

Faculté des bioingénieurs

Impact du stress hydrique sur des cultivars feuilles *d'Amaranthus cruentus* en conditions contrôlées et en champ

Auteur : Paimparet Lise

Promoteurs : Prof . Muriel Quinet, Doctorant Adrien Luyckx

Lecteurs : Prof. Guillaume Lobet, Prof. Stanley Lutts

Année académique 2024-2025

Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention du diplôme de

Bioingénieur : sciences et technologies de l'environnement

Remerciement

Je tiens tout d'abord à exprimer ma profonde reconnaissance à Adrien Luyckx, doctorant et co-promoteur, pour sa présence constante tout au long de ce mémoire. Merci pour tes nombreuses relectures, tes conseils avisés et ton encadrement lors de mes expériences. Ta disponibilité, ton implication et ta capacité à m'accompagner dans chaque étape ont été précieuses et ont largement contribué à la qualité de ce travail.

Je souhaite également adresser mes sincères remerciements à ma promotrice, la Professeure Muriel Quinet pour sa présence, ses réponses toujours rapides à mes courriels, son expertise scientifique et ses conseils de qualité. Vous m'avez permis de vivre pleinement l'expérience de la recherche, et je suis extrêmement reconnaissante d'avoir bénéficié d'un encadrement aussi humain que rigoureux.

Ma gratitude s'adresse aussi à Brice Biao Achade, doctorant, pour son accueil chaleureux lors de mon séjour au Bénin. Merci de m'avoir guidée dans la vie quotidienne sur place, de m'avoir permis de participer à tes expériences et de m'avoir offert l'opportunité de découvrir concrètement le quotidien d'un chercheur au Bénin. Ton soutien, tant sur le plan scientifique que personnel, a marqué mon séjour et restera un magnifique souvenir.

Je remercie également le Professeur Christophe Gandonou pour m'avoir accueillie au Laboratoire de Physiologie Végétale et d'Étude des Stress Environnementaux (LAPVESE) de l'Université d'Abomey-Calavi au Bénin, et pour ses initiatives visant à rechercher le matériel scientifique nécessaire et à organiser des visites enrichissantes. Je remercie aussi les agriculteurs béninois rencontrés pour m'avoir fait partager leur quotidien et transmis une partie de leurs connaissances, offrant de ce fait une meilleure connaissance de la réalité agricole locale.

Je tiens aussi à remercier Amélie Glineur, avec qui j'ai formé une équipe solide au Bénin. Son partage de connaissances, son aide dans la réalisation des expérimentations et son soutien jusqu'à la rédaction ont été d'une aide précieuse.

Ma reconnaissance s'adresse à l'ensemble des membres du GPRV pour leur accueil et leurs conseils précieux, avec une pensée particulière pour Igor de le Vingne, qui a pris le relais pendant l'absence de mes promoteurs. Merci également à Paul Dekaezemaeker pour m'avoir accompagnée à de nombreuses reprises lors de mes expérimentations.

J'exprime également ma reconnaissance à Guillaume Lobet et Stanley Lutts pour le temps qu'ils ont consacré à la relecture de mon travail.

Enfin, je remercie de tout cœur mes proches pour leur soutien et leur patience tout au long de cette année de mémoire. Une pensée pour mes petits chiens, surtout Milou, qui sont restés à côté de moi pendant presque toute la rédaction de ce mémoire.

Résumé

L'intensification des stress abiotiques, en particulier la sécheresse et la salinité, accompagnée d'une augmentation de la population humaine, constitue une contrainte majeure pour la productivité agricole mondiale. Dans ce contexte, l'amarante rouge (*Amaranthus cruentus*) suscite un intérêt croissant en raison de sa valeur nutritionnelle, de son aptitude à s'adapter à divers environnements et de son potentiel en tant que culture tolérante à la sécheresse. Ce travail a principalement porté sur la caractérisation des réponses physiologiques, morphologiques et biochimiques d'un cultivar à feuilles de l'espèce face au stress hydrique, avec également une évaluation limitée sur le stress salin. L'objectif était d'identifier les mécanismes d'adaptation et d'évaluer la variabilité de tolérance entre différentes lignées mutantes d'un cultivar largement cultivé au Bénin.

Deux volets expérimentaux complémentaires ont été conduits : en serre en Belgique, où la variété « Locale » a été soumise à un déficit hydrique sévère et à un stress salin, et en champ au Bénin, où la variété « Locale » et six lignées mutantes ont été évaluées sous trois régimes d'irrigation (témoin, stress modéré et stress sévère).

Les résultats montrent que le stress salin induit une accumulation de sodium dans les feuilles et, combiné au stress de repiquage, a rapidement entraîné la mortalité des plantes. En revanche, le stress hydrique a provoqué une réduction significative de la croissance, de la biomasse et de la teneur en eau, mais s'est accompagné d'une régulation stomatique et d'une forte accumulation d'organiques, en particulier la proline dont la teneur a été multipliée par plus de 250. Au champ, des différences entre lignées ont été observées : les lignées L18, L23 et la variété « Locale » ont présenté une tolérance plus élevée que les autres, tandis que la lignée L6 s'est montrée la plus sensible.

Ces résultats mettent en évidence la capacité d'ajustement osmotique d'un cultivar à feuilles commun d'*A. cruentus* face au stress hydrique et ils soulignent l'intérêt de certaines lignées mutantes pour des programmes de sélection en zones soumises à la sécheresse.

Table des matières

Remerciement	ii
Résumé	iii
Table des tableaux.....	vi
Table des figures	vii
Mots clés	vii
Liste des acronymes.....	viii
Etat de l'art.....	1
1. L'agriculture face aux défis climatiques	1
2. Les stress abiotiques chez les plantes et les mécanismes d'adaptation	4
2.1. Définition et typologie des stress abiotiques	4
2.2. Le stress hydrique : définition, ampleur, réponses et mécanismes adaptatifs...4	
2.3. Le stress salin : composantes osmotique et ionique	7
3. Solutions et leviers face aux stress abiotiques	8
4. Le genre <i>Amaranthus spp.</i> : usages, propriétés agronomiques et focus sur <i>Amaranthus cruentus</i>	13
5. Amélioration variétale d' <i>Amaranthus cruentus</i> au Bénin face aux stress abiotiques	17
Objectifs	21
Matériel et méthodes	22
1. Belgique.....	22
Matériel végétal et conditions de culture	22
Mise en place des traitements	22
Suivi de la teneur en eau du sol.....	24
Mesures morphologiques	24
Biomasse.....	24
Mesures physiologiques	25
.....	26
Mesures biochimiques	28
Minéralisation Na ⁺ /K ⁺	30
Sodium dans le sol.....	31
2. Bénin	31

Matériel végétal et conditions de culture	32
Mise en place des traitements	32
Design expérimental	32
Collecte des données de terrain	34
Suivi de la croissance	34
Evaluation de la biomasse	34
Suivi de la floraison	34
Viabilité pollinique	35
Analyses statistiques	36
Résultats	37
Stress salin	37
Stress hydrique	38
Teneur en eau du sol (volumetric water content - VWC)	38
Paramètres morphologiques	39
Biomasse	41
Paramètres physiologiques	44
Paramètres biochimiques	50
2. Bénin	51
Mesures de croissance	51
Teneur en eau	54
Analyse des paramètres de reproduction	55
Discussion	59
Réponse d' <i>Amaranthus cruentus</i> au stress hydrique et salin en conditions contrôlées en Belgique	59
Réponses d' <i>Amaranthus cruentus</i> au stress salin	59
Réponses morphologiques d' <i>Amaranthus cruentus</i> au stress hydrique et impact sur le rendement.	59
Réponses physiologiques d' <i>Amaranthus cruentus</i> au stress hydrique	60
Ajustement osmotique d' <i>Amaranthus cruentus</i> sous stress hydrique	62
Réponse d' <i>Amaranthus cruentus</i> au stress hydrique en conditions de culture au champ au Bénin	64
Conclusion	68

Bibliographie.....	70
Annexe.....	78

Table des tableaux

Tableau 1 :	38
Tableau 2 :	39
Tableau 3 :	40
Tableau 4 :	41
Tableau 5 :	52
Tableau 6 :	53
Tableau 7 :	54
Tableau 8 :	55
Tableau 9 :	55
Tableau 10 :	55
Tableau 11 :	56
Tableau 12 :	56
Tableau 13 :	56
Tableau 14 :	57
Tableau 15 :	57
Tableau 16 :	80
Tableau 17 :	80
Tableau 18 :	80

Table des figures

Figure 1:.....	22
Figure 2:.....	23
Figure 3 :	23
Figure 4 :	27
Figure 5 :	33
Figure 6 :	33
Figure 7 :	33
Figure 8:.....	35
Figure 9 :	38
Figure 10 :	39
Figure 11 :	40
Figure 12 :	41
Figure 13 :	42
Figure 14 :	42
Figure 15 :	44
Figure 16 :	45
Figure 17 :	46
Figure 18 :	47
Figure 19 :	48
Figure 20 :	48
Figure 21 :	48
Figure 22 :	50
Figure 23 :	51
Figure 24 :	52
Figure 25 :	54

Mots clés

Amaranthus cruentus – Stress Hydrique – Bénin- Ajustement osmotique – Mutagenèse

Liste des acronymes

ESP – Taux de sodium échangeable

RAP – Rapport d'absorption du sodium

ROS – Reactive oxygen species/espèces réactives de l'oxygène

GB – Glycine bêtaïne

FAO – Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture

CEC – Capacité d'échange cationique

ASAP – Agriculture stress index system

CAP – Étude de consentement à payer

LAPVESE – Laboratoire de physiologie végétale et d'étude des stress environnementaux

VWC – Volumetric water content

A – Assimilation nette du CO₂

E – Taux de transpiration

Gs – Conductance stomatique

PhiPSII – Rendement quantique effectif du photosystème II

J – Vitesse de transport des électrons

WUE – Efficience de l'utilisation de l'eau

PO – Potentiel osmotique

PH – Potentiel hydrique

GPRV – Groupe de recherche en physiologie végétale

MF – Matière fraîche

MS – Matière sèche

Dps – Jours après semis

Etat de l'art

1. L'agriculture face aux défis climatiques

Une agriculture mondiale sous pression : climat instable et population croissante

L'agriculture mondiale est aujourd'hui confrontée à des défis environnementaux et socio-économiques étroitement liés. Parmi ces défis, le changement climatique et la croissance démographique jouent un rôle majeur dans le déséquilibre des systèmes de productions alimentaires.

En 2024, pour la première fois, la température moyenne globale a dépassé le seuil de +1,5°C par rapport à l'ère préindustrielle [1]. Cette élévation de température, bien qu'elle soit progressive, a des conséquences majeures. Elle perturbe les équilibres hydriques régionaux, modifie la distribution des précipitations, augmente et intensifie la fréquence et la durée des vagues de chaleur [1]. En 2023, les événements climatiques extrêmes ont constitué la principale cause d'insécurité alimentaire dans douze pays affectant environ 56,8 millions de personnes classées en phase 3 ou au-delà selon le système IPC/CH [2]. Ce chiffre représente plus du double de celui enregistré en 2021, où 23,5 millions de personnes étaient touchées dans huit pays [2]. Ce cadre international de référence évalue la gravité de l'insécurité alimentaire en cinq niveaux [3]. La phase 3 correspond à une situation d'insécurité alimentaire grave, où les ménages connaissent des déficits alimentaires notables ou une malnutrition aiguë élevée, ou encore doivent mobiliser de manière non durable leurs ressources pour se nourrir [2].

De plus, la croissance démographique exerce une pression supplémentaire sur les ressources naturelles. En avril 2025, la population mondiale est estimée à environ 8.2 milliards d'habitants et les projections estiment qu'elle approchera les 9,7 milliards d'ici 2050 [4]. C'est l'Afrique subsaharienne qui connaîtra le taux de croissance le plus élevé. On estime que sa population devrait doubler pour atteindre 2,1 milliards [5]. Cette évolution augmente la demande en denrées alimentaires, les besoins en terres cultivables et en eau douce.

La sécheresse comme menace croissante

Aujourd'hui, la sécheresse représente l'un des aléas climatiques les plus fréquents et dévastateurs pour l'agriculture mondiale. Elle se manifeste sous plusieurs formes : la sécheresse météorologique (diminution des précipitations), la sécheresse hydrologique (baisse du niveau d'eau des nappes phréatiques) ou encore agricole (déficit d'humidité dans le sol) [6].

Les conséquences sont multiples. Sur le plan environnemental, la sécheresse favorise la dégradation des sols en altérant leur structure, leur porosité et leur pH, ce qui accentue le risque d'érosion [7], [8]. Elle contribue également à la réduction de la couverture

végétale, à la mortalité des arbres, à la perte d'habitats pour de nombreuses espèces et à l'augmentation des incendies de forêt, ce qui nuit à la biodiversité [9].

Selon le World Drought Atlas, environ 1,84 milliards de personnes ont été touchées par au minimum un épisode de sécheresse en 2022-2023, dont près de 85 % dans des pays en développement. En Afrique subsaharienne, les épisodes de sécheresse contribuent à un taux alarmant de sous-alimentation estimé à 23,2 %, un chiffre qui pourrait s'aggraver avec l'intensification des sécheresses liées au changement climatique [9].

Les impacts agricoles de la sécheresse ne sont pas à minimiser. En effet, une analyse réalisée de 1964 à 2007 montre que les sécheresses extrêmes entraînent en moyenne une perte de 9 à 10 % de la production céréalière dans les pays affectés [10].

À cela s'ajoutent des perturbations dans l'élevage, la santé animale, la disponibilité des fourrages, ce qui fragilise les revenus agricoles et contribue à une l'augmentation des prix alimentaires. A titre d'exemple, aux Etats-Unis, en 2012, un épisode de sécheresse a fait bondir le prix du maïs de 23 % et le prix du soja de 16 % [9]. Dans les pays où l'agriculture représente une part importante de l'économie, cette pression économique est d'autant plus importante car elle alimente un cercle vicieux de pauvreté. La perte de terres productives et l'épuisement des ressources naturelles aggravent la précarité des populations rurales.

La salinisation des sols : un facteur limitant majeur

En complément du stress hydrique, la salinisation des sols constitue également un autre facteur de stress abiotique affectant la productivité agricole. Elle provient d'une accumulation excessive d'ions salins dans la rhizosphère tels que le sodium (Na^+), le chlorure (Cl^-), le calcium (Ca^{2+}), le magnésium (Mg^{2+}), le potassium (K^+), le carbonate (CO_3^{2-}), le bicarbonate (HCO_3^-) ou encore le sulfate (SO_4^{2-}) altérant ainsi les propriétés physico-chimiques du sol [11]. En l'absence de drainage suffisant ou sous des conditions climatiques arides, les sels s'accumulent en surface et inhibent progressivement la croissance des cultures [12], [13].

La salinité d'un sol est généralement mesurée par la conductivité électrique du sol saturé en eau, exprimée en décisiemens par mètre (dS/m). Cette mesure permet d'estimer la concentration en sels solubles dans la solution du sol : plus elle est élevée, plus le sol est salin.

Il existe trois types de sols salinisés, classés selon la nature et la concentration des sels présents : les sols salins, les sols sodiques et les sols salin-sodiques. Un sol est dit **salin** lorsqu'il contient une forte concentration de sels solubles tels que le chlorure de sodium ou les sulfates. Ces sels s'accumulent dans la zone racinaire, empêchant les plantes d'absorber correctement l'eau. Ce type de sol se caractérise par une conductivité électrique supérieure à 4 dS/m, mais un taux de sodium échangeable (ESP) inférieur à 15 % ou un rapport d'absorption du sodium (RAP) plus petit que 13 [13].

Les sols **sodiques** ne contiennent pas nécessairement beaucoup de sels solubles, mais présentent une forte proportion de sodium adsorbé sur les particules du sol. Celui-ci provoque la dispersion des argiles, dégradant la structure, ce qui complique l'infiltration de l'eau et rend le sol plus compact et sujet à l'érosion. Le sodium adsorbé étant difficile à éliminer naturellement, ces sols restent problématiques sur le long terme. On parle de sol sodique lorsque l'ESP dépasse 15 % ou que le RAP est supérieur à 13, avec une conductivité électrique inférieure à 4 dS/m [13].

Enfin, les sols **salin-sodiques** combinent les problèmes des deux précédents types : ils sont à la fois riches en sels solubles et en sodium échangeable. Ces sols sont particulièrement difficiles à cultiver sans interventions adaptées. Un sol est considéré comme salin-sodique lorsque sa conductivité électrique est supérieure à 4 dS/m, et que son ESP dépasse 15 % ou que son RAP est supérieur à 13 [13].

A l'échelle mondiale, environ 1.38 milliards d'hectares sont déjà affectés par la salinisation soit 10.7 % des terres émergées [13]. Les régions qui sont particulièrement exposées comprennent les zones arides, semi-arides ou côtières, comme en Asie centrale et au Moyen-Orient [13].

Les causes de la salinisation peuvent être naturelles (salinisation primaire) ou anthropiques (salinisation secondaire). La salinisation primaire est souvent liée à l'altération de roches salines ou à la proximité de bassins marins. Tandis que la seconde résulte principalement de pratiques agricoles mal maîtrisées : utilisation d'eaux d'irrigation de mauvaise qualité ou drainage insuffisant, pompage excessif des nappes ou encore excès de fertilisants riches en sels [11]. Dans certaines régions côtières comme le sud du Bénin, la surexploitation des nappes phréatiques durant la saison sèche entraîne l'intrusion d'eau de mer, rendant les eaux souterraines légèrement salines. Leur utilisation pour l'irrigation contribue alors à la salinisation progressive des terres cultivées [14]. De plus, il est à noter que le changement climatique accentue la salinisation par l'élévation du niveau marin, l'augmentation des températures (qui intensifie l'évaporation) ainsi que la raréfaction de l'eau douce disponible [13].

La salinisation des sols constitue une menace croissante pour la sécurité alimentaire mondiale. Les cultures vivrières de base telles que le blé, le riz et le maïs fournissent ensemble plus de 50 % de l'apport calorique quotidien de la population mondiale [15]. Or, ces espèces sont toutes sensibles à la salinité, avec des seuils de tolérance relativement bas. Le maïs est affecté dès 1,8 dS/m, le riz à partir de 3 dS/m, et le blé à partir de 6 dS/m [15]. En dessous de ces seuils de salinité, les cultures ne subissent pas de pertes, mais au-delà, le rendement diminue proportionnellement avec l'augmentation de la concentration en sel dans le sol [16]. La faiblesse de ces seuils rend ces cultures particulièrement vulnérables dans les zones déjà touchées par la salinisation, accentuant ainsi le risque de pertes agricoles importantes.

Climat extrême, cultures vulnérables

D'ici 2100, le réchauffement climatique pourrait atteindre jusqu'à 4,4 °C au-dessus de l'ère préindustrielle en moyenne dans le scénario d'émissions de gaz à effet de serre le plus élevé (SSP5-8.5) [1]. À ce niveau de réchauffement, environ 4 milliards de personnes devraient connaître une pénurie d'eau, ce qui signifie que les ressources hydriques disponibles ne pourront plus satisfaire durablement les besoins humains, agricoles et économiques [1]. De plus, les régimes hydrologiques seront aussi perturbés : plus de 10 % des terres émergées connaîtront à la fois des inondations plus fréquentes mais aussi des sécheresses prolongées, ce qui affectera plus de 2,1 milliards d'habitants [17].

À titre d'exemple, une étude fondée sur la combinaison de modèles climatiques, d'observations de terrain et de données statistiques, a conclu que chaque degré supplémentaire de réchauffement entraîne une baisse significative des rendements mondiaux avec une perte de -7,4 % pour le maïs, -6 % pour le blé, -3,2 % pour le riz et -3,1 % pour le soja [18]. Face à ces chiffres, continuer à miser sur les espèces qui sont aujourd'hui largement cultivées devient intenable. Si l'on continue à ce rythme, en 2030, 58 pays n'atteindront pas leurs besoins alimentaires [9]. Parallèlement, en l'absence de mesures ambitieuses, jusqu'à 700 millions de personnes pourraient être contraintes de se déplacer en raison de la sécheresse d'ici à 2030 [19].

L'agriculture devra s'adapter en intégrant des cultures plus résistantes aux stress biotiques et abiotiques afin que la production alimentaire mondiale soit suffisante pour répondre aux besoins.

2. Les stress abiotiques chez les plantes et les mécanismes d'adaptation

2.1. Définition et typologie des stress abiotiques

Les stress abiotiques regroupent l'ensemble des contraintes environnementales d'origine non biologiques. Elles sont susceptibles de limiter la croissance, le développement ou la productivité des plantes. Il existe plusieurs stress abiotiques : sécheresse, salinité, températures extrêmes (chaud ou froid), inondations, carences en nutriments, ... Ces facteurs sont souvent amplifiés par les effets du changement climatique ce qui rend les conditions de culture de plus en plus imprévisibles. En 2050, ils seront responsables de pertes agricoles considérables, estimées à environ 50 % des rendements mondiaux annuels [20].

2.2. Le stress hydrique : définition, ampleur, réponses et mécanismes adaptatifs

Définition

Le stress hydrique est défini comme un déficit d'eau disponible pour les plantes, c'est l'un des stress abiotiques les plus contraignants pour la production agricole [21]. Il peut

venir d'un manque de précipitations, d'une évaporation accrue ou d'une disponibilité en eau réduite dans le sol. Le stress hydrique correspond à une situation dans laquelle la demande hydrique de la plante dépasse la quantité d'eau disponible dans le sol, ce qui limite son développement [22]. Ce phénomène peut aussi survenir en conditions salines : l'excès de sels réduit le potentiel hydrique du sol, rendant l'eau difficilement absorbable par les racines. Bien que l'eau soit présente, elle devient inaccessible, provoquant un stress hydrique [23]. L'importance de ce stress est telle que les pertes de rendement qui lui sont attribuables sont souvent supérieures à celles causées par tout autre facteur abiotique, en particulier lorsque la sécheresse est intense et prolongée. Le stress hydrique peut survenir à différents stades du cycle de vie des plantes, avec des effets variables mais souvent délétères sur la croissance, la photosynthèse et la reproduction [22]. Lorsqu'il dépasse un seuil critique, le stress hydrique peut entraîner la mort de la plante.

Conséquences

Le stress hydrique entraîne chez les plantes des modifications visibles de leur morphologie, notamment une réduction de la taille des feuilles, de la hauteur des tiges et de la croissance générale [22]. La diminution de la hauteur des plantes est principalement due à une réduction de l'expansion cellulaire, à une mitose altérée et à une chute accrue des feuilles [21]. Le flétrissement des feuilles et la réduction de leur surface sont deux phénomènes couramment observés. Le roulement foliaire est un autre signe visible de stress hydrique, dû à la perte de pression de turgescence dans l'épiderme supérieur [21]. Ce phénomène constitue un mécanisme d'adaptation chez de nombreuses espèces de graminées. Ce mécanisme permet de réduire la surface foliaire exposée à la lumière et à l'air sec, limitant ainsi la transpiration et améliorant la rétention d'eau [24]. Certaines espèces adoptent aussi des stratégies phénologiques pour éviter la période de déficit hydrique, comme la floraison précoce dans les environnements secs, connue sous le terme d'évasion de la sécheresse [25] [26].

Au-delà de ces effets morphologiques, le stress hydrique perturbe également les fonctions physiologiques des plantes. Le taux de photosynthèse nette, qui influence directement la productivité foliaire, diminue avec la baisse de l'humidité du sol. Cette réduction est d'abord causée par la fermeture des stomates, ce qui limite l'entrée du CO₂ tout en réduisant les pertes en eau. À titre d'exemple, dans la forêt amazonienne centrale, la photosynthèse a diminué de 28 % dans la canopée et de 17 % dans le sous-bois pendant la saison sèche en 2015, par rapport aux autres saisons, principalement en lien avec la fermeture des stomates [21].

Lorsque la sécheresse est plus sévère, des limitations non stomatiques prennent le relais. L'activité de la ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygénase (RubisCO) et la teneur en ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP) chutent, ce qui réduit la fixation du carbone, même si le CO₂ est disponible. Cette baisse est aggravée par des perturbations dans la

phase claire de la photosynthèse, comme la photoinhibition causée par un excès de lumière. De plus, le stress hydrique affecte la teneur en chlorophylle qui est un pigment essentiel à la photosynthèse. Il peut provoquer une dégradation directe des chlorophylles *a* et *b* ainsi que des caroténoïdes (impliqués dans la photoprotection), ce qui perturbe leur équilibre et altère le rendement photosynthétique. Cette perte de pigments se manifeste visuellement par un changement de couleur des feuilles, qui prennent une teinte jaunâtre, signe d'un appareil photosynthétique affaibli [21].

En parallèle de ces altérations morphologiques et physiologiques, les plantes mobilisent également des réponses biochimiques pour faire face au stress. Parmi ces mécanismes adaptatifs, l'ajustement osmotique joue un rôle central. Il repose sur l'accumulation de solutés, qui permettent aux cellules végétales de maintenir leur turgescence et leur activité métabolique malgré la perte d'eau. Ces ajustements osmotiques seront développés dans le paragraphe suivant.

Ajustements osmotiques

Chez les plantes, l'eau circule depuis le sol jusqu'à l'atmosphère en suivant un gradient de potentiel hydrique. Concrètement, le potentiel hydrique de l'eau doit être plus élevé dans le sol que dans la plante, et plus élevé dans la plante que dans l'air [27]. Lorsqu'une plante est exposée à un stress hydrique, la quantité d'eau disponible dans le sol diminue, ce qui entraîne une baisse du potentiel hydrique du sol. Cette diminution rend plus difficile l'absorption de l'eau par les racines et perturbe le transport de l'eau vers les tissus aériens [21]. Pour que l'eau puisse continuer à circuler dans la plante, il est essentiel de maintenir un gradient de potentiel hydrique entre le sol, les cellules végétales et l'atmosphère [22].

L'ajustement osmotique est un mécanisme clé par lequel les plantes font face au stress hydrique. Il consiste en l'accumulation active de solutés dans les cellules, ce qui abaisse leur potentiel osmotique et favorise l'entrée d'eau, permettant ainsi de maintenir la turgescence cellulaire même en conditions de sécheresse [22]. Grâce à cette stratégie, les cellules conservent un volume et un fonctionnement plus proche de la normale en période de stress hydrique, ce qui se traduit par une meilleure résistance de la plante. [22]

Les solutés accumulés pour l'ajustement osmotique sont divers. On distingue classiquement les ions inorganiques (K^+ , Ca^{2+} , ...) et les solutés organiques (de petite taille, très solubles et peu toxiques pour la cellule). Ces solutés organiques incluent certains acides aminés comme la glycine bêtaïne ou encore la proline. Les sucres solubles et les polyols solubles contribuent également à l'osmolarité du cytoplasme. [21]

La proline est un acide aminé libre qui s'accumule dans de nombreuses espèces végétales soumises à des stress environnementaux comme la sécheresse, le sel ou les températures extrêmes. Elle contribue à l'ajustement osmotique, stabilise les protéines

et les membranes, piège les radicaux libres et maintient le potentiel redox cellulaire [28]. Sa synthèse repose principalement sur la voie du glutamate, via les enzymes pyrroline-5-carboxylate synthase (P5CS) et pyrroline-5-carboxylate réductase (P5CR) dont l'expression est régulée par plusieurs voies de signalisation incluant l'acide abscissique (ABA), le calcium et des composants lipidiques [29]. La proline intervient aussi dans la régulation du métabolisme énergétique lors du stress. Dans les chloroplastes, l'activité de la P5CS peut recycler le NADP⁺ limitant ainsi la formation d'espèces réactives de l'oxygène (ROS, Reactive Oxygen Species) [29]. Après la levée du stress, sa dégradation rapide peut fournir les équivalents réducteurs nécessaires à la respiration mitochondriale et à la réparation des dommages [28].

La glycine bêtaïne (GB) est capable d'interagir à la fois avec les domaines hydrophiles et hydrophobes des macromolécules biologiques. Elle contribue ainsi à stabiliser la structure et la fonction des protéines et membranes soumises à un stress oxydatif [30]. La GB est synthétisée à partir de choline dans les chloroplastes via deux enzymes clés : la choline monooxygénase (CMO) et la bêtaïne aldéhyde déshydrogénase (BADH) dont l'expression est fortement induite en conditions salines. Une fois produite, elle est rapidement retransloquée vers les tissus jeunes en expansion, où ses fonctions protectrices sont particulièrement nécessaires en période de stress prolongé [30]. Contrairement à la proline, la GB n'est pas métabolisée et sa concentration dépend essentiellement de sa biosynthèse, de son transport et de sa dilution par la croissance cellulaire [30]. La GB permet également une amélioration notable de la tolérance des plantes au stress hydrique, notamment en renforçant la conductance stomatique et l'assimilation du CO₂ [21].

Les sucres solubles comme le glucose, le fructose et le saccharose jouent un rôle osmorégulateur majeur en abaissant le potentiel hydrique et en favorisant l'absorption d'eau. Ils sont également les seuls osmolytes capables de remplacer les molécules d'eau dans la protection des protéines en cas de déshydratation sévère. En formant des ponts hydrogène, ils évitent l'effondrement du système membranaire et assurent la continuité de l'activité biologique des macromolécules. Cependant, leur concentration varie au cours du stress : elle augmente au début, puis diminue si le stress persiste dans le temps. [21]

2.3. Le stress salin : composantes osmotique et ionique

Le stress salin, quant à lui, résulte principalement de l'accumulation de sels solubles, notamment du NaCl dans le sol. Lorsque les concentrations en sels solubles deviennent excessives dans la rhizosphère, les plantes subissent une série de déséquilibres physiologiques qui agissent selon deux mécanismes successifs : une phase osmotique causée par une réduction de l'absorption d'eau et une phase ionique liée à l'accumulation d'ions toxiques comme le sodium (Na⁺) dans les tissus [31].

Phase osmotique

La phase osmotique du stress salin, causée par la baisse du potentiel hydrique du sol, débute immédiatement après une élévation de la concentration en sels dans la rhizosphère [31]. Elle se caractérise par une inhibition rapide de la croissance des tissus aériens, ce qui entrave le flux hydrique entrant dans les racines [31], [32]. Cette incapacité à absorber l'eau induit un état de sécheresse physiologique et empêche la plante de maintenir sa turgescence cellulaire [32]. Au niveau des feuilles, la croissance est fortement réduite, avec un ralentissement de l'expansion foliaire et de l'apparition de nouvelles feuilles. Cette réduction du développement des parties aériennes est souvent plus marquée que celle des racines [31]. Enfin, ces conditions semblables à la sécheresse déclenchent des voies de signalisation menant à l'accumulation de sels pour restaurer le gradient osmotique [32]. Il est à noter que le stress hydrique et le stress salin partagent une composante commune : le stress osmotique. Cela implique que toute amélioration de la résistance à la sécheresse renforce également l'adaptabilité des plantes aux sols salins [31].

Phase ionique

La phase ionique se manifeste plus tardivement, lorsque le Na^+ s'accumule dans les feuilles âgées qui n'ont plus la capacité de diluer cet ion. Si les feuilles âgées meurent plus vite que les jeunes ne sont produites, la capacité photosynthétique diminue, ralentissant encore la croissance [31]. Cette toxicité ionique est principalement causée par l'accumulation intracellulaire de Na^+ , qui perturbe l'activité des enzymes. Le Na^+ est souvent absorbé avec du potassium (K^+), car les deux ions partagent des transporteurs similaires. Cela perturbe l'équilibre ionique intracellulaire, les fonctions enzymatiques ainsi que la signalisation cellulaire [27][28]. Parallèlement, une accumulation excessive de Cl^- dans les feuilles peut aussi induire une chlorose et des brûlures foliaires [32]. La tolérance à cette phase repose alors sur des mécanismes d'exclusion ou de compartimentalisation des ions dans les vacuoles [34].

3. Solutions et leviers face aux stress abiotiques

Dans un contexte où l'agriculture est de plus en plus exposée aux différents stress abiotiques, il devient crucial de mettre en œuvre des stratégies d'adaptation. Plusieurs leviers, qu'ils soient agronomiques, écologiques ou liés à la gestion de l'eau peuvent être mis en place pour maintenir la performance des cultures et limiter les pertes de rendement.

