des Flavonoides D'une Plante Médicinale Spontanée *Marrubium Vulgare* L. De La Région d'El Tarf (Nord-Est Algérien). *Synthèse: Revue Des Sciences Et De La Technologie*, 24, 29-37.
  - Dmitruk, M., & Haratym, W. (2014). Morphological Differentiation Of Non-Glandular And Glandular Trichomes On *Marrubium Vulgare* L. *Modern Phytomorphology*, 6, 85-88.
  - Doan, A. T., Ervin, G., & Felton, G. (2004). Temporal Effects On Jasmonate Induction Of Anti-Herbivore Defense In *Physalis Angulata*: Seasonal And Ontogenetic Gradients. *Biochemical Systematics And Ecology*, 32(2), 117-126.
  - Dodd, M. E., Silvertown, J., & Chase, M. W. (1999). Phylogenetic Analysis Of Trait Evolution And Species Diversity Variation Among Angiosperm Families. *Evolution*, 53(3), 732-744.

## Références bibliographiques

---

- Donaldson, J. R., Stevens, M. T., Barnhill, H. R., & Lindroth, R. L. (2006). Age-Related Shifts In Leaf Chemistry Of Clonal Aspen (*Populus Tremuloides*). *Journal Of Chemical Ecology*, 32(7), 1415-1429.
- Dongock, D. N., Mapongmetse, P. M., Abdoulaye, M., & Noiha, N.V. (2017). Ethnological Studies On Melliferous Plants Of The Soudano-Sahelian Zone Of Chad. *Journal Of Medicinal Plants*, 5(3), 193-198.
- Dorman, H. D., & Deans, S. G. (2000). Antimicrobial Agents From Plants: Antibacterial Activity Of Plant Volatile Oils. *Journal Of Applied Microbiology*, 88(2), 308-316.
- Dreywood, R. (1946). Qualitative Test For Carbohydrate Material. *Industrial & Engineering Chemistry Analytical Edition*, 18(8), 499-499.
- Ebrahimi, S. N., Hadian, J., Mirjalili, M. H., Sonboli, A., & Yousefzadi, M. (2008). Essential Oil Composition And Antibacterial Activity Of *Thymus Caramanicus* At Different Phenological Stages. *Food Chemistry*, 110(4), 927-931.
- Eckhardt, M., Haider, M., Dorn, S., & Müller, A. (2014). Pollen Mixing In Pollen Generalist Solitary Bees: A Possible Strategy To Complement Or Mitigate Unfavourable Pollen Properties?. *Journal Of Animal Ecology*, 83(3), 588-597.
- Elger, A., Lemoine, D. G., Fenner, M., & Hanley, M. E. (2009). Plant Ontogeny And Chemical Defence: Older Seedlings Are Better Defended. *Oikos*, 118(5), 767-773.
- Elias, T. S., & Gelband, H. (1976). Morphology And Anatomy Of Floral And Extrafloral Nectaries In *Campsis* (Bignoniaceae). *American Journal Of Botany*, 63(10), 1349-1353.
- Elias, T. S., Rozich, W. R., & Newcombe, L. (1975). The Foliar And Floral Nectaries Of *Turnera Ulmifolia* L. *American Journal Of Botany*, 62(6), 570-576.
- El-Leithy, A. S., El-Hanafy, S. H., Omer, E. A., & El-Sayed, A. A. A. (2013). Effect Of Nitrogen And Potassium Biofertilization On Growth Yield And Essential Oil Production Of White Horehound *Marrubium Vulgare*. *Journal Of Horticultural Science & Ornamental Plants*, 5(1), 46-59.
- Emer, C., Vaughan, I. P., Hiscock, S., & Memmott, J. (2015). The Impact Of The Invasive Alien Plant, *Impatiens Glandulifera*, On Pollen Transfer Networks. *Public Library Of Science One*, 10(12), E0143532.
- Erasto, P., Bojase-Moleta, G., & Majinda, R. R. (2004). Antimicrobial And Antioxidant Flavonoids From The Root Wood Of *Bolusanthus Speciosus*. *Phytochemistry*, 65(7), 875-880.
- Faegri, K., & Van Der Pijil, L. (1971). *The Principles Of Pollination Ecology*. 2nd Rev. Ed. Pergamon Press. New York, Pp 291.
- Fagúndez, G. A., & Caccavari, M. A. (2006). Pollen Analysis Of Honeys From The Central Zone Of The Argentine Province Of Entre Ríos. *Journal Of Grana*, 45(4), 305-320.

