

**Impact de stress liés aux changements climatiques sur la reproduction et la pollinisation du
sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*)**

Fopessi Tcheutchoua Chanceline

Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme
de Master en Biologie des Organismes et Ecologie

Promoteur : **Prof. Quinet Muriel**

Année académique 2021-2022

Remerciement

Je tiens tout d'abord à exprimer toute ma reconnaissance au Professeur Quinet Muriel pour avoir accepté de m'accompagner dans la réalisation de ce mémoire. Sans elle ce travail n'aurait jamais été réalisé. Les conseils, encouragements et relectures dont j'ai bénéficié tout au long de la réalisation de travail ont permis l'amélioration continue du fond et de la forme.

Je remercie tous les membres du GRPV pour leur aide, leur bonne humeur et le climat d'ambiance qu'ils m'ont procuré au sein de leur équipe. Je remercie particulièrement Baudoin Capelle, Marie-Eve et Brigitte qui m'ont aidé durant mes expériences en serre.

Un chaleureux merci à Servane Bigot de m'avoir montré les tests de viabilité pollinique, la réceptivité stigmatique et le comptage du grain de pollen par anthère. Encore un tout grand merci à Marie-Eve et Professeur Quinet Muriel de m'avoir aidé durant les journées ensoleillées pour mes observations d'insectes. Merci à Denadi Narcisse pour son aide au niveau des analyses statistiques.

Un chaleureux merci à mon bébé Kengnou Umparks, chaque fois que je rentrais toute fatiguée ton sourire me motivais!

Je remercie enfin mes proches et famille pour le soutien reçu pendant la réalisation de ce travail et durant toutes mes études.

Résumé

Les effets néfastes des changements climatiques se font de plus en plus ressentir au niveau des plantes. En effet la hausse de température et le stress hydrique peuvent impacter les différentes étapes du développement des plantes (germination, croissance végétative, croissance reproductive et pollinisation). Deux variétés de sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*, var. La Harpe et var. Brabantse grijze zandboekweit (BGZ)) ont été exposées à deux températures (21°C et 28°C) et à deux conditions de stress hydrique (témoin et stress) durant 7 semaines afin d'étudier l'impact d'une hausse de température, du stress hydrique et de leur combinaison sur la croissance végétative, reproductive et la pollinisation. C'est ainsi que la variété La Harpe pour assurer sa croissance végétative a réagi au stress thermique en développant plus de petites feuilles afin de limiter les pertes en eau et la variété BGZ quant à elle n'aurait mis aucun mécanisme de résistance allant dans ce sens pour traverser cette période défavorable. Tout au long de l'étude la variété la Harpe de manière générale a été plus impactée par la hausse de température que par le stress hydrique alors que la variété BGZ a été impactée par les deux stress si on s'en tient aux différents paramètres mesurés. Cependant l'addition des deux stress n'a pas véritablement impacté les deux variétés. En outre aucun effet significatif n'a été observé avec le stress hydrique et la température sur la production d'inflorescences de la variété La Harpe tandis que chez la variété BGZ le nombre d'inflorescences a été réduit par les deux stress. Les deux stress ont diminué la fertilité des fleurs et la production des ressources florales rendant les plantes moins attractives pour des insectes visiteurs chez les deux variétés bien que les effets ont été plus marqués chez la variété BGZ. L'ordre des diptères plus spécifiquement les syrphes ont été les principaux visiteurs des fleurs des deux variétés de *Fagopyrum esculentum*.

Mots clés : sarrasin, stress hydrique, stress thermique, pollinisation

Abstract

The harmful effects of climate change are increasingly being felt in plants. Indeed, the rise in temperature and water stress affect the different stages of plant development (germination, vegetative growth, reproductive growth and pollination). Two varieties of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*, var. La Harpe and var. Brabantse grijze zandboekweit (BGZ)) were exposed to two temperatures (21° C and 28°C) and to two conditions of water stress (control and stress) during 7 weeks to study the impact of a rise in temperature, water stress and their combination on vegetative and reproductive growth and on pollination. The variety La Harpe reacted to stress by developing several small leaves in order to limit water losses while the leaf production decreased with stress in the BGZ variety. In general, La Harpe variety was more impacted by the rise in temperature than by water stress, whereas the BGZ variety was impacted by the two stresses. However, the addition of the two stresses did not really impacted both varieties. Furthermore, no significant effect was observed with water stress and temperature on the inflorescence production of the La Harpe variety while in the BGZ variety the number of inflorescences was reduced by both stresses. Both stresses decreased flower fertility and floral resource production making the plants less attractive to visiting insects in both varieties although the effects were more marked in the BGZ variety. The Diptera order and more specifically the hoverflies were the main flower visitors of the two varieties of *Fagopyrum esculentum*.

Key words: buckwheat, water stress, heat stress, pollination

Table de matière

Remerciement	i
Résumé	ii
Abstract	iii
Table de matière	iv
Liste des figures	vii
Liste des tableaux	viii
Introduction	1
I. Synthèse bibliographique	3
I.1. Le sarrasin	3
I.1.1. Historique	3
I.1.2. Description du sarrasin commun	4
I.1.2.1. Morphologie	4
I.1.2.2. Cycle de vie et caractéristiques écologiques	5
I.1.2.3. Reproduction et pollinisation du sarrasin commun	6
I.1.2.4. Qualités nutritionnelles et pharmacologiques du sarrasin	9
I.2. Changements climatiques et stress abiotiques associés	12
I.2.1. Influence du stress thermique sur les plantes en général	14
I.2.1.1. Germination	14
I.2.1.2. Croissance végétative	14
I.2.1.3. Croissance reproductive	15
I.2.1.4. Pollinisation, fécondation et fructification	16
I.2.2. Influence du stress thermique sur le sarrasin	17
I.2.2.1. Croissance végétative	17
I.2.2.2. Croissance reproductive	17
I.2.2.3. Pollinisation	18
I.2.3. Influence du stress hydrique sur les plantes en général	18
I.2.3.1. Croissance végétative	18

I.2.3.2. Croissance reproductive	19
I.2.4. Influence du stress hydrique sur le sarrasin	20
I.2.4.1. Croissance végétative	20
I.2.4.2. Croissance reproductive	20
I.2.4.3. Pollinisation	21
II. Matériel et méthodes	22
II.1. Matériel végétal et conditions de culture	22
II.2. Mesures non destructives	23
II.3. Mesures destructives.....	24
II.3.1. Paramètres de reproduction et ressources florales	24
II.3.1.1. Viabilité pollinique	24
II.3.1.2. Réceptivité stigmatique	24
II.3.1.3. Nectar	25
II.3.1.4. Nombre de grains de pollen par anthère.....	25
II.3.1.5. Comptage du nombre d'épillets et de fleurs par inflorescence	25
II.4. Pollinisation	25
II.4.1. Observations d'insectes	25
II.5. Analyses statistiques	26
III. Résultats.....	27
III.1. Paramètres environnementaux	27
III.1.1. Température et humidité	27
III.1.2. Teneur en eau du sol.....	28
III.2. Impact des stress hydrique et thermique sur la croissance végétative et reproductive du sarrasin	28
III.2.1. Croissance végétative	28
III.2.1.1. Nombre de feuilles.....	28
III.2.2. Croissance reproductive.....	30
III.2.2.1. Temps de floraison et nombre d'inflorescences	30

III.2.2.2. Nombre d'épillets par inflorescence et nombre de fleurs par épillet	31
III.2.3. Ressources florales et fertilité des fleurs.....	32
III.2.3.1. Nombre de pollen par anthère	32
III.2.3.2. Viabilité pollinique.....	32
III.2.3.3. Volume du nectar	32
III.2.3.4. Réceptivité stigmatique	33
III.3. Impact du stress hydrique et thermique sur l'attractivité des fleurs de sarrasin	35
III.3.1. Description morphologiques des plantes	35
I.3.2. Diversité et comportement des insectes visiteurs	36
III.3.2.1. Principaux insectes visiteurs	37
III.3.2.2. Comportement des insectes visiteurs	38
III.3.2.2.1. Nombre de fleurs et inflorescences visitées et nombre de fleurs visitées par inflorescence	38
III.3.2.2.2. Temps de visite	40
IV. Discussion.....	41
IV.1. Impact d'un stress hydrique et thermique sur la croissance végétative du sarrasin et la reproduction du sarrasin	41
IV.1.1. Impact d'un stress hydrique et thermique sur la croissance végétative du sarrasin.....	41
IV.1.2. Impact d'un stress hydrique et thermique sur la reproduction du sarrasin.	42
IV.1.3. Impact d'un stress hydrique et thermique sur les ressources florales du sarrasin (pollen et nectar).....	44
IV.2. Comportement de visite des pollinisateurs sur des plantes de sarrasin soumise à un stress hydrique et thermique	46
Conclusion.....	50
Perspectives.....	52
Bibliographie.....	53

Liste des figures

Figure 1 : Photo des fleurs longistyles et les fleurs brévistyles du sarrasin commun	7
Figure 2: Exemples de quelques visiteurs des fleurs de sarrasin commun	9
Figure 3: Changement de température mondiale à l'origine du réchauffement climatique	12
Figure 4: Variation annuelle de la température moyenne simulée et des précipitations à la surface mondiale sur une période de 20 ans par rapport à 1850-1900	13
Figure 5: Synthèse des projections des impacts des changements climatiques sur les rendements des cultures (principalement le maïs, le blé et le soja)	14
Figure 6 : Variation de la température et l'humidité relative des deux serres durant la période de culture : serre à 21 °C et serre à 28 °C	27
Figure 7: Effet de la température et du stress hydrique sur la teneur en eau du sol des plantes de la variété 'La Harpe' et 'Brabantse grijze zandboekweit' du sarrasin commun (<i>Fagopyrum esculentum</i>) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin et stress)	28
Figure 8: Effet de la température et du stress hydrique sur le nombre de feuilles de plantes de la variété 'La Harpe' et 'Brabantse grijze zandboekweit' du sarrasin commun (<i>Fagopyrum esculentum</i>) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin et stress).	29
Figure 9: Effet de la température et du stress hydrique sur le nombre d'inflorescence de plantes de la variété 'La Harpe' et 'Brabantse grijze zandboekweit' du sarrasin commun (<i>Fagopyrum esculentum</i>) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin et stress).	31

Liste des tableaux

Tableau 1: Comparaison de quelques composés nutritionnels du sarrasin, du riz, du blé et du maïs	11
Tableau 2: Effet de la température, du stress hydrique et de leurs interactions sur le nœud de la première inflorescence, le nombre d'épillets par inflorescence et le nombre de fleurs par épillet de plantes de la variété 'La Harpe' et 'Brabantse grijze zandboekweit' du sarrasin commun exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin et stress).....	30
Tableau 3: Effet de la température, du stress hydrique et leurs interactions sur le nombre de pollen par anthère et la viabilité pollinique de plantes de la variété 'La Harpe' et 'Brabantse grijze zandboekweit' du sarrasin commun de deux morphes (brévistyle et longistyle) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin et stress).	33
Tableau 4: Effet de la température, du stress hydrique et leurs interactions sur le volume du nectar et la réceptivité stigmatique de plantes de la variété 'La Harpe' et 'Brabantse grijze zandboekweit' du sarrasin commun de deux morphes (brévistyle et longistyle) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin et stress)..	34
Tableau 5: Effet de la température, du stress hydrique et de leurs interactions sur le nombre de feuilles, le nœud de la première inflorescence et le nombre d'inflorescences du deuxième semis de plantes de la variété 'La Harpe' et 'Brabantse grijze zandboekweit' du sarrasin commun exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin et stress).....	36
Tableau 6: Nombre moyen d'inflorescences et nombre de fleurs en anthèse /inflorescence et par plante de la variété 'La Harpe' et 'Brabantse grijze zandboekweit' du sarrasin commun exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin et stress) sur le comportement des insectes.....	37
Tableau 7: Principaux insectes visiteurs de plantes de la variété 'La Harpe' et 'Brabantse grijze zandboekweit' du sarrasin commun exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin et stress).....	37
Tableau 8: Effet de la température, du stress hydrique et leurs interactions sur le nombre de fleurs et nombre d'inflorescences visitées par les insectes (diptères et hyménoptères) de plantes de la	

variété ‘La Harpe’ et ‘Brabantse grijze zandboekweit’ du sarrasin commun exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin et stress) 38

Tableau 9: Effet de la température, du stress hydrique et leurs interactions sur le nombre de fleurs par inflorescence, le temps de visite par fleur et temps de visite total par les insectes (diptères et hyménoptères) de plantes de la variété ‘La Harpe’ et ‘Brabantse Brabantse grijze zandboekweit’ du sarrasin commun exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin et stress) 40

Introduction

Les changements climatiques sont à l'origine de la montée du niveau des mers, de l'augmentation de la fréquence des catastrophes naturelles, de la hausse des températures, de l'augmentation des périodes de sécheresse et de la raréfaction des ressources en eau potable (IPCC, 2014). Ces événements parfois entremêlés les uns des autres modifient les conditions environnementales avec des répercussions sur de nombreux êtres vivants (IPCC, 2014), y compris les plantes. Ces dernières sont notamment impactées par le stress hydrique et la hausse des températures. Ces deux facteurs climatiques affectent le développement racinaire, végétatif, et reproducteur des plantes, ainsi que la pollinisation avec pour conséquence la diminution de la productivité (Gray et Brady, 2016).

La pollinisation est le transfert des grains de pollen des organes reproducteurs mâles des plantes, les étamines aux organes reproducteurs femelles et plus précisément au stigmate. Ce phénomène peut se produire au sein d'une même fleur, d'une même plante ou entre plantes d'une même espèce selon que celle-ci soit autogame ou allogame. La pollinisation est assurée par les agents pollinisateurs. Ces agents pollinisateurs peuvent être entre autres le vent, les oiseaux, l'eau ou les insectes. Les services de pollinisation fournis par les insectes sont essentiels pour plusieurs cultures (Klein *et al.*, 2007 ; Bartholomée et Lavorel, 2019) et contribuent significativement à leur rendement (Rader *et al.*, 2016). C'est notamment le cas du sarrasin qui fait l'objet de mon étude. Par ailleurs, l'abondance et la diversité des pollinisateurs est en régression en raison des influences anthropiques telles que la perte d'habitat, l'utilisation des pesticides et les changements climatiques (Liu *et al.*, 2020). En revanche, les abeilles mellifères qui sont très répandues peuvent partiellement compenser la perte d'autres pollinisateurs (Thapa, 2006).

Pour faire face aux stress abiotiques, les plantes mettent en place des mécanismes de résistance afin d'assurer leur croissance mais la mise en place de ses mécanismes peut se faire au détriment de leur reproduction et donc des rendements. En outre, une diminution des rendements des cultures est un problème majeur pour la société dont la population est de plus en plus galopante (Germ et Gaberščik, 2016). Il serait donc capital de comprendre les différents mécanismes de réponses des plantes face à certaines conséquences du changement climatique comme les hautes températures et le stress hydrique. C'est dans ce contexte que nous avons inscrit notre étude en nous basant sur la culture du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*, Moench).

Le sarrasin est une pseudocéréale qui a suscité un regain d'intérêt dans le monde grâce à sa haute valeur nutritive, sa capacité à prévenir et à traiter certaines maladies ainsi que son intérêt écologique (Kumari et Chaudhary, 2020). Afin d'assurer la sécurité alimentaire et nutritionnelle dans un scénario de changement climatique global, le sarrasin est « une alternative compétente

aux cultures de base », (Kumari et Chaudhary, 2020). Il est riche en protéines, acides aminés, fibres, lipides, minéraux et vitamines et sa farine ne contient pas de gluten (Jacquemart *et al.*, 2012). C'est aussi une source importante d'antioxydants tels que la rutine qui confère à cette plante des vertus d'alicament (prévention de maladies cardio-vasculaires ou neurodégénératives). Sa culture s'intègre parfaitement dans un contexte agronomique propice au respect de l'environnement (Jacquemart *et al.*, 2012).

Notre étude aura donc pour but d'étudier l'impact des hautes températures, du stress hydrique et de leur combinaison sur la reproduction et la pollinisation de deux variétés de sarrasin commun. Afin d'atteindre notre objectif, nous nous sommes posés deux questions de recherche dont la première est : quel est l'impact d'une hausse de température, d'un stress hydrique et de leur combinaison sur le développement végétatif et le développement reproducteur du sarrasin commun ? Et la seconde question est : Est-ce que d'éventuelles modifications des traits floraux et des ressources florales induites par ces stress affectent le comportement de visite des pollinisateurs ?

Pour répondre à ces différentes questions de recherches, nous émettons les hypothèses suivantes : (1) les hautes températures, le stress hydrique et leur combinaison auront des impacts néfastes sur le développement des inflorescences et des fleurs et sur leur fertilité chez les deux variétés du sarrasin commun ; (2) le manque d'eau et la hausse de température modifieront la quantité de nectar et de pollen et donc l'attractivité du sarrasin commun pour les pollinisateurs et ainsi le taux de visite.

Pour bien mener notre étude, notre travail sera divisé en quatre parties : la première partie sera consacrée à la synthèse bibliographique, la seconde partie quant à elle sera dédiée au matériel et méthodes et la troisième partie présentera les différents résultats obtenus qui seront suivis d'une discussion.

I. Synthèse bibliographique

I.1. Le sarrasin

I.1.1. Historique

Le sarrasin est une pseudo céréale comme le quinoa (*Chenopodium quinoa*, Willd) et l'amarante (*Amaranthus* spp), (Bekkering et Tian, 2019). Le terme pseudocéréale désigne un groupe d'espèces qui ont en commun de graines sèches, riches en amidon et en protéines et qui sont consommées comme des graines de céréales (Wronkowska *et al.*, 2010 ; Lim, 2013 ; Rosentrater et Evers, 2018) avec une morphologie ou des propriétés physique différentes de celle des céréales et qui n'appartiennent pas à la famille des Poaceae (Choy *et al.*, 2013). Contrairement aux céréales qui sont des monocotylédones, le sarrasin est une dicotylédone appartenant à la famille des Polygonaceae et au genre *Fagopyrum* (Gondola et Papp, 2010 ; Wronkowska *et al.*, 2010 ; Hunt *et al.*, 2017 ; Zhou *et al.*, 2018). Ainsi deux espèces de sarrasin sur les dix-huit espèces de *Fagopyrum* connues sont particulièrement cultivées dans le monde, à savoir le sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum* Moench) et le sarrasin de Tartarie (*Fagopyrum tataricum* Gaertn) (Gondola et Papp 2010 ; Hunt *et al.*, 2017, Zhou *et al.*, 2018 ; Domingos et Bilsborrow, 2021). Le sarrasin commun reste le plus cultivée et couvre 90% de la production mondiale de sarrasin (Jacquemart *et al.*, 2012 ; Lim, 2013 ; Small, 2017).

Le sarrasin commun, originaire du sud-ouest de la Chine, est une culture traditionnelle très populaire et est largement cultivée en Asie, en Europe et en Amérique du Nord et destiné à la consommation humaine et bovine (Cawoy *et al.*, 2006 ; Jacquemart *et al.*, 2007, 2012 ; Gao *et al.*, 2021). Bien que la culture du sarrasin était populaire entre le 17^{ième} et le 19^{ième} siècle (Cawoy *et al.*, 2009), sa culture a progressivement diminué au cours du 20^{ième} siècle en raison de son rendement faible et erratique (Cawoy *et al.*, 2009 ; Jacquemart *et al.*, 2012) et aussi en raison de l'expansion de la production de céréales plus productives et en particulier du blé tendre (*Triticum aestivum*), (Cawoy *et al.*, 2009 ; Domingos et Bilsborrow, 2021). Cependant, au cours de ces dernières années, la culture du sarrasin fait l'objet d'une attention renouvelée en raison de ses qualités nutritionnelles et respectueuses de l'environnement (Strahm *et al.*, 2019).

Depuis la région de Yunnan en Chine (site de domestication principal du sarrasin), le sarrasin commun a été introduit dans les pays asiatiques par deux routes principales, via la région himalayenne et le Tibet ou via le Nord de la Chine et le Japon (Murai et Ohnishi, 1996). Le sarrasin commun a été introduit en Europe il y a 2800 à 4000 ans (Small, 2017). A partir du 17^{ième} siècle, le sarrasin a aussi été introduit en Afrique du Sud et en Amérique par l'intermédiaire des émigrants européens (Murai et Ohnishi, 1996 ; Small, 2017).

C'est ainsi que la Fédération de Russie, la Chine, l'Ukraine et les Etats-Unis d'Amérique sont les principaux producteurs de sarrasin (FAOSTAT, 2020). La production mondiale du sarrasin commun a été estimée à 1,6 mégatonnes cultivées sur 1,7 méga ha en 2019 (FAOSTAT, 2020). Les graines peuvent être consommées entières, après ébullition, soit cuites à la vapeur ou broyées ou en farine (Hunt *et al.*, 2017).

I.1.2. Description du sarrasin commun

I.1.2.1. Morphologie

Le sarrasin commun est une plante herbacée annuelle à larges feuilles (Izydorczyk *et al.*, 2013). La taille de la plante peut varier de 0,6 à 1,5 m (Woo *et al.*, 2016) tandis que ses racines sont courtes et mesurent entre 30-50 cm de profondeur (Gondola et Papp, 2010). Le poids du système racinaire représente 3-4% du poids total de la plante (Gondola et Papp, 2010). La plante possède une seule tige principale sur laquelle s'insèrent des tiges secondaires. Les tiges sont de couleur verte et plus ou moins rouge dès la croissance et tendent vers le rouge à maturité. Le limbe de la feuille est triangulaire de 2,5- 8 cm de long et de 2-5 cm de large (Zhou *et al.*, 2018).

L'inflorescence du sarrasin commun est composée. Elle consiste en une grappe qui produit latéralement, de manière acropète, 7-16 cymes unipares hélicoïdes (Quinet *et al.*, 2004 ; Cawoy *et al.*, 2006, 2009). Les inflorescences se forment sur la tige principale de façon acropète à l'extrémité d'un pédoncule à l'aisselle des feuilles après la production de 3-7 feuilles ou sont regroupées en grappe à l'extrémité des tiges (Quinet *et al.*, 2004 ; Cawoy *et al.*, 2009). Le nombre de fleurs dans une grappe est fonction de la position de l'inflorescence sur la tige (Quinet *et al.*, 2004). C'est ainsi que sur un pédoncule on peut observer deux mais rarement trois inflorescences (Quinet *et al.*, 2004). Au sein de l'inflorescence, les cymes sont développées à l'aisselle d'une bractée enveloppant les jeunes boutons floraux. Le développement de chaque cyme est interrompu par l'avortement des dernières jeunes fleurs (Quinet *et al.*, 2004). Une floraison basipète se développe au niveau des axillaires des feuilles sous la première inflorescence et les ramifications ont la même organisation que la tige principale en terme de floraison (Quinet *et al.*, 2004).

Les fleurs possèdent des couleurs pouvant varier du blanc au rouge ou encore au vert en fonction des variétés, bien que la couleur la plus fréquente soit le blanc. En anthèse, le périanthe des fleurs est perpendiculaire au pédicelle et a un diamètre de 6-7 mm (Cawoy *et al.*, 2009). De même, le nombre de fleurs dans une grappe latérale est fonction de la position de l'inflorescence sur la tige (Quinet *et al.*, 2004). Les fleurs de sarrasin commun sont hermaphrodites et dimorphiques, ce sont donc des plantes hétérostyles (Gondola et Papp, 2010 ; Zhou *et al.*, 2018). Le pistil, organe reproducteur femelle, est entouré par 8 étamines dont 3 collent le pistil, et sont dirigées vers

l'extérieur tandis que les 5 autres sont plus éloignées. Chez les fleurs brévistyles, les étamines sont plus longues que le pistil tandis que chez les fleurs longistyles, les étamines sont plus courtes que le pistil. Les grains de pollen ont une forme allongée à sphéroïdale, ellipsoïdale (Zhou *et al.*, 2003). La taille des grains de pollen et des papilles stigmatiques varie également en fonction du morphe des fleurs (Liu *et al.*, 2020). Les fleurs de sarrasin restent ouvertes pendant une journée (Liu *et al.*, 2020). Par ailleurs, le nombre de fleurs en anthèse, le nombre de cymes sur une plante, le nombre de fleurs par cyme, le nombre d'inflorescence sont semblables entre les deux morphes (Quinet *et al.*, 2004). En outre, le nombre de cymes et de fleurs par inflorescence est fortement affecté par la position de l'inflorescence sur la tige principale. Le nombre de fleurs et de cymes diminue progressivement à partir de la 4^{ième} ou 5^{ième} inflorescence. Le nombre de fleurs passe d'environ 100 dans chacune des cinq premières inflorescences à quatre dans les plus hautes inflorescences (Quinet *et al.*, 2004).

Le nombre de fleurs s'ouvrant quotidiennement sur la tige principale augmente progressivement avec le nombre d'inflorescences en anthèse, avec un maximum entre le 40^{ième} - 50^{ième} jour après le semis lorsque les dix premières inflorescences ont des fleurs en anthèse (Quinet *et al.*, 2004). A partir du 70^{ième} jour, lorsque toutes les inflorescences portent des fleurs et que plusieurs fruits sont en formation, on observe une diminution du nombre de fleurs en anthèse sur la tige principale.