Gestion optimisée des ressources en eau

La gestion de l'eau constitue une priorité dans les zones soumises à des stress hydriques chroniques ou récurrents. L'objectif n'est pas forcément d'augmenter les volumes mobilisés, mais d'en optimiser l'usage grâce à des techniques et des pratiques appropriées. Cette gestion implique la mise en place d'une irrigation basée sur la demande réelle des cultures.

Une expérimentation conduite par Masseroni et al. (2024) dans la plaine du Pô en Italie a comparé deux champs de maïs. Le premier étant arrosé une fois par semaine tandis que le deuxième utilisait un système d'irrigation à la demande qui est déclenché selon le contenu hydrique du sol, estimé à l'aide du modèle AquaCrop. Ce modèle développé par la FAO (Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture) est capable d'estimer les paramètres suivants : eau disponible total, eau facilement disponible, taux d'humidité critique du sol, ce dernier représentant le seuil en-dessous duquel un stress hydrique impacte la plante [35], [36]. Les résultats ont montré que le système à la demande permettait de réduire de 25 % le volume d'eau appliqué sans perte de rendement et que les pertes d'eau par percolation peuvent être réduites jusqu'à 70 % [35].

D'autres études rejoignent les conclusions de l'expérimentation italienne en soulignant qu'une gestion plus flexible et ajustée de l'irrigation, fondée sur les conditions réelles du sol et des cultures, permet de réduire les volumes d'eau utilisés sans compromettre les rendements [37], [38].

D'autres stratégies d'atténuation à plus grande échelle sont recommandées, telles que l'amélioration des infrastructures de stockage d'eau (barrages, zones humides, réservoirs), la réutilisation des eaux usées traitées ou encore le développement de solutions fondées sur la nature, telles que l'agroforesterie ou les bandes végétalisées [9].

Pratique de gestion durable des sols : prévenir l'accumulation des sels et renforcer la résilience hydrique

La gestion durable des sols constitue un levier fondamental pour améliorer la résilience des systèmes agricoles face à la salinité et à la sécheresse, en préservant les fonctions physiques, chimiques et biologiques des sols [13].

Le lessivage constitue un processus clé pour prévenir la salinisation des sols, en éliminant les sels par l'eau d'irrigation ou de pluie vers les couches plus profondes. Son efficacité dépend fortement de la texture du sol, de la méthode et de la fréquence d'irrigation. Lorsque le drainage est insuffisant et que l'eau utilisée est de mauvaise qualité. Une faible efficacité de lessivage peut conduire à une salinisation progressive des terres irriguées [13], [39].

L'adoption de pratiques d'agriculture de conservation telles que la réduction du travail du sol, permet de limiter la perte de matières organiques et d'améliorer la structure du sol. Cette amélioration favorise l'infiltration et le stockage de l'eau, ce qui augmente la disponibilité en eau pour les cultures et renforce leur résilience face aux périodes de stress hydrique [36]. Par ailleurs, la qualité de l'eau d'irrigation et sa gestion jouent un rôle essentiel dans la réduction des impacts liés à la salinité des sols. En limitant l'élévation de la nappe phréatique et le transport des sels vers la zone racinaire, ces pratiques contribuent à atténuer les effets du stress salin sur les agroécosystèmes [41].

L'agriculture de conservation améliore globalement la santé des sols d'environ 21 %, tout en préservant la productivité des cultures à long terme [42].

L'ajout d'amendements organiques comme le compost, biochar, fumier ou résidus de culture améliore la structure, la fertilité et la rétention en eau des sols salinisés, en favorisant l'agrégation et la lixiviation des sels, tandis que le biochar, grâce à ses propriétés physico-chimiques, améliore la porosité, la CEC (capacité d'échange cationique), l'activité microbienne et reste stable à long terme dans le sol [13]. Dans les vertisols, leur combinaison avec des engrais minéraux augmente le carbone organique et réduit la densité apparente, ce qui améliore la rétention d'eau capillaire, sans effet notable sur l'eau réellement disponible pour les plantes [43]. Toutefois, leur efficacité est conditionnée par les précipitations : en cas de pluies extrêmes, seul le biochar permet de préserver la structure poreuse du sol grâce à sa résistance à l'érosion et à sa capacité à maintenir une bonne connectivité entre les pores [44].

Le gypse ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) est couramment utilisé pour améliorer les sols sodiques et salins-sodiques. Il agit en remplaçant le sodium par du calcium dans le sol, ce qui améliore la structure, augmente la porosité et facilite le drainage. Ces changements permettent un lessivage plus efficace du sodium excédentaire par l'irrigation ou les précipitations. Le gypse peut être appliqué sous forme naturelle ou comme sous-produit industriel (phosphogypse), à condition d'avoir une pureté d'au moins 80 %. La dose dépend du degré de salinité du sol, de la profondeur à traiter et des cultures visées. En Inde, des applications de 10 à 15 tonnes par hectare sur 15 cm de profondeur ont permis d'initier la réhabilitation et de cultiver des espèces comme le riz ou le blé. Toutefois, son efficacité peut être réduite dans les sols compacts ou mal drainés, où le sodium n'est pas facilement évacué [13].

D'autres pratiques peuvent également être mobilisées selon les contextes locaux, comme le nivellement des terres pour éviter l'accumulation localisée de sels, les techniques de réduction de l'évaporation (paillage, couches meubles), ou encore le labour profond pour lutter contre la salinité et la sodicité [13].

Utilisation de plantes tolérantes pour faire face aux stress abiotiques

Cultures tolérantes à la sécheresse

Certaines espèces végétales cultivées présentent une meilleure tolérance à la sécheresse que d'autres en raison de leurs adaptations physiologiques, biochimiques ou morphologiques. L'utilisation de cultures tolérantes à la sécheresse peut être utilisées pour atténuer les pertes de rendement dues au stress hydrique.

Le sorgho (*Sorghum bicolor*), une graminée originaire d'Afrique, est un exemple de culture tolérante au stress hydrique. À l'inverse, le maïs, plus exigeant en eau, est plus vulnérable en conditions de sécheresse prolongée. Une étude comparative conduite par Miller et al. (2013) a mis en évidence ces différences en condition de stress hydrique sévère. Lors d'un

essai en plein champ sur des plants de maïs et de sorgho, le rendement en biomasse aérienne du maïs a chuté de 51%, tandis que celui du sorgho a baissé de 37 % [45]. Cette capacité à maintenir sa croissance sous contrainte hydrique s'explique par plusieurs facteurs. Le sorgho présente une meilleure fermeture des stomates en réponse à la sécheresse, ce qui permet de limiter la transpiration. Il est également capable de développer un système racinaire plus profond, facilitant l'accès à l'eau résiduelle dans le sol [46].

Outre le sorgho, d'autres cultures affichent également une tolérance marquée à la sécheresse. Par exemple, les millets tels que le millet commun (*Panicum miliaceum*) possèdent un cycle de développement court et une très bonne efficacité d'utilisation de l'eau, ce qui leur permet de pousser avec un minimum d'apports hydriques [47]. De même, le niébé (*Vigna unguiculata*) est considéré comme une légumineuse résistante au déficit hydrique [48]. Ces espèces parviennent ainsi à maintenir une production sous de faibles précipitations là où des plantes plus exigeantes en eau subissent de fortes réductions de rendement.

Halophytes : des cultures adaptées à la salinité

La salinité des sols est un problème mondial affectant environ 1.38 milliards d'hectares [13]. Dans ce contexte, l'utilisation d'espèces tolérantes aux sels, appelées halophytes, constitue une voie prometteuse pour maintenir la productivité agricole dans les zones dégradées. Contrairement aux plantes dites glycophytes, qui ne tolèrent généralement pas plus de 40-50 mM de NaCl, certaines halophytes peuvent survivre et se reproduire dans des sols contenant 200 mM de NaCl, voire plus [49], [50].

La tolérance au sel chez les plantes halophytes repose sur un ensemble intégré de mécanismes qui leur permettent de maintenir leur croissance et leurs fonctions vitales en présence de concentrations élevées en NaCl. Elle implique notamment l'accumulation et la compartimentation des ions toxiques, la synthèse de solutés osmocompatibles (proline, glycine-bétaïne, sucres solubles,...), le maintien des nutriments essentiels, l'exclusion du sel des tissus conducteurs, et la régulation des stomates en conditions salines [51]. Ces réponses s'organisent autour de trois grands axes : ajustement osmotique, homéostasie ionique, et gestion du stress oxydatif [52]. La compartimentation du Na⁺ dans les vacuoles via des antiports Na⁺/H⁺ activés par des H⁺-ATPases est un mécanisme clé, complété par l'exclusion ionique au niveau des racines et l'excrétion active via des glandes ou trichomes spécialisés [50], [52], [53].

Certaines espèces halophytes présentent un réel potentiel agricole. C'est le cas de *Salicornia bigelovii* (Amaranthaceae), une plante capable de pousser en étant irriguée à l'eau de mer. Elle peut produire jusqu'à 2 tonnes de graines par hectare, avec une teneur de 28 % en huile et 31 % en protéines, ce qui est comparable à celle du soja [50].

D'autres espèces, comme *Panicum turgidum* (Poaceae) ou *Suaeda fruticosa* (Amaranthaceae), montrent également de bons résultats en production fourragère, même en conditions de salinité élevée [52]. Certaines halophytes peuvent atteindre une biomasse de 10 à 20 tonnes par hectare, même lorsqu'elles sont irriguées avec de l'eau de mer [50].

Au-delà de leur valeur alimentaire ou fourragère, ces plantes sont aussi étudiées pour des usages environnementaux. Plusieurs espèces sont envisagées pour la phytoremédiation des sols salinisés ou le traitement des eaux usées salines. Leur faible teneur en lignine et leur croissance rapide en font également des candidates prometteuses pour la production de biocarburants [50], [52], [54].

Mutagenèse : un levier génétique pour l'adaptation

La sélection de génotypes végétaux résistants aux stress abiotiques constitue un axe stratégique majeur pour sécuriser la production agricole dans un contexte de changement climatique. La mutagenèse induite permet de générer des mutants, c'est-à-dire des plantes présentant une altération de leur génome, pouvant conduire à une amélioration des performances agronomiques sous contrainte de salinité ou de sécheresse [55], [56]. Ces mutations peuvent être induites par des agents physiques, chimiques, biologiques ou encore par des outils moléculaires ciblés. Les méthodes de mutagenèse diffèrent par leurs mécanismes d'action, leur précision, et les types de mutation qu'elles génèrent [57].

La mutagenèse chimique est l'une des méthodes les plus utilisées pour induire des mutations ponctuelles dans le génome. Elle repose principalement sur l'utilisation d'agents alkylants tels que l'éthylméthanesulfonate (EMS), le MNU (N-méthyl-N-nitrosourée), ou le NaN_3 (azide de sodium). Ces substances réagissent avec les bases de l'ADN, modifiant leurs structures [57].

L'EMS est un agent alkylant qui induit principalement des mutations ponctuelles dans le génome des plantes. Il agit principalement en modifiant les bases de l'ADN, notamment en alkylant la guanine, ce qui entraîne des transitions $G/C \rightarrow A/T$. Ces mutations peuvent provoquer des codons stop prématurés, des perturbations des sites d'épissage ou des substitutions d'acides aminés délétères, conduisant à une perte de fonction des gènes ciblés [58]. L'EMS a été utilisé avec succès pour améliorer des traits agronomiques importants comme la résistance aux maladies ou la qualité des fruits [58]. Ce procédé, à faible coût et haut débit accélère la recherche en génomique végétale et favorise la sélection de plantes tolérantes aux stress abiotiques [58]. Toutefois, l'utilisation de l'EMS requiert une grande prudence. C'est un produit potentiellement cancérogène, et sa manipulation doit être soigneusement encadrée. De plus, les mutations induites sont aléatoires, et leur densité doit être équilibrée avec la viabilité du matériel végétal [58].

La mutagenèse physique fait appel à des rayonnements ionisants comme les rayons gamma, les rayons X ou les faisceaux de particules (protons, neutrons). Ces agents provoquent des cassures simples ou doubles brins dans l'ADN, entraînant des mutations diverses allant des délétions ponctuelles aux réarrangements chromosomiques complexes. Les rayons gamma, issus de sources comme le Cobalt-60, sont parmi les plus utilisés [57].

Il existe également la mutagenèse dirigée qui permet de cibler précisément un locus génétique et le TILLING (Targeting Induced Local Lesions IN Genomes), un outil qui combine mutagenèse chimique et détection ciblée [57].

4. Le genre *Amaranthus* spp. : usages, propriétés agronomiques et focus sur *Amaranthus cruentus*

Origine et histoire

Le genre *Amaranthus* (famille des Amaranthacées) regroupe environ 60-70 espèces réparties à travers le monde. Son nom vient du grec *amárantos* signifiant « qui ne flétrit pas » [59], [60]. Il s'agit d'un groupe cosmopolite de plantes herbacées comprenant majoritairement des espèces annuelles. La plupart sont considérées comme des adventices, notamment *A. palmeri* et *A. tuberculatus* connues pour leur caractère envahissant et leur tendance à développer une résistance aux herbicides. En revanche, un plus petit nombre d'espèces sont utilisées par l'homme [61]. Parmi ces dernières, certaines sont cultivées pour leurs valeur ornementale, d'autres pour leurs graines, comme *Amaranthus cruentus*, *Amaranthus hypochondriacus* et *Amaranthus caudatus*, tandis qu'au moins dix-sept espèces sont utilisées pour la consommation de leurs feuilles comme légumes [53],[56]. On distingue ainsi généralement quatre grands groupes : les espèces sauvages, les espèces ornementales, les espèces cultivées pour leurs feuilles et les espèces cultivées pour leurs graines [62]. Ce travail se concentrera sur ces deux derniers groupes.

L'amarante occupait une place essentielle dans les civilisations précolombiennes, notamment chez les Aztèques, les Mayas et les Incas, qui la cultivaient pour ses feuilles et ses graines utilisées comme base de leur alimentation [62]. Chez les Aztèques, cette plante revêtait également une forte dimension symbolique, à tel point qu'un mois entier du calendrier leur était dédié, durant lequel ils fabriquaient des figurines du dieu Huitzilopochtli à partir d'amarante et de miel [60]. Dans les Andes, les Incas valorisaient eux aussi les qualités nutritionnelles de l'amarante, dont la culture, sous le nom de « kiwicha » s'est perpétuée jusqu'à aujourd'hui [60].

Des recherches archéologiques menées au Mexique dans la vallée de Tehuacan indiquent que *Amaranthus cruentus* était déjà cultivée dès 4000 avant J-C, ce qui témoigne d'une domestication très ancienne dans cette région [63]. Cependant, après la

conquête espagnole des Amériques, la culture de l'amarante a connu un fort déclin, tombant quasiment dans l'oubli pendant plusieurs siècles [62].

Aujourd'hui, les amarantes sont cultivées à travers le monde, avec des usages qui varient selon les régions. En Afrique, par exemple, elle est principalement consommée comme légume feuille alors que leurs graines sont utilisées en Amérique, Asie et en Europe (pseudo-céréales) [59].

Les graines d'amarante : une pseudo-céréale à haute valeur nutritionnelle

L'amarante fait partie des rares cultures véritablement polyvalentes, fournissant à la fois des graines riches en protéines et des feuilles comestibles à haute valeur nutritive [62].

Amaranthus cruentus fait partie des pseudo-céréales dont les graines hautement nutritives sont consommées. La graine d'amarante est de petite taille (0,9 à 1,7 mm de diamètre, environ 0,6 à 1 g pour 1000 graines) et est particulièrement riche en protéines (jusqu'à 14,5 % de la matière sèche) [64]. Leur profil en acide aminé est remarquable, avec une richesse en lysine, un acide aminé essentiel généralement déficient dans les céréales classiques comme le riz, le blé ou le maïs. De plus, les protéines de l'amarante sont aussi relativement riches en acides aminés soufrés (méthionine et cystéine), souvent limitant dans les légumineuses [65]. Le score de qualité protéique atteint 74 chez l'amarante, contre 47 pour le blé, 68-89 pour le soja et 35 pour le maïs [64]. Ce score est noté selon sa composition en acides aminés essentiels et la digestibilité des protéines [66].

Les graines contiennent également une teneur en lipides comprise entre 7 et 8 % dominée par des acides gras insaturés, ainsi qu'une proportion de fibres alimentaires variant de 6.7 à 9.3 %, contribuant au bon fonctionnement du système digestif [64], [65]. Sur le plan minéral, les graines d'amarante sont particulièrement concentrées en calcium (159 mg/100 g), magnésium (248 mg/100 g), potassium (508 mg/100 g) et zinc (287mg/100 g)[65]. Par ailleurs, l'huile d'amarante, riche en squalène est utilisée en cosmétique pour protéger la peau des radiations solaires [62].

De plus, à la différence du blé ou du maïs, les grains d'amarante ne contiennent pas de gluten, ce qui les rend intéressants pour les personnes souffrant d'intolérance au gluten [62].

Aujourd'hui, les graines d'amarante peuvent être consommées de différentes manières. Elles peuvent être cuites dans l'eau pour préparer un porridge ou transformées en farine [65]. Cette dernière peut être incorporée dans des produits de boulangerie, tels que le pain, afin d'en améliorer la qualité nutritionnelle. L'ajout de farine d'amarante permet d'enrichir le pain en protéines, fibres alimentaires, fer, calcium et magnésium [67]. Par ailleurs, les graines d'amarante servent à l'élaboration de boissons nutritionnelles grâce à leur richesse en protéines et minéraux [65].

Les feuilles d'amarante : un légume-feuille nutritif et médicinal

Les feuilles d'amarante constituent quant à elles, un légume-feuilles traditionnel dans de nombreuses régions tropicales, consommé de façon similaire aux épinards dans certaines cultures (notamment en Afrique) [62]. Elles sont reconnues pour leur haute valeur nutritionnelle, constituant une ressource précieuse dans la lutte contre la malnutrition.

Elles se distinguent par leur richesse en protéines et en micronutriments essentiels tels que le fer, le calcium, le zinc ainsi que les vitamines C et A, jouant un rôle clé dans le développement physique et cognitif. En effet, une portion d'une tasse de feuilles d'amarante cuites, bouillies et égouttées, fournit jusqu'à 90 % de l'apport journalier recommandé en vitamine C, 73 % en vitamine A, 28 % en calcium et 17 % en fer [59].

En particulier, les feuilles d'*Amaranthus cruentus* présentent une composition nutritionnelle remarquable, avec environ 23 % de protéines sur matière sèche, ainsi qu'une proportion appréciable de fibres (8,8 %) et de cendres (19.3 %). Par ailleurs, la valeur énergétique brute des feuilles est estimée à 251,5 MJ/kg [68].

Les feuilles d'amarante ne sont pas uniquement utilisées pour l'alimentation, mais aussi à des fins médicinales dans plusieurs pays. Au Gabon, elles sont appliquées chauffées sur les tumeurs, tandis qu'en Asie du Sud-Est, les feuilles servent à traiter la gastro-entérite, les inflammations, les abcès, l'arthrite ou encore les morsures de serpent [59] [62]. Par ailleurs, des usages en médecine ayurvédique mentionnent que le jus de feuilles fraîches est utilisé contre la diarrhée et les hémorragies. Sur le plan cosmétique, leur application locale renforcerait les cheveux et retarderait l'apparition des cheveux blancs [62].

En tant que légume, l'amarante est par ailleurs classée parmi les cinq premiers en termes de capacités antioxydantes, grâce à sa richesse en acide L-ascorbique, bêta-carotène, polyphénols et lutéine [69].

Enfin, les feuilles d'amarante sont également valorisées pour des usages industriels. Les bétalaïnes extraites de l'amarante sont des pigments naturels prometteurs pour l'industrie alimentaire et textile, en raison de leur forte intensité colorante, leur solubilité dans l'eau ou encore leur stabilité dans une large gamme de pH [70].

Intérêt agronomique et adaptation aux milieux contraints

L'amarante se distingue par sa tolérance à la sécheresse et sa capacité à croître sur des sols pauvres où les cultures majeures échouent généralement. Certaines variétés peuvent ainsi être cultivées sur des terres non irriguées, notamment en régime pluvial ou dans des régions arides soumises à de sévères déficits hydriques. Dans le même esprit, *Amaranthus cruentus* peut s'adapter à des conditions agro-climatiques variées, on peut aussi bien la retrouver dans les basses plaines tropicales que jusqu'à 3500 m d'altitude dans l'Himalaya [62].

La croissance de l'amarante est relativement rapide, ce qui ouvre la voie à des rotations culturales courtes ou à des systèmes en interculture. En effet, pour les variétés à usage feuilles, une première récolte des feuilles peut être réalisée seulement 25 à 35 jours après le semis [62]. La production de biomasse foliaire est d'ailleurs conséquente, pour *A. cruentus* les feuilles représentent en moyenne environ 60 % de la biomasse sèche totale de la plante [71].

Les rendements en graines du genre *Amaranthus* sont très variables. Ils dépendent fortement du cultivar, des pratiques agricoles et des conditions environnementales (humidité du sol, fertilité, densité de semis, climat...). En conditions sèches, 450 à 750 kg/ha sont considérés comme un rendement raisonnable, tandis qu'en conditions irriguées ou sous forte pluviométrie, des rendements de 900 à 2000 kg/ha peuvent être atteints [64]. Les rendements en feuilles, eux aussi, varient fortement d'une région à l'autre. Par exemple, en 2017, ils étaient de 2.2 t/ha en Tanzanie et de 10.7 t/ha au Kenya [72].

L'amarante présente également une tolérance notable au stress salin, un atout supplémentaire pour l'agriculture durable dans les zones à sols salinisés. Une étude récente menée sur plusieurs cultivars d'*Amaranthus cruentus* a montré qu'en conditions de salinité modérée (+/- 50mM NaCl), la réduction de la biomasse foliaire n'est en moyenne que d'environ 27 %, certaines variétés y étant presque indifférentes. Même à des concentrations salines élevées (+/- 100mM NaCl), la plupart des cultivars étudiés d'*A. cruentus* survivent et poursuivent leur développement, soulignant l'intérêt de cette espèce pour l'exploitation des sols modérément salins [71].

Morphologie et physiologie d'*Amaranthus cruentus*

Amaranthus cruentus est une plante herbacée annuelle qui se reproduit exclusivement par graines. La plante développe une racine pivotante dominante. Les tiges sont souvent épaisses, droites et ramifiées, mesurant jusqu'à 2,0 m de hauteur, côtelées et teintées de rouge. Les feuilles sont simples, alternes, arrangées en spirale, sans stipules, avec une forme variant d'ovale à rhomboïde-ovale. De petits trichomes fins recouvrent la surface des feuilles et des tiges [73].

L'inflorescence d'*Amaranthus cruentus* est généralement lâche et de grande taille, dépassant souvent 50 cm de long [73]. Elle est constituée de nombreuses cymes disposées de façon axillaire et terminale, avec des ramifications latérales perpendiculaires pouvant atteindre 45 cm [73]. Les fleurs, nombreuses et unisexuées, peuvent être de couleur verte ou pourpre [62], [73]. Chaque fleur présente cinq tépales lancéolés et acérés de 2 à 3 mm, conférant à l'épi une texture piquante. Les fleurs mâles possèdent cinq étamines d'environ 1 mm, tandis que les femelles comportent un ovaire uniloculaire surmonté de trois stigmates ramifiés. A maturité, la plante peut prendre une teinte rougeâtre. Chaque inflorescence peut produire jusqu'à 50 000 graines [73].

Les graines présentent une large variabilité de couleur, allant du blanc ou de l'ivoire avec une teinte rougeâtre ou jaunâtre, jusqu'au brun foncé à noir. Elles sont subglobuleuses ou lenticulaires et mesurent de 0,8 à 1 mm de diamètre avec un spermodermes lisse et brillant [62].

Amaranthus cruentus est une plante avec fixation du carbone en C₄ de type NAD-ME (enzyme malique dépendante du NAD), ce qui lui confère une efficacité remarquable dans l'assimilation du CO₂ et l'utilisation de l'eau. Grâce à ce mécanisme, elle s'adapte aussi bien aux climats tempérés qu'aux environnements tropicaux ou arides. Par rapport aux plantes C₃, elle ne nécessite qu'environ 60 % de l'eau pour produire la même quantité de biomasse. Cette efficacité permet à l'amarante de croître rapidement sous fortes températures et en conditions de faible pluviométrie, parfois inférieure à 200 mm par an [73].

Il a également été démontré que le sodium joue un rôle physiologique important chez l'amarante, au-delà de son rôle dans la photosynthèse C₄, notamment en stimulant l'assimilation de l'azote. Cette particularité illustre l'adaptation des espèces en C₄ comme *A. cruentus* à des conditions abiotiques défavorables, notamment à la salinité [71].

5. Amélioration variétale d'*Amaranthus cruentus* au Bénin face aux stress abiotiques

5.1 Contexte agricole et vulnérabilité climatique au Bénin

Située en Afrique de l'Ouest, la République du Bénin s'étend sur une superficie de 112 620 km² et comptera une population estimée à environ 14 millions d'habitants d'ici fin 2025 [74]. L'agriculture béninoise repose essentiellement sur de petites exploitations familiales, avec une taille moyenne de 1,7 ha pour 7 personnes, dont 34 % couvrent moins de 1 ha [75].

Le pays présente une diversité de systèmes de production répartis selon huit zones agroécologiques : zone extrême Nord-Bénin, zone cotonnière du Nord-Bénin, zone vivrière du Sud-Borgou, zone Ouest-Atacora, zone cotonnière du Centre-Bénin, zone des terres de barre, zone de la dépression, zone des pêcheries (Annexe 1) [76]. On y cultive aussi bien d'espèces vivrières (maïs, igname, manioc, niébé, amarante) que des productions de rente comme le coton, l'ananas ou le palmier à huile. Toutefois, de nombreux obstacles freinent le développement agricole : un accès limité aux crédits et aux intrants agricoles, un faible niveau de mécanisation et la non-maîtrise de l'eau qui entraîne une dépendance de l'agriculture de la pluviométrie. [75].

La gestion durable des terres constitue un levier pour faire face à ces contraintes. La plateforme WOCAT (World Overview of Conservation Approaches and Technologies) constitue la base de données mondiale de référence sur la gestion durable des terres et est reconnue par la UNCCD (United Nations Convention to Combat Desertification)

répertorie actuellement neuf pratiques utilisées au Bénin. Celles-ci visent à améliorer la fertilité des sols, limiter l'érosion, accroître la productivité agricole ou renforcer la résilience face aux aléas climatiques. Elles reposent sur des techniques telles que les cultures de couverture, l'agroforesterie ou encore l'application d'amendements organiques, et sont décrites de manière détaillée dans les fiches techniques publiées sur la plateforme [77].

Les effets actuels du changement climatique constituent une source de préoccupation majeure pour les agriculteurs béninois. Selon une enquête menée par Afrobaromètre sur 1200 adultes béninois, plus de six répondants sur dix (61 %) affirment que les sécheresses se sont aggravées au cours des dix dernières années, et 64 % estiment que les conditions climatiques pour la production agricole se sont détériorées dans leur région. Plus largement, 83 % des personnes interrogées considèrent que le changement climatique a rendu leur vie plus difficile [78].

Le Bénin figure parmi les pays classés comme hautement vulnérables aux effets climatiques extrêmes affectant la sécurité alimentaire. Il a été particulièrement touché par une sécheresse grave en 2015. Ce constat est basé sur l'indice ASAP (agricultural stress index system), un outil satellitaire de la FAO permettant de détecter les stress hydriques sur les cultures. Cette année-là, la valeur de l'ASAP pour le Bénin était de 19.62 %, ce qui signifie que près d'un cinquième des terres agricoles du Bénin était gravement affecté par la sécheresse [79].

La conséquence directe de cet événement a été une augmentation de la prévalence de la sous-alimentation, l'indicateur utilisé par la FAO pour mesurer la proportion de la population n'ayant pas accès à un apport énergétique suffisant pendant une période prolongée [80], [81]. En 2017, plus d'un million de Béninois, soit un dixième de la population était en situation d'insécurité alimentaire [82].

Ces éléments soulignent l'urgence d'identifier et de promouvoir des cultures capables de s'adapter à des conditions hydriques incertaines, comme l'amarante (*Amaranthus cruentus*), une espèce déjà valorisée au Bénin sous le nom local de fotètè.

5.2 Développement et évaluation de lignées mutantes d'amarante au Bénin

C'est dans cette perspective d'adaptation et de valorisation de ressources locales qu'un ensemble de lignées mutantes d'*Amaranthus cruentus*, issues du cultivar local « Locale », ont été développées et testées au Bénin.

Au Bénin, la culture d'*Amaranthus cruentus* est largement répandue, notamment dans le sud et les vallées comme celle de l'Ouémé, où elle constitue un légume-feuille de base pour les ménages [83]. Leur succès s'explique par leur facilité de culture, leur large disponibilité, leur faible incidence de ravageurs et de maladies ainsi que leurs faibles besoins en main-d'œuvre, leur cuisson rapide et leur haute valeur nutritionnelle. [59]

Parmi les variétés locales, la plus cultivée et consommée reste la variété « Locale » qui est appréciée pour ses qualités culinaires. Pourtant, cette variété est sensible au stress salin, comme l'a révélé une étude comparative menée sur cinq cultivars locaux : AA-04-017, AA-04-28, Locale, Rouge et Red-Soudan. L'expérience, menée au stade plantule dans des pots soumis à quatre concentrations de NaCl (0,30,60 et 90mM), a permis d'observer les effets du sel sur le développement de la plante. Après deux semaines, les mesures ont montré la supériorité nette de la variété Rouge, qui a conservé une croissance significative même sous 90mM de NaCl, tandis que la variété Locale subissait une forte inhibition de la croissance dès 30 mM [83].

La variété Rouge, bien que plus résistante est encore peu répandue en culture. Elle incarne donc un potentiel génétique sous-exploité, tandis que la variété Locale, plus répandue mais moins tolérante, a été choisie comme base pour un travail d'amélioration génétique.

C'est dans cette optique que des chercheurs ont appliqué une technique de mutagenèse physique. Cette technique consiste à exposer les graines à une dose de 200 Gy de rayons gamma. Ce traitement provoque des mutations génétiques aléatoires, suivies d'un processus de sélection rigoureux sur six générations successives (M0 à M6), chaque génération étant autofécondée selon la méthode du « single-seed descend », une approche qui consiste à ne conserver qu'une seule graine par plante pour former la génération suivante, jusqu'à stabilisation des caractères. La génération M6 correspond ainsi à une lignée où les traits d'intérêt sont fixés, ce qui permet une évaluation fiable de la tolérance au stress [84].

Neuf lignées mutantes ont ainsi été obtenues à partir de « Locale » et soumises à des tests de tolérance à différentes concentrations de NaCl (0,100, 150 et 200 mM). Les résultats ont mis en évidence des profils variés de résistance au sel, avec une attention particulière sur les lignées L18, L23 et L2 qui surpassaient la variété d'origine pour tous les paramètres de croissance étudiés à 200mM : hauteur des plantes, nombre de feuilles, masse fraîche et masse aérienne [84], [85].

Chaque lignée mutante a montré des mécanismes spécifiques de tolérance au stress. La lignée L18 semble tolérer des concentrations élevées de sel en accumulant le sodium dans les feuilles, tout en renforçant son ajustement osmotique grâce à une accumulation de proline et de sucres solubles. Elle maintient par ailleurs une bonne assimilation du calcium, ce qui lui permet de conserver des rapports K/Na et Ca/Na favorables au fonctionnement cellulaire [85]. En revanche, la lignée L23 adopte une stratégie d'exclusion du sodium, en limitant son accumulation foliaire. Elle préserve néanmoins des niveaux élevés en potassium et en calcium, garantissant un équilibre ionique stable[85]. Enfin, la lignée L2 se distingue principalement par une accumulation notable de proline et par sa capacité à maintenir un bon rapport Ca/Na, bien que son niveau de tolérance global reste plus modéré comparé aux deux dernières. [85]

Au-delà des performances physiologiques, les chercheurs ont également cherché à évaluer l'acceptabilité sociale et économique des nouvelles lignées mutantes auprès des acteurs du terrain. Pour cela, une étude de consentement à payer (CAP) a été menée, visant à comprendre comment les producteurs et les consommateurs perçoivent la valeur des nouvelles variétés par rapport à la variété Locale. L'étude a été réalisée sur 180 personnes réparties dans trois régions agroécologiques du Bénin : le Plateau d'Allada, la vallée de l'Ouémé et Cotonou. Pour réaliser cette étude, trois lignées mutantes, identifiées en amont pour leur tolérance à la salinité (L2, L18 et L23) ont été retenues pour comparer avec la variété Locale [86].

