

Université catholique de Louvain

École de Biologie

Université de Namur

Département de biologie



Impact des stress thermique et hydrique sur la croissance, la reproduction et la pollinisation de *Fagopyrum esculentum* et comparaison de la pollinisation chez deux espèces de *Fagopyrum*.

Drugmand Jonathan

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

Promoteur : Muriel Quinet (UCL/ELIA)

Année académique 2019 – 2020

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement Muriel Quinet, ma promotrice, qui a toujours été disponible et à l'écoute et toujours de manière pédagogue, sans qui ce mémoire sous sa forme actuelle n'aurait jamais vu le jour. Je n'aurais pas pu rêver mieux comme encadrante et j'ai énormément appris à ses côtés.

Un grand merci aussi à tous les membres du GRPV pour leur accueil, leur aide et leur bonne humeur. Merci aux filles de mon bureau, Marie, Lauranne, Servane et Mathilde, qui égayent quotidiennement le bureau de leur présence, ce fut un plaisir de travailler en leur présence. Merci à Baudouin Capelle de m'avoir aidé dans les phytotrons pour déplacer mes sarrasins et fabriquer des tuteurs adaptés. Merci à Brigitte VanPee pour son aide avec les appareils physiologiques. Merci à Marie-Eve pour avoir toujours été là quand je me posais des questions sur le fonctionnement du labo. Merci à Monsieur Lutts pour sa manière de gérer le labo et son humour dévastateur. Merci aussi à Monsieur Lejeune, qui était toujours présent même lorsque je restais tard au labo, pour sa conversation et pour ses précieux conseils.

Merci à Alvarro, Rémi, Brigitte, Servane, Lauranne et Muriel pour avoir accepté de passer un peu de temps sous le soleil à observer attentivement des insectes se repaître de nectar de sarrasins.

Toute ma gratitude va aussi à Lauranne, mon compère du sarrasin, qui m'a conseillé, aidé et supporté à de multiples reprises, notamment durant ces longues journées en champs.

Merci aussi à mes camarades co-mémorants : Adrien, Arnaud, Aline, Odile. C'était toujours un plaisir de vous voir, de discuter avec vous et d'avancer à vos côtés.

Merci à mes amis, Arnaud, Charly, Théo, Aubin, Denis, Marina qui même si je ne les voyais plus beaucoup m'ont permis de me ressourcer à chacune de nos rencontres. Merci à Momo, à qui j'ai pu faire visiter Louvain-la-neuve, et de qui j'ai souvent ressenti le soutien et reçu les conseils.

Enfin, merci à ma famille, ma mère qui sans s'impliquer directement dans le mémoire m'a toujours soutenu et aidé à sa manière, ma sœur que j'aime et qui restera toujours un modèle pour moi. En dernier mais non des moindres, mon père qui m'a énormément aidé, conseillé, soutenu, encouragé et qui a forgé ce mémoire à mes côtés, notamment avec son expertise sur les pollinisateurs et son expérience du monde scientifique.

Table des matières

Remerciements	2
1. Introduction	5
2. Synthèse bibliographique	6
2.1 Changements climatiques globaux	6
2.2 Réponses générales des plantes aux stress hydrique et thermique	8
2.2.1. Stress hydrique	8
2.2.2 Stress thermique	10
2.3 Sarrasin (<i>Fagopyrum</i> Mill.)	12
2.3.1 Histoire et origine	12
2.3.2 Culture et Production	14
2.3.3 Description morphologique	16
2.3.4 Ecologie et cycle de vie	21
2.3.5 Reproduction et pollinisation	22
2.3.6 Réponses aux stress	25
2.3.7 Utilisation	27
3. Matériel et méthodes	29
3.1 Impact de la température et du stress hydrique sur <i>F. esculentum</i>	29
3.1.1 Matériel végétal et conditions de culture	29
3.1.2 Mesures non destructives	30
3.1.3 Mesures destructives	32
3.1.4 Comportement des pollinisateurs	34
3.2 Comparaison de la pollinisation : <i>F. esculentum</i> vs <i>F. tataricum</i>	35
3.2.1 Matériel végétal et conditions de culture	35
3.2.2 Mesures	35
3.3 Analyses statistiques	37
4. Résultats	39
4.1 Impact de la température et du stress hydrique sur <i>F. esculentum</i>	39
4.1.1 Croissance végétative	39
4.1.2 Paramètres physiologiques	41
4.1.3 Phase reproductive	45
4.1.4 Pollinisation	50
4.2 Comparaison de la pollinisation : <i>F. esculentum</i> vs <i>F. tataricum</i>	52
4.2.1 Diversité et fréquence des visiteurs floraux	54

4.2.2 Comportement des visiteurs floraux les plus fréquents	58
5. Discussion	63
5.1 Impact de la température et du stress hydrique sur la croissance végétative, la photosynthèse et le statut hydrique.....	63
5.2 Impact de la température et du stress hydrique sur les structures reproductrices et sur le comportement des pollinisateurs	67
5.3 Comparaison de la pollinisation chez <i>F. esculentum</i> et <i>F. tataricum</i>	72
6. Conclusions	76
7. Perspectives	78
8. Bibliographie	80
9. Annexes	95
Résultats annexes.....	95
Transects	95
Quadrats	96
Nombre d'insectes observés.....	96
Nombre d'insectes observés par quadrat	96
Distribution des principaux taxons d'insectes	97
Abstracts	98

1. Introduction

La planète fait face à des changements climatiques qui modifient les conditions environnementales et impactent donc de nombreux êtres vivants. Une hausse de température et des événements de sécheresse extrêmes par rapport aux standards actuels sont à prévoir dans les années à venir (IPCC, 2014). Les plantes ne font pas exception parmi les organismes influencés par ces modifications climatiques. Des hausses de température et le stress hydrique impactent le développement des systèmes foliaire, racinaire et reproductif des plantes, de même que la pollinisation, et cela peut, par conséquent, diminuer la productivité (Gray *et al.*, 2016). Des mécanismes de réponse sont mis en place par les plantes afin de mieux tolérer les stress rencontrés, comme la production de substances phénoliques, ou bien de les éviter en modifiant la période de floraison par exemple (Germ *et al.*, 2016). Une baisse de productivité des cultures est un problème majeur dans notre société dont la population est toujours plus grandissante. De plus, les cultures les plus utilisées dans le monde reposent sur très peu de diversité de plantes (Germ *et al.*, 2016). Il est donc indispensable de comprendre comment ces plantes répondront aux changements climatiques et de trouver des alternatives aux cultures les plus consommées avec des plantes résistantes aux stress et capables de répondre à la production alimentaire grandissante. La thématique de ce mémoire s'inscrit dans ce contexte et s'intéresse plus particulièrement au sarrasin, une pseudocéréale qui a connu un regain d'intérêt ces dernières années tant par ses qualités nutritives que par sa culture peu exigeante et propice à la culture biologique (Ahmed *et al.*, 2014; Jacquemart *et al.*, 2012).

Ce mémoire vise deux buts principaux : 1) étudier l'impact d'une hausse de température combinée à un stress hydrique sur le développement morphologique et reproducteur du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum* Moench), et 2) comparer la pollinisation du sarrasin commun (*F. esculentum*) et du sarrasin de Tartarie (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.). Le rendement du sarrasin commun est assez faible et c'est là peut-être le plus gros frein à sa culture. Comprendre comment réagit *F. esculentum* face aux changements climatiques est important pour sa culture dans le futur. Cette étude tentera donc de répondre aux questions suivantes : (1) quel est l'impact d'une hausse de température, d'un stress hydrique et de leur combinaison sur le développement végétatif et la physiologie de cette espèce ? , (2) quel est l'impact de ces stress sur la production de fleurs, leur fertilité et la production des ressources florales, (3) ces stress modifient-ils la visite des fleurs par les pollinisateurs ?

Mon hypothèse est que le sarrasin commun soumis à des conditions de température plus élevées et à un stress hydrique produira moins de fleurs et de moindre qualité suite à une baisse de la croissance végétative et de la photosynthèse, ce qui diminuera son attractivité face aux pollinisateurs.

Par ailleurs, les deux espèces de sarrasin diffèrent par leur mode de reproduction et si la pollinisation par les insectes est indispensable à la production de graines chez *F. esculentum*, son importance chez *F. tataricum* reste matière à débat. Dès lors, deux questions supplémentaires émanent de cette dernière constatation, j'y répondrai dans le corps de ce mémoire : (1) la guildes des pollinisateurs et leur comportement de visite diffèrent-ils entre les deux espèces de sarrasin (*F. esculentum* et *F. tataricum*) ? et (2) au sein de ces espèces, les visites de pollinisateurs diffèrent-elles entre variétés ? Mon hypothèse est qu'au contraire de *F. esculentum*, *F. tataricum* n'a pas besoin de pollinisateurs pour se reproduire en raison de son auto-compatibilité et devrait donc attirer moins, voire aucun insecte par rapport à *F. esculentum*.

2. Synthèse bibliographique

2.1 Changements climatiques globaux

La Terre fait face à des changements climatiques qui modifient les conditions environnementales (IPCC, 2014). L'un de ces changements correspond à la hausse de température globale qui induit pernicieusement un réchauffement climatique mondial. Durant le 21^{ème} siècle, tous les scénarios prédictifs prévoient une hausse globale de la température à la surface de la planète. Il paraît, dès lors, très probable que des vagues de chaleur se produiront plus souvent et sur de plus longues périodes de temps. Les événements de précipitation extrême apparaîtront aussi plus fréquemment et seront plus intenses dans de nombreuses régions.

Les températures moyennes atteintes dans le futur dépendront énormément des politiques climatiques mises en place durant tout le 21^{ème} siècle (CNRS, 2019). Ainsi, selon le scénario le plus favorable (effort d'atténuation important), au minimum une augmentation de 2°C apparaîtra d'ici 2100. Dans le pire des scénarios considérés, la hausse de température moyenne globale atteindrait les 6.5-7°C en 2100 (figure 1).

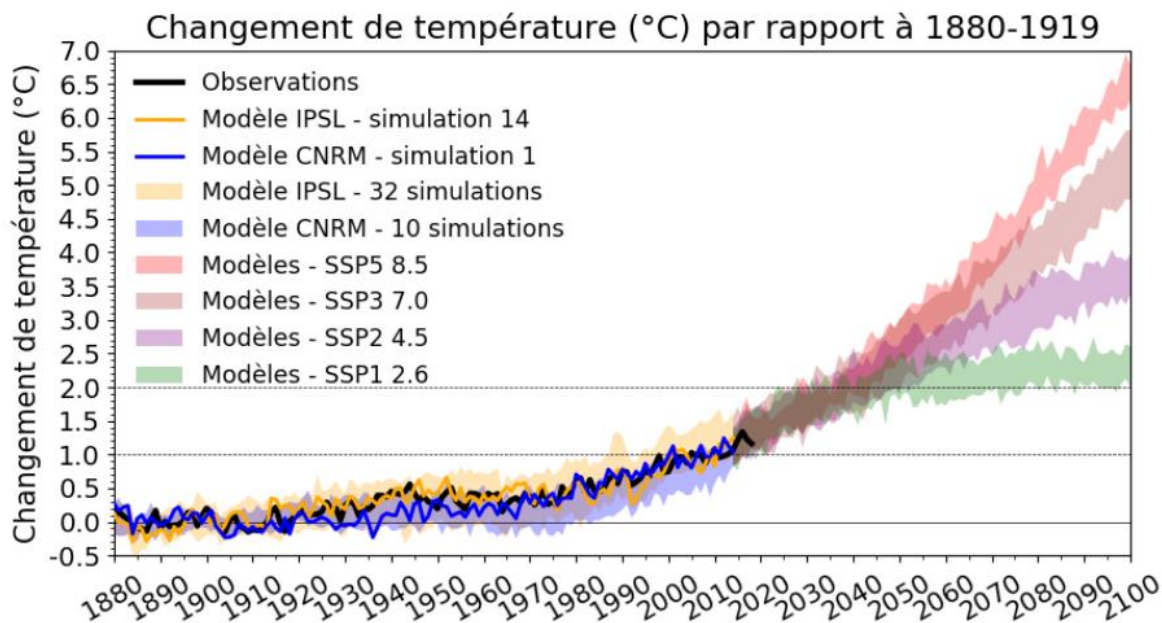


Figure 1. Différents scénarios de changement de température par rapport à la période 1880-1919. (CNRS, 2019)

La hausse de température ne sera pas répartie uniformément sur le globe (CNRS, 2019). Les plus hautes latitudes de l'hémisphère nord et les continents seront, en effet, plus impactés que les océans (figure 2a). Les changements en précipitation vont eux aussi varier en fonction des régions, les moyennes de précipitations annuelles devraient ainsi être plus importantes dans les zones humides de haute et de moyenne latitudes (figure 2b). Toutefois, les répartitions des précipitations ne seront pas uniformes tout au long de l'année et des épisodes de sécheresse sont à prévoir en été même à haute et moyenne latitudes. Les zones sèches, quant à elles, subiront certainement une baisse de précipitations (figure 2b).

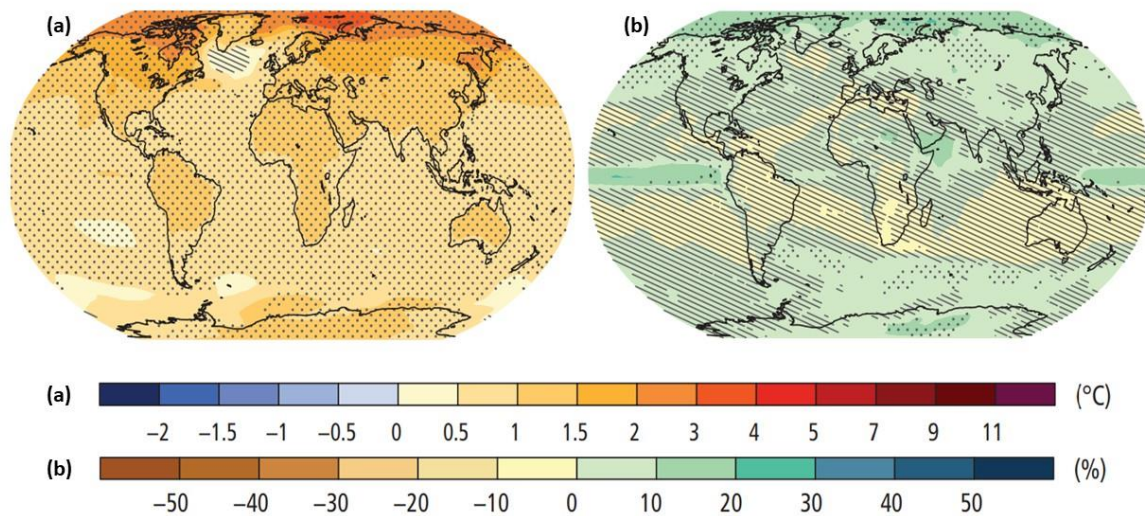


Figure 2. Changements en températures moyennes de surface (a) et en changements en précipitations moyennes (b) prévus pour la période 2081-2100 par rapport à la période 1986-2005 selon le scénario le plus optimiste d'une hausse de température de 2°C d'ici 2100. Figure modifiée à partir de IPCC (2014).

Ces changements climatiques influenceront probablement fortement les cultures car les plantes principalement utilisées dans notre alimentation sont souvent plantées en-dehors de leurs aires naturelles de répartition afin d'en faciliter la culture et d'obtenir de meilleurs rendements (Germ *et al.*, 2016). C'est pourquoi des plantes résistantes à ces conditions de stress ont beaucoup d'intérêt pour le futur de la production alimentaire.

2.2 Réponses générales des plantes aux stress hydrique et thermique

2.2.1. Stress hydrique

Parmi les nombreux paramètres environnementaux, la sécheresse est le facteur abiotique qui limite le plus les rendements des cultures (Germ *et al.*, 2016).

Les plantes réagissent principalement de 3 manières différentes au stress hydrique : (1) en évitant les périodes où l'eau vient à manquer, (2) en maintenant élevé le potentiel hydrique par différents mécanismes de protection, et (3) en maintenant l'activité métabolique lors des périodes de stress hydrique (Germ *et al.*, 2016).

Le stress hydrique peut impacter négativement la germination et la croissance de la plantule (Farooq *et al.*, 2009). La réduction du potentiel de germination, du poids sec des racines et des tiges, de la longueur de l'hypocotyle, et de la croissance végétative ont déjà été rapportés chez plusieurs plantes cultivées comme *Pisum sativum*, *Medicago sativa*, et *Oryza sativa* (Manickavelu *et al.*, 2006; Okçu, 2005; Zeid *et al.*, 2006). La taille de la plante, l'épaisseur de la tige, le nombre de feuilles et leur taille peuvent aussi diminuer sous stress hydrique (Fahad *et al.*, 2017). La limitation d'eau chez une plante provoque une réduction de la capacité à maintenir les cellules en turgescence et à transpirer (Gallagher *et al.*, 2017). Le stress hydrique induit une moindre perte d'eau par la transpiration en provoquant la fermeture des stomates, permettant ainsi de conserver un potentiel hydrique élevé. Chez la plupart des plantes, notamment les plantes utilisées en culture, la fermeture des stomates est la première réaction face à un stress hydrique. Plusieurs facteurs comme le potentiel hydrique des feuilles, la température des feuilles, le taux de transpiration et la conductance stomatique peuvent être réduits par le stress hydrique (Fahad *et al.*, 2017). Toutefois, il semblerait que ce soit la conductance stomatique qui soit la plus sévèrement affectée (Farooq *et al.*, 2009). L'efficacité de l'utilisation de l'eau (« water use efficiency » en anglais), qui peut se calculer comme le ratio du taux de photosynthèse nette sur le taux de transpiration, augmente sous stress hydrique chez certaines variétés de blé (Abbate *et al.*, 2004).

La photosynthèse est un des paramètres physiologiques qui peut être fortement influencé par le stress hydrique et la température (Farooq *et al.*, 2009). La photosynthèse serait surtout affectée par la diminution de la surface foliaire, par des problèmes de fonctionnement des différents systèmes photosynthétiques, et par la sénescence des feuilles (Wahid *et al.*, 2007a). La fermeture des stomates en réponse à un stress hydrique entraîne une réduction de l'apport en CO₂ dans la plante (Fahad *et al.*, 2017). Le stress hydrique peut entraîner une diminution (Din *et al.*, 2011) ou une augmentation du contenu en chlorophylle (Estill *et al.*, 1991). Cela dépendrait des plantes et de la variété (Fahad *et al.*, 2017). Une diminution de production de la rubisco est aussi un impact du stress hydrique, que l'on retrouve aussi avec une hausse de température.

Le stress hydrique réduit aussi l'assimilation de nutriments, et les interactions microbiennes dans le sol, le tout pouvant entraîner une diminution des ressources disponibles pour la formation des feuilles, des fleurs, fruits et des graines. La production et le maintien des fleurs est coûteuse en ressources (Gallagher *et al.*, 2017; Phillips *et al.*, 2018). En effet, le développement du bourgeon est consommateur de carbone et de nutriments. De plus, de l'eau

est notamment perdue lors de la transpiration par les inflorescences, l'eau peut aussi être détournée pour le maintien des fleurs au dépend d'autres fonctions comme la photosynthèse. C'est pourquoi, les plantes stressées en eau produisent généralement moins de fleurs sur de plus petites inflorescences, avec des fleurs qui présentent aussi une plus petite corolle.

Un impact du manque d'eau chez la plante sur ses relations avec les pollinisateurs peut être un changement dans la période de floraison de la plante et la période d'activité des pollinisateurs, ces périodes ne se chevauchant plus (Forrest, 2015). La différence de disponibilité en eau modifie la composition en nectar, en pollen et l'efficacité des attractants floraux (Waser *et al.*, 2016). Le taux de visite des pollinisateurs est aussi influencé par la taille des plantes et l'abondance florale. Les pollinisateurs ont tendance à préférer les plantes hautes ayant généralement plus de fleurs (Gallagher *et al.*, 2017). La taille de la corolle impacte aussi l'efficacité des pollinisateurs en plus de leur taux de visite.

2.2.2 Stress thermique

L'impact du stress thermique dépend fortement de l'intensité, la durée, et le rythme de changement de température (Wahid *et al.*, 2007b). Le statut en eau de la plante est de première importance en cas de changement de température (Simões-Araújo *et al.*, 2003). De plus, de plus fortes températures s'accompagnent souvent d'un stress hydrique, surtout dans les environnements tropicaux et subtropicaux (Machado *et al.*, 2001).

La hausse de température peut diminuer le taux de germination des graines, de même qu'entraîner une inhibition de la croissance et la sénescence précoce des feuilles (Zinn *et al.*, 2010). Une diminution de la teneur en eau des feuilles à plus haute température a été observée chez la canne à sucre et la tomate (Morales *et al.*, 2003; Wahid *et al.*, 2007a). La perte d'eau à plus haute température se marque plus durant la journée, principalement en raison d'une hausse du taux de transpiration. Le stress thermique peut aussi impacter le nombre, la masse et la croissance des racines, ce qui à terme, peut limiter l'apport en eau et en nutriments aux parties supérieures de la plante (Huang *et al.*, 2012; Wahid *et al.*, 2007b).

L'une des conséquences les plus remarquables de la hausse de température chez les plantes est l'inhibition de la photosynthèse (Zinn *et al.*, 2010). De hautes températures peuvent réduire l'efficacité du photosystème II, réduire l'activité de la rubisco, et causer des dommages dans

les membranes thylakoïdes (Fahad *et al.*, 2017; Zinn *et al.*, 2010). Une hausse de température est souvent associée à une diminution de la biosynthèse de chlorophylle (Dutta *et al.*, 2009). La diminution de l'efficacité de la rubisco réduisant son affinité à lier le CO₂, est un des facteurs qui entraîne la réduction du taux de photosynthèse nette à haute température (Morales *et al.*, 2003). La production d'amidon et de sucrose peut aussi être impactée négativement à plus haute température (Vu *et al.*, 2001).