Les premières fleurs en anthèse sont les plus susceptibles de produire des graines par rapport à celles qui fleurissent plus tard (Taylor et Obendorf, 2001). Les fruits du sarrasin sont des akènes (Hung *et al.*, 2009). Le péricarpe étant réduit à l'enveloppe externe de la graine, comme chez les céréales. Ils sont brunâtres, opaques, ovoïdes, avec des côtés triangulaires et mesurent 5-8 mm (Small, 2017).

I.1.2.2. Cycle de vie et caractéristiques écologiques

Le sarrasin est l'une des meilleures cultures en altitude. Son cycle de vie court lui permet une grande adaptabilité écologique y compris à certains environnements extrêmes (Gondola et Papp, 2010 ; Domingos et Bilsborrow, 2021). De manière générale son cycle de vie dure entre trois ou quatre mois (Quinet *et al.*, 2004 ; Jacquemart *et al.*, 2012). La température optimale de croissance et de floraison est comprise entre 18°C et 25°C alors que celle de la germination est de 10°C minimum (Cawoy *et al.*, 2009 ; Jacquemart *et al.*, 2012).

La période des semis peut se réaliser en automne, au printemps ou en été en fonction des différents pays (Zhou *et al.*, 2018). En Europe, la meilleure période de semis se situe entre mi-mai et juillet. Par contre les semis en Chine se font entre fin avril et juin (Podolska, 2016).

La culture du sarrasin est propice à tous types de sols notamment les sols relativement pauvres et acides. Ces sols pauvres ne nécessitent pas l'apport d'engrais pour la culture de sarrasin. (Jacquemart *et al.*, 2012 ; Small, 2017). De plus la culture du sarrasin est résistante aux maladies céréalières et aux insectes nuisibles. Cette résistance permet d'éviter l'utilisation des produits chimiques (Jacquemart *et al.*, 2012 ; Small, 2017).

La période de floraison se déroule de mai à septembre selon la date des semis. La floraison débute 4 à 6 semaines après le semis et peut se poursuivre pendant 4 à 15 semaines. La plante peut produire 500 à 2000 fleurs (Cawoy *et al.*, 2006). De plus, chaque fleur ne peut rester généralement en anthèse que durant une seule journée (Quinet *et al.*, 2004). Par ailleurs la plante achèvera sa croissance par un avortement de la dernière cyme (Quinet *et al.*, 2004).

I.1.2.3. Reproduction et pollinisation du sarrasin commun

Le rendement en graines du sarrasin commun est généralement faible et instable (Kasajima *et al.*, 2017). Ainsi l'un des facteurs contributifs est son système reproducteur complexe (Kasajima *et al.*, 2017). Le sarrasin commun est une plante allogame auto-incompatible. L'auto-incompatibilité du sarrasin commun est due à la présence des fleurs dimorphiques. C'est-à-dire les fleurs sont de deux morphes : on parle du morphe longistyle ou brévistyle (Cawoy *et al.*, 2009 ; Wu *et al.*, 2017). Les fleurs longistyles sont caractérisées par des étamines plus petites d'environ 1 mm par rapport aux styles (Figures 1 a) tandis que les fleurs brévistyles se caractérisent par des étamines plus hautes que les styles (Figure 1b), (Cawoy *et al.*, 2009 ; Lim, 2013 ; Woo *et al.*, 2016, Yamamoto *et al.*, 2019 ; Liu *et al.*, 2020). De plus, les différences entre ces deux morphes sont également observées au niveau de la production du nectar et du pollen. Les fleurs brévistyles produisent 30% plus de nectar que les fleurs longistyles (Cawoy *et al.*, 2006). Par contre les fleurs brévistyles produisent 0.7 fois moins de pollen mais qui est 1,4 fois plus large que pour les fleurs longistyles (Cawoy *et al.*, 2009 ; Wu *et al.*, 2017). Cette différence de taille des grains de pollen fait en sorte que le pollen d'un morphe ne peut féconder que l'ovule d'un autre morphe (Wu *et al.*, 2017).

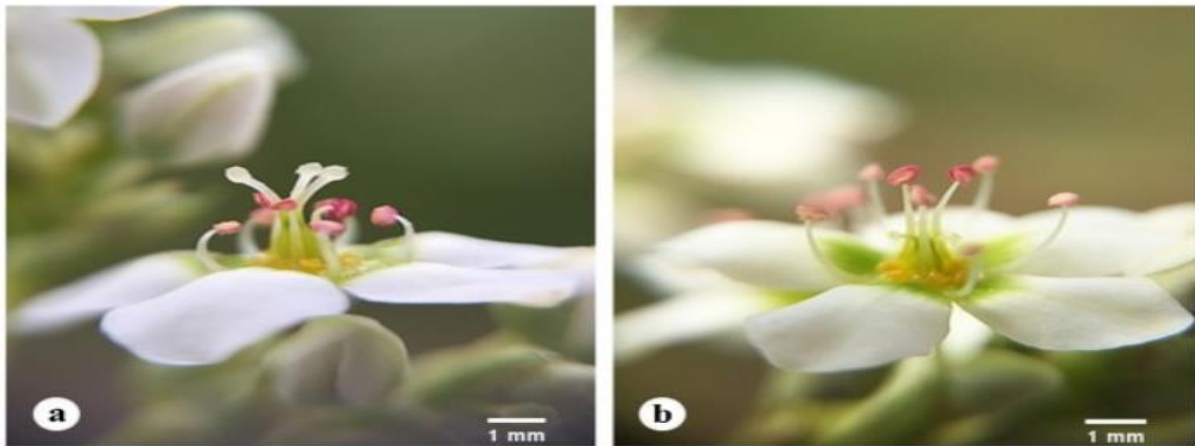


Figure 1 : Photo des fleurs longistyles (a) et les fleurs brévistyles (b) du sarrasin commun (Liu *et al.*, 2020).

Le sarrasin commun est donc auto-incompatible et nécessite un vecteur de pollinisation pour assurer le croisement entre morphes différents (Cawoy *et al.*, 2009 ; Wu *et al.*, 2017).

La pollinisation du sarrasin commun est assurée par la classe des insectes (Figure 2). Cette classe regroupe plusieurs ordres, notamment l'ordre des hyménoptères dont les principaux pollinisateurs sont les abeilles mellifères (*Apis mellifera* et *Apis cerana*), des bourdons (*Bombus* sp.), des abeilles solitaires (*Xylocopa violaceae*) et des guêpes (*Tiphia vernalis*) (Jacquemart *et al.*, 2007 ; Liu *et al.*, 2020). Ensuite nous avons l'ordre des diptères avec pour principales familles les Syrphidae et Calliphoridae. Enfin l'ordre des Lepidoptères ; des Hemiptères ; des Nevroptères et bien d'autres ordres (Jacquemart *et al.*, 2007 ; Aryal *et al.*, 2014).

Apis mellifera a été reconnu comme pollinisateur principal du sarrasin commun dans de nombreux pays bien que le pollinisateur principal peut varier en fonction de la zone géographique (Jacquemart *et al.*, 2007 ; Cawoy *et al.*, 2009). Les abeilles mellifères ont la capacité de collecter le pollen des deux morphes (longistyle et brévistyle) lors d'un même voyage (Jacquemart *et al.*, 2007 ; Cawoy *et al.*, 2009). En Belgique, 49 espèces d'insectes, appartenant à 18 familles ont été identifiées comme pollinisateurs du sarrasin commun (Jacquemart *et al.*, 2007). En champ, les visiteurs les plus communs appartiennent à la famille des Apoidae (Hyménoptères, *Apis mellifera* et *Bombus* spp.) et Syrphidae (Diptera, *Eristalis* spp.), (Jacquemart *et al.*, 2007 ; Cawoy *et al.*, 2009).

Ces pollinisateurs se nourrissent du nectar et du pollen (Liu *et al.*, 2020). Notons que les abeilles ont une préférence pour le pollen et le nectar des fleurs brévistyles (Cawoy *et al.*, 2009). Ces dernières sont donc plus visitées mais reçoivent moins de pollen que les fleurs longistyles par

visite, de telle sorte que le taux de réception de pollen compatible est similaire pour les deux morphes (Cawoy *et al.*, 2009).

La température optimale requise pour assurer la pollinisation du sarrasin commun se situe aux alentours de 20°C. En plus de dépendre de la région géographique, l'identité des principaux pollinisateurs varie aussi selon l'année, le mois et la période de la journée. C'est ainsi que les Syrphidae sont toujours actifs dans l'après-midi tandis que les abeilles mellifères et les bourdons visitent les fleurs entre 9h et 12h (Jacquemart *et al.*, 2007 ; Liu *et al.*, 2020). De plus, les abeilles mellifères sont plus actives pendant les journées chaudes et ensoleillées de même que pendant le pic de floraison. En moyenne, une espèce d'*Apis mellifera* visite 14 à 20 fleurs/min durant une période de 4-5h/jour (Jacquemart *et al.*, 2007). D'autres études montrent que les deux espèces d'abeilles mellifères (*Apis mellifera* et *Apis cerana*) visitent jusqu'à 30 fleurs par minute avec environ 2 secondes de visite par fleur (Liu *et al.*, 2020). Les observations faites par Aryal *et al.* (2014) au Népal est environ 18 fleurs visitées par minute pour les deux espèces avec un temps de visite par fleur de 2,4 secondes pour *A. mellifera* et de 2 secondes pour *A. cerana*.

L'efficacité de la pollinisation est fonction de la capacité de la plante à attirer les pollinisateurs. Celle-ci dépend de sa morphologie florale et de sa production de pollen et de nectar (Cawoy *et al.*, 2008, 2009) mais aussi du nombre de grains de pollen compatibles déposés par les pollinisateurs (Liu *et al.*, 2020). Le sarrasin commun produit des fleurs ouvertes en forme de plat avec un fort parfum de nectar qui est attrayant pour une diversité de pollinisateurs généralistes (Jacquemart *et al.*, 2007). Chez le sarrasin, la production du nectar est influencée par divers facteurs tels que l'hétéromorphie, le type de cultivars, la position de l'inflorescence, l'âge des plantes et les facteurs abiotiques (Jacquemart *et al.*, 2007 ; Cawoy *et al.*, 2008, 2009). Cette production du nectar est donc positivement corrélée au nombre de fleurs ouvertes, avec une quantité de nectar plus élevée pendant le pic de floraison (Cawoy *et al.*, 2006, 2008).

Comme facteurs abiotiques ayant une influence sur la production du nectar, nous avons la lumière, la disponibilité en eau, les basses et les hautes températures (Farooq *et al.*, 2016). Si la plante est transférée dans les conditions obscures, on aboutit à l'arrêt de la production du nectar engendrant des conséquences sur la production des graines. En revanche, dans les conditions contrôlées, la production de nectar est stable le long de la période lumineuse (Cawoy *et al.*, 2008 ; 2009). Les basses températures diminuent les concentrations relatives en sucres dans le nectar du sarrasin. Avec un temps frais et humide, la production de sucres par fleur peut être 15 fois plus élevée que pendant les périodes de sécheresse (Cawoy *et al.*, 2009). Quant aux aspects liés aux hautes températures et à la disponibilité en eau ils seront développés plus bas.

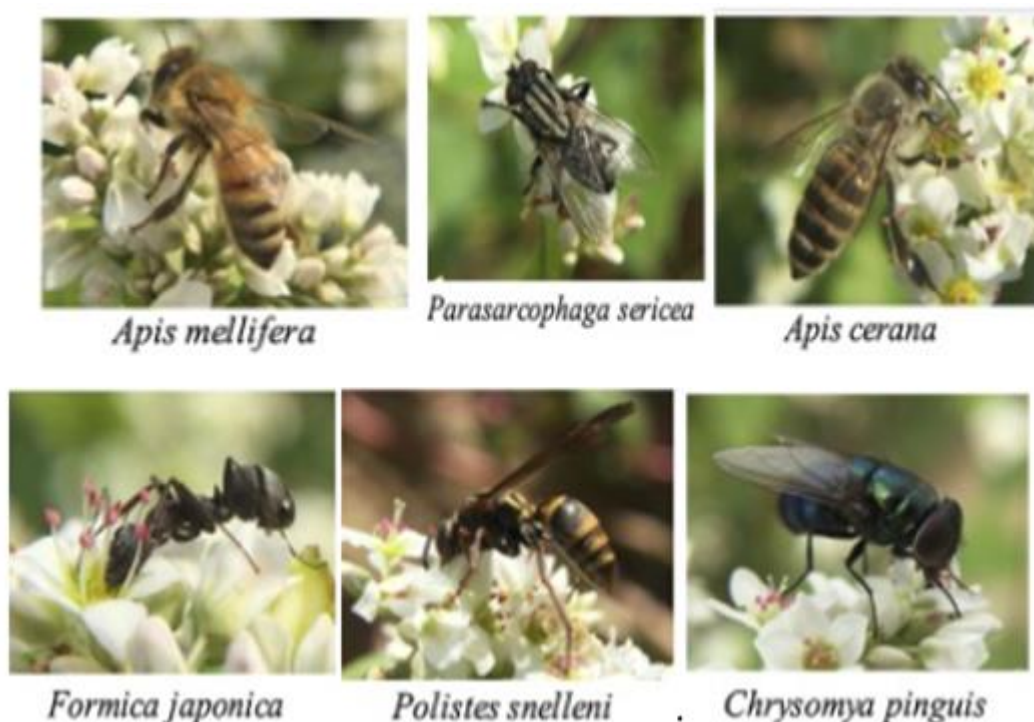


Figure 2: Exemples de quelques visiteurs des fleurs de sarrasin commun (Liu *et al.*, 2020).

1.1.2.4. Qualités nutritionnelles et pharmacologiques du sarrasin

Le sarrasin occupe une place particulière parmi tant d'autres cultures en raison de ses propriétés nutritionnelles et thérapeutiques (Jacquemart *et al.*, 2012 ; Kreft *et al.*, 2020 ; Aubert *et al.*, 2021 ; Yang *et al.*, 2021). Ses parties telles que les tiges, fleurs, feuilles, graines et farine sont utilisées par les industries alimentaires, pharmaceutiques, cosmétiques (Wronkowska *et al.*, 2010 ; Kim et Hwang, 2020). Sa farine renferme des concentrations élevées de protéines (12 à 18%), de lipides (1,5 à 4%), de fibres, d'acides aminés, d'acides gras, de minéraux et de vitamines (Hung *et al.*, 2009 ; Jacquemart *et al.*, 2012). Contrairement à d'autres céréales poacées comme le riz, le blé, le sorgho ou le maïs, la farine de sarrasin est plus riche en protéines et ne contient pas de gluten (Tableau 1), (Jacquemart *et al.*, 2012 ; Ciesarová *et al.*, 2016 ; Agu *et al.*, 2012 ; Hornyák *et al.*, 2020 ; Domingos et Bilsborrow, 2021 ; Huda *et al.*, 2021). L'embryon du sarrasin concentre des lipides en chaînes courtes et en chaînes longues à des concentrations plus élevées que d'autres céréales (Campbell, 1997). De plus, la proportion d'acides gras insaturés augmente la valeur nutritionnelle du sarrasin, comparativement à tous les autres céréales. De même, la teneur en éléments minéraux (tels que P, K, Mg, Ca, Fe et Mn) est considérable dans le sarrasin par rapport à celle du blé, du maïs et du riz (Tableau 1, Joshi *et al.*, 2019 ; Sindhu et Khatkar, 2019 ; Huda *et al.*, 2021). Quant aux acides aminés, les protéines du sarrasin possèdent une composition en acides aminés équilibrée avec la lysine et leucine comme composés principaux (voir tableau 1, Joshi *et al.*, 2019 ; Sindhu et Khatkar, 2019 ; Huda *et al.*, 2021).

Les grains sont également riches en oligoéléments tels que le sélénium souvent absents dans la nutrition humaine (Li *et al.*, 2019).

Pour ce qui est des vitamines, le sarrasin est riche en vitamines B1 (thiamine), B2, B3 (niacine), B6, vitamine K et choline (Subeti., 2018 ; Huda *et al.*, 2021). La vitamine E dans les grains de sarrasin existe sous forme de γ -tocophérol (117,8 $\mu\text{g} / \text{g}$), de δ -tocophérol (7,3 $\mu\text{g} / \text{g}$) et d' α -tocophérol (2,1 $\mu\text{g} / \text{g}$) dans les graines de sarrasin (Li *et al.*, 2019). Par ailleurs, notons que la farine du sarrasin est notamment mélangée avec d'autres farines comme celle du blé pour en faire des nouilles, du pain, des crêpes, des gâteaux etc (Choy *et al.*, 2013 ; Kreft *et al.*, 2020). Cette farine est aussi utilisée pour la fabrication des boissons alcoolisées locales ou alors des crèmes glacées sans gluten (Campbell, 1997 ; Kreft *et al.*, 2020 ; Aubert *et al.*, 2021).

Trois semaines après germination les jeunes plantules peuvent être récoltées pour en faire du jus (Yang *et al.*, 2021). Ses germes riches en acides aminés, minéraux et fibres sont plus digestes et intéressants que les grains du point de vue nutritionnel, car les germes ont une teneur en vitamines trente fois plus élevée et en lysine sept fois plus élevée que les grains (Kim *et al.*, 2004). Pour finir avec l'aspect nutritionnel du sarrasin, un sous-produit de ce dernier est le miel (Hornýák *et al.*, 2020). Ce dernier est dérivé du nectar du sarrasin et est principalement utilisé dans les pâtisseries. La composition du miel et sa quantité dépendra de la variété utilisée (Hornýák *et al.*, 2020).

Tableau 1: Comparaison de quelques composés nutritionnels du sarrasin, du riz, du blé et du maïs (Joshi *et al.*, 2019 ; Sindhu et Khatkar, 2019 ; Huda *et al.*, 2019).

Nutriments	Sarrasin	Riz	Blé	Maïs
Composition de proximité (g / 100 g de grain)				
Energie (Kcal)	355	346	345	365
Glucides totaux (g)	72,9	78,2	71,2	74,3
Fibre totale (%)	17,8	4,5	12,5	7,5
Protéine brute (%)	12	6,8	11,8	9,4
Humidité (%)	11	13,7	12,8	10,4
Graisse (g)	7,4	1,5	2,5	4,7
Acides aminés essentiels (% de la protéine totale)				
Leucine	6,7	8,2	6,3	13
Lysine	5,9	3,8	2,6	1,9
Valine	4,7	5,9	4,5	5
Phénylalanine	4,2	5,7	4,4	4,5
Méthionine	3,7	3	3,5	3,2
Isoleucine	3,5	4,5	3,4	3,8
Thréonine	3,5	3,8	2,8	3,9
Histidine	2,2	2,4	2,3	2,4
Cystine	2,2	2,2	1,8	2,2
Tryptophane	1,4	1	1,2	0,6
Minéraux et oligo-éléments (mg / 100 g de grain)				
Potassium	450	268	284	287
Magnésium	390	65	138	127
Phosphore	330	160	298	210
Calcium	110	10	30	7
Fer	4	0,7	3,5	2,7
Manganèse	3,4	0,5	2,3	1,9
Zinc	0,8	1,3	2,7	2,3
Vitamines (mg / 100 g de céréales)				
Niacine	18	1,9	5,5	3,6
Riboflavine	10,6	0,06	0,2	0,2
Thiamine	3,3	0,06	0,5	0,4
Choline	440	-	-	-
Tocophérol	40	-	-	-

Pour ce qui est de l'aspect médicinal ou pharmaceutique, le sarrasin est une source importante d'antioxydants en raison de la présence d'acides phénoliques et de flavonoïdes exploités par l'industrie pharmaceutique (Cawoy *et al.*, 2006 ; Jacquemart *et al.*, 2012 ; Rana *et al.*, 2012). Par exemple, le son et les coques de sarrasin ont une activité antioxydante 2 à 7 fois plus élevée comparé à celle de l'orge et de l'avoine (Domingos et Bilsborrow, 2021). Les flavonoïdes identifiés dans le sarrasin sont les suivants : la rutine, la quercétine, la quercitine, le kaempférol, l'orientine/isoorientine et la vitexine/isovitexine (Cai *et al.*, 2004 ; Choy *et al.*, 2013). Ces flavonoïdes sont efficaces pour réduire le taux de cholestérol sanguin, maintenir les capillaires et les artères forts et flexibles. Ils interviennent aussi dans l'amélioration de la microcirculation sanguine et réduisent la coagulation des plaquettes sanguines et augmentent l'activité de l'angiotensine I, afin de contrôler la pression artérielle (Cai *et al.*, 2004). Les flavonoïdes du sarrasin ont également démontré des activités antimicrobiennes et anti-inflammatoires (Huda *et al.*, 2021). Cependant, parmi ces flavonoïdes, la rutine reste le principal composant bioactif et le plus important du sarrasin (12 à 36 mg de rutine/100 g de matière sèche), (Small, 2017 ; Kumari

et Chaudhary, 2020). La teneur en rutine varie selon les cultivars (Cai *et al.*, 2004 ; Choy *et al.*, 2013).

Par ailleurs, l'absence de gluten dans la farine de sarrasin est très avantageuse pour les patients atteints de la maladie cœliaque (Izydorczyk *et al.*, 2013 ; Choy *et al.*, 2013 ; Domingos et Bilsborrow, 2021). En raison de sa forte teneur en fibres et de ses protéines, le sarrasin contribue également à prévenir les calculs biliaires et diminue la constipation et les risques de cancer du côlon (Liu *et al.*, 2001). Il est également utilisé dans les traitements de l'obésité ou du diabète de type II (Brennan 2005 ; Wronkowska *et al.*, 2010).

1.2. Changements climatiques et stress abiotiques associés

Les changements climatiques sont sans équivoque et depuis les années 1950 les émissions anthropiques des gaz à effet de serres ne cessent d'augmenter en raison de la croissance économique et démographique. L'atmosphère et les océans ne cessent de se réchauffer, la fonte des glaciers s'accélère et le niveau de mer ne cesse de croître. L'augmentation de ces gaz à effet de serres entraîne une augmentation des précipitations et des températures (GIEC, 2014 ; IPCC, 2021). Cependant l'augmentation de la température est passée de 0,8°C entre 1850-1900 à 1,3°C entre 2010-2019 (Figure 3) et pourrait continuer à augmenter en fonction des scenarii prévisionnels (IPPC, 2021).

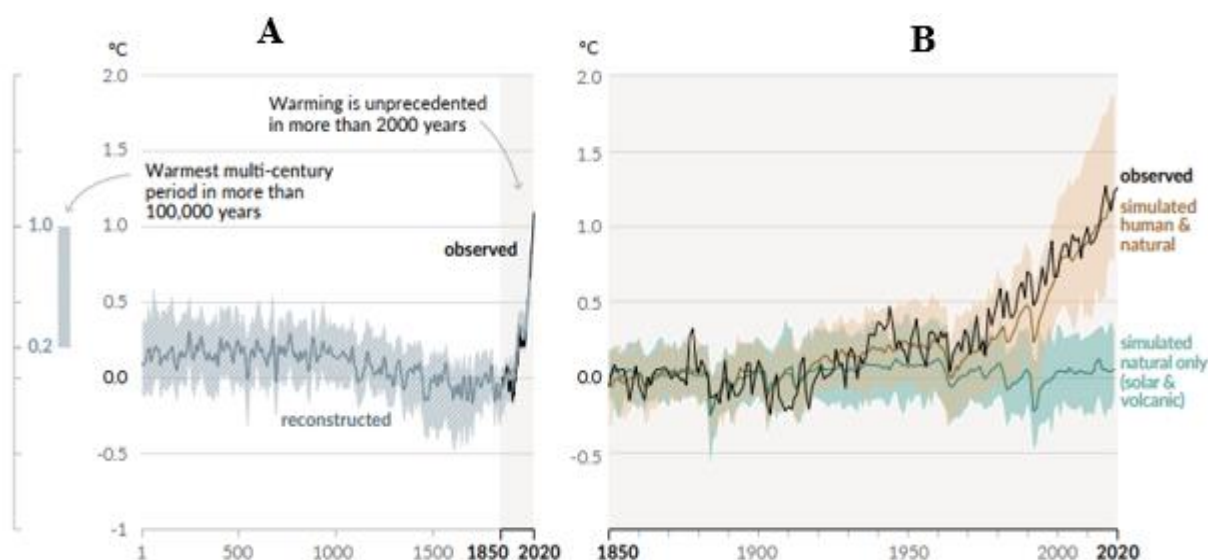


Figure 3: Changement de température mondiale à l'origine du réchauffement climatique a) évolution de la température mondiale reconstruite à partir d'archives paléoclimatiques b) changement de la température à l'échelle mondiale due aux facteurs naturels et anthropiques (IPPC, 2021).