L'analyse économique montre que ces lignées sont plus rentables que la variété Locale. En effet, pour chaque 100 FCFA investis, un producteur obtient en moyenne un gain brut de 297 FCFA avec les lignées mutantes contre 222 FCFA avec la variété Locale, soit un différentiel de 75 FCFA. Parmi les lignées testées, L2 s'est révélée la plus productive, atteignant 7,74 kg sur une parcelle de 2 m². Du côté des consommateurs, le prix maximal accepté (consentement à payer) est estimé à 155 FCFA pour un tas de 0,7 kg d'amarante. Or, selon les rendements, les résultats nets d'exploitation rapportés et le consentement à payer (CAP), ce prix permettrait au producteur de dégager environ 100 FCFA de bénéfice net par tas. Le CAP apparaît donc économiquement viable, confirmant que ces nouvelles lignées peuvent à la fois améliorer les revenus agricoles et répondre aux attentes du marché [86].

Objectifs

Ce mémoire vise à approfondir la compréhension de la réponse d'*Amaranthus cruentus* au stress hydrique, à travers deux volets distincts réalisés dans des contextes environnementaux et expérimentaux différents.

Le premier volet a été mené en Belgique, en conditions contrôlées en serres. Il visait à caractériser la réponse de la variété Locale d'*A. cruentus* soumise à un stress hydrique sévère, en combinant des observations morphologiques, physiologiques et biochimiques. L'objectif était d'évaluer globalement l'impact du stress sur la croissance et de déterminer les mécanismes physiologiques impliqués dans la réponse de ce stress. Un accent particulier a été mis sur l'ajustement osmotique, à travers la quantification du potentiel hydrique, du potentiel osmotique et de l'accumulation de solutés tels que la proline, la glycine bêtaïne et les sucres solubles, dans le but de mieux comprendre les mécanismes d'adaptations de la plante. Initialement, le stress hydrique était combiné à un stress salin, mais la seconde partie n'a pas pu être menée à terme.

La seconde partie, conduite en conditions de terrain au Bénin, visait à comparer la tolérance au stress hydrique de deux cultivars d'*Amaranthus cruentus* (Locale et Rouge) et de six lignées mutantes dérivées de la variété Locale. Cette expérimentation en champ a permis d'évaluer le comportement de ces génotypes sous irrigation complète, réduite ou nulle, afin d'identifier les lignées les plus adaptées à des conditions de déficit hydrique. Les mesures portaient sur des caractères morphologiques comme la hauteur et le nombre de feuilles, des caractères physiologiques comme la teneur en eau des plantes, ainsi que sur des traits reproducteurs tels que la date de floraison, la taille et le nombre d'inflorescences, et la viabilité pollinique, dans le but d'orienter la sélection de génotypes performants en conditions de sécheresse.

Matériel et méthodes

1. Belgique

Matériel végétal et conditions de culture

Les expériences réalisées en Belgique ont porté sur le cultivar « Locale » d'*Amaranthus cruentus*, une variété à feuilles originaire du Bénin. Les graines ont été fournies par le Laboratoire de Physiologie Végétale et d'Etude des Stress Environnementaux (LAPVESE) de l'Université d'Abomey-Calavi (Bénin), grâce à la collaboration du Professeur Christophe Gandonou.

Le semis a été réalisé le 11 octobre 2024, dans du terreau (terreau standard professionnel DCM). Les graines ont été versées manuellement à la surface du substrat dans le but de les répartir sur l'ensemble de la surface, puis recouverte d'une légère couche de terreau. Ensuite, les bacs ont été arrosés régulièrement à l'eau de pluie et placés en serre.

Le premier repiquage a été effectué le 31 octobre, en pots individuels (4*4*4cm) remplis uniquement de terreau. Les plantules ont ensuite poursuivi leur croissance en serre pendant deux semaines avant le repiquage final, réalisé le 13 novembre 2024, dans des pots de 1,6 L contenant un mélange de 2/3 de terreau et 1/3 de sable (en volume) avec application des traitements selon les modalités définies ci-dessous.

Mise en place des traitements

L'expérimentation comportait quatre traitements, appliqués chacun à dix individus, soit quarante plantes au total : un témoin, un stress hydrique, un stress salin et un stress combiné associant les deux contraintes.

Le traitement salin a été mis en place à l'avance afin de garantir une homogénéité dans la répartition du sel dans le sol. La solution saline a été préparée en dissolvant 200g de chlorure de sodium (NaCl) dans 3 litres d'eau. Cette solution a ensuite été incorporée à 40 L de substrat sec (mélange 2/3 terreau et 1/3 sable en volume) par pulvérisation et par homogénéisation régulière. Cette application équivaut à une dose de 5 g de NaCl par litre de sol, soit 85,6 mmol/L de substrat.



Figure 1: Application du stress salin

Les traitements ont été mis en place le 13 novembre lors du repiquage final. Les plantes ont ensuite été cultivées en serre (température [20.4-24.6°C] et humidité [52-72 %]), sur des tables. Les groupes non soumis au stress hydrique recevaient 240 mL d'eau deux fois par semaine, tandis que les groupes en stress hydrique (seul ou combiné) étaient arrosés de sorte à maintenir une teneur en eau (VWC) du sol de $\pm 5-10$ %.

Pour limiter les effets liés à l'hétérogénéité des conditions de lumière, températures ou humidité dans la serre, les plantes ont été réparties en cinq blocs de 8 individus, correspondant aux différentes zones des tables de culture. Au sein de chaque bloc, les quatre traitements étaient représentés chacun par deux plantes, selon une répartition aléatoire.

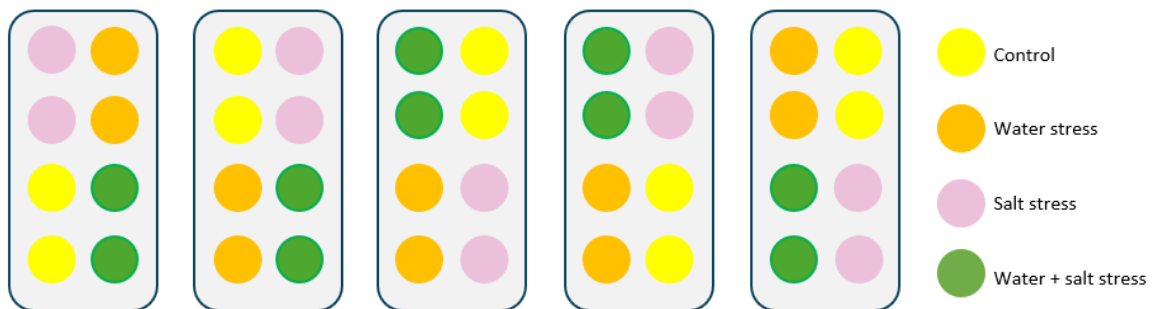


Figure 2: Disposition expérimentale des 40 plantes en serre selon les quatre modalités de traitement.



Figure 3 : Vue d'ensemble des 40 individus d'amarante cultivées en serre, chaque couleur d'étiquette représentant un type de stress.

Suivi de la teneur en eau du sol

Afin de surveiller l'état hydrique du sol tout au long de l'expérimentation, des mesures de la teneur en eau volumique (VWC) ont été réalisées à l'aide d'un capteur adapté (sonde « Procheck » de Decagon). Les relevés ont été effectués à douze dates comprises entre le 18 novembre et le 13 décembre 2024, selon une fréquence comprise entre un et trois. Cette méthode a permis de quantifier directement la quantité d'eau présente dans le sol et d'en suivre l'évolution.

Mesures morphologiques

Des mesures de croissance ont été réalisées de manière hebdomadaire entre le 15 novembre et le 2 décembre 2024, avec deux relevés effectués au cours d'une des semaines (semaine du 25 novembre). Les deux paramètres observés étaient la hauteur des individus et le nombre de feuilles.

La hauteur a été mesurée à l'aide d'une règle graduée de 30 cm, en partant du point d'intersection des cotylédons jusqu'à l'extrémité de la feuille la plus jeune visible. Le nombre de feuilles a été comptabilisé en prenant en compte uniquement les feuilles pleinement développées et non nécrosées. Les feuilles tombées ou en cours de sénescence ont été notées séparément.

Biomasse

Le 20 décembre 2024, des mesures de biomasse ont été réalisées en fin d'expérimentation, sur un échantillon de cinq individus par traitement. Pour chaque bloc, un individu de chaque traitement a été sélectionné aléatoirement.

Les pesées de matière fraîche (MF) des parties aériennes ont été effectuées le jour même. Pour chaque plante sélectionnée, les différents organes (feuilles et tiges) ont été séparés manuellement, puis pesés individuellement. Les éléments mesurés comprenaient : la plus grande feuille, les feuilles restantes, la tige, ainsi que les feuilles tombées récupérées dans le pot. Le nombre de nœuds présents sur la tige principale a également été noté.

Les échantillons ont ensuite été placés en étuve, à 60 °C, dans des enveloppes en papier individuelles. Après séchage, les pesées de matière sèche (MS) ont été réalisées. Les organes considérés à cette étape étaient : les tiges, les feuilles et les feuilles tombées.

La teneur en eau a été calculée à partir des masses fraîches et sèches selon la formule suivante :

$$\text{Teneur en eau (\%)} = \left(\frac{\text{MF} - \text{MS}}{\text{MF}} \right) \times 100$$

En l'absence de données sur la masse fraîche des racines, la teneur en eau a uniquement été déterminée pour les tiges et les feuilles, ces dernières correspondant à la somme de la plus grande feuille et des feuilles restantes.

Mesures physiologiques

Potentiel hydrique

Le 20 décembre 2024, le potentiel hydrique foliaire a été mesuré immédiatement après la récolte, sur la plus jeune feuille développée de cinq plantes témoins et de cinq plantes soumises au stress hydrique, correspondant à un individu de chaque traitement sélectionné par bloc. Avant d'être mesurées, les plantes ont été arrosées avec 50 mL d'une solution nutritive « Yoshida » (Annexe 2).

Chaque feuille a été sectionnée à sa base, puis placée dans une chambre à pression (modèle 1505D Pressure Chamber Instrument, PMS Instrument Company, Albany, Oregon, USA). Le limbe a été inséré à l'intérieur de la chambre, tandis que le pétiole dépassait à l'extérieur au travers du joint étanche, assurant ainsi un contact hermétique. La pression a ensuite été augmentée progressivement jusqu'à l'apparition de fines bulles de sève à la surface coupée du pétiole, observées à l'aide d'une loupe de poche pour plus de précision.

La pression exercée au moment de l'apparition de la sève a été enregistrée comme reflet du potentiel hydrique du tissu. Plus la pression requise est élevée, plus le potentiel hydrique est faible.

Densité stomatique

Le 20 décembre 2024, lors de la récolte, des échantillons ont été prélevés sur l'une des plus jeunes feuilles pleinement développées de cinq plantes par traitement, correspondant à un témoin et un stress hydrique par bloc, sélectionné aléatoirement.

Sur chaque plante, un petit fragment foliaire a été découpé à l'aide de ciseaux, puis affiné au cutter afin d'obtenir des sections d'environ 0,5 cm x 0,5 cm. Ces fragments ont été placés dans des tubes Eppendorf contenant 1 mL d'éthanol à 99 %, puis conservés au réfrigérateur jusqu'au 11 mars 2025, date des observations.

Avant l'observation, les fragments ont été réhydratés pendant environ une heure dans de l'eau distillée. À l'issue de cette étape, de petits morceaux de tissu foliaire ont été sélectionnés sous loupe binoculaire, à partir des fragments présélectionnés, en veillant à éviter les zones contenant des nervures. Chaque échantillon a ensuite été monté sur une lame de microscope, avec la face inférieure orientée vers l'objectif. Une goutte d'eau déminéralisée a été déposée avant la pose d'une lamelle.

Les observations ont été réalisées au microscope optique (Polyvar, Reichert, Inc., Depew, USA) à un grossissement de x250. Pour chaque plante, trois images ont été capturées sur des zones distinctes de la surface foliaire, et le nombre de stomates

présents sur chaque image a été compté manuellement à l'aide de la caméra du microscope. La densité stomatique a été estimée en calculant la moyenne du nombre de stomates par surface de 0,0589 mm².

Potentiel osmotique

Le 20 décembre 2024, une feuille mature (identique à celle utilisée pour la mesure du potentiel hydrique) a été prélevée sur dix plantes, soit cinq témoins et cinq soumises au stress hydrique. Un individu par traitement a été sélectionné dans chacun des cinq blocs expérimentaux. Chaque feuille a été immédiatement placée dans un tube Eppendorf préalablement percé (trois trous dans la partie conique inférieure et un trou dans le couvercle supérieur réalisés à l'aide d'un bec Bunsen). Les échantillons ont ensuite été conservés à -80 °C jusqu'à l'analyse.

Le 12 mars 2025, les tubes ont été soumis à trois cycles de gel/dégel : immersion de quelques secondes dans l'azote liquide, suivie de 5 minutes de dégel à température ambiante. À la suite de ces cycles, chaque tube percé a été inséré dans un second tube Eppendorf non percé, puis centrifugé à 8000 rpm pendant 15 minutes à 4 °C. Les extraits ont été récupérés dans les tubes non percés pour analyse.

Le potentiel osmotique a été mesuré à l'aide d'un osmomètre à pression de vapeur (VAPRO, ELITech Group), calibré avec trois solutions de référence (100, 290 et 1000 mmol/kg). Pour la lecture, 10 µL de chaque extrait ont été déposés sur une pastille en papier, manipulée à l'aide d'une pince en plastique. Le plateau rotatif de l'osmomètre a ensuite acheminé la pastille dans la chambre de lecture pour l'analyse.

Trois mesures ont été réalisées par extrait. L'osmomètre était recalibré toutes les 20 lectures. La moyenne de ces trois lectures a ensuite été utilisée pour le calcul du potentiel osmotique. Les résultats, initialement exprimés en mmol/kg, ont été convertis en mégapascals (MPa) à l'aide de la formule suivante :

$$PO \text{ (MPa)} = - \frac{PO \text{ (mmol/kg)} \times 2,577433}{1000}$$

Le PO ci-dessus est la valeur de la pression osmotique. Pour obtenir le potentiel osmotique, il faut prendre l'opposé de la valeur de la pression osmotique.

Mesure des échanges gazeux

Les paramètres photosynthétiques ont été mesurés le 2 décembre 2024 à l'aide d'un analyseur de gaz à infrarouge (IRGA), modèle iFL Integrated Fluorometer Gas Exchange System (ADC BioScientific Ltd., Hoddesdon, United Kingdom). Les mesures ont été réalisées sur la feuille développée la plus jeune. Chaque mesure nécessitait un temps d'attente d'environ 10 minutes afin de garantir la stabilisation des paramètres avant d'enregistrer la mesure.

Les mesures ont été effectuées sur l'ensemble des témoins et des plantes soumises au stress hydrique, soit un total de 10 individus par traitement. Les paramètres suivants ont été enregistrés :

- L'assimilation nette du CO_2 (A, en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- Le taux de transpiration (E, en $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- La conductance stomatique (Gs, en $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- Le rendement quantique effectif du photosystème II (ΦPSII , (-))
- La vitesse de transport des électrons (J, en $\mu\text{mol e}^- \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

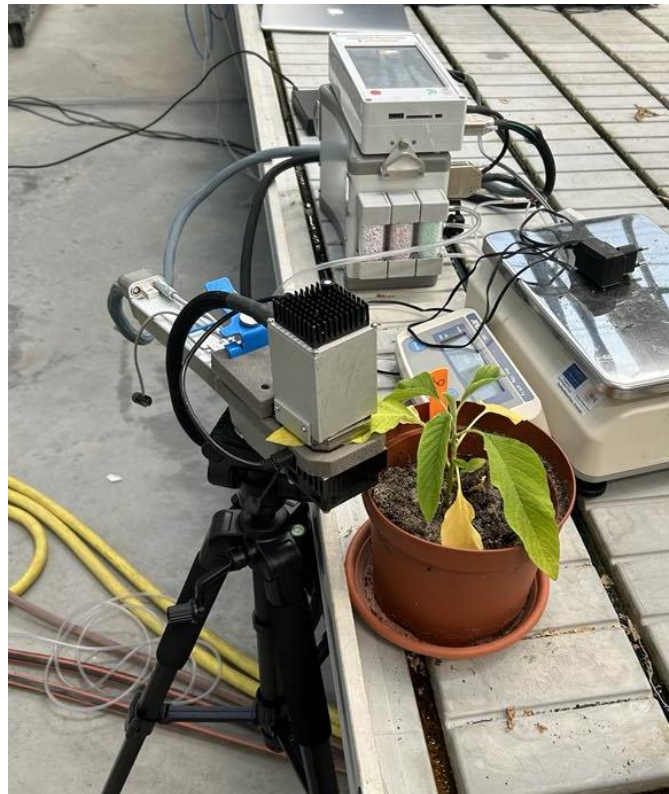


Figure 4 : Mesure des échanges gazeux sur *Amaranthus cruentus* à l'aide de l'IRGA

L'efficacité de l'utilisation de l'eau (WUE) a également été calculée en divisant A par E.

Dosage de la chlorophylle

Le 14 mars 2025, un dosage des pigments chlorophyllés et caroténoïdes totaux a été réalisé sur dix échantillons de feuilles fraîches, correspondant à un témoin et un stress hydrique par bloc, sélectionnés aléatoirement.

La méthode utilisée repose sur le protocole de Lichtenthaler (1987), adapté par le Groupe de Recherche en Physiologie Végétale de l'UCLouvain (GRPV). Pour chaque échantillon, 100 mg de matière fraîche ont été broyés à l'aide d'un mortier, transférés dans un tube Falcon de 15 mL, puis 4 mL d'acétone à 80 % ont été ajoutés. Les tubes ont ensuite été vortexés, puis centrifugés (SIGMA 3-30 KS centrifuge) à 3000 rpm pendant 10 minutes à 4 °C. Après 5 minutes d'incubation sur glace, une seconde extraction identique a été réalisée. Le volume final de chaque tube a été ajusté à 10 mL avec de l'acétone 80 %.

La lecture des absorbances a été réalisée à l'aide d'un spectrophotomètre UV (UV1800, Shimadzu, 's-Hertogenbosch, Pays-Bas) à trois longueurs d'onde : 663.2 nm, 646.8 nm et 470 nm, avec de l'acétone 80 % comme blanc.

Les concentrations en pigments ont été calculées selon les formules suivantes (en $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ d'acétone) :

- $\text{Ca} = (12,25 \times A_{663,2}) - (2,79 \times A_{646,8})$
- $\text{Cb} = (21,50 \times A_{646,8}) - (5,10 \times A_{663,2})$
- $\text{Ccarot} = [(1000 \times A_{470}) - (1,82 \times \text{Ca}) - (85,02 \times \text{Cb})] / 198$

où Ca représente la chlorophylle a, Cb la chlorophylle b, Ccarot la concentration en caroténoïdes et Ax correspond à l'absorbance mesurée à x nm.

Les résultats ont ensuite été exprimés en $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ de matière fraîche (MF) selon la formule : $\text{C (mg/g MF)} = [\text{C (mg/L)} / \text{poids (g)}] \times (10 \text{ mL} / 1000)$

Mesures biochimiques

Proline

Le dosage de la proline a été réalisé selon la méthode décrite par Bates et al., 1973, sur un total de cinq échantillons par traitement expérimental (témoin et stress hydrique), sélectionnés aléatoirement par bloc [87].

Les feuilles ont été récoltées le 20 décembre 2024, puis conservées à -80°C environ jusqu'à l'analyse. Le 17 mars 2025, les échantillons ont été broyés dans de l'azote liquide. À partir de ce broyat, entre 100 à 200 mg de matière fraîche ont été prélevés pour chaque échantillon, transférés dans un tube Falcon de 15 mL et complétés avec 10 mL d'acide sulfosalicylique à 3 %.

Après incubation au bain-marie pendant 30 minutes à 70°C , les échantillons ont été filtrés sur papier (Whatman Grade 1) pour récupérer le surnageant. Deux millilitres de ce surnageant ont été transférés dans des tubes à essais de 10 mL après avoir été vortexés, et mélangés avec 2 mL d'une solution de ninhydrine (préparée à partir de 1,25 g de ninhydrine, 30 mL d'acide acétique glacial et 20 mL d'acide phosphorique 6 M), ainsi qu'avec 2 mL supplémentaires d'acide acétique glacial. Ensuite, le mélange a été incubé au bain-marie à 90°C pendant une heure, puis rapidement refroidi sur glace afin de stopper la réaction.

Sous hotte, 2 mL de toluène ont été ajoutés à chaque tube. Après un vortexage de 10 secondes, la phase colorée supérieure a été prélevée avec précaution et placée dans des cuvettes en quartz. L'absorbance a été mesurée à 520 nm à l'aide d'un spectrophotomètre UV (Shimadzu).

Les concentrations ont été déterminées à partir d'une courbe d'étalonnage ($R^2 = 0,9842$) réalisée avec des standards de proline diluée dans l'acide sulfosalicylique (0 à 40

μmol/L). Les échantillons issus du traitement stress hydrique ont été dilués 10 fois avec du toluène avant la lecture au spectrophotomètre en raison de leur forte concentration. Les résultats ont été exprimés en nmol de proline par milligramme de matière fraîche (nmol/mg MF)

Dosage des sucres solubles totaux

Le dosage des sucres solubles a été réalisé le 18 mars 2025 sur des échantillons foliaires préalablement broyés à l'azote liquide et stockés à environ -80°C. Cette manipulation a été réalisée sur cinq échantillons témoin et cinq échantillons stress hydrique correspondant à un traitement par bloc, sélectionnés aléatoirement. Pour chaque échantillon, environ 500 mg de matière fraîche broyée ont été prélevés en vue de l'extraction.

L'extraction a commencé par l'ajout de 4 mL d'éthanol à 70 % dans des tubes Falcon contenant les échantillons. Ceux-ci ont été placés sur glace pendant 5 minutes, puis centrifugés à 8000 rpm pendant 10 minutes à 4°C. Le surnageant a été récupéré et filtré dans un nouveau tube Falcon. Le culot a été récupéré et 2 mL d'éthanol 70 % ont été ajoutés. Les tubes ont été vortexés et placés sur glace pendant 5 minutes, puis centrifugés à nouveau dans les mêmes conditions que précédemment. Cette opération a été répétée une troisième fois. Les trois surnageants ont été combinés, filtrés et ajustés à un volume final de 7 mL avec de l'éthanol 70 %.

Pour la réaction colorimétrique, 200 μL de chaque extrait ont été prélevés et ajoutés à 1 mL d'anthrone 2g/L (préparé à partir de 12,5 mL d'eau déminéralisée, 250 mL d'acide sulfurique et 500 mg d'anthrone). Les tubes ont été incubés au bain-marie à 100 °C pendant 10 minutes, puis placés immédiatement sur glace pour stopper la réaction. Le contenu a ensuite été vortexé, puis son absorbance a été lue à 625 nm à l'aide d'un spectrophotomètre UV (Shimadzu).

Les standards ont été préparés avec du D-glucose dilué dans de l'éthanol 70 %, dans une gamme allant de 0 à 500 mg/L. Chaque solution standard a été traitée selon le même protocole que les échantillons. La droite de calibration obtenue présentait un coefficient de détermination $R^2 = 0,9951$.

Les échantillons ont tous été dilués 10 fois avec de l'éthanol 70 % avant lecture au spectrophotomètre. La concentration finale en sucres solubles a été calculée à l'aide de la droite de calibration. Les résultats ont été exprimés en microgramme de D-glucose par gramme de matière fraîche (μg /g MF)

Dosage de composés d'ammonium quaternaire.

Le dosage des composés d'ammonium quaternaire (incluant la glycine bêtaïne) a été basé sur la méthode de Grieve et Grattan (1983) sur un total de cinq échantillons par traitement (témoin et stress hydrique), correspondant à un échantillon par bloc, sélectionnés aléatoirement [88]. Une partie des feuilles a été récoltée le 20 décembre

2024 puis placée en étuve (60°C) pour séchage. Le broyage des feuilles a été effectué le 19 mars 2025, date à laquelle le protocole a été entamé.

Lorsque la quantité de matière le permettait, environ 250 mg de matière foliaire sèche ont été pesés. En l'absence de quantité suffisante, les extractions ont été réalisées avec la quantité disponible comprise entre 100 et 250 mg. Chaque échantillon a ensuite été mélangé à 5 mL d'eau déminéralisée. Après plus de 24 heures d'agitation à température ambiante, les extraits ont été filtrés sur papier Whatman grade 1.

Ensuite, 0.25 mL de l'extrait a été transféré dans un Eppendorf avec 0,25 mL d' H_2SO_4 1M. Le mélange a été placé sur glace pendant une heure, puis mis au contact de 0,2 mL de KI-I_2 (préparé au préalable à partir de 1g de KI, 3.5mL d'eau déminéralisée et 0.785g d' I_2 , ajusté à 5 mL avec de l'eau déminéralisée). Après vortexage, les tubes ont été incubés à 0-4°C pendant une nuit.

Ils ont ensuite été centrifugés (10 000 rpm, 15 minutes, 0 °C), et le surnageant a été soigneusement éliminé. Ensuite, 1,5 mL de 1,2-dichloroéthane a été ajouté au résidu sec. Les tubes ont été placés au réfrigérateur pendant une heure, puis le surnageant a été récupéré. Cette étape a été répétée deux fois supplémentaires dans les mêmes conditions, afin d'obtenir un volume total de 4,5 mL d'extrait.

L'absorbance des échantillons a été lue au spectrophotomètre UV (Shimadzu) à 365 nm, dans des cuvettes en quartz. La courbe d'étalonnage ($R^2 = 0.801$) a été réalisée avec des standards de bétaine (0 à 250 $\mu\text{g/mL}$), réalisés selon le même protocole. La concentration finale a été calculée à partir de cette droite et exprimée en μmol d'équivalent de glycine bétaine par gramme de matière sèche ($\mu\text{mol/g MS}$).

Minéralisation Na^+/K^+

Le dosage des minéraux a été réalisé exclusivement sur des feuilles d'*Amaranthus cruentus* sur un total de cinq échantillons par traitement (stress hydrique et un stress hydrique + salin) sélectionnés aléatoirement, un par bloc.

La minéralisation a débuté le 21 mars 2025, à partir d'une feuille par individu séchée en étuve (60°C), puis broyée finement. Une masse comprise entre 10 mg et 100 mg de matière sèche a été prélevée pour chaque échantillon et placée dans des fioles jaugées de 10 mL. Après l'ajout de 4 mL d'acide nitrique concentré (68 %) dans chaque fiole, celles-ci ont été placées sous hotte sur un bain de sable à température ambiante pendant une nuit, afin de permettre la dissolution progressive de la matière organique. Le lendemain, les fioles ont été transférées sur un bain de sable chauffant jusqu'à évaporation complète de l'acide nitrique. Ensuite, 2 mL d'eau régale réalisé avec un mélange d'acide chlorhydrique concentré (37 %) et d'acide nitrique concentré (68 %) (3 :1 v: v) ont été ajoutés, puis chauffés à nouveau sur le bain de sable pendant quelques minutes afin de resolubiliser les minéraux. Après refroidissement, chaque tube a été

complété avec de l'eau déminéralisée jusqu'à un volume final de 10 mL, puis les solutions ont été filtrées avec du papier filtre (Whatman grade 1).

Pour chaque extrait, des dilutions successives (10x, 100x et 1000x) ont été préparées. Du chlorure de lanthane a été ajouté dans chaque dilution afin d'obtenir une concentration finale de 1 %.

Le dosage du sodium (Na^+) et du potassium (K^+) a été réalisé par spectrométrie d'absorption atomique (modèle ICE 3300, Thermo Scientific, Waltham, MA, USA). Les résultats sont exprimés en mg de minéral par gramme de matière sèche (mg/g MS).

Sodium dans le sol

Le dosage du Na^+ présent dans le sol a été réalisé sur dix échantillons de sol, correspondant à un stress hydrique et un stress hydrique + salin par bloc, sélectionnés aléatoirement. Environ 5 g de sol sec ont été pesés pour chaque échantillon.

Chaque échantillon de sol a été mélangé avec 40 mL d'eau déminéralisée dans un bécher, puis placé sur agitateur afin d'assurer une bonne homogénéisation. Les échantillons blancs ont été préparés avec 40 mL d'eau déminéralisée seule, sans sol.

Les solutions ont ensuite été centrifugées à température ambiante pendant 10 minutes à 8000 rpm. Un volume de 2,5 mL du surnageant a été prélevé, filtré à l'aide d'un papier filtre, puis transféré dans des tubes Eppendorf de 2 mL.

Pour l'analyse, 1 mL de ce filtrat a été mélangé avec 1 mL de solution de chlorure de lanthane (LaCl_3) et 8 mL d'eau déminéralisée, pour obtenir un volume final de 10 mL, correspondant à une dilution au 1/10.

Avant lecture, les échantillons ont été dilués 1000 fois. Le dosage du sodium a été réalisé par spectrométrie d'absorption atomique. Les concentrations finales ont été exprimées en mg de sodium par gramme de matière sèche (mg/g MS).

2. Bénin

Les expérimentations présentées dans cette section s'inscrivent dans le cadre de la thèse de doctorat de Brice Biao Achade, menée au sein du GRPV (UCLouvain) et du LAPVESE (Université d'Abomey-Calavi). Avant l'arrivée d'Amélie Glineur et moi-même sur le terrain, Brice avait déjà mis en place le dispositif expérimental, réalisé la plantation des amarantes et initié la collecte des données de terrain. Ensuite, le suivi des données a été poursuivi en collaboration avec lui, sous sa supervision. Les données antérieures récoltées par Brice ont également été mises à disposition afin d'assurer une continuité dans le suivi du développement des plantes. En complément, une expérience sur la viabilité pollinique a été réalisée par Amélie Glineur et moi-même, selon un protocole défini par le GRPV.

Matériel végétal et conditions de culture

L'étude a été conduite sur deux variétés d'*Amaranthus cruentus* : la variété Locale et la variété Rouge. Les graines ont été fournies par le Laboratoire de Physiologie Végétale et d'Étude des Stress Environnementaux (LAPVESE) de l'Université d'Abomey-Calavi (Bénin), dans le cadre d'une collaboration avec le Professeur Christophe Gandonou.

En complément de ces deux variétés, six lignées mutantes dérivées de la variété Locale ont été incluses dans l'expérimentation : les lignées 1, 2, 6, 15, 18 et 23. Ces lignées ont été obtenues par mutagenèse physique, à partir de graines de la variété Locale soumises à une irradiation aux rayons gamma à une dose de 200 Gy, réalisée à l'Agence Internationale de l'Énergie Atomique (AIEA) à Vienne (Autriche) [84].

Le semis a été réalisé le 3 décembre 2024, suivi d'un arrosage quotidien et abondant afin de soutenir la germination et le développement initial. L'eau utilisée provenait de la récupération d'eau de pluie, pompée et stockée sur le site. Le repiquage a été réalisé le 26 décembre 2024, après désherbage.

Deux apports de fertilisants ont été utilisés :

- Fumier de volaille, appliqué une semaine après le repiquage, à raison de 10 t/ha, soit 288 kg pour la surface cultivée.
- Urée, appliqué deux semaines après le repiquage, à la dose de 75 kg/ha, correspondant à 2,16 kg.

Mise en place des traitements

Le 14 janvier 2025 (soit 42 jours après le semis), trois modalités d'irrigation ont été instaurées :

- Condition témoin : apport de 15 L d'eau deux fois par jour (matin et soir) pour 100 plants, équivalant à 300 mL par plante et par jour.
- Stress hydrique modéré : 7,5 L deux fois par jour pour 100 plantes, soit 150 mL par plante et par jour.
- Stress hydrique sévère : aucune irrigation.