Des températures plus élevées peuvent avoir certains impacts majeurs sur les structures reproductrices et par la même occasion entraîner une diminution du rendement (Zinn *et al.*, 2010). Un stress modéré peut accélérer le moment de l'anthèse des fleurs, cela peut entraîner le fait que la reproduction arrive avant que la plante puisse accumuler assez de ressources pour la formation de ses graines. L'avortement des fleurs et la réduction du nombre d'ovules a notamment été observé chez *Arabidopsis thaliana* (Whittle *et al.*, 2009).

Chez de nombreuses plantes, l'impact d'une hausse de température se traduit généralement par une perte de réceptivité stigmatique, une inhibition de la germination des grains de pollen, une diminution de la viabilité pollinique, et l'inhibition de la formation du tube pollinique (Aloni *et al.*, 2001; Young *et al.*, 2004; Zinn *et al.*, 2010).

2.3 Sarrasin (*Fagopyrum* Mill.)

2.3.1 Histoire et origine

Le sarrasin est une dicotylédone qui appartient à la famille des Polygonaceae et au genre *Fagopyrum* (Zhou *et al.*, 2018c). Le genre *Fagopyrum* compte aujourd'hui plus d'une vingtaine d'espèces, dont la plupart sont indigènes des zones tempérées de l'est de l'Asie (Gondola *et al.*, 2010; Zhou *et al.*, 2018c). Seulement deux espèces sont importantes d'un point de vue économique : le sarrasin commun appelé aussi « blé » noir (*Fagopyrum esculentum*), et le sarrasin de Tartarie appelé aussi « blé » noir fourrager (*Fagopyrum tataricum*). Les deux espèces comprennent de nombreuses variétés. L'espèce la plus cultivée est le sarrasin commun qui est exploité surtout dans l'hémisphère nord, de l'Europe de l'est jusqu'au Japon (Figure 3). Il est aussi exploité en Amérique et en Afrique en plus faibles quantités (Gondola *et al.*, 2010).

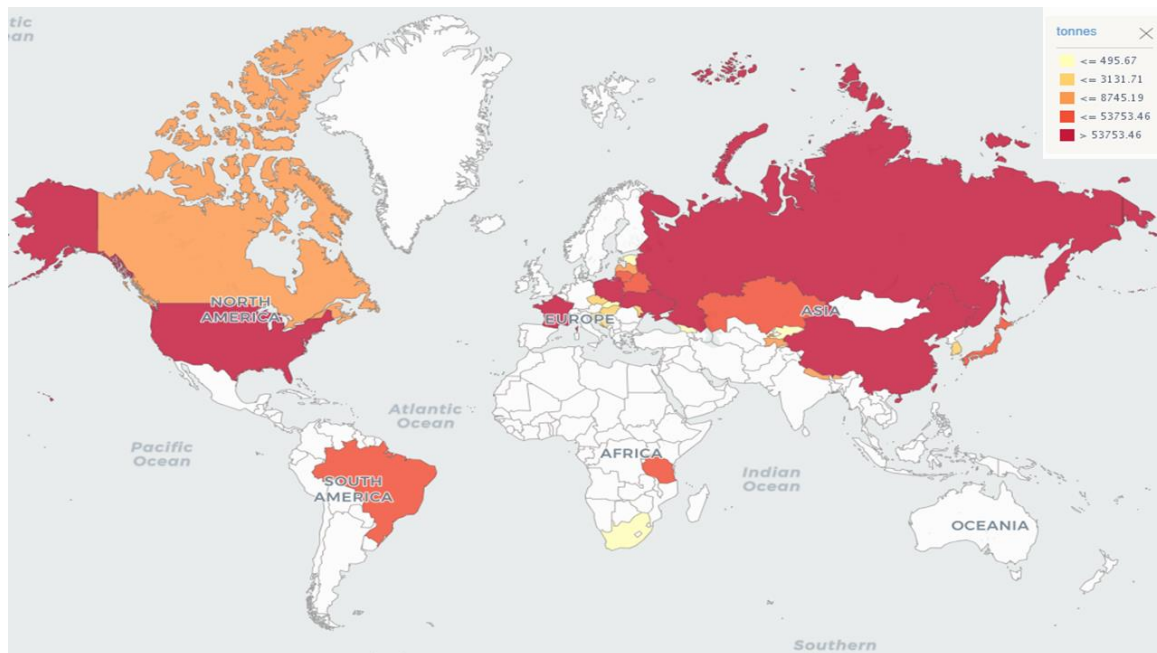


Figure 3. Carte de la répartition de la production moyenne de sarrasin dans le monde entre 1994 et 2017 (FAO, 2019).

Le sarrasin est parfois considéré comme une céréale, mais ce n'en est pas une (Fabio *et al.*, 2017; Lim, 2013; Rosentrater *et al.*, 2018). Les céréales sont toutes des monocotylédones appartenant à la famille des Poaceae. Appartenant au clade des dicotylédones, le sarrasin ne peut être vu comme une céréale et est considéré comme une pseudo-céréale. Le terme pseudo-céréale désigne un groupe d'espèces de dicotylédones, qui ont en commun la production de graines sèches, riches en amidon et en protéines et qui sont consommées comme des graines de céréales (Lim, 2013; Rosentrater *et al.*, 2018).

Le sarrasin serait cultivé depuis près de 6000 ans dans le nord de la Chine et 4000 ans dans le sud-ouest de la Chine et le plateau Tibétain (Hunt *et al.*, 2017). *Fagopyrum esculentum* ssp. *ancestralis* serait l'ancêtre sauvage du sarrasin commun actuel (Ohnishi, 1998). *F. esculentum* est originaire de l'est de l'Asie, et plus précisément de la partie sud-ouest de la Chine à l'est de l'Himalaya (Gondola *et al.*, 2010; Ohnishi, 1995). La localisation exacte du centre d'origine se situerait quelque part à l'est du Tibet, entre le nord de la province Yunnan et l'ouest de la province Sichuan (figure 4) (Hunt *et al.*, 2017). Il s'agirait aussi du centre de dispersion et de différenciation du sarrasin (Ye *et al.*, 1992; Zhou *et al.*, 2018c).

Le sarrasin de Tartarie (*Fagopyrum tataricum* ssp. *tataricum*) aurait comme ancêtre sauvage *F. tataricum* ssp. *potanini* (Ohnishi *et al.*, 1996). Suite à la large répartition de son ancêtre, l'origine de *F. tataricum* est moins définie que celle *F. esculentum* (figure 4), des hypothèses semblent montrer que sa zone d'origine est semblable à celle de *F. esculentum* (Hunt *et al.*, 2017; Ohnishi, 1998).

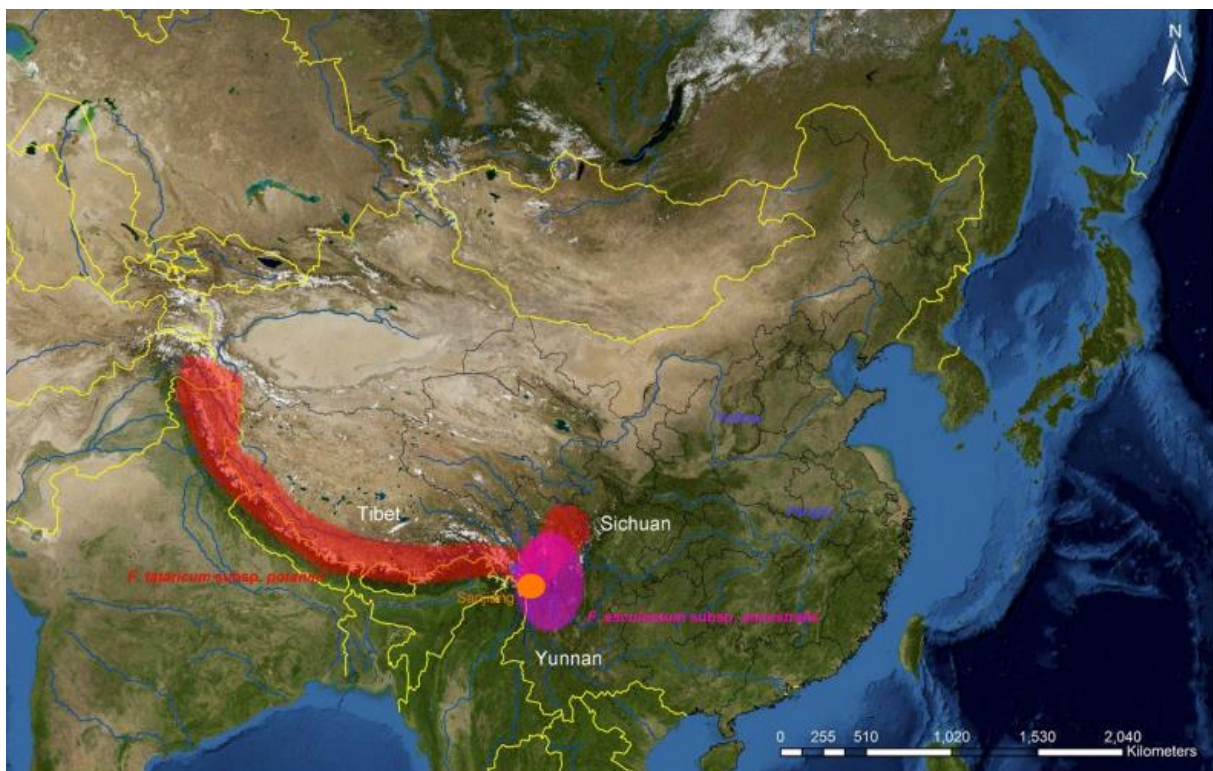


Figure 4. Distribution des ancêtres sauvages du sarrasin. La zone rouge représente la distribution de l'ancêtre du sarrasin de Tartarie (*F. tataricum* ssp. *potanini*), La zone mauve représente la distribution de l'ancêtre du sarrasin commun (*F. esculentum* ssp. *ancestralis*). (Hunt *et al.*, 2017).

2.3.2 Culture et Production

Aujourd'hui, le sarrasin est cultivé sur tous les continents, excepté l'Antarctique (Zhou *et al.*, 2018c). En 2017, la surface cultivée totale de sarrasin dans le monde était de 3 940 526 ha (FAO, 2019). La production totale atteignait quant à elle les 3 827 748 tonnes (t) (FAO, 2019). La majeure partie de la production concerne *F. esculentum* et peu de pays, en plus de celui-ci, produisent du *F. tataricum* (Zhou *et al.*, 2018c). La production de sarrasin a subi un déclin vers la fin du 20^{ième} siècle, mais la production et les surfaces cultivées sont en hausse depuis 2010 montrant ainsi un regain d'intérêt pour le sarrasin (Figure 5). En 2017, les 5 plus gros producteurs étaient par ordre d'importance : la Russie, la Chine, l'Ukraine, la France et le Kazakhstan (FAO, 2019).

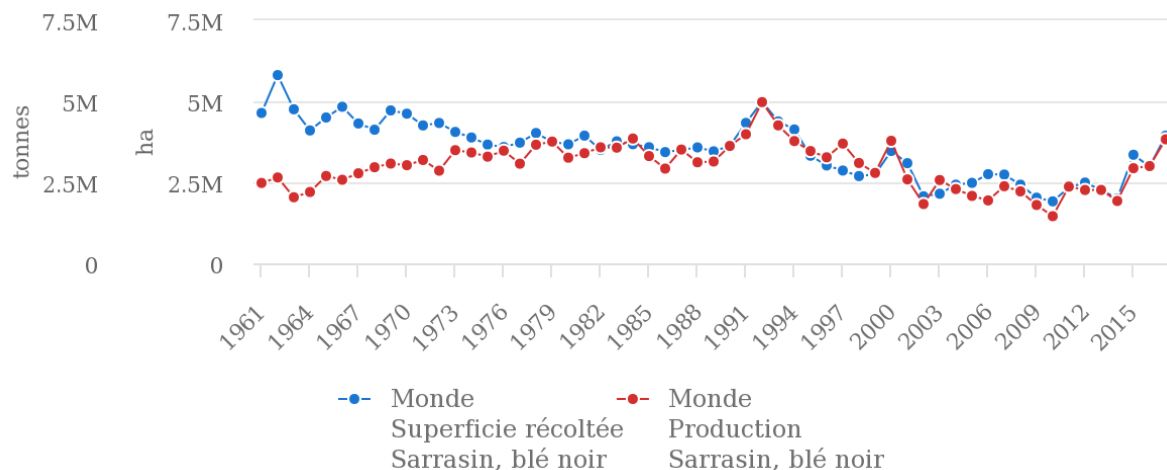


Figure 5. Production et superficie cultivée du sarrasin dans le monde de 1961 à 2017 (FAO, 2019).

Entre 1994 et 2017, la majeure partie de la production de sarrasin (>90%) dans le monde se partageait de manière assez équivalente entre l'Europe et l'Asie, suivies par le continent américain et dans une moindre mesure, l'Afrique (Figure 6) (FAO, 2019). Toutefois, depuis 2010 (Figure 5), l'Europe est devenue la première région productrice avec 54% de la production mondiale contre 39.6% pour l'Asie (FAO, 2019).

Moyenne 1994 - 2017

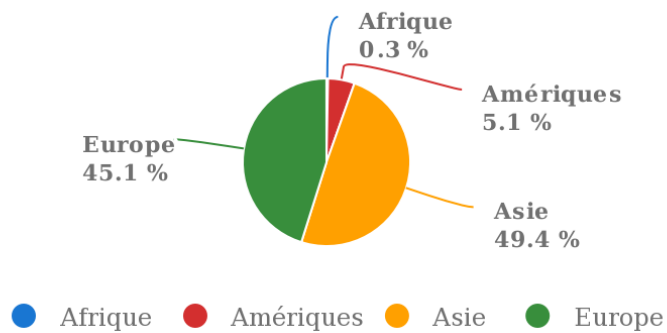


Figure 6. Part de la production de sarrasin dans le monde par continent. Il s'agit d'une moyenne de la production entre 1994 et 2017 (FAO, 2019).

Le rendement de *F. esculentum* est généralement de l'ordre de 0,2 à 0,7 t.ha⁻¹ avec un rendement maximum pouvant atteindre 2 t.ha⁻¹ (Zhou *et al.*, 2018a). Les rendements de *F. tataricum* sont quant à eux plus élevés, avec une moyenne de 0.9 à 2.25 t.ha⁻¹ et un maximum de 4.5 t.ha⁻¹ (Zhou *et al.*, 2018b). Le rendement en sarrasin reste faible par rapport aux céréales, en 2017 la production en t.ha⁻¹ était de 0,97 pour le sarrasin, 3,06 pour le seigle, 3,53 pour le blé, 4,60 pour le riz, 5,75 pour le maïs (FAOSTAT, 2019).

2.3.3 Description morphologique

2.3.3.1 *Fagopyrum esculentum*

Fagopyrum esculentum est une plante herbacée annuelle de courte saison (Campbell, 1997; Fabio *et al.*, 2017; Gondola *et al.*, 2010; Zhou *et al.*, 2018a). Son port est érigé avec une seule tige principale sur laquelle s'insèrent des tiges secondaires. Les tiges sont vertes ou rouges avant maturité et tendent vers le rouge à maturité. La plante atteint une taille variant entre 30 et 130 cm. La tige principale a une section plus ou moins ronde, elle est rainurée, succulente et lisse, sauf au niveau des nœuds. Les tiges sont creuses et se brisent donc aisément lors de stress mécaniques causés notamment par le vent ou la grêle (Campbell, 1997; Gondola *et al.*, 2010). Lorsque la tige principale est cassée, la plante récupère éventuellement, à condition d'être encore relativement immature, à partir de branches secondaires basses à condition.

Les feuilles sont simples, larges et pétiolées (Campbell, 1997; Gondola *et al.*, 2010; Zhou *et al.*, 2018a). Le pétiole a une taille de 1,5-5 cm. La feuille montre un limbe triangulaire de 2,5-8 cm de long sur 2-5 cm de large. La base est cordée ou à peine tronquée lui donnant une forme de cœur. L'apex de la feuille est, quant à lui, acuminé (Zhou *et al.*, 2018a). A la base du pétiole se trouve un ochréa caduque, d'environ 5 mm, membraneux, oblique et non cilié.

La plante possède une courte racine en pivot s'enfonçant de 30-50 cm dans le sol d'où des racines latérales se propagent sur une largeur de 25-30 cm (Campbell, 1997; Gondola *et al.*, 2010). Le poids du système racinaire représente 3-4% du poids total de la plante. La plante survit à de fortes conditions de sécheresse, mais ce stress retarde, en général, la maturité de la plante.

Le sarrasin commun a une inflorescence composée consistant en un racème qui produit latéralement, de manière acropète, de 1-30 cymes unipares hélicoïdes (Cawoy *et al.*, 2009; Quinet *et al.*, 2004). Les inflorescences sont situées à l'extrémité d'un pédoncule à l'aisselle des feuilles ou sont regroupées en grappe à l'extrémité des tiges (principale ou secondaires). Un pédoncule présente parfois 2, ou plus rarement, 3 inflorescences (Quinet *et al.*, 2004). La première inflorescence se développe entre le 3^{ème} et 5^{ème} nœud au-dessus des cotylédons sur la tige principale.

Les fleurs présentent une gamme de couleur s'étalant du blanc au rose. Le périanthe est perpendiculaire au pédicelle en anthèse avec un diamètre de 6-7 mm (Cawoy *et al.*, 2006a, 2009). Les fleurs montrent une symétrie actinomorphe. Elles n'ont pas de pétales, mais le calice se compose de 5 tépales elliptiques (3-4 mm) (Figures 7a, 7b et 7c) (Campbell, 1997; Woo *et al.*, 2016). Les fleurs sont hermaphrodites et dimorphiques, la plante est dite hétérostyle (Campbell, 1997; Gondola *et al.*, 2010; Zhou *et al.*, 2018a). Chaque plante ne possède qu'un seul type de fleur, soit longistyles soit brévistyles. Les fleurs longistyles possèdent de longs styles avec des étamines courtes (Figure 7c). Les fleurs brévistyles, quant à elles, présentent des styles courts avec des étamines longues qui dépassent la hauteur des styles (Figure 7b). Le ratio entre les morphes brévistyle et longistyle est de l'ordre de 1:1 (Słomka *et al.*, 2017). Toutefois, il peut arriver que ce ratio ne soit plus équilibré suite à différents facteurs (stochasticité, différence de fitness entre morphes...). Ce déséquilibre n'est cependant pas la cause du faible rendement du sarrasin, celui-ci étant surtout causé par des problèmes d'avortement et de dégénérescence au niveau des organes femelles (Słomka *et al.*, 2017). Le diamètre de la corolle serait plus petit chez les fleurs longistyles par rapport aux fleurs brévistyles, il varierait cependant entre les cultivars (Wu *et al.*, 2017).

Le pistil est composé d'un ovaire et d'un style en 3 parties avec un stigmate en forme de bouton (Campbell, 1997; Cawoy *et al.*, 2008, 2009; Lim, 2013). Le pistil est entouré par 8 étamines dont 3 collent le pistil et sont dirigées vers l'extérieur, tandis que les 5 autres sont plus éloignées et sont dirigées vers l'intérieur (Figures 7b et 7c). Huit nectaires sont également présents en alternance avec les étamines à la base de l'ovaire (Figures 7b et 7c). Les grains de pollen du genre *Fagopyrum* sont décrits comme ayant une forme allongée à sphéroïdale, ellipticoïdale en vue équatoriale et circulaire en vue polaire (Figure 9) (Zhou *et al.*, 2003). On distingue deux tailles de pollen différentes en fonction du morphe de la fleur (Campbell, 1997; Cawoy *et al.*, 2009; Gondola *et al.*, 2010). Les fleurs brévistyles possèdent des grains de pollen plus gros de 0,16 mm de diamètre. Les fleurs longistyles produisent, quant à elles, des grains de pollen plus petits d'un diamètre de 0,10 mm. De plus, les fleurs brévistyles produisent 0,7 fois moins de pollen que les fleurs longistyles (Cawoy *et al.*, 2009). La viabilité pollinique est élevée et semblable chez les deux morphes (Cawoy *et al.*, 2006a).

Les fleurs, dans une même inflorescence, n'ont pas toutes les mêmes probabilités de produire des graines (Cawoy *et al.*, 2007a, 2007b). En effet, les fleurs montrent une tendance au déclin des structures reproductrices, qui se marque plus fortement vers la partie distale de

l'inflorescence. De plus, les premières fleurs en anthèse sont les plus susceptibles de produire des graines par rapport à celles qui fleurissent plus tard (Taylor *et al.*, 2001).

Ce que l'on nomme communément « graine » est en réalité le fruit contenant la graine, le fruit étant réduit à l'enveloppe externe de la graine, comme chez les céréales. Les fruits sont des akènes et dépassent le périanthe (Figures 7d et 7e) (Small, 2017; Zhou *et al.*, 2018a). Ils sont de couleur brun-foncé, opaques, ovoïdes, avec des bords triangulaires marqués, une surface plate et mesurent 5-8 mm. Différents stades de graines se côtoient sur une même plante et parfois sur une même inflorescence (Funatsuki *et al.*, 2000).

2.3.3.2 *Fagopyrum tataricum*

Fagopyrum tataricum présente une morphologie similaire à celle de *F. esculentum* (Figure 8a) (Zhou *et al.*, 2018b). Toutefois, les plantes de *F. tataricum* sont généralement moins vigoureuses que celles de *F. esculentum*, avec des tiges plus ramifiées et des feuilles plus sagittées, des fleurs plus petites avec des sépales blanc-verdâtre pâle (Figure 8b). Les fleurs de *F. tataricum* ont des stigmates et des anthères situés à la même hauteur et plus rapprochés dans la fleur, facilitant l'auto-fécondation. La taille du pédicelle, du pistil, des anthères, et le diamètre de la corolle sont plus petits que chez *F. esculentum* (Wu *et al.*, 2017). Le pollen de *F. tataricum* est plus large que le pollen des morphes longistyles chez *F. esculentum*, mais plus petit que le pollen des morphes brévistyles (Wu *et al.*, 2017). La production de pollen par fleur est, quant à elle, plus faible chez *F. tataricum* que chez *F. esculentum*. Cette espèce présente de nombreux cultivars et variétés, dont les akènes varient fortement du point de vue de la taille et de la forme (Figure 8c) (Zhou *et al.*, 2018b). Selon Zhou *et al.* (2018b), *F. tataricum* serait cléistogame avec la pollinisation se déroulant avant la floraison.