Par ailleurs la hausse de température n'est pas répartie de manière uniforme sur le globe. C'est ainsi que l'Antarctique et l'Arctique se réchaufferont plus rapidement que les tropiques, de même

que les terres émergées se réchaufferont plus vite que les océans selon les différents scénarios 1,5°C, 2°C et 4°C prédit par le GIEC qui sont tous considérés comme des points de non-retour. Par exemple certains Etats insulaires seront appelés à disparaître, la fonte des glaciers sera irréversible (Figure 4A). Quant aux précipitations elles vont varier aussi en fonction des régions et ne seront pas homogènes en fonction de la période de l'année. Elles seront plus élevées au niveau du Pacifique équatorial, des hautes latitudes et certaines parties des régions de mousson mais vont diminuer dans les régions subtropicales selon les différents scénarios de 1,5°C ; 2°C et 4°C (Figure 4B).

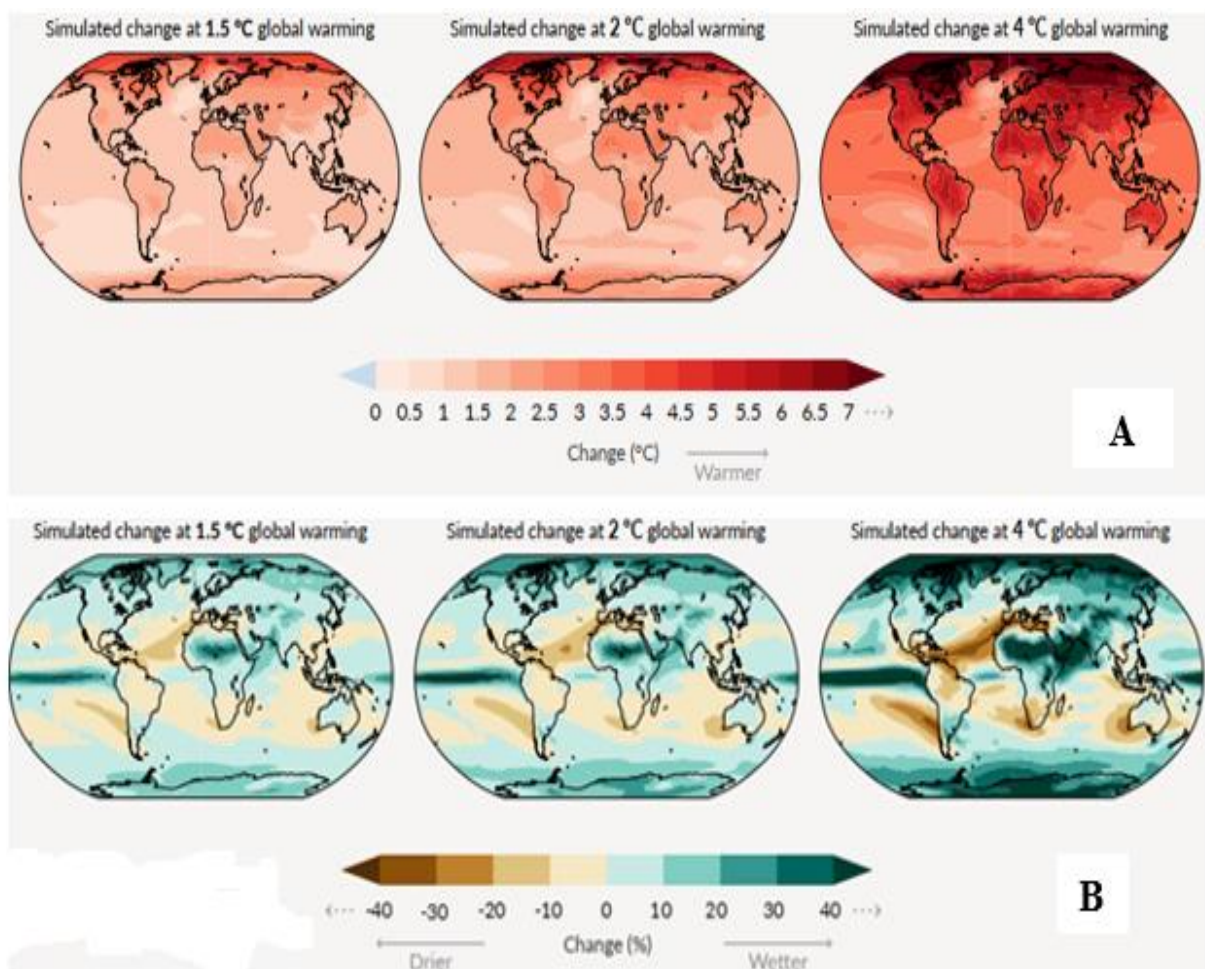


Figure 4: Variation annuelle de la température moyenne simulée (A) et des précipitations (B) à la surface mondiale sur une période de 20 ans par rapport à 1850-1900 (IPPC, 2021).

De plus le réchauffement climatique n'est pas en reste sur toute la composante de la sécurité alimentaire. En cas d'augmentation de la température moyenne à plus 2°C par rapport à l'ère préindustrielle, les productions de riz, de maïs et de blé dans les régions tropicales et tempérées seront impactées négativement. A partir des années 2090 les projections établies par le GIEC montrent une diminution des rendements de certaines cultures clés (maïs, blé, soja) pouvant aller de 50 à 100% de perte (Figure 5).

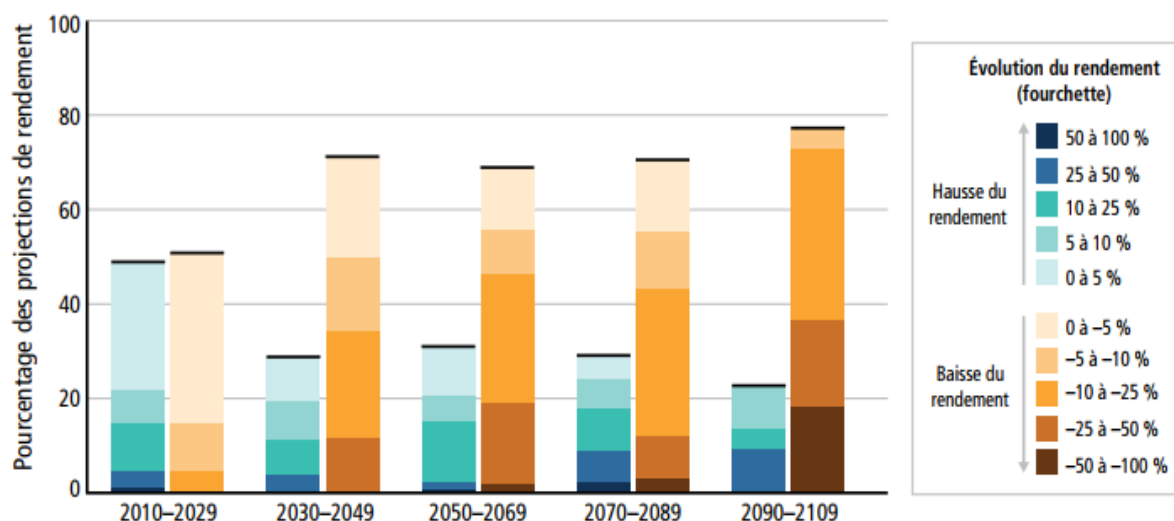


Figure 5: Synthèse des projections des impacts des changements climatiques sur les rendements des cultures (principalement le maïs, le blé et le soja) (GIEC, 2014).

Au niveau européen, les records de température ont été atteints dans nombreuses régions entre juin et juillet 2019 et l'on s'attend encore à une augmentation des périodes estivales chaudes et sèches dans les années à venir (EEA, 2021).

I.2.1. Influence du stress thermique sur les plantes en général

Les températures élevées sont très déterminantes pour la production agricole. Bien que critique à toutes les étapes, leurs effets n'ont pas la même importance en fonction des stades de développement de la plante.

I.2.1.1. Germination

La température de germination peut avoir des impacts néfastes sur le développement de la plante. Par ailleurs, les températures supra-optimales peuvent ralentir ou inhiber totalement la germination, bien que ceci reste fonction des espèces végétales et de l'intensité du stress (Wahid, 2007 ; Wahid *et al.*, 2012). Chez le maïs par exemple la température optimale de germination se situe entre 20- 30°C (Farooq *et al.*, 2008). Chez la tomate à une température supérieure à 35°C, la germination des graines et la croissance des semis sont affectés (Wahid, 2007).

I.2.1.2. Croissance végétative

Les seuils de températures pour la croissance végétative varient considérablement selon les espèces. Par exemple chez le sorgho, la plage de température optimale à la phase végétative est de 26 à 34°C (Maiti, 1996), chez le maïs elle se situe entre 28°C et 31°C (Wahid, 2007). Chez le blé et le coton, la température optimale est respectivement de 26°C et de 37°C (Gray et Baddy, 2016). Cependant les températures élevées (au-delà de l'optimum de l'espèce) réduisent la

croissance des différentes parties de la plante, principalement celle des feuilles (Hao *et al.*, 2019). De plus, la croissance des tiges et des racines n'est pas en reste (Wahid, 2007 ; Bita et Gerats, 2013 ; Gray et Baddy, 2016). Par exemple, les racines de blé sont de plus en plus courtes au-delà de 20°C (Rezaei *et al.*, 2015) avec pour effet la limitation des apports en eau et en nutriments aux parties aériennes de la plante (Huang *et al.*, 2012 ; Gray et Baddy, 2016). Chez le coton (*Gossypium hirsutum*), la longueur et le nombre des racines augmentent de 10°C à 35°C mais au-delà de 35°C, on observe une diminution du nombre de racines. Chez le tournesol par contre au-delà de 30°C le nombre de racines diminue. En général, la croissance des plantules du coton est inhibée suite au stress thermique (Mahan et Mauget, 2005 ; Wahid *et al.*, 2012).

On observe aussi la réduction sévère de la longueur du premier entre-nœud due aux températures élevées avec pour conséquence la mort prématurée des plantes. Par exemple la canne à sucre (*Saccharum officinarum*) exposée aux hautes températures présente des entre-nœuds plus petits et une sénescence précoce (Wahid, 2007).

Une exposition à des températures très élevées peut aussi engendrer certains symptômes au niveau foliaire: la nécrose, l'abscission et la sénescence, diminuant ainsi le nombre de feuilles (Wahid, 2007 ; Zrobek-Sokolnik, 2012 ; Bita et Gerats, 2013 ; Gray et Brady, 2016). Chez *Arabidopsis thaliana*, par exemple le nombre et la surface des feuilles diminuent avec les hautes températures (Gray et Brady, 2016). De plus l'architecture de la plante peut être affectée. Chez la bourrache par exemple les hautes températures provoquent une augmentation du nombre de ramification sur la tige (Descamps *et al.*, 2018).

Les températures élevées sont aussi à l'origine de la déshydratation des tissus et des organes tout en limitant la croissance végétative. Ceci est observable entre autres chez la tomate (Mazorra *et al.*, 2002), la canne à sucre (Wahid et Close, 2007) et le sorgho (*Sorghum bicolor*, Machado et Paulsen, 2001).

En général, les températures élevées diminuent le taux d'assimilation d'éléments nutritifs des plantules et affectent l'activité des méristèmes (Hao *et al.*, 2019). Par exemple, l'activité de la rubisco est limitée à 40°C et la capacité photosynthétique des feuilles diminue avec pour conséquence l'inhibition de la formation d'amidon dans les feuilles et dans les fruits (Maestri *et al.*, 2002 ; Antoun et Ouellet, 2013).

I.2.1.3. Croissance reproductive

La croissance reproductive est l'étape de la vie de la plante la plus critique face au stress thermique. Les températures optimales sont généralement plus basses pour la phase reproductive

que pour la phase végétative. Par exemple chez le sorgho, la température optimale pour la croissance reproductive se situe entre 25°C et 28°C tandis que pour la croissance végétative, elle se situe entre 26°C et 34°C (Maiti, 1996). Cependant la gamétogenèse et la fécondation restent les phases de reproduction les plus sensibles aux hautes températures chez diverses plantes (Foolad, 2005 ; Wahid *et al.*, 2012 ; Gray et Bady, 2016 ; Mathieu, 2020). Les hautes températures peuvent aussi affecter le temps de floraison : chez *Arabidopsis* une transition précoce vers la floraison est observée due aux températures élevées (Van Zanten *et al.*, 2009) avec pour effet la réduction du nombre d'ovules et l'augmentation du taux d'avortement des ovules (Whittle *et al.*, 2009).

Chez le coton par exemple une température élevée entraîne l'avortement des boutons floraux et des capsules (Wahid *et al.*, 2012). Par ailleurs chez *Arabidopsis*, l'avortement des inflorescences a été observé à partir des températures de 36°C (Warner et Erwin, 2005).

Au cours de la croissance reproductive, le gamétophyte mâle (le pollen) est plus sensible aux hautes températures que le gamétophyte femelle (sac embryonnaire), (Hedhly, 2011 ; Muller et Rieu, 2016). Au niveau des étamines, on observe une diminution du taux de viabilité et de la germination du grain de pollen due à la présence des ROS (espèces réactives d'oxygène). Par exemple, lors de la floraison chez le riz, en mi-journée une température supérieure à 33°C réduit la viabilité pollinique. Cette viabilité devient nulle lorsque les températures montent jusqu'à 40°C (Kim *et al.*, 1996). Chez le maïs, par exemple, les grains de pollen seront incapables d'accumuler l'amidon suite aux hautes températures (grains de pollen non viables) et par conséquent ne pourront pas développer leur tube pollinique une fois en contact des stigmates (Wang *et al.*, 2019 ; Sage *et al.*, 2015).

Les organes reproducteurs femelles sont aussi affectés par les hautes températures mais souvent dans une moindre mesure. On peut observer des malformations au niveau du sac embryonnaire et l'avortement des ovules (Hedhly, 2011 ; Gray et Brady, 2016). Chez le coton par exemple, des malformations des fleurs ont été observées suites aux hautes températures (Snider *et al.*, 2009).

I.2.1.4. Pollinisation, fécondation et fructification

La pollinisation est aussi impactée par les hautes températures. Les pollens matures sont très sensibles et dans certains cas la fécondation est inefficace (Wahid *et al.*, 2012). De plus, le stress thermique peut réduire la déhiscence des anthères avec comme effet la réduction du nombre de grains de pollen libérés pour assurer la pollinisation (Jiang *et al.*, 2019). Au niveau femelle, les températures élevées peuvent réduire le temps durant lequel les stigmates sont réceptifs avec comme effet la décroissance des chances de pollinisation (Jacquemart *et al.*, 2007). Pour les

plantes entomophiles, les hautes températures affectent la production des ressources florales, ce qui peut avoir des répercussions sur l'attractivité des pollinisateurs. Par exemple, le volume du nectar produit par fleur diminue avec les hautes températures chez la bourrache (*Borago officinalis*), or le nectar est une substance clé pour l'attraction des différents pollinisateurs (Descamps *et al.*, 2018). Par ailleurs quand bien même la pollinisation est réussie, les hautes températures impactent le développement des fruits tout en réduisant leur densité. C'est le cas du maïs où la densité des grains est réduite due aux hautes températures (Monjardino *et al.*, 2005).

I.2.2. Influence du stress thermique sur le sarrasin

Les hautes températures peuvent avoir des influences remarquables sur la phase végétative, la reproduction et la pollinisation du sarrasin.

I.2.2.1. Croissance végétative

Le sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) est une culture où le stress dû aux hautes températures est l'une des contraintes environnementales défavorables affectant la croissance et le rendement des cultures (Zhou *et al.*, 2016 ; Wu *et al.*, 2017).

Pour ce qui est de la phase végétative, une augmentation de température conduit à une initiation rapide des feuilles et une diminution de la surface foliaire et du taux de transpiration (Aubert *et al.*, 2020). De même, dans les travaux de Hornyak *et al.* (2020) à 30 °C le sarrasin a une croissance végétative élevée par rapport à 20°C. Cependant le taux de photosynthèse est inhibé avec pour impact la réduction de l'activité du photosystème II causant des dommages aux membranes des thylakoïdes (Zinn *et al.*, 2010 ; Wu *et al.*, 2017).

I.2.2.2. Croissance reproductive

La température optimale de croissance et de reproduction de *F. esculentum* se situe entre 18°C et 25°C (Adachi, 1990 ; Cawoy *et al.*, 2009 ; Jacquemart *et al.*, 2012). A 27 °C, des avortements des fleurs et des graines sont observées (Aubert *et al.*, 2020). De plus, les très hautes températures (30°C) sont à l'origine du flétrissement des fleurs, de malformations embryonnaires et l'avortement importante des fleurs non fécondées et des embryons (Campbell, 1997 ; Jacquemart *et al.*, 2012 ; Lim, 2013 ; Słomka *et al.*, 2017 ; Płażek *et al.*, 2019 ; Kopeć *et al.*, 2021). Płażek *et al.* (2019) notent également une diminution du nombre de sacs embryonnaires normaux dans les fleurs ouvertes lorsque les températures sont à 30°C. Une plante de sarrasin est capable de produire 500 à 2000 fleurs, mais suite à l'exposition aux hautes températures, peu de fleurs seront capables de se développer en graines (Halbrecq, 2005).

Contrairement à d'autres plantes telles que le maïs, le riz, le shorgo, la tomate... où le gamétophyte mâle est plus impacté (Peet *et al.*, 1998 ; Djanaguiraman *et al.*, 2018 ; Wang *et al.*, 2019), chez le sarrasin c'est le gamétophyte femelle qui reste le plus affecté par les hautes températures (Słomka *et al.*, 2017 ; Płazek *et al.*, 2019). En effet, la réceptivité stigmatique est réduite avec les hautes températures tandis que la viabilité pollinique est peu affectée (Aubert *et al.*, 2020).

I.2.2.3. Pollinisation

Les fleurs du sarrasin sont riches en nectar, ce qui permet l'attraction des insectes pollinisateurs (Jacquemart *et al.*, 2007). Il existe une corrélation positive entre la teneur en nectar et le nombre de fleurs ouvertes (Cawoy *et al.*, 2006). Suite aux hautes températures, on observe l'avortement des boutons floraux voire aussi le flétrissement de la plante, donc moins de fleurs produites, ce qui pourrait limiter la production du nectar dans les fleurs (Cawoy *et al.*, 2006). Par ailleurs, il a été montré que les hautes températures réduisent le volume de nectar produit par fleur chez le sarrasin (Drugmand, 2020). Une faible quantité de nectar dans les fleurs pourrait donc avoir un impact négatif sur l'attraction des insectes pollinisateurs et aussi sur le temps de visite des fleurs. De plus, les très hautes températures pourraient être néfastes sur la capacité des insectes à assurer la pollinisation. Par exemple, en été, les abeilles visitent plus de fleurs entre 9h et 12h lorsque les températures ne sont pas très élevées (Jacquemart *et al.*, 2007). Les températures élevées affectent aussi la croissance de la plante et par conséquent, la plante aura moins d'inflorescences avec des fleurs ouvertes pour l'attraction des insectes pollinisateurs. Ces hautes températures influenceraient donc de manière indirecte la pollinisation. Cet aspect sera développé dans le cadre de ce mémoire.

I.2.3. Influence du stress hydrique sur les plantes en général

Les plantes cultivées sont souvent soumises à certaines contraintes abiotiques comme le déficit hydrique. Ce dernier affecte la croissance végétative et reproductive des plantes.

I.2.3.1. Croissance végétative

La durée du stress hydrique a des impacts sur la croissance et le développement des plantes. Ce stress conduit les plantes à investir plus de ressources au niveau du système racinaire par rapport au système aérien. Chez le maïs, le coton, le soja et la courge, une réduction plus faible de la croissance racinaire a été observée par rapport à la croissance du système aérien en réponse au stress hydrique (Spollen *et al.*, 1993 ; Chaves *et al.*, 2002 ; Gray et Baddy, 2016). Cependant, l'augmentation de croissance racinaire est fonction du stade de développement de la plante et de la profondeur du sol. Chez le soja, par exemple, le stress hydrique stimule le taux de croissance des racines durant la phase reproductive (Gray et Baddy, 2016). Chez *Arabidopsis thaliana*, le

stress hydrique augmente la taille du système racinaire tout en réorientant les extrémités des racines vers le bas (Rellán-Alvarez *et al.*, 2015). Par ailleurs, la plante va mettre en place des mécanismes liés à l'ajustement osmotique pour maintenir une pression de turgescence dans les cellules des racines (Poorter et Nagel, 2000 ; Chaves *et al.*, 2002). Si le stress perdure, un ajustement osmotique sera également mis en place au niveau aérien (Harsh *et al.*, 2016).

En cas de stress hydrique l'expansion des feuilles est réduite chez plusieurs espèces. Par exemple, Clauw *et al.* (2015) ont montré que chez *Arabidopsis thaliana* un léger stress hydrique est à l'origine de la réduction de la superficie des rosettes et de la taille des feuilles ainsi que de la diminution du nombre de cellules épidermiques au niveau des feuilles. De plus, le stress hydrique aura des effets plus ou moins marqués en fonction du stade de développement des feuilles (Gray et Baddy, 2016 ; Dam *et al.*, 2020). Par exemple chez le sorgho (*Sorghum bicolor*) les feuilles peuvent jaunir à la base et restent plissées dans les conditions de stress moins graves (Dam *et al.*, 2020).

Le stress hydrique a aussi un impact important au niveau du diamètre au collet des tiges. La taille du diamètre au collet des tiges diminue chez le sorgho lorsqu'un déficit hydrique est présent (Dam *et al.*, 2020). En général on a une baisse de la biomasse des tiges due à la réduction de la croissance en hauteur de la plante chez le niébé (*Vigna unguiculata*), (Aziadekey *et al.*, 2014).

I.2.3.2. Croissance reproductive

Chez bon nombres d'espèces, la phase reproductive est très sensible au stress hydrique. Dans les cultures céréalières par exemple, le stress hydrique peut réduire le nombre d'inflorescences ou inhiber partiellement ou complètement la floraison (Su *et al.*, 2013). Par ailleurs, un stress hydrique coïncidant avec la période de floraison et l'anthèse réduirait le rendement de diverses cultures notamment le riz, le soja, le blé et le trèfle blanc. De plus, en fonction des espèces et des conditions de croissance, les inflorescences et/ou les fleurs peuvent être affectées (Cawoy *et al.*, 2006).

En général, le développement des organes reproducteurs mâles est particulièrement vulnérable au stress hydrique par rapport aux structures reproductrices femelles (Gray et Baddy, 2016). En cas de stress hydrique les organes reproducteurs mâles sont stériles chez le blé (*Triticum aestivum*) et le riz (*Oryza sativa*) réduisant ainsi la productivité (Su *et al.*, 2013). Chez *Arabidopsis* l'arrêt précoce du développement floral, l'allongement des filaments et des anthères anormaux ont été observés suite au stress hydrique (Su *et al.*, 2013). Pendant le développement du gamétophyte mâle, le stress hydrique est à l'origine de la perte de la viabilité pollinique chez les espèces cultivées avec pour conséquence la réduction des grains dans des cultures céréalières (Su *et al.*,

2013). Chez le blé, le stress hydrique se produisant lors de la méiose perturbe la sporogénèse masculine conduisant à la stérilité du pollen et à la réduction du nombre de grains formés (Cawoy *et al.*, 2006). Chez le maïs, on observe un avortement des embryons en cas de stress hydrique (Su *et al.*, 2013).

I.2.4. Influence du stress hydrique sur le sarrasin

I.2.4.1. Croissance végétative

Les besoins en eau du sarrasin sont élevés. La plante a besoin de 225-315 litres d'eau pour produire 1 kg de grains (Jacquemart *et al.*, 2012). Le sarrasin commun est très sensible à la sécheresse (Cawoy *et al.*, 2006 ; Aubert *et al.*, 2020). La plante flétrit rapidement en raison de son système racinaire peu développé (Campbell, 1997 ; Jacquemart *et al.*, 2012 ; Farooq *et al.*, 2016 ; Aubert *et al.*, 2020). Toutefois, la réhydratation peut facilement être restaurée (Jacquemart *et al.*, 2012).

La morphologie de la plante est aussi impactée par le stress hydrique. La taille de la plante, l'épaisseur de la tige, le nombre de feuilles peuvent diminuer (Fahad *et al.*, 2017 ; Germ *et al.*, 2013). Cawoy *et al.* (2006) ont montré qu'un stress de 4 jours survenant avant la transition florale stoppe l'apparition des feuilles et leur dépliement. Mais tout redevient normal après une période d'arrosage. Le stress hydrique conduit aussi à une réduction du taux de chlorophylle, de photosynthèse, de la transpiration et de la conductance stomatique (Xiang *et al.*, 2013).

I.2.4.2. Croissance reproductive

Le stress hydrique a des effets néfastes sur la phase reproductive. Lorsque le stress intervient pendant la phase de floraison et de maturation des grains, la fertilité des fleurs est réduite. Les fleurs et les grains avortent, causant ainsi la perte des rendements (Cawoy *et al.*, 2006). Le stress hydrique affecte aussi la morphogénèse inflorescentielle et florale chez le sarrasin. Cawoy *et al.* (2006) ont observé une grande sensibilité des méristèmes intervenant dans la formation des cymes et des fleurs : chez les plantes stressées, le nombre de cymes et de fleurs par inflorescence est réduit par rapport aux plantes non stressées. Par ailleurs, des effets plus sévères ont été observés sur les premières inflorescences de la tige principale par rapport aux inflorescences suivantes (Cawoy *et al.*, 2006). Par exemple, la réduction de la production du pollen par anthère est plus marquée au niveau des premières inflorescences (Aubert *et al.*, 2020).