Design expérimental

L'essai a été conduit selon un dispositif en blocs aléatoires complet, comprenant trois répétitions de 24 parcelles, soit un total de 72 parcelles. Chaque bloc regroupait les 24 combinaisons de traitements, correspondant à 8 génotypes (Rouge et Locale, et les six lignées mutantes issues de la variété Locale) soumis à trois régimes hydriques : témoin, stress hydrique modéré et stress hydrique sévère. Chaque parcelle de 4 m² contenait 100 plants espacés de 20 cm entre et sur les lignes. Les parcelles étaient espacées de 0.5m à l'intérieur des blocs, et les blocs séparés de 1m entre eux. La surface totale occupée

par le dispositif était d'environ 480 m² tandis que la surface effectivement cultivée s'élevait à 288 m².

Variété Stress hydrique	Rouge	Locale	L1	L2	L6	L15	L18	L23
Témoin	RougeT0 (300)	LocaleT0 (300)	L1T0 (300)	L2T0 (300)	L6T0 (300)	L15T0 (300)	L18T0 (300)	L23T0 (300)
Stress modéré	RougeT' (300)	LocaleT' (300)	L1T' (300)	L2T' (300)	L6T' (300)	L15T' (300)	L18T' (300)	L23T' (300)
Stress sévère	RougeT1 (300)	LocaleT1 (300)	L1T1 (300)	L2T1 (300)	L6T1 (300)	L15T1 (300)	L18T1 (300)	L23T1 (300)

Figure 7 : Tableau récapitulatif des codes de traitement attribués à chaque combinaison génotype x niveau de stress.

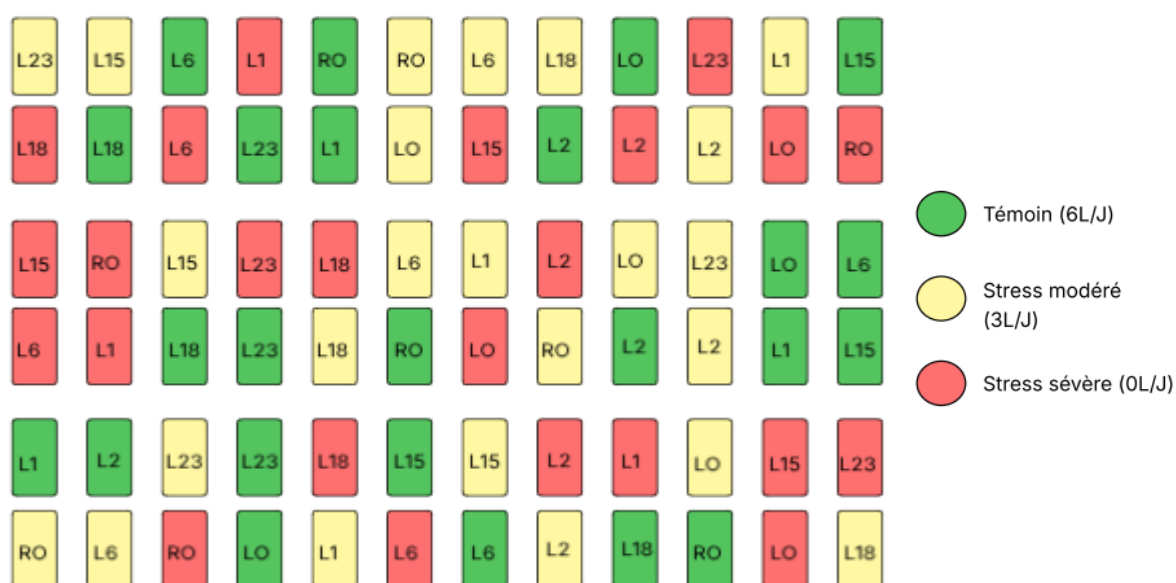


Figure 5 : Dispositif expérimental en plein champ illustrant la répartition aléatoire des huit génotypes d'*Amaranthus cruentus* (Locale [LO], Rouge [RO], L1, L2, L6, L15, L18, L23) selon trois modalités de traitement hydrique.



Figure 6 : Photo du champ expérimentale au Bénin.

Collecte des données de terrain

Suivi de la croissance

La hauteur des plantes et le nombre de feuilles ont été mesurés une et deux semaines après l'application des stress, sur un échantillon de 10 plantes par parcelle, soit 30 plantes par traitement en tenant compte des trois blocs. Les relevés ont été effectués sur deux jours consécutifs afin de couvrir l'ensemble des parcelles.

La hauteur a été mesurée du point d'insertion des cotylédons jusqu'à l'extrémité de la feuille la plus jeune entièrement développée. Le nombre de feuilles a été obtenu en comptant toutes les feuilles, depuis la feuille basale encore attachée et non nécrosée jusqu'à la feuille la plus jeune entièrement développée.

Evaluation de la biomasse

Trois semaines après l'application des stress, la biomasse aérienne et racinaire a été évaluée sur 10 plantes par parcelle, soit 30 plantes par traitement. Après séparation des parties aériennes et racinaires, chacune a été pesée à l'aide d'une balance standard afin de déterminer la masse fraîche. Les échantillons ont ensuite été déposés dans des enveloppes en papier étiquetées selon la parcelle d'origine et la partie de la plante concernée. Les enveloppes ont ensuite été placées dans une étuve à 80°C pendant 3 jours afin d'être séchées, en vue de peser la masse sèche de la même procédure.

La teneur en eau des échantillons a été calculée selon la formule suivante :

$$\text{Teneur en eau (\%)} = \left(\frac{\text{Masse fraîche} - \text{Masse sèche}}{\text{Masse fraîche}} \right) \times 100$$

Suivi de la floraison

La date de floraison a été définie comme le moment où la première plante d'une ligne présentait des fleurs visibles. La date de floraison à 50 % a été relevée pour chaque combinaison traitement x géotype x bloc, en suivant une ligne de 20 plantes par parcelle. Cette dernière correspond au nombre de jours écoulés depuis l'application du stress jusqu'à ce que la moitié des plantes de la ligne soit en fleur. Les observations ont été réalisées au moins deux fois par semaine. Le 12 février, soit 31 jours après l'installation du stress hydrique, les inflorescences des plantes ayant fleuri dans ces rangées ont été comptées et mesurées. La longueur de l'inflorescence a été mesurée depuis sa base jusqu'à son extrémité apicale. La différence entre la date de floraison et la date de floraison à 50 % a aussi été calculée.

Viabilité pollinique

La viabilité pollinique a été évaluée sur une plante par traitement et par génotype, dans les blocs 1 et 2 (soit 48 individus). Cette analyse a été conduite sur la base d'un protocole établi par le GRPV et adapté aux conditions du laboratoire sur le site expérimental.

Des fleurs mâles ont été prélevées sur les plantes sélectionnées. Sous loupe binoculaire, les étamines ont été extraites à l'aide d'une aiguille montée, puis transférées dans des tubes Eppendorf de 1.5 mL. Elles ont été écrasées directement dans les tubes à l'aide de la même aiguille. Une petite quantité de colorant d'Alexander, préparée par le GRPV et transportée depuis la Belgique (environ 400 μ L au total), a ensuite été ajoutée dans chaque tube. Les tubes ont alors été vortexés pendant 30 secondes pour homogénéiser le mélange et libérer les grains de pollen. Enfin, une goutte du mélange a été déposée sur une lame porte-objet, recouverte d'une lamelle, puis laissée à température ambiante pendant environ une heure pour permettre la coloration complète.

L'observation a été réalisée au microscope optique, et un comptage manuel des grains a été effectué champ par champ. Les grains de pollen ont été classés selon trois (figure 7) catégories :

- Viables : grains colorés en rouge à violet
- Intermédiaires : grains présentant une coloration ambiguë
- Non viables : grains bleu clair

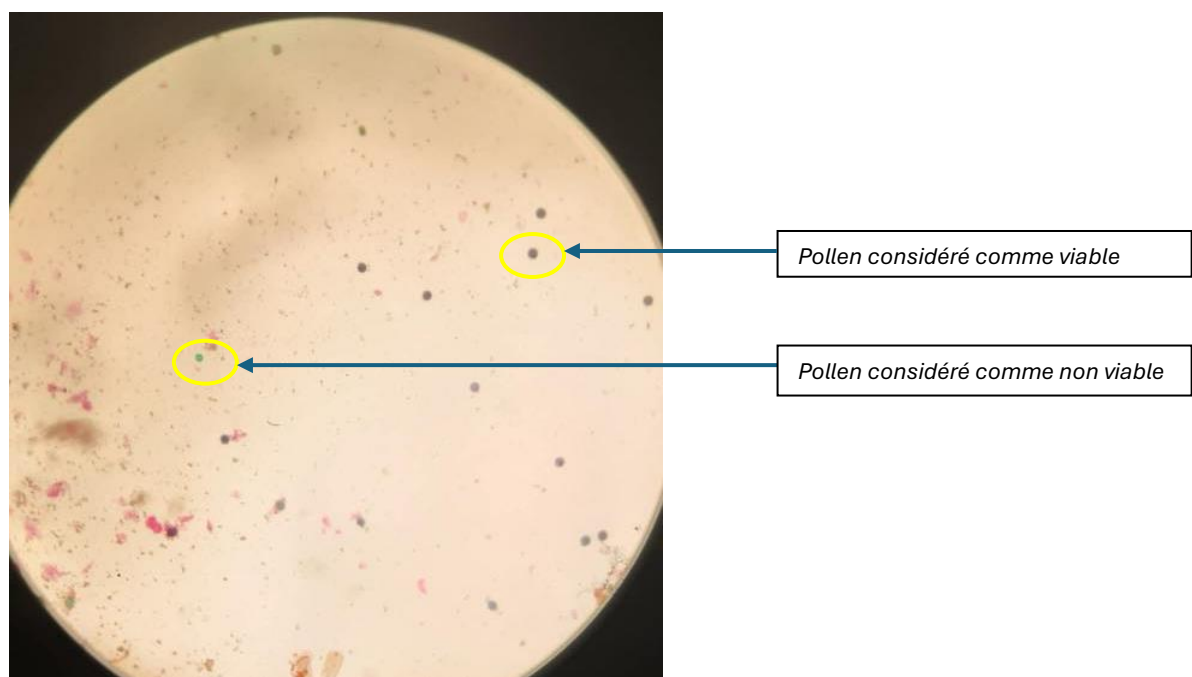


Figure 8: Observation au microscope optique de grains de pollen d'*Amaranthus cruentus* colorés à l'Alexander pour l'analyse de viabilité (photo prise via téléphone portable)

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées séparément pour les essais menés en Belgique et au Bénin, en tenant compte des différences de conception expérimentale. L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé sous R (version 4.4.3) via RStudio. Pour la Belgique, chaque variable mesurée a d'abord fait l'objet de statistiques descriptives (moyenne et écart-type) calculées par traitement. Les comparaisons entre les deux modalités (« témoin » et « stress hydrique ») ont été effectuées à l'aide de tests de Student pour échantillons indépendants. Les résultats ont été représentés par des boxplots annotés avec les niveaux de significativité selon le code suivant : non significatif (ns) pour $p \geq 0,05$; * pour $p < 0,05$; ** pour $p < 0,01$; et *** pour $p < 0,001$. Des graphiques de suivi dans le temps ont également été produits pour les paramètres mesurés à plusieurs dates.

Pour le Bénin, les données ont été analysées en considérant les effets de la variété, du traitement et pour certaines analyses, des blocs et le jour de prise de mesure. Des statistiques descriptives (moyenne et écart-type) ont été calculées pour chaque combinaison de variété et de traitement. Les comparaisons ont été effectuées à l'aide d'analyses de variance (ANOVA) à un, deux, trois ou quatre facteurs selon les cas, en incluant les interactions. Un test post-hoc de Tukey HSD a été également réalisé afin d'attribuer des lettres de groupes (entre traitement ou variété), présentées sur les graphiques ou dans des tableaux synthétiques.

Résultats

Stress salin

	Minéralisation Na ⁺ (mg min /g)	Minéralisation K ⁺ (mg min /g)	Percolation Na ⁺ (mg min /g)
Moyenne ± Écart-type	32,89 ± 13,43	51,66 ± 40,3	0,64 ± 0,34

Douze jours après l'application du stress, soit le 25 novembre 2024, 70 % des plantes étaient mortes. Le reste des plantes a progressivement dépéri au cours des jours suivants.

Les plantes entières ont été minéralisées afin de mesurer l'accumulation de sodium et de potassium dans les tissus. Les concentrations moyennes observées étaient de **32,89 ± 13,43** mg de Na⁺ par gramme de matière végétale sèche et **51,66 ± 40,3** mg/g de K⁺. Dans le sol, **0,64 ± 0,34** mg Na⁺ par gramme de substrat a été mesuré. On a donc un rapport Na⁺/K⁺ moyen de **0,637**.

Au vu de la forte mortalité observée, la suite de l'expérience s'est focalisée uniquement sur le stress hydrique. L'étude a donc porté sur un total de 20 plantes : 10 soumises au stress hydrique et 10 témoins.

Stress hydrique

Teneur en eau du sol (volumetric water content - VWC)

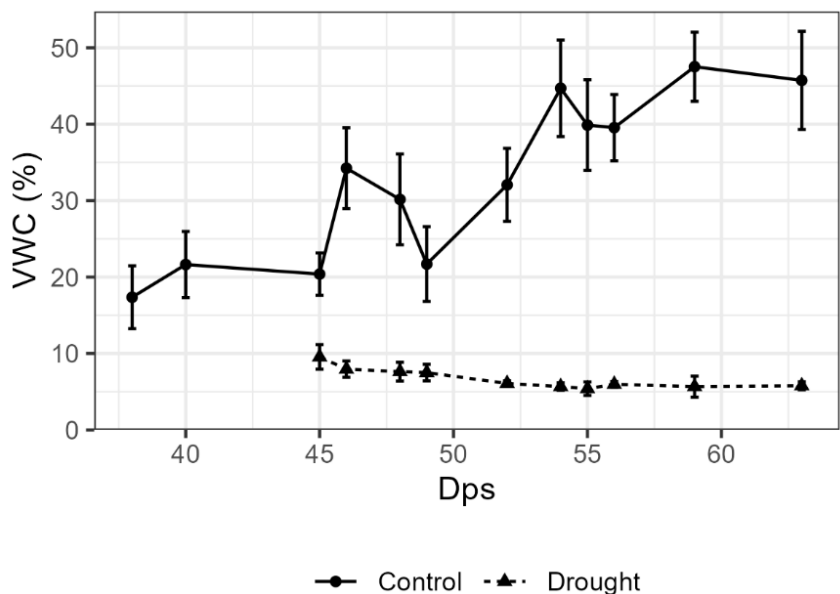


Figure 9 : Évolution de la teneur en eau du sol (VWC %) entre 38 et 63 jours après semis (Dps), pour les traitements témoin (ligne pleine) et stress hydrique (ligne pointillée). Les valeurs correspondent aux moyennes journalières $\pm$ écart-type.

	Moyenne $\pm$ Ecart-type	p-value
Témoin	45,73 $\pm$ 6,42	9,02 x 10 ⁻⁹
Stress Hydrique	5,73 $\pm$ 0,52	

Tableau 1 : Moyenne, écart-type et p-valeur de la teneur en eau du sol (VWC %) mesurée le dernier jour de suivi (63 jours après semis), pour les conditions témoin et stress hydrique.

Le suivi de la teneur en eau du sol (VWC, %), réalisé entre le 18 novembre et le 13 décembre 2024, c'est-à-dire 38 à 63 jours après semis (Dps), met en évidence une nette différence entre les conditions témoins et stress hydrique (figure 9). Chez les plantes témoins, régulièrement arrosées, la teneur en eau varie en réponse aux apports d'eau, avec des hausses visibles après chaque arrosage, et une tendance générale à l'augmentation progressive au fil du temps. En revanche, dans les pots soumis au stress hydrique, la première mesure réalisée 45 jours après semis, soit 12 jours après l'arrêt de l'arrosage, indique une teneur en eau du sol proche de 10 %. Celle-ci continue ensuite de diminuer pour se stabiliser autour de 5 %.

Au dernier jour de suivi, la teneur en eau moyenne des sols était de **45,73 $\pm$ 6,42 %** pour les témoins, contre seulement **5,73 $\pm$ 0,52 %** pour les plantes en stress hydrique. Cette différence est hautement significative (test de Student, $p = 9,02 \times 10^{-9}$).

Paramètres morphologiques

Hauteur

Évolution de la hauteur au fil du temps

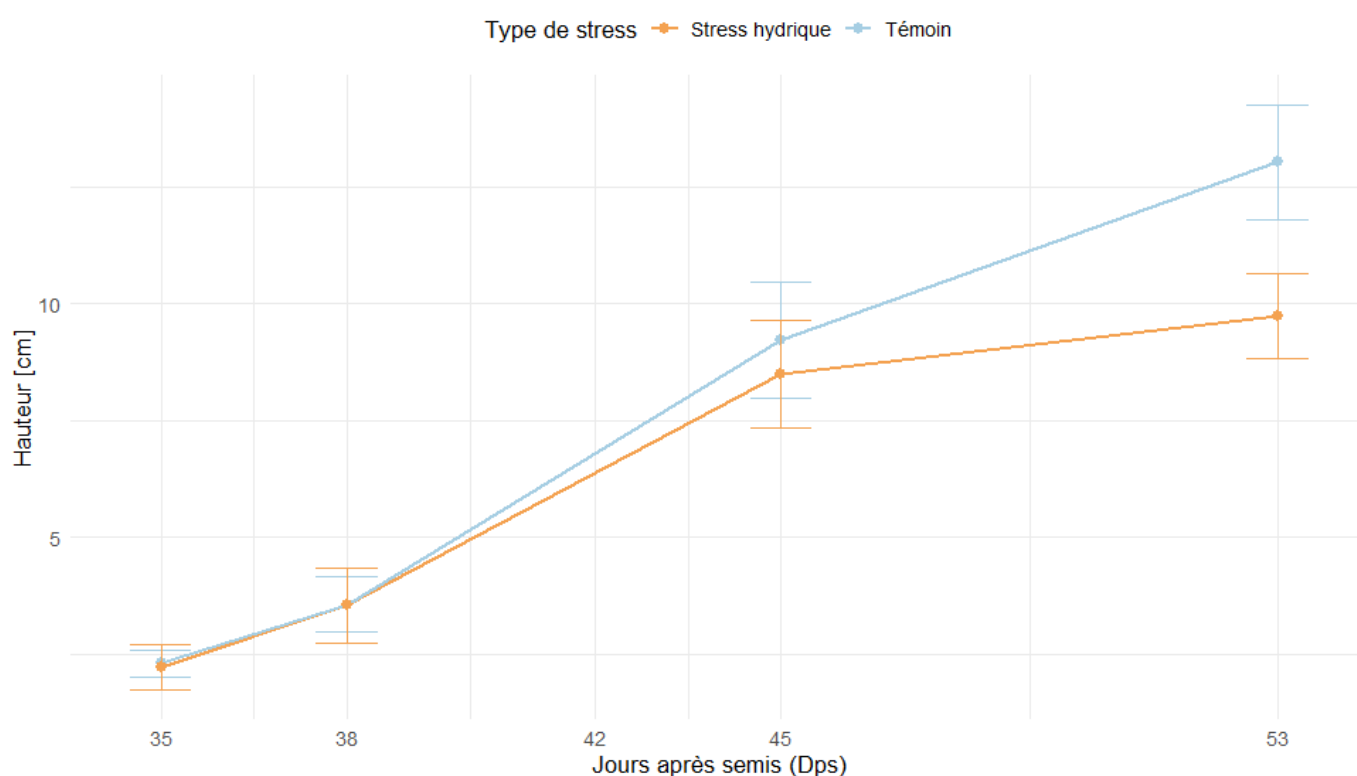


Figure 10 : Évolution de la hauteur moyenne des plantes ($\pm$ écart-type) en conditions témoin et stress hydrique, mesurée à quatre dates clés entre le 15 novembre et le 2 décembre 2024.

	Moyenne $\pm$ Ecart-type	p-value
Témoin	13,47 $\pm$ 1,23	0,003373
Stress Hydrique	9,83 $\pm$ 0,90	

Tableau 2 : Hauteur moyenne des plantes (en cm, $\pm$ écart-type) mesurée lors du dernier jour d'observation (53 Dps) selon les traitements. La différence entre les groupes a été évaluée à l'aide d'un test de Student bilatéral.

L'évolution de la hauteur des plantes montre une différence progressive entre les conditions témoins et stress hydrique (Figure 10). Dès le 45^e jour après semis (Dps), soit 8 jours après l'installation du stress hydrique, une séparation des courbes devient visible, les plantes témoins poursuivant leur croissance de manière plus marquée, tandis que celles soumises au stress hydrique continuent de croître, mais à un rythme plus lent. Cette tendance se confirme jusqu'à la dernière date de mesure (53^e jour après semis), où les plantes témoins atteignent une hauteur moyenne de **13,47 $\pm$ 1,23 cm**, contre **9,83 $\pm$ 0,90 cm** pour les plantes en stress hydrique. La différence observée entre les deux groupes est statistiquement significative (test de Student bilatéral, $p=0,003373$).

Nombre de feuilles

Nombre de feuilles au fil du temps

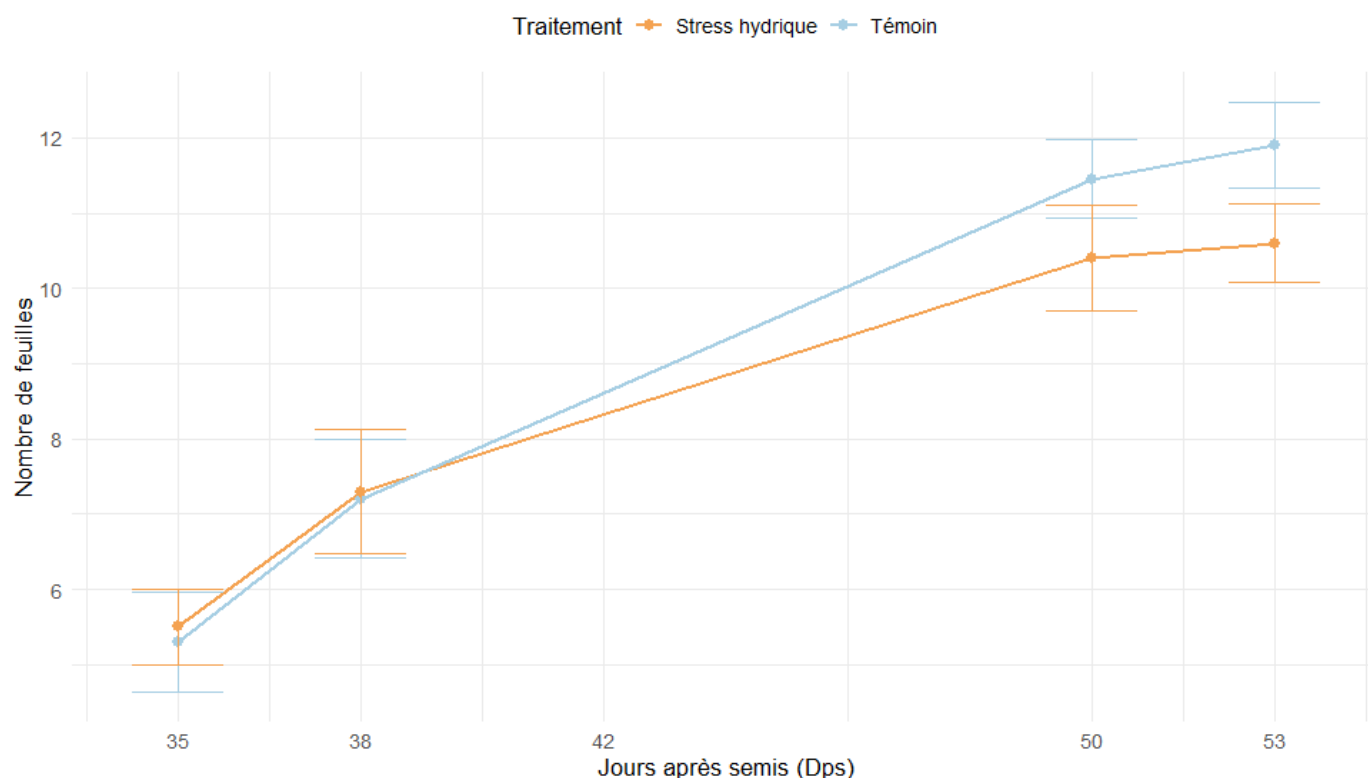


Figure 11 : Évolution du nombre de feuilles moyenne des plantes ($\pm$ écart-type) en conditions témoin et stress hydrique, mesurée à quatre dates clés entre le 15 novembre et le 2 décembre 2024.

	Moyenne $\pm$ Ecart-type	p-value
Témoin	11,90 $\pm$ 0,57	4,718 $\times 10^{-5}$
Stress Hydrique	10,60 $\pm$ 0,52	

Tableau 3 : Nombre de feuilles moyenne des plantes ($\pm$ écart-type) comptée lors du dernier jour d'observation (53 Dps) selon les traitements. La différence entre les groupes a été évaluée à l'aide d'un test de Student.

Le suivi du nombre de feuilles montre une augmentation progressive au fil du temps, aussi bien chez les plantes témoins que chez celles soumises au stress hydrique (Figure 11). En revanche à partir du 50^e Dps, soit 13 jours après l'installation du stress hydrique, un écart commence à se dessiner, les plantes témoins développant un nombre de feuilles supérieur aux plantes en stress hydrique. Cette différence devient plus marquée le 2 décembre 2024, date à laquelle les témoins présentent en moyenne **11,90 $\pm$ 0,57** feuilles contre **10,60 $\pm$ 0,52** sous stress hydrique. Cette différence est statistiquement significative ($p = 4,718 \times 10^{-5}$).

Biomasse

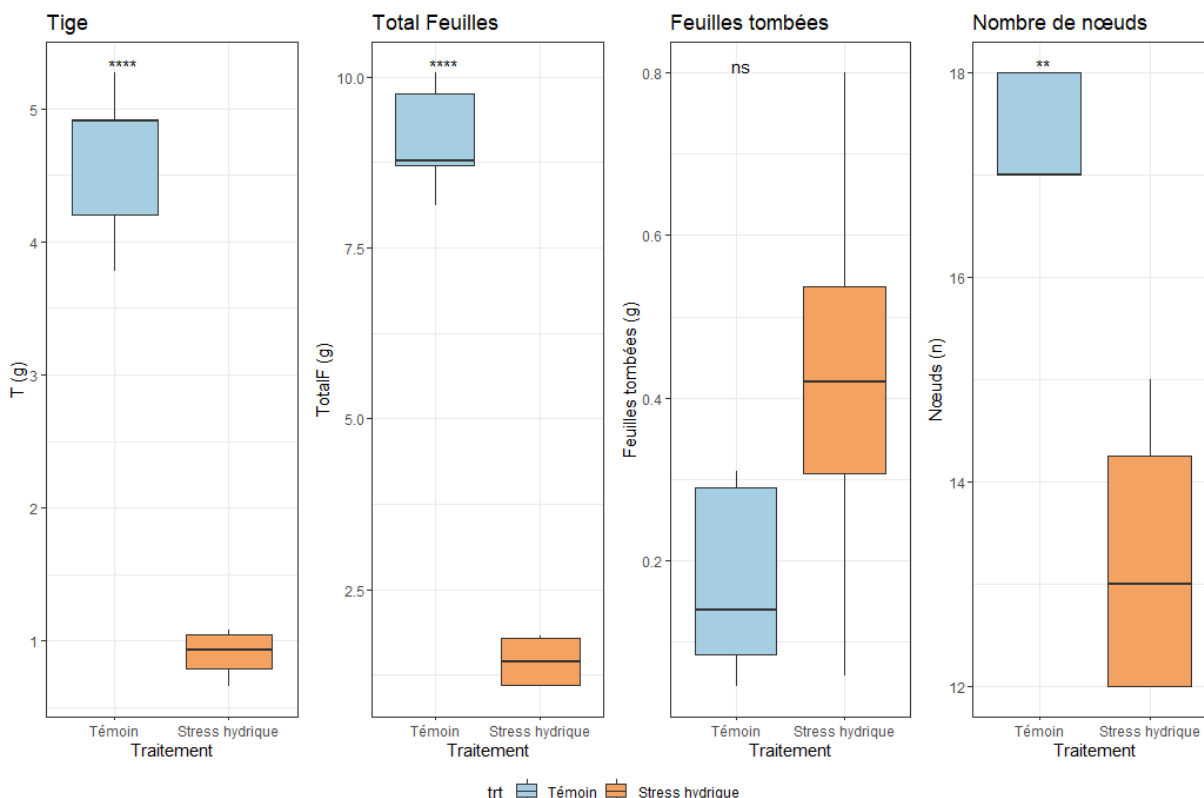


Figure 12 : Boxplots comparant les traitements **Témoins** et **Stress hydrique** pour la biomasse fraîche (tige, feuilles totales, feuilles tombées) et le nombre de nœuds. Les *p*-values ont été calculées avec un test de Student, et la significativité est indiquée par des astérisques ($p < 0.05$: *, < 0.01 : **, < 0.001 : ***, < 0.0001 : **** ; ns : non significatif).

Le stress hydrique a significativement réduit la biomasse fraîche des tiges, des feuilles totales ainsi que le nombre de nœuds. En revanche, la masse des feuilles tombées n'a pas été significativement affectée (Figure 12).

Teneur en eau des feuilles (%)		
Traitement	Moyenne $\pm$ Ecart-type	<i>p</i> -value
Témoins	82,7 $\pm$ 0,21	0,0308
Stress Hydrique	69,2 $\pm$ 7	0,0308
Teneur en eau des tiges (%)		
Témoins	77,7 $\pm$ 0,84	0,00208
Stress Hydrique	65,9 $\pm$ 2,72	0,00208

Tableau 4 : Effets du stress hydrique sur la teneur en eau des feuilles et des tiges des plants. Les données correspondent aux moyennes $\pm$ écart-type. Les différences entre traitements ont été testées par un test de Student.

Le stress hydrique a entraîné une diminution significative de la teneur en eau des feuilles ($p = 0,0308$) et des tiges ($p = 0,00208$). Chez les témoins, la teneur en eau moyenne atteignait **82,7 %** pour les feuilles et **77,7 %** pour les tiges, contre respectivement **69,2 %** et **65,9 %** sous stress hydrique.

ACP biomasse

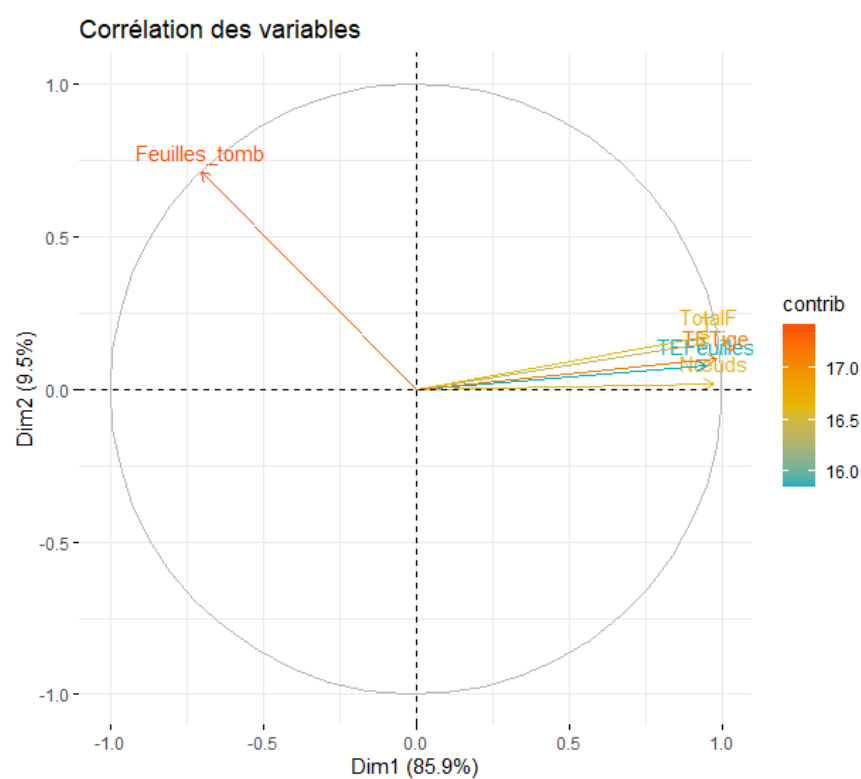


Figure 13 : Cercle des corrélations issu de l'analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur plusieurs variables : teneur en eau de la tige (TE_tige, %), teneur en eau des feuilles (TE_feuilles, %), masse fraîche totale des feuilles (TotalF, g), nombre de nœuds sur la tige principale (Noeuds), masse fraîche des feuilles tombées (Feuilless_tomb, g) et masse fraîche de la tige (T, g). La projection montre la contribution de chaque variable à la construction des deux premières composantes principales (Dim1 = 85,9 %, Dim2 = 9,5 %). La couleur et la longueur des flèches traduisent l'importance relative de chaque variable dans la structuration des axes.