## Références bibliographiques

---

- Falcão, P. F., De A. Melo-De-Pinna, G. F., Leal, I. R., & Almeida-Cortez, J. S. (2003). Morphology And Anatomy Of Extrafloral Nectaries In *Solanum Stramonifolium* (Solanaceae). *Canadian Journal Of Botany*, 81(8), 859-864.
- Farré, E. M., & Weise, S. E. (2012). The Interactions Between The Circadian Clock And Primary Metabolism. *Current Opinion In Plant Biology*, 15(3), 293-300.
- Fraenkel, G. S. (1959). The Raison d'Être Of Secondary Plant Substances: These Odd Chemicals Arose As A Means Of Protecting Plants From Insects And Now Guide Insects To Food. *Science*, 129(3361), 1466-1470.
- Fraenkel, G.S. (1969). Evaluation Of Our Thoughts On Secondary Plant Substances. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 12(5), 473-486.
- Furuyama, T., & Dzelzkalns, V. A. (1999). A Novel Calcium-Binding Protein Is Expressed In *Brassica* Pistils And Anthers Late In Flower Development. *Plant Molecular Biology*, 39(4), 729-737.
- Galen, C., & Plowright, R. C. (1985). The Effects Of Nectar Level And Flower Development On Pollen Carry-Over In Inflorescences Of Fireweed (*Epilobium angustifolium*) (Onagraceae). *Canadian Journal Of Botany*, 63(3), 488-491.
- Galetto, L., & Bernardello, G. (2004). Floral Nectaries, Nectar Production Dynamics And Chemical Composition In Six *Ipomoea* Species (Convolvulaceae) In Relation To Pollinators. *Annals Of Botany*, 94(2), 269-280.
- Gell, A. C., Bacic, A., & Clarke, A. E. (1986). Arabinogalactan-Proteins Of The Female Sexual Tissue Of *Nicotiana glauca*: I. Changes During Flower Development And Pollination. *Plant Physiology*, 82(4), 885-889.
- Georges .D. M. (1914). *Annales Du Service Des Antiquités De L'Égypte*. Institut Français D'archéologie Orientale Du Caire, Paris, Pp 12.
- Ghedadba, N., Bousselsela, H., Hambaba, L., Benbia, S., & Mouloud, Y. (2014). Évaluation De L'activité Antioxydante Et Antimicrobienne Des Feuilles Et Des Sommités Fleuries De *Marrubium Vulgare* L. *Phytothérapie*, 12(1), 15-24.
- Ghedadba, N., Hambaba, L., Fercha, N., Houas, B., Abdessemed, S., & Mokhtar, S. M. O. (2016). Assessment Of Hemostatic Activity Of The Aqueous Extract Of Leaves Of *Marrubium Vulgare* L., A Mediterranean Lamiaceae Algeria. *International Journal Of Health Science*, 2, 253-258.
- Goff, S. A., & Klee, H. J. (2006). Plant Volatile Compounds: Sensory Cues For Health And Nutritional Value?. *Science*, 311(5762), 815-819.
- González-Suárez, M., Mora-Olivo, A., Villanueva-Gutiérrez, R., Laravillalón, M., Vanoye-Eligio, V., & Guerra-Pérez, A. (2020). Diversity Of Melliferous Flora In The State Of Tamaulipas, Mexico. *Revista Mexicana De Ciencias Pecuarias*, 11(3), 914-932.

## Références bibliographiques

---

- Goodger, J. Q., & Woodrow, I. E. (2002). Cyanogenic Polymorphism As An Indicator Of Genetic Diversity In The Rare Species *Eucalyptus Yarraensis* (Myrtaceae). *Functional Plant Biology*, 29(12), 1445-1452.
- Goodger, J. Q., Gleadow, R. M., & Woodrow, I. E. (2006). Growth Cost And Ontogenetic Expression Patterns Of Defence In Cyanogenic *Eucalyptus* Spp. *Trees*, 6(20), 757-765.
- Graf, A., Schlereth, A., Stitt, M., & Smith, A. M. (2010). Circadian Control Of Carbohydrate Availability For Growth In *Arabidopsis* Plants At Night. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, 107(20), 9458-9463.
- Gregianini, T. S., Porto, D. D., Nascimento, N. C. D., Fett, J. P., Henriques, A. T., & Fett-Neto, A. G. (2004). Environmental And Ontogenetic Control Of Accumulation Of Brachycerine, A Bioactive Indole Alkaloid From *Psychotria Brachyceras*. *Journal Of Chemical Ecology*, 10(30), 2023-2036.
- Grozeva, N., & Budakov, P. (2010). Nectariferous Plants In Sinite Kamani Natural Park–Sliven. *Trakia Journal Of Sciences*, 8(4), 7-11.
- Haghighi, M., Afifipour, Z., & Mozafarian, M. (2012). The Effect Of N-Si On Tomato Seed Germination Under Salinity Levels. *Journal Of Biological And Environmental Sciences*, 6(16) 87-90.
- Hanana, M., Hamrouni, L., Cagnac, O., & Blumwald, E. (2011). Mécanismes Et Stratégies Cellulaires De Tolérance A La Salinité (NaCl) Chez Les Plantes. *Environmental Reviews*, 19(NA), 121-140.
- Harmer, S. L., Hogenesch, J. B., Straume, M., Chang, H. S., Han, B., Zhu, T., Wang, X., Kreps, J.A., & Kay, S. A. (2000). Orchestrated Transcription Of Key Pathways In *Arabidopsis* By The Circadian Clock. *Science*, 290(5499), 2110-2113.
- Heimler, D., Vignolini, P., Dini, M. G., Vincieri, F. F., & Romani, A. (2006). Antiradical Activity And Polyphenol Composition Of Local Brassicaceae Edible Varieties. *Food Chemistry*, 99(3), 464-469.
- Helenurm, K., & Barrett, S. C. (1987). The Reproductive Biology Of Boreal Forest Herbs. II. Phenology Of Flowering And Fruiting. *Canadian Journal Of Botany*, 65(10), 2047-2056.
- Helms, A. M., Ray, S., Matulis, N. L., Kuzemchak, M. C., Grisales, W., Tooker, J. F., & Ali, J. G. (2019). Chemical Cues Linked To Risk: Cues From Below-Ground Natural Enemies Enhance Plant Defences And Influence Herbivore Behaviour And Performance. *Functional Ecology*, 33(5), 798-808.
- Hendriksma, H. P., Oxman, K. L., And Shafir, S. (2014). Amino Acid And Carbohydrate Tradeoffs By Honey Bee Nectar Foragers And Their Implications For Plant–Pollinator Interactions. *Journal Of Insect Physiology*, 69, 56–64.