Comme chez d'autres plantes, le stress hydrique affecte plus les organes reproducteurs mâles que les organes femelles chez le sarrasin (Cawoy *et al.*, 2006 ; Hedhly, 2011). Le nombre de grains de pollen dans les étamines sont réduits chez les plantes sous stress hydrique (Cawoy *et al.*, 2006).

Cependant, Slawinska et Obendorf (2001) ont montré que le stress hydrique impactait de façon similaire les structures reproductrices mâles et femelles chez le sarrasin.

I.2.4.3. Pollinisation

Le manque d'eau chez les plantes pourrait avoir comme conséquence que la période de floraison de la plante ne chevauche plus avec les activités des pollinisateurs (Forrest, 2015). Le stress hydrique peut modifier la composition en nectar, en pollen et l'efficacité des pollinisateurs (Waser et Price, 2016). Le taux de visite des fleurs est aussi corrélé à la taille des plantes et l'abondance florale (Gallagher et Campbell, 2017). Les insectes pollinisateurs ont une préférence pour les plantes hautes avec plus de fleurs. La taille de la corolle impacte aussi l'efficacité des pollinisateurs en plus de leur taux de visite (Gallagher et Campbell, 2017).

II. Matériel et méthodes

II.1. Matériel végétal et conditions de culture

Nous avons basé notre étude sur deux variétés de sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*, var. La Harpe et var. Brabantse grijze zandboekweit (BGZ)). Les grains de la variété La Harpe proviennent de la firme Gired (France) et les graines de la variété Brabantse grijze zandboekweit ont été fournies par Monsieur Christian Zewen (Luxembourg) qui les a lui-même obtenues d'un agriculteur hollandais, Monsieur Marcel Horck.

La Harpe est une variété diploïde française de sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*, Moench), développée par Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), et bien adaptée à diverses régions d'Europe occidentale. Quant à la variété BGZ, c'est une ancienne variété qui était cultivée aux Pays-Bas sur des sols plutôt sablonneux mais il semblerait qu'il en est fait mention en Belgique, à Itegem en 1306 (C. Zewen, communication personnelle).

Le 22 février 2021, 200 grains des deux variétés (100 par variété) ont été semées dans 4 bacs de semis contenant du terreau (SUBSTRAT D' ARGILE Nr. 9 Fe) à raison de 50 graines par bac. Les semis ont été mis en serre, arrosés et recouverts par la suite avec une vitre. La température dans la serre était de $23,2^{\circ}\text{C} \pm 1,32^{\circ}\text{C}$ avec une humidité relative de $57,90\% \pm 7,02\%$. En plus de l'éclairage naturel, un éclairage d'appoint était fourni par des lampes LED LumiGrow pro 650 Watts afin d'obtenir une photopériode de 14h.

Les semis ont été arrosés trois fois par semaines (lundi, mercredi et vendredi) avec de l'eau de pluie. Une semaine plus tard c'est-à-dire le 01 mars 2021 la vitre a été enlevée. Au total nous avons eu 94 plantules pour la variété BGZ contrairement à la variété La Harpe où nous avons eu uniquement 60 plantules sur les 100 grains de départ. Or pour notre expérience nous avons besoin de 80 plantes par variété. A cet effet nous avons refait un semis de 100 graines pour la variété La Harpe comme décrit précédemment.

Le 08 mars 2021, c'est-à-dire deux semaines après les semis, au total 80 plantules de la variété BGZ et 60 de la variété La Harpe ont été repiquées individuellement dans des pots noirs de 14 cm de diamètre dans le même terreau que les semis. Nous avons divisé les plantules de chaque variété en quatre lots, donc 20 plantules par lot pour la variété BGZ et 15 pour la variété La Harpe. Deux lots par variété ont été mis dans une serre à 21°C et les deux autres ont été mis dans une serre à 28°C . Pour les deux variétés la température jour/nuit tout au long de l'étude dans les serres de 21°C a été maintenue autour d'une moyenne de $21^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ tandis que dans les serres de 28°C la température jour/nuit a été maintenue à $28^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$. L'humidité relative moyenne dans les deux

serres (21°C et 28° C) a été de 60% +/- 5% tandis que l'intensité lumineuse a été de 120 μ moles/m²s. En plus de l'éclairage naturel, un éclairage d'appoint était fourni par des lampes LED LumiGrow pro 650 Watts afin d'obtenir une photopériode de 14h.

Les premières mesures de croissance ont été prises afin d'avoir les informations en début de stress. Toutes les plantes ont été arrosées normalement la semaine qui a suivi le repiquage afin de permettre leur reprise. La teneur en eau du sol a été relevée à l'aide d'une sonde ProCheck version 5 (Decagon Devices, Decagon 10HS Moisture).

Le 15 Mars 2021, le stress hydrique a été appliqué à la moitié des plantes dans chacune des serres afin d'obtenir 4 traitements par variété : 21°C-témoin, 21°C-stress hydrique, 28°C-témoin et 28°C-stress hydrique. Les plantes stressées ont été arrosées deux fois par semaine (lundi et vendredi) tandis que les plantes témoins ont quant à elles ont été arrosées trois fois par semaines (lundi, mercredi et vendredi). La teneur en eau du sol était ainsi maintenue à 18,00% pour les plantes témoins et à 14,95% pour les plantes stressées. La teneur en eau du sol et le nombre de feuilles ont été relevés pour 10 plantes par variété et traitement.

Sur les 100 graines de la variété La Harpe du deuxième semis, seules 17 plantules ont poussé. Elles ont été repiquées 2 semaines après le semis comme indiqué précédemment et séparées en 4 lots de 4 plantes afin de compléter les plantes de cette variété.

II.2. Mesures non destructives

Du 8 mars 2021 au 26 avril 2021 les mesures suivantes ont été relevées chaque semaine sur 10 plantes par variété et traitement : la teneur en eau du sol, le nombre total de feuilles, le nombre d'inflorescences et le nœud de la première inflorescence. Cependant notons que pour les deux derniers paramètres les mesures ont débuté à partir du 29 mars 2021, soit 5 semaines après les semis étant donné que les plantes n'ont pas fleuri avant cette date.

Pour le comptage du nombre de feuilles, toutes les feuilles de la plante ont été comptées, à l'exception des deux cotylédons. Seules les feuilles bien étalées ont été prises en compte et les jeunes feuilles enroulées sur elles-mêmes et celles fanées ont été écartées.

Pour le comptage du nombre d'inflorescences, seules les inflorescences présentant des fleurs complètement ouvertes ont été comptées. Cependant, lorsqu'une fleur est ouverte, l'inflorescence a été prise en compte.

II.3. Mesures destructives

II.3.1. Paramètres de reproduction et ressources florales

Pour analyser la fertilité des fleurs (réceptivité stigmatique et viabilité pollinique), les prélèvements ont été effectués après 6 semaines de traitement tandis que pour la quantité de ressources florales (volume du nectar et le nombre de grains de pollen par anthère), les prélèvements ont été effectués après 5 semaines de traitements. De même, pour le comptage du nombre d'épillets par inflorescence et de fleurs par épillet, les prélèvements ont été faits après 5 semaines de traitement. Pour les comptages du nombre de grains de pollen par anthère et de fleurs et épillets par inflorescence, les échantillons ont été conservés dans les tubes à essai contenant du FAA (Formalin acetic acid alcohol) et ont été analysés en fin juin.

II.3.1.1. Viabilité pollinique

Cinq fleurs ouvertes ont été récoltées sur les 5^{èmes} et/ou 6^{èmes} inflorescences (5 plantes minimum) par variété, traitement et morphe (brévistyle et longistyle). Les fleurs récoltées ont été déposées dans les boîtes de Pétri bien étiquetées puis transportées au laboratoire. Ensuite le pollen a été prélevé sur chaque fleur puis déposé au centre d'une lame porte-objet et une goutte d'Alexander a été ajoutée et une lamelle couvre-objet a été déposée sur la lame. Notons que la solution d'Alexander se prépare en ajoutant divers éléments dans l'ordre suivant ; pour 100 ml de solution on a l'alcool à 95% (10 ml), le vert de malachite (10 mg), l'eau distillée (50 ml), le glycérol (25 ml), le phénol (5 mg), le chloral hydraté (5 mg), l'acide fuschine (50 mg), l'orange G (5 mg) et l'acide acétique glacial (2 ml). Trente minutes plus tard (le temps pour le pollen de prendre de la coloration ou pas), les grains de pollen ont été comptés sous microscope (marque REICHERT AUSTRIA Nr. 346 192) pour chaque lame. Les grains viables étaient colorés en rouge-mauve avec un contenu granuleux et dense tandis que les grains non viables étaient colorés en bleu turquoise et le contenu n'était pas visible. Un minimum de 200 grains de pollen a été compté par lame et la viabilité pollinique (%) a été calculée par le rapport entre le nombre de grains de pollen viables / nombre de grains de pollen total *100.

II.3.1.2. Réceptivité stigmatique

Dix fleurs ont été prélevées sur les 5^{èmes} et/ou 6^{èmes} inflorescences (sur un minimum de 5 plantes) par variété, traitement et morphe puis déposées dans les boîtes de Pétri, afin de tester la réceptivité stigmatique estimée par l'activité peroxydase à la surface des stigmates. Pour se faire, la solution suivante a été préparée pour faire réagir les pistils : dilution de 50 mg de 3-amino-9-ethylcarbazole dans 4 ml de N-N-diméthylformamide, ajout ensuite de 66 mg de CaCl₂.2H₂O et de 100 ml de tampon acétate en terminant par 0,5 ml H₂O₂ 3%. Les pistils ont été trempés dans la solution

pendant 5 minutes. Par la suite ces pistils ont été enlevés de la solution puis observés sous loupe binoculaire (marque Leica MZ 75). Les stigmates réceptifs étaient colorés en noir et les stigmates non réceptifs n'étaient pas colorés.

II.3.1.3. Nectar

Le nectar a été récolté dans 10 fleurs sur minimum 4 plantes des 5^{èmes} et 6^{èmes} inflorescences par variété, traitement et morphe. Le nectar a été prélevé à l'aide du micro capillaire de 1 µl. Le capillaire a été inséré dans la corolle et le nectar a été aspiré par capillarité au niveau des nectaires. Le volume de nectar a été obtenu en faisant le rapport entre la longueur totale du capillaire et la longueur occupée par le nectar. Cette longueur est obtenue à l'aide d'un pied à coulisse.

II.3.1.4. Nombre de grains de pollen par anthère

Comme mentionné plus haut 5 fleurs de chaque variété, traitement et morphe ont été prélevées et conservées dans du FAA. Ensuite sous binoculaire une anthère par fleur a été enlevée puis déposée sur une lame et l'anthère a été écrasée à l'aide d'une pince à dissection. Ensuite 20 µl de solution d'Alexander ont été ajoutés sur l'anthère écrasée et une lamelle a été posée sur l'échantillon. Tous les grains de pollen (viables ou non) ont été donc comptés sous microscope.

II.3.1.5. Comptage du nombre d'épillets et de fleurs par inflorescence

Cinq inflorescences par variété, traitement ont été prélevées et conservées dans du FAA. Ensuite chaque inflorescence a été prélevée du tube à essai et placée dans une boîte de Pétri. Grâce à un binoculaire de marque Leica MZ 75, le nombre d'épillets ¹et de fleurs (y compris les boutons floraux) par inflorescence ont été comptés.

II.4. Pollinisation

II.4.1. Observations d'insectes

Afin d'étudier les différents comportements des pollinisateurs sur des plantes en stress thermique et hydrique, nous avons fait une deuxième culture de plantes dans les mêmes conditions que la première culture (21°C-témoin, 21°C-stress hydrique, 28°C-témoin et 28°C-stress hydrique) pour

¹ Le sarrasin est un racème de cymes. Il n'a donc pas d'épillet propre mais le terme épillet sera utilisé pour décrire les inflorescences secondaires dans ce mémoire car ce terme est généralement utilisé dans la littérature chez cette espèce. Il se définit comme « *l'Unité de reproduction dans les cultures qui forment finalement le grain* » (Krishna Jagadish, 2020)

les deux variétés. Les plantes ont été semées en mi-mai et les observations des insectes se sont déroulées le 12, 19 et 20 juillet derrière les serres de UCLouvain.

Pour cela cinq plantes de chaque condition (combinaison variété et traitement) ont été dévolues pour ces observations. Ces dernières se sont déroulées généralement entre 10h30 et 14h00 après avoir préalablement vérifié la météo.

Chaque lot de 5 plantes a été observé pendant 10 minutes et à trois reprises le même jour. Toutefois avant de commencer à noter le nom de l'insecte pollinisateur et son temps de visite les paramètres suivants ont été relevés : le nombre d'inflorescences sur l'une des plantes du lot, le nombre de fleurs en anthèse sur une inflorescence. Le vent, la température, la nébulosité du milieu d'observation ont été aussi relevés. A ces paramètres s'ajoutent le nom du traitement, le nom de l'observateur, la date d'observation ainsi que l'heure de début et de fin du relevé.

Notons que chaque lot était suivi par période de 10 minutes afin d'observer les pollinisateurs visitant les fleurs et leur comportement. Une fois le chronomètre lancé, pour chaque insecte visiteur, le type d'insecte (abeille solitaire, abeille domestique, bourdon, grande syrpe, petite syrpe, autre diptère, autre, ...) a été noté ainsi que le nombre d'inflorescences et de fleurs qu'il visitait et le temps de visite de l'insecte sur le lot de 5 plantes.

Par ailleurs le 03 Août 2021, le nombre de feuilles, le nombre d'inflorescences et le nœud de la première inflorescence ont été comptés pour toutes les plantes de la deuxième culture afin d'avoir une idée de la morphologie des plantes.

II.5. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées grâce au logiciel JMP. La normalité des résidus a été vérifiée par l'analyse des graphes et l'égalité des variances ont été vérifiés par le test de Levene. En cas de non-respect des conditions d'application (normalité et égalité des variances) les données ont été transformées (logarithme ou racine carrée), dans l'optique d'obtenir une distribution normale. Ensuite, les tests d'Anova 2 et Anova 3 croisés ont été effectués afin d'étudier l'effet de la température et du stress hydrique pris séparément et leur interaction sur les différents paramètres de la croissance végétative et reproductive chez nos deux variétés de sarrasin commun.

III. Résultats

III.1. Paramètres environnementaux

III.1.1. Température et humidité

La température et l'humidité relative ont été mesurées régulièrement dans les deux logettes tout au long de la culture (Figure 6). La température réelle dans la logette à 21°C était de $22,6 \pm 2,9^{\circ}\text{C}$ avec un minimum de $14,9^{\circ}\text{C}$ et un maximum de $35,2^{\circ}\text{C}$ sur la période de culture. L'humidité relative de la logette était de $59,2\% \pm 12\%$ avec des valeurs extrêmes allant de 20% à 86%. Dans la logette à 28°C, la température réelle était de $26,68 \pm 3,8$ avec un minimum de $17,2^{\circ}\text{C}$ et un maximum de $40,8^{\circ}\text{C}$ et l'humidité relative était de $46,5\% \pm 11,6\%$ avec un minimum de 19% et un maximum de 82%.

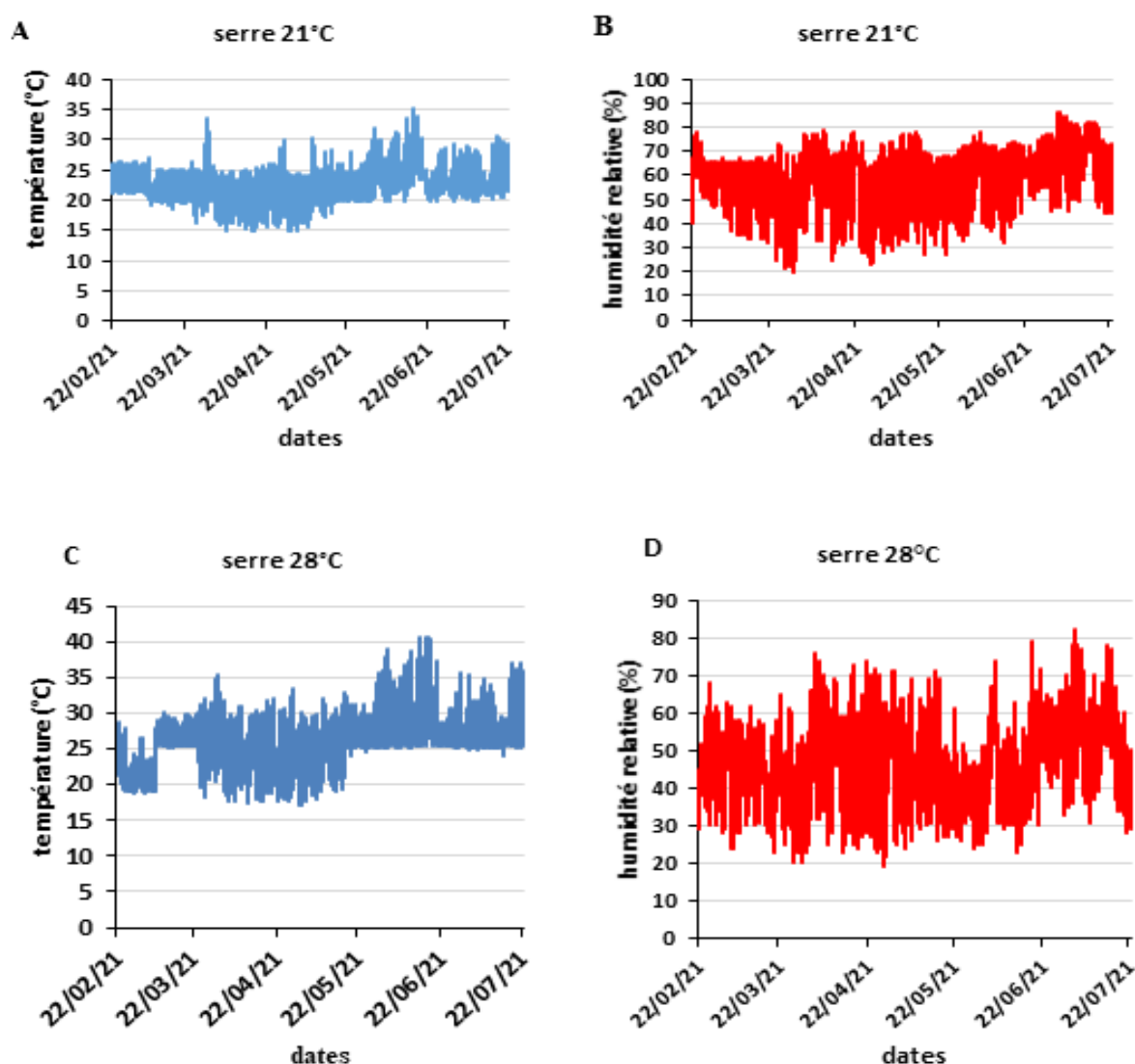


Figure 6 : Variation de la température et l'humidité relative des deux serres durant la période de culture : serre à 21°C (A et B) et serre à 28°C (C et D).

III.1.2. Teneur en eau du sol

Les teneurs en eau du sol ont été mesurées avant arrosage à l'exception du 22/3 où la mesure a été faite après arrosage. Globalement la teneur en eau du sol était plus basse chez les plantes stressées que chez les plantes témoins pour les deux variétés à 21°C tandis que la différence entre traitements à 28°C était moins marquée. La teneur en eau du sol était également plus faible chez les plantes cultivées à 28°C par rapport à 21°C (Figure 7). En moyenne pour l'ensemble des dates, la teneur en eau du sol de la variété La Harpe était de 22,6%, 14,8%, 15,3% et 14,8% pour les traitements 21T, 21S, 28T et 28S respectivement et de 20,0%, 16,8%, 14,1% et 13,4 % pour ces mêmes traitements chez la variété BGZ.

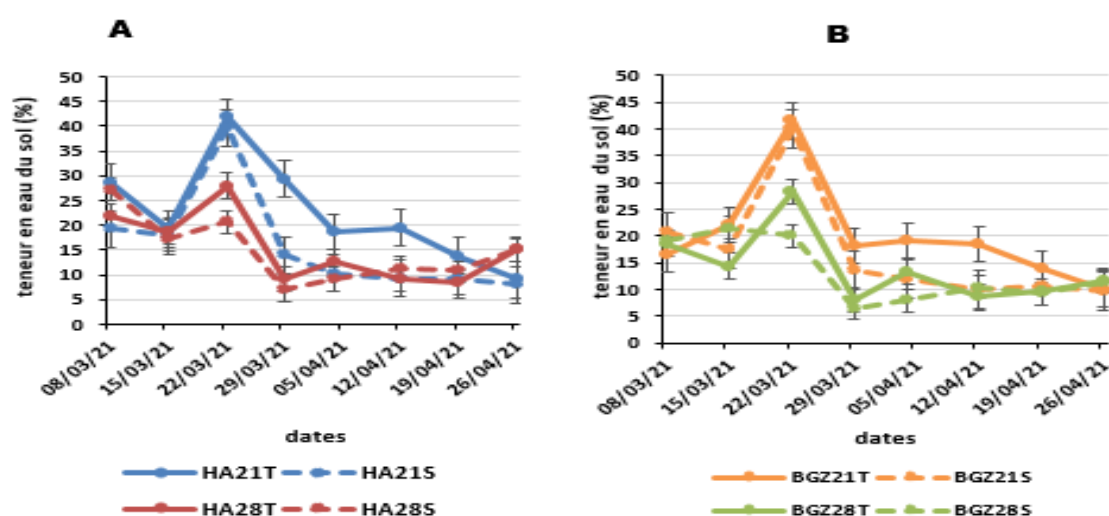


Figure 7: Effet de la température et du stress hydrique sur la teneur en eau du sol des plantes de la variété (A) 'La Harpe' (HA) et (B) 'Brabantse grijze zandboekweit' (BGZ) du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin (T) et stress (S)). Les barres verticales sont des écartypes.

III.2. Impact des stress hydrique et thermique sur la croissance végétative et reproductive du sarrasin

Des plantes de sarrasin ont été soumises à une hausse de température, un stress hydrique et à leur combinaison tout au long de leur croissance afin d'évaluer l'impact de ces stress sur leur développement végétatif et reproducteur.

III.2.1. Croissance végétative

III.2.1.1. Nombre de feuilles

Les plantes de la variété La Harpe ont produit plus de feuilles ($13,34 \pm 3,604$) en fin de culture que les plantes de la variété BGZ ($9,04 \pm 2,59$; Figure 8). Chez les deux variétés, les différences entre traitements ont été observées à partir de la 4^{ème} semaine (29/03 ; Figure 2). Le stress

hydrique a diminué le nombre de feuilles tant chez la variété La Harpe ($F=27,718$, $P < 0,001$; Figure 8A) que chez la variété BGZ ($F=12,236$, $P= 0,0013$; Figure 8B), surtout à 28°C. Par contre, la production foliaire n'a pas été significativement affectée par la température chez La Harpe ($F=0,638$, $P 0,429$) tandis que l'augmentation de température a réduit le nombre de feuilles chez la variété BGZ ($F=6,653$, $P=0,0134$). L'interaction entre température et stress hydrique était significatif chez la variété La Harpe ($F=6,704$, $P = 0,0138$) mais pas chez la variété BGZ ($F=2,434$, $P = 0,1274$). En effet, chez la variété La Harpe, les plantes cultivées à 28°C sans stress hydrique avaient produit plus de feuilles et celles cultivées à 28°C sous stress hydrique avaient produit moins de feuilles que les plantes cultivées à 21°C en fin de culture. Chez la variété BGZ, le nombre maximal de feuilles a été observé chez les plantes témoins à 21°C et le nombre minimal de feuilles a été observé chez les plantes stressées à 28°C.