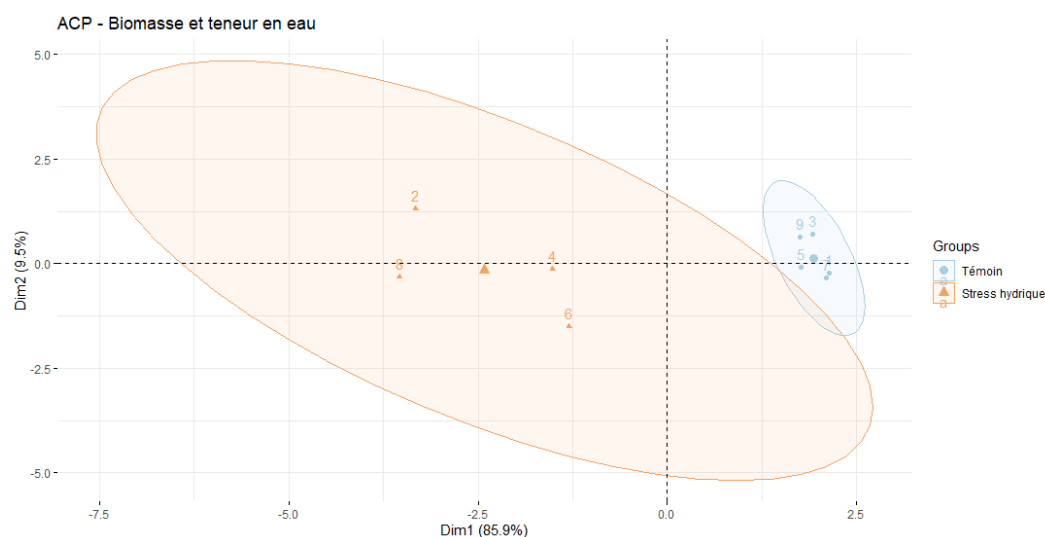


Figure 14 : Projection des individus dans le plan défini par les deux premières composantes principales de l'ACP. Les individus sont regroupés en deux modalités : témoin et stress hydrique réalisée à partir des variables de biomasse fraîche et de teneur en eau.

Le premier axe (Dim1, 85,9 % de variance) regroupe positivement les variables liées à la biomasse et à la teneur en eau : masse fraîche des tiges (T), masse fraîche totale des feuilles (TotalF), nombre de nœuds (Nœuds), teneur en eau des feuilles (TEFeuilles) et teneur en eau des tiges (TETige), toutes fortement et positivement corrélées à Dim1 (Figure 13). À l'opposé, la masse fraîche des feuilles tombées (Feuilles_tomb) présente une corrélation négative modérée à forte avec Dim1 (angle de 125° avec TotalF), indiquant qu'une forte défoliation est généralement associée à une biomasse et à une teneur en eau plus faibles. Le second axe (Dim2, 9,5 % de variance) est principalement influencé par le nombre de feuilles tombées, qui y présente une valeur positive marquée, traduisant une composante spécifique à la chute foliaire indépendante du gradient principal de biomasse.

La projection des individus montre une séparation nette des traitements le long de Dim1 (Figure 14). En effet, les plantes témoins se situent majoritairement du côté positif de l'axe, caractérisées par une forte biomasse, un nombre élevé de nœuds et une teneur en eau importante. Les plantes soumises au stress hydrique se placent plutôt du côté négatif, associées à des valeurs réduites de biomasse et de teneur en eau, et à une masse plus importante de feuilles tombées. Sur Dim2, certaines plantes stressées présentent des valeurs positives élevées, reflétant une intensité plus marquée de la défoliation.

Paramètres physiologiques

IRGA

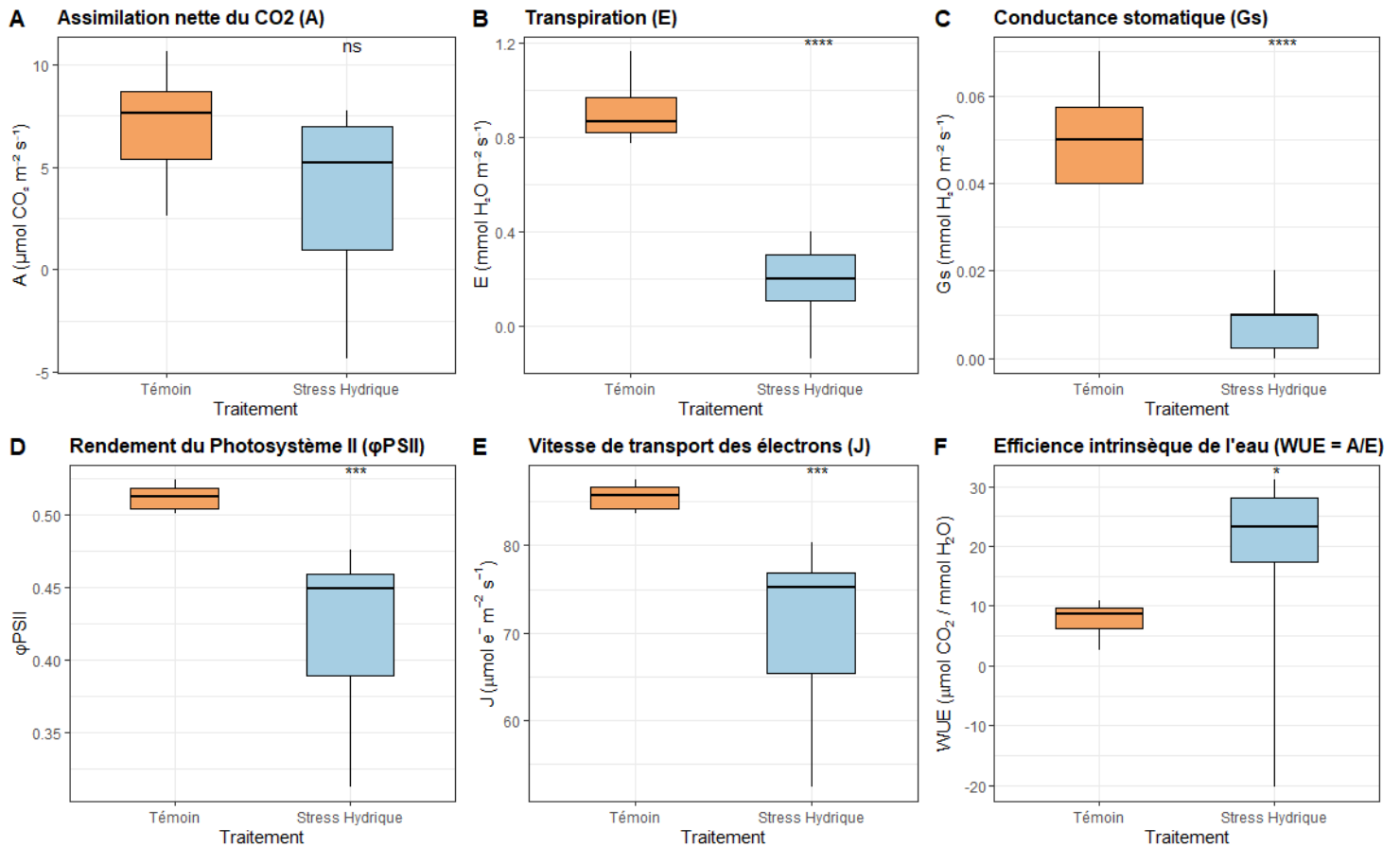


Figure 15 : Boxplots comparant les traitements Témoins et Stress hydrique pour cinq paramètres photosynthétiques mesurés par IRGA : assimilation nette du CO₂ (A), transpiration (E), conductance stomatique (Gs), rendement du photosystème II (ϕPSII), vitesse de transport des électrons (J) et efficacités d'utilisation de l'eau (WUE = A/E). Les p-values ont été calculées avec un test de Student, et la significativité est indiquée par des astérisques (p < 0.05 : * ; < 0.01 : ** ; < 0.001 : *** ; < 0.0001 : **** ; ns : non significatif).

Le stress hydrique a significativement affecté plusieurs paramètres photosynthétiques mesurés par IRGA. La transpiration (E) et la conductance stomatique (Gs) ont significativement diminué sous stress hydrique, respectivement de **0,90 ± 0,12** à **0,18 ± 0,17** mmol H₂O m⁻² s⁻¹ (p = 8,58 × 10⁻⁹) et de **0,050 ± 0,010** à **0,009 ± 0,007** mol m⁻² s⁻¹ (p = 2,31 × 10⁻⁸). L'efficacité du photosystème II (PSII) a diminué de **18 %** sous stress hydrique (de 0,512 ± 0,008 à 0,42 ± 0,06 ; p = 0,00075), tandis que la vitesse de transport des électrons (J) a été réduite de **17,9 %** (de 85,57 ± 1,43 à 70,23 ± 9,96 $\mu\text{mol e}^- \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; p = 0,000854). En revanche, bien que l'assimilation nette du CO₂ (A) ait diminué en moyenne de **7,00 ± 2,78** à **3,69 ± 4,3** $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, cette différence n'est pas significative (p = 0,0586). Le WUE a augmenté de manière significative en réponse au stress hydrique et est passé de **7,79 ± 2,98** à **19,36 ± 15,14** $\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$ (p = 0,0396).

Potentiel hydrique et potentiel osmotique

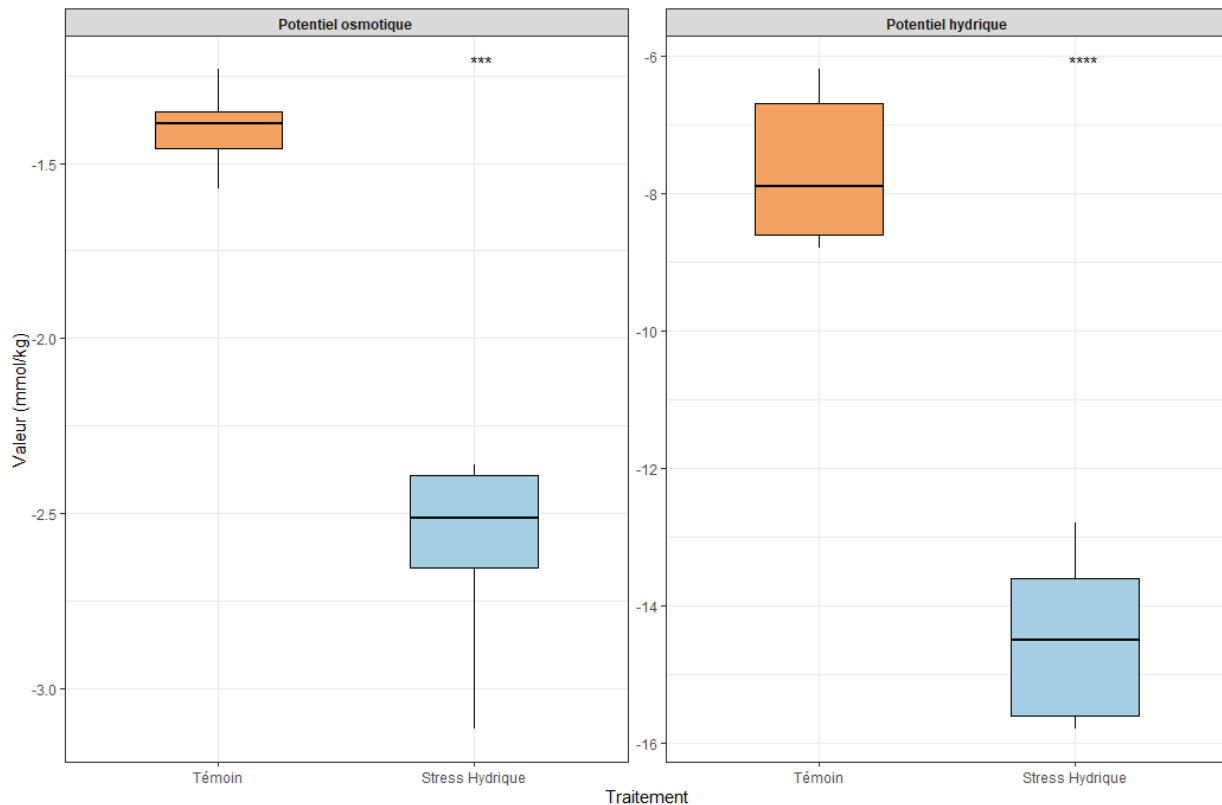


Figure 16 : Boxplots comparant les traitements Témoin et Stress hydrique pour le potentiel osmotique et le potentiel hydrique des feuilles d'Amarante. Les p-values ont été calculées à l'aide d'un test de Student, avec les niveaux de significativité indiqués par des astérisques ($p < 0.05$: *, < 0.01 : **, < 0.001 : ***, < 0.0001 : ****).

Le potentiel osmotique foliaire moyen est significativement plus faible (plus négatif) chez les plantes soumises au stress hydrique que chez les témoins ($p = 0,00034$), avec des valeurs respectives de $-2,61 \pm 0,31$ mmol/kg et $-1,40 \pm 0,13$ mmol/kg, soit une diminution de **86,5 %**.

Une diminution significative du potentiel hydrique a également été observée chez les plantes sous stress hydrique comparées aux témoins ($p = 2,3 \times 10^{-5}$), passant de $-7,64 \pm 1,15$ mmol/kg chez les témoins à $-14,46 \pm 1,28$ mmol/kg chez les plantes stressées, soit une diminution de **89,3 %**.

Densité stomatique

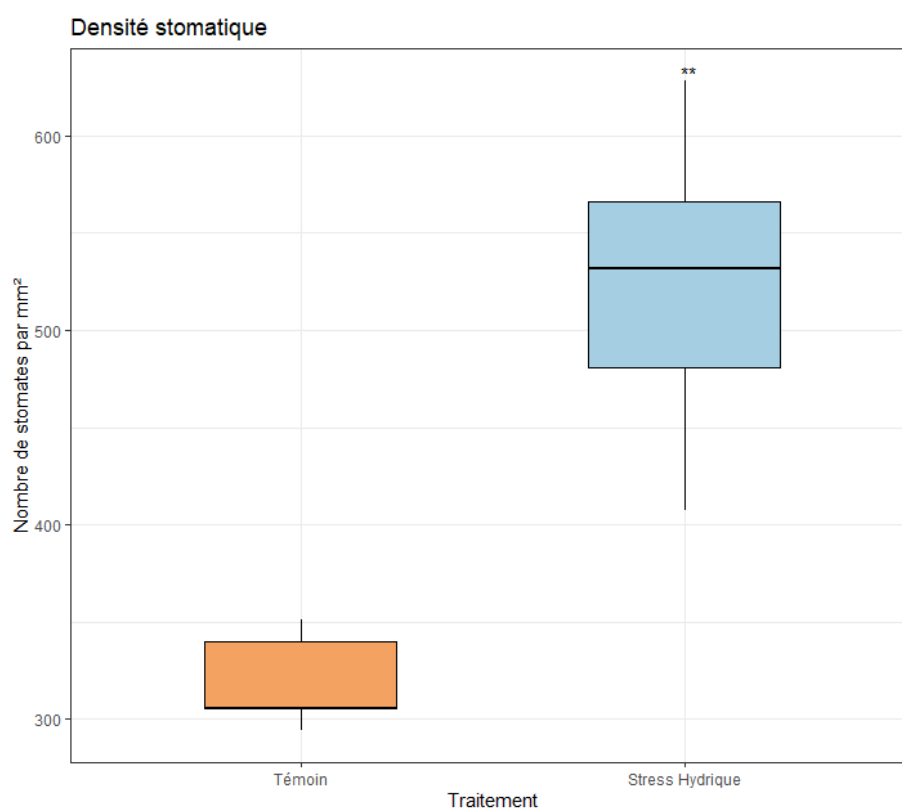


Figure 17 : : Boxplots comparant les traitements Témoin et Stress hydrique pour la densité stomatique des feuilles d'Amarante. Les p -values ont été calculées à l'aide d'un test de Student, avec les niveaux de significativité indiqués par des astérisques ($p < 0.05$: *; < 0.01 : **; < 0.001 : ***; < 0.0001 : ****).

La densité stomatique augmente significativement sous stress hydrique ($p = 0.0041$), atteignant **$522,92 \pm 83,87$ /mm²** contre **$319,19 \pm 24.62$ /mm²** en condition témoin (Figure 20).

Chlorophylle

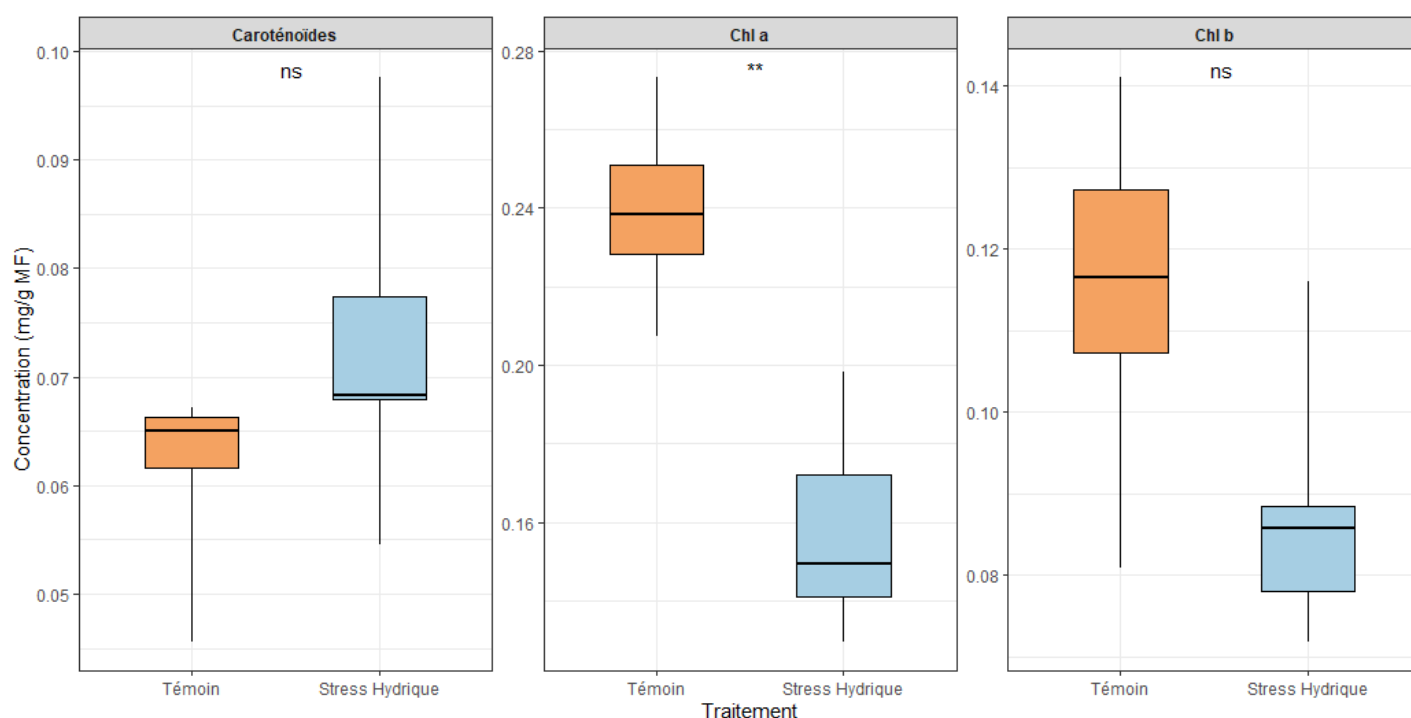


Figure 18 : Comparaison des concentrations en pigments photosynthétiques dans les feuilles d'*Amaranthus cruentus* soumises à deux régimes hydriques (Témoin vs Stress Hydrique). Les boxplots représentent les concentrations en chlorophylle a (Ca), chlorophylle b (Cb) et caroténoïdes totaux (C carot), exprimées en mg/g de matière fraîche (MF). Les p-values proviennent de tests de Student.

La concentration en chlorophylle a (Ca) est significativement plus faible sous stress hydrique $0,158 \pm 0,027$ mg/g MF que chez les témoins $0,24 \pm 0,025$ mg/g MF, avec une différence hautement significative ($p = 0,00116$).

Une tendance à la baisse est également observée pour la chlorophylle b (Cb), passant de $0,115 \pm 0,023$ mg/g MF chez les témoins à $0,088 \pm 0,017$ mg/g MF sous stress, bien que cette différence ne soit pas statistiquement significative ($p = 0,0714$).

Enfin, la concentration en caroténoïdes totaux (C carot) n'a pas été significativement modifiée par le stress hydrique ($p = 0,188$), bien que la moyenne tende à augmenter sous stress $0,073 \pm 0,016$ mg/g MF par rapport au témoin $0,061 \pm 0,0009$ mg/g MF.

ACP variables physiologiques

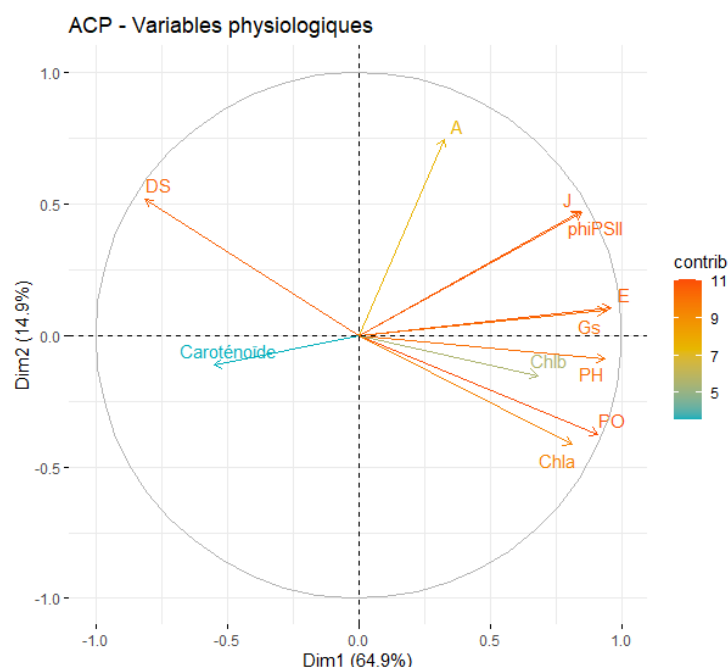


Figure 19 : Cercle des corrélations issu de l'ACP, montrant la projection des variables physiologiques dans le plan défini par les deux premières composantes principales (Dim1 et Dim2). Les variables sont : A (assimilation nette de CO_2), PhiPSII (rendement quantique effectif du PSII), E (transpiration), Gs (conductance stomatique), Chlb (teneur en chlorophylle b), PH (potentiel hydrique), PO (potentiel osmotique), Chla (teneur en chlorophylle a), J (vitesse de transport des électrons), Caroténoïde (teneur en caroténoïdes) et DS (densité stomatique). La couleur et la longueur des flèches indiquent la contribution relative de chaque variable à la structuration des axes.

Matrice de corrélation - Variables physiologiques

	DS	Caroténoïde	A	PhiPSII	J	Chlb	Chla	E	Gs	PO	PH
DS	1.00	0.19	0.01	-0.44	-0.43	-0.54	-0.94	-0.75	-0.74	-0.93	-0.79
Caroténoïde		1.00	0.10	-0.55	-0.56	-0.55	-0.11	-0.47	-0.48	-0.51	-0.51
A			1.00	0.53	0.53	0.12	0.17	0.42	0.42	-0.03	0.20
PhiPSII				1.00	1.00	0.50	0.46	0.84	0.79	0.61	0.77
J					1.00	0.50	0.45	0.83	0.78	0.60	0.76
Chlb						1.00	0.63	0.53	0.53	0.61	0.52
Chla							1.00	0.74	0.72	0.86	0.79
E								1.00	0.99	0.84	0.89
Gs									1.00	0.82	0.86
PO										1.00	0.90
PH											1.00

Figure 20 : Matrice de corrélation entre les variables physiologiques : A (assimilation nette de CO_2), PhiPSII (rendement quantique effectif du PSII), E (transpiration), Gs (conductance stomatique), Chlb (teneur en chlorophylle b), PH (potentiel hydrique), PO (potentiel osmotique), Chla (teneur en chlorophylle a), J (vitesse de transport des électrons), Caroténoïde (teneur en caroténoïdes) et DS (densité stomatique). Plus la valeur est proche de +1, plus la corrélation est forte et positive, tandis qu'une valeur proche de -1 indique une corrélation forte et négative.

ACP - Individus (Variables physiologiques)

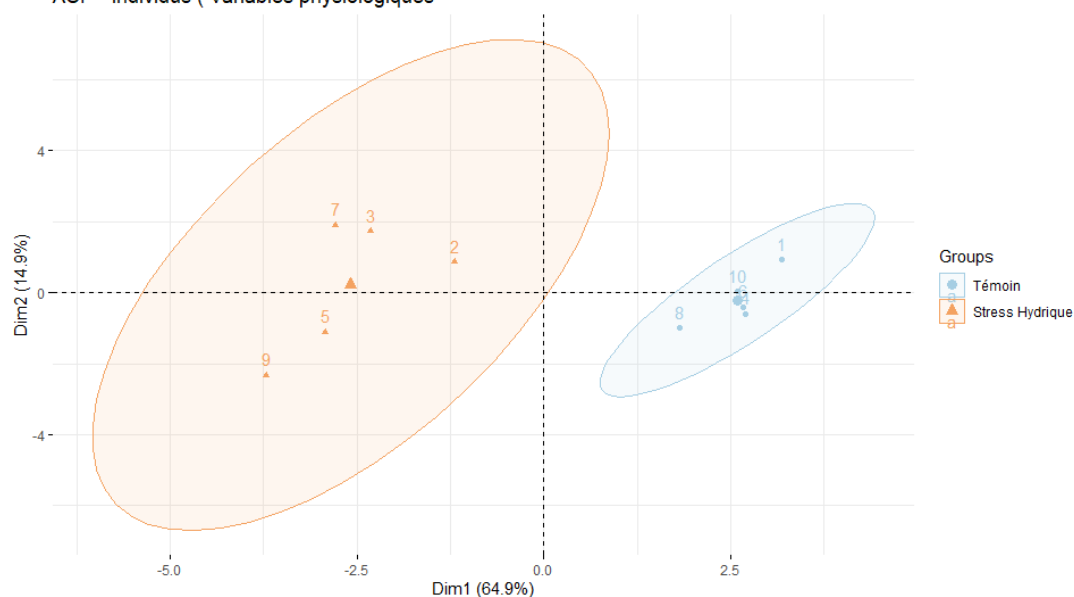


Figure 21 : Représentation des individus selon les deux premières composantes principales (Dim1 et Dim2) issues de l'ACP réalisée à partir des variables physiologiques. Chaque point correspond à un individu expérimental, coloré selon son traitement : Témoin (bleu) ou Stress hydrique (orange).

Sur la figure 19, on voit que Dim1 est principalement structuré par des variables liées à l'activité photosynthétique et à l'état hydrique : rendement quantique effectif du PSII (PhiPSII), vitesse de transport des électrons (J), transpiration (E), conductance stomatique (Gs), potentiel hydrique (PH), potentiel osmotique (PO) ; ainsi que les teneurs en chlorophylle *a* (Chla), chlorophylle *b* (Chlb) et assimilation nette de CO₂ (A), toutes orientées du côté des valeurs positives. Ces variables sont corrélées positivement entre elles. À l'inverse, la teneur en caroténoïdes est orientée vers le côté négatif de Dim1, ce qui indique qu'elle est corrélée négativement aux autres paramètres photosynthétiques. Dim2, moins discriminante (14,9 %), est influencée positivement par J et négativement par DS et PhiPSII.

Sur la figure 21, le plan formé par Dim1 et Dim2 résume près de 80 % de l'information contenue dans les données physiologiques. Les plantes témoins et celles soumises au stress hydrique se distinguent nettement le long de Dim 1 (64,9 % de variance expliquée), indiquant une réponse physiologique différenciée entre les deux traitements. Les plantes témoins se situent dans la partie droite du plan (valeurs positives sur Dim1) et les plantes soumises au stress hydrique occupent la partie gauche (valeurs négatives sur Dim1).

L'analyse conjointe des figures 19 et 21 montre que la séparation nette des groupes le long de Dim1 s'explique directement par la contribution des variables physiologiques projetées sur ce même axe. Les plantes témoins, regroupées du côté positif de Dim1 sur la figure 21, se caractérisent par des valeurs élevées des paramètres associés à l'activité photosynthétique et à l'état hydrique (A, PhiPSII, J, E, Gs, PH, Chla, Chlb et PO), comme l'illustre la direction des flèches sur la figure 19. À l'inverse, les plantes soumises au stress hydrique, situées du côté négatif de Dim1, se distinguent par une teneur plus élevée en caroténoïdes et par des valeurs plus faibles pour l'ensemble des autres paramètres. Ainsi, la répartition spatiale des individus sur le plan factoriel reflète directement la structure du cercle de corrélation.

La matrice de corrélation (figure 20) montre que la densité stomatique (DS) est fortement et négativement associée à la chlorophylle *a* ($r = -0,94$), à la transpiration ($r = -0,75$), à la conductance stomatique ($r = -0,74$), ainsi qu'aux potentiels osmotique ($r = -0,93$) et hydrique ($r = -0,79$). Les caroténoïdes présentent également des corrélations modérées et négatives avec la plupart des paramètres sauf avec l'assimilation nette de CO₂ ($r = 0,10$). L'assimilation nette de CO₂ (A) est modérément et positivement corrélée à phiPSII ($r = 0,53$), J ($r = 0,53$), Gs ($r = 0,42$) et E ($r = 0,42$). Les paramètres liés à l'efficacité photochimique et aux échanges gazeux (phiPSII, J, Chl *a*, Chl *b*, E, Gs) sont fortement corrélés entre eux, avec par exemple phiPSII et J ($r = 1$), Chl *a* et E ($r = 0,74$) et également E et Gs ($r = 0,99$). Enfin, les potentiels osmotiques et hydriques présentent une corrélation très élevée ($r = 0,90$).