## Références bibliographiques

---

- Herrera-Arellano, A., Aguilar-Santamaria, L., Garcia-Hernandez, B., Nicasio-Torres, P., & Tortoriello, J. (2004). Clinical Trial Of Cecropia Obtusifolia And Marrubium Vulgare Leaf Extracts On Blood Glucose And Serum Lipids In Type 2 Diabetics. *Phytomedicine*, 11(7-8), 561-566.
- Hügel, M. F. (1962). Étude De Quelques Constituants Du Pollen. *Les Annales De l'Abeille*, 5(2), 97-133.
- Ibrahim, F. M., Ibrahim, A. Y., & Omer, E. A. (2014). Potential Effect Of Marrubium Vulgare L. Extracts On CCL4 Model Induced Hepatotoxicity In Albino Mice. *World Journal Of Pharmaceutical Sciences*, 2(12) 1664-1670.
- Iliu, G., Simulescu, V., Merghes, P., & Varan, N. (2021). The Health Benefits Of Honey As An Energy Source With Antioxidant, Antibacterial And Antiseptic Effects. *Science & Sports*, 36(4), 272-E1.
- Iriti, M., & Faoro, F. (2009). Chemical Diversity And Defence Metabolism: How Plants Cope With Pathogens And Ozone Pollution. *International Journal Of Molecular Sciences*. 10, 3371-3399.
- Irwin, R. E., Strauss, S. Y., Storz, S., Emerson, A., & Guibert, G. (2003). The Role Of Herbivores In The Maintenance Of A Flower Color Polymorphism In Wild Radish. *Ecology*, 84(7), 1733-1743.
- Jia, S., Wang, Y., Hu, J., Ding, Z., Liang, Q., Zhang, Y., & Wang, H. (2016). Mineral And Metabolic Profiles In Tea Leaves And Flowers During Flower Development. *Plant Physiology And Biochemistry*, 106, 316-326.
- Jiménez, M., & García-Carmona, F. (1999). Myricetin, An Antioxidant Flavonol, Is A Substrate Of Polyphenol Oxidase. *Journal Of The Science Of Food And Agriculture*, 79(14), 1993-2000.
- Jochum, G. M., Mudge, K. W., & Thomas, R. B. (2007). Elevated Temperatures Increase Leaf Senescence And Root Secondary Metabolite Concentrations In The Understory Herb Panax Quinquefolius (Araliaceae). *American Journal Of Botany*, 94(5), 819-826.
- Kadri, A., Zarai, Z., Békir, A., Gharsallah, N., Damak, M., & Gdoura, R. (2011). Chemical Composition And Antioxidant Activity Of Marrubium Vulgare L. Essential Oil From Tunisia. *African Journal Of Biotechnology*, 10(19), 3908-3914.
- Karageorgou, P., & Manetas, Y. (2006). The Importance Of Being Red When Young: Anthocyanins And The Protection Of Young Leaves Of Quercus Coccifera From Insect Herbivory And Excess Light. *Tree Physiology*, 26(5), 613-621.
- Karioti, A., Skaltsa, H., Heilmann, J., & Sticher, O. (2003). Acylated Flavonoid And Phenylethanoid Glycosides From Marrubium Velutinum. *Phytochemistry*, 64(2), 655-660.