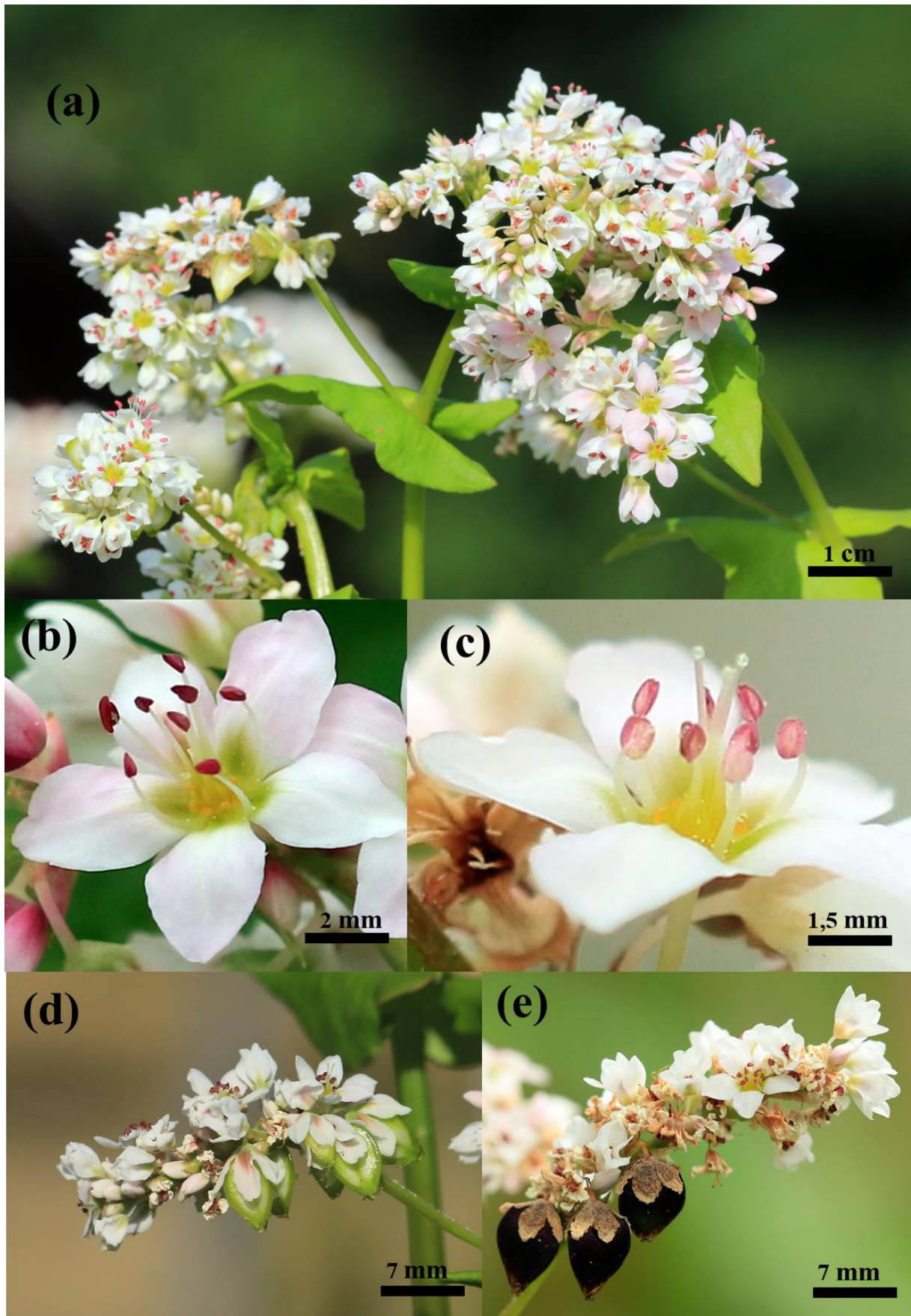


Figure 7. *F. esculentum* (a) Inflorescences en fleurs, (b) fleur brévistyle, (c) fleur longistyle, (d) graines immatures, (e) graines matures. Photos de l'auteur.

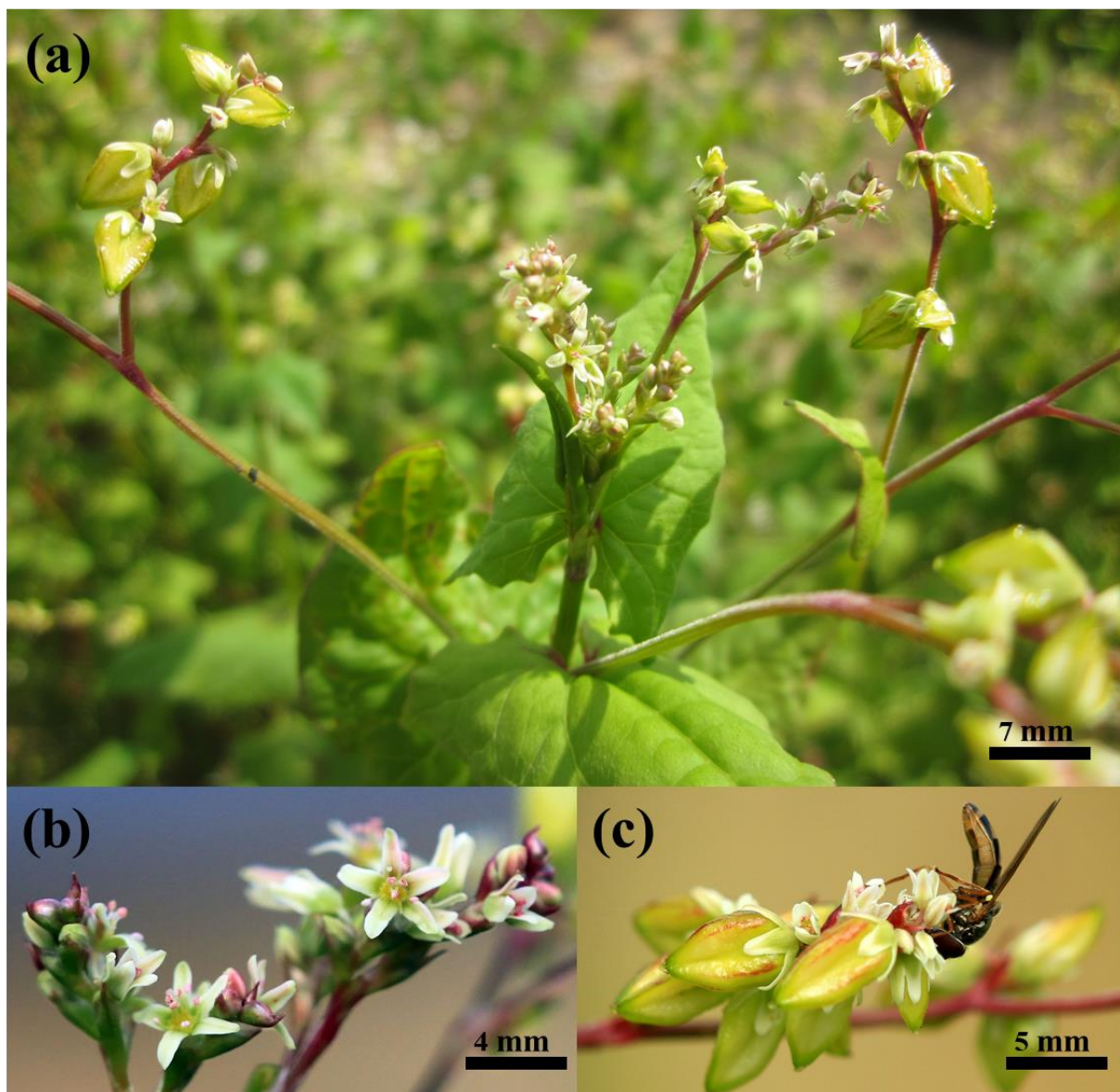


Figure 8. *F. tataricum* (a) Inflorescences en fleurs et en graines, (b) Inflorescences en fleurs, (c) Inflorescence en graines. Photos de l'auteur.

F. esculentum

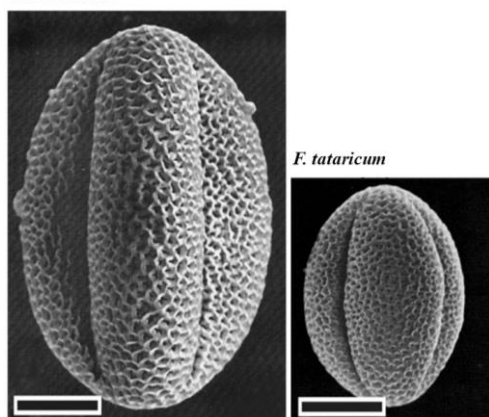


Figure 9. Grains de pollen de sarrasin. La barre d'échelle noire représente 10 μm . (de Klerk *et al.*, 2015).

2.3.4 Ecologie et cycle de vie

F. esculentum est une plante de jours courts, de courte durée de vie avec une période de croissance de 60 à 120 jours (Quinet et al., 2004; Zhou et al., 2018a).

La période de semis dépend de nombreux facteurs, dont des facteurs agroclimatiques comme la température (Farooq et al., 2016; Halbrechq et al., 2005). La température minimale pour la germination est de 10°C (Kalinová *et al.*, 2003). Afin d'éviter les gelées tardives, la meilleure période pour semer se situe entre mi-mai et juillet en Europe de l'ouest. En Chine, les semis se déroulent un peu plus tôt, de fin avril à juin. La période de semis a un impact sur le contenu des graines de sarrasin (Podolska, 2016). En effet, les graines semées en début mai présentent une moindre teneur en protéines que celles semées en juin-juillet. La période de semis est donc très flexible, pouvant se réaliser au printemps, en été ou en automne selon les différents pays et les régions (Zhou *et al.*, 2018c).

La période de la floraison s'étale de mai à septembre et celle de la fructification de juin à octobre (Zhou *et al.*, 2018a). La floraison commence de 4 à 6 semaines après le semis et se poursuit ensuite durant 4 à 15 semaines (Cawoy et al., 2006a; Halbrechq et al., 2005). Une plante développera de 500 à 2000 fleurs, cependant, seule une fraction des graines (taux de mise à graine ~30%) (Halbrechq et al., 2005). Chaque fleur ne demeure généralement en anthèse que durant une seule journée (Quinet et al., 2004).

Les températures auxquelles *F. esculentum* s'épanouit le mieux fluctuent entre 18 et 23°C (Cawoy *et al.*, 2009). Ses conditions idéales de développement se rencontrent dans les climats tempérés ou subtropicaux à condition que le taux d'humidité soit suffisant durant la période de croissance. Il peut ainsi se développer dans les plaines et sur les plateaux avec une large gamme d'altitude allant de 100 m à 4200 m (Gondola *et al.*, 2010; Zhou *et al.*, 2018c). *Fagopyrum esculentum* s'épanouit dans les habitats ouverts avec de grands niveaux de radiation solaire (Germ *et al.*, 2016). La composante la plus importante du rayonnement solaire qui participe à la croissance et au développement de la plante sont les UVB (ultra-violet B). La quantité d'UVB dépend de l'altitude, augmentant avec celle-ci, de 6-20 % tous les 1000 m. Une augmentation des niveaux d'UVB est à prévoir dans le futur. Le sarrasin étant une plante originaire de hautes altitudes où le rayonnement solaire est plus important, il serait par conséquent adapté à la culture dans ces conditions (Germ *et al.*, 2016).

F. tataricum est, quant à lui, une plante de jours courts avec un cycle de vie similaire à celui de *F. esculentum* s'étalant sur 60 à 110 jours (Zhou *et al.*, 2018b). Il peut se développer dans les régions montagneuses entre 400 et 4400 m. Étant plus résistant au gel que *F. esculentum*, il est le plus souvent cultivé dans les régions alpines et les régions montagneuses froides à des altitudes de 1500-3000m.

Le sarrasin possède un fort pouvoir d'adaptation et peut se développer dans une grande variété d'environnements (Germ *et al.*, 2016; Gondola *et al.*, 2010; Zhou *et al.*, 2018c). Il peut, par conséquent, pousser sur la plupart des sols, dont ceux pauvres en nutriments sur lesquels la culture des céréales est plus problématique.

Le déclin du sarrasin à la fin du 20^{ième} siècle s'explique principalement par son rendement irrégulier combiné à une croissance indéterminée et à des problèmes reproducteurs (Quinet *et al.*, 2004). Les raisons les plus importantes expliquant le faible rendement sont : (1) l'auto-incompatibilité, (2) les problèmes de pollinisation, (3) l'avortement des embryons, (4) la sensibilité à différents facteurs environnementaux (sécheresse, gel, chaleur, manque en eau, photopériode) et (5) une limitation des ressources chez les plantes âgées (Płażek *et al.*, 2019; Słomka *et al.*, 2017). Le pollen ne semble pas être à l'origine des problèmes de formation des graines (Słomka *et al.*, 2017).

Un dernier facteur limitant le rendement, lors de la récolte notamment, est l'égrenage (Farooq *et al.*, 2016). Cet égrenage est amplifié par la récolte mécanique par rapport à la récolte manuelle. L'égrenage semble aussi être plus présent chez le *F. tataricum* que chez *F. esculentum* (Radics *et al.*, 2010).

2.3.5 Reproduction et pollinisation

Peu de choses sont connues sur la reproduction et la pollinisation de *F. tataricum* par rapport à *F. esculentum*. *Fagopyrum tataricum* est auto-compatible et s'auto-pollinise (autogamie), sa reproduction ne dépend donc pas de pollinisateurs et la plante semble peu attractive pour les insectes (Zhou *et al.*, 2018b). Les informations qui suivent concernent donc exclusivement *F. esculentum*.

2.3.5.1 Pollinisation

F. esculentum est auto-incompatible et une pollinisation croisée (allogamie) entre les morphes brévistyles et longistyles est nécessaire pour assurer la fécondation et la production de graines (Cawoy et al., 2009; Quinet et al., 2004). En plus d'une distylie et d'une auto-incompatibilité morphologique, une auto-incompatibilité génétique de type sporophytique serait présente chez le sarrasin (Cawoy et al., 2009; Miljuš-Đukić et al., 2010). Toutefois, certains chercheurs auraient déjà observé des fleurs à style et étamines courts capables de s'auto-polliniser (Zhou et al., 2018a).

Comme le vent est responsable de la pollinisation de seulement 1 % des fleurs, *F. esculentum* a obligatoirement besoin de pollinisateurs pour assurer sa reproduction (Cawoy et al., 2009). Il existe plusieurs taxons de pollinisateurs de *F. esculentum* : (1) des Hymenoptera dont l'abeille mellifère (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758), des bourdons, des abeilles solitaires et des guêpes ; (2) des Diptera, dont surtout les familles des Syrphidae et Calliphoridae; (3) des Lepidoptera ; (4) des Hemiptera ; et (5) des Neuroptera (Farooq et al., 2016; Jacquemart et al., 2007; Tahir et al., 1985). Les pollinisateurs principaux appartiennent à la superfamille des Apoidea (Hymenoptera), et à la famille des Syrphidae (Diptera) (Cawoy et al., 2008; Jacquemart et al., 2007; Racys et al., 2005). *Apis mellifera* collecte du pollen des deux morphes (brévistyle et longistyle) sur un même parcours. Le sarrasin est donc considéré comme une excellente plante pour l'apiculture et comme plante attractive pour les insectes (Farooq et al., 2016).

Les pollinisateurs principaux varient avec la zone géographique (Cawoy et al., 2009; Goodman et al., 2001; Jacquemart et al., 2007). Toutefois, c'est *Apis mellifera* qui semble être le pollinisateur principal du sarrasin dans de nombreux pays.

L'efficacité de la pollinisation dépendra surtout de l'abondance des pollinisateurs, de la morphologie de la fleur, de la production de nectar, ainsi que de la capacité des insectes à collecter, transporter, et déposer le pollen sur un stigmate compatible (Cawoy et al., 2009; Farooq et al., 2016).

La pollinisation par des abeilles et les autres insectes influence le rendement du sarrasin commun, mais aussi son développement (Klein et al., 2007; Racys et al., 2005). Par rapport aux plantes non pollinisées, les plantes pollinisées par des abeilles ont des tailles plus petites avec moins de ramifications, mais obtiennent en contrepartie un meilleur rendement en graines. La période de floraison est aussi plus courte chez les plantes pollinisées.

La température optimale pour la pollinisation se situe aux alentours de 20°C (Farooq et al., 2016). Les abeilles mellifères et les bourdons visitent principalement les fleurs entre 9 et 12h,

tandis que les Syrphidae sont actifs tout au long de la journée (Goodman et al., 2001; Jacquemart et al., 2007). En moyenne, les individus d'*Apis mellifera* visitent 14 à 20 fleurs/min durant une période de 4-5h/jour (Jacquemart et al., 2007).

Le sarrasin est une plante intéressante pour la production de miel (Cawoy *et al.*, 2008) avec de grands rendements de nectar. Quand il est semé avec d'autres plantes annuelles productrices de nectar et de pollen, le sarrasin peut aussi être utilisé comme source de nourriture pour les pollinisateurs en dehors des zones de culture, sur des sols agricoles appauvris (Cawoy *et al.*, 2008).

2.3.5.2 Production de nectar

Chez *F. esculentum*, le nectar est hexose-dominant, il contient en moyenne 85 % de fructose et de glucose ainsi que 15 % de saccharose (Cawoy *et al.*, 2006a). La concentration totale en sucre dans le nectar est similaire entre les morphes et avoisine les 55 % en conditions contrôlées. Sur le terrain, cette valeur est très variable, avec des valeurs plus élevées au matin par rapport à l'après-midi et des valeurs maximales variant entre 36 et 51 % (Cawoy *et al.*, 2009). Il existe toutefois des différences entre les morphes, les fleurs brévistyles produisant jusqu'à 30 % plus de nectar avec une plus grande concentration de saccharose que les fleurs longistyles (16.8 contre 12.9 %).

La production de nectar semble influencée par le morphe de la fleur, le niveau de ploïdie, le type de cultivar, l'âge de la plante, la position de l'inflorescence, et des facteurs abiotiques (Cawoy *et al.*, 2008, 2009). Parmi les facteurs abiotiques, la lumière a un impact important sur la production de nectar. La lumière induit la production du nectar et cette production augmente constamment tant que la plante est soumise à la lumière jusqu'à ce que la fleur flétrisse (Cawoy *et al.*, 2006a). De plus, le passage de la lumière à l'obscurité entraîne un arrêt de la production (Cawoy *et al.*, 2008). La quantité de nectar est dépendante de l'intensité lumineuse, en effet avec le double de l'irradiance de la lumière, on observe une augmentation de 41% de la quantité de nectar par fleur (Cawoy *et al.*, 2007a). La production de nectar est maximale lors du pic de floraison de la plante, représentant aussi le pic de visite des pollinisateurs (Cawoy *et al.*, 2006b).

2.3.5.2 Attractivité du nectar sur les insectes

Les observations de terrain montrent que *Apis mellifera* visite préférentiellement les fleurs brévistyles de *F. esculentum* et y reste plus longtemps que sur les fleurs longistyles. L'abeille domestique dépose moins de pollen sur les stigmates des plantes brévistyles, cela s'expliquant probablement par la meilleure accessibilité des stigmates des fleurs longistyles (Cawoy *et al.*, 2006a).

Le taux de butinage semble être corrélé à la quantité de nectar présente dans la fleur (Cawoy *et al.*, 2006a). Ainsi, les fleurs présentant plus de nectar, comme les fleurs brévistyles chez le sarrasin commun, seraient plus attractives pour les pollinisateurs. La plus grande attractivité des fleurs brévistyles pourrait aussi être liée à la taille des grains de pollen qui sont plus grands et plus riches en amidon.

Le taux de visite des fleurs ne dépend pas du moment de la journée chez les abeilles, même si elles visitent moins de fleurs l'après-midi (Jacquemart *et al.*, 2007). Quant à l'activité des Syrphidae, elle diminue au cours de la journée. Le taux de visite est toutefois influencé par les basses températures qui diminuent la quantité de sucre produite par les fleurs, modifiant ainsi leur attractivité pour les insectes (Farooq *et al.*, 2016). Le transfert de pollen n'est pas limité chez le sarrasin, car, même après pollinisation manuelle, le taux de mise à graine n'augmente pas (Cawoy *et al.*, 2006a).

2.3.6 Réponses aux stress

2.3.6.1 Stress hydrique

Le stress hydrique semble influencer la taille des deux espèces de sarrasin (Germ *et al.*, 2013). Toutefois, *F. tataricum* semble moins influencé par le stress hydrique que *F. esculentum* (Germ *et al.*, 2013). Chez *F. tataricum*, le stress hydrique implique une baisse du contenu en chlorophylle, une diminution de la photosynthèse, de la transpiration, de la conductance stomatique et du rendement (Xiang *et al.*, 2013).

Durant la floraison et la nouaison, le manque en eau induit l'avortement des embryons (Kalinová *et al.*, 2002). La perte de fertilité cause une perte de 50 % de rendement (Farooq *et al.*, 2016). Le sarrasin a besoin de quantités suffisantes d'eau pour atteindre de bons rendements (Delpérée *et al.*, 2003). En cas de sécheresse, à cause de son système racinaire peu profond, la

plante flétrit rapidement mais elle récupère rapidement lorsqu'elle est à nouveau soumise à un apport normal en eau.