Paramètres biochimiques

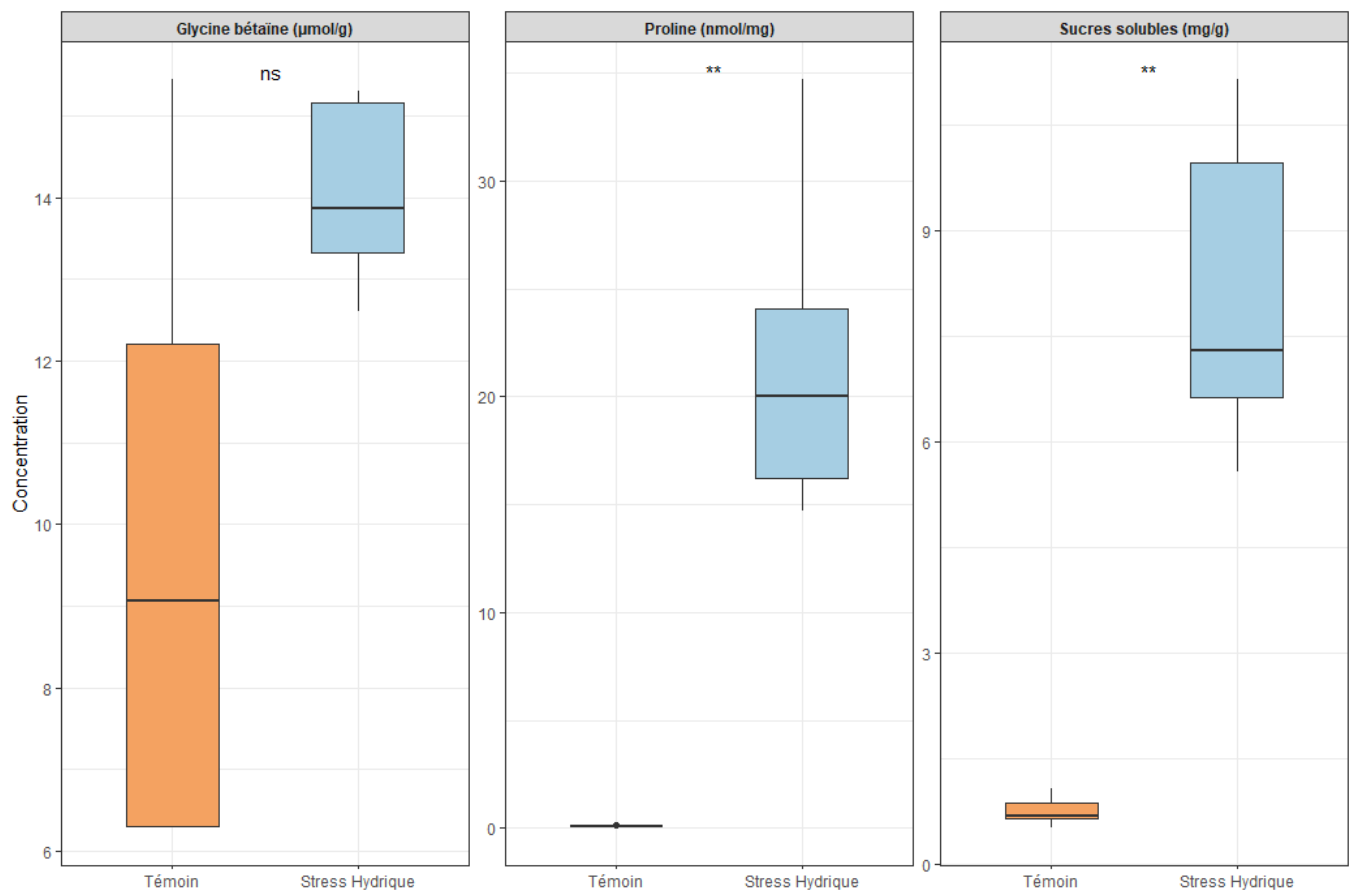


Figure 22 : Effets du stress hydrique sur les teneurs foliaires en proline (A), sucres solubles totaux (B) et glycine bétaine (C). Les boxplots représentent la distribution des concentrations mesurées par traitement, avec les médianes, les quartiles. Les p-values ont été calculées à l'aide d'un test de Student, avec les niveaux de significativité indiqués par des astérisques ($p < 0.05$: *, < 0.01 : **, < 0.001 : ***, < 0.0001 : ****).

Le stress hydrique a significativement modifié les concentrations en osmolytes. En effet, la teneur en proline est passée de **$0,08 \pm 0,05$ nmol/mg MF** chez les témoins à **$21,9 \pm 8,01$ nmol/mg MF** chez les plantes stressées ($p = 0,0036$), soit une multiplication par **274**.

Les sucres solubles ont également augmenté de manière significative, passant de **$0,77 \pm 0,21$ mg/g MF** à **$8,13 \pm 2,34$ mg/g MF** sous stress ($p = 0,00207$).

Enfin, bien que la glycine bétaine présente une tendance à la hausse avec le stress, passant de **$9,86 \pm 3,97$ μmol/g MF** à **$14,06 \pm 1,17$ μmol/g MF**, cette différence n'est pas statistiquement significative ($p = 0,076$).

2. Bénin

Mesures de croissance

Hauteur

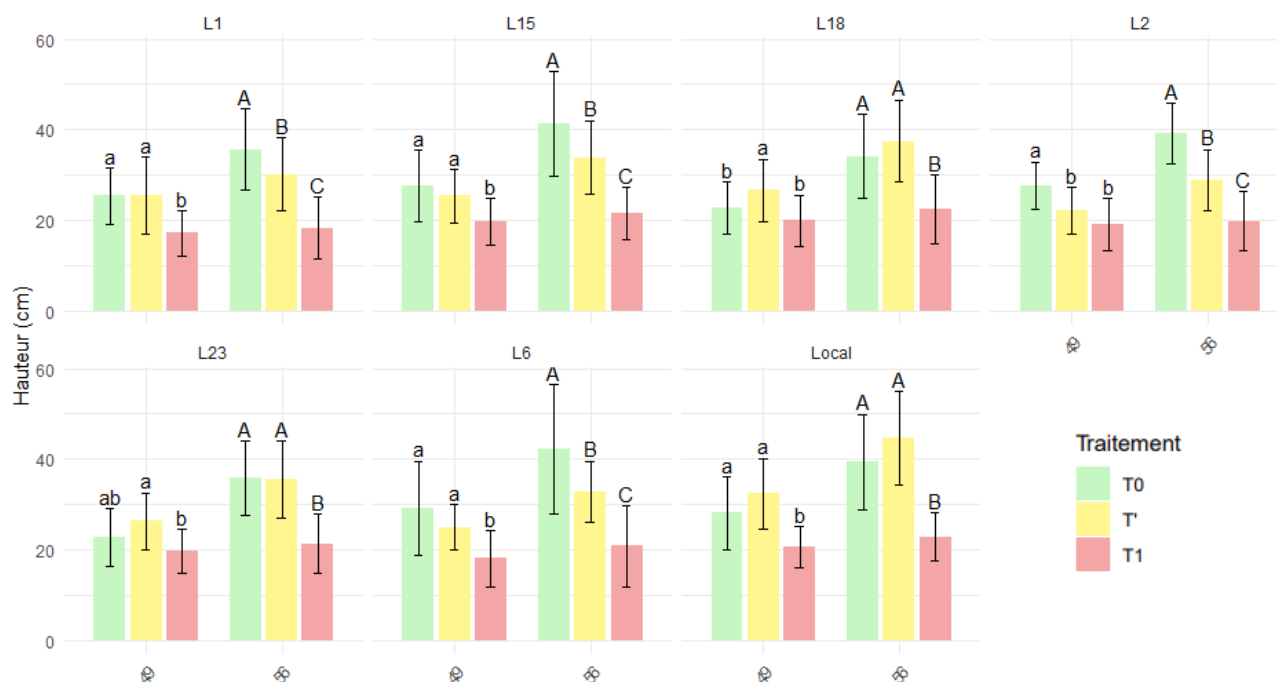


Figure 23 : Effet des régimes hydriques (T1 : 0 mL, T' : 150 mL et T0 : 300 mL/plante/jour) sur la hauteur de sept variétés d'*Amaranthus cruentus*, 49 et 56 jours après réalisation du semis (Dps). Des lettres distinctes indiquent des différences significatives entre génotypes selon le test de Tukey HSD ($p < 0,05$). Les lettres sont attribuées, pour chaque traitement, en ordre alphabétique décroissant selon la hauteur moyenne.

L'analyse de la variance (Annexe 3) réalisée met en évidence que la hauteur des plantes est significativement influencée par la variété, le traitement hydrique et le nombre de jours après application du stress (Dps). Des effets significatifs ont également été détectés pour plusieurs interactions, notamment variété x traitement et traitement x Dps, indiquant que la réponse au stress varie selon la combinaison de ces facteurs. Un effet de bloc a également été observé, justifiant la prise en compte de la variabilité spatiale dans l'essai.

Les résultats à 7 jours après application du stress (soit 49 jours après semis) montrent que les plantes témoins (T0) et modérément arrosées (T') conservent une hauteur significativement plus élevée que les plantes soumises à une restriction sévère (T1) pour la majorité des génotypes (L1, L15, L2, L6 et Locale) (figure 26). Cela indique un impact rapide du déficit hydrique sévère sur la croissance. Les génotypes L18 et L23 constituent une exception, où les plantes T' sont plus hautes que les T0 à 7 jours mais tout de même plus haute que les T1.

À 14 jours après l'application du stress (56 Dps), l'effet des traitements devient encore plus marqué. Dans la majorité des génotypes (L1, L15, L2 et L6) une hiérarchie claire se dessine : $T0 > T' > T1$, avec des différences significatives entre les trois modalités.

	L1	L2	L6	L15	L18	L23	Locale
T0	ab	ab	a	ab	b	ab	ab
T'	cd	d	bcd	bcd	b	bc	a
T1	a	a	a	a	a	a	a

Tableau 5 : Comparaison de la hauteur de sept variétés au sein de chaque traitement à 56 Dps. Les lettres indiquent des différences significatives entre génotypes (test de Tukey HSD, $p < 0,05$), attribuées par ordre décroissant de la hauteur moyenne.

À 14 jours après l'application du stress soit 56 jours après semis, L18 présente la hauteur moyenne la plus faible en condition témoin ($34,1 \pm 9,2$ cm) tandis que L6 affiche la plus élevée ($42,2 \pm 14,3$ cm). Sous stress modéré, Locale ($44,7 \pm 6,8$ cm) atteint la plus grande hauteur, suivi de L18 ($37,5 \pm 9,1$ cm) tandis que L2 ($28,9 \pm 6,8$ cm) se classe en dernière position. En condition de stress sévère, aucune différence significative de hauteur n'est observée entre les génotypes.

Nombre de feuilles

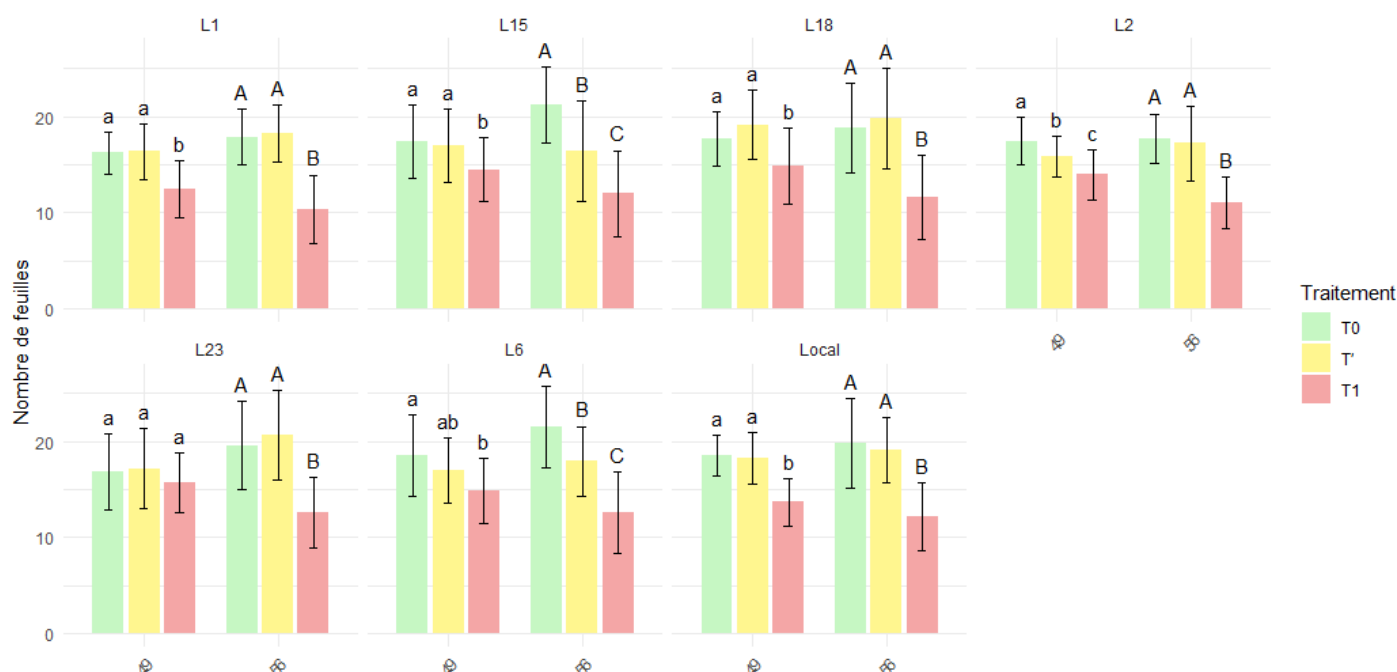


Figure 24 : Effet des régimes hydriques (T1 : 0 mL, T' : 150 mL et T0 : 300 mL/plante/jour) sur le nombre de feuilles de sept variétés d'*Amaranthus cruentus*, 49 et 56 jours après semis (Dps). Des lettres distinctes indiquent des différences significatives entre génotypes selon le test de Tukey HSD ($p < 0,05$). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre traitements (test de Tukey HSD, $p < 0,05$).

L'analyse de la variance (Annexe 3) montre que le nombre de feuilles est significativement influencé par la variété, le traitement ainsi que l'interaction variété x traitement, l'interaction traitement x Dps, et l'interaction variété x traitement x Dps. Un effet significatif du bloc est également observé, tandis que Dps seul n'a pas d'effet significatif.

42 jours après les semis, soit 7 jours après application du stress, le nombre de feuilles est significativement réduit sous traitement sévère (T1) par rapport à T0 et T' pour tous les

génotypes sauf pour L23 où aucune différence significative n'est observée entre modalités.

	L1	L2	L6	L15	L18	L23	Locale
T0	b	b	a	a	ab	ab	ab
T'	abc	bc	abc	c	ab	a	abc
T1	a	a	a	a	a	a	a

Tableau 6 : Comparaison du nombre de feuilles de sept variétés au sein de chaque traitement à 56 JAS. Les lettres indiquent des différences significatives entre génotypes (test de Tukey HSD, $p < 0,05$), attribuées par ordre décroissant.

La comparaison entre génotypes au sein de chaque traitement met en évidence que, sous condition témoin (T0), L6 et L15 présentent un nombre de feuilles supérieur à L1 et L2. Sous T', L23 se distingue par son nombre de feuilles le plus élevé tandis que L15 possède le nombre de feuilles le plus faible. En stress sévère (T1), aucun génotype ne diffère significativement des autres.

Teneur en eau

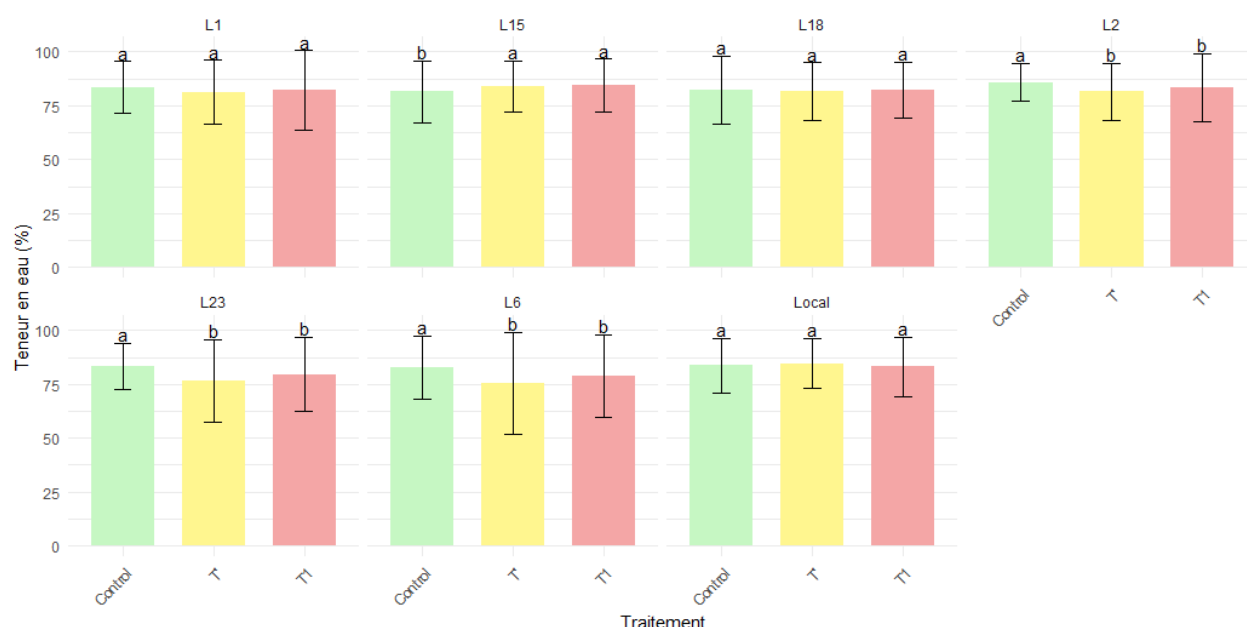


Figure 25 : Effet des régimes hydriques (T1 : 0 mL, T' : 150 mL et Control(T0) : 300 mL/plante/jour) sur la teneur en eau (TE) des parties aériennes des sept cultivars d'*Amaranthus cruentus*. Les barres représentent les moyennes $\pm$ écart-types. Les lettres indiquent des différences significatives entre traitements (test de Tukey HSD, $p < 0,05$).

L'analyse de la variance (Annexe 4) met en évidence un effet significatif de la teneur en eau des feuilles selon la variété, le traitement hydrique appliqué ainsi que par l'interaction variété x traitement.

Sur le graphique (figure 25), plusieurs variétés présentent des différences nettes entre traitements. Par exemple, L2, L6 et L23 montrent une diminution marquée de la teneur en eau sous stress (T' ou T1) par rapport au témoin (T0). La variété L15 constitue un cas particulier, le témoin ayant une teneur en eau significativement plus faible que sous stress hydrique modéré ou sévère. À l'inverse, pour les variétés L1, L18 et Locale, aucune différence notable n'est observée entre traitements.

	L1	L2	L6	L15	L18	L23	Locale
T0	ab	a	ab	b	b	ab	ab
T'	a	a	b	a	a	b	a
T1	abc	ab	c	a	abc	bc	ab

Tableau 7 : Comparaison de la teneur en eau total de sept variétés au sein de chaque traitement. Les lettres indiquent des différences significatives entre génotypes (test de Tukey HSD, $p < 0,05$), attribuées par ordre décroissant.

Le tableau 7 met en évidence des différences significatives de teneur en eau foliaire entre variétés au sein de chaque traitement. En condition témoin (T0), la teneur en eau la plus élevée est observée chez L2 (85,91 % $\pm$ 8,61), tandis que L15 (81,44 % $\pm$ 14,17) et L18 (82,28 % $\pm$ 15,97) présentent les valeurs les plus faibles. Sous stress modéré (T'), les variétés L1, L2, L15, L18 et Locale affichent les valeurs de teneur en eau les plus élevées tandis que L6 et L23 les plus faibles. En stress sévère (T1), L18 atteint la plus forte teneur (82,35 % $\pm$ 12,92), tandis que L6 enregistre la plus basse (79,02 % $\pm$ 19,11).

Analyse des paramètres de reproduction

Floraison

	L1	L2	L6	L15	L18	L23	Locale
T0	61 ± 8,9a	61 ± 2,6ab	62,3 ± 4,9a	62,3 ± 2,3a	58 ± 2a	64 ± 3,5a	64,7 ± 4,2a
T'	64,7 ± 5,8a	64,7 ± 1,2a	57 ± 5,2a	55,3 ± 3,8a	53 ± 3,5a	55,3 ± 4a	60 ± 0a
T1	63,3 ± 10,8a	58,3 ± 2,1b	58 ± 1a	53,7 ± 2,5a	59,7 ± 5,7a	57,3 ± 7,8a	59,3 ± 0,6a

Tableau 8 : Effet des régimes hydriques (T1 : 0 mL, T' : 150 mL et T0 : 300 mL/plante/jour) sur la **date de début de floraison** chez sept variétés d'*Amaranthus cruentus*. Les valeurs correspondent aux moyennes ± écarts-types du nombre de jour post semis (Dps). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre traitements (test de Tukey HSD, $p < 0,05$).

	L1	L2	L6	L15	L18	L23	Locale
T0	11 ± 9,3a	10,3 ± 5,5a	6,3 ± 1,5a	14,7 ± 2,9a	7,3 ± 3,1a	6 ± 1,7a	7 ± 1a
T'	5,3 ± 0,6a	6,7 ± 2,5a	8,3 ± 4,5a	7,3 ± 1,5b	11 ± 3,5a	7,3 ± 2,1a	8 ± 0a
T1	11 ± 5,3a	13 ± 1a	8,7 ± 3,2a	7,7 ± 1,5b	7,3 ± 1,5a	11 ± 3,5a	6 ± 2,6a

Tableau 9 : Effet des régimes hydriques (T1 : 0 mL, T' : 150 mL et T0 : 300 mL/plante/jour) sur le **délai entre la date de début de floraison et l'atteinte de 50 % de floraison** chez sept variétés d'*Amaranthus cruentus*. Les valeurs correspondent aux moyennes ± écarts-types. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre traitements (test de Tukey HSD, $p < 0,05$).

	L1	L2	L6	L15	L18	L23	Locale
T0	72,3 ± 1,2a	71,3 ± 2,9a	68,7 ± 4 a	67 ± 5,2 a	65,3 ± 2,3a	70 ± 5,2a	71,9 ± 3,2 a
T'	70 ± 5,2a	71,3 ± 2,9a	65,3 ± 2,3a	62,7 ± 2,3a	64 ± 0a	62,7 ± 2,3a	69 ± 0 ab
T1	74,3 ± 5,5a	71,3 ± 2,9a	66,7 ± 2,3a	61,3 ± 2,3a	67 ± 5,2a	68,3 ± 4,5a	65,3 ± 2,3 b

Tableau 10 : Effet des régimes hydriques (T1 : 0 mL, T' : 150 mL et T0 : 300 mL/plante/jour) sur la **date de 50% de floraison** chez sept variétés d'*Amaranthus cruentus*. Les valeurs correspondent aux moyennes ± écarts-types du nombre de jour post semis (Dps). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre traitements (test de Tukey HSD, $p < 0,05$).

L'analyse de la variance (Annexe 5) montre que la date de début de floraison est significativement influencée par la variété, tandis qu'aucun effet significatif n'est observé pour le traitement ou les interactions. L'intervalle entre le début de floraison et l'atteinte de 50% de floraison n'est pas significativement affecté par aucun facteur (variété, traitement, bloc ou interactions). Pour finir, la date de 50 % est seulement significativement affecté par le traitement et la variété mais par aucune interaction.

Les résultats présentés en tableau 8, 9 et 10 confirment ces analyses. Pour la date de début de floraison, seul le génotype L2 présente une différence significative entre traitements : la floraison est plus précoce chez les plantes non arrosées, tandis qu'elle est plus tardive chez celles soumises à un arrosage partiel.

Concernant l'intervalle entre le début et 50 % de floraison, il varie de 5 à 15 jours en moyenne selon les génotypes et les traitements. Seul le génotype L15 présente une différence significative entre modalités d'irrigation, avec un intervalle plus long en condition témoin ($14,7 \pm 2,9$ jours) qu'en absence d'arrosage ($7,7 \pm 1,5$ jours).

Pour ce qui est de la date de 50 % de floraison, seul le cultivar Locale montre une différence entre traitements. La floraison est plus tardive chez les plantes témoins (71.9 ± 3.2 jours) par rapport aux plantes en stress hydrique (65.3 ± 2.3 jours).

	L1	L2	L6	L15	L18	L23	Locale
T0	a	a	a	a	a	a	a
T'	ab	a	ab	b	ab	b	ab
T1	a	ab	ab	b	ab	ab	ab

Tableau 11 : Comparaison de la date à 50 % de floraison entre les différents cultivars d'*Amaranthus cruentus*, en fonction des traitements appliqués (T1 : 0 mL, T' : 150 mL et T0 : 300 mL/plante/jour). Les lettres indiquent les groupes statistiques issus du test de Tukey.

La comparaison des dates de 50 % de floraison entre les différentes lignées révèle une variabilité significative entre cultivars au sein de chaque traitement (Tableau 11). En condition témoin, aucune différence significative entre cultivars est reportée. Sous stress modéré, les lignées L15 ($20,7 \pm 2,3$) et L23 ($20,7 \pm 2,3$) ont fleuri le plus précocement tandis que L2 plus tardivement ($29,3 \pm 2,9$). En sévérité maximale, L1 présente une floraison significativement plus précoce ($32,3 \pm 5,5$), alors que L15 demeure le plus tardif ($19,3 \pm 2,3$).

Viabilité pollinique

	L1	L2	L6	L15	L18	L23	Locale
T0	27,3 ± 31,5a	76,5 ± 19,0a	51,2 ± 35,7a	53,2 ± 13,1a	65,0 ± 30,0a	59,3 ± 20,3a	35,6 ± 22,8a
T'	35,7 ± 27,8a	67,2 ± 28,9a	45,0 ± 36,3a	39,2 ± 41,1a	51,9 ± 26,0a	60,1 ± 29,8a	49,5 ± 28,7a
T1	46,2 ± 27,6a	37,3 ± 35,5a	58,1 ± 33,3a	19,0 ± 24,6a	41,4 ± 19,9a	31,5 ± 21,6a	46,8 ± 30,0a

Tableau 12 : Effet des régimes hydriques (0, 150 et 300 mL/plante/jour) sur le pourcentage de pollen viable chez sept génotypes d'*Amaranthus cruentus*. Les valeurs sont exprimées en moyennes ± écarts-types. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre traitements au sein d'un même génotype (test de Tukey HSD, $p < 0,05$).

	L1	L2	L6	L15	L18	L23	Locale
T0	b	a	ab	ab	ab	ab	ab
T'	a	a	a	a	a	a	a
T1	a	a	a	a	a	a	a

Tableau 13 : Comparaison du pourcentage de pollen viable de sept variétés au sein de chaque traitement. Les lettres indiquent des différences significatives entre génotypes (test de Tukey HSD, $p < 0,05$), attribuées par ordre décroissant

L'analyse de la variance (Annexe 5) ne met en évidence aucun effet significatif du traitement hydrique, de la variété ou du bloc sur la viabilité pollinique. Aucune interaction significative n'est non plus observée.

Aucune différence significative entre les traitements au sein d'un même génotype n'est constatée. Les écarts-types relativement élevés indiquent une variabilité importante entre répétitions.

En comparant les génotypes, tous traitements confondus, seule L2 se distingue par une viabilité pollinique significativement plus élevée, tandis que L1 affiche les valeurs les plus faibles.

Nombre d'inflorescences

	L1	L2	L6	L15	L18	L23	Locale
T0	1.87 ± 1.92 b	2.47 ± 2.27 a	4.75 ± 4.01 a	4.89 ± 3.64 a	4.59 ± 3.73 b	3.16 ± 2.13 b	2.50 ± 2.76 b
T'	6.06 ± 5.26 a	3.70 ± 3.25 a	5.54 ± 3.65 a	5.50 ± 4.26 a	5.59 ± 4.11 a	5.53 ± 3.95 ab	5.63 ± 4.40 a
T1	4.88 ± 4.65 ab	4.00 ± 3.90 a	6.43 ± 4.06 a	6.12 ± 4.80 a	7.33 ± 4.54 a	6.89 ± 5.96 a	6.21 ± 4.87 a

Tableau 14 : Effet des régimes hydriques (0, 150 et 300 mL/plante/jour) sur le nombre d'inflorescences chez sept génotypes d'*Amaranthus cruentus*. Les valeurs sont exprimées en moyennes ± écarts-types. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre traitements au sein d'un même génotype (test de Tukey HSD, $p < 0,05$).

L'analyse de la variance (Annexe 5) révèle que le nombre d'inflorescences est significativement influencé par le bloc, la variété, le traitement. En revanche, aucune interaction significative n'est observée entre variété et traitement, ni entre bloc et traitement.

Les différences entre traitements sont statistiquement significatives pour plusieurs génotypes. Chez L1, L18 et Locale, les plantes modérément arrosées produisent un nombre d'inflorescences supérieur aux témoins. En condition de stress sévère, L23 augmente son nombre d'inflorescence par rapport aux témoins. Cependant, aucune diminution du nombre d'inflorescences n'a lieu en déficit hydrique modéré ou sévère.

Taille des inflorescences

	L1	L2	L6	L15	L18	L23	Locale
T0	9,12 ± 5,25 a	14,50 ± 8,36 a	16,80 ± 6,95 b	23,70 ± 7,14 a	20,80 ± 7,84 a	19,10 ± 6,22 b	19,80 ± 9,43 a
T'	17,10 ± 9,00 a	18,10 ± 9,60 a	19,90 ± 8,29 ab	25,70 ± 7,76 a	22,20 ± 4,50 a	25,90 ± 7,33 a	23,70 ± 7,60 a
T1	19,70 ± 9,60 a	20,50 ± 11,70 a	23,40 ± 5,91 a	23,70 ± 7,91 a	23,40 ± 7,99 a	17,40 ± 8,04 b	23,50 ± 7,00 a

Tableau 15 : Effet des régimes hydriques (0, 150 et 300 mL/plante/jour) sur la taille des inflorescences chez sept génotypes d'*Amaranthus cruentus*. Les valeurs sont exprimées en moyennes ± écarts-types. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre traitements au sein d'un même génotype (test de Tukey HSD, $p < 0,05$).

L'analyse de la variance (Annexe 5) montre que la taille des inflorescences est significativement influencée par le bloc, la variété, le traitement ainsi que par leur 3 interactions. Aucune interaction significative n'est toutefois détectée entre variété et traitement.

Le tableau 15 montre que seules les variétés L6 et L23 présentent des différences significatives de taille d'inflorescences entre traitements. Chez L6, les inflorescences sont plus longues en conditions de stress hydrique (jusqu'à $23,4 \pm 5,9$ cm) comparées aux témoins ($16,8 \pm 7,0$ cm). Une tendance similaire est observée chez L23, les inflorescences étant également plus longues en stress hydrique modéré. Pour les autres génotypes, aucune différence significative n'est relevée.

Discussion

Réponse d'*Amaranthus cruentus* au stress hydrique et salin en conditions contrôlées en Belgique

Réponses d'*Amaranthus cruentus* au stress salin

Dans notre essai, la teneur moyenne en Na^+ mesurée sur l'ensemble des plantules atteignait 32,89 mg/g MS, avec un rapport Na^+/K^+ de 0,637. À titre de comparaison, Cardoso de Lima (2023), a rapporté sous 75 mM de NaCl une teneur maximale de Na^+ de 15 mg/g MS dans les feuilles et dans les tiges. Dans cette même étude, le rapport Na^+/K^+ atteignait 0,35 dans les feuilles, et il était environ trois fois plus faible dans les tiges [89]. Ces résultats, bien que mesurés sur des fractions végétales différentes (plantule entière dans notre cas, feuilles et tiges séparément chez Cardoso de Lima), suggère que les plantules de notre essai ont accumulé une charge ionique en sodium globalement plus élevée, ce qui pourrait expliquer leur mortalité rapide.

Par ailleurs, l'application du stress salin a été réalisée le jour même du repiquage, ce qui a entraîné une superposition immédiate d'un stress de transplantation et d'un stress ionique intense, ce qui a probablement amplifié les effets toxiques du Na^+ .

Douze jours après l'installation du stress salin, soit 33 jours après semis, 70 % des plantes étaient déjà mortes, et la mortalité totale a suivi peu après. Face à ces pertes importantes, nous avons donc concentré notre analyse sur la réponse des plantes au stress hydrique.

Réponses morphologiques d'*Amaranthus cruentus* au stress hydrique et impact sur le rendement.

En Belgique, un essai en conditions contrôlées en serre a été conduit sur la variété 'Locale' d'*Amaranthus cruentus* afin d'évaluer l'effet d'un stress hydrique sévère sur différents paramètres morphologiques, physiologiques et biochimiques de la plante.

En serre, le déficit hydrique a entraîné chez *A. cruentus* 'Locale' une réduction significative de la hauteur, du nombre de feuilles, de la biomasse fraîche des tiges et des feuilles ainsi que du nombre de nœuds, par rapport aux témoins. La teneur en eau des tissus (tiges et feuilles) a également diminué sous stress hydrique.