## Références bibliographiques

---

- Kearns, C. A., Inouye, D. W., & Waser, N. M. (1998). Endangered Mutualisms: The Conservation Of Plant-Pollinator Interactions. *Annual Review Of Ecology And Systematics*, 29(1), 83-112.
- Kevan, P. G., & Baker, H. G. (1983). Insects As Flower Visitors And Pollinators. *Annual Review Of Entomology*, 28(1), 407-453.
- Khalid, K. A. (2006). Influence Of Water Stress On Growth, Essential Oil, And Chemical Composition Of Herbs [*Ocimum Sp.*]. *International Agrophysics*, 20(4), 289-296.
- Khan, S., Rowe, S. C., & Harmon, F. G. (2010). Coordination Of The Maize Transcriptome By A Conserved Circadian Clock. *Biomed Central Plant Biology*, 10(1), 1-15.
- Khanavi, M., Ghasemian, L., Motlagh, E. H., Hadjiakhoondi, A., & Shafiee, A. (2005). Chemical Composition Of The Essential Oils Of *Marrubium Parviflorum* Fisch. & CA Mey. And *Marrubium Vulgare* L. From Iran. *Flavour And Fragrance Journal*, 20(3), 324-326.
- Kimura, M., Anzai, H., & Yamaguchi, I. (2001). Microbial Toxins In Plant- Pathogen Interactions: Biosynthesis, Resistance Mechanisms, And Significance. *Journal Of General And Applied Microbiology*. 47, 149- 160.
- Koçyigit, M .(2014). The Melliferous Plants Of Apiaceae From Istanbul And Their Conservation Importance. *Journal Of Faculty Of Pharmacy Of Istanbul University*, 44(2), 181–191.
- Köhler, F. E. (1897). *Camellia Sinensis*. Köhler's *Medizinal-Pflanzen*, pp 224.
- Komosinska-Vassev, K., Olczyk, P., Kaźmierczak, J., Mencner, L., & Olczyk, K. (2015). Bee Pollen: Chemical Composition And Therapeutic Application. *Evidence-Based Complementary And Alternative Medicine*, 2015, 297425-297425.
- Koptur, S., Smith, A. R., & Baker, I. (1982). Nectaries In Some Neotropical Species Of *Polypodium* (Polypodiaceae): Preliminary Observations And Analyses. *Biotropica*, 14(2), 108-113.
- Koudegnan, C. M., Edoth, T. M., Guelly, A. K., Batawill, K., & Akpagana, K. (2012). Inventaire Des Taxons Polliniques Des Miels De La Zone Guinéenne Du Togo: Cas Des Zones Ecofloristiques IV Et V. *European Scientific Journal*, 8(26), 1857-7881.
- Kováčik, J., Klejdus, B., Hedbavny, J., & Bačkor, M. (2009). Salicylic Acid Alleviates NaCl- Induced Changes In The Metabolism Of *Matricaria Chamomilla* Plants. *Ecotoxicology*, 18(5), 544-554.
- Kozlov, M. V., Zverev, V., & Zvereva, E. L. (2018). Do Defoliating Insects Distinguish Between Symmetric And Asymmetric Leaves Within A Plant?. *Ecological Entomology*, 43(5), 656-664.

## Références bibliographiques

---

- Kudo, G., & Harder, L. D. (2005). Floral And Inflorescence Effects On Variation In Pollen Removal And Seed Production Among Six Legume Species. *Functional Ecology*, 19(2), 245-254.
- Kurbatova, N. V., Muzychkina, R. A., Mukhitdinov, N. M., & Parshina, G. N. (2003). Comparative Phytochemical Investigation Of The Composition And Content Of Biologically Active Substances In *Marrubium Vulgare* And *M. Alternidens*. *Chemistry Of Natural Compounds*, 39(5), 501-502.
- Kutchan, T. M., Ayabe, S., Krueger, R. J., Coscia, E. M., & Coscia, C. J. (1983). Cytodifferentiation And Alkaloid Accumulation In Cultured Cells Of *Papaver Bracteatum*. *Plant Cell Reports*, 2(6), 281-284.
- Lamaison, J. L., Petitjen-Freytet, C., & Carnat, A. (1990). Teneurs En Acide Rosmarinique, En Dérivés Hydroxycinnamiques Totaux Et Activité Antioxydante Chez Les Apiacées, Les Borraginacées Et Les Laminacées Médicinales. *Annales Pharmaceutiques Françaises*, 48 (2), 103-108.
- Langenheim, J. H., Convis, C. L., Macedo, C. A., & Stubblebine, W. H. (1986). Hymenaea And Copaifera Leaf Sesquiterpenes In Relation To Lepidopteran Herbivory In Southeastern Brazil. *Biochemical Systematics And Ecology*, 14(1), 41-49.
- Le Gall, P., & Nel, A. (2013). Paléontologie Des Insectes Associés Aux Plantes. In *Interactions Insectes-Plantes*. Ed. Quae Versailles, Pp 23-31.
- Leiss, K. A., Vrieling, K., & Klinkhamer, P. G. L. (2004). Heritability Of Nectar Production In *Echium Vulgare*. *Heredity*, 92(5), 446-451.
- Louveaux, J. (1958). Recherches Sur La Récolte Du Pollen Par Les Abeilles (*Apis Mellifica* L.). *Les Annales De l'Abeille*, 1(3), 113-188.
- Louveaux, J. (1980). Les Abeilles Et Leur Elevage (Nouvelle Encyclopédie Des Connaissances Agricoles), Ed. Hachette, Paris, pp 235.
- Low, P. A., McArthur, C. L. A. R. E., Fisher, K., & Hochuli, D. F. (2014). Elevated Volatile Concentrations In High-Nutrient Plants: Do Insect Herbivores Pay A High Price For Good Food?. *Ecological Entomology*, 39(4), 480-491.
- Lunca, L. (2008). Timișoara Research Regarding The Melliferous Characteristics Of Labiates From Xerophile Meadows From Danube Valley Cercetari Asupra Valorii Meliferre. *Lucrări Științifice Zootehnie Și Biotehnologii*, 41(1), 312-318.
- McClung, C. R. (2006). Plant Circadian Rhythms. *The Plant Cell*, 18(4), 792-803.
- McClung, C. R. (2008). Comes A Time. *Current Opinion In Plant Biology*, 11(5), 514-520.
- Mérat. F.V Et Lens. A. J. (1832). *Dictionnaire Universel De Matière Médicale & De Thérapeutique Générale: L-N. Tome 4*. Ed. Bailliere Et Mequignon, Marvis, Paris, Pp 244.