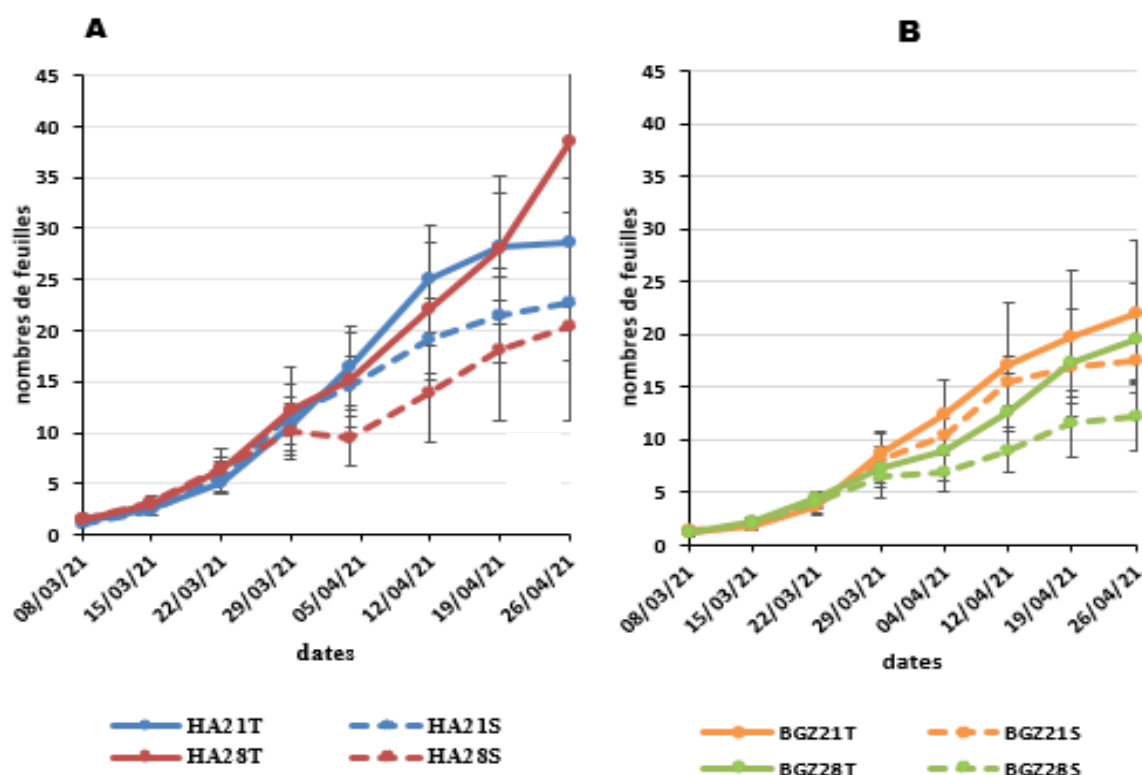


Figure 8: Effet de la température et du stress hydrique sur le nombre de feuilles de plantes de la variété (A) ‘La Harpe’ (HA) et (B) ‘Brabantse grijze zandboekweit’ (BGZ) du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin (T) et stress (S)). Les barres verticales sont des écartypes.

III.2.2. Croissance reproductive

III.2.2.1. Temps de floraison et nombre d'inflorescences

La variété La Harpe a fleuri légèrement plus tard que la variété BGZ ; le nœud de la première inflorescence chez la variété La Harpe était légèrement plus élevé ($6,55 \pm 0,84$) que celui de la variété BGZ ($6,32 \pm 0,85$), (Tableau 2). Cependant, aucune différence n'a été observée pour le temps de floraison entre températures et conditions hydriques pour aucune des deux variétés (Tableau 2).

Tableau 2 : Effet de la température, du stress hydrique et de leurs interactions sur le nœud de la première inflorescence, le nombre d'épillet par inflorescence et le nombre de fleurs par épillet de plantes de la variété 'La Harpe' (HA) et 'Brabantse grijze zandboekweit' (BGZ) du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin (T) et stress (S)). Les tests statistiques ont été associés à chaque paramètre.

variétés	traitements	valeurs	ANOVA2		
Nœud de la 1 ^{er} inflorescence					
HA	21T	6,3±0,82	Stress hydrique	Stress thermique	Interaction
	21S	6,5±0,53	F = 0,134	F = 1,209	F = 0,134
	28T	6,7± 0,67	P = 0,716	P = 0,278	P = 0,716
	28S	6,7± 1,25			
BGZ	21T	6,1± 1,10	F = 0,033	F = 0,296	F = 1,615
	21S	6,4± 0,84	P = 0,856	P = 0,589	P = 0,211
	28T	6,6± 0,70			
	28S	6,62± 0,79			
Nombre d'épillets par inflorescence					
HA	21T	11 ± 1,22	F = 1,284	F = 9,537	F = 0,022
	21S	9,4 ± 0,55	P= 0,273	P= 0,007	P= 0,883
	28T	7,80 ± 2,77			
	28S	7 ± 2,55			
BGZ	21T	10 ± 1,00	F = 0,18	F = 0,69	F = 0,78
	21S	10,08 ± 1,10	P= 0,858	P= 0,501	P= 0,447
	28T	10,2 ± 1,92			
	28S	9,8 ± 2,39			
Nombre de fleurs par épillet					
HA	21T	5 ,72 ±1,61	F = 2,405	F = 0,008	F = 0,502
	21S	5,74 ± 2,04	P = 0,128	P = 0,926	P = 0,409
	28T	6,00 ± 1,80			
	28S	5,29 ± 1,27			
BGZ	21T	5,30 ± 1,64	F = 2,325	F = 0,548	F = 2,269
	21S	4,67 ± 1,47	P = 0,128	P = 0,459	P = 0,133
	28T	4,71 ± 1,17			
	28S	4,69 ± 1,18			

Pour ce qui est du nombre d'inflorescences, les plantes de la variété La Harpe ont produit en moyenne plus d'inflorescences ($14,46 \pm 5,06$) en fin de culture que les plantes de la variété BGZ ($7,98 \pm 5,97$), (Figure 9). Chez les deux variétés, les différences entre les plantes témoins et les

plantes stressées ont été observées à partir du 05/04/ 2021 (Figure 9). Le stress hydrique a diminué le nombre d'inflorescences chez la variété BGZ ($F=5,165$, $P= 0,0296$; Figure 9B) mais n'a pas eu d'effet significatif sur ce paramètre chez la variété La Harpe ($F=3,279$, $P= 0,078$; Figure 9A). De même, le nombre d'inflorescences a significativement diminué avec l'augmentation de température chez la variété BGZ ($F=16,116$, $P= 0,0003$; Figure 9B) mais pas chez la variété La Harpe ($F=0,761$, $P= 0,388$; Figure 9A). En moyenne, les plantes de la variété BGZ ont produit en fin de culture $10,47 \pm 5,36$ inflorescences à 21°C et $5,49 \pm 4,78$ inflorescences à 28°C tandis que les plantes de la variété La Harpe en ont produit $16,21 \pm 5,08$ à 21 °C et $12,71 \pm 4,52$ à 28 °C. L'interaction entre température et stress hydrique n'était significatif ni chez la variété BGZ ($F=1,165$, $P = 0,194$) ni chez la variété La Harpe ($F=0,891$, $P = 0,351$) pour le nombre d'inflorescences.

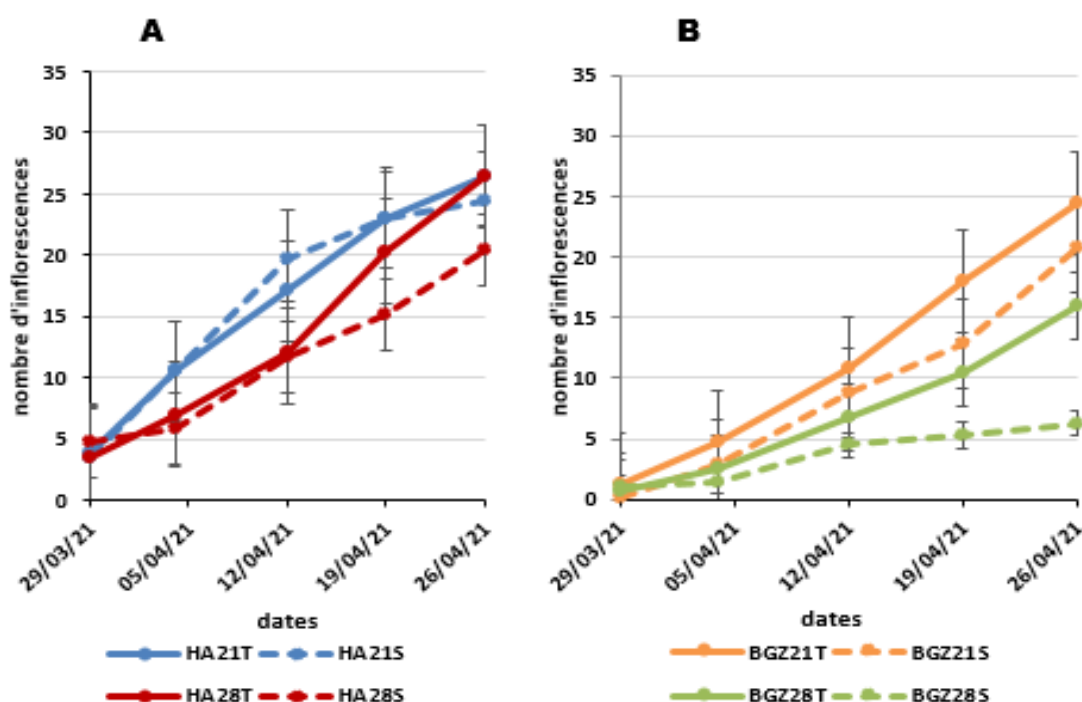


Figure 9: Effet de la température et du stress hydrique sur le nombre d'inflorescence de plantes de la variété (A) 'La Harpe' (HA) et (B) 'Brabantse grijze zandboekweit' (BGZ) du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin (T) et stress (S)). Les barres verticales sont des écartypes.

III.2.2.2. Nombre d'épillets par inflorescence et nombre de fleurs par épillet

Le nombre d'épillets par inflorescence était plus élevé chez la variété BGZ ($10,2 \pm 1,60$) que chez la variété La Harpe ($8,8 \pm 1,77$) tandis que le nombre de fleurs par épillet était plus élevé chez la variété La Harpe ($5,68 \pm 1,68$) que chez la variété BGZ ($4,84 \pm 1,36$), (Tableau 2) ; il en résulte cependant un nombre de fleurs par inflorescence similaire chez les deux variétés. Le stress thermique a diminué le nombre d'épillets par inflorescence de 27,5% chez la variété La Harpe

mais pas chez la variété BGZ (Tableau 2). Le stress hydrique quant à lui n'a eu aucun effet significatif sur le nombre d'épillets par inflorescence tant chez la variété La Harpe que chez la variété BGZ (Tableau 2). Au niveau du nombre de fleurs par épillet, il n'a été affecté ni par la température, ni par le stress hydrique chez aucune des variétés (Tableau 2).

III.2.3. Ressources florales et fertilité des fleurs

III.2.3.1. Nombre de pollen par anthère

La variété La Harpe a produit moins de grains de pollen par anthère ($125,82 \pm 65,55$) que la variété BGZ ($139,21 \pm 57,55$). Par ailleurs une différence significative a été observée entre les différents morphes chez la variété BGZ mais pas chez la variété La Harpe (Tableau 3) : le nombre de grains de pollen était plus élevé chez les fleurs longistyles ($151,48 \pm 52,87$) que chez les fleurs brévistyles ($126,77 \pm 62,24$) chez la variété BGZ tandis qu'il était similaire chez les deux morphes chez la variété La Harpe (morphe brévistyle : $116,85 \pm 53,68$, morphe longistyle : $134,798 \pm 77,42$). Le stress hydrique n'a eu aucun impact significatif sur le nombre de grains de pollen par anthère quelle que soit la variété (Tableau 3). Par contre, le nombre de grains de pollen par anthère a été significativement affecté par la température (Tableau 3). Le nombre de grains de pollen par anthère était plus élevé chez les plantes à 21°C ($174,00 \pm 91,90$) que chez les plantes à 28°C ($77,64 \pm 39,21$) chez la variété La Harpe. Le même résultat a été observé chez la variété BGZ où les plantes à 21°C ($160,17 \pm 69,49$) avaient un nombre de grains de pollen plus élevé que les celles à 28°C ($118,25 \pm 45,67$).

III.2.3.2. Viabilité pollinique

En général, les grains de pollens de la variété La Harpe (89,88%) étaient plus viables que ceux de la variété BGZ (82,54%). Au niveau du morphe des deux variétés, aucune différence significative n'a été observée chez la variété La Harpe tandis que chez la variété BGZ le morphe brévistyle avait une viabilité pollinique plus faible que le morphe longistyle (74,76% vs. 90,34%, Tableau 3). Le stress hydrique et la température n'ont eu aucun effet significatif sur la viabilité pollinique tant chez la variété La Harpe que sur la variété BGZ (Tableau 3).

III.2.3.3. Volume du nectar

Le volume moyen du nectar était plus élevé chez les plantes de la variété BGZ ($0,048 \pm 0,013$) par rapport à celles de la variété La Harpe ($0,0325 \pm 0,015$) et était similaire pour les deux morphes de fleurs (Tableau 4). Le stress hydrique a diminué le volume du nectar tant chez la variété La Harpe que chez la variété BGZ (Tableau 4). De même, le volume du nectar était significativement plus faible à 28°C qu'à 21°C chez les deux variétés (Tableau 4). L'interaction entre température

et stress hydrique n'a été significatif ni chez la variété La Harpe ni chez la variété BGZ (Tableau 4).

Tableau 3 : Effet de la température, du stress hydrique et leurs interactions (Sh*St) sur le nombre de pollen par anthère et la viabilité pollinique de plantes de la variété 'La Harpe' (HA) et 'Brabantse grijze zandboekweit' (BGZ) du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) de deux morphes (brévistyle (B) et longistyle (L) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin (T) et stress (S)). Les tests statistiques ont été associés à chaque paramètre.

varié tés	traitements	valeurs	ANOVA3			
Nombre de pollen/anthère						
HA	21TB	238,8 ± 109,90	Morphes	Stress hydrique	Stress thermique	Sh*St
	21TL	204,6 ± 134,67	F = 0,304	F = 0,265	F = 10,795	F = 0,009
	21SB	87,80 ± 34,68	P=0,739	P= 0,609	P= 0,0023	P= 0,925
	21SL	164,8 ± 88, 36				
	28TB	57,8 ±17,94				
	28TL	76,6 ± 81,25				
	28SB	83 ± 52,23				
	28SL	93,19 ± 5,43				
BGZ	21TB	159,9 ± 85,64	F=3,396	F = 1,223	F = 5,037	F = 1,710
	21TL	121,4 ± 39,74	P= 0,048	P= 0,276	P= 0,031	P= 0,096
	21SB	170,2± 88,22				
	21SL	189,2± 64,14				
	28TB	80,4 ± 29,81				
	28TL	109,8 ± 54,17				
	28SB	96,6 ± 45,2 9				
	28SL	186,2 ± 53,43				
Viabilité pollinique (%)						
HA	21TB	90,53 ± 7,56	F= 2,763	F = 0,399	F = 0,840	F = 0,737
	21TL	92,46 ± 3,85	P= 0,113	P = 0,534	P = 0,370	P = 0,400
	21SB	90,12 ±10,71				
	21SL	91,06 ± 5,14				
	28TB	82,49 ± 9,65				
	28TL	91,06 ± 5,14				
	28SB	88,18 ± 4,46				
	28SL	93,19 ±5,43				
BGZ	21TB	62,10 ± 20,75	F=7,410	F = 1,886	F = 0,033	F = 0,000
	21TL	93,34 ± 2,90	P=0,014	P = 0,184	P = 0,843	P = 0,998
	21SB	80,75 ± 15,10				
	21SL	91,55 ± 3,24				
	28TB	70,70 ± 26,50				
	28TL	86,99 ± 4,79				
	28SB	85,50 ± 10,33				
	28SL	89,40 ± 3,27				

III.2.3.4. Réceptivité stigmatique

Les stigmates des plantes de la variété La Harpe (71,25%) étaient plus réceptifs que ceux de la variété BGZ (60%). Par ailleurs, une différence significative a été observée entre les différents morphes chez la variété BGZ mais pas chez la variété La Harpe (Tableau 4). En effet, chez la variété BGZ les stigmates du morphe brévistyle étaient réceptifs à 70% et ceux du morphe longistyle à 30%. De plus, la réceptivité stigmatique a diminué avec le stress hydrique et la température chez la variété BGZ mais pas chez la variété La Harpe (Tableau 4). Chez la variété

BGZ, la réceptivité stigmatique est passée de 70%-100% chez les plantes témoins à 21°C à 30%-50% chez les plantes stressées à 28°C (Tableau 4). Chez la variété La Harpe, la réceptivité stigmatique a varié de 80%-100% chez les plantes témoins à 21°C à 40%-70% chez les plantes stressées à 28°C (Tableau 4).

Tableau 4: Effet de la température, du stress hydrique et leurs interactions (Sh*St) sur le volume du nectar et la réceptivité stigmatique de plantes de la variété ‘La Harpe’ (HA) et ‘Brabanse Brabantse grijze zandboekweit’ (BGZ) du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) de deux morphes (brévistyle (B) et longistyle (L)) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin (T) et stress (S)). Les tests statistiques ont été associés à chaque paramètre.

Variétés	traitements	valeurs	ANOVA 3			
Volume du nectar (µl)						
HA	21TB	0,05 ± 0,02	Morphes	Stress hydrique	Stress thermique	Sh*St
	21TL	0,05 ± 0,01	F=0,240	F = 7,362	F = 8,666	F = 1,249
	21SB	0,03 ± 0,02	P=0,625	P = 0,008	P = 0,004	P = 0,267
	21SL	0,03 ± 0,01				
	28TB	0,03 ± 0,02				
	28TL	0,03 ± 0,02				
	28SB	0,02 ± 0,01				
	28SL	0,02 ± 0,01				
BGZ	21TB	0,2 ± 0,01	F= 0,115	F = 4,561	F = 12,786	F = 0,271
	21TL	0,02 ± 0,02	P= 0,734	P = 0,036	P = 0,0006	P = 0,603
	21SB	0,01 ± 0,01				
	21SL	0,01 ± 0,01				
	28TB	0,03 ± 0,02				
	28TL	0,04 ± 0,02				
	28SB	0,03 ± 0,01				
	28SL	0,02 ± 0,01				
Réceptivité stigmatique (%)						
HA	21TB	80	F=3,117	F = 0,535	F = 9,601	F = 0,528
	21TL	100	P=0,219	P = 0,540	P = 0,090	P = 0,507
	21SB	80				
	21SL	70				
	28TB	60				
	28TL	70				
	28SB	70				
	28SL	40				
BGZ	21TB	100	F= 32,963	F = 41,04	F = 32,963	F = 0,127
	21TL	70	P= 0,010	P = 0,006	P = 0,010	P = 0,739
	21SB	60				
	21SL	50				
	28TB	70				
	28TL	50				
	28SB	50				
	28SL	30				

III.3. Impact du stress hydrique et thermique sur l'attractivité des fleurs de sarrasin

Les conditions météorologiques ne nous ont pas permis de faire les observations d'insectes lorsque que la première culture était en fleur. Une deuxième série de plantes a donc été cultivée dans les mêmes conditions afin de voir si les modifications de traits et ressources florales induites par la hausse de température et le stress hydrique modifiaient le comportement de visite des pollinisateurs.

III.3.1. Description morphologiques des plantes

La production foliaire moyenne des plantes du deuxième semis du sarrasin dédié à l'étude du comportement des insectes pollinisateurs était également plus élevée chez la variété La Harpe ($52,52 \pm 14,82$) que chez la variété BGZ ($33,12 \pm 7,51$). Le stress thermique a diminué le nombre de feuilles tant chez la variété La Harpe que chez la variété BGZ (Tableau 5). Par contre, le stress hydrique n'a diminué le nombre de feuilles que chez la variété BGZ et surtout à 21°C (Tableau 5). Chez les deux variétés le nombre maximal de feuilles a été observé chez les plantes témoins à 21°C et le nombre minimal de feuilles a été observé chez les plantes stressées à 28°C (Tableau 5).

Les plantes de la variété La Harpe ont fleuri plus tôt que celles de la variété BGZ et le nœud de la première inflorescence était respectivement de $4,66 \pm 0,66$ et $7,2 \pm 1,78$. Tant le stress hydrique que la température ont retardé la floraison (exprimée en nombre de nœuds) chez la variété La Harpe mais ils n'ont pas affecté significativement le nœud de la 1^e inflorescence chez la variété BGZ (Tableau 5).

Quant au nombre d'inflorescences du deuxième semis, les plantes de la variété La Harpe ont produit en moyenne plus d'inflorescences ($34,87 \pm 9,93$) que les plantes de la variété BGZ ($18,10 \pm 7,32$). Le stress hydrique a diminué significativement le nombre d'inflorescences tant chez variété La Harpe que chez la variété BGZ (Tableau 5). De même, le stress thermique a réduit significativement le nombre d'inflorescences des deux variétés (Tableau 5). Le nombre d'inflorescences a été réduit de 41% chez la variété La Harpe et de 92% chez la variété BGZ entre les plantes témoins à 21°C et les plantes stressées à 28°C.

Tableau 5 : Effet de la température, du stress hydrique et de leurs interactions sur le nombre de feuilles, le nœud de la première inflorescence et le nombre d'inflorescences du deuxième semis de plantes de la variété 'La Harpe' (HA) et 'Brabantse grijze zandboekweit' (BGZ) du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin (T) et stress (S)). Les tests statistiques ont été associés à chaque paramètre.

variétés	traitements	valeurs	ANOVA2		
Nombre de feuilles					
HA	21T	64,1 ± 20,25	Stress hydrique	Stress thermique	interaction
	21S	56,5 ± 16,63	F = 2,262	F = 9,982	F = 0,0229
	28T	48,4± 13,99	P= 0,141	P= 0,0032	P= 0,8809
	28S	41,1 ± 8,44			
BGZ	21T	50,9 ± 13,49	F = 8,764	F = 55,944	F = 6,479
	21S	34 ± 8,63	P= 0,0054	P < 0,001	P= 0,0153
	28T	24,1 ± 3,60			
	28S	23,5 ± 4,35			
Nœud de la 1 ^e inflorescence					
HA	21T	4,2 ± 0,42	F = 6,152	F = 4,118	F = 0,0508
	21S	4,67 ± 0,67	P = 0,0179	P = 0,0499	P = 0,822
	28T	4,6 ± 0,52			
	28S	5,2 ± 1,03			
BGZ	21T	6,6 ± 1,07	F = 0,0260	F = 0,937	F = 0,651
	21S	7,2 ± 2,04	P = 0,872	P = 0,339	P = 0,425
	28T	7,7 ± 1,06			
	28S	7,3 ± 2,98			
Nombre d'inflorescences					
HA	21T	41,7 ± 12,59	F = 5,726	F = 8,2988	F = 1,238
	21S	37,5 ± 10,38	P = 0,0220	P = 0,0066	P = 0,273
	28T	35,9 ± 11,82			
	28S	24,4 ± 4,95			
BGZ	21T	37,1 ± 9,75	F = 27,445	F =72,5582	F = 2,0727
	21S	20,4 ± 9,49	P < 0,001	P < 0,001	P = 0,1586
	28T	12,2 ± 7,73			
	28S	2,7 ± 2,31			

I.3.2. Diversité et comportement des insectes visiteurs

Le comportement des insectes a été observé sur 5 plantes par traitement et par variété. La durée totale d'observations par traitement et par variété était de 90 minutes. Le nombre d'inflorescences et de fleurs en anthèse par plante est présenté au Tableau 6. Il en ressort que le nombre moyen de fleurs en anthèse par plante était de 682 et 450 pour les plantes témoins à 21°C, de 615 et 240 pour les plantes stressées à 21°C, de 184 et 134 pour les plantes témoins à 28°C et de 115 et 20 pour les plantes stressées à 28°C, respectivement pour les variétés La Harpe et BGZ.

Tableau 6: Nombre moyen d'inflorescences et nombre de fleurs en anthèse /inflorescence et par plante de la variété 'La Harpe' (HA) et 'Brabantse grijze zandboekweit' (BGZ) du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin (T) et stress (S)) sur le comportement des insectes.

variétés	traitements		nombre de plantes	nombre d'inflorescences par plante	nombre de fleurs en anthèse par inflorescence
HA	21°C	T	5 ± 0	31,00 ± 3,35	22,07 ± 12,23
		S	5 ± 0	25,79 ± 4,89	23,83 ± 5,21
	28°C	T	5 ± 0	21,9 ± 2,40	8,4 ± 4,56
		S	5 ± 0	13,77 ± 4,75	8,36 ± 1,43
BGZ	21°C	T	5 ± 0	26,89 ± 2,38	16,76 ± 5,99
		S	5 ± 0	20,59 ± 6,57	11,64 ± 6,15
	28°C	T	5 ± 0	16,37 ± 4,96	8,18 ± 0,91
		S	5 ± 0	6,66 ± 2,00	3,00 ± 3,77

III.3.2.1. Principaux insectes visiteurs

Au total, les plantes de la variété La Harpe ont été visitées par 132 insectes avec un temps de visite total de 160 minutes et les plantes de la variété BGZ ont été visitées par 106 insectes avec un temps de visite total de 136 minutes sur une période d'observation de 360 minutes par variété. Pour les deux variétés, les plantes cultivées à 21°C étaient plus visitées que celles cultivées à 28°C (Tableau 7). Chez la variété La Harpe une légère diminution des visiteurs floraux a été observée chez les plantes à 21T et 28T par rapport aux plantes à 21S et 28S respectivement. Par contre chez la variété BGZ, les visiteurs floraux ont diminué chez les plantes stressées à 21°C et très drastiquement chez les plantes à 28°C stressées par rapport aux plantes témoins 21°C et 28°C respectivement (Tableau 7).