Ces observations concordent avec celles rapportées par Jamalluddin et al. (2021), qui montrent, pour plusieurs génotypes d'amarante, une diminution significative de la teneur en eau relative des feuilles (RWC) avec le dessèchement du sol. Leurs mesures indiquent, selon les essais, une réduction du RWC de 90 % à 76 %, ou encore de 90 % à 61 % en stress hydrique sévère [90]. Dans notre essai, une tendance similaire a été observée, la teneur en eau des feuilles passant de 82.7 % à 69.2 % sous stress hydrique.

La baisse de la teneur en eau des feuilles observée en Belgique est cohérente avec la diminution du ratio TW/DW (poids turgescent/poids sec) rapportée par Liu et Stützel (2002), indicateur d'une perte d'eau dans les tissus foliaires. Dans leur étude sur amarante à feuilles, ce ratio, représentant le rapport entre poids turgescent et poids sec, variait de 8 à 12 en condition bien irriguée et tombait à 6 à 9 sous déficit hydrique [91].

Par ailleurs, les résultats publiés par Yarnia et al. (2013) sur *Amaranthus hypochondriacus* × *A. hybridus* confirment que le déficit hydrique sévère réduit la biomasse totale, le nombre de feuilles et le nombre de ramifications [92].

De manière générale, les résultats de la littérature mettent en évidence une diminution de la teneur en eau et de la croissance des amarantes soumises à un stress hydrique sévère. La concordance entre ces observations et celles obtenues dans notre essai sur le cultivar « Locale » souligne que la réduction de la biomasse et de la teneur en eau constitue des paramètres pertinents comme indicateurs précoces de la sensibilité à la sécheresse.

Réponses physiologiques d'*Amaranthus cruentus* au stress hydrique

Dans cette étude, le stress hydrique a entraîné une réduction significative de la transpiration (E), de la conductance stomatique (Gs), du rendement quantique effectif du PSII (Φ PSII), de la vitesse de transport des électrons (J) et une meilleure efficacité de l'utilisation de l'eau (Water Use Efficiency, WUE). Le WUE correspond au ratio entre l'assimilation nette du CO₂ et la transpiration (E).

Chez l'amarante à feuilles, la réduction de la transpiration observée en conditions de déficit hydrique résulte principalement d'une diminution de la conductance stomatique [93]. Dans notre expérience, Gs et E diminuent significativement.

L'augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau peut s'expliquer par le fait que, sous déficit hydrique, la réduction du taux de transpiration est proportionnellement plus importante que celle de la photosynthèse nette, qui n'a pas diminué significativement. Il convient de souligner que les amarantes, possédant un métabolisme photosynthétique de type C₄, présentent une efficacité élevée de fixation du CO₂ et maintiennent leur activité photosynthétique même lorsque la fermeture stomatique limite l'entrée de CO₂ dans les feuilles [94].

Une étude menée sur deux génotypes de maïs (aussi une plante en C₄) a rapporté un effet similaire sous stress hydrique et salin modérés, où l'iWUE (intrinsic Water Use Efficiency) augmentait, en partie grâce à une diminution de la conductance stomatique (Gs) [95]. De même, une expérience en serre sur deux espèces de sarrasin (*Fagopyrum esculentum* et *F. tataricum*), des plantes en C₃, a montré que la WUE instantanée augmentait chez *F. esculentum* en condition de stress hydrique [96]. Le maintien d'une WUE élevée en conditions de sécheresse est considéré comme un mécanisme d'évitement chez certaines plantes [97].

Une expérience sur du maïs, dans laquelle les plantes ont été soumises à deux épisodes de sécheresse (modéré et sévère), a montré une diminution significative du rendement quantique effectif du PSII, ce qui coïncide avec nos résultats [98]. Ce résultat indique que le stress hydrique limite l'efficacité photochimique et donc la capacité photosynthétique des feuilles.

Dans notre expérience, le rendement quantique effectif du PSII présentait une corrélation parfaite ($r = 1$) avec la vitesse de transport des électrons (J), Cela s'explique par le fait que J n'est pas une mesure indépendante, mais un paramètre calculé directement à partir de Φ_{PSII} selon la formule : $J = \Phi_{PSII} \times 0,5 \times 0,84 \times \text{intensité lumineuse}$ [99].

Dans mes résultats, la densité stomatique a significativement augmenté sous stress hydrique, tandis que la conductance stomatique a diminué. Ces observations suggèrent que, bien que le nombre de stomates par unité de surface foliaire soit plus élevé, leur ouverture est réduite, voire minimale, afin de limiter les pertes en eau. Ce comportement est cohérent avec la stratégie des plantes soumises à un stress hydrique sévère, qui tendent à maintenir leurs stomates partiellement fermés pour assurer une certaine photosynthèse et assurer leur survie [26].

Par ailleurs, si la surface des feuilles est réduite sous stress hydrique, l'augmentation apparente de la densité stomatique pourrait résulter non pas d'une production accrue de stomates, mais de la réduction de la taille des cellules épidermiques. Dans ce cas, le nombre total de stomates par feuilles resterait similaire, mais leur concentration par unité de surface serait plus élevée, expliquant ainsi les valeurs observées. Cependant, l'absence de mesure de surface des feuilles ne nous permet pas de le confirmer.

Dans notre étude, la concentration en chlorophylle *a* (Chl *a*) a diminué significativement sous stress hydrique par rapport au témoin, tandis que la chlorophylle *b* (Chl *b*) a présenté une baisse non significative. Ces observations rejoignent partiellement les tendances rapportées dans la littérature. En effet, une étude réalisée sur *A.tricolor* a montré une réduction significative et progressive de la chlorophylle *a* et *b* avec l'augmentation de la sévérité du déficit hydrique [100]. De même, une autre étude réalisée sur 7 espèces d'amarante a rapporté une diminution de la chlorophylle *a* et *b* dans toutes les espèces étudiées, quel que soit le degré de stress hydrique appliqué [101]. Dans notre cas, l'absence de diminution significative de la chlorophylle *b* pourrait s'expliquer par une variabilité intra-traitement plus importante ou par une sensibilité moindre de ce pigment spécifique au stress hydrique dans les conditions expérimentales testées.

En tant que précurseurs de l'acide abscissique (ABA), les caroténoïdes jouent un rôle important dans le développement et l'adaptation des plantes à leur environnement. Ils protègent directement les photosystèmes en neutralisant les ROS (Reactive Oxygen Species) et en dissipant l'excès d'énergie lumineuse via le NPQ (Non-Photochemical Quenching) [102]. Une augmentation de leur teneur peut ainsi contribuer à améliorer la capacité des plantes à faire face à des conditions environnementales défavorables [103].

Ce rôle est illustré par une étude sur l'*Amaranthus tricolor*, où la teneur en caroténoïdes totaux augmentait significativement sous stress hydrique [101]. Dans notre étude, une tendance similaire est observée, la concentration en caroténoïdes totaux étant plus élevée sous stress hydrique que chez les témoins, bien que cette différence ne soit pas statistiquement significative.

Ajustement osmotique d'*Amaranthus cruentus* sous stress hydrique

L'ajustement osmotique repose sur l'accumulation nette de solutés en réponse à une diminution du potentiel hydrique de l'environnement cellulaire, ce qui réduit le potentiel osmotique et favorise l'entrée d'eau dans les cellules, contribuant ainsi au maintien de la turgescence [104], [105]. Ce processus permet aux plantes de préserver leur activité métabolique malgré un déficit hydrique [106].

Dans notre étude, l'application d'un stress hydrique a induit une réduction significative à la fois du potentiel osmotique et du potentiel hydrique foliaire par rapport aux témoins. Ces deux paramètres présentaient par ailleurs une forte corrélation positive ($r = 0,9$), soulignant leur interdépendance dans la réponse physiologique au stress. L'ensemble des données met en évidence un réseau de corrélations physiologiques, le potentiel osmotique étant fortement lié à la transpiration ($r = 0,99$) et à la conductance stomatique ($r = 0,82$), tandis que le potentiel hydrique présentait également de fortes corrélations avec la transpiration ($r = 0,84$) et la conductance stomatique ($r = 0,82$).

Ces corrélations mettent en évidence le lien direct entre la régulation stomatique, les flux de transpiration et l'ajustement osmotique, qui ensemble permettent de maintenir un gradient de potentiel hydrique favorable à l'entrée d'eau dans les tissus tout en limitant les pertes. La diminution simultanée des potentiels hydrique et osmotique observée dans nos résultats confirme l'activation d'un mécanisme d'ajustement permettant de préserver l'activité métabolique sous déficit hydrique [106].

Le stress hydrique a eu un impact considérable sur la production de proline. En effet, sa teneur foliaire a été multipliée par un facteur supérieur à 250 par rapport aux témoins, ce qui confirme l'importance de cet acide aminé dans l'ajustement osmotique des amarantes en stress hydrique. Plusieurs études ont montré que les génotypes tolérants aux stress abiotiques ont tendance à accumuler la proline plus rapidement et en plus grande quantité que les génotypes sensibles, cette accumulation étant souvent corrélée à une meilleure capacité d'ajustement osmotique et à une protection renforcée contre les dommages oxydatifs induits par le stress [28]. Chez *A. cruentus* et *A. spinosus*, l'accumulation de proline est une stratégie d'acclimatation au stress hydrique et thermique. La proline agit alors comme un donneur d'électrons alternatif, permettant de maintenir l'activité du photosystème II même lorsque le stress empêche le fonctionnement normal de la chaîne de transport d'électrons [107]. Toutefois, dans l'essai rapporté par Cardoso de Lima (2023), aucune différence de teneur en proline n'a été observée entre deux variétés d'*Amaranthus cruentus* soumises à un stress salin, ce

qui suggère que l'accumulation de proline est un mécanisme possiblement stress-spécifique, davantage induit par le déficit hydrique que par la salinité [89].

L'augmentation significative des sucres solubles observée dans nos résultats s'inscrit également dans un mécanisme de régulation. Une concentration plus élevée en sucres solubles peut réduire significativement le potentiel osmotique cellulaire et ainsi jouer un rôle dans les processus de régulation osmotique en conditions de stress [108]. Cette observation rejoint les travaux montrant que, chez *A. hybridus* et *A. hypochondriacus*, le stress hydrique entraîne une augmentation significative de la proline et des sucres solubles, avec une accumulation d'environ deux fois plus de proline chez *A. hybridus* et près de trois fois plus chez *A. hypochondriacus* par rapport aux témoins [109]. Dans notre étude, l'augmentation de la proline a été largement supérieure, avec un facteur de x274, ce qui témoigne d'une réponse osmotique particulièrement marquée.

En revanche, bien que la glycine bêtaïne ait montré une tendance à l'augmentation sous stress hydrique, cette différence n'est pas significative. Or, dans d'autres espèces, ce métabolite contribue à la tolérance au déficit hydrique en renforçant la conductance stomatique et l'assimilation du CO₂. Elle est également responsable de la stabilisation du complexe PSII dans des environnements soumis à de fortes contraintes abiotiques [108]. Contrairement à la proline, sa concentration dépend surtout de sa biosynthèse, de son transport et de sa dilution par la croissance, ce qui pourrait expliquer son absence de variation significative, l'ajustement osmotique semblant ici assuré principalement par la proline et, dans une moindre mesure, les sucres solubles [30].

Dans l'ensemble, nos résultats confirment que le cultivar « Locale » d'*Amaranthus cruentus* répond au déficit hydrique par une augmentation marquée de la proline et des sucres solubles. La tendance à l'augmentation de la glycine-bêtaïne suggère qu'elle pourrait également contribuer à cette réponse. Cette combinaison d'osmolytes aide donc à limiter les effets négatifs du stress hydrique et à permettre une meilleure résistance de la plante dans des environnements contraints en eau.

Limite : Le suivi de la teneur en eau du sol a d'abord été réalisée uniquement pour les témoins, il n'a commencé qu'une semaine plus tard aux plantes soumises au stress hydrique. Cette absence de données initiales ne permet pas de retracer précisément l'évolution de l'humidité du sol durant la phase critique qui suit l'application du stress, et réduit donc la finesse de l'interprétation possible. Par ailleurs, l'intervalle entre deux mesures oscillait généralement entre un et trois jours, alors qu'un suivi quotidien aurait offert une image plus précise des variations d'humidité et de leur impact sur la réponse des plantes.

Réponse d'*Amaranthus cruentus* au stress hydrique en conditions de culture au champ au Bénin

Un essai conduit dans le sud du Bénin a comparé la réponse de la variété « Locale » et de six lignées issues de mutagenèse (L1, L2, L6, L15, L18 et L23) soumises à trois régimes d'arrosage : témoin (300/mL/plante/jour), modéré (150 mL) et arrêt complet. L'objectif était d'évaluer leur tolérance au déficit hydrique en conditions de culture réelle afin d'identifier les lignées les plus adaptées à la sécheresse.

Sous stress hydrique modéré, « Locale », L18 et L23 ont maintenu leur hauteur sans baisse significative, traduisant une bonne stabilité de croissance. À l'inverse, L6 et L2, initialement plus hautes en témoin, régressent nettement, tandis que L18 bien que la plus basse en témoin, améliore nettement sa position relative en stress modéré.

Concernant le nombre de feuilles, L15 et L6 présentent les valeurs les plus élevées en témoin. Cependant, sous stress modéré, L6 rejoint la moyenne et L15 enregistre le nombre de feuilles le plus faible. L23 se démarque au contraire par le nombre le plus élevé dans ces conditions.

Pour la hauteur comme pour le nombre de feuilles, en condition de stress hydrique sévère, toutes les variétés présentent une différence significative entre le témoin et le stress, sans qu'aucune ne se distingue statistiquement par une meilleure ou une moins bonne résistance. L'analyse de variance indique par ailleurs que l'effet du bloc est significatif pour la hauteur, le nombre de feuilles et la taille moyenne des inflorescences, ce qui souligne l'importance des variations liées à la disposition expérimentale.

Dans une étude réalisée en conditions contrôlées en serre, L2 a été identifiée comme tolérante au stress hydrique. En effet, après 12 jours d'intervalle entre arrosages, aucune différence significative de hauteur ni de nombre de feuilles n'a été observée chez L2, alors que des génotypes comme L18 et L23 présentaient déjà des réductions [110]. Dans notre essai au champ, les résultats diffèrent : L2 conserve effectivement son nombre de feuilles sous stress hydrique modéré, mais sa hauteur diminue significativement, ce qui traduit une sensibilité morphologique. À l'inverse, L18 et L23, qui étaient plus affectés en serre, ont montré une meilleure résistance en champ, maintenant à la fois leur hauteur et/ou leur nombre de feuilles sous stress modéré [110].

Il convient toutefois de noter que nos mesures ont été réalisées entre 49 et 56 jours après semis, ce qui ne reflète pas nécessairement la réalité du terrain lorsque l'objectif est le rendement agronomique en feuilles. Au Bénin, la culture en système multi-coupe prévoit une première récolte effectuée 25 à 35 jours après semis, suivie de coupes successives tous les 7 à 10 jours, ce qui entraîne une dynamique de croissance et de production différente de celle observée en conditions expérimentales [62].

Par ailleurs, la comparaison avec nos résultats obtenus en Belgique sous serre montre qu'après 16 jours de stress hydrique, la variété « Locale » présente une différence significative de hauteur et de nombre de feuilles par rapport au témoin, ce qui coïncide avec les observations réalisées au Bénin en condition de stress hydrique sévère.

La teneur en eau foliaire est un paramètre étroitement lié à la tolérance à la sécheresse car elle reflète la capacité d'une plante à conserver l'eau dans ses tissus et à maintenir son fonctionnement malgré la contrainte hydrique [111]. Elle constitue donc un indicateur clé de la résistance des plantes à la sécheresse.

Sous stress modéré, L1, L18, L15, L2 et « Locale » présentent les teneurs en eau les plus élevées, suggérant une régulation hydrique plus efficace. En stress sévère, L15, « Locale » et L2 conservent les valeurs les plus hautes, tandis que L6 et L23 affichent les valeurs les plus faibles. Le cas de L15 reste toutefois atypique : sa teneur en eau est plus faible en témoin qu'en stress, ce qui pourrait résulter d'une erreur de mesure ou d'autres facteurs expérimentaux non identifiés, mais aussi d'une accumulation accrue d'osmolytes, permettant de compenser la perte en eau.

En ce qui concerne l'intervalle entre le début de floraison et 50 % de floraison, seule la variété L15 présente une différence significative entre traitements. Cet intervalle est réduit de moitié en condition de stress hydrique modéré, alors qu'il reste globalement stable pour les autres variétés. Concernant la date de 50 % de floraison, seule la variété « Locale » montre une différence significative en condition de stress hydrique sévère, avec une floraison également plus précoce par rapport au témoin.

La comparaison entre variétés pour la date de 50 % de floraison révèle qu'en condition témoin, il n'existe pas de différences significatives entre génotypes. En revanche, sous stress hydrique modéré, L15 et L23 se distinguent par leur précocité, tandis que L2 présente la floraison la plus tardive. En condition de stress sévère, L15 est la plus précoce, alors que L1 se montre la plus tardive. Ces résultats suggèrent que la précocité de L15 et L23 pourrait s'apparenter à une stratégie d'échappement au stress hydrique, tandis que la tardiveté de L1 et L2 traduit davantage un maintien du cycle reproductif, potentiellement associé à une stratégie de tolérance [25].

La viabilité pollinique mesurée au cours de l'essai n'a pas montré de différence significative entre traitements au sein de toutes les variétés. De plus, l'analyse de variance ne met en évidence aucun effet significatif du traitement et de la variété. Cette absence de différence suggère que l'état hydrique n'a pas altéré la viabilité pollinique. Toutefois, les écarts-types relativement élevés témoignent d'une variabilité notable entre répétitions, ce qui invite à la prudence.

Plusieurs biais expérimentaux peuvent expliquer ces résultats. Dans un premier temps, l'observation au microscope a été rendue difficile par le faible nombre de grains de pollen présents sur les préparations. Sur certaines lames entières (et non pas uniquement sur

un champ visuel au microscope), il a été impossible d'atteindre un comptage de 100 grains de pollen, généralement recommandé pour garantir la représentativité des mesures. Le seuil a donc été abaissé à 50 grains, la viabilité a été calculée sur cette base en exprimant le pourcentage de grains viables. Ce nombre plus faible rend le pourcentage obtenu plus sensible aux variations et accentue l'incertitude des résultats.

Ce faible nombre pourrait être lié à des conditions environnementales. En effet, en plus du stress hydrique, un stress thermique pourrait également avoir contribué à la faible viabilité pollinique observée. Des travaux menés sur le coton (*Gossypium hirsutum*) ont montré que la viabilité du pollen diminue progressivement entre 33°C et 40°C [112]. Or, durant la période de mesure, plusieurs journées ont dépassé les 30°C.

Il est également important de noter que la solution d'Alexander utilisée pour distinguer les grains viables des non viables avait été préparée en Belgique, puis transportée par avion jusqu'au Bénin en soute. Ces fluctuations de température auraient pu réduire sa capacité à teindre les grains de pollen.

31 jours après la mise en place des régimes hydriques, les inflorescences ont été comptées et mesurées. Aucune variété n'a présenté de diminution significative du nombre d'inflorescences sous stress hydrique, quel que soit le niveau appliqué. En stress modéré, L1, « Locale » et L18 en ont produit plus que leurs témoins. Sous stress sévère, cette tendance se retrouve pour L18, L23 et Locale. Pour la longueur moyenne des inflorescences, L23 se distingue en stress modéré et L6 en stress sévère, avec des valeurs supérieures aux plantes non stressées. Ainsi, « Locale », L18 et L23 se démarquent particulièrement. Ces observations diffèrent de celles rapportées dans une étude réalisée sur cinq variétés de sarrasin commun (*Fagopyrum tataricum*), où la chaleur (26-28°C) et/ou le stress hydrique ont réduit le nombre d'inflorescences [96].

L'expérience en champ menée au Bénin a révélé que, sous stress hydrique modéré, les cultivars « Locale », L18 et L23 maintiennent leur hauteur et/ou leur nombre de feuilles par rapport aux plantestémoins. En revanche, L6 et L2 subissent une baisse notable de croissance, bien que L2 conserve son feuillage. Concernant la teneur en eau des parties aériennes, les valeurs les plus faibles en conditions de stress hydrique modéré et sévère ont été relevées chez L6 et L23. À l'inverse, en stress sévère, « Locale », L2 et L15 conservent les teneurs les plus élevées, même si L2 diminue significativement sa teneur en eau en fonction du traitement. Sur le plan phénologique, seul L15 présente une différence significative entre traitements pour l'intervalle séparant le début de floraison et 50 % de floraison. Par ailleurs, L18 et L23 se distinguent par leur précocité en stress modéré et L15 en stress sévère, alors que L1 et L2 ont une floraison plus tardive, reflétant respectivement des stratégies d'échappement et de maintien du cycle reproductif. La reproduction s'est montrée globalement préservée, aucune variété n'ayant réduit significativement le nombre, la taille et la viabilité pollinique en condition de stress

modéré et sévère. Les cultivars « Locale », L18 et L23 ont même accru la taille ou le nombre d'inflorescences pour au moins un des traitements de stress hydrique.

Ainsi, selon les résultats, « Locale », L18 et L23 apparaissent comme les géotypes les plus tolérants, combinant stabilité morphologique, maintien ou amélioration de la reproduction et, pour « Locale » et L18, une meilleure régulation hydrique. L2, L15 et L1 montrent des profils contrastés tandis que L6 se révèle être la plus sensible, cumulant des diminutions marquées de hauteur, nombre de feuilles et de teneur en eau.

Conclusion

Les résultats obtenus dans ce travail mettent en évidence des réponses physiologiques et morphologiques de plusieurs génotypes à feuilles d'*Amaranthus cruentus* face aux stress hydrique et salin, selon différentes conditions expérimentales (sous serre en Belgique, au champ au Bénin).

En conditions contrôlées, l'application d'un stress salin a entraîné une accumulation importante de sodium dans les plantules. Combinée au stress lié au repiquage, cette double contrainte a rapidement conduit à la mortalité des plantules. Ce résultat souligne l'importance de dissocier ces facteurs afin d'éviter une surestimation des effets toxiques du sel et de mieux analyser les mécanismes de tolérance.

Concernant le stress hydrique en serre, la variété « Locale » a montré une réduction nette de la croissance (hauteur, nombre de feuilles) et de la teneur en eau. Ces résultats traduisent une sensibilité morphologique au déficit hydrique, la plante n'étant pas en mesure de maintenir une croissance comparable à celle du témoin. Toutefois, cette régression de la croissance peut aussi être interprétée comme une stratégie adaptative visant à limiter la surface transpirante et donc à réduire les pertes en eau. Les réponses physiologiques indiquent une régulation stomatique marquée, avec une diminution de la transpiration et de la conductance stomatique en réponse au stress hydrique. La stabilité de l'assimilation nette de CO₂ et l'amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'eau traduisent une capacité de maintien partiel de l'activité photosynthétique sous stress.

L'ajustement osmotique apparaît comme le mécanisme central de tolérance : le potentiel hydrique et le potentiel osmotique foliaire ont significativement diminué, traduisant un réajustement du gradient de potentiel hydrique entre la plante et son environnement, ce qui facilite l'absorption d'eau. Ce processus est confirmé par l'augmentation spectaculaire de la proline, complétée par une hausse en sucres solubles. La glycine bêtaïne, bien que sa teneur foliaire n'ait pas augmenté significativement, pourrait jouer un rôle secondaire. Ces résultats confirment que l'accumulation d'osmolytes est un déterminant majeur de la résistance au stress hydrique chez l'amarante.

En conditions de terrain au Bénin, l'évaluation de six lignées mutantes et de la variété « Locale » a permis d'identifier les cultivars les plus ou moins sensibles au stress hydrique sur base de plusieurs critères morphologiques. Sous stress modéré, « Locale », L18 et L23 ont maintenu leur croissance et/ou reproduction, traduisant une bonne capacité de tolérance. L6 et L2 se sont révélées être les lignées les plus sensibles, avec des réductions marquées de hauteur et de teneur en eau, bien que L2 ait conservé son feuillage. L15 a présenté un profil atypique, combinant une régulation hydrique particulière et une floraison précoce en stress sévère, pouvant refléter une stratégie d'échappement. La reproduction, évaluée via la viabilité pollinique et la production

d'inflorescences, s'est globalement montrée préservée, avec même une augmentation du nombre ou de taille des inflorescences sous stress hydrique chez certains génotypes. Ces résultats mettent en évidence que les génotypes « Locale », L18 et L23 se distinguent par une meilleure tolérance à la sécheresse, tandis que L6 apparaît comme le plus sensible.

Dans l'ensemble, ces résultats montrent qu'*A. cruentus* semble capable de mobiliser plusieurs mécanismes de tolérance face à la sécheresse, confirmant son potentiel comme espèce d'intérêt pour l'agriculture dans un contexte de changement climatique.

Bibliographie

- [1] K. Calvin *et al.*, « IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland. », Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), juill. 2023. doi: 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647.
- [2] « GRFC2023-hi-res.pdf ». Consulté le: 15 avril 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.fsinplatform.org/sites/default/files/resources/files/GRFC2023-hi-res.pdf>
- [3] « IPC Overview and Classification System | IPC - Integrated Food Security Phase Classification ». Consulté le: 15 avril 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.ipcinfo.org/ipcinfo-website/ipc-overview-and-classification-system/en/>
- [4] « Worldometer ». Consulté le: 2 mai 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.worldometers.info/fr/>
- [5] « World Population Prospects ». Consulté le: 14 avril 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://population.un.org/wpp/graphs?loc=900&type=Demographic%20Profiles&category=Line%20Charts>
- [6] Intergovernmental Panel On Climate Change (Ipcc), *Climate Change 2021 – The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 1^{re} éd. Cambridge University Press, 2023. doi: 10.1017/9781009157896.
- [7] Q. Qu, Z. Wang, Q. Gan, R. Liu, et H. Xu, « Impact of drought on soil microbial biomass and extracellular enzyme activity », *Front. Plant Sci.*, vol. 14, août 2023, doi: 10.3389/fpls.2023.1221288.
- [8] *Status of the world's soil resources: main report*. Rome: FAO : ITPS, 2015.
- [9] A. Toreti, D. Tsegai, L. Rossi, et European Commission, Éd., *World drought atlas*. Luxembourg: Publications Office, 2024. doi: 10.2760/3842670.
- [10] C. Lesk, P. Rowhani, et N. Ramankutty, « Influence of extreme weather disasters on global crop production », *Nature*, vol. 529, n° 7584, p. 84-87, janv. 2016, doi: 10.1038/nature16467.
- [11] « ENFactSheet-04.pdf ». Consulté le: 16 avril 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://esdac.jrc.ec.europa.eu/projects/SOCO/FactSheets/ENFactSheet-04.pdf>
- [12] J. Xue *et al.*, « A novel regional irrigation water productivity model coupling irrigation- and drainage-driven soil hydrology and salinity dynamics and shallow groundwater movement in arid regions in China », *Hydrology and Earth System Sciences*, vol. 24, n° 5, p. 2399-2418, mai 2020, doi: 10.5194/hess-24-2399-2020.
- [13] *Global status of salt-affected soils*. FAO, 2024. doi: 10.4060/cd3044en.
- [14] « 3.7. seawater intrusion in coastal aquifers », European Environment Agency. Consulté le: 6 mai 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.eea.europa.eu/publications/92-9167-056-1/page010.html>
- [15] P. Kumar *et al.*, « Salinity stress tolerance and omics approaches: revisiting the progress and achievements in major cereal crops », *Heredity (Edinb)*, vol. 128, n° 6, p. 497-518, juin 2022, doi: 10.1038/s41437-022-00516-2.

- [16] H. P. Ritzema, « Drain for Gain: Managing salinity in irrigated lands—A review », *Agricultural Water Management*, vol. 176, p. 18-28, oct. 2016, doi: 10.1016/j.agwat.2016.05.014.
- [17] K. Calvin *et al.*, « IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland. », Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), juill. 2023. doi: 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647.
- [18] « Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates ». Consulté le: 16 avril 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.pnas.org/doi/epdf/10.1073/pnas.1701762114>
- [19] « UNCCD_GLO2_low-res_2.pdf ». Consulté le: 15 avril 2025. [En ligne]. Disponible sur: https://www.unccd.int/sites/default/files/2022-04/UNCCD_GLO2_low-res_2.pdf
- [20] A. Kumar, P. Dhansu, et A. Mann, Éd., *Salinity and Drought Tolerance in Plants: Physiological Perspectives*. Singapore: Springer Nature Singapore, 2023. doi: 10.1007/978-981-99-4669-3.
- [21] X. Yang, M. Lu, Y. Wang, Y. Wang, Z. Liu, et S. Chen, « Response Mechanism of Plants to Drought Stress », *Horticulturae*, vol. 7, n° 3, p. 50, mars 2021, doi: 10.3390/horticulturae7030050.
- [22] M. Farooq, A. Wahid, N. Kobayashi, D. Fujita, et S. M. A. Basra, « Plant drought stress: effects, mechanisms and management », *Agron. Sustain. Dev.*, vol. 29, n° 1, p. 185-212, mars 2009, doi: 10.1051/agro:2008021.
- [23] M. Muhammad *et al.*, « Soil salinity and drought tolerance: An evaluation of plant growth, productivity, microbial diversity, and amelioration strategies », *Plant Stress*, vol. 11, p. 100319, mars 2024, doi: 10.1016/j.stress.2023.100319.
- [24] A. Latif, S. Ying, P. Cuixia, et N. Ali, « Rice Curled Its Leaves Either Adaxially or Abaxially to Combat Drought Stress », *Rice Science*, vol. 30, n° 5, p. 405-416, sept. 2023, doi: 10.1016/j.rsci.2023.04.002.
- [25] S. S. Bashir *et al.*, « Plant drought stress tolerance: understanding its physiological, biochemical and molecular mechanisms », *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, vol. 35, n° 1, p. 1912-1925, janv. 2021, doi: 10.1080/13102818.2021.2020161.
- [26] M. Chen, T.-L. Zhang, C.-G. Hu, et J.-Z. Zhang, « The Role of Drought and Temperature Stress in the Regulation of Flowering Time in Annuals and Perennials », *Agronomy*, vol. 13, n° 12, p. 3034, déc. 2023, doi: 10.3390/agronomy13123034.
- [27] C. Rye *et al.*, « 30.5 Transport of Water and Solutes in Plants - Biology | OpenStax ». Consulté le: 22 juillet 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://openstax.org/books/biology-2e/pages/30-5-transport-of-water-and-solutes-in-plants>
- [28] M. Ashraf et M. R. Foolad, « Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance », *Environmental and Experimental Botany*, vol. 59, n° 2, p. 206-216, mars 2007, doi: 10.1016/j.envexpbot.2005.12.006.
- [29] N. Verbruggen et C. Hermans, « Proline accumulation in plants: a review », *Amino Acids*, vol. 35, n° 4, p. 753-759, nov. 2008, doi: 10.1007/s00726-008-0061-6.
- [30] M. G. Annunziata, L. F. Ciarmiello, P. Woodrow, E. Dell'Aversana, et P. Carillo, « Spatial and Temporal Profile of Glycine Betaine Accumulation in Plants Under

- Abiotic Stresses », *Front. Plant Sci.*, vol. 10, p. 230, mars 2019, doi: 10.3389/fpls.2019.00230.
- [31] R. Munns et M. Tester, « Mechanisms of Salinity Tolerance », *Annual Review of Plant Biology*, vol. 59, n° Volume 59, 2008, p. 651-681, juin 2008, doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911.
- [32] A. Litalien et B. Zeeb, « Curing the earth: A review of anthropogenic soil salinization and plant-based strategies for sustainable mitigation », *Science of The Total Environment*, vol. 698, p. 134235, janv. 2020, doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.134235.
- [33] « curing the earth a review of anthropogenic soil ».
- [34] U. Deinlein, A. B. Stephan, T. Horie, W. Luo, G. Xu, et J. I. Schroeder, « Plant salt-tolerance mechanisms », *Trends in Plant Science*, vol. 19, n° 6, p. 371-379, juin 2014, doi: 10.1016/j.tplants.2014.02.001.
- [35] D. Masseroni, F. Gangi, F. Ghilardelli, A. Gallo, I. Kisekka, et C. Gandolfi, « Assessing the water conservation potential of optimized surface irrigation management in Northern Italy », *Irrig Sci*, vol. 42, n° 1, p. 75-97, janv. 2024, doi: 10.1007/s00271-023-00876-5.
- [36] « Qu'est-ce que AquaCrop_ _ AquaCrop _ Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture ».
- [37] E. Playán et L. Mateos, « Modernization and optimization of irrigation systems to increase water productivity », *Agricultural Water Management*, vol. 80, n° 1-3, p. 100-116, févr. 2006, doi: 10.1016/j.agwat.2005.07.007.
- [38] L. S. Pereira, T. Oweis, et A. Zairi, « Irrigation management under water scarcity », *Agricultural Water Management*, vol. 57, n° 3, p. 175-206, déc. 2002, doi: 10.1016/S0378-3774(02)00075-6.
- [39] T. Yang *et al.*, « Effect of water application methods on salinity leaching efficiency in different textured soils based on laboratory measurements and model simulations », *Agricultural Water Management*, vol. 281, p. 108250, mai 2023, doi: 10.1016/j.agwat.2023.108250.
- [40] J. Somasundaram, S. Reeves, W. Wang, M. Heenan, et R. Dalal, « Impact of 47 Years of No Tillage and Stubble Retention on Soil Aggregation and Carbon Distribution in a Vertisol », *Land Degrad Dev*, vol. 28, n° 5, p. 1589-1602, juill. 2017, doi: 10.1002/ldr.2689.
- [41] P. M. Kopittke, N. W. Menzies, P. Wang, B. A. McKenna, et E. Lombi, « Soil and the intensification of agriculture for global food security », *Environment International*, vol. 132, p. 105078, nov. 2019, doi: 10.1016/j.envint.2019.105078.
- [42] J. Teng *et al.*, « Conservation agriculture improves soil health and sustains crop yields after long-term warming », *Nat Commun*, vol. 15, n° 1, p. 8785, oct. 2024, doi: 10.1038/s41467-024-53169-6.
- [43] H. Zhou *et al.*, « Effect of long-term organic amendments on the full-range soil water retention characteristics of a Vertisol », *Soil and Tillage Research*, vol. 202, p. 104663, août 2020, doi: 10.1016/j.still.2020.104663.
- [44] K. Xuan, X. Li, J. Zhang, Y. Jiang, B. Ma, et J. Liu, « Effects of Organic Amendments on Soil Pore Structure under Waterlogging Stress », *Agronomy*, vol. 13, n° 2, p. 289, janv. 2023, doi: 10.3390/agronomy13020289.
- [45] S. Schittenhelm et S. Schroetter, « Comparison of Drought Tolerance of Maize, Sweet Sorghum and Sorghum-Sudangrass Hybrids », *J Agronomy Crop Science*, vol. 200, n° 1, p. 46-53, févr. 2014, doi: 10.1111/jac.12039.