## Références bibliographiques

---

- Meyer, A. (1881). Don Précieux Aux Amis, Traitant Des Qualités Des Végétaux Et Des Simples. Imprimerie De L'association Ouvrière. Ed. Fontana, Alger, Pp 61.
- Meyre-Silva, C., & Cechinel-Filho, V. (2010). A Review Of The Chemical And Pharmacological Aspects Of The Genus Marrubium. *Current Pharmaceutical Design*, 16(31), 3503-3518.
- Mezziane, H. (2006). Contribution A L'estimation De La Production De Pollen Par L'abeille Tellienne En Foret De Bainem. *Annales De La Recherche Forestière En Algérie*, 8(1), 22-29.
- Michener, C. D. (2000). *The Bees Of The World*. 1st Ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA, Pp 913.
- Michener, C. D. (2007). *The Bees Of The World*. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press, 20, Pp 953.
- Mitchell, B. K., Itagaki, H., & Rivet, M. P. (1999). Peripheral And Central Structures Involved In Insect Gustation. *Microscopy Research And Technique*, 47(6), 401-415.
- Mittal, V., & Nanda, A. (2016). The Pharmacognostical Evaluation Of The Marrubium Vulgare Linn Collected From The Pulwama District Of Jammu And Kashmir State Of India. *Journal Of Chemical And Pharmaceutical Research*, 8(10), 7-15.
- Nawwar, M. A., El-Mousallamy, A. M., Barakat, H. H., Buddrus, J., & Linscheid, M. (1989). Flavonoid Lactates From Leaves Of Marrubium Vulgare. *Phytochemistry*, 28(11), 3201-3206.
- Neamah, S., Sarhan, I. A., & Al-Shaye'a, O. N. (2018). Extraction And Evaluation Of The Anti-Inflammatory Activity Of Six Compounds Of Marrubium Vulgare L. *Bioscience Research*, 15(3), 2393-2400.
- Neilson, E. H., Goodger, J. Q., & Woodrow, I. E. (2006). Novel Aspects Of Cyanogenesis In Eucalyptus Camphora Subsp. Humeana. *Functional Plant Biology*, 33(5), 487-496.
- Nguemo, D. D., Foko, J., Pinta, J. Y., Ngouo, L. V., Tchoumboue, J., & Zango, P. (2004). Inventaire Et Identification Des Plantes Mellifères De La Zone Soudanoguinéenne D'altitude De l'Ouest Cameroun. *Tropicultura*, 22(3), 139-45.
- Nicolson, S. W. (2009). Water Homeostasis In Bees, With The Emphasis On Sociality. *Journal Of Experimental Biology*, 212(3), 429-434.
- Nishida, R. (2014). Chemical Ecology Of Insect-Plant Interactions: Ecological Significance Of Plant Secondary Metabolites. *Bioscience, Biotechnology And Biochemistry*, 78(1), 1-13.
- Ohnmeiss, T. E., & Baldwin, I. T. (2000). Optimal Defense Theory Predicts The Ontogeny Of An Induced Nicotine Defense. *Ecology*, 81(7), 1765-1783.
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How Many Flowering Plants Are Pollinated By Animals?. *Oikos*, 120(3), 321-326.