Tableau 7: Principaux insectes visiteurs de plantes de la variété 'La Harpe' (HA) et 'Brabantse grijze zandboekweit' (BGZ) du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin (T) et stress (S)). N = 9 périodes d'observation de 10 minutes par variété et condition.

variétés	traitements	abeilles	bourdons	syrphes	autres diptères	autres	total(N)
HA	21T	7	4	18	10	3	42
	21S	6	7	15	19	1	48
	28T	0	0	11	5	4	20
	28S	1	0	9	7	5	22
BGZ	21T	5	2	25	11	4	47
	21S	4	1	28	7	2	42
	28T	1	1	5	3	5	15
	28S	0	0	2	0	0	2

Les principaux insectes visiteurs étaient de l'ordre des diptères (mouches, syrphes) et des hyménoptères (abeilles, bourdons). Globalement, l'ordre des diptères a représenté 73,5% des visites et l'ordre des hyménoptères 16% (Tableau 7). Les plantes des deux variétés ont surtout été

visitées par les syrphes ; ces visiteurs floraux étaient présents au niveau de tous les traitements des deux variétés et représentaient 40% des visiteurs chez la variété La Harpe et 56,7% des visiteurs chez la variété BGZ. Les abeilles et les bourdons représentaient respectivement 10,6% et 8,4% des visiteurs chez la variété La Harpe et 9,4% et 3,7% des visiteurs chez la variété BGZ.

III.3.2.2. Comportement des insectes visiteurs

Pour l'analyse du comportement des insectes, nous nous sommes principalement intéressés aux diptères (D) et aux hyménoptères (H) qui étaient les deux principaux ordres d'insectes visiteurs.

III.3.2.2.1. Nombre de fleurs et inflorescences visitées et nombre de fleurs visitées par inflorescence

Le nombre moyen d'inflorescences visitées par insecte était légèrement plus élevé chez la variété BGZ ($3,96 \pm 4,04$) par rapport à la variété La Harpe ($3,79 \pm 3,54$) tandis que le nombre moyen de fleurs visitées par insecte était légèrement plus élevé chez les plantes de la variété La Harpe ($10,86 \pm 11,34$) par rapport à celles de la variété BGZ ($9,35 \pm 11,06$), (Tableau 8). Ces valeurs étaient similaires pour les deux ordres d'insectes (Tableau 8). Le stress hydrique n'a eu aucun effet significatif sur le nombre de fleurs et d'inflorescences visitées par les insectes chez les deux variétés (Tableau 8). La hausse de température quant à elle a diminué ces nombres chez la variété BGZ et n'a eu aucun effet significatif chez la variété La Harpe (Tableau 8). Le nombre d'inflorescences et de fleurs visitées ont diminué respectivement plus de 4 et 5 fois entre les plantes cultivées à 21°C et 28°C chez la variété BGZ. L'interaction entre température et stress hydrique n'a été significative pour aucune des deux variétés ni pour le nombre d'inflorescences visitées, ni pour le nombre de fleurs visitées (Tableau 8). De plus, l'interaction entre stress hydrique et type d'insectes sur le nombre de fleurs visitées n'a été significative pour la variété La Harpe ($F=0,498$, $P=0,481$) et la variété BGZ ($F=0,16$, $P=0,877$) et l'interaction température et type d'insectes n'était pas aussi significative tant chez la variété La Harpe ($F=0,146$, $P=0,703$) que chez la variété BGZ ($F=0,47$, $P=0,636$). De même l'interaction stress hydrique et insectes, et température et insectes sur le nombre d'inflorescences visitées n'a été significative pour les deux variétés.

Le nombre de fleurs visitées par inflorescence était légèrement plus élevé chez la variété La Harpe ($2,72 \pm 1,18$) que chez la variété BGZ ($2,31 \pm 1,08$), (Tableau 8). Cependant aucune différence significative n'a été observée entre le type de d'insectes pollinisateurs (Tableau 8). De même, le stress hydrique, la température ainsi que leur interaction n'ont pas affecté significativement le nombre de fleurs visitées par inflorescence tant chez la variété La Harpe que la variété BGZ (Tableau 8). En outre l'interaction stress hydrique et insectes, et température et insectes sur le nombre de fleurs visitées par inflorescence n'a été significative pour les deux variétés.

Tableau 8: Effet de la température, du stress hydrique et leurs interactions (Sh*St) sur le nombre de fleurs, nombre d'inflorescences et fleurs par inflorescences visitées par les insectes (Diptères (D) et Hyménoptères (H)) de plantes de la variété 'La Harpe' (HA) et 'Brabantse grijze zandboekweit' (BGZ) du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin (T) et stress (S)). N = 9 périodes d'observation de 10 minutes par variété et condition. Les tests statistiques ont été associés à chaque paramètre.

varié tés	traitements	valeurs	ANOVA3			
Nombre de fleurs visitées						
HA	21TD	10,32± 12,53	Insectes	Stress hydrique	Stress thermique	Sh*St
	21TH	17,36 ± 19,367	F = 0,016	F = 0,212	F = 0,607	F = 0,009
	21SD	9,5 ± 6,18	P=0,897	P= 0,645	P= 0,437	P= 0,925
	21SH	11,23 ± 7,95				
	28TD	10,31 ±10,84				
	28TH	0,0 ± 0,0				
	28SD	10,18 ± 13,59				
	28SH	5,00 ± 0,0				
BGZ	21TD	10,15± 9,68	F=0,231	F = 0,147	F = 7,473	F = 0,049
	21TH	13,28 ± 22,64	P= 0,631	P= 0,702	P= 0,007	P= 0,825
	21SD	10,57±11,28				
	21SH	5,2 ± 3,49				
	28TD	2,75± 1, 66				
	28TH	2,5 ± 0,70				
	28SD	2,00 ± 1,41				
	28SH	0,00 ± 0,00				
Nombre d'inflorescences visitées						
HA	21TD	3,64 ± 3,85	F= 0,763	F = 0,014	F = 0,0003	F = 0,112
	21TH	5,54 ± 6,31	P= 0,384	P = 0,904	P = 0,986	P = 0,737
	21SD	3,23 ±1,65				
	21SH	3,92 ± 2,81				
	28TD	3,75 ± 3,49				
	28TH	0,00 ± 0,00				
	28SD	3,87 ± 4,16				
	28SH	2,00 ±0,00				
BGZ	21TD	4,17 ± 4,01	F=0,724	F = 0,159	F = 10,135	F = 0,147
	21TH	4,42 ± 6,37	P=0,396	P = 0,691	P = 0,002	P = 0,701
	21SD	4,71 ± 4,18				
	21SH	2,8 ± 1,64				
	28TD	1,25 ± 0,46				
	28TH	1,5 ± 0,707				
	28SD	1,0 ± 0,00				
	28SH	0,00 ± 0,0				
Nombre de fleurs visitées par inflorescence						
HA	21TD	2,84 ± 1,65	F=0,713	F = 0,687	F = 1,484	F = 0,011
	21TH	2,72 ± 0,88	P=0,400	P = 0,408	P = 0,225	P = 0,914
	21SD	2,86 ± 1,19				
	21SH	2,69 ± 1, 02				
	28TD	2,50 ±0,84				
	28TH	00,0 ± 0,00				
	28SD	2,28 ± 0,76				
	28SH	2,5 ± 5,0				
BGZ	21TD	2,60 ± 1,26	F=0,591	F = 0,489	F =0,557	F = 0,081
	21TH	2,27 ±1,28	P=0,443	P = 0,485	P = 0,457	P = 0,775
	21SD	2,13 ± 0,83				
	21SH	1,75 ± 0,55				
	28TD	2, 18± 1,06				
	28TH	1,75 ± 0,35				
	28SD	2,00 ± 1,41				
	28SH	0,0 ± 0,00				

III.3.2.2.2. Temps de visite

Globalement, les insectes ont mis en moyenne légèrement plus de temps à visiter les fleurs chez la variété La Harpe ($73,51 \pm 76,42$) que chez la variété BGZ ($69,96 \pm 74,31$) (Tableau 9). Au niveau du type d'insectes, aucune différence significative n'a été observée chez la variété La Harpe pour le temps de visite total par insecte tandis que chez la variété BGZ les hyménoptères avaient un temps de visite total plus faible que les diptères (Tableau 9). Par contre, le temps de visite par fleur était plus faible pour les hyménoptères que pour les diptères chez les deux variétés (Tableau 9). Le stress hydrique a diminué le temps de visite total et par fleur chez la variété BGZ mais pas chez la variété La Harpe (Tableau 9). La température, ainsi que l'interaction stress hydrique et température n'ont eu aucun effet significatif sur le temps de visite des insectes pollinisateurs des deux variétés (Tableau 9).

Tableau 9: Effet de la température, du stress hydrique et leurs interactions (Sh*St) sur le temps de visite par fleur et temps de visite total par les insectes (Diptères (D) et Hyménoptères (H)) de plantes de la variété 'La Harpe' (HA) et 'Brabanse Brabantse grijze zandboekweit' (BGZ) du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) exposées à deux températures (21°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique (témoin (T) et stress (S)). N = 9 périodes d'observation de 10 minutes par variété et condition. Les tests statistiques ont été associés à chaque paramètre.

Variétés	traitements	valeurs	ANOVA3			
Temps de visite par fleur (s)						
HA	21TD	9,54 ± 7,19	Insecte F = 6,130 P=0,014	Stress hydrique F = 0,971 P= 0,326	Stress thermique F = 0,048 P= 0,826	Sh*St F = 0,071 P= 0,789
	21TH	5,49 ± 2,03				
	21SD	7,40 ± 4,58				
	21SH	5,24 ± 3,02				
	28TD	9,50 ± 13,19				
	28TH	0,00 ± 0,00				
	28SD	6,16 ± 3,54				
	28SH	8,0 ± 0,00				
BGZ	21TD	8,63 ± 5,09	F=3,971 P=0,044	F = 6,041 P= 0,015	F = 1,410 P= 0,238	F = 6,050 P= 0,015
	21TH	7,59± 8,07				
	21SD	8,05 ± 3,74				
	21SH	5,68 ± 3,27				
	28TD	5,80 ± 2,49				
	28TH	4,16 ± 1,17				
	28SD	18,16 ± 11,54				
	28SH	0,00 ± 0,00				
Temps de visite total (s)						
HA	21TD	86,89 ± 92,64	F=0,188 P=0,664	F = 0,565 P = 0,453	F = 1,111 P = 0,294	F = 0,521 P = 0,471
	21TH	85,75 ± 96,20				
	21SD	67,67 ± 54,72				
	21SH	65,0 ± 58,05				
	28TD	61,25 ± 60,54				
	28TH	0,00 ± 0,00				
	28SD	71,37 ± 102,1				
	28SH	40,0 ± 0,00				
BGZ	21TD	80,0 ± 75,75	F= 4,379 P= 0,039	F = 8,907 P = 0,003	F = 0,010 P = 0,917	F = 0,856 P = 0,357
	21TH	70,0 ± 103,55				
	21SD	81,77 ± 76,62				
	21SH	30,4 ± 21,03				
	28TD	15,37 ± 8,48				
	28TH	10,0 ± 0,0				
	28SD	44,5 ± 48,79				
	28SH	0,00 ± 0,0				

IV. Discussion

IV.1. Impact d'un stress hydrique et thermique sur la croissance végétative du sarrasin et la reproduction du sarrasin

Nous allons tout d'abord mettre en évidence les modifications de certains paramètres de la croissance végétative et reproductive chez deux variétés de sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum* variété La Harpe et variété BGZ) aux différentes températures de 21°C et 28°C et sous stress hydrique.

IV.1.1. Impact d'un stress hydrique et thermique sur la croissance végétative du sarrasin

Les résultats obtenus montrent qu'en fin de culture la variété La Harpe a produit plus de feuilles à 28°C témoin et la variété BGZ plutôt à 21°C témoin. Une telle différence entre variétés a aussi été observée par Sia, (2020) chez *Fagopyrum tataricum* où la production foliaire était plus abondante chez la variété Zlata à 29°C et chez la variété Izlek à 21°C. Nos résultats pour la variété La Harpe sont similaires à ceux d'Aubert *et al.* (2020) et Hornyak *et al.* (2020) qui ont aussi observé une augmentation du nombre feuilles avec la température chez *F. esculentum* variété La Harpe bien que la surface foliaire était réduite. Nous n'avons pas spécifiquement mesuré la surface foliaire mais nous avons pu observer qu'elle restait quand même plus importante à 21°C qu'à 28°C pour les deux variétés étudiées dans ce mémoire. Les résultats que nous avons observés pour la variété BGZ ressemblent plus à ceux observés par Drugmand, (2020) chez *F. esculentum* var Darja où le nombre de feuilles a diminué avec la température. Cette différence entre variétés pourrait s'expliquer par le fait que les plantes de la variété La Harpe seraient plus tolérantes face aux hautes températures et de ce fait elles augmenteraient leur production foliaire (Prasad *et al.*, 2008). La température seuil séparant l'effet bénéfique d'un effet négatif de l'augmentation de température dépend en effet des espèces, des variétés et/ou de l'intensité du stress (Aubert *et al.*, 2020 ; Mathieu, 2020). Une diminution du nombre de feuille suite aux hautes température a été observée chez d'autres espèces comme la tomate à 40°C (Mazorra *et al.*, 2002), la canne à sucre à 35°C (*Saccharum officinarum*, Wahid et Close, 2007), le sorgho à 30°C (*Sorghum bicolor*, Machado et Paulsen 2001), le blé à 30°C (*Triticum aestivum*, Shah et Paulsen, 2003). Par contre une augmentation du nombre de feuilles avec la température a été observée chez la chicorée (*Cichorium intybus* var Crescendo et Fredonia) à 35°C jour/28°C nuit (Mathieu *et al.*, 2014).

Nos résultats montrent aussi que la production foliaire a diminué avec le stress hydrique tant chez la variété BGZ que chez la variété La Harpe. Une observation similaire a été faite par Drugmand (2020) où le nombre de feuilles diminuait avec le stress hydrique chez *F. esculentum* var Darja. Il en résulte que les plantes produisant le moins de feuilles étaient celles cultivées à 28°C sous

stress hydrique pour les deux variétés étudiées. C'est aussi le cas chez d'autres plantes telles que la bourrache (Descamps *et al.*, 2018) et *Arabidopsis thaliana* (Gray et Brady, 2016) où le nombre de feuilles et l'expansion des feuilles diminuaient avec la combinaison de stress hydrique et thermique. Une diminution de la surface foliaire et du nombre de feuilles permettrait aux plantes de limiter la transpiration et les pertes en eau pour pouvoir résister aux stress hydrique et thermique (Wahid, 2007 ; Zrobek-Sokolnik., 2012 ; Rezaei *et al.*, 2015 ; Aubert *et al.*, 2020). Il est à noter que dans notre expérience la teneur en eau du sol était plus faible à 28°C qu'à 21°C et donc que le stress hydrique était plus marqué à haute température.

En se basant sur nos observations du point de vue morphologique, la taille des plantes observée en fin de culture était affectée par les stress hydrique et thermique. Globalement les plantes à 28°C étaient très petites par rapport à celle de 21°C pour les deux variétés et à chaque température les plantes en stress hydrique restaient plus petites que les plantes témoins, ce qui pourrait en partie expliquer la réduction du nombre de feuilles bien marquée chez la variété BGZ. Ces observations vont dans le même sens que celles de Germ *et al.* (2013) où la taille des plantes de sarrasin en condition de stress diminuait tout en réduisant le nombre de feuilles.

IV.1.2. Impact d'un stress hydrique et thermique sur la reproduction du sarrasin

Quant à la croissance reproductive, elle a été montrée dans certaines études comme la phase la plus critique des plantes suite aux stress hydrique et ou thermique (Gray et Brady, 2016 ; Mathieu *et al.*, 2020).

Bien que le nœud de la première inflorescence était sensiblement pareil pour les deux variétés dans les différentes conditions, la floraison (anthèse des premières fleurs) a commencé deux semaines après que les plantes aient été soumises aux stress hydrique et thermique. Cette floraison tardive pourrait dépendre des variétés. Or pour Hlásná Cepková *et al.* (2009) la floraison débuta dès la première semaine de traitement chez *F. esculentum* (plusieurs autres variétés hormis La Harpe et BGZ) en réponse aux hautes températures. Il est à noter qu'ils ont commencé le stress thermique quand les plantes avaient 23 jours tandis que le stress a débuté 21 jours après le semis dans notre cas. La floraison débute généralement après la formation de 3 à 7 feuilles chez *F. esculentum* en fonction des variétés et des conditions climatiques (Quinet *et al.*, 2004). Par contre chez *F. tataricum* var *Zlata* une initiation tardive avait été observée avec l'augmentation de la température par rapport à *F. tataricum* var *Islek* et *F. esculentum* var *La Harpe* (Aubert *et al.*, 2020). Contrairement à certaines études qui ont montré une floraison précoce chez le sarrasin commun (Hlásná Cepková *et al.*, 2009), d'autres ont plutôt observé une floraison tardive chez

cette espèce suite aux hautes températures (Michiyama *et al.*, 2001). Il semblerait donc que l'impact de la température sur le temps de floraison varie en fonction des variétés chez le sarrasin.

La variété La Harpe a produit plus d'inflorescences que la variété BGZ aussi bien à 21°C qu'à 28°C. Par ailleurs, nos résultats suggèrent de nouveau que la variété BGZ est plus sensible au stress que la variété La Harpe. Dans notre étude, le nombre d'inflorescences a été très affecté par le stress hydrique et la hausse de température chez la variété BGZ surtout chez les plantes en stress hydrique à 28°C, au contraire de la variété La Harpe. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que certaines inflorescences auraient avorté suite à la hausse de température et aussi que le nombre de feuilles était déjà réduit suite aux stress chez cette variété, limitant ainsi l'apport en assimilats nécessaires au développement reproducteur. Par contre, le stress thermique a diminué le nombre d'épillets par inflorescence chez la variété La Harpe mais pas chez la variété BGZ. Une diminution du nombre d'inflorescences et de fleurs en réponse aux stress hydrique, thermique ou à leur combinaison chez le sarrasin tant chez *F. esculentum* que *F. tataricum* a été rapportée dans d'autres études (Sia, 2020 ; Drugmand, 2020 ; Cawoy *et al.*, 2006, 2009). De plus, il a été démontré dans la littérature que chez le sarrasin, les hautes températures sont aussi à l'origine du flétrissement des fleurs, de malformations embryonnaires, de l'avortement importante des fleurs non fécondées et des embryons et de la diminution du nombre de sacs embryonnaires normaux dans les fleurs ouvertes (Jacquemart *et al.*, 2012 ; Lim, 2013 ; Słomka *et al.*, 2017 ; Płazek *et al.*, 2019 ; Kopeć *et al.*, 2021 ; Płazek *et al.*, 2019). Par contre, d'autres études montrent une augmentation du nombre d'inflorescences et de fleurs avec la température chez *F. esculentum* et *F. tataricum* (Aubert, 2019 ; Michiyama *et al.*, 2001). De nouveau, les effets positifs ou négatifs dépendent des températures utilisées et une température de 27°C (Aubert, 2019) pourrait avoir des effets bénéfiques pour certaines variétés tandis que des températures supérieures auraient des impacts négatifs. Chez d'autres espèces le nombre d'inflorescences et de fleurs produites ont aussi été affecté par la hausse de température ; c'est le cas du coton (Snider *et al.*, 2009) et de la bourrache à 27°C (Descamps *et al.*, 2018) où le nombre de fleurs ont diminué avec la température.

Outre la production des feuilles, d'inflorescences et de fleurs, certains paramètres caractéristiques de la fertilité florale ont parfois été impactés par les stress abiotiques (Su *et al.*, 2013 ; Gray et Baddy, 2016). Dans notre étude, c'est le cas de la réceptivité stigmatique qui a été très affectée par la température et le stress hydrique chez la variété BGZ bien que la viabilité pollinique n'a pas été modifiée par le stress chez cette variété. Ce résultat pourrait s'expliquer par le fait que chez l'espèce *F. esculentum*, à haute température, le gamétophyte femelle est généralement plus affecté que le gamétophyte mâle (Płazek *et al.*, 2019). Nos résultats vont dans le même sens que ceux de Drugmand (2020) où les hautes températures rendaient les stigmates moins réceptifs sans

que la viabilité pollinique ne soit affectée chez *F. esculentum* variété Darja. Contrairement à la variété BGZ, ni la réceptivité stigmatique ni la viabilité pollinique n'ont été modifiés par les stress chez la variété La Harpe. Ce résultat est similaire à ceux d'Aubert *et al.* (2020) où à 27°C la viabilité pollinique et la réceptivité stigmatique n'ont pas été affectés chez *F. esculentum* var La Harpe. Il se pourrait donc que la température de 28°C n'est pas dommageable pour la fertilité florale de *F. esculentum* var La Harpe mais bien pour celle de la variété BGZ, confirmant une fois de plus la plus grande sensibilité de la variété BGZ aux stress. Cependant, la viabilité pollinique n'a été modifiée par les stress chez aucune des deux variétés étudiées. En effet, chez le genre *Fagopyrum* les grains de pollen sont majoritairement viables (Słomka *et al.*, 2017). Ceci diffère de nombreuses espèces où les organes mâles sont plus affectés par les stress que les organes femelles (Peet *et al.*, 1998 ; Hedhly, 2011 ; Muller et Rieu, 2016 ; Słomka *et al.*, 2017 ; Djanaguiraman *et al.*, 2018 ; Płazek *et al.*, 2019 ; Wang *et al.*, 2019). Par exemple, chez la bourache (*Borago officinalis*) la viabilité pollinique est passée de $79 \pm 4\%$ chez les plantes témoins (21°C) à $25 \pm 9\%$ chez les plantes à 27°C sous stress hydrique (Descamps *et al.*, 2018). Chez le riz, à 33°C, la viabilité pollinique est réduite et devient nulle lorsque les températures arrivent à 40°C (Kim *et al.*, 1996). Chez la chicorée (*Cichorium intybus* var. *sativum*) à 35°C la viabilité pollinique était de 3% et la réceptivité stigmatique de 82% (Mathieu *et al.*, 2020).

En outre nous avons aussi mis en évidence l'impact des stress sur la fertilité des fleurs en fonction des morphes. C'est ainsi que chez la variété BGZ le morphe longistyle avait une meilleure viabilité pollinique tandis que le morphe brévistyle avait une meilleure réceptivité stigmatique en réponse au stress. Par contre, chez la variété La Harpe aucune différence entre morphe n'a été observée au niveau de la réceptivité stigmatique et de la viabilité pollinique en réponse au stress. Ces résultats corroborent ceux d'Aubert (2019) pour la variété La Harpe mais contrastent avec ceux de Drugmand (2020) pour la variété Darja où les stigmates du morphe longistyle étaient plus réceptifs que ceux du morphe brévistyle sans différence entre morphe pour la viabilité pollinique. Cette différence pourrait être liée à la variété de sarrasin étudiée.

IV.1.3. Impact d'un stress hydrique et thermique sur les ressources florales du sarrasin (pollen et nectar)

En plus d'affecter la production végétative et reproductive, les stress abiotiques réduisent généralement la quantité de ressources florales.

Dans notre étude, le nombre de grains de pollen par anthère a été réduit par la température tant chez la variété La Harpe que chez la variété BGZ tandis que le stress hydrique n'a eu aucune influence sur ce paramètre chez aucune de nos deux variétés. Une telle différence a été observée

en partie chez *F. esculentum* variété Darja à 28°C (Drugmand, 2020), chez *F. tataricum* variété Zlata et Islek à 29°C (Sia, 2020) où le nombre de grains de pollen par anthère a diminué avec la température et le stress hydrique. En effet, les hautes températures et/ou le stress hydrique pourraient réduire le nombre de grains de pollen par anthère car la production de grains de pollen est très coûteuse en énergie pour la plante (Gray et Baddy, 2016) et il y a compétition entre la mise en place des mécanismes de résistance et la reproduction lorsque les conditions ne sont pas optimales. La température optimale de croissance et de floraison du sarrasin est en effet comprise entre 18 et 25°C (Cawoy *et al.*, 2009 ; Lim, 2013). Bien que d'autres études sur le sarrasin ont obtenu des résultats similaires aux nôtres concernant l'impact des hautes températures sur le nombre de grains de pollen par anthère (Drugmand, 2020 ; Sia, 2020). Aubert *et al.* (2020) ont rapporté que chez *F. esculentum* variété La Harpe, le nombre de grains de pollen était plus élevé à 27°C qu'à 21°C tandis qu'ils n'ont observé aucune différence pour la production de pollen chez *F. tataricum* variété Islek à ces deux températures. Bien que le nombre de grains de pollen soit sensible au stress thermique (Krishna Jagadish, 2020) au vu de ces résultats nous pouvons donc penser que la réponse au stress thermique et hydrique sur le nombre de pollen par anthère varie en fonction des espèces, de la variété et de l'intensité du stress auxquelles la plante est exposée. La production du pollen a aussi diminué chez d'autres plantes avec la température comme chez la chicorée à 35°C où la production du pollen était de 25 % alors qu'elle était de 75% à 17°C (Mathieu *et al.*, 2020). Par contre chez d'autres plantes comme la bourrache, le nombre de grains de pollen n'a pas été affecté chez les plantes en stress hydrique à 27°C comparativement aux plantes bien arrosées à 21°C (Descamps *et al.*, 2018).