Durant la floraison et la formation des graines, le sarrasin consomme de 15 à 20 fois plus d'eau que durant les premiers stades de développement (Podolska, 2016). C'est pourquoi durant la floraison, le sarrasin est très sensible aux baisses d'humidité dans l'air. En dessous de 30-40 % d'humidité relative, la plante, les bourgeons et les fleurs flétrissent. Si la plante est trop abondamment arrosée durant le premier stade foliaire ou pendant la floraison, une baisse de rendement apparaît s'expliquant par à une baisse du nombre de fleurs formées (Jacquemart *et al.*, 2012).

2.3.6.2 Stress thermiques

Le sarrasin est sensible aux basses températures ; par contre, il se montre relativement tolérant à des hautes températures (Germ *et al.*, 2016). Il est ainsi classé dans les plantes sensibles au gel. Il est par ailleurs capable de conserver une activité photosynthétique jusqu'à 40°C. *Fagopyrum esculentum* se montre plus sensible aux conditions de gel lors de la formation de ses premières feuilles, car les jeunes feuilles contiennent plus d'eau (Kalinová *et al.*, 2003). A ce stade, une exposition de 5-6 h sur le terrain à une température de -2°C (seuil critique de l'action du gel) s'avère létale pour la plante. En-dessous de 15°C, la floraison est inhibée et retardée avec une moindre production de fleurs (Slawinska *et al.*, 2001).

A de hautes températures (19 à 25°C), le taux d'élongation et la longueur de la tige sont plus importants qu'à des plus basses températures (15 à 19°C) (Michiyama *et al.*, 1999). Pour des températures plus élevées encore (24 à 30°C), la longueur de la tige principale est plus importante dans les premiers stades de développement, mais le taux d'élongation est plus faible qu'à des températures moins élevées. Au plus la température est élevée, au plus l'hypocotyle est fin et au plus la plante a du mal à maintenir son port droit. Des hautes températures (30°C), associées à un air sec, ont un impact négatif sur la plante, provoquant l'avortement des fleurs et le flétrissement de la plante (Farooq *et al.*, 2016). Sous de hautes températures (32°C), l'avortement des embryons est plus fréquent qu'à des températures plus basses (25°C) (Guan *et al.*, 2008). La viabilité pollinique quant à elle, ne semble pas impactée par la hausse de température (30°C) (Płazek *et al.*, 2019).

D'un point de vue attractivité florale, la production de nectar diminue (1) lorsque la plante fait face à un stress hydrique, (2) lorsqu'elle est privée de lumière, et (3) lorsqu'elle est soumise à

de faibles températures (Farooq *et al.*, 2016; Takkis *et al.*, 2015). Remarquons que la production de nectar peut être diminuée d'un facteur 15 en période de sécheresse par rapport à un temps doux et humide (Racys *et al.*, 2005).

2.3.7 Utilisation

Le sarrasin (*F. esculentum* et *F. tataricum*) contient, principalement dans ses graines, de nombreux composés intéressants sur le plan nutritionnel tels que des protéines, des lipides, des fibres alimentaires, de l'amidon résistant, des vitamines et des minéraux (Ahmed *et al.*, 2014; Giménez-Bastida *et al.*, 2015b). Ceux-ci sont associés à d'autres composants bénéfiques pour la santé tels des flavonoïdes, des fagopyrines, des fagopyritols, des composants phénoliques et des phytostérols. Le sarrasin est ainsi considéré par certains auteurs (Brunori *et al.*, 2016) comme un alicament (« functional food » en anglais). Un alicament désigne un aliment qui est démontré de manière satisfaisante comme affectant de manière bénéfique une ou plusieurs fonctions cibles du corps, outre l'aspect nutritionnel, d'une manière pertinente pour améliorer l'état de santé et le bien-être et/ou réduire le risque de maladie.

Même si d'autres parties de la plante de sarrasin comme les germes sont aussi consommées (Giménez-Bastida *et al.*, 2015a, 2015b), les graines sont principalement consommées dans l'alimentation humaine comme « céréales » du déjeuner ou comme farine transformée pour la production boulangère. On retrouve le sarrasin sous de nombreuses déclinaisons et dans diverses proportions (0.3 à 60 %) dans des galettes, des pains, des cookies, des snacks ou des nouilles. Il est aussi utilisé pour produire du thé et du miel. Du point de vue du goût, sa forte amertume est l'une des raisons qui explique la moindre consommation de *F. tataricum* par rapport à *F. esculentum* (Brunori *et al.*, 2016).

La consommation de sarrasin ou de produits enrichis en sarrasin a de nombreux effets bénéfiques sur la santé dont notamment : une activité anticancer, antidiabétique, anti-inflammatoire, antihyperglycémiant, une atténuation des risques de problèmes cardiovasculaires, des propriétés anti-oxydatives, des effets neuroprotecteurs (Brunori *et al.*, 2016; Giménez-Bastida *et al.*, 2015a; Kreft, 2016).

Les protéines et les composants phénoliques du sarrasin semblent être responsables d'une partie des effets positifs sur la santé (D'Archivio *et al.*, 2010; Giménez-Bastida *et al.*, 2015b; Liu, 2003). La capacité antioxydante de ces composés serait une des raisons des bénéfices observés.

Les graines de sarrasin présentent une composition bien équilibrée en acides aminés. Les graines sont ainsi riches en lysine, qui est souvent le premier acide aminé limitant chez le blé et l'orge notamment, et en arginine (Ahmed *et al.*, 2014). Cependant, les contenus en glutamine et proline sont moindres que dans le blé. La thréonine et la méthionine sont quant à eux les premiers acides aminés limitants chez le sarrasin (Giménez-Bastida *et al.*, 2015b). Comme le sarrasin ne contient pas de gluten, il est idéal pour satisfaire le régime alimentaire des personnes intolérantes à cette substance (Saturni *et al.*, 2010).

Parmi les flavonoïdes, le sarrasin est une source importante de rutine (présente en plus grande quantité que chez les céréales), qui est connue pour avoir de nombreux effets bénéfiques (Sharma *et al.*, 2013). Avec la rutine, la quercétine et l'hypérine font partie des principaux antioxydants du sarrasin (Ahmed *et al.*, 2014; Giménez-Bastida *et al.*, 2015b; Kreft, 2016). Les acides phénoliques contribuent aussi à la capacité antioxydante du sarrasin. Cette capacité antioxydante est d'ailleurs bien plus élevée chez le sarrasin que dans les céréales (2 à 7 fois supérieure à celle de l'orge, le triticale ou l'avoine). Le contenu et la composition en flavonoïdes est différente entre espèces de sarrasin. Ainsi, *F. tataricum* est plus riche en flavonoïdes avec notamment plus de rutine et de quercétine que *F. esculentum* (Fabjan *et al.*, 2003).

Le sarrasin est aussi une source importante de vitamines (Ahmed *et al.*, 2014; Giménez-Bastida *et al.*, 2015b). Il possède en effet de plus grandes quantités de vitamines B₁, B₂, E et B₃ que la plupart des céréales. Le contenu total en vitamines B (B₁, B₂, B₃, B₅ et B₆) est plus important chez *F. tataricum* que chez *F. esculentum*, mais l'inverse est observé pour la vitamine E. Outre les vitamines, d'autres composés comme le glutathion, l'acide phytique, des caroténoïdes, et la mélatonine pourraient contribuer à l'effet antioxydant du sarrasin (Giménez-Bastida *et al.*, 2015b; Zhang *et al.*, 2012).

3. Matériel et méthodes

3.1 Impact de la température et du stress hydrique sur *F. esculentum*.

3.1.1 Matériel végétal et conditions de culture

La plante d'intérêt utilisée pour cette première expérience est la variété Darja du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum* var. Darja). Les graines ont été fournies par le professeur Ivan Kreft (University of Ljubljana, Slovénie). Les graines ont été semées le 26 février 2019. Deux-cents graines ont été disposées dans 5 bacs (37x25 cm en surface et 6 cm de profondeur) par lots de 40 graines en 4 rangées de 10, le but étant d'obtenir au moins 120 plantes. Les graines ont été placées dans du terreau (substrat d'argile n°9 Fe DCM) avec une vitre sur le dessus du bac, afin d'y maintenir l'humidité nécessaire à la germination, et puis mises en serres. Les plantules se sont développées pendant 17 jours dans les serres. Les serres présentaient des conditions de température de 23 ± 2 °C avec une humidité relative de 65 ± 7 %. En plus de la lumière naturelle, des lampes LED LumiGrow pro 650 W (lampes bleu et rouge pour un rapport 100/100) étaient présentes et fournissaient une intensité lumineuse minimale de $150 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ et venaient compléter la photopériode de 16 h.

Le 15 mars 2019, parmi les plantules ayant germé, 120 ont été repiquées en pots (Pöppelmann TEKU® VTD14-0550, 14 cm en diamètre et 10 cm en profondeur) et placées en phytotrons sous conditions contrôlées. Trois phytotrons différents ont été utilisés. Le premier phytotron présentait durant la journée une température moyenne de $22 \pm 0,7$ °C avec 63 ± 7 % d'humidité relative (HR), et durant la nuit $19,5 \pm 0,7$ °C avec 78 ± 5 % HR. Le deuxième phytotron présentait des températures de jour de $28 \pm 0,6$ °C avec 83 ± 8 % HR, et de nuit de $26,5 \pm 0,6$ avec 77 ± 8 % HR. L'éclairage consistait en un mélange de 2 types de lampes, des lampes iodures métalliques de 400 W (Philips HPI-T 400W) et des lampes au sodium haute pression de 600 W (MASTER SON-T PIA Plus 600W/220 E40 1SL) fournissant, en moyenne, une intensité lumineuse de $120\text{-}150 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Le dernier phytotron présentait, quant à lui, des conditions de température et d'humidité similaires entre le jour et la nuit, avec $24,5 \pm 0,6$ C et

78 ± 6 % HR. L'éclairage de ce phytotron était différent des précédents, il ne présentait que des lampes iodures métalliques de 400 W (MASTER HPI-T Plus 400W/645 E40 1SL), mais en plus grand nombre et fournissant, en moyenne, une intensité lumineuse de 250-300 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Pour tous les phytotrons, la photopériode était de 16h.

Les plantules ont été soumises à 6 conditions différentes : 3 températures (22, 24 et 28 C) correspondant chacune à un phytotron. Dans chaque phytotron, 20 plantes étaient soumises à un stress hydrique, tandis que 20 autres plantes servaient de témoins. La mesure du stress hydrique s'est faite par la teneur en eau du sol à l'aide d'une sonde (ProCheck version 5 Decagon Devices, Decagon 10HS Moisture). Cette sonde mesure la teneur volumique en eau du sol (« volume water content » (VWC)). Les plantes témoins ont ainsi été maintenues à un VWC de 45 ± 5 %, tandis que les plantes stressées étaient maintenues à un VWC de 20 ± 5 %. L'expérience a duré au total 66 jours. Des traitements contre les thrips ont été effectués à deux reprises durant la période de traitement.

3.1.2 Mesures non destructives

A partir de la mise en phytotron et chaque semaine ensuite, des mesures ont été prises pour quantifier les aspects morphologiques et physiologiques des plantes. Toutes les mesures ont été réalisées à la même date pour les 6 conditions de traitement.

3.1.2.1 Mesures morphologiques

Dix plantes par traitement (60 plantes au total) étaient dévolues aux mesures morphologiques, ces mesures étant prises chaque semaine à partir du début du traitement :

1- Nombre total de feuilles sur la plante : pour cette mesure, toutes les feuilles de la plante étaient comptées, exceptés les cotylédons, que ce soient les feuilles présentes sur la tige principale ou sur les tiges secondaires. Les feuilles comptées étaient les feuilles bien étalées, excluant ainsi les trop jeunes feuilles (enroulées sur elles-mêmes) ou bien les feuilles mortes.

2- Nombre de nœuds sur la tige principale : cette mesure reprend tous les nœuds présents sur la tige principale sans compter le nœud des cotylédons.

3- Nombre total de ramifications sur la plante : reprend le nombre de tiges secondaires sur la tige principale. On observe, en général, une seule ramification par nœud, parfois deux.

4- Nombre total d'inflorescences sur la plante : toutes les inflorescences sur la plante ont été comptées, qu'elles soient en fleurs ou non. Le nœud de la première inflorescence a aussi été noté.

5- Nombre total d'inflorescences en fleurs : pour cette mesure, seules les inflorescences présentant des fleurs complètement ouvertes ont été comptées. A partir du moment où au moins une fleur était ouverte, l'inflorescence était prise en compte. Le nombre total de fleurs par plantes n'a pas été déterminé, il a cependant été extrapolé à partir du nombre de fleurs ouvertes sur quelques inflorescences, ce nombre variant assez peu.

6- Morphe de la fleur : le type de fleur par plante a aussi été noté, à savoir longistyle ou brévistyle.

7-Surface foliaire : Cette mesure a été prise une seule fois après 50 jours de traitement. Les surfaces des feuilles des 5^e et 8^e nœuds de la tige principale ont été mesurées. Pour cela les feuilles ont été placées à plat sur une feuille blanche présentant une échelle sans les détacher de la plante. Elles ont alors été prises en photo et les surfaces ont été mesurées à l'aide du logiciel ImageJ.

3.1.2.2 Mesures physiologiques

Des mesures physiologiques ont été effectuées 3 semaines après le début du traitement (10 avril 2019). Cinq plantes par condition (30 au total), différentes de celles utilisées pour les mesures morphologiques, ont servi pour les mesures physiologiques. Sur chacune des 5 plantes, la mesure a été réalisée sur une jeune feuille totalement étalée.

3.1.2.2a Fluorimètre

La fluorescence de la chlorophylle a été mesurée à l'aide d'un fluorimètre (FMS 2 Hansatech instruments). Elle indique la capacité des plantes à convertir l'énergie lumineuse en énergie biochimique durant la photosynthèse (Kalaji *et al.*, 2008). Pour mesurer la fluorescence, il est nécessaire de couvrir la feuille avec un clip durant une période de minimum 30 min pour empêcher la perturbation par la lumière ambiante. La mesure de fluorescence de base (F_0) est alors effectuée. Ensuite, un flash de lumière saturante ($18000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) est envoyé et la fluorescence maximale (F_m) est mesurée. Une lumière constante est alors envoyée durant 2

minutes (« Actinic light » : AL 660 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$). Les paramètres de fluorescence mesurés par le fluorimètre reflètent l'efficacité du photosystème II (PSII) (Hansatech instruments, 2017; Mouget *et al.*, 2002). Parmi ces différents paramètres mesurés, ceux pris en compte sont l'efficacité du PSII (ΦPSII), le nombre de centres réactionnels ouverts représenté par le « photochemical quenching » (qP), et la part d'énergie qui n'est pas allouée à la photosynthèse représentée par le « non-photochemical quenching » (NPQ).

3.1.2.2b Chlorophyllomètre SPAD

Le SPAD (Opti-sciences CCM 200) donne un indice du contenu en chlorophylle (« Chlorophyll Content Index » (CCI)) qui est donc sans unité. Avant son utilisation, l'appareil a été calibré en activant l'appareil à vide. Sur chaque feuille, 4 mesures ont à chaque fois été effectuées.

3.1.2.2c IRGA (InfraRed Gas Analyzer)

L'IRGA (ADC bioscientific Lci-SD) utilise les caractéristiques spécifiques d'absorption de la lumière des molécules de gaz de CO_2 dans l'infrarouge pour obtenir une valeur quantitative de la concentration en CO_2 au niveau d'une feuille. La quantité de CO_2 est un bon indicateur du fonctionnement de la photosynthèse et de la conductance stomatique notamment (Espinosa-Calderon *et al.*, 2011). Les mesures d'intérêt sont : la photosynthèse nette instantanée (A_i), la transpiration instantanée (E_i), la conductance stomatique instantanée (g_s) et la concentration intercellulaire en CO_2 (c_i). Avant d'entamer la prise de mesures, l'appareil doit être calibré en gardant la pince ouverte. Une fois le calibrage effectué, les mesures sont prises en plaçant la feuille dans la pince.

3.1.3 Mesures destructives

3.1.3.1 Paramètres de reproduction et ressources florales

Des prélèvements ont été effectués après 7 semaines de traitement pour analyser la fertilité des fleurs (viabilité pollinique et réceptivité stigmatique) et la quantité de ressources florales (quantité de pollen et nectar). Dix inflorescences ont aussi été prélevées pour chaque condition

et conservées dans du FAA (formaldéhyde : acide acétique : alcool à 70%, 1 : 1 : 18) afin de pouvoir compter le nombre d'épillets et de fleurs par inflorescence :

1- Viabilité pollinique : pour chaque condition et chaque morphe, le pollen a été récolté sur les 5^{èmes} et 6^{èmes} inflorescences, sur minimum 4 plantes, dans des boîtes de pétri. Du pollen de chaque condition et de chaque morphe a ensuite été déposé sur une lame porte-objet avec 20µl d'une solution constituée d'un mélange de 20 mg de fluorescéine diacétate à 10 ml d'acétone ; à laquelle est ensuite ajoutée progressivement 10 ml d'une solution de saccharose 15 % jusqu'à l'obtention d'une solution à l'aspect légèrement laiteux (~10 gouttes à la pipette pasteur). La lame est ensuite recouverte d'une lamelle. Les grains de pollen ont été comptés sous microscope (Nikon Eclipse E400, 100-200x). D'abord sous lumière blanche pour connaître le nombre total de grains de pollen et ensuite sous UV (filtre d'excitation : 465-495 nm, filtre d'émission : 530 nm). Les grains de pollen viables apparaissent en vert sous UV. Le rapport entre ces deux valeurs donne le taux de viabilité des grains de pollen. Ces mesures ont été réalisées entre 4 et 6 fois sur minimum 100 grains de pollen pour chaque morphe et chaque condition.

2- Réceptivité stigmatique : pour chaque condition et chaque morphe, 3 à 5 fleurs ont été prélevées sur les 5^{ème} et 6^{ème} inflorescences. Pour tester l'efficacité des enzymes peroxydases à la surface des stigmates, la solution suivante a été préparée : dilution de 25 mg de 3-amino-9-ethylcarbazole dans 2 ml de N-N-diméthylformamide, ajout ensuite de 33 mg de CaCl₂.2H₂O et de 50 ml de tampon acétate en terminant par 0.25 ml H₂O₂ 3%. Les styles ont été retirés de chaque fleur et trempés dans la solution durant 5 minutes. Après ce laps de temps, les styles sont enlevés de la solution et observés sous binoculaire. Si les stigmates sont réceptifs, ils sont colorés en brun-rouge ; au plus cette coloration est atténuée au moins les stigmates sont réceptifs.

3- Nectar : le nectar a été récolté dans 2 fleurs sur 5 plantes des 5^{ème} et 6^{ème} inflorescences de chaque morphe et de chaque condition. Celui-ci a été prélevé à l'aide de micro-capillaires de 0.5 ou 1 µl. Le capillaire était inséré dans la corolle et le nectar aspiré par capillarité au niveau des nectaires. Le volume de nectar a ensuite été mesuré en faisant le rapport entre la longueur totale du capillaire et la longueur occupée par le nectar, cette longueur étant obtenue à l'aide d'un pied à coulisse. Les capillaires ont ensuite été conservés au congélateur pour que la teneur en sucre du nectar puisse être mesurée. Pour cette mesure, les eppendorfs avec les micro-capillaires contenant le nectar ont été centrifugés afin de récupérer le nectar de chaque condition et de chaque morphe. Une fois récupéré, 1 µl de nectar a été dilué dans 4 µl d'eau déminéralisée. Deux µl de la solution (nectar-eau déminéralisée) ont alors été déposés sur un réfractomètre

(Bellingham + Stanley™ Eclipse Hand Held Refractometer) fournissant la proportion de saccharose (g) présente dans 100 g de nectar (en prenant en compte la dilution d'un facteur 5).

4- Nombre de grains de pollen par anthère : pour chaque morphe et pour chaque condition, 10 fleurs ont été prélevées sur les 5^{ème} et 6^{ème} inflorescences, et conservées dans du FAA. Pour chaque fleur, 2 anthères ont été ôtées. Chaque anthère a été déposée sur une lame avec 20 µl de solution d'Alexander (pour 100 ml de solution : 10 ml d'alcool à 95%, 10 mg de vert de malachite, 50 ml d'eau distillée, 25 ml de glycérol, 5 mg de phénol, 5 mg de chloral hydraté, 50 mg d'acide fushine, 5 mg d'orange G et 2 ml d'acide acétique glacial). Une fois dans la solution, l'anthère est écrasée afin d'éviter la perte de grains de pollen, puis est couverte d'une lamelle. Le nombre de grains de pollens par anthère est alors compté sous microscope.

5- Comptage du nombre d'épillets, de fleurs par inflorescences : les 10 inflorescences (collectées sur les 7^{èmes} et 8^{èmes} inflorescences par condition et par morphe) ont été placées sous microscope et le nombre d'épillets et de fleurs (ouvertes ou fermées) sur l'inflorescence a été compté.

3.1.3.2 Poids frais, poids sec et teneurs en eau

Après 66 jours de traitement, les plantes ont été récoltées. Les différentes parties de 4 plantes par condition (tige, feuilles, inflorescences, graines) ont été déposées dans des enveloppes pesées au préalable, et le poids frais a été alors déterminé. Ces enveloppes ont ensuite été mises à sécher en étuve à 60°C pendant 72h. Après séchage, les parties séchées de la plante ont été pesées tout comme les enveloppes afin d'obtenir le poids sec. À l'aide du poids frais et du poids sec, les teneurs en eau (WC) ont été calculées grâce à la formule : $WC = ((\text{poids frais} - \text{poids sec}) / \text{poids frais}) * 100$.

3.1.4 Comportement des pollinisateurs

Afin de mesurer l'impact des stress de température et hydrique sur la visite des plantes par les insectes, 3 plantes de chaque condition ont été disposées à l'extérieur (coordonnées de la station : 50°39'55.3"N, 4°37'09.9"E) le 23 avril 2019 (après 39 jours de traitement) sur une période de 4 jours. Le comportement des insectes a alors pu être suivi. Seuls les insectes visitant les fleurs ont été pris en compte. Le comportement des insectes a été mesuré via : le nombre de

fleurs visitées par plante, l'identité de la plante visitée (traitement subi), et le temps total de visite par insecte. Les déplacements entre plantes ont aussi été pris en compte.