## Références bibliographiques

---

- Osadebe, P. O., Omeje, E. O., Uzor, P. F., David, E. K., & Obiorah, D. C. (2010). Seasonal Variation For The Antidiabetic Activity Of Loranthus Micranthus Methanol Extract. *Asian Pacific Journal Of Tropical Medicine*, 3(3), 196-199.
- Pacini, E., & Nepi, M. (2007). Nectar Production And Presentation. In: Nicolson, S.W., M. Nepi And E. Pacini (Eds.). *Nectaries And Nectar*. Ed. Dordrecht: Springer, Pp. 167–214.
- Pacini, E., Nepi, M., & Vesprini, J. L. (2003). Nectar Biodiversity: A Short Review. *Plant Systematics And Evolution*, 238(1-4), 7-21.
- Paunovic, V., Kosic, M., Djordjevic, S., Zugic, A., Djalina, N., Gasic, U., Trajkovic, V., & Harhaji-Trajkovic, J. (2016). Marrubium Vulgare Ethanolic Extract Induces Proliferation Block, Apoptosis, And Cytoprotective Autophagy In Cancer Cells In Vitro. *Cellular And Molecular Biology*, 62(11), 108-114.
- Pavis, C. (1987). Les Sécrétions Exocrines Des Hétéroptères (Allomones Et Phéromones). Une Mise Au Point Bibliographique. *Agronomie*, 7(8), 547-561.
- Petanidou, T., & Smets, E. R. I. K. (1996). Does Temperature Stress Induce Nectar Secretion In Mediterranean Plants?. *New Phytologist*, 133(3), 513-518.
- Pichersky, E., & Gang, D. R. (2000). Genetics And Biochemistry Of Secondary Metabolites In Plants: An Evolutionary Perspective. *Trends In Plant Science*, 5(10), 439-445.
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global Pollinator Declines: Trends, Impacts And Drivers. *Trends In Ecology & Evolution*, 25(6), 345-353.
- Price, M. L., Van Scoyoc, S., & Butler, L. G. (1978). A Critical Evaluation Of The Vanillin Reaction As An Assay For Tannin In Sorghum Grain. *Journal Of Agricultural And Food Chemistry*, 26(5), 1214-1218.
- Prinsloo, G., & Nogemane, N. (2018). The Effects Of Season And Water Availability On Chemical Composition, Secondary Metabolites And Biological Activity In Plants. *Phytochemistry Reviews*, 17(4), 889-902.
- Quettier-Deleu, C., Gressier, B., Vasseur, J., Dine, T., Brunet, C., Luyckx, M., Cazin, M., Cazin, J.C., Bailleul, F., & Trotin, F. (2000). Phenolic Compounds And Antioxidant Activities Of Buckwheat (*Fagopyrum Esculentum* Moench) Hulls And Flour. *Journal Of Ethnopharmacology*, 72(1-2), 35-42.
- Quezel, F., Santa, S. (1963). Nouvelle Flore d'Algérie Et Des Régions Désertiques Méridionales. Tome II. Ed. Centre National De La Recherche Scientifique, Paris, Pp 801-802.
- Rabiet, E. (1984). Plantes Mellifères, Plantes Apicoles: Rapport Entre Les Plantes Et L'abeille Domestique. Ed. Rabiet E., Grand Casablanca, Maroc, Pp 424.
- Razem, F. A., & Davis, A.R. (1999) Anatomical And Ultra Structural Changes Of The Floral Nectary Of *Pisum Sativum* L. During Flower Development. *Protoplasma*, 206(1-3), 57–72.

## Références bibliographiques

---

- Rebiai, A., Lanez, T., Belfar, M. (2014). Determination Of Caffeic Acid And Gallic Acid In Algerian Bee Pollen By An Hplc Method. *Phytochemistry And Bioactives Substances Journal*, 8(3), 190-197.
- Ribéreau-Gayon, P. (1968). Propriétés Chimiques Des Phénols. Applications Aux Produits Naturels. *Les Composés Phénoliques Des Végétaux*. Ed. Dunod, Paris, France, Pp 28-57.
- Richardson C. H. (1925). *The Oviposition Response Of Insects*. USDA, Department Of Agriculture. Ed. National Agricultural Library, 1324, Pp 1-17.
- Rikin, A., Dillwith, J. W., & Bergman, D. K. (1993). Correlation Between The Circadian Rhythm Of Resistance To Extreme Temperatures And Changes In Fatty Acid Composition In Cotton Seedlings. *Plant Physiology*, 101(1), 31-36.
- Robert, P. C. (1986). Les Relations Plantes-Insectes Phytophages Chez Les Femelles Pondeuses: Le Rôle Des Stimulus Chimiques Et Physiques. Une Mise Au Point Bibliographique. *Agronomie*, 6(2), 127-142.
- Rombi, R., & Dominique, R. (2007). *120 Plantes Médicinales*, 2ème Edition, Ed. Alpen, Monaco, Pp 287, 288, 289.
- Rowshan, V., Najafian, S., & Tarakemeh, A. (2012). Essential Oil Chemical Composition Changes Affected By Leaf Ontogeny Stages Of Myrtle (*Myrtus Communis L.*). *International Journal Of Medicinal And Aromatic Plants*, 2(1), 114-117.
- Roy, R., Schmitt, A. J., Thomas, J. B., & Carter, C. J. (2017). Nectar Biology: From Molecules To Ecosystems. *Plant Science*, 262, 148-164.
- Rufty Jr, T. W., Mackown, C. T., & Volk, R. J. (1989). Effects Of Altered Carbohydrate Availability On Whole-Plant Assimilation Of  $15\text{NO}_3^-$ . *Plant Physiology*, 89(2), 457-463.
- Sagliocco, J. L. (2000). The Insect Fauna Associated With Horehound (*Marrubium Vulgare L.*) In Western Mediterranean Europe And Morocco: Potential For Biological Control In Australia. *Plant Protection Quarterly*, 15(1), 21-25.
- Sahpaz, S., Garbacki, N., Tits, M., & Bailleul, F. (2002). Isolation And Pharmacological Activity Of Phenylpropanoid Esters From *Marrubium Vulgare*. *Journal Of Ethnopharmacology*, 79(3), 389-392.
- Said-Al Ahl, H. A. H., & Omer, E. A. (2011). Medicinal And Aromatic Plants Production Under Salt Stress. *Herba Polonica*, 57(2), 73-87.
- Sallas, L., Kainulainen, P., Utriainen, J., Holopainen, T., & Holopainen, J. K. (2001). The Influence Of Elevated  $\text{O}_3$  And  $\text{CO}_2$  Concentrations On Secondary Metabolites Of Scots Pine (*Pinus Sylvestris L.*) Seedlings. *Global Change Biology*, 7(3), 303-311.
- Sarrou, E., Martens, S., & Chatzopoulou, P. (2016). Metabolite Profiling And Antioxidative Activity Of Sage (*Salvia Fruticosa Mill.*) Under The Influence Of Genotype And Harvesting Period. *Industrial Crops And Products*, 100(94), 240-250.