En outre des différences ont été observées au niveau du morphe chez la variété BGZ mais pas chez la variété La Harpe. Chez la variété BGZ le nombre de grains de pollen par anthère était plus élevé chez les fleurs longistyles que chez les fleurs brévistyles. En effet le morphe longistyle produirait plus de pollen que le morphe brévistyle chez le sarrasin commun (Cawoy *et al.*, 2009 ; Wu *et al.*, 2017). Un résultat similaire a été obtenu chez *F. esculentum* variété Darja (Drugmand, 2020) et chez *F. esculentum* variété La Harpe (Aubert *et al.*, 2020).

Quant au volume du nectar il a diminué avec le stress hydrique et la température tant chez la variété La Harpe que chez la variété BGZ. En effet, au-delà de la température optimale de l'espèce le volume du nectar diminue (Mu *et al.*, 2015) de même qu'en réponse au stress hydrique (Carroll *et al.*, 2001 ; Waser et Price, 2016). Nos résultats corroborent ceux de Drugmand (2020) chez *F. esculentum* var Darja où le volume du nectar a diminué avec les deux stress surtout chez les plantes à 28°C. Aubert *et al.* (2020) ont aussi observé une diminution de la quantité de nectar par fleur avec une augmentation de température chez *F. esculentum* var. La Harpe. Bien que nous n'ayons

pas compté le nombre de fleurs ouvertes, nous avons pu observer lors de nos différentes mesures que les plantes des deux variétés et surtout de la variété BGZ à haute température et en stress hydrique avaient moins de fleurs en anthèse et que la teneur en nectar était relativement faible dans ces fleurs. Or la production de nectar est positivement corrélée au nombre de fleurs ouvertes par plante chez *F. esculentum* (Cawoy *et al.*, 2006). Chez d'autres plantes comme la bourrache, la teneur en nectar a aussi diminué par fleur chez les plantes en stress hydrique à 27°C comparativement aux plantes témoins à 21°C (Descamps *et al.*, 2018).

En revanche, le volume du nectar n'a pas varié entre morphes des deux variétés dans notre étude. Le même résultat a été obtenu chez *F. esculentum* var Darja (Drugmand, 2020). Par contre nos résultats contrastent avec ceux d'Aubert *et al.* (2020) et de Cawoy *et al.* (2006) qui ont montré que le morphe brévistyle produirait plus de nectar que le morphe longistyle chez *F. esculentum* var. La Harpe. Il est possible que nous n'ayons pas vu de différences entre morphes suite aux faibles volumes de nectar obtenus. En effet, le volume du nectar peut varier en fonction de l'heure de prélèvement. Drugmand, (2020) a observé que le volume du nectar était plus important en fin d'après-midi qu'en début d'après-midi chez le sarrasin. Dans notre cas, les mesures ont été faites une seule fois en début d'après-midi au mois d'avril (12/04/21) ce qui pourrait expliquer en partie les faibles valeurs obtenues pendant cette période pour ce paramètre. Cependant, les différences entre conditions restent valables vu que les prélèvements ont été faits pour toutes les conditions en même temps.

IV.2. Comportement de visite des pollinisateurs sur des plantes de sarrasin soumise à un stress hydrique et thermique

Globalement, les plantes de la variété La Harpe ont été plus visitées que celle de la variété BGZ. En effet, un grand nombre d'inflorescences et de fleurs en anthèse a été observé chez les plantes de la variété La Harpe par rapport à celle de la variété BGZ. Or le nombre d'inflorescence et de fleurs en anthèse sont des paramètres attractifs pour les insectes visiteurs. Et une faible production de fleurs en anthèse pourrait donc réduire le comportement de visite des pollinisateurs (Drugmand, 2020).

Les plantes à 21°C étaient plus visitées que celles à 28°C pour les deux variétés. Ce résultat est similaire à celui de Drugmand, (2020) chez *F. esculentum* et chez *F. tataricum* où les plantes soumises aux hautes températures (28°C) avaient reçu moins de visites d'insectes. Chez d'autres plantes comme la bourrache (*Borago officinalis*) les plantes à 27 °C étaient aussi moins visitées que celles à 21°C (Descamps *et al.*, 2018). En effet la température optimale pour assurer la pollinisation du sarrasin commun se situe aux alentours de 20°C (Jacquemart *et al.*, 2007). Une

plus faible visite des fleurs soumises aux stress thermique et hydrique peut aussi s'expliquer par une diminution du nombre de fleurs et des ressources florales. En effet, le nombre d'inflorescences par plante a été réduit par le stress hydrique et la température avec des effets très marqués chez la variété BGZ surtout à 28°C. Or, le nombre de fleurs en anthèse et la taille des inflorescences sont des attractants visuels pour les insectes pollinisateurs (Descamps *et al.*, 2021). Par ailleurs, les insectes visitent principalement les fleurs pour la collecte de nectar et de pollen (Nicolson, 2011). Nous avons observé tant une diminution de la production de nectar que de pollen avec l'augmentation de température chez les deux variétés étudiées. Il n'est donc pas étonnant que les plantes présentant moins de fleurs et moins de ressources florales soient moins visitées par les insectes.

Dans notre étude, les principaux insectes visiteurs étaient de l'ordre des diptères largement dominé par les syrphes et les mouches et de l'ordre des hyménoptères dominé par les abeilles et les bourdons. Globalement, l'ordre des diptères représentait 73,5% des visites tandis que l'ordre des hyménoptères représentait 16%. Ces résultats vont dans le même sens que ceux de l'étude de Drugmand (2020) menée en Belgique où l'ordre des diptères et des hyménoptères représentaient respectivement 83% et 17% des insectes visiteurs. En revanche ces résultats contrastent avec ceux de Campbell *et al.* (2016) où l'ordre des hyménoptères (81,3%) était majoritaire par rapport à l'ordre des diptères (12,5%) chez *F. esculentum* dans le Centre-Nord de la Floride. En outre certaines études menées dans différents pays ont montré les abeilles mellifères (*Apis mellifera* et *Apis cerana*) suivi des bourdons (*Bombus* sp). comme étant les principaux pollinisateurs de *F. esculentum*. Par exemple en Australie, au Centre de New York, en Floride (USA), *Apis mellifera* représentait plus de 80% des insectes visiteurs de *F. esculentum* (Goodman *et al.*, 2001 ; Campbell *et al.*, 2016). Au Japon, ce sont les bourdons qui représentaient environ 75% de visiteurs de *F. esculentum* (Sasaki et Wagatsuma, 2007). L'espèce *Apis cerana* quant à elle a été reconnue comme le principal pollinisateur de *F. esculentum* au Népal et en Chine (Aryal *et al.*, 2014). Par contre dans notre étude les syrphes (40%-56,7%) ont été les principaux insectes visiteurs des deux variétés et présents à tous le traitement tandis que le pourcentage d'abeilles et de bourdons observés représentait respectivement 10,6% et 8,4% des visiteurs chez la variété La Harpe et 9,4% et 3,7% des visiteurs chez la variété BGZ. En effet les principaux insectes visiteurs de *F. esculentum* peuvent varier en fonction des pays et des zones géographiques (Jacquemart *et al.*, 2007). Dans l'étude menée par Jacquemart *et al.* (2007) en Belgique le pourcentage d'*Apis mellifera* variait entre 18,5% et 51,8 %, ce qui est inférieur aux pourcentages obtenus dans les pays cités plus haut. Cependant nos valeurs restent très inférieures à celles de Jacquemart *et al.* (2007) et aux observations de Drugmand (2020) pour qui moins de 17% de visites d'insectes

étaient effectuées par l'espèce *Apis mellifera*. Cette différence pourrait s'expliquer par le fait que nos observations d'insectes n'ont pas été faites en champs par rapport à ceux précédemment cités. De plus, nos observations se sont déroulées en général dans l'intervalle 10h30 -14h. Or les abeilles mellifères et les bourdons sont très actifs entre 9h et 12h pendant des journées chaudes et ensoleillées (Jacquemart *et al.*, 2007 ; Liu *et al.*, 2020). Dans notre cas cet intervalle de temps n'a pas été scrupuleusement respecté. En outre pour Campbell *et al.* (2016), les abeilles mellifères sont relativement actives le matin et disparaissent majoritairement dans l'après-midi dans les champs de sarrasin. De plus lors de nos observations les conditions météorologiques n'étaient pas parfaites. Par exemple le vent était parfois moyen parfois fort ce qui pourrait donc influencer le comportement de visites de ces insectes. Il est aussi à noter qu'aucune ruche d'abeilles n'avait été installée proche de nos plantes. Ce n'était pas non plus le cas lors de l'étude de Drugmand (2020). Il n'est pas exclus que des ruches étaient présentes près des champs pour les études rapportant les abeilles mellifères comme principaux pollinisateurs du sarrasin.

Nous avons observé peu de différence de comportement de visite entre diptères et hyménoptères, si ce n'est un temps de visite par fleur plus faible chez les hyménoptères que chez les diptères. Drugmand (2020) a également observé que les diptères, principalement représentés par les syrphes, visitaient plus de fleurs et passaient plus de temps à butiner que les abeilles (hyménoptères). Il a observé que les syrphes visitaient plus d'une fleur par quadrat (94 %) par rapport aux abeilles mellifères (32 %), (Drugmand, 2020). Ces résultats contrastent avec ceux de Jacquemart *et al.* (2007) qui ont observé que les hyménoptères (les abeilles mellifères) passaient plus de temps par fleur que les diptères (syrphes). Par ailleurs, dans l'étude de Jacquemart *et al.* (2007), ce sont les abeilles mellifères (*Apis mellifera*) qui visitaient plus d'une fleur par quadrat (79%) et les Syrphidae (23%) visitaient rarement plus d'une fleur par quadrat. De plus il a été montré dans la littérature que les Syrphidae étaient très actifs dans l'après-midi (Jacquemart *et al.*, 2007 ; Liu *et al.*, 2020). Etant donné que nos observations se poursuivaient aussi pendant l'après-midi cela pourrait expliquer en partie le nombre important de syrphes observées par rapport aux autres types d'insectes.

Le nombre de fleurs et le nombre d'inflorescences visitées par les insectes ont diminué avec la température chez la variété BGZ mais pas chez la variété La Harpe. Rappelons que chez la variété BGZ les paramètres des ressources florales (volume du nectar et le nombre de grain de pollen par anthère) et la réceptivité stigmatique diminuaient avec l'augmentation de la température. Or une plante avec peu de ressources florales est moins attractive pour les insectes visiteurs (Descamps *et al.*, 2018) et par conséquent les chances de pollinisation sont limitées (Jiang *et al.*, 2019). De plus l'efficacité de la pollinisation est fonction de la capacité de la plante à attirer les insectes

visiteurs. Ces derniers sont corrélés positivement à la morphologie florale et à la production de pollen et de nectar (Cawoy *et al.*, 2008, 2009). Par contre le stress hydrique n'a eu aucune influence sur le comportement des insectes visiteurs ni du nombre d'inflorescences et de fleurs visitées pour aucune des deux variétés. Un résultat similaire a été observé chez *F. esculentum* et *F. tataricum* par Drugmand (2020) où le stress hydrique n'a pas impacté le nombre de fleurs visitées.

Conclusion

Le thème qui a retenu notre attention tout au long de ce travail, était intitulé l'impact de stress liés aux changements climatiques sur la reproduction et la pollinisation du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*). Notre objectif était d'étudier l'impact des hautes températures, du stress hydrique et de leur combinaison sur la reproduction et la pollinisation de deux variétés de sarrasin commun (variété La Harpe et variété BGZ). Il ressort de ce travail que le stress hydrique et l'augmentation de température ont eu différents effets sur la croissance végétative et reproductive du sarrasin commun. Cependant les effets sont fort différents entre les variétés. Au niveau de la croissance végétative, la production foliaire a été très affectée chez les plantes de la variété BGZ suite à l'exposition des plantes aux températures élevées et au stress hydrique. Par contre la variété La Harpe a développé des mécanismes de résistance lui permettant de traverser la période de stress en produisant pas mal de nombreuses petites feuilles. Au niveau de la croissance reproductive, les plantes de la variété BGZ ont été en général plus affectées que celles de la variété La Harpe. Le nombre d'inflorescence a été bien réduit par le stress hydrique et la température chez la variété BGZ surtout chez les plantes à 28°C stressés mais aucun effet significatif n'a été observé chez la variété La Harpe. En effet chez la variété BGZ certaines inflorescences ont avortées suite à la hausse de température. Au niveau fertilité des fleurs, l'augmentation de température et le stress hydrique n'ont eu aucune incidence sur le nombre de grains de pollen viables par anthère pour les deux variétés. En outre les plantes de la variété BGZ avaient des stigmates moins réceptifs suite à l'exposition des plantes au stress hydrique et à la température.

La quantité de ressources florales a aussi été impactée par les deux stress. Le nombre de grains de pollen par anthère a diminué chez les deux variétés suite à la hausse de température, et la teneur en nectar a été réduite par le stress hydrique et la température chez les deux variétés. Ce qui a modifié le comportement de visites des insectes.

Par ailleurs nous avons remarqué que pour l'ensemble des paramètres présentés ci-dessus, l'interaction stress hydrique et température n'a pas été significatif à l'exception de la production foliaire chez la variété La Harpe où l'interaction température et stress hydrique avait plutôt eu un effet positif. Cependant les effets additifs des deux stress restent possibles sans que l'interaction ne soit significative.

De tous ce qui précède nous pouvons donc conclure que notre première hypothèse a été bel et bien été vérifiée en partie. En effet, les hautes températures et le stress hydrique ont eu des impacts néfastes sur le développement des inflorescences et des fleurs et sur la fertilité des fleurs chez les deux variétés du sarrasin commun.

En ce qui concerne le deuxième volet de ce travail dédié à l'observation du comportement des insectes visiteurs de sarrasin commun il en ressort que le nombre total d'insectes visiteurs a été réduit par la température chez la variété La Harpe tandis que chez la variété BGZ nous avons observé que le nombre d'insectes visiteurs a diminué avec le stress hydrique et surtout avec la température chez les plantes stressées. Les principaux visiteurs de nos variétés ont été les syrphes. Ces insectes étaient présents à tous les traitements. Au vu des résultats obtenus précédemment en termes de ressources florales montrant en effet moins d'impact chez la variété La Harpe par rapport la variété BGZ, il en découle donc que les plantes de la variété la Harpe ont reçu un nombre plus élevé d'insectes par rapport aux plantes de la variété BGZ. Par ces résultats nous pouvons donc conclure que la deuxième hypothèse de ce travail a été vérifiée car le stress hydrique et la hausse de température ont modifié la quantité de nectar et de pollen et donc l'attractivité du sarrasin commun pour les pollinisateurs et ainsi le taux de visite.

Enfin par ce travail nous avons pu montrer l'impact que les stress liés aux changements climatiques pourraient avoir sur la reproduction et la pollinisation du sarrasin commun. Il serait donc important dans un premier temps de rendre les cultures plus résistantes par exemple par un processus d'acclimatation des plantes aux hautes températures non létales (thermotolérance induite). De plus, Il serait fort intéressant de lutter contre les causes du changement climatique en particulier la hausse de température afin que les différentes cultures à l'instar du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) puissent se développer et se reproduire dans les conditions optimales afin de garantir une meilleur productivité.

Perspectives

Afin de compléter les résultats obtenus dans ce travail il serait intéressant d'étudier la productivité de chaque variété soumis aux hautes températures et en stress hydrique. En effet, les conditions de cultures en serre ne nous ont pas permis de nous intéresser à la production de graines car le sarrasin nécessite une pollinisation par les insectes pour fructifier. Il serait intéressant de voir si les impacts au niveau fertilité se traduisent au niveau rendement.

Comme autre perspectives il serait bien d'approfondir des recherches sur la variété BGZ en termes de qualité nutritive des grains lorsqu'elles sont exposées aux hautes températures et sous stress hydrique. En effet, la variété BGZ n'a fait l'objet d'aucune recherche à ce jour contrairement à la variété La Harpe qui a souvent été considérée comme variété de référence chez le sarrasin commun.

Bien que le sarrasin soit une culture d'Europe, d'Asie et d'Amérique et est fort dépendant de la température et du stress hydrique nous avons comme perspective de faire une expérience en champ mais cette fois au Cameroun particulièrement dans la ville de Yaoundé dans les années à venir. En effet Yaoundé c'est une ville avec un climat à 4 saison (grande et petite saison sèche, grande et petite saison de pluie) où pendant la petite saison de pluie (mi-mars à fin mai) température se situe entre 18°C et 22°C (température optimale de sarrasin commun). De plus le Cameroun faisant partir de la forêt du Bassin du Congo pas mal d'insectes visiteurs pourrait assurer la pollinisation. De ce fait nous opterons dans un premier temps pour la variété La Harpe car il en découle de ce travail qu'elle est plus résistante aux variations de température et au stress hydrique que la variété BGZ.

Bibliographie

EEA, (European Environment Agency, 2021) <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/indicators/global-and-european-temperature-10/assessment> consulté le 07 novembre 2021

Adachi, T. (1990). How to combine the reproductive system with biotechnology in order to overcome the breeding barrier in buckwheat. *Fagopyrum*,10, 7–11

Agu, R. C., Chiba, Y., Goodfellow, V., MacKinlay, J., Brosnan, J. M., Bringhurst, T.A., Jack, F.R., Harrison, B., Pearson, S. Y. & Bryce, J. H. (2012). Effect of germination temperatures on proteolysis of the gluten-free grains rice and buckwheat during malting and mashing. *Journal Agriculture and Food Chemistry*, 60(40),10147-10154. <https://doi.org/10.1021/jf3028039>

Antoun, M. & Ouellet, F. (2013). Growth temperature affects inflorescence architecture in *arabidopsis thaliana*, *revue Botany*, 91(9),25-50 DOI : [10.1139/cjb-2013-0011](https://doi.org/10.1139/cjb-2013-0011)

Aryal, L., Thapa, R., Tiwari, S. & Chaudhary, N. (2014). Effect of insect pollination on growth and yield of buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench.) in Chitwan, Nepal. *International Journal of Research (IJR)*, 1(4), 957- 964

Aubert, L., Decamps C, Jacquemin, G. & Quinet, M. (2021). Comparison of Plant Morphology, Yield and Nutritional Quality of *Fagopyrum esculentum* and *Fagopyrum tataricum* Grown under Field Conditions in Belgium. *Plants*, 10(2):258. <https://doi.org/10.3390/plants10020258>

Aubert, L. (2019). Impacts des hautes températures sur la croissance, la reproduction et la qualité antioxydante de deux espèces de *Fagopyrum*. Faculté des sciences, Université catholique de Louvain, Prom. : Quinet, Muriel, *Mémoire*

Aubert, L., Konrádová, D., Kebbas, S., Barris, S. & Quinet, M. (2020). Comparison of high temperature resistance in two buckwheat species *Fagopyrum esculentum* and *Fagopyrum tataricum*, *Journal of Plant Physiology*, 251, 153222, <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2020.153222>

Aziadekey, M., Atayi, A., Odah, K. & Magamana, A. E. (2014). Etude de l'influence du stress hydrique sur deux lignées de Niébé, *European Scientific Journal*, 10(30),1857 – 7881 <https://core.ac.uk/download/pdf/236409509.pdf>

Bartholomée, O. & Lavorel, S. (2019). Disentangling the diversity of definitions for the pollination ecosystem service and associated estimation methods. *Ecological Indicators*,107, 105576. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105576>

- Bekkering, C. S. & Tian, L. (2019). Thinking Outside of the Cereal Box: Breeding Underutilized (Pseudo) Cereals for Improved Human Nutrition. *Front. Genet.* , 10
- Bitá, C. E. & Gerats, T. (2013). Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in Plant Science*, 4, 273
- Brennan, C. (2005). Dietary fibre, glycaemic response and diabetes. *Molecular Nutrition and Food Research* 49, 560-570
- Cai, Y.Z., Corke, H. & Li, W.D. (2004). Buckwheat C.W. Wrigley, H. Corke, C.E. Walker (Eds.), Campbell, C. G. (1997). Buckwheat: *Fagopyrum esculentum* Moench. In Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops. Rome: IPGRI
- Campbell, J. W., Irvin, A., Irvin, H., Stanley-Stahr, C. & Ellis, J. D. (2016). Insect visitors to flowering buckwheat, *Fagopyrum esculentum* (Polygonales: Polygonaceae), in north-central Florida. *The Florida Entomologist*, 99(2), 264–268. <http://www.jstor.org/stable/24722394>
- Caroll, A. B., Pallardy, S. G. & Galen, C. (2001). Drought stress, plant water status, and floral trait expression in fireweed, *Epilobium angustifolium* (Onagraceae), *American Journal of Botany*, 83 (3) 438-446 <https://doi.org/10.2307/2657108>
- Cawoy, V., Kinet, J.-M. M. & Jacquemart, A. L. (2008). Morphology of nectaries and biology of nectar production in the distylous species *Fagopyrum esculentum*. *Annals of Botany*, 102(5), 675–684. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn150>
- Cawoy, V., Ledent, J.-F., Jacquemart, A. L. & Kinet, J.-M. (2009). Floral Biology of Common Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 3(1), 1–9
- Cawoy, V., Lutts, S. & Kinet, J. M. (2006). Osmotic stress at seedling stage impairs reproductive development in buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Physiologia Plantarum*, 128(4), 689–700. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00801.x>
- Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osório, M. L., Carvalho, I., Faria, T. & Pinheiro, C. (2002). How Plants Cope with Water Stress in the Field ? Photosynthèse et croissance, *Annals of Botany*, 89(7), 907-916, <https://doi.org/10.1093/aob/mcf105>

- Choy, A. L., Morrison, P. D., Hughes, J. G., Marriott, P. J. & Small, D. M. (2013). Quality and antioxidant properties of instant noodles enhanced with common buckwheat flour, *Journal of Cereal Science*, 57(3), 281-287
- Ciesarová, Z., Basil, E., Kukurová, K., Marková, L., Henryk Z. & Wronkowska, M. (2016). Gluten-free muffins based on fermented and unfermented buckwheat flour– Content of selected elements. *Journal of Food and Nutrition Research*, 55(2), 108-113. <https://www.researchgate.net/publication/305154645>
- Clauw, P., Coppens, F., De Beuf, K., Dhondt, S., Van Daele, T., Maleux, K., Storme, V., Clement, L., Gonzalez, N. & Inzé, D. (2015). Leaf Responses to Mild Drought Stress in Natural Variants of *Arabidopsis*, *Plant Physiology*, 167(3), 800–816, <https://doi.org/10.1104/pp.114.254284>
- Dam, J., Nguinambaye, M. M. & Fadel, G. S. (2020). Impact du stress hydrique sur la production d'une variété de sorgho (*Sorghum bicolor* [L], le S35 au Tchad. *Journal of Animal & Plant Sciences*, 45 (2): 7870-7883 <https://doi.org/10.35759/JAnmPlSci.v45-2.1>
- Descamps, C., Jambrek A., Quinet, M. & Jacquemart, A.-L. (2021). Warm Temperatures Reduce Flower Attractiveness and Bumblebee Foraging. *Insects*, 12(6), 493. <https://doi.org/10.3390/insects12060493>
- Descamps, C., Quinet, M., Baijot, A. & Jacquemart, A. L. (2018). Temperature and water stress affect plant–pollinator interactions in *Borago officinalis* (Boraginaceae), *Ecology and Evolution*, 1-14
- Djanaguiraman, M., Perumal, R., Jagadish, S. V. K., Ciampitti, I. A., Welti, R. & Prasad, P. V. V. (2018). Sensitivity of sorghum pollen and pistil to high-temperature stress, *Plant Cell Environment*, 41(5), 1065-1082. doi: 10.1111/pce.13089
- Domingos, I. F. N. & Bilsborrow, P. E. (2021). The effect of variety and sowing date on the growth, development, yield and quality of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench), *European Journal of Agronomy*, 126, 126264, <https://doi.org/10.1016/j.eja.2021.126264>
- Drugmand, J. (2020). Impact des stress thermique et hydrique sur la croissance, la reproduction et la pollinisation de *Fagopyrum esculentum* et comparaison de la pollinisation chez deux espèces de *Fagopyrum*.. Faculté des sciences, Université catholique de Louvain, Prom. : Quinet, Muriel. Mémoire <http://hdl.handle.net/2078.1/thesis:23008>