3.2 Comparaison de la pollinisation : *F. esculentum* vs *F. tataricum*

3.2.1 Matériel végétal et conditions de culture

La deuxième expérience sur la pollinisation du sarrasin s'est déroulée en champ avec 2 espèces : le sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) et le sarrasin de Tartarie (*Fagopyrum tataricum*). Pour chaque espèce, deux cultivars différents ont été utilisés : les cultivars Darja et La Harpe pour *F. esculentum*, et Zlata et Islek pour *F. tataricum*. Les sarrasins ont été semés sur deux sites différents en Belgique. Les graines des variétés Darja et Zlata ont été fournies par le professeur Ivan Kreft (University of Ljubljana, Slovénie), les graines de la variété Islek ont été fournies par Christian Zewen (Luxembourg), et les graines de la variété La Harpe ont été achetées à la société GIRERD (Le Thor, France).

Le premier site se situait à Gembloux, au Centre wallon de Recherches agronomiques, derrière le Bâtiment Arthur Peterman. L'expérience sur ce site a été facilitée grâce à la collaboration de Guillaume Jacquemin. Deux lignes de 10 x 1.4 m ont été disposées côte à côte avec un espacement de 30 cm. Une ligne était constituée de *F. esculentum* var. Darja tandis que l'autre ligne était composée de *F. tataricum* var. Zlata. Les semis ont été effectués le 1^{er} mai 2019 à une densité de 30 kg/ha et la récolte le 2 septembre 2019.

Le deuxième site se situait, quant à lui, à la ferme de Marbaix (Centre Alphonse de Marbaix à Corroy le Grand). L'expérience sur ce site a été facilitée grâce à la collaboration avec Christian Decamp et Hugues Falys. Quatre cultivars différents ont été utilisés : Darja et La Harpe pour *F. esculentum*, et Zlata et Islek pour *F. tataricum*. Trois lignes de 6 x 1.5 m de chaque cultivar ont été semées, pour un total de 12 lignes. Les semis ont été réalisés le 22 mai 2019 à une densité de 37 kg/ha pour *F. esculentum* et 30 kg/ha pour *F. tataricum*. La récolte a quant à elle été effectuée le 17 septembre 2019.

3.2.2 Mesures

Afin d'observer le comportement de visite des insectes sur les plantes, deux techniques d'observation ont été mises en œuvre : par quadrat et par transect.

3.2.2.1 Quadrats

Les quadrats ($\sim 1\text{m}^2$) ont été choisis de manière arbitraire en fonction de la densité de plantes présentes et de la capacité des observateurs à pouvoir suivre les insectes sur les plantes.

Pour chaque quadrat, différentes informations ont été indiquées :

- Nombre de plantes, nombre d'inflorescences par plante, nombre de fleurs par plante. Le nombre d'inflorescences étant peu variable, il a été compté sur quelques plantes afin d'extrapoler le nombre total dans le quadrat. La même opération a été réalisée pour le nombre de fleurs.
- L'intensité du vent (nul-faible-moyen-fort), la température (froid-bon-doux-chaud), la nébulosité (nulle, rares passages nuageux, passages nuageux fréquents, couverture totale ou presque).
- L'espèce, le cultivar, le site, la date, l'heure et le temps d'observation, ainsi que les observateurs.

Les observations par quadrat se sont déroulées sur des périodes de 10 minutes en moyenne. Les observations suivantes avaient pour but de quantifier le comportement des insectes et leur abondance en fonction du temps :

- Description de l'insecte (typologie minimale jusqu'à l'Ordre, parfois jusqu'à l'espèce).
- Nombre de fleurs, d'inflorescences, et de plantes visitées par l'insecte. Le temps passé sur chaque inflorescence a été estimé ainsi que le temps total de la présence de l'insecte dans le quadrat.

Chaque observation correspond au parcours d'un insecte. Lorsqu'un insecte pénètre dans le quadrat, il était suivi jusqu'à sa sortie, même si un autre insecte se présentait durant l'observation.

3.2.2.2 Transects

Les mesures par transect consistaient à parcourir une ligne une seule fois d'un bout à l'autre pendant un temps donné (de 2 à 5 min), et de noter la diversité et l'abondance des insectes qui visitaient les fleurs. Les informations de climat et de la ligne observée étaient indiquées de la même manière que pour les quadrats (hormis le nombre de plantes, d'inflorescences et de fleurs).

3.2.2.3 Nectar

Des mesures de nectar prises à l'aide de micro-capillaires ont été réalisées lors de chaque journée de mesure. Le volume de nectar et les teneurs en sucre sont analysés comme décrit précédemment. Pour la récolte du nectar, 10 prélèvements par variété et par morphe ont été effectués.

3.2.2.4 Diversité des pollinisateurs

Des captures d'insectes pollinisateurs ont été réalisées sur le terrain. Les insectes étaient prélevés dans des petits flacons en plastique ou au filet à papillon pour les plus vifs. Le flacon contenant l'insecte était ensuite plongé dans de l'azote liquide durant 10-20 secondes pour le tuer. Chaque insecte a ensuite été piqué, identifié sous binoculaire et placé dans une boîte à insectes vitrée. Les insectes capturés en priorité étaient ceux les plus présents sur les fleurs. D'autres insectes moins présents ont aussi été capturés afin de réaliser une liste des espèces présentes sur le sarrasin. Différents guides d'identification ont été utilisés pour déterminer les individus récoltés (Ball *et al.*, 2015; Bellmann, 1999; Falk *et al.*, 2015; Haupt *et al.*, 2000; Lebas *et al.*, 2013; Veen, 2014).

3.3 Analyses statistiques

Toutes les analyses ont été réalisées dans *R studio*. La normalité des données a été estimée via un test de *Shapiro-Wilk* et l'homoscédasticité a été vérifiée à l'aide d'un test de *Levene*. En cas de non-respect des conditions d'application, les données ont été transformées (logarithme ou racine carrée), afin d'en obtenir une distribution normale.

Pour la première expérience en phytotron, les modèles *ANOVA* testaient l'effet de la température, du stress hydrique et leur interaction sur les différents paramètres mesurés. Pour les données de comptage, des modèles *GLM poisson* ont été utilisés. Lorsque des mesures ont

été faites plusieurs fois sur une même plante, les plantes mesurées ont été mises en effet aléatoire. Comme expliqué précédemment dans le chapitre « Matériel et méthodes », la luminosité différait entre les phytotrons. Le phytotron à 24°C présentait une luminosité au moins deux fois supérieure à celle des phytotrons à 21°C et 28°C. Au vu des résultats, il semblerait que les différences observées à 24°C soient dues surtout à l'intensité lumineuse plutôt qu'à la température. C'est pourquoi, sur les conseils d'un statisticien du SMCS, il a été décidé de ne conserver que les mesures prises dans phytotrons à 21°C et 28°C pour quantifier l'impact de la température et son interaction avec le stress hydrique chez *F. esculentum*. Toutefois, les mesures prises à 24°C ont été utilisées pour observer l'impact du stress hydrique.

Pour la deuxième expérience sur la pollinisation, les modèles *ANOVA* testaient l'effet de l'espèce et de la variété sur les paramètres mesurés. Pour les proportions, des tests de χ^2 ont été effectués.

4. Résultats

4.1 Impact de la température et du stress hydrique sur *F. esculentum*

4.1.1 Croissance végétative

La production de feuilles chez *F. esculentum* ne diffère pas entre 21°C et 28°C tandis qu'elle est affectée par le stress hydrique ($t = -2.1$, $p = \mathbf{0.04}$). Cet effet du stress hydrique dépend de la température (figure 10a, interaction : $t = 2.8$, $p = \mathbf{0.008}$). En effet, le stress hydrique entraîne une réduction du nombre de feuilles à 21°C à partir du 14^{ème} jour de traitement, mais n'a aucun effet significatif à 28°C. On observe aussi une réduction du nombre de feuilles due au stress hydrique à 24°C (à intensité lumineuse plus élevée ; $t = -2.5$, $p = \mathbf{0.02}$). La cinquième feuille à partir des cotylédons des plantes à 28°C présente en moyenne une surface foliaire deux fois plus petite par rapport à celle des plantes à 21°C (figure 10b, $F_{1,34} = 13.2$, $p = \mathbf{0.0009}$).

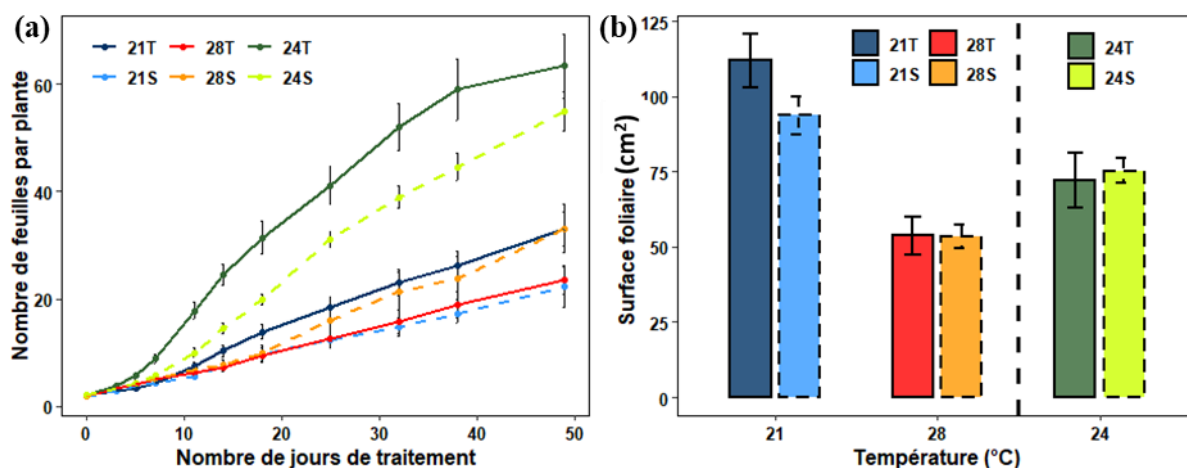


Figure 10. Effet de la température et du stress hydrique sur (a) la production de feuilles par plante et (b) la surface foliaire de la 5^{ème} feuille à partir des cotylédons chez *F. esculentum* exposé à trois températures (T) : 21°C (21), 24°C (24), 28°C (28) ; 2 conditions de stress hydrique : témoins (T) et stressées (S). Les barres verticales sont des erreurs standards (SE).

Le poids frais des feuilles varie en fonction de la température et du stress hydrique (tableau 1). Les feuilles des plantes à 21°C ont des poids frais plus importants par rapport à celles à 28°C. De plus, à 21°C, les feuilles des plantes sous stress hydrique montrent un poids frais deux fois plus grand que celui des témoins. En termes de poids sec, on observe une diminution du poids

sec à 28°C par rapport à 21°C mais pas d'impact du stress hydrique (tableau 1). Les feuilles des plantes soumises à un stress hydrique à 21°C et 24°C contiennent ainsi une plus grande teneur en eau par rapport aux témoins. Cela n'est pas le cas à 28°C, où les teneurs en eau sont semblables entre témoins et stressées.

En ce qui concerne les tiges, les poids frais et secs diminuent tous les deux avec l'augmentation de température sans qu'il y ait d'impact du stress hydrique (tableau 1). Toutefois, à 24°C (à intensité lumineuse plus élevée), les plantes stressées ont un poids frais plus faible par rapport aux témoins ($F_{1,6} = 7.7$, $p = \mathbf{0.032}$). A 24°C, les poids secs ne diffèrent pas entre conditions d'apport en eau, ce qui indique une plus grande teneur en eau dans les tiges des plantes témoins. A 28°C, les tiges étaient plus cassantes qu'à 21°C.

Tableau 1. Effet de la température et du stress hydrique sur les poids frais et secs des tiges et des feuilles chez *F. esculentum* exposé à 3 températures (21,24 et 28 °C) et à un stress hydrique. Chaque poids est exprimé par une moyenne \pm erreur standard (SE). Les valeurs suivies par différentes lettres sont significativement différentes selon les tests de Tukey ($p < 0.05$).

Température	Stress hydrique	Feuilles		Tiges	
		Poids frais (g)	Poids sec (g)	Poids frais (g)	Poids sec (g)
21°C	Témoin	8,32 \pm 1.38 ^a	1,83 \pm 0.20 ^{ab}	34,12 \pm 1.13 ^a	7,10 \pm 1.07 ^a
	Stressé	15,94 \pm 1.51 ^b	2,53 \pm 0.29 ^b	31,44 \pm 6.93 ^{ab}	5,57 \pm 1.69 ^a
28°C	Témoin	6,51 \pm 1.74 ^a	1,08 \pm 0.28 ^a	21,34 \pm 3.31 ^b	3,96 \pm 0.73 ^a
	Stressé	6,21 \pm 1.64 ^a	0,93 \pm 0.26 ^a	21,18 \pm 2.71 ^b	3,05 \pm 0.66 ^a
24°C	Témoin	6,96 \pm 2.07	1,20 \pm 0.32	44,24 \pm 5.60	8,39 \pm 2.36
	Stressé	10,77 \pm 0.62	1,76 \pm 0.15	28,69 \pm 0.24	6,31 \pm 0.22
21-28	Température	$F_{1,12} = 13,46$	$F_{1,12} = 20,55$	$F_{1,12} = 7,85$	$F_{1,12} = 6,45$
		$P = \mathbf{0,0032}$	$P = \mathbf{0,00069}$	$P = \mathbf{0,016}$	$P = \mathbf{0,026}$
	Stress hydrique	$F_{1,12} = 5,42$	$F_{1,12} = 1,08$	$F_{1,12} = 0,12$	$F_{1,12} = 1,20$
$P = \mathbf{0,038}$		$P = 0,32$	$P = 0,75$	$P = 0,29$	
Interaction	$F_{1,12} = 6,33$	$F_{1,12} = 2,68$	$F_{1,12} = 0,094$	$F_{1,12} = 0,078$	
	$P = \mathbf{0,027}$	$P = 0,13$	$P = 0,76$	$P = 0,79$	
24	Stress hydrique	$F_{1,6} = 3.12$	$F_{1,6} = 2.56$	$F_{1,6} = 7.72$	$F_{1,6} = 0.78$
		$P = 0.13$	$P = 0.16$	$P = \mathbf{0.032}$	$P = 0.41$

4.1.2 Paramètres physiologiques

4.1.2.1 Statut hydrique

La conductance stomatique et le taux de transpiration augmentent avec la température chez les plantes témoins (tableau 2). Au contraire, le taux de transpiration diminue avec le stress hydrique à 21 et 28°C tandis que le stress hydrique n'affecte la conductance stomatique qu'à 28°C.

Tableau 2. Effet de la température et du stress hydrique sur la conductance stomatique instantanée (gs) et taux de transpiration (E) chez *F. esculentum* exposé à 3 températures (21,24 et 28 °C) et à un stress hydrique. Chaque valeur est exprimée par une moyenne \pm erreur standard (SE).

Température	Stress hydrique	gs (mole H ₂ O.m ² .s ⁻¹)	E
21°C	Témoin	1.05 \pm 0.29	3.01 \pm 0.40
	Stressé	0.35 \pm 0.13	2.26 \pm 0.50
28°C	Témoin	3.66 \pm 0.32	5.89 \pm 0.45
	Stressé	0.36 \pm 0.13	3.76 \pm 0.45
24°C	Témoin	2.20 \pm 1.10	4.08 \pm 0.89
	Stressé	0.034 \pm 0.007	0.64 \pm 0.13
21-28	Température	F _{1,14} = 4.80 p = 0.0001	F _{1,16} = 23.39 p = 0.0002
	Stress hydrique	F _{1,14} = 18.85 p < 0.0001	F _{1,16} = 10.14 p = 0.006
	Interaction	F _{1,14} = 4.67 p < 0.0001	F _{1,16} = 2.28 p = 0.15
24	Stress hydrique	F _{1,6} = 9.02 P = 0.024	F _{1,8} = 72.09 P < 0.0001

Concernant la teneur en eau, les parties de la plante montrant le plus de différences sont les feuilles (Tableau 3). Les plantes témoins présentent plus d'eau dans leurs feuilles à plus haute température (28°C) et quand elles sont sous stress hydrique. La teneur en eau des inflorescences et des tiges quant à elles ne sont affectées ni par la température, ni par le stress hydrique.

Tableau 3. Effet de la température et du stress hydrique sur la teneur en eau (%) des tiges, feuilles et inflorescences chez *F. esculentum* exposé à 3 températures (21,24 et 28 °C) et à un stress hydrique. Chaque valeur est exprimée par une moyenne \pm erreur standard (SE).

Température	Stress hydrique	Teneur en eau		
		Tiges	Feuilles	Inflorescences
21°C	Témoin	79.25 \pm 2.85	77.19 \pm 1.58	72.03 \pm 3.01
	Stressé	82.91 \pm 1.50	84.12 \pm 1.21	75.22 \pm 3.18
28°C	Témoin	81.57 \pm 0.88	83.11 \pm 0.37	72.98 \pm 2.79
	Stressé	85.83 \pm 1.73	85.72 \pm 1.15	73.05 \pm 6.83
24°C	Témoin	81.60 \pm 4.04	82.35 \pm 0.83	64.69 \pm 3.53
	Stressé	78.01 \pm 0.80	83.64 \pm 1.01	65.23 \pm 0.55
21-28	Température	F _{1,12} = 1.94 p = 0.18	F _{1,12} = 10.44 p = 0.0072	F _{1,12} = 0.020 p = 0.89
	Stress hydrique	F _{1,12} = 4.45 p = 0.057	F _{1,12} = 16.81 p = 0.0015	F _{1,12} = 0.14 p = 0.71
	Interaction	F _{1,12} = 0.026 p = 0.88	F _{1,12} = 3.44 p = 0.088	F _{1,12} = 0.13 p = 0.72
24	Stress hydrique	F _{1,6} = 0.76	F _{1,6} = 0.96	F _{1,6} = 0.023
		p = 0.42	p = 0.36	p = 0.89

4.1.2.2 Paramètres photosynthétiques

Les concentrations en chlorophylle les plus élevées se retrouvent chez les plantes sous stress hydrique, alors qu'elles ne changent pas chez les plantes témoins qu'importe la température (Tableau 4). Le taux de photosynthèse nette et la concentration intercellulaire en CO₂ diminuent tous les deux avec l'augmentation de température et l'induction d'un stress hydrique (Tableau 4). Toutefois, dans le cas du taux de photosynthèse nette, l'effet du stress hydrique n'est pas le même en fonction de la température. Le stress hydrique n'a pas d'effet à 28°C contrairement à 21°C.

Tableau 4. Effets de la température et du stress hydrique sur la teneur en chlorophylle (ICC), taux de photosynthèse net (A) et concentration intercellulaire en CO₂ (Ci) chez *F. esculentum* exposé à 3 températures (21,24 et 28 °C) et à un stress hydrique. Chaque valeur est exprimée par une moyenne ± erreur standard (SE).

Température	Stress hydrique	ICC	A	Ci
21°C	Témoin	15.86 ± 0.55	4.49 ± 0.60	414.2 ± 3.28
	Stressé	18.43 ± 1.08	1.98 ± 0.52	404.2 ± 3.97
28°C	Témoin	13.64 ± 0.91	1.05 ± 0.31	407.4 ± 2.91
	Stressé	21.22 ± 1.63	0.43 ± 0.20	395.8 ± 2.01
24°C	Témoin	18.40 ± 0.61	4.67 ± 0.38	394.2 ± 4.55
	Stressé	28.89 ± 2.15	1.85 ± 0.31	361.6 ± 18.65
21-28	Température	$\chi^2 = 0.013$ df = 1 p = 0.91	$F_{1,14} = 30.69$ p < 0.001	$F_{1,15} = 6.22$ p = 0.025
	Stress hydrique	$\chi^2 = 5.15$ df = 1 p = 0.023	$F_{1,14} = 13.05$ p = 0.0028	$F_{1,15} = 12.69$ p = 0.0028
	Interaction	$\chi^2 = 1.64$ df = 1 p = 0.20	$F_{1,14} = 4.73$ p = 0.047	$F_{1,15} = 0.073$ p = 0.79
24	Stress hydrique	$\chi^2 = 5.05$ df = 1 p = 0.025	$F_{1,6} = 25.97$ p = 0.002	$F_{1,8} = 2.88$ p = 0.13

Concernant la phase claire de la photosynthèse, l'efficacité du photosystème II ne diffère pas entre les conditions (Tableau 5). Pour les valeurs de qP et de NPQ, l'effet du stress hydrique dépend de la température même si celle-ci n'a pas d'influence directe. En effet, à 28°C, le stress hydrique augmente le qP ($F_{1,7} = 14$, p = **0.007**) et diminue le NPQ ($F_{1,6} = 15.7$, p = **0.007**).

Tableau 5. Effets de la température et du stress hydrique sur l'efficacité du photosystème II (ϕ PSII), valeurs de « photochemical quenching » (qP) et de « non-photochemical quenching » (NPQ) chez *F. esculentum* exposé à 3 températures (21,24 et 28 °C) et à un stress hydrique. Chaque valeur est exprimée par une moyenne \pm erreur standard (SE).

Température	Stress hydrique	ϕ PSII	qP	NPQ
21°C	Témoin	0.75 \pm 0.039	0.84 \pm 0.045	0.50 \pm 0.099
	Stressé	0.69 \pm 0.033	0.84 \pm 0.034	0.51 \pm 0.065
28°C	Témoin	0.72 \pm 0.027	0.84 \pm 0.028	0.78 \pm 0.090
	Stressé	0.75 \pm 0.015	0.94 \pm 0.009	0.42 \pm 0.046
24°C	Témoin	0.74 \pm 0.021	0.90 \pm 0.036	0.30 \pm 0.058
	Stressé	0.77 \pm 0.021	0.90 \pm 0.044	0.24 \pm 0.063
21-28	Température	F _{1,16} = 0.28 p = 0.60	F _{1,14} = 2.92 p = 0.11	F _{1,13} = 0.54 p = 0.47
	Stress hydrique	F _{1,16} = 0.13 p = 0.73	F _{1,14} = 2.55 p = 0.13	F _{1,13} = 4.61 p = 0.051
	Interaction	F _{1,16} = 2.25 p = 0.15	F _{1,14} = 2.61 p = 0.13	F _{1,13} = 6.12 p = 0.028
24	Stress hydrique	F _{1,8} = 1.53 p = 0.25	F _{1,8} = 0.0005 p = 0.98	F _{1,7} = 0.42 p = 0.53

4.1.2.3 Mesure instantanée de l'efficacité de l'utilisation de l'eau (WUE)

L'efficacité de l'utilisation de l'eau est plus faible à 28°C qu'à 21°C, le stress hydrique n'a aucun effet sur ce paramètre (tableau 6).