## Références bibliographiques

---

- Schmid, R. (1988). Reproductive Versus Extra-Reproductive Nectarines-Historical Perspective And Terminological Recommendations. *The Botanical Review*, 54, 179-227.
- Schofield, P., Mbugua, D. M., & Pell, A. N. (2001). Analysis Of Condensed Tannins: Review. *Animal Feed Science And Technology*, 91(1-2), 21-40.
- Schoonhoven, L. M. (1968). Chemosensory Bases Of Host Plant Selection. *Annu Review Of Entomology*, 13, 115-136.
- Schoonhoven, L. M., (1981). Chemical Mediators Between Plants And Phytophagous Insects. *Food And Agriculture Organisation*, 31, 50.
- Schumann, M., Ladin, Z. S., Beatens, J. M., & Hiltbold, I. (2018). Navigating On A Chemical Radar: Usage Of Root Exudates By Foraging *Diabrotica Virgifera Virgifera* Larvae. *Journal Of Applied Entomology*, 142(10), 911-920.
- Selmar, D., & Kleinwächter, M. (2013). Influencing The Product Quality By Deliberately Applying Drought Stress During The Cultivation Of Medicinal Plants. *Industrial Crops And Products*, 42, 558-566.
- Settele, J., Bishop, J., & Potts, S. G. (2016). Climate Change Impacts On Pollination. *Nature Plants*, 2(7), 1-3.
- Shahri, W., Tahir, I., Islam, S. T., & Bhat, M. A. (2011). Physiological And Biochemical Changes Associated With Flower Development And Senescence In So Far Unexplored *Helleborus Orientalis* Lam. Cv. *Olympicus*. *Physiology And Molecular Biology Of Plants*, 1(17), 33-39.
- Shields, R., & Burnett, W. (1960). Determination Of Protein-Bound Carbohydrate In Serum By Modified Anthrone Method. *Analytical Chemistry*, 32(7), 885-886.
- Shuel, R. W. (1992). The Production Of Nectar And Pollen. *The Hive And The Honey Bee*, 401, 436.
- Simenel, R., Adam, A., Crousilles, A., Amzil, L., & Aumeeruddy-Thomas, Y. (2015). La Domestication De L'abeille Par Le Territoire. Un Exemple D'apiculture Holiste Dans Le Sud Marocain. *Revue Semestrielle d'Anthropologie Des Techniques*, 1(63), 258-279.
- Simon, J. E, Chadwick. A. F, Craker.L. E. (1984). *Herbs – An Indexed Bibliography 1971-1980*. Ed .Elsevier, Amsterdam, Pp 48.
- Simon, N. M., & Dodd, A. N. (2017). A New Link Between Plant Metabolism And Circadian Rhythms?. *Plant, Cell And Environment*, 40(7), 995-996.
- Singleton, V. L. (1999). Analysis Of Total Phenols And Other Oxidation Substrates And Antioxidants By Means Of Folin-Ciocalteu Reagent. *Methods Enzymol.*, 299, 152-178.
- Singleton, V. L., Et Rossi, J. A. (1965). Colorimetry Of Total Phenolics With Phosphomolybdic-Phosphotungstic Acid Reagents. *American Journal Of Enology And Viticulture*, 16(3), 144-158.