- Fahad, S., Bajwa, A. A., Nazir, U., Anjum, S. A., Farooq, A., Zohaib, A. & Huang, J. (2017). Crop production under drought and heat stress: Plant responses and management options. *Frontiers in Plant Science*, Vol. 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01147>
- FAOSTAT, (2020). Production totale et rendement du sarrasin Disponible à: <https://www.fao.org/faostat/fr/#data> Consulté le 25 décembre 2021
- Farooq, M., Basra, S. M. A., Wahid, A., Cheema, Z. A., Cheema, M. A. & Khaliq, A. (2008). Physiological role of exogenously applied glycinebetaine in improving drought tolerance of fine grain aromatic rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Agronomy en Crop Science*, 194, 325–333 <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2008.00323.x>
- Farooq, S., Rehman, R. U., Pirzadah, T. B., Malik, B., Dar, F. A. & Tahir, I. (2016). Cultivation, Agronomic Practices, and Growth Performance of Buckwheat. *Molecular Breeding and Nutritional Aspects of Buckwheat*, 299–319. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803692-1.00023-7>
- Forrest, J. R. K. (2015). Plant-pollinator interactions and phenological change: What can we learn about climate impacts from experiments and observations? *Oikos*, 124(1), 4–13. <https://doi.org/10.1111/oik.01386>
- Foolad, M. R. (2005). Breeding for abiotic stress tolerances in tomato. In: Ashraf M, Harris PJC (eds) Abiotic stresses: plant resistance through breeding and molecular approaches. *Binghamton, New York : Food Products Press*, 613–648
- Gallagher, M. K. & Campbell, D. R. (2017). Shifts in water availability mediate plant–pollinator interactions. *New Phytologist*, 215(2), 792–802. <https://doi.org/10.1111/nph.14602>
- Gao, L., Wenming, B., Meijuan X., Chenxi, W., Meng, W., Pengke, W., Xiaoli, G. & Jinfeng G., (2021). Diverse effects of nitrogen fertilizer on the structural, pasting, and thermal properties of common buckwheat starch. *International Journal of Biological Macromolecules* 179, 542-549, <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2021.03.045>
- Germ, M., Breznik, B., Dolinar, N., Kreft, I. & Gaberščik, A. (2013). The combined effect of water limitation and UV-B radiation on common and tartary buckwheat. *Cereal Research Communications*, 41(1), 97–105. <https://doi.org/10.1556/CRC.2012.0031>
- Germ, M. & Gaberščik, A. (2016). The Effect of Environmental Factors on Buckwheat. In *Molecular Breeding and Nutritional Aspects of Buckwheat*, 273–281. [10.1016/B978-0-12-803692-1.00021-3](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803692-1.00021-3)

- GIEC, (2014). Changements climatiques 2014: Rapport de synthèse. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer]. GIEC, Genève, Suisse, 161 p
- Gondola, I. & Papp, P. P. (2010). Origin, Geographical Distribution and Phylogenetic Relationships of Common Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench.). *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 4(1), 17–32
- Goodman, R., Hepworth, G., Kaczynski, P., McKee, B., Clarke S. & Bluett, C. (2001). Honey bee pollination of buckwheat (*Fagopyrum esculentum*, Moench) cv. Manor. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 41: 1217–1221
- Gray, S. B. & Brady, S. M. (2016). Plant developmental responses to climate change. *Developmental Biology*, 419, 64–77. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2016.07.023>
- Halbrech, B., Rommedenne, P. & Ledent, J. F. (2005). Evolution of flowering, ripening and seed set in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench.): Quantitative analysis. *Europe Journal Agronomy*, 23:209–224. doi: 10.1016/j.eja.2004.11.006
- Hao, L., Guo, L., Li, R., Cheng, Y., Huang, L., Zhou, H., Xu, M., Li, F., Zhang, X. & Zheng, Y. (2019). Responses of photosynthesis to high temperature stress associated with changes in leaf structure and biochemistry of blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.). *Scientia Horticulturae*, 246, 251-264
- Harsh, A., Sharma, Y. K., Joshi, U., Rampuria, S., Singh, G., Kumar, S. & Sharma, R. (2016) Effect of short-term heat stress on total sugars, proline and some antioxidant enzymes in moth bean (*Vigna aconitifolia*). *Annals of Agricultural Science*, 61:57- 64
- Hedhly, A. (2011). Sensitivity of flowering plant gametophytes to temperature fluctuations, *Environmental and Experimental Botany*, 74, 9-16 <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.03.016>
- Hlásná Cepková, P., Janovská, D. & Stehno, Z. (2009). Assessment of genetic diversity of selected tartary and common buckwheat accessions. *Spanish journal of agricultural research*, 7(4): 844-854. <https://doi.org/10.5424/sjar/2009074-1098>
- Hornýák, M., Słomka, A., Sychta, K., Dziurka, M., Kopeć, P., Pastuszak, J. & Płazek, A. (2020). Reducing Flower Competition for Assimilates by Half Results in Higher Yield of *Fagopyrum*

esculentum. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(23), 8953. doi:10.3390/ijms21238953

Huda, M. N., Lu, S., Jahan, T., Ding, M., Jha, R., Zhang, K., Zhang, W., Georgiev, M. I., Park, S. U. & Zhou, M. (2021). Treasure from Garden: Bioactive Compounds of Buckwheat. *Food Chem.* 335, 127653 DOI: [10.1016/j.foodchem.2020.127653](https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.127653)

Huang, B., Rachmilevitch, S. & Xu, J. (2012). Root carbon and protein metabolism associated with heat tolerance, *Journal of Experimental Botany*, 63(9), 3455–3465. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers003>

Hung P. V., Tomoko, M. & Naofumi, M. (2009). Buckwheat Starch : Structure and Characteristics. *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 23-28

Hunt, H. V., Shang, X. & Jones, M. K. (2017). Buckwheat: a crop from outside the major Chinese domestication centres? A review of the archaeobotanical, palynological and genetic evidence. *Vegetation History and Archaeobotany*, 27(3), 493–506. <https://doi.org/10.1007/s00334-017-0649-4>

IPCC, (2014). Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1132 pp

IPCC, (2021). Summary for Policymakers. In: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [MassonDelmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press. In Press

Izydorczyk M. S., McMillan, T., Bazin, S., Kletke, J., Dushnicky, L. & James Dexter, J. (2013). "Canadian buckwheat: A unique, useful and under-utilized crop," *Canadian Journal of Plant Science*, 94(3), 509-524. <https://doi.org/10.1139/CJPS2013-075>

Jacquemart, A. L., Cawoy, V., Kinet, J.-M., Ledent, J.-F. & Quinet, M. (2012). Is buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) still a valuable crop today? *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 6(2), 1–10

- Jacquemart, A. L., Gillet, C. & Cawoy, V. (2007). Floral visitors and the importance of honey bee on buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) in central Belgium. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 82(1), 104–108. <https://doi.org/10.1080/14620316.2007.11512205>
- Jiang, Y., Lahlali, R., Karunakaran, C., Warkentin, T. D., Davis, A. R. & Bueckert, R. A. (2019). Pollen, ovules, and pollination in pea: Success, failure, and resilience in heat. *Plant Cell and Environment*, 42: 354–372
- Joshi , D. C., Chaudhari, G. V., Sood , S. Kant, L., Pattanayak, A. & Zhang , K., (2019). Quality and antioxidant properties of instant noodles enhanced with common buckwheat flour. *Journal of Cereal Science*, 57(3), 281-287. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2012.11.007>
- Joshi, D. C., Chaudhari, G. V., Sood, S., Kant, L., Pattanayak, A., Zhang, K., Fan, Y., Janovská D, Meglič, V., Zhou, M. (2019). Revisiting the versatile buckwheat: reinvigorating genetic gains through integrated breeding and genomics approach. *Planta*. 250(3):783-801. doi: , [10,1007 / s00425-018-03080-4](https://doi.org/10.1007/s00425-018-03080-4)
- Kasajima, S., Katagiri, C., Morishita, T., Suzuki, T. & Mukasa, Y. (2017). Growth and yield of self-compatible and hybrid common buckwheat lines pollinated with and without flies. *Plant Production Science*, 20(4), 384–388
- Kim, J. & Hwang, K. T. (2020). Fagopyrins in different parts of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) and Tartary buckwheat (*F. tataricum*) during growth, *Journal of Food Composition and Analysis*, 86,103354, <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2019.103354>
- Kim, H. Y., Horie, T., Nakagawa, H. & Wada, K. (1996). Effects of elevated CO₂ concentration and high temperature on growth and yield of rice. II. The effect of yield and its component of Akihikari rice Jpn. *Journal Crop Science*, 65, 644-651
- Kim, S. L., Kim, S. K. & Park, C. H. (2004). Introduction and nutritional evaluation of buckwheat sprouts as a new vegetable. *Food Research International*, 37, 319–327
- Klein, A. M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C. & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings the Royal Society Biological Sciences*, 274, 303–313
- Kopeć, P., Hornyák, M., Pastuszak, J., Szczerba, A., Rapacz, M., Waga, J. & Płazek, A. (2021). Changes in the Flower and Leaf Proteome of Common Buckwheat (*Fagopyrum esculentum*

Moench) under High Temperature. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(5), 2678. doi:10.3390/ijms22052678

Kreft, I., Zhou, M.; Golob, A., Germ, M., Likar, M., Dziedzic, K. & Luthar, Z. (2020). Breeding Buckwheat for Nutritional Quality. *Breeding Sciences*, 70(1), 67–73. [10.1270/jsbbs.19016](https://doi.org/10.1270/jsbbs.19016)

Krishna Jagadish, S. V. (2020). Heat stress during flowering in cereals – effects and adaptation strategies, *New Phytologist* , 226, 1567–1572 doi: 10.1111/nph.1642

Kumari, A. & Chaudhary, H. K. (2020). Nutraceutical crop buckwheat: a concealed wealth in the lap of Himalayas, *Critical Reviews in Biotechnology*, 40(4), 539-554, DOI: [10.1080/07388551.2020.1747387](https://doi.org/10.1080/07388551.2020.1747387)

Li, J., Yang, P., Yang, O., Gong, X., Ma, H., Dang, K., Chen, G., Gao, X. & Feng, B. (2019). Analysis of Flavonoid Metabolites in Buckwheat Leaves Using UPLC-ESI-MS/MS. *Molecules* , 24(7):1310, doi: [10.3390 / molécules24071310](https://doi.org/10.3390/molecules24071310)

Lim, T. K. (2013). *Fagopyrum esculentum*. In *Edible Medicinal And Non-Medicinal Plants*, 5, 459–493. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-4053-2>

Liu, R., Chen, D., Luo, S., Xu, S., Xu, H., Shi, S. & Zou, Y. (2020). Quantifying pollination efficiency of flower-visiting insects and its application in estimating pollination services for common buckwheat, *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 301, 107011, <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107011>

Machado, S. & Paulsen, G. M. (2001). Combined effects of drought and high temperature on water relations of wheat and sorghum. *Plant and Soil* , 233, 179–187. <https://doi.org/10.1023/A:1010346601643>

Maestri, E., Klueva, N., Perrotta, C., Gulli, M., Nguyen, H. T. & Marmioli, N. (2002). Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals. *Plant Molecular Biology*, 48, 667–681 <https://doi.org/10.1023/A:1014826730024>

Mahan, J. R. & Mauget, S. A. (2005). Antioxidant metabolism in cotton seedlings exposed to temperature stress in the field. *Crop Science*, 45, 2337-2345. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.0106>

Maiti, R. K. (1996). *Sorghum Science* Science Publishers, Lebanon, NH, USA

Mathieu, A. S., Lutts, S., Vandoorne, B., Descamps, C., Perilleux, C., Dielen, V., Van Herck J. C. & Quinet, M. (2014). High temperatures limit plant growth but hasten flowering in root chicory (*Cichorium intybus*) independently of vernalisation. *Journal of plant physiology*, 171, 109-118. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.09.011>

Mathieu, A. S., Périlleux, C., Jacquemin, G., Renard, M. E., Lutts, S. & Quinet, M. (2020). Impact of vernalization and heat on flowering induction, development and fertility in root chicory (*Cichorium intybus* L. var. *sativum*), *Journal of Plant Physiology*, 254:153272. doi: 10.1016/j.jplph.2020.153272.

Mathieu, A. S. (2020). Impact des hautes températures chez la chicorée à inuline (*Cichorium intybus* L. var *sativum*) : induction florale, teneurs en sucres et en hormones, Thèse présentée en vue de l'obtention du grade de docteur en sciences agronomiques et ingénierie biologique, Université catholique de Louvain, 268P

Mazorra, L. M., Núñez, M., Hechavarria, M., Coll, F. & Sánchez-Blanco, M. J. (2002). Influence of Brassinosteroids on Antioxidant Enzymes Activity in Tomato Under Different Temperatures, *Biologia Plantarum* 45,593–596 . <https://doi.org/10.1023/A:1022390917656>

Michiyama H., Arikuni M. & Hirano T., (2001). Effect of air temperature on the growth, flowering and ripening in common buckwheat. Proc 8th Intl Symp on Buckwheat, Chunchon, Korea, pp. 138-142.

Monjardino, P., Smith, A. G. & Jones R. J. (2005). Heat stress effects on protein accumulation of maize endosperm. *Crop Science*, 45:1203–1210 <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.0122>

Mu, J., Peng, Y., Xi, X., Wu, X., Li, G., Niklas, K. J. & Sun, S. (2015). Artificial asymmetric warming reduces nectar yield in a Tibetan alpine species of Asteraceae, *Annals of Botany*, 116(6), 899–906, <https://doi.org/10.1093/aob/mcv042>

Müller, F. & Rieu, I. (2016). Acclimation to high temperature during pollen development. *Plant Reproduction*, 29, 107–118

Murai, M. & Ohnishi, O. (1996). Population Genetics of Cultivated Common Buckwheat, *Fagopyrum esculentum* Moench. X. Diffusion Routes Revealed by RAPD Markers. *Genes Genet. Syst.* , 71, 211–218

Nicolson, S. W. (2011). Bee food: The chemistry and nutritional value of nectar, pollen and mixtures of the two. *African Zoology*, 46(2), 197–204. <https://doi.org/10.1080/15627020.2011.11407495>

Peet, M. M., Sato S. & Gardner, R. G. (1998). Comparing heat stress effects on male-fertile and male-sterile tomatoes. *Plant, Cell & Environment* 21, 225–231

Płazek, A., Słomka, A., Kopeć, P., Dziurka, M., Hornyák, M., Sychta, K., Pastuszak, J. & Dubert, A. F. (2019). Effects of High Temperature on Embryological Development and Hormone Profile

in Flowers and Leaves of Common Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *International Journal of molecular Sciences*, 20(7),1705. doi: [10.3390/ijms20071705](https://doi.org/10.3390/ijms20071705)

Podolska, G. (2016). The Effect of Habitat Conditions and Agrotechnical Factors on the Nutritional Value of Buckwheat. In *Molecular Breeding and Nutritional Aspects of Buckwheat*, 283–297. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803692-1.00022-5>

Poorter, H. A. & Nagel, O. (2000). The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review, *Australian Journal of Plant Physiology*, 27(12), 595 - 607 [10.1071/PP99173](https://doi.org/10.1071/PP99173) CO

Quinet, M., Cawoy, V., Lefevre, I., Van Miegroet, F., Jacquemart, A. L. & Kinet, J.-M. (2004). Inflorescence structure and control of flowering time and duration by light in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Journal of Experimental Botany*, 55(402), 1509–1517 <https://doi.org/10.1093/jxb/erh164>

Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L. A., Garratt, M. P. D., Howlett, B.G. & Winfree, R., (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*,113 (1), 146-151, <https://doi.org/10.1073/pnas.1517092112>

Rana, J. C., Chauhan, R. C., Sharma, T. R. & Gupta, N. (2012). Analyzing Problems and Prospects of Buckwheat Cultivation in India. *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 50-56 [http://globalsciencebooks.info/Online/GSBOnline/images/2012/EJPSB_6\(SI2\)/EJPSB_6\(SI2\)50-56o.pdf](http://globalsciencebooks.info/Online/GSBOnline/images/2012/EJPSB_6(SI2)/EJPSB_6(SI2)50-56o.pdf)

Rellan-Alvarez, R., Lobet, G., Lindner, H., Pradier, P. L., Sebastian, J., Yee, M. C., Geng, Y., Trontin, C., LaRue, T., Schrager-Lavelle, A., Haney, C. H., Nieu, R., Maloof, J., Vogel, J. P. & Dinnyen, J. R. (2015). GLO-Roots: an imaging platform enabling multidimensional characterization of soil-grown root systems, 1-26

Rosentrater, K. A. & Evers, A. D. D. (2018). Introduction to cereals and pseudocereals and their production. In *Kent's Technology of Cereals*, 1–76. <https://doi.org/10.1016/b978-0-08-100529-3.00001-3>

Rezaei, E. E., Webber, H., Gaiser, T., Naab, J. & Ewert, F. (2015). Heat stress in cereals: mechanisms and modelling. *European Journal of Agronomy*, 64, 98-113

Sage, T. L., Bagha, S., Lundsgaard-Nielsen, V. H. A., Sultmanis, S. & Sage, R. F. (2015). The effect of high temperature stress on male and female reproduction in plants. *Field Crops Research*, 182, 30–42

Sasaki, H. & Wagatsuma, T. (2007). Bumblebees (Apidae: Hymenoptera) are the main pollinators of common buckwheat, *Fagopyrum esculentum*, in Hokkaido, Japan. *Applied Entomology and Zoology*, 42, 659–661

Shah, N. & Paulsen, G. (2003). Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. *Plant and Soil*, 257, 219–226
<https://doi.org/10.1023/A:1026237816578>

Sia, C. L. F. (2020). Comparaison des qualités nutritionnelles du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) et de Tartarie (*Fagopyrum tataricum*) et impact des changements climatiques sur la croissance et la production du sarrasin de Tartarie (*Fagopyrum tataricum*). Faculté des bioingénieurs, Université catholique de Louvain, 2020. Prom. : Quinet, Muriel.
<http://hdl.handle.net/2078.1/thesis:27438>

Sindhu, R., & Khatkar, B. S. (2019). Pseudocereals nutritional composition functional properties and food applications. In S. C. Deka, D. Seth, & N. R. S. Hulle (Eds). *Food Bioactives Functionality and Applications in Human Health*, 129-148, U.S.A. Apple Academic Press.

Slawinska, J. & Obendorf, R. (2001). Buckwheat seed set in planta and during in vitro inflorescence culture: Evaluation of temperature and water deficit stress. *Seed Science Research*, 11(3), 223-233. doi:10.1079/SSR200178

Słomka, A., Michno, K., Dubert, F., Dziurka, M., Kopeć P. & Płazek A. (2017). Embryological background of low seed set in distylous common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) with biased morph ratios, and biostimulant-induced improvement of it. *Crop and Pasture Science*; 68:680–690. <https://doi.org/10.1071/CP17009>

Small, E. (2017). 54. Buckwheat – the world’s most biodiversity-friendly crop? *Biodiversity*, 18(2–3), 108–123. <https://doi.org/10.1080/14888386.2017.1332529>

Snider, J. L., Oosterhuis, D. M., Skulman, B.W. & Kawakami, E. M. (2009). Heat stress-induced limitations to reproductive success in *Gossypium hirsutum*. *Physiologia Plantarum* 137, 125–138

Spollen, W. G., Sharp, R. E., Saab, I. N. & Wu, Y. (1993). Regulation of cell expansion in roots and shoots at low water potentials J.A.C. Smith, H. Griffiths (Eds.), *Water Deficits: Plant Responses from Cell to Community*, Bios Scientific Publishers, Oxford, England, pp. 37-52

Strahm, S., Füglistaller, D., Läderach, C., Enggist, A., Thuet, A., Luginbühl, C., Ramseier, H. & Hiltbrunner, J. (2019). Growing Buckwheat in Switzerland: New Varieties for an Old Niche Crop. *Plant production*, 10(5), 198–205

Su, Z., Ma, X., Guo, H., Sukiran, N. L., Guo, B., Assmann, S. M. & Ma, H. (2013). Flower development under drought stress: morphological and transcriptomic analyses reveal acute responses and long-term acclimation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*. (10):3785-807 [10.1105/tpc.113.115428](https://doi.org/10.1105/tpc.113.115428)

Subedi, N. (2018). Modifications des propriétés phytochimiques des variétés de sarrasin lors du maltage (Thèse). Département de technologie alimentaire, Université de Tribhuvan, Népal.

Taylor, D. P. & Obendorf, R. L. (2001). Quantitative assessment of some factors limiting seed set in buckwheat, *Crop Science*, 41, 1792–1799

Taylor, D. P. & Obendorf, R. L. (2001). Quantitative Assessment of Some Factors Limiting Seed Set in Buckwheat. *Crop Science*, 41(6), 1792. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.1792>

Veen, M. P. van. (2014). Hoverflies of northwest europe: identification keys to the syrphidae . Utrecht: KNNV Uitg

Thapa, R. (2006). Honeybees and other Insect Pollinators of Cultivated Plants: *Journal of the Institute of Agriculture and Animal Science*, 27, 1–23, <https://doi.org/10.3126/jiaas.v27i0.691>

Van Zanten, M., Voeseek, L. A. C. J., Peeters, A. J.M. & Millenaar, F. F. (2009). Hormone- and Light-Mediated Regulation of Heat-Induced Differential Petiole Growth in *Arabidopsis*, *Plant Physiology*, 151(3),1446–1458, <https://doi.org/10.1104/pp.109.144386>

Wahid, A., Farooq, M., Hussain I., Rasheed, R. & Galani S. (2012). Responses and Management of Heat Stress in Plants. In: Ahmad P., Prasad M. (eds) Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change. *Springer, New York*,. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0815-4_6

Wahid, A. & Close, T. J. (2007). Expression of dehydrins under heat stress and their relationship with water relations of sugarcane leaves. *Biologia Plantarum*, 51:104–109 <https://doi.org/10.1007/s10535-007-0021-0>

Wahid, A. (2007). Physiological implications of metabolites biosynthesis in net assimilation and heat stress tolerance of sugarcane (*Saccharum officinarum*) sprouts. *Journal of Plant Research*, 120, 219–228 <https://doi.org/10.1007/s10265-006-0040-5>

- Wang, Y., Tao, H., Tian, B., Sheng, D., Xu, C., Zhou, H., Huang, S. & Wang, P. (2019). Flowering dynamics, pollen, and pistil contribution to grain yield in response to high temperature during maize flowering. *Environmental and Experimental Botany*, 158, 80-88
- Warner, R., M. & Erwin, J. E. (2005). Naturally occurring variation in high temperature induced floral bud abortion across *Arabidopsis thaliana* accessions *Plant Cell Environment*, 28, 1255-1266 <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01361.x>
- Waser, N. M. & Price, M. V. (2016). Drought, pollen and nectar availability, and pollination success. *Ecology*, 97(6), 1400–1409. <https://doi.org/10.1890/15-1423.1>
- Whittle, C. A., Otto, S. P., Johnston, M. O. & Krochko, J. E. (2009). Adaptive epigenetic memory of ancestral temperature regime in *Arabidopsis thaliana*. *Botany*, 87(6), 650-657. <https://doi.org/10.1139/B09-030>
- Woo, S.-H. H., Roy, S. K., Kwon, S. J., Cho, S.-W. W., Sarker, K., Lee, M.-S. S., Kim, H.-H. H. (2016). Concepts, Prospects, and Potentiality in Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench): A Research Perspective. In *Molecular Breeding and Nutritional Aspects of Buckwheat* (pp. 21–49). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803692-1.00003-1>
- Wronkowska, M., Soral-Smietana, M. & Krupa-Kozak, U. (2010). Buckwheat, as a Food Component of a High Nutritional Value, Used in the Prophylaxis of Gastrointestinal Disease. *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 64- 70. https://www.academia.edu/25079105/Buckwheat_as_a_Food_Component_of_a_High_Nutritional_Value_Used_in_the_Prophylaxis_of_Gastrointestinal_Diseases
- Wu, L. Y., Wang, B., Schoen, D. J., & Huang, S. Q. (2017). Transitions from distyly to homostyly are associated with floral evolution in the buckwheat genus (*Fagopyrum*). *American Journal of Botany*, 104(8), 1232–1240. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700189>
- Xiang, D. B., Peng, L. X., Zhao, J. L., Zou, L., Zhao, G. & Song, C. (2013). Effect of drought stress on yield, chlorophyll contents and photosynthesis in tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*). *Journal of Food, Agriculture and Environment*, 11(3–4), 1358–1363
- Yang, Q., Luo, Y., Wang, H., Li, J., Gao, X., Gao, J. & Feng, B. (2021). Effects of germination on the physicochemical, nutritional and in vitro digestion characteristics of flours from waxy and nonwaxy proso millet, common buckwheat and pea, *Innovative Food Science & Emerging Technologies*, 67 (102586), <https://doi.org/10.1016/j.ifset.2020.102586>.

- Yamamoto, Y., Li, C. & Ohsako, T. (2019). Multiple origins of self-compatible species *Fagopyrum homotropicum* from heterostylous self-incompatible wild common buckwheat *F. esculentum* subsp. *ancestrale* revealed by nucleotide sequence analyses of EST regions. *Plant Systematics and Evolution*, 305, 627–638. <https://doi.org/10.1007/s00606-019-01595-1>
- Zhou, M.-L., Tang, Y. Y., Deng, X., Ruan, C., Kreft, I., Tang, Y. Y. & Wu, Y. (2018). Overview of Buckwheat Resources in the World. In *Buckwheat Germplasm in the World*. 1–7. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-811006-5.00001-x>
- Zhou, Z.-Z., Zhao, Z.-C. & Wang, X.-Y. (2003). Pollen morphology, tepal and fruit microcharacteristics of the genus *Fagopyrum* Mill. from China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 41(1), 63–78
- Zinn, K. E., Tunc-Ozdemir, M. & Harper, J. F. (2010). Temperature stress and plant sexual reproduction: Uncovering the weakest links. *Journal of Experimental Botany*, 61, 1959–1968. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq053>
- Zrobek-Sokonik, A. (2012). Temperature Stress and Response of Plants. In: Ahmad P. and Prasad MNV. (eds) *Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change*. *Springer Science New York*, 5:113-134