- [46] W. Zegada-Lizarazu, A. Zatta, et A. Monti, « Water uptake efficiency and above- and belowground biomass development of sweet sorghum and maize under different water regimes », *Plant Soil*, vol. 351, n° 1-2, p. 47-60, févr. 2012, doi: 10.1007/s11104-011-0928-2.
- [47] Y. Yuan *et al.*, « Comparative analysis of drought-responsive physiological and transcriptome in broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) genotypes with contrasting drought tolerance », *Industrial Crops and Products*, vol. 177, p. 114498, mars 2022, doi: 10.1016/j.indcrop.2021.114498.
- [48] B. K. Abebe et M. T. Alemayehu, « A review of the nutritional use of cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp) for human and animal diets », *Journal of Agriculture and Food Research*, vol. 10, p. 100383, déc. 2022, doi: 10.1016/j.jafr.2022.100383.
- [49] T. J. Flowers et T. D. Colmer, « Salinity tolerance in halophytes », *New Phytologist*, vol. 179, n° 4, p. 945-963, 2008, doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02531.x.
- [50] E. P. Glenn, J. J. Brown, et E. Blumwald, « Salt Tolerance and Crop Potential of Halophytes », *Critical Reviews in Plant Sciences*, vol. 18, n° 2, p. 227-255, mars 1999, doi: 10.1080/07352689991309207.
- [51] T. J. Flowers, H. K. Galal, et L. Bromham, « Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants », *Functional Plant Biol.*, vol. 37, n° 7, p. 604, 2010, doi: 10.1071/FP09269.
- [52] A. Hameed et M. A. Khan, « Halophytes: Biology and Economic Potentials ».
- [53] X. Meng, J. Zhou, et N. Sui, « Mechanisms of salt tolerance in halophytes: current understanding and recent advances », *Open Life Sciences*, vol. 13, n° 1, p. 149-154, mai 2018, doi: 10.1515/biol-2018-0020.
- [54] A. Kumar, P. Dhansu, et A. Mann, Éd., *Salinity and Drought Tolerance in Plants: Physiological Perspectives*. Singapore: Springer Nature Singapore, 2023. doi: 10.1007/978-981-99-4669-3.
- [55] « Qu'est-ce que la sélection par mutation ? » Consulté le: 23 avril 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.iaea.org/fr/newscenter/news/quest-ce-que-la-selection-par-mutation>
- [56] « La mutagénèse », SEMAE Pédagogie. Consulté le: 23 avril 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.semae-pedagogie.org/sujet/biotechnologies-mutagenese/>
- [57] J. Jankowicz-Cieslak, T. H. Tai, J. Kumlehn, et B. J. Till, Éd., *Biotechnologies for Plant Mutation Breeding*. Cham: Springer International Publishing, 2017. doi: 10.1007/978-3-319-45021-6.
- [58] L. Chen *et al.*, « Current trends and insights on EMS mutagenesis application to studies on plant abiotic stress tolerance and development », *Front. Plant Sci.*, vol. 13, janv. 2023, doi: 10.3389/fpls.2022.1052569.
- [59] E. G. Achigan-Dako, O. E. D. Sogbohossou, et P. Maundu, « Current knowledge on *Amaranthus* spp.: research avenues for improved nutritional value and yield in leafy amaranths in sub-Saharan Africa », *Euphytica*, vol. 197, n° 3, p. 303-317, juin 2014, doi: 10.1007/s10681-014-1081-9.
- [60] L. Dincă, M. Dincă, S. D. Pantea, V. Timiș -Gansac, et C. Oneț, « *Amaranthus* Plant – Between Myth and Usage », *NRSD*, vol. 8, n° 1, p. 9-16, 2018, doi: 10.31924/nrsd.v8i1.002.
- [61] S. M. Sharpe, S. L. Martin, E. R. Page, et C. M. Geddes, « Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri* S. Wats.) and waterhemp (*Amaranthus tuberculatus* (Moq.)

- J.D. Sauer) biovigilance in Canadian Agro-ecosystems », *Can. J. Plant Sci.*, vol. 104, n° 4, p. 277-297, août 2024, doi: 10.1139/cjps-2023-0193.
- [62] S. Das, *Amaranthus: A Promising Crop of Future*. Singapore: Springer, 2016. doi: 10.1007/978-981-10-1469-7.
- [63] A. Singh, « Singh Anurudh K (2017) Early History of Crop Introductions into India: II. *Amaranthus* (L.) spp. Asian Agri-History 21(4): 319-324 », *Asian Agri-History*, vol. 21, p. 319-324, janv. 2017.
- [64] Alemayehu, F.R., Bendevis, M.A, Jacobsen, et S.-E., « The Potential for Utilizing the Seed Crop Amaranth (*Amaranthus* spp.) in East Africa as an Alternative Crop to Support Food Security and Climate Change Mitigation - Alemayehu - 2015 - Journal of Agronomy and Crop Science - Wiley Online Library ». Consulté le: 9 décembre 2024. [En ligne]. Disponible sur: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/jac.12108?casa_token=8O-Ksf4F3ncAAAAA%3A18e8oCpiSsAl58GRXcFxf6RKRKY3Mh3PI6e6Zt_Zy9fDaGbn8kBqHiMaDD2VLFTFIAODzQBGlCR8NoS1
- [65] O. R. Aderibigbe, O. O. Ezekiel, S. O. Owolade, J. K. Korese, B. Sturm, et O. Hensel, « Exploring the potentials of underutilized grain amaranth (*Amaranthus* spp.) along the value chain for food and nutrition security: A review », *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, vol. 62, n° 3, p. 656-669, janv. 2022, doi: 10.1080/10408398.2020.1825323.
- [66] *Dietary protein quality evaluation in human nutrition: report of an FAO Expert Consultation [on Protein Quality Evaluation in Human Nutrition], 31 March - 2 April, 2011, Auckland, New Zealand*. in FAO food and nutrition paper, no. 92. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2013.
- [67] J. M. Sanz-Penella, J. M. Laparra, Y. Sanz, et M. Haros, « Bread Supplemented with Amaranth (*Amaranthus cruentus*): Effect of Phytates on In Vitro Iron Absorption », *Plant Foods Hum Nutr*, vol. 67, n° 1, p. 50-56, mars 2012, doi: 10.1007/s11130-011-0269-6.
- [68] A. O. Fasuyi, « Bio-nutritional evaluations of three tropical leaf vegetables (*Telfairia occidentalis*, *Amaranthus cruentus* and *Talinum triangulare*) as sole dietary protein sources in rat assay », *Food Chemistry*, vol. 103, n° 3, p. 757-765, janv. 2007, doi: 10.1016/j.foodchem.2006.09.030.
- [69] S. Han et B. Xu, « Bioactive Components of Leafy Vegetable Edible Amaranth (*Amaranthus mangostanus* L.) as Affected by Home Cooking Manners », *AJFST*, vol. 2, n° 4, p. 122-127, août 2014, doi: 10.12691/ajfst-2-4-3.
- [70] G. Polturak et A. Aharoni, « “La Vie en Rose”: Biosynthesis, Sources, and Applications of Betalain Pigments », *Molecular Plant*, vol. 11, n° 1, p. 7-22, janv. 2018, doi: 10.1016/j.molp.2017.10.008.
- [71] A. Luyckx, S. Lutts, et M. Quinet, « Comparison of Salt Stress Tolerance among Two Leaf and Six Grain Cultivars of *Amaranthus cruentus* L. », *Plants*, vol. 12, n° 18, p. 3310, sept. 2023, doi: 10.3390/plants12183310.
- [72] J. Ochieng, P. Schreinemachers, M. Ogada, F. F. Dinssa, W. Barnos, et H. Mndiga, « Adoption of improved amaranth varieties and good agricultural practices in East Africa », *Land Use Policy*, vol. 83, p. 187-194, avr. 2019, doi: 10.1016/j.landusepol.2019.02.002.
- [73] K. Wolosik et A. Markowska, « *Amaranthus Cruentus* Taxonomy, Botanical Description, and Review of its Seed Chemical Composition », *Natural Product*

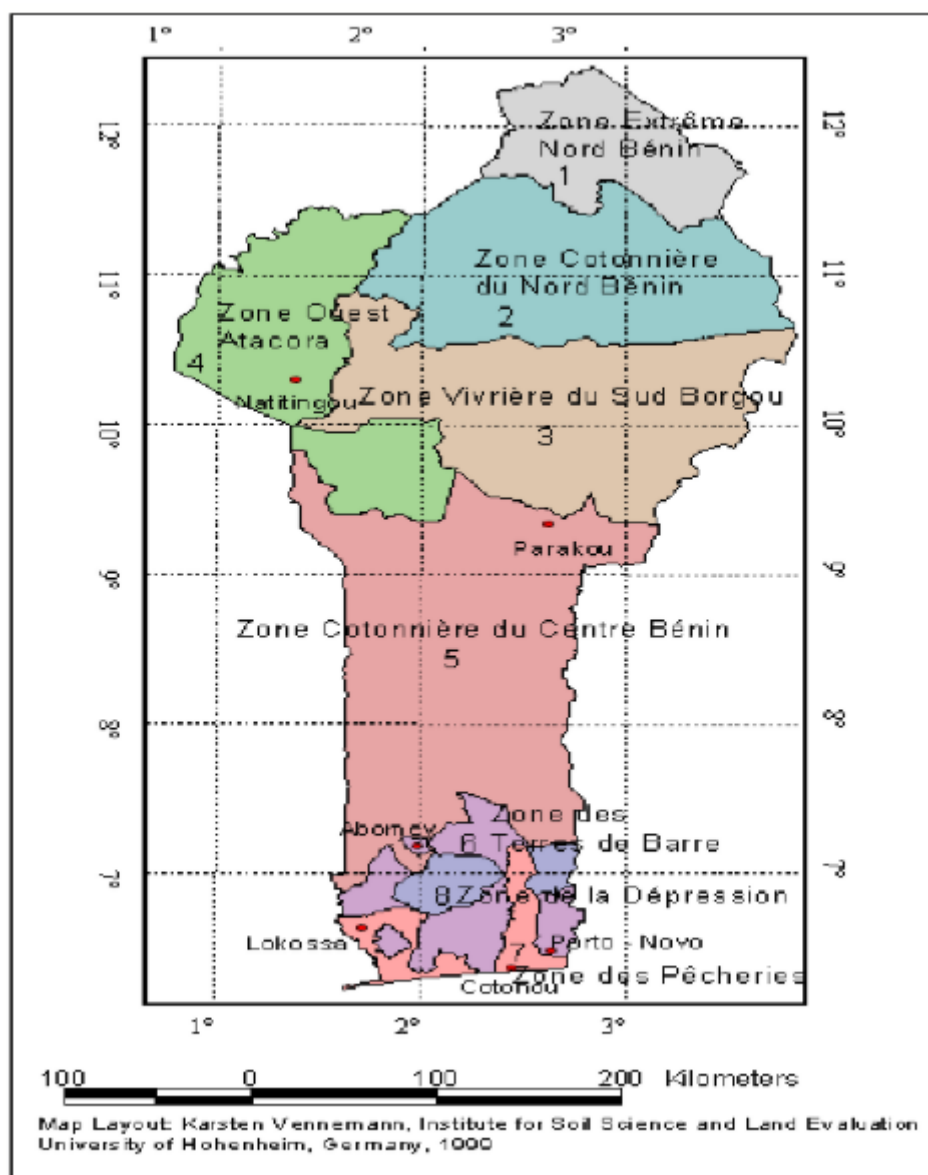
- Communications*, vol. 14, n° 5, p. 1934578X19844141, mai 2019, doi: 10.1177/1934578X19844141.
- [74] « Bénin Population 2025 ». Consulté le: 23 avril 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://countrymeters.info/fr/Benin>
- [75] « YQzGTa1GnuCWgJfmiW2RrEceCgMalrAZHFeyoh89.pdf ». Consulté le: 23 avril 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://apidpp.agriculture.gouv.bj/public/storage/uploads/YQzGTa1GnuCWgJfmiW2RrEceCgMalrAZHFeyoh89.pdf>
- [76] « Les 8 Zone Agroécologique Du Benin | PDF | Coton | Agriculture ». Consulté le: 19 juillet 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://fr.scribd.com/doc/135297918/Les-8-Zone-Agroecologique-Du-Benin>
- [77] « wocat.net », wocat.net. Consulté le: 18 août 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://qcat.wocat.net/en/wocat/>
- [78] « ab_r7_dispatchno153_changements_climatiques_au_benin.pdf ». Consulté le: 23 avril 2025. [En ligne]. Disponible sur: https://www.afrobarometer.org/wp-content/uploads/2022/02/ab_r7_dispatchno153_changements_climatiques_au_benin.pdf
- [79] « FAO, SMIAR, Observation de la Terre, METOP, NDVI, ASIS, VHI, VCI, ECWMF, Indice de stress agricole, Intensité de la sécheresse, Anomalie NDVI, Indice de condition de la végétation, Indice de santé de la végétation, Précipitations estimées, Anomalie des précipitations Carte ». Consulté le: 23 avril 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.fao.org/giews/earthobservation/>
- [80] « FAOSTAT ». Consulté le: 23 avril 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.fao.org/faostat/fr/#data/FS/visualize>
- [81] FAO, « L'État de la sécurité alimentaire et de la nutrition dans le monde 2018 | Économie agroalimentaire | Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture ». Consulté le: 9 décembre 2024. [En ligne]. Disponible sur: <https://www.fao.org/agrifood-economics/publications/detail/fr/c/1476622/>
- [82] « RapportAGVSA_2017.pdf ». Consulté le: 3 août 2025. [En ligne]. Disponible sur: https://instad.bj/images/docs/insae-statistiques/sociales/Securite%20alimentaire%20et%20nutrition/RapportAGVSA_2017.pdf
- [83] A. Wouyou *et al.*, « Salinity Resistance of Five Amaranth (*Amaranthus cruentus*) Cultivars at Young Plants Stage », *IJPSS*, vol. 14, n° 3, p. 1-11, janv. 2017, doi: 10.9734/IJPSS/2017/31611.
- [84] R. Atou *et al.*, « Screening of Amaranth (*Amaranthus cruentus* L.) Mutant Lines for Salinity Tolerance », *IJPSS*, p. 785-797, août 2022, doi: 10.9734/ijpss/2022/v34i2231435.
- [85] R. Atou *et al.*, « Salt resistance strategies of amaranth salt-resistant mutant lines », *Int. J. Plant Physiol. Biochem.*, vol. 15, n° 1, p. 1-12, janv. 2023, doi: 10.5897/IJPPB2022.0317.
- [86] A. O. E. K. Kpocheme, C. D. Logozo, H. V. Acacha-Acakpo, et L. E. Ahoton, « Evaluation économique et consentement à payer pour des mutants de *Amaranthus cruentus* sélectionnés au Bénin », *Ann. UP, Série Sci. Nat. Agron.*, vol. 13, n° 1, p. 1-12, juin 2023, doi: 10.56109/aup-sna.v13i1.100.

- [87] L. S. Bates, R. P. Waldren, et I. D. Teare, « Rapid determination of free proline for water-stress studies », *Plant Soil*, vol. 39, n° 1, p. 205-207, août 1973, doi: 10.1007/BF00018060.
- [88] C. M. Grieve et S. R. Grattan, « Rapid assay for determination of water soluble quaternary ammonium compounds », *Plant Soil*, vol. 70, n° 2, p. 303-307, juin 1983, doi: 10.1007/BF02374789.
- [89] « Exploration de la résistance à la salinité chez deux variétés graines d'Amaranthus cruentus ». Consulté le: 15 août 2025. [En ligne]. Disponible sur: <https://hdl.handle.net/2078.2/31068>
- [90] N. Jamalluddin, F. J. Massawe, S. Mayes, W. K. Ho, A. Singh, et R. C. Symonds, « Physiological Screening for Drought Tolerance Traits in Vegetable Amaranth (Amaranthus tricolor) Germplasm », *Agriculture*, vol. 11, n° 10, p. 994, oct. 2021, doi: 10.3390/agriculture11100994.
- [91] F. Liu et H. Stützel, « Leaf water relations of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to soil drying », *European Journal of Agronomy*, vol. 16, n° 2, p. 137-150, mars 2002, doi: 10.1016/S1161-0301(01)00122-8.
- [92] M. YARNIA, M. B. KHORSHIDI BENAM, et E. FARAJZADEH, « The effect of different levels and stages of low irrigation on some morphological traits of amaranth cv. Koniz (*Amaranthus hypochindriacus* L. × *Amaranthus hybridus* L.). », *Albanian Journal of Agricultural Sciences*, vol. 12, n° 3, p. 339-348, sept. 2013.
- [93] F. Liu et H. Stützel, « Leaf Expansion, Stomatal Conductance, and Transpiration of Vegetable Amaranth (*Amaranthus* sp.) in Response to Soil Drying », *Journal of the American Society for Horticultural Science. American Society for Horticultural Science*, vol. 127, p. 878-883, sept. 2002.
- [94] L. Barl et al., « The combined effect of decreased stomatal density and aperture increases water use efficiency in maize », *Sci Rep*, vol. 15, n° 1, p. 13804, avr. 2025, doi: 10.1038/s41598-025-94833-1.
- [95] Q. Liao et al., « Mild water and salt stress improve water use efficiency by decreasing stomatal conductance via osmotic adjustment in field maize », *Science of The Total Environment*, vol. 805, p. 150364, janv. 2022, doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.150364.
- [96] L. Aubert, D. Konrádová, S. Barris, et M. Quinet, « Different drought resistance mechanisms between two buckwheat species *Fagopyrum esculentum* and *Fagopyrum tataricum* », *Physiologia Plantarum*, vol. 172, n° 2, p. 577-586, 2021, doi: 10.1111/ppl.13248.
- [97] N. J. Kooyers, « The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations », *Plant Science*, vol. 234, p. 155-162, mai 2015, doi: 10.1016/j.plantsci.2015.02.012.
- [98] Y. Li, H. Song, L. Zhou, Z. Xu, et G. Zhou, « Tracking chlorophyll fluorescence as an indicator of drought and rewatering across the entire leaf lifespan in a maize field », *Agricultural Water Management*, vol. 211, p. 190-201, janv. 2019, doi: 10.1016/j.agwat.2018.09.050.
- [99] W. Huang, S.-B. Zhang, et T. Liu, « Moderate Photoinhibition of Photosystem II Significantly Affects Linear Electron Flow in the Shade-Demanding Plant *Panax notoginseng* », *Front. Plant Sci.*, vol. 9, mai 2018, doi: 10.3389/fpls.2018.00637.
- [100] O. M. Jomo, G. W. Netondo, et D. M. Musyimi, « Drought inhibition of chlorophyll content among seven *Amaranthus* species. », vol. 3, n° 2, 2016.

- [101] U. Sarker et S. Oba, « Drought stress enhances nutritional and bioactive compounds, phenolic acids and antioxidant capacity of Amaranthus leafy vegetable », *BMC Plant Biology*, vol. 18, n° 1, p. 258, oct. 2018, doi: 10.1186/s12870-018-1484-1.
- [102] L. Dall'Osto, R. Bassi, et A. Ruban, « Photoprotective Mechanisms: Carotenoids », in *Plastid Biology*, 2014, p. 393-435. doi: 10.1007/978-1-4939-1136-3_15.
- [103] C. Kang, S. He, H. Zhai, R. Li, N. Zhao, et Q. Liu, « A Sweetpotato Auxin Response Factor Gene (IbARF5) Is Involved in Carotenoid Biosynthesis and Salt and Drought Tolerance in Transgenic Arabidopsis », *Front Plant Sci*, vol. 9, p. 1307, sept. 2018, doi: 10.3389/fpls.2018.01307.
- [104] R. C. Babu, M. S. Pathan, A. Blum, et H. T. Nguyen, « Comparison of Measurement Methods of Osmotic Adjustment in Rice Cultivars », *Crop Science*, vol. 39, n° 1, p. crops1999.0011183X003900010024x, 1999, doi: 10.2135/crops1999.0011183X003900010024x.
- [105] W. Tezara, V. J. Mitchell, S. D. Driscoll, et D. W. Lawlor, « Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP », *Nature*, vol. 401, n° 6756, p. 914-917, oct. 1999, doi: 10.1038/44842.
- [106] K. Atta et al., « Impacts of salinity stress on crop plants: improving salt tolerance through genetic and molecular dissection », *Front. Plant Sci.*, vol. 14, sept. 2023, doi: 10.3389/fpls.2023.1241736.
- [107] M. H. Netshimbupfe, J. Berner, et C. Gouws, « The interactive effects of drought and heat stress on photosynthetic efficiency and biochemical defense mechanisms of Amaranthus species », *Plant Environ Interact*, vol. 3, n° 5, p. 212-225, oct. 2022, doi: 10.1002/pei3.10092.
- [108] M. Ozturk, B. Turkyilmaz Unal, P. García-Caparrós, A. Khursheed, A. Gul, et M. Hasanuzzaman, « Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants », *Physiologia Plantarum*, vol. 172, n° 2, p. 1321-1335, 2021, doi: 10.1111/ppl.13297.
- [109] E. Vargas-Ortiz et al., « Biomass, chlorophyll fluorescence, and osmoregulation traits let differentiation of wild and cultivated *Amaranthus* under water stress », *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, vol. 220, p. 112210, juill. 2021, doi: 10.1016/j.jphotobiol.2021.112210.
- [110] D. Montcho, R. Idohou, C. Hegbe, T. Hodehou, R. Atou, et C. Gandonou, « Selection of Drought Tolerant Mutant of Amaranthus Cruentus L. in Green House ».
- [111] X. Song, G. Zhou, et Q. He, « Critical Leaf Water Content for Maize Photosynthesis under Drought Stress and Its Response to Rewatering », *Sustainability*, vol. 13, n° 13, p. 7218, janv. 2021, doi: 10.3390/su13137218.
- [112] J. R. Barrow, « Comparisons among Pollen Viability Measurement Methods in Cotton », *Crop Science*, vol. 23, n° 4, p. crops1983.0011183X002300040031x, 1983, doi: 10.2135/crops1983.0011183X002300040031x.

Annexe

Annexe 1 - Carte des huit zones agroécologiques du Bénin



Annexe 2 – Préparation de la solution nutritive Yoshida modifiée

La solution nutritive Yoshida modifiée a été préparée en réalisant trois solutions mères distinctes :

Solution "Macro"

Dissoudre séparément dans de l'eau déminéralisée les quantités suivantes de sels pour un volume final de 5 L :

- NH_4NO_3 : 457 g
- $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$: 201,5 g
- K_2SO_4 : 357 g
- $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$: 443 g
- $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$: 1620 g

Chaque solution présente respectivement les concentrations finales suivantes dans la solution d'arrosage : 1,43 mM, 323 μM , 512 μM , 750 μM et 1,64 mM.

Solution "Micro"

Dissoudre séparément dans de l'eau déminéralisée, pour un volume final de 5 L :

- $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$: 7,73 g (11,4 μM)
- $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$: 0,13 g (0,14 μM)
- H_3BO_3 : 14,3 g (57,8 μM)
- $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$: 1,10 g (0,96 μM)
- $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$: 0,40 g (0,4 μM)

Solution de fer

Dissoudre 4,7 g de Fe-EDTA dans 5 L d'eau déminéralisée (42,7 μM).

Préparation de la solution finale (50 L)

Prélever 375 mL de chaque solution "Macro" et 300 mL de la solution "Micro".

Ajouter 4,7 g de Fer-EDTA.

Compléter à 24 L avec de l'eau déminéralisée pour constituer la solution stock.

Pour obtenir la solution finale dans les bacs de culture (50 L), prélever 4 L de la solution stock et compléter avec de l'eau déminéralisée jusqu'à 50 L.

Pour un volume réduit, prélever 80 mL de solution stock et compléter à 1 L avec de l'eau distillée.

Annexe 3 - ANOVA 1

	Bloc	Variété	Traitement	Dps	Bloc x Variété	Bloc x Traitement	Variété x Traitement	Variété x Dps	Traitement x Dps	Variété x traitement x Dps
	F-value p-value	F-value, p-value	F-value, p-value	F-value, p-value	F-value, p-value	F-value, p-value	F-value, p-value	F-value, p-value	F-value, p-value	F-value, p-value
Hauteur	21.1668, 9.44e-10	15.3493, <2.2e-16	406.3515, <2.2e-16	396.0265, <2.2e-16	10.7806, <2.2e-16	2.3082, 0.05621	10.3732, <2.2e-16	1.4134, 0.20607	62.8806, <2.2e-16	9.9024, <2.2e-16
Nombre de feuilles	7.1937, 0.007861	8.8354, 1.95e-09	315.5173, <2.2e-16	1.5711, 0.210305	2.7987, 0.0008773	0.7888, 0.1287174	3.6168, 2.46e-05	1.1004, 0.35993	50.8912, <2.2e-16	5.4233, 1.58e-15

Tableau 16 : Anova : Bloc x Variété x Dps x traitement pour la hauteur et le nombre de feuilles

Annexe 4 - ANOVA 2

	Variété	Traitement	Variété x Traitement
	F-value, p-value	F-value, p-value	F-value, p-value
Teneur en eau des feuilles	11.785 <3.58x10 ⁻¹³	12.765, <2.95x10 ⁻⁰⁶	4.412, <4.57x10 ⁻⁰⁷

Tableau 17 : Anova de la variété x traitement pour la teneur en eau des parties aériennes

Annexe 5 – ANOVA 3

	Bloc	Variété	Traitement	Bloc x Variété	Bloc x Traitement	Variété x Traitement	Variété x Traitementx Bloc
	F-value, p-value	F-value, p-value	F-value, p-value	F-value, p-value	F-value, p-value	F-value, p-value	F-value, p-value
Début de floraison	0.7588, 0.39355	3.3189, 0.01856	0.9871, 0.38931	1.1420, 0.37317	0.4583, 0.63851	1.0657, 0.43266	0.5352, 0.86753
Intervalle entre le début de floraison et les 50% de floraison	0.0014, 0.9706	0.6531, 0.6875	0.8228, 0.4529	0.5099, 0.7940	0.3596, 0.7022	1.3907, 0.2452	0.3579, 0.9649
50 % de floraison	1.6605, 0.2115499	6.5575, 0.005149	4.1488, 0.03031	1.1611, 0.3635512	0.2159, 0.80760	0.9918, 0.487596	0.7109, 0.7251
Viabilité pollinique	2.0670, 0.15423	1.8820, 0.09336	2.4949, 0.08860	2.0247, 0.07122	2.4980, 0.08834	1.3726, 0.19535	1.2177, 0.28487
Taille des inflorescences	6.0339, 0.0025972	11.6371, 4.047e-12	9.1578, 0.0001267	1.8872, 0.0339379	0.9430, 0.4387999	1.0578, 0.3945770	1.6914, 0.0224936
Nombre d'inflorescence	7.4615, 0.0006498	3.0567, 0.0061027	18.3493, 2.204e-08	1.2930, 0.2191855	0.9702, 0.4235390	0.8680, 0.5799916	2.7180, 2.957 x 10 ⁻⁵

Tableau 18 : Anova : Bloc x Variété x Traitement pour le début de la floraison, de l'intervalle entre le début de floraison et de la moitié de la floraison totale, de la viabilité pollinique et de la taille et du nombre d'inflorescence

Impact du stress hydrique sur des cultivars feuilles d'*Amaranthus cruentus* en conditions contrôlées et en champ

Lise Paimparet

L'intensification des stress abiotiques, en particulier la sécheresse et la salinité, accompagnée d'une augmentation de la population humaine, constitue une contrainte majeure pour la productivité agricole mondiale. Dans ce contexte, l'amarante rouge (*Amaranthus cruentus*) suscite un intérêt croissant en raison de sa valeur nutritionnelle, de son aptitude à s'adapter à divers environnements et de son potentiel en tant que culture tolérante à la sécheresse. Ce travail a principalement porté sur la caractérisation des réponses physiologiques, morphologiques et biochimiques d'un cultivar à feuilles de l'espèce face au stress hydrique, avec également une évaluation limitée sur le stress salin. L'objectif était d'identifier les mécanismes d'adaptation et d'évaluer la variabilité de tolérance entre différentes lignées mutantes d'un cultivar largement cultivé au Bénin.

Deux volets expérimentaux complémentaires ont été conduits : en serre en Belgique, où la variété « Locale » a été soumise à un déficit hydrique sévère et à un stress salin, et en champ au Bénin, où la variété « Locale » et six lignées mutantes ont été évaluées sous trois régimes d'irrigation (témoin, stress modéré et stress sévère).

Les résultats montrent que le stress salin induit une accumulation de sodium dans les feuilles et, combiné au stress de repiquage, a rapidement entraîné la mortalité des plantes. En revanche, le stress hydrique a provoqué une réduction significative de la croissance, de la biomasse et de la teneur en eau, mais s'est accompagné d'une régulation stomatique et d'une forte accumulation d'organiques, en particulier la proline dont la teneur a été multipliée par plus de 250. Au champ, des différences entre lignées ont été observées : les lignées L18, L23 et la variété « Locale » ont présenté une tolérance plus élevée que les autres, tandis que la lignée L6 s'est montrée la plus sensible.

Ces résultats mettent en évidence la capacité d'ajustement osmotique d'un cultivar à feuilles commun d'*A. cruentus* face au stress hydrique et ils soulignent l'intérêt de certaines lignées mutantes pour des programmes de sélection en zones soumises à la sécheresse.