## Références bibliographiques

---

- Smith, S. M., Fulton, D. C., Chia, T., Thorneycroft, D., Chapple, A., Dunstan, H., Hylton, C., Zeeman, S. C., & Smith, A. M. (2004). Diurnal Changes In The Transcriptome Encoding Enzymes Of Starch Metabolism Provide Evidence For Both Transcriptional And Posttranscriptional Regulation Of Starch Metabolism In Arabidopsis Leaves. *Plant Physiology*, 136(1), 2687-2699.
- Sood, S., Vyas, D., & Nagar, P. K. (2006). Physiological And Biochemical Studies During Flower Development In Two Rose Species. *Scientia Horticulturae*, 108(4), 390-396.
- Stanković, M. S. (2011). Total Phenolic Content, Flavonoid Concentration And Antioxidant Activity Of Marrubium Peregrinum L. Extracts. *Kragujevac Journal Of Science*, (33), 63-72.
- Stotz, H. U., Kroymann, J., & Mitchell-Olds, T. (1999). Plant-Insect Interactions. *Current Opinion In Plant Biology*, 2(4), 268-272.
- Tchoundjeu, Z., Asaah, E. K., Anegbeh, P., Degrande, A., Mbile, P., Facheux, C., & Simons, A. J. (2006). Putting Participatory Domestication Into Practice In West And Central Africa. *Forests, Trees And Livelihoods*, 16(1), 53-69.
- Thorsteinson, A. J. (1960). Host Selection In Phytophagous Insects. *Annual Review Of Entomology*, 5(1), 193-218.
- Touhara, K., & Vosshall, L. B. (2009). Sensing Odorants And Pheromones With Chemosensory Receptors. *Annual Review Of Physiology*, 71, 307-332.
- Vaissière, B. (2005). Abeilles Et Pollinisation. Copyright Académie d'Agriculture De France, 91, 53-56.
- Van Dam, N. M., Hom, M., Mares, M., Baldwin, I.T. (2001). Ontogeny Constraints Systemicprotease Inhibitor Response In Nicotiana Attenuate. *Journal Of Chemical Ecology*, 27(3), 547-568.
- Van Herpen, M. M. A. (1981). Effect Of Season, Age And Temperature On The Protein Pattern Of Pollen And Styles In Petunia Hybrida. *Acta Botanica Neerlandica*, 30(4), 277-287.
- Vaudo, A. D., Tooker, J. F., Grozinger, C. M., & Patch, H. M. (2015). Bee Nutrition And Floral Resource Restoration. *Current Opinion In Insect Science*, 10, 133-141.
- Verma, N., & Shukla, S. (2015). Impact Of Various Factors Responsible For Fluctuation In Plant Secondary Metabolites. *Journal Of Applied Research On Medicinal And Aromatic Plants*, 2(4), 105-113.
- Viljoen, A., Van Vuuren, S., Ernst, E., Klepser, M., Demirci, B., Başer, H., & Van Wyk, B. E. (2003). Osmitopsis Asteriscoides (Asteraceae)-The Antimicrobial Activity And Essential Oil Composition Of A Cape-Dutch Remedy. *Journal Of Ethnopharmacology*, 88(2-3), 137-143.
- Vogel, S. (1998). Remarkable Nectaries: Structure, Ecology, Organophyletic Perspectives IV. Miscellaneous Cases. *Flora*, 193(3), 225-248.

## Références bibliographiques

---

- Walling, L. L. (2008). Avoiding Effective Defenses: Strategies Employed By Phloem-Feeding Insects. *Plant Physiology*, 146(3), 859-866.
- Wargo, P. (1996). Consequences Of Environmental Stress On Oak: Predisposition To Pathogens. In *Annales Des Sciences Forestières*, 53 (2-3), 359-368.
- Webster, B., & Cardé, R. T. (2017). Use Of Habitat Odour By Host-Seeking Insects. *Biological Reviews*, 92(2), 1241-1249.
- Wojakowska, A., Muth, D., Narożna, D., Maźrzak, C., Stobiecki, M., & Kachlicki, P. (2013). Changes Of Phenolic Secondary Metabolite Profiles In The Reaction Of Narrow Leaf Lupin (*Lupinus Angustifolius*) Plants To Infections With *Colletotrichum Lupini* Fungus Or Treatment With Its Toxin. *Metabolomics*, 9, 575-589.
- Wray, J. C., & Elle, E. (2015). Flowering Phenology And Nesting Resources Influence Pollinator Community Composition In A Fragmented Ecosystem. *Landscape Ecology*, 30(2), 261-272.
- Yabrir, B. (2019). Essential Oil Of *Marrubium Vulgare*: Chemical Composition And Biological Activities. *Natural Product Sciences*, 25(2), 81-91.
- Yadav, S. K. (2010). Cold Stress Tolerance Mechanisms In Plants. *Agronomy For Sustainable Development*, 30(3), 515-527.
- Yakir, E., Hilman, D., Harir, Y., & Green, R. M. (2007). Regulation of output from the plant circadian clock. *The FEBS journal*, 274(2), 335-345.
- Yang, K., Wu, D., Ye, X., Liu, D., Chen, J., & Sun, P. (2013). Characterization Of Chemical Composition Of Bee Pollen In China. *Journal Of Agricultural And Food Chemistry*, 61(3), 708-718.
- Yedomonhan, H., Tossou, M. G., Akeogninou, A., Demenou, B. B., & Traore, D. (2009). Diversité Des Plantes Mellifères De La Zone Soudano-Guinéenne: Cas De L'arrondissement De Manigri (Centre-Ouest Du Bénin). *International Journal Of Biological And Chemical Sciences*, 3(2), 355-366.
- Yousefi, K., Hamedeyazdan, S., Torbati, M., & Fathiazad, F. (2016). Chromatographic Fingerprint Analysis Of *Marrubiin* In *Marrubium Vulgare* L. Via HPTLC Technique. *Advanced Pharmaceutical Bulletin*, 6(1), 131.
- Zahedi, E. (1997) *Botanical Dictionary Scientific Names Of Plants In English, French, German, Arabic And Persian Languages*. University Of Tehran, Iran, pp 117.
- Zawisłak, G. (2009). Cropping Evaluation Of White Horehound (*Marrubium Vulgare* L.), Grown From Sowing And Seeding. *Herba Pol*, 55(3), 63-68.
- Zobayed, S. M. A., Afreen, F., & Kozai, T. (2007). Phytochemical And Physiological Changes In The Leaves Of St. John's Wort Plants Under A Water Stress Condition. *Environmental And Experimental Botany*, 59(2), 109-116.