Tableau 6. Effets de la température et du stress hydrique sur la mesure instantanée de l'efficacité de l'utilisation de l'eau (A/E) chez *F. esculentum* exposé à 3 températures (21,24 et 28 °C) et à un stress hydrique. Chaque valeur est exprimée par une moyenne \pm erreur standard (SE).

Température	Stress hydrique	« Water use efficiency » (WUE)
21°C	Témoin	1.15 \pm 0.22
	Stressé	1.24 \pm 0.45
28°C	Témoin	0.20 \pm 0.06
	Stressé	0.10 \pm 0.05
24°C	Témoin	1.16 \pm 0.07
	Stressé	2.22 \pm 0.17
21-28	Température	F _{1,15} = 22.27 p = 0.0003
	Stress hydrique	F _{1,15} = 0.30 p = 0.59
	Interaction	F _{1,15} = 0.11 p = 0.75
24	Stress hydrique	F _{1,6} = 43.7 p = 0.0006

4.1.3 Phase reproductive

4.1.3.1 Production d'inflorescences et de fleurs

Les plants de *F. esculentum* commencent la production d'inflorescences après la formation de 5-6 feuilles en moyenne (tableau 7). La température et le stress hydrique n'ont pas d'impact sur le nœud de la première inflorescence.

Tableau 7. Effet de la température et du stress hydrique sur le nœud de la 1^{ère} inflorescence chez *F. esculentum* exposé à 3 températures (21,24 et 28 °C) et à un stress hydrique. Chaque nœud est exprimé par une moyenne \pm erreur standard (SE).

Température	Stress hydrique	Nœud de la 1 ^{ère} inflorescence
21°C	Témoin	5.50 \pm 0.31
	Stressé	5.77 \pm 0.32
28°C	Témoin	5.10 \pm 0.31
	Stressé	6.00 \pm 0.30
24°C	Témoin	5.11 \pm 0.42
	Stressé	4.90 \pm 0.31
21-28	Température	t value = -0.944 p = 0.352
	Stress hydrique	t value = 0.619 p = 0.540
	Interaction	t value = 1.013 p = 0.318
		z value = -0.205 p = 0.837
24	Stress hydrique	

Les premières inflorescences sont apparues après 11 jours de traitement à 21°C et 28°C (figure 11a). La température n'a pas eu d'impact sur le nombre d'inflorescences durant les 25 premiers jours de traitement. A partir du 25^{ème} jour de traitement, les plantes témoins à 21°C produisent plus d'inflorescences que les plantes témoins à 28°C tandis que l'inverse s'observe pour les plantes sous stress hydrique (figure 11a). Le stress hydrique, quant à lui, réduit de moitié le nombre d'inflorescences à 21°C à partir de 30 jours de traitement ($t = -2.7$, $p = \mathbf{0.02}$) alors qu'aucune différence n'est observée à 28°C, ce qui est confirmé par une interaction significative entre la température et le stress hydrique ($t = -2.6$, $p = \mathbf{0.01}$). En effet, après 49 jours de traitement, les plantes témoins à 21°C et les plantes à 28°C ont en moyenne 27 inflorescences contre 14 inflorescences pour les plantes stressées à 21°C. L'anthèse des fleurs a débuté à des moments différents en fonctions des conditions. A 21°C, les plantes témoins ont commencé à fleurir à partir de 14 jours, les plantes sous stress hydrique ont quant à elles fleuri après 18 jours. A 28°C, l'anthèse des fleurs était la plus retardée, et n'a commencée qu'après 25 jours de traitement. De plus, le ratio du « nombre d'inflorescences en fleur sur le nombre d'inflorescences total » était plus faible à 28°C (66%) que pour les plantes témoins (95%) et stressées (83%) à 21°C (figure 11b).

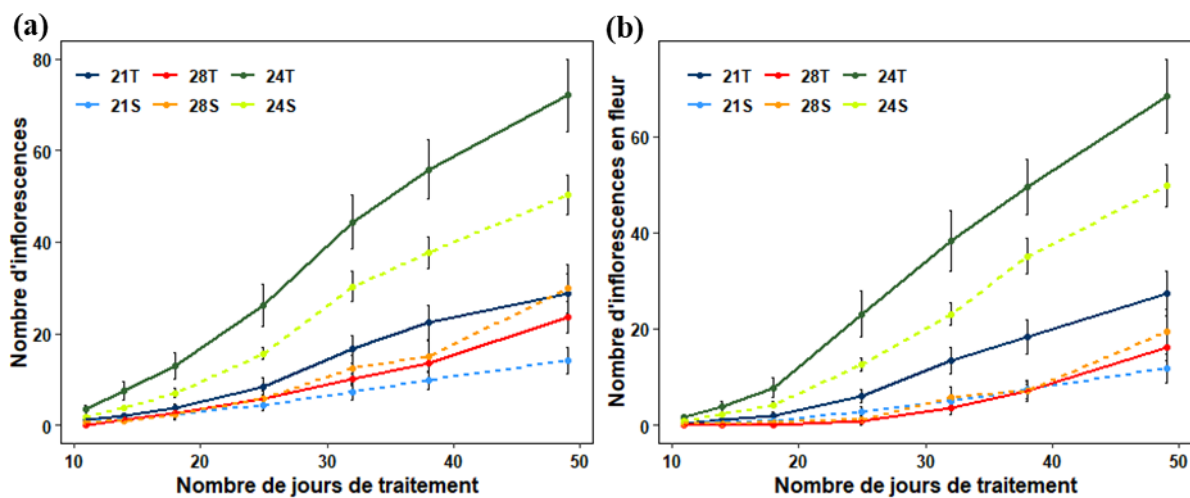


Figure 11. Effet de la température et du stress hydrique sur le nombre d'inflorescences (a) et d'inflorescences en fleur (b) par plante en fonction du nombre de jours de traitement chez *F. esculentum* exposé à trois températures (T) : 21°C (21), 24°C (24), 28°C (28) ; 2 conditions de stress hydrique : témoins (T) et stressées (S). Les barres verticales sont des erreurs standards (SE).

A 24°C (à intensité lumineuse plus élevée), les plantes commencent à produire des inflorescences dès le 10^{ème} jour de traitement avec, à la fin du traitement, un nombre d'inflorescences près de 3 fois supérieur à celui des plantes à 21 et 28°C. Les plantes en stress hydrique développent près de 30% moins d'inflorescences ($t = -2.5$, $p = 0.02$, figure 11a). A 24°C, pratiquement toutes les inflorescences (> 95%) étaient en fleur pour les témoins et les plantes sous stress hydrique (figure 11b).

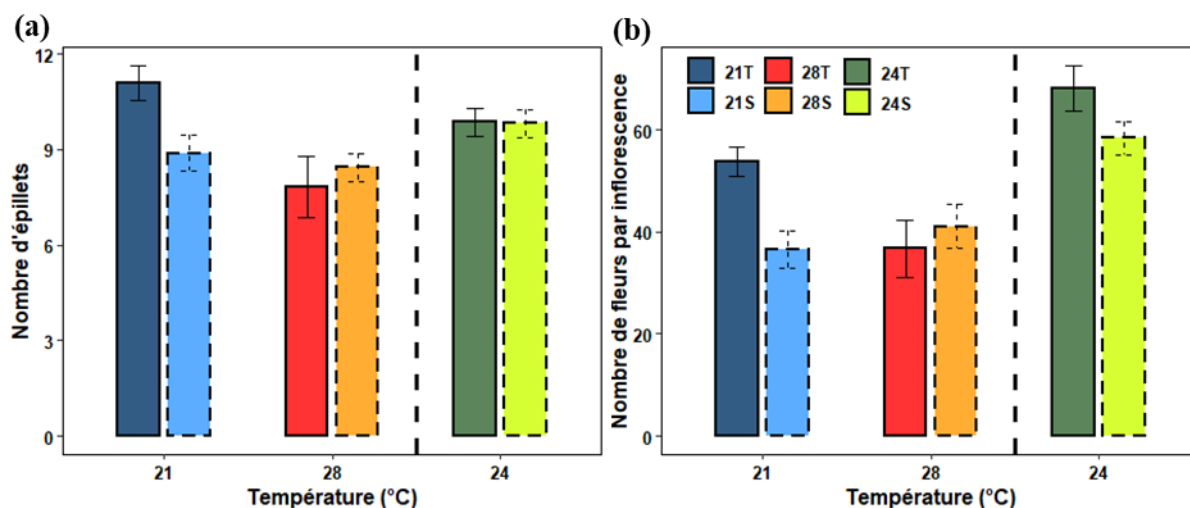


Figure 12. Effet de la température et du stress hydrique sur (a) le nombre d'épillets par inflorescence et (b) le nombre de fleurs par inflorescence chez *F. esculentum* exposé à trois températures (T) : 21°C (21), 24°C (24), 28°C (28) ; 2 conditions de stress hydrique : témoins (T) et stressées (S). Les barres verticales sont des erreurs standards (SE).

Le nombre d'épillets et de fleurs par inflorescence est plus faible à 28°C qu'à 21°C ($t = -3.2$, $p = 0.002$; figures 12a et 12b). L'effet du stress hydrique est dépendant de la température, à 21°C les plantes en manque d'eau présentent une baisse du nombre d'épillets et de fleurs par inflorescence tandis qu'il n'y a plus de différence à 28°C. A 24°C (à intensité lumineuse plus élevée), le stress hydrique n'a pas d'effet sur le nombre d'épillets et de fleurs par inflorescences ($t = -0.09$, $p = 0.9$). Le nombre de fleurs par épillet reste constant qu'importe les conditions ($p > 0.05$ pour toutes les conditions). Le nombre d'épillets et de fleurs par inflorescences ne varient pas entre morphes ($p > 0.05$ pour toutes les conditions).

Les poids frais et sec des inflorescences étaient les mêmes quel que soient les conditions de température et de stress hydrique ($p > 0.05$ pour toutes les conditions).

4.1.3.2 Fertilité des fleurs et ressources florales

Du point de vue de la fertilité des fleurs, peu de fleurs ouvertes sur lesquelles travailler étaient disponibles à 28°C, la réceptivité stigmatique a été testée que sur 12 fleurs au total pour cette température. Sur ces fleurs, la réceptivité des stigmates était très faible (entre 5 et 50 % de stigmates réceptifs) par rapport aux fleurs à 21°C (75 à 100 % de stigmates réceptifs). Pour toutes les conditions de température et de stress hydrique, les fleurs longistyles avaient en moyenne 20 % plus de stigmates réceptifs par rapport aux fleurs brévistyles ($F = 6.94$, $p = 0.012$). Le stress hydrique n'a pas affecté la réceptivité stigmatique ($F_{1,23} = 0.6$, $p = 0.4$). En termes de viabilité pollinique, celle-ci est semblable entre toutes les conditions (température, stress hydrique et morphes) avec des valeurs entre 95 % et 100 %.

Tableau 8. Effet de la température sur le nombre de grains de pollen par anthère chez les 2 morphes (brévistyle et longistyle) de *F. esculentum* exposé à 3 températures (21,24 et 28 °C) et à un stress hydrique. Chaque nombre de grains de pollen est exprimé par une moyenne \pm erreur standard (SE).

Température (T)	Stress hydrique (SH)	Morphe	
		Brévistyle	Longistyle
21°C	Témoin	119.2 \pm 4.62	161.0 \pm 4.81
	Stressé	112.4 \pm 9.13	134.7 \pm 3.42
28°C	Témoin	126.4 \pm 3.32	145.6 \pm 5.35
	Stressé	77.6 \pm 7.75	107.3 \pm 9.95
24°C	Témoin	121.2 \pm 3.28	185.5 \pm 5.22
	Stressé	139.8 \pm 2.44	174.6 \pm 4.30
21-28	Température	t value = -0.24, p = 0.81	
	Stress hydrique	t value = -2.17, p = 0.032	
	Interaction (T*SH)	t value = -3.62, p = 0.0004	
	Morphe	t value = 4.08, p < 0.0001	
24	Stress hydrique	t value = -1.61, p < 0.0001	

Le nombre de grains de pollen par anthère diffère entre morphes, avec 1.15 et 1.5 fois plus de grains chez les fleurs longistyles que brévistyles (tableau 8). Le stress hydrique entraîne une diminution du nombre de grains de pollen. L'effet du stress hydrique dépend du morphe et de la température, bien que cette dernière n'ait pas d'effet direct. En effet, le stress hydrique diminue le nombre de grains de pollen par anthère à 21°C et 28°C chez les fleurs longistyles (en moyenne 1.25x moins chez les stressées que chez les témoins). Au contraire, les fleurs brévistyles à 21°C ne montrent pas de différences comparées aux témoins, tandis que l'effet du stress est bien marqué à 28°C (en moyenne 1.5x moins de grains de pollen chez les stressées). A 24°C (à intensité lumineuse plus élevée), le stress hydrique ne change pas le nombre de grains de pollen par anthère quel que soit le morphe.

De manière générale, le volume de nectar par fleur varie en fonction de l'heure de prélèvement. Le volume est plus important en fin d'après-midi par rapport au début d'après-midi ($F_{2,78} = 5.8$, $p = \mathbf{0.004}$). Le type de morphe n'a pas d'incidence sur le volume de nectar par fleur ($F_{1,41} = 2.4$, $p = 0.1$). Bien qu'il n'y ait pas d'effet significatif de la température et du stress hydrique après 34 jours de traitement, l'augmentation de température et l'induction d'un stress hydrique réduisent tous deux le volume de nectar après 49 jours de traitement (Figure 13a et 13b). A

24°C (à intensité lumineuse plus élevée), en revanche, le stress hydrique n'impacte pas le volume de nectar par fleur ($F_{1,38} = 0.5, p = 0.5$).

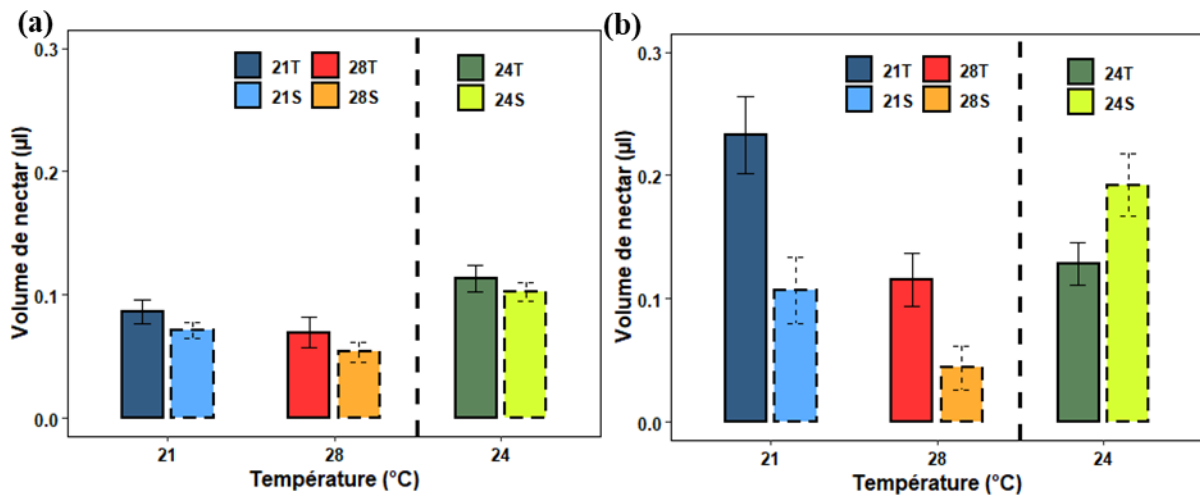


Figure 13. Effet de la température et du stress hydrique sur le volume de nectar par fleur (µl) après (a) 34 et (b) 49 jours de traitement chez *F. esculentum* exposé à trois températures (T) : 21°C (21), 24°C (24), 28°C (28) ; 2 conditions de stress hydrique : témoins (T) et stressées (S). Les barres verticales sont des erreurs standards (SE).

4.1.4 Pollinisation

Le temps total de mesures s'élève à 289 minutes. Parmi les 40 insectes volants observés, on dénombrait 28 Diptera autres que des Syrphidae, 3 Syrphidae, 6 abeilles solitaires, 2 guêpes et un bourdon. Quelques fourmis sont aussi venues visiter des fleurs. Les nombres d'observations étaient trop faibles, surtout pour les plantes à 28°C, que pour pouvoir appuyer les résultats avec des tests statistiques. Toutefois, on remarque que les plantes cultivées à 24°C (plus haute intensité lumineuse) sont celles qui ont été le plus visitées et sur lesquelles les insectes butinaient le plus de fleurs et plus longtemps que pour les autres conditions (Tableau 9). Outre les plantes cultivées à 24°C, les insectes semblaient visiter plus les plantes cultivées à 21°C. La plupart des insectes observés ne fréquentait qu'une seule plante ou que des plantes cultivées dans les mêmes conditions. Quelques insectes ont visité des plantes cultivées dans des conditions différentes mais aucun parcours particulier n'a pu être dégagé de ces observations.

Tableau 9. Effets de la température et du stress hydrique sur les visites d'insectes chez *F. esculentum*, exposé à trois températures : 21°C, 24°C, 28°C ; 2 conditions de stress hydrique : témoins et stressées. Les valeurs sont exprimées par moyenne \pm erreur standard (SE)

Température	Stress hydrique	Nombre de fleurs en anthèse	Nombre de visites d'insectes	Temps de visite par fleur (s)	Nombre de fleurs visitées
21 °C	Témoin	34 \pm 4	3	18.9 \pm 9.4	3.3 \pm 1.5
	Stressé	27 \pm 4	6	24.5 \pm 8.1	3 \pm 1.2
24 °C	Témoin	221 \pm 73	20	46.6 \pm 14.4	4.7 \pm 1
	Stressé	99 \pm 13	7	46.6 \pm 23.4	3.2 \pm 1
28 °C	Témoin	35 \pm 14	2	36 \pm 6	2.5 \pm 0.5
	Stressé	6 \pm 2	2	9 \pm 4	1.5 \pm 0.5

4.2 Comparaison de la pollinisation : *F. esculentum* vs *F. tataricum*

L'ensemble des données des quadrats et des transects a été prise en compte pour décrire la guildes des pollinisateurs tandis que seules les données des transects ont été utilisées pour caractériser le comportement de visite des insectes. La comparaison des deux espèces repose sur les données des deux sites tandis que seules les observations de Marbaix ont été retenues pour la comparaison des variétés au sein de chaque espèce.

Sur les 8 jours d'observation durant le mois de juillet 2019, des insectes ont été observés sur les deux espèces de sarrasin soit par quadrat soit par transect. Les mesures se déroulaient entre 9h et 16 h. Au total, 1736 insectes (851 par quadrat et 885 par transect) ont été recensés sur une période de 34 h (4 h de transect et 30 h de quadrats). La majeure partie des insectes (77%) ont été observés entre 10h30 et 13h30. *F. esculentum* était plus visité que *F. tataricum*. En effet, le temps moyen entre deux visites d'insecte était de 103 s chez *F. esculentum* et de 211 s chez *F. tataricum* pour les quadrats, tandis qu'il était de 11 s chez *F. esculentum* et de 37 s chez *F. tataricum* pour les transects.

Les principaux visiteurs ont été capturés afin de pouvoir les identifier. L'ensemble des individus capturés était composé de 50 espèces différentes, appartenant à 23 familles différentes, sur un total de 82 individus capturés sur les 2 sites échantillonnés (Tableau 10). Les ordres les plus diversifiés sont les Diptera et les Hymenoptera. Chez les Diptera, les Syrphidae et Tachinidae composent la majeure partie des espèces tandis que chez les Hymenoptera, ce sont principalement des Andrenidae et des Apidae.

Tableau 10. Espèces d'insectes visitant *F. esculentum*. Chaque insecte identifié a été capturé sauf dans le cas de *Apis mellifera*. G correspond à une grande taille (> 12 mm), M correspond à une taille moyenne (8 mm < M < 12 mm), P correspond à une petite taille (< 8 mm).

Ordre	Famille	Espèce	Longueur moyenne (mm)	
Coleoptera	Cantharidae	<i>Rhagonycha fulva</i>	10 (M)	
	Cerambycidae	<i>Stictoleptura fulva</i>	12 (G)	
	Chrysomelidae	<i>Altica oleracea</i>	3.5 (P)	
		<i>Oulema melanopus</i>	4.5 (P)	
	Coccinellidae	<i>Coccinella septempunctata</i>	6.5 (P)	
		<i>Propylea quatuordecimpunctata</i>	4 (P)	
	Oedemeridae	<i>Oedemera lurida</i>	9 (M)	
		<i>Oedemera nobilis</i>	9 (M)	
Diptera	Anthomyidae	<i>Acyglossa atramentaria</i>	7 (P)	
		<i>Delia antiqua</i>	6.5 (P)	
	Calliphoridae	<i>Pollenia rudis</i>	9 (M)	
	Lauxaniidae	<i>Sapromyxa sp.</i>	5 (P)	
	Sarcophagidae	<i>Lucilia sp.</i>	10 (M)	
		<i>Sarcophaga carnaria</i>	13 (G)	
	Sepsidae	<i>Sepsis cf fulgens</i>	3.5 (P)	
	Syrphidae	<i>Episyrphus balteatus</i>	10 (M)	
		<i>Eristalis arbustorum</i>	9.5 (M)	
		<i>Eristalis jugorum</i>	13 (G)	
		<i>Eristalis pertinax</i>	13.5 (G)	
		<i>Eupeodes corrolae</i>	9.5 (M)	
		<i>Melangyna cincta</i>	7.5 (P)	
		<i>Melanostoma scalare</i>	7 (P)	
		<i>Paragus quadrifasciatus</i>	4 (P)	
		<i>Platycheirus cf clypeatus</i>	6 (P)	
		<i>Platycheirus sp</i>	9 (M)	
		<i>Sphaerophoria cf rueppelli</i>	6 (P)	
		<i>Sphaerophoria scripta</i>	10.5 (M)	
		<i>Syrirta pipiens</i>	8.5 (M)	
		Tachinidae	<i>Dexia rustica</i>	10 (M)
	<i>Peleteria rubescens</i>		12 (G)	
	<i>Phasia hemiptera</i>		10 (M)	
	<i>Tachina fera</i>		12 (G)	
	Ulidiidae	<i>Physiphora alceae</i>	5 (P)	
	Hemiptera	Coreidae	<i>Coreus marginatus</i>	14 (G)
		Miridae	<i>Lygus cf pratensis</i>	6.5 (P)
	Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena (Melandrena) nigroaenea</i>	13 (G)
			<i>Andrena (Melandrena) vaga</i>	14 (G)
			<i>Andrena (Micrandrena) nana</i>	7.5 (P)
<i>Andrena (Simandrena) dorsata</i>			10 (M)	
<i>Andrena (Zonandrena) flavipes</i>			11.5 (M)	
<i>Andrena sp1 femelle</i>			11 (M)	
<i>Andrena sp2 femelle</i>			11 (M)	
<i>Lasioglossum sp. femelle</i>			8.5 (M)	
Apidae			<i>Apis mellifera</i>	12 (G)
		<i>Bombus terrestris</i>	17.5 (G)	
Formicidae		<i>Camponotus cf ligniperda</i>	10 (M)	
Crabonidae		<i>Cerceris quadricincta</i>	9 (M)	
		<i>Cerceris quinquefasciata</i>	10 (M)	
Halictidae		<i>Halictus (Seladonia) tumulorum</i>	7 (P)	
Vespidae		<i>Polistes dominula</i>	13 (G)	

4.2.1 Diversité et fréquence des visiteurs floraux

Nonante-cinq % des insectes observés appartenait aux ordres des Diptera (83%) et des Hymenoptera (17%). Les 5 % restants se répartissaient principalement entre des Coleoptera (avec 2,5 % de *Rhagonycha fulva*) et des Hymenoptera (1,5%). Seuls les Diptera et les Hymenoptera sont pris en compte dans les comparaisons entre espèces de sarrasin.

Des différences apparaissaient entre les sites, ainsi qu'entre les quadrats et les transects, surtout chez *F. esculentum*. Toutefois, les proportions générales observées ne sont pas impactées par ces différences. Dans ce mémoire, nous nous intéresserons principalement aux différences entre espèces et entre variétés au sein de celles-ci.

Les visiteurs dominants chez les deux espèces de sarrasin étaient les Diptera (83 %), le reste était composé d'Hymenoptera (17%). Parmi les Diptera, les Syrphidae représentaient la plus grande proportion d'insectes visiteurs (77% des Diptera) quelle que soit l'espèce de sarrasin (figure 14). La diversité d'insectes visiteurs variait cependant entre espèces de sarrasin ($\chi^2 = 71.16$, $p < 0.0001$), surtout la proportion d'Hymenoptera (figure 14). Chez *F. tataricum*, il y avait très peu d'Hymenoptera qui visitaient les fleurs (6% des visiteurs de l'espèce) tandis que chez *F. esculentum*, 4 fois plus d'Hymenoptera visitaient les fleurs (20% des visiteurs de l'espèce). De plus, les Hymenoptera qui visitaient *F. tataricum* étaient principalement composés d'abeilles solitaires (78% des Hymenoptera de cette espèce), *Apis mellifera* n'ayant jamais été observé chez cette espèce de sarrasin. Chez *F. esculentum*, c'étaient en général des abeilles solitaires qui visitaient les fleurs, *Apis mellifera* n'a été observé que rarement sauf pour un jour de mesure où cette espèce était majoritaire (92 des 119 observations de *A. mellifera* se sont faites ce jour-là). La proportion de petits Hymenoptera (taille < 8 mm) chez *F. tataricum* (78 %, figure 16) était bien plus élevée que chez *F. esculentum* (10 %, figure 16). Comme pour les Hymenoptera, *F. tataricum* était plus visité par des Diptera de petite taille (< 8mm) que *F. esculentum* (78% chez *F. tataricum* vs. 10 % chez *F. esculentum*, figure 16). Ainsi, bien que des insectes de toutes tailles visitaient *F. esculentum*, les insectes d'une taille supérieure à 12 mm ne visitaient pas *F. tataricum* (figure 16).

Parmi les espèces, la diversité d'insectes visiteurs variait entre les variétés de *F. tataricum* ($\chi^2 = 8.72$, $p= 0.013$) mais pas entre les variétés de *F. esculentum* ($\chi^2 = 3.80$, $p=0.43$). Chez *F. tataricum*, la proportion d'abeilles solitaires était 4 fois moindre chez Islek que chez Zlata (Figure 15). La proportion de Syrphidae augmentait proportionnellement à la baisse de la

proportion d'abeilles chez Islek par rapport à Zlata, la proportion de Diptera autres que des Syrphidae restant constante. Aucune différence dans les proportions des tailles d'insectes n'était significative entre les variétés de *F. esculentum* et de *F. tataricum*.

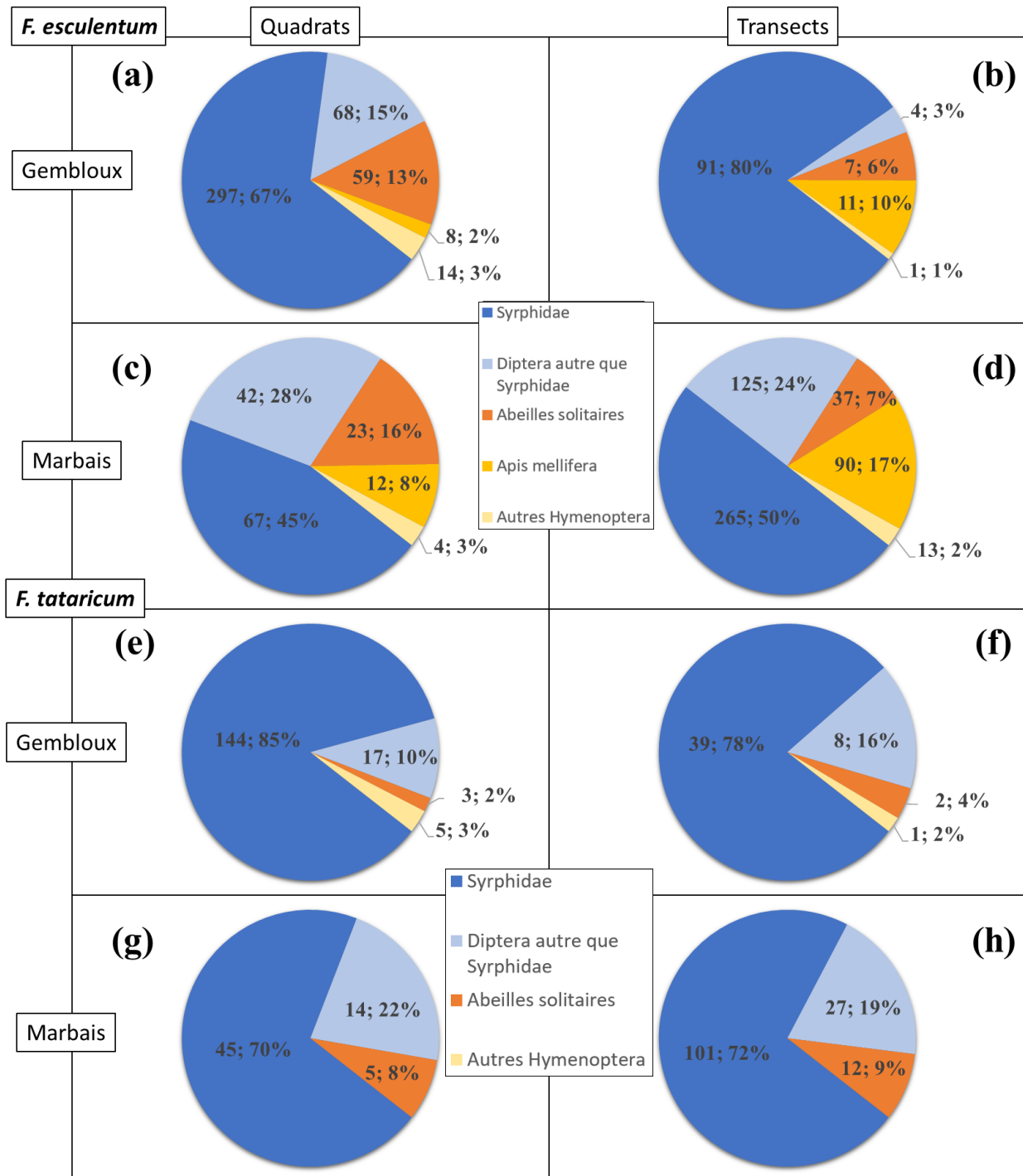


Figure 14. Proportions d'insectes visitant les fleurs de *F. esculentum* (a,b,c,d) et de *F. tataricum* (e,f,g,h), sur le site de Gembloux (a,b,e,f) ou de Marbais (c,d,g,h), mesurées par quadrat (a,c,e,g) ou par transect (b,d,f,h). Le premier chiffre correspond au nombre d'individus observés, le second à la proportion (%).

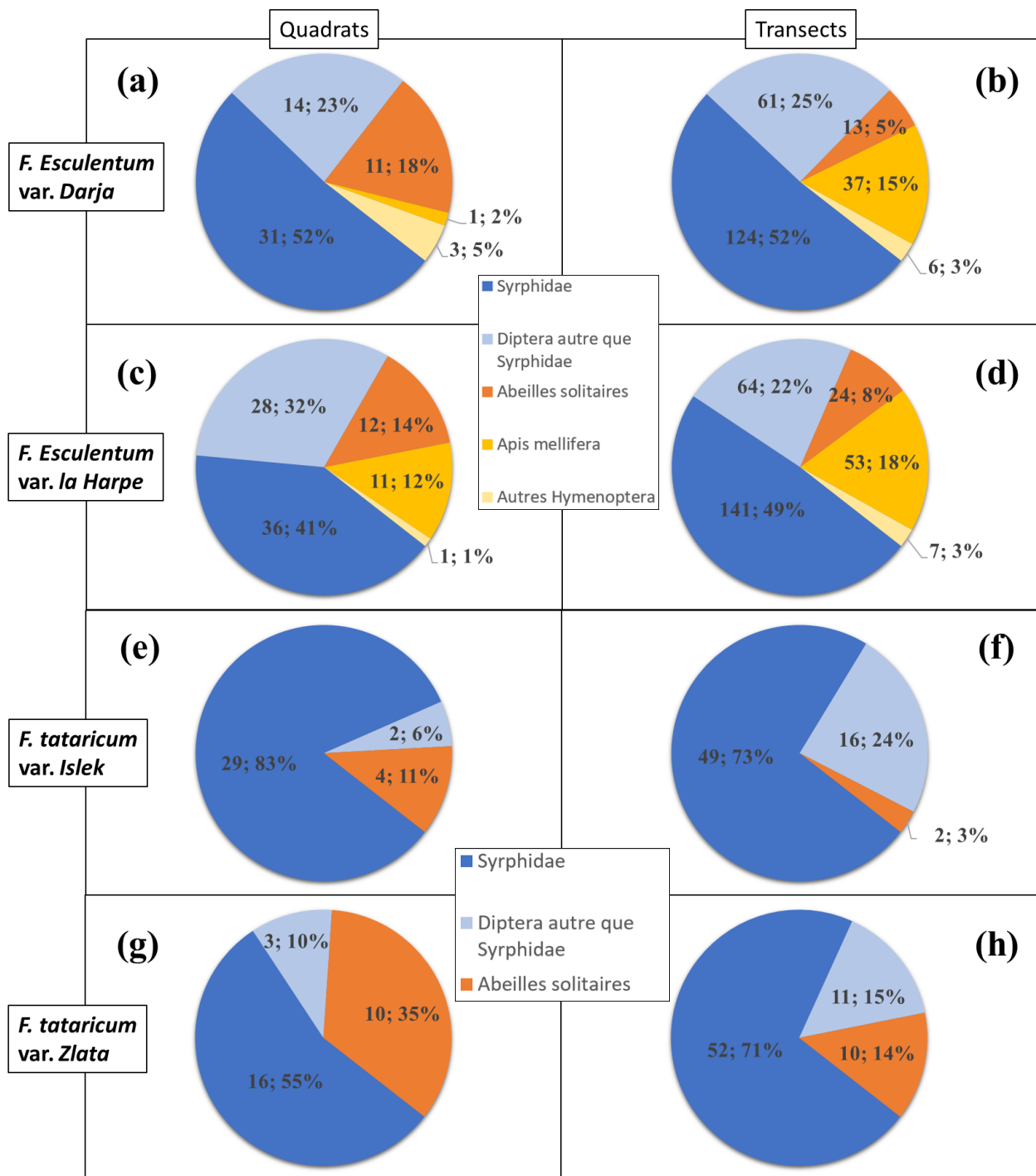


Figure 15. Proportions d'insectes visitant les fleurs de *F. esculentum* var. Darja (a,b) et var. la Harpe (c,d) et de *F. tataricum* var. Islek (e,f) et var. Zlata (g,h), sur le site de Marbais, mesurées par quadrat (a,c,e,g) ou par transect (b,d,f,h). Le premier chiffre correspond au nombre d'individus observés, le second à la proportion (%).

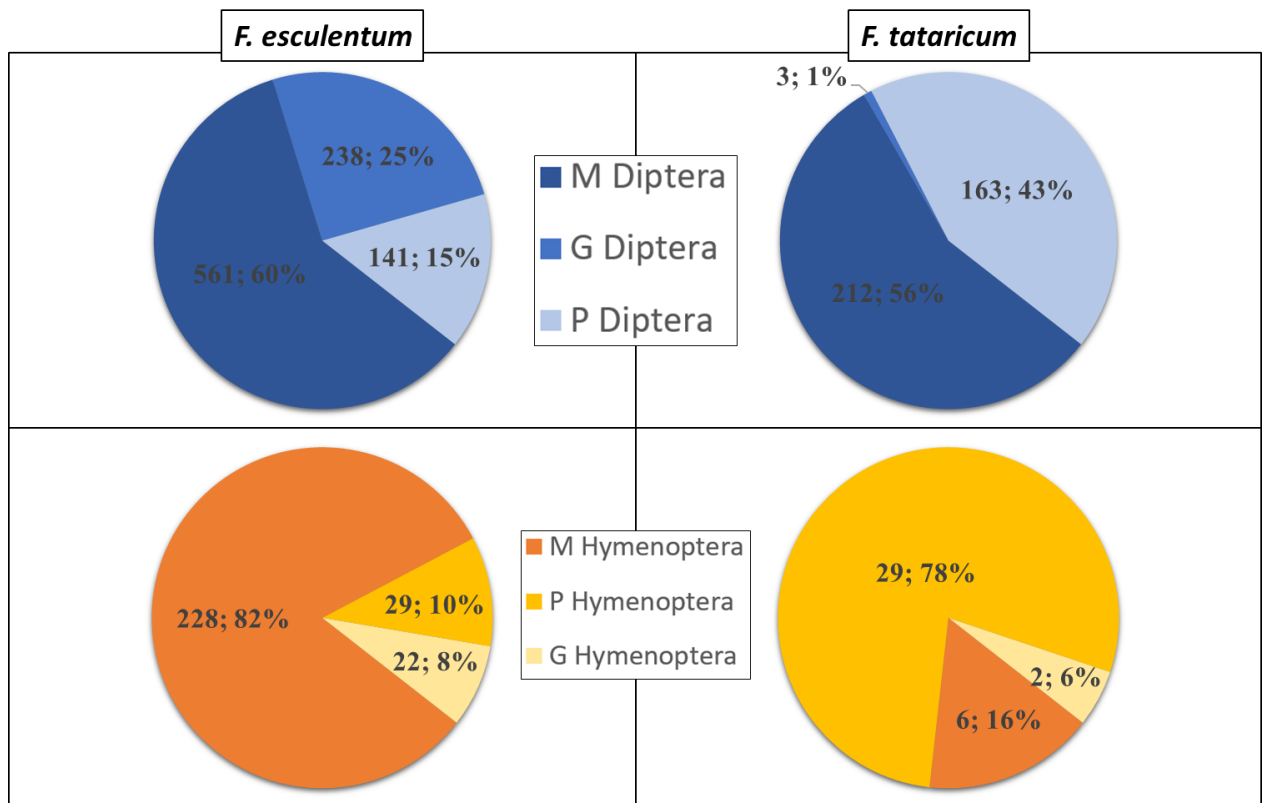


Figure 16. Proportion des différentes tailles d'insectes visiteurs des fleurs de *F. esculentum* et *F. tataricum*. G correspond à une grande taille (> 12 mm), M correspond à une taille moyenne (8 mm < M < 12 mm), P correspond à une petite taille (< 8 mm). Le premier chiffre correspond au nombre d'individus observés, le second à la proportion (%).

4.2.2 Comportement des visiteurs floraux les plus fréquents

Le comportement des insectes visiteurs a été analysé à partir des 162 quadrats. Toutefois, des différences étaient marquées entre le site de Gembloux et celui de Marbais. Le plus grand nombre de quadrats étudié se situait à Gembloux, ce sont ces données qui ont été utilisées pour analyser les différences entre espèces de sarrasin. Le comportement des visiteurs floraux différait entre les espèces de sarrasin (Tableau 11), mais pas entre les variétés. Je décrirai donc uniquement le comportement des insectes entre espèces de sarrasin.

Par heure d'observations, des insectes étaient plus souvent présents sur *F. esculentum* que sur *F. tataricum* (figure 17). Le nombre d'insectes visiteurs était au moins deux fois plus élevé sur les fleurs de *F. esculentum* (39 +- 2) que sur les fleurs de *F. tataricum* (19 +- 2). Cependant, le taux de visite des fleurs par rapport au nombre total de fleurs ouvertes était plus important sur *F. tataricum* que sur *F. esculentum* (Tableau 13). En moyenne, on notait trois fois plus de fleurs ouvertes par plantes sur *F. esculentum* (59 +- 2) que sur *F. tataricum* (16 +- 1). Les variétés de *F. esculentum* ne différaient pas ($F_{1,84} = 2.6$, $p = 0.1$), mais *F. tataricum*, Islek (10 +- 1) présentait moins de fleurs ouvertes par rapport à Zlata (17 +- 1 ; $F_{1,74} = 56$, $p = \mathbf{0.02}$).

La fréquence d'insectes visitant plus d'une fleur par quadrat était plus faible chez *F. tataricum* que chez *F. esculentum* (tableau 14). Chez *F. esculentum*, 78% des Syrphidae visitaient plus d'une fleur par quadrat (contre 85% chez les abeilles solitaires et les Diptera autres que les Syrphidae). *A. mellifera* était l'espèce qui visitait le plus fréquemment plusieurs fleurs par quadrat (94 %). Chez *F. tataricum*, on observait presque autant de Syrphidae que d'abeilles solitaires qui visitaient une seule fleur par quadrat (Syrphidae :40 % ; Abeilles solitaires :37.5%).

Le temps de visite ne variait pas entre taxons d'insectes, mais les Syrphidae restaient plus longtemps sur *F. tataricum* que sur *F. esculentum*, tandis que l'inverse était vrai pour les autres Diptera (Tableau 11). Par fleur, les abeilles et Syrphidae demeuraient moins longtemps que les autres Diptera (Tableau 11). De plus, les abeilles et Syrphidae restaient plus longtemps sur les fleurs de *F. tataricum* que sur celles de *F. esculentum*, les autres Diptera, quant à eux, passaient autant de temps par fleur sur les deux sarrasins (Tableau 11). Les Syrphidae visitaient moins de fleurs par inflorescences chez *F. tataricum*, mais visitaient finalement autant de fleurs par plante et par passage sur les deux sarrasins (Tableau 11). Les abeilles solitaires visitaient moins de fleurs par passage et moins de fleurs par inflorescence sur *F. tataricum* que sur *F. esculentum*,

elles visitaient toutefois autant de fleurs par plantes sur les deux sarrasins. Les Diptera autres que les Syrphidae, quant à eux, visitaient beaucoup moins de fleurs par passage, par inflorescence et par plante sur *F. tataricum* que sur *F. esculentum* (Tableau 11). Les quelques *Apis mellifera* observées semblaient visiter plus de fleurs par plante et par passage par rapport aux autres taxons d'insectes (Tableau 11).

Tableau 11. Comportements de visite par différents taxons d'insectes sur *F. esculentum* (F. E) et *F. tataricum* (F. T). Le temps de visite total et le temps de visite par fleur sont exprimés en secondes. Le nombre total de fleurs est le nombre total de fleurs visitées par insecte lors d'un passage dans le quadrat. Fleurs/inflorescence et Fleurs/plante désignent le nombre de fleurs visitées par fleur et par plante lors d'un passage dans le quadrat.

Catégories	<i>Apis mellifera</i>	Abeilles solitaires		Syrphidae		Diptera autres que Syrphidae		Statistiques F ; p
	F. E	F. E	F. T	F. E	F. T	F. E	F. T	
n	8	58	3	294	143	67	16	
Temps de visite	20.7 +- 3.1	21.6 +- 6.7	42 +- 38	28.2 +- 2.3	42.2 +- 4.8	40.7 +- 6.2	14.8 +- 3.1	Espèces : $F_{1,582} = 0.21$; $p = 0.7$ Taxons : $F_{3,582} = 0.47$; $p = 0.7$ Interaction : $F_{2,582} = 2.8$; $p = 0.06$
Temps/fleur	4.3 +- 0.4	3.8 +- 0.7	6.9 +- 3.9	5.4 +- 0.3	7.7 +- 0.6	10.5 +- 1.8	9.9 +- 2.8	Espèces : $F_{1,582} = 9.6$; $p = \mathbf{0.002}$ Taxons : $F_{3,582} = 5.9$; $p = \mathbf{0.0005}$ Interaction : $F_{2,582} = 0.6$; $p = 0.6$
Nombre total de fleurs	5.9 +- 1.9	4.9 +- 0.5	3.7 +- 2.2	4.9 +- 0.3	4.6 +- 0.4	4.9 +- 0.7	1.8 +- 0.4	Espèces : $F_{1,582} = 4.8$; $p = \mathbf{0.03}$ Taxons : $F_{3,582} = 1.3$; $p = 0.3$ Interaction : $F_{2,582} = 2.9$; $p = 0.06$
Fleurs/inflorescence	1.3 +- 0.1	1.5 +- 0.1	1.1 +- 0.1	1.4 +- 0.03	1.1 +- 0.01	1.5 +- 0.1	1 +- 0.01	Espèces : $F_{1,582} = 42$; $p < \mathbf{0.0001}$ Taxons : $F_{3,582} = 1.2$; $p = 0.3$ Interaction : $F_{2,582} = 0.6$; $p = 0.5$
Fleurs/plante	2.9 +- 0.7	2.3 +- 0.2	3.3 +- 2.3	2.2 +- 0.09	2.1 +- 0.1	2.5 +- 0.3	1.5 +- 0.3	Espèces : $F_{1,582} = 5.4$; $p = \mathbf{0.02}$ Taxons : $F_{3,582} = 0.4$; $p = 0.7$ Interaction : $F_{2,582} = 1.3$; $p = 0.3$

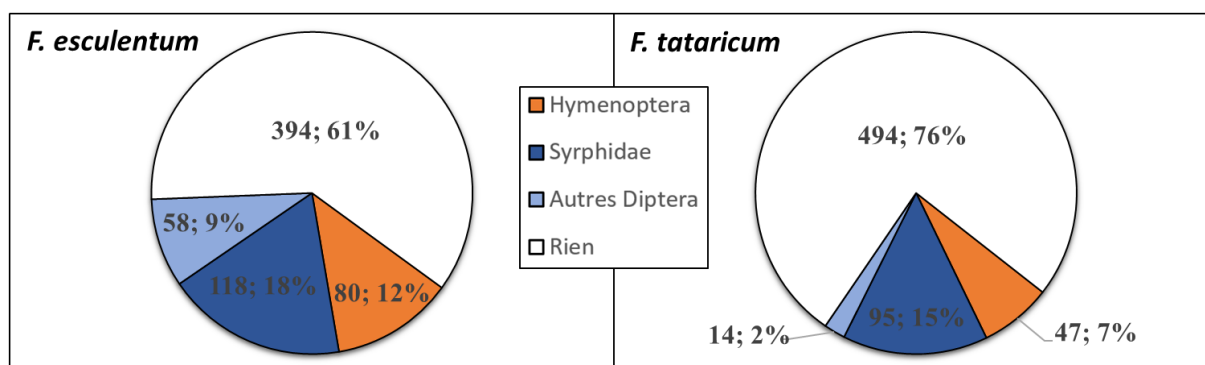


Figure 17. Proportions moyennes du temps de visite total d'un quadrat de 650s en fonction du taxon d'insecte chez *F. esculentum* et *F. tataricum*. La partie « rien » signifie que durant ce pourcentage de temps, aucun insecte ne visitait les fleurs. Le premier chiffre correspond au temps moyen occupé par le taxon d'insecte sur un quadrat de 650s, le second à la proportion (%).

Tableau 12. Fréquence (%) d'insectes ayant visité plus d'une fleur par quadrat chez *F. esculentum* et *F. tataricum* en fonction du site. « / » indique qu'aucun individu n'a été relevé pour ce type d'insecte. « * » indique les proportions basées sur moins de 10 individus.

		<i>Apis mellifera</i>	Abeilles solitaires	Syrphidae	Diptera autres que Syrphidae
Gembloux	<i>F. esculentum</i>	100*	89.2	81.6	80.3
	<i>F. tataricum</i>	/	50*	67.1	33.3*
Marbais	<i>F. esculentum</i>	91.7	78.3	69.2	85.4
	<i>F. tataricum</i>	/	64.3	48.9	60*
Test χ^2	Site	$\chi^2 = 1.5 * 10^{-31}$	$\chi^2 = 1.61$	$\chi^2 = 8.74$	$\chi^2 = 0.78$
		p=1	p=0.2	p = 0.003	p=0.38
	Espèce	$\chi^2 = /$	$\chi^2 = 4.04$	$\chi^2 = 11.5$	$\chi^2 = 6.28$
		p=/ 	p=0.04	p=0.0007	p=0.01

Tableau 13. Taux de visite des fleurs par insectes par rapport au nombre total de fleurs dans le quadrat, par quadrat de 1m² sur une période de 650 s en moyenne, chez *F. esculentum* et *F. tataricum* en fonction du site. ±SE.

Site	Espèce	n	Taux de visite
Gembloux	<i>F. esculentum</i>	60	0.041±0.003
	<i>F. tataricum</i>	46	0.064±0.009
Marbais	<i>F. esculentum</i>	24	0.031±0.006
	<i>F. tataricum</i>	16	0.060±0.012
Statistiques	Site		F _{1,143} =1.72, p=0.19
	Espèce		F _{1,143} =10.1, p=0.0019

Tableau 14. Taux de visite des fleurs par des insectes, par quadrats de 1m² sur une période de 650 s en moyenne, chez différentes variétés de *F. esculentum* et *F. tataricum*. ±SE.

	<i>F. esculentum</i> var. Darja	<i>F. esculentum</i> var. la Harpe	<i>F. tataricum</i> var. Islek	<i>F. tataricum</i> var. Zlata
Taux de visite	0.027±0.007	0.034±0.010	0.051±0.013	0.068±0.020
Statistiques	F _{1,22} =0.098, p=0.76		F _{1,14} =0.55, p=0.47	

5. Discussion

5.1 Impact de la température et du stress hydrique sur la croissance végétative, la photosynthèse et le statut hydrique

Les résultats montrent que, à la fois la température et le stress hydrique, avaient un effet sur les traits végétatifs, la photosynthèse et le statut hydrique de *F. esculentum*. De plus, l'effet du stress hydrique variait en fonction de la température pour certains paramètres.

Bien que l'augmentation de température n'ait pas modifié le nombre de feuilles des plantes, elle était impliquée dans la diminution de la surface foliaire et du poids (frais et sec) des feuilles et des tiges. Par ailleurs, les plantes avaient une taille plus grande à 28°C qu'à 21°C. Le stress hydrique, quant à lui, a contribué à la réduction du nombre de feuilles et à l'augmentation du poids frais des feuilles à 21°C, sans que ces paramètres aient été affectés à 28°C. Les plantes sous stress hydrique étaient également plus petites que les plantes témoins. Les différences des poids frais et secs des tiges entre plantes témoins et plantes sous stress hydrique étaient très probablement liées à la taille des plantes qui étaient en effet nettement plus petites sous stress hydrique. Ces résultats confirment en partie ceux obtenus précédemment chez le sarrasin par Aubert (2019) et Delpérée *et al.* (2003). Aubert (2009) a également observé une diminution de la surface et des poids (frais et sec) des feuilles lors d'une hausse de température chez *F. esculentum* var. Darja, bien que dans son étude le nombre de feuilles augmentait avec la température. Quant à Delpérée *et al.* (2003), ils ont observé une diminution de la production de feuilles chez *F. esculentum* var. La Harpe en réponse au stress hydrique. Une élévation plus rapide de la tige principale et sur une plus courte période de temps a aussi déjà été observée à plus haute température chez *F. esculentum* (Michiyama *et al.*, 2001). Des modifications au niveau de la production de feuilles et de la surface foliaire est souvent observée en réponse aux stress abiotiques. Chez d'autres espèces comme *Cichorium intybus*, à plus haute température, la surface moyenne des feuilles est aussi réduite, mais accompagnée d'un plus grand nombre total de feuilles par plante (Mathieu *et al.*, 2014). Au contraire, chez d'autres plantes comme *Borago officinalis*, le nombre de feuilles de la tige principale diminue avec une hausse de température et sous stress hydrique (Descamps *et al.*, 2018).

La diminution de la surface foliaire permettrait à la plante de minimiser la surface de transpiration et d'ainsi limiter la perte d'eau tant en réponse au stress hydrique qu'au stress thermique. Cela permet à la plante de préserver ses réserves en eau car à 28°C, les plantes transpirent plus, et pourraient perdre plus d'eau avec une surface foliaire plus grande. Dans mon étude, la hausse de température s'accompagnait d'une hausse de la conductance stomatique et du taux de transpiration. Augmenter la transpiration permet à la plante de refroidir ses feuilles en cas de haute température et donc, de mieux réguler sa température (Eyshi Rezaei *et al.*, 2015; Shah *et al.*, 2003). Cette stratégie n'est toutefois valable que lorsque les réserves en eau sont suffisantes. En effet, les plantes sous stress hydrique à 28°C transpiraient moins que les témoins, mais elles transpiraient quand même plus que les plantes à 21°C (sous stress hydrique ou non). Cette diminution de la transpiration est probablement liée principalement à une forte diminution de la conductance stomatique. L'augmentation de la conductance stomatique avec la température est un facteur très courant chez les plantes, et a notamment été observé chez *Helianthus annuus*, *Glycine max*, *Hordeum vulgare*, *Vicia faba*, *Borago officinalis* (Descamps *et al.*, 2018; Eyshi Rezaei *et al.*, 2015). Le stress hydrique, quant à lui, réduit aussi la conductance stomatique chez *F. tataricum* (Xiang *et al.*, 2013), comme chez la majorité des plantes (Prasad *et al.*, 2008). La fermeture des stomates est en effet une des premières réponses au stress hydrique et permet de limiter les pertes en eau en diminuant la transpiration (Prasad *et al.*, 2008).

Dans d'autres d'études (Aubert, 2019; Morales *et al.*, 2003; Wahid *et al.*, 2007b), l'augmentation de la température et de l'induction d'un stress hydrique entraînent une diminution de la teneur en eau des feuilles notamment. De façon étonnante, mes résultats indiquent l'inverse, avec une teneur en eau plus élevée dans les feuilles des plantes à plus haute température et quand elles étaient sous stress hydrique (que ce soit à 21°C ou 28°C). Cette augmentation de la teneur en eau dans les feuilles chez les plantes sous stress hydrique pourrait s'expliquer par la forte baisse de la conductance stomatique et de la transpiration observée, ce qui limite les pertes en eau. De plus, bien que les proportions en eau dans les feuilles étaient plus importantes à haute température et sous stress hydrique, le contenu total en eau dans la plante était plus faible. Ceci s'explique par les poids frais et sec plus faibles à haute température et sous stress hydrique. Mes résultats contrastent avec ceux obtenus par Aubert (2019) dans son étude sur l'impact du stress thermique chez le sarrasin où les teneurs en eau des feuilles diminuaient lorsque la température augmentait. Une différence dans les conditions de culture entre nos deux études se situait dans l'humidité relative du phytotron à 27°C, dans mon cas,

elle était de 80-90% contre 65-70 % dans l'étude de Aubert (2019). Cette différence pourrait expliquer les différences de teneurs en eau des feuilles. En effet, au plus l'humidité relative de l'air augmente, au moins la plante transpire. Comme l'a montré l'étude de Cascone *et al.* (2019), la transpiration d'une plante est liée à la concentration en eau de l'air ambiant. Mon étude expérimentale a montré que, comme le nombre de feuilles n'augmentait pas et que les feuilles étaient plus petites, la plante perdrait moins d'eau par transpiration, et cette transpiration diminuerait avec l'humidité relative plus importante. Cela expliquerait pourquoi les feuilles des plantes dans mon expérience contenaient une plus grande proportion d'eau à plus haute température.

Mes résultats montrent que les poids secs des feuilles et des tiges diminuaient, laissant à penser que les ressources en carbone n'étaient pas suffisantes pour générer des plus grandes feuilles. La diminution de la production de biomasse peut-être une conséquence de problèmes dans les échanges gazeux au niveau des stomates et donc, du taux de photosynthèse nette (Fernandez *et al.*, 2002; Lizana *et al.*, 2017). Mes résultats indiquent, en effet, à haute température et sous stress hydrique, une diminution de la concentration intercellulaire en CO₂ et du taux de photosynthèse nette (seulement à 21°C pour le stress hydrique). La conductance stomatique augmentait avec la température, mais diminuait avec le stress hydrique (seulement à 28°C). Les changements du taux de photosynthèse nette et du taux de transpiration avec la hausse de température ont entraîné une diminution du WUE (« water use efficiency »). Quand la plante n'est pas soumise à un stress hydrique trop important, la réduction du taux de photosynthèse est principalement causée par la fermeture des stomates entraînant la baisse de CO₂ présent dans les feuilles (Brou *et al.*, 2007; Xiang *et al.*, 2013). Cela explique mes résultats, avec la diminution du taux de photosynthèse nette chez les plantes de sarrasin en stress hydrique qui montraient une forte baisse de la conductance stomatique, limitant l'entrée de CO₂ dans les plantes. Toutefois, bien que les plantes témoins présentaient aussi une diminution de concentration intercellulaire en CO₂ à haute température, elles présentaient au contraire une plus grande conductance stomatique. La teneur en CO₂ dans les feuilles n'est pas uniquement régulée par les échanges stomatiques. Il est possible que cette diminution de CO₂ soit liée à une incorporation plus importante dans le cycle de Calvin par la rubisco. L'activité de la rubisco n'a cependant pas été investiguée dans mon étude et il ne m'est donc pas possible de confirmer cette hypothèse. Bien que la photosynthèse soit l'un des processus physiologiques les plus sensibles à la chaleur, le cycle de Calvin est généralement moins sensible à des hausses de températures que la phase claire (Descamps *et al.*, 2018; Hasanuzzaman *et al.*, 2013; Prasad *et*

al., 2008). La phase claire de la photosynthèse n'a pas été réduite par l'augmentation de température et le stress hydrique dans notre expérience. Les teneurs en chlorophylle étaient même plus importantes en cas de stress hydrique, et l'efficacité du photosystème II restait inchangée qu'importe le stress. Les valeurs de qP et de NPQ variaient, quant à elles, uniquement avec le stress hydrique à haute température (28°C). En effet, le qP augmentait avec le stress hydrique témoignant d'une plus grande proportion de centres réactionnels du PSII ouverts, tandis que le NPQ diminuait ce qui indique une diminution de l'énergie dissipée sous forme de chaleur (Maxwell *et al.*, 2000). Mes observations suggèrent donc que la baisse du taux de photosynthèse n'est pas due à un problème fonctionnel, mais plutôt à un apport déficient en CO₂ causé par la fermeture des stomates.

Comme mentionné précédemment, les résultats obtenus à 24°C diffèrent fortement de ceux obtenus à 21°C et 28°C et les différences sont plus liées à une différence d'intensité lumineuse qu'à une différence de température. Bien que d'autres études aient été réalisées dans les phytotrons comparant les températures de 21°C, 24°C et 28°C chez d'autres plantes dans des conditions similaires (Baijot, 2016; Descamps *et al.*, 2018), la différence d'intensité n'a jamais eu des effets aussi importants que dans cette étude. Le sarrasin est en effet connu pour être extrêmement sensible à l'intensité lumineuse (Delpérée *et al.*, 2003). Certains résultats de l'impact du stress hydrique à 24°C (plus forte intensité lumineuse) sont différents de ceux observés à 21°C et 28°C, et les variations pourraient donc être imputées à la plus forte intensité lumineuse. L'impact négatif du stress hydrique était plus important à plus haute intensité lumineuse, mais la plante était plus efficace pour lutter contre la perte d'eau que dans les autres conditions. *F. esculentum* s'épanouit dans les habitats ouverts avec de grands niveaux de radiation solaire (Germ *et al.*, 2016). Cela peut expliquer pourquoi cette plante est, ici, capable de mettre plus facilement en place des mécanismes de protection contre le stress hydrique comme l'augmentation du WUE (qui diminuait à plus faible intensité lumineuse), ou une baisse de la transpiration bien plus importante que dans les autres conditions. Delpérée *et al.* (2003) ont en effet montré que la réponse du sarrasin au stress hydrique était modulée par l'intensité lumineuse et que notamment l'impact du stress hydrique sur la surface foliaire, l'ajustement osmotique et la teneur en sucres était différent à intensité lumineuse faible (80 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) et moyenne (160 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

5.2 Impact de la température et du stress hydrique sur les structures reproductrices et sur le comportement des pollinisateurs

Mes résultats indiquent que les plantes de *F. esculentum* produisaient moins d'inflorescences avec moins d'épillets et de fleurs par inflorescence et que l'anthèse des fleurs était retardée à haute température et sous stress hydrique. Il en résulte que le nombre d'inflorescences en anthèse était moindre à haute température et sous stress hydrique. Dans l'étude de Aubert (2019), l'anthèse des fleurs de *F. esculentum* était aussi retardée à haute température et le nombre de fleurs en anthèse réduit, mais les plantes ne produisaient pas moins d'inflorescences et celles-ci présentaient au contraire un nombre d'épillets et un poids sec plus importants à haute température. Michiyama *et al.* (2001), quant à eux, ont montré que *F. esculentum* produisait un plus grand nombre de fleurs par plante et une floraison prolongée à haute température, mais que l'anthèse des fleurs se produisait au contraire plus tôt avec le nœud de la première inflorescence plus haut. Par contre, Cawoy *et al.* (2006) ont aussi observé une diminution du nombre d'inflorescences et de fleurs en réponse au stress hydrique. L'impact d'une hausse de température et d'un stress hydrique sur la production de fleurs varie donc en fonction des études chez cette espèce. Chez le sarrasin, le nombre de jours avant l'anthèse des fleurs est impacté par la variété, tandis que les autres caractères dont les stades de développement dépendent beaucoup des conditions environnementales (Hlásná Cepková *et al.*, 2009). Cela pourrait expliquer les différences entre les résultats observés dans mon étude et chez Aubert (2019) par rapport à Michiyama *et al.* (2001) qui ont utilisé une variété différente de *F. esculentum* var. Darja. Par ailleurs, une stratégie chez *F. esculentum* pour faire face à des conditions de stress serait de produire plus de fleurs pour compenser le moindre nombre de fleurs en anthèse (Cawoy *et al.*, 2009). Ce n'est toutefois pas ce que j'ai observé dans mon étude. La production de fleurs est un mécanisme coûteux en ressources de carbone notamment (Phillips *et al.*, 2018). Dans mon étude, comme les stress induisaient une diminution du taux de photosynthèse nette, les ressources en carbone étaient plus limitées et l'une des réactions de la plante aurait donc pu être de produire moins de fleurs.

Selon la littérature (Phillips *et al.*, 2018; Whittle *et al.*, 2009; Zinn *et al.*, 2010), la température et le stress hydrique affectent la production d'inflorescences et de fleurs chez beaucoup d'espèces. On observe ainsi souvent une diminution du nombre d'inflorescences et de fleurs suite à l'un ou l'autre de ces deux stress (Driedonks *et al.*, 2016). Par ailleurs, ces stress affectent aussi le temps de floraison. Une hausse de température et l'induction d'un stress hydrique

accélérerait le moment de l'anthèse des fleurs chez plusieurs espèces de plantes (Dudley *et al.*, 2018; Gray *et al.*, 2016). Par exemple, chez *Chrysanthemum morifolium*, une plante de jours courts comme le sarrasin, l'initiation de l'anthèse des fleurs est retardée avec une hausse de température (Nakano *et al.*, 2013). L'avortement des fleurs est aussi une caractéristique souvent observée chez les plantes à haute température ou sous stress hydrique (Fang *et al.*, 2010). Cela n'a toutefois pas été mesuré dans ce mémoire. Il est connu que la hausse de température et le stress hydrique ont des effets synergiques sur la reproduction des plantes (Awasthi *et al.*, 2014; Dudley *et al.*, 2018; Prasad *et al.*, 2008). Chez le blé, par exemple, les effets négatifs de la température sur la reproduction augmentent avec l'ajout d'un stress hydrique (Hatfield *et al.*, 2015). Toutefois, j'ai noté que dans mon expérience, les effets négatifs du stress hydrique étaient amoindris à haute température. On peut donc supposer que les mécanismes mis en place par le sarrasin pour faire face à de hautes températures lui permettent de mieux résister à l'induction d'un stress hydrique. Ce n'est toutefois vrai que pour l'aspect de production des fleurs, la fertilité florale, quant à elle, subit un effet additif du stress thermique et du stress hydrique.

Outre la production de fleurs, la fertilité florale a aussi été impactée par ces stress. De manière générale, de nombreuses études confirment qu'une baisse de la viabilité pollinique et la stérilité mâle sont des conséquences fréquentes chez des plantes à haute température et sous stress hydrique (Gray *et al.*, 2016; Mesihovic *et al.*, 2016; Prasad *et al.*, 2017; Smith *et al.*, 2016; Su *et al.*, 2013). Au contraire, chez *F. esculentum*, plusieurs auteurs ont montré que ce sont plutôt les gamétophytes femelles qui sont touchés lors de stress de température par rapport aux gamétophytes mâles (Aubert, 2019; Płazek *et al.*, 2019; Słomka *et al.*, 2017). Mes observations confirment ces résultats, les fleurs présentaient des stigmates moins réceptifs à haute température sans que la viabilité pollinique ne soit impactée. L'impact des stress sur la fertilité des fleurs dépendait aussi de leur morphe. Les fleurs longistyles avaient en moyenne plus de stigmates réceptifs et plus de grains de pollen par rapport aux fleurs brévistyles. La différence de nombre de grains de pollen a aussi été observée dans l'étude de Aubert (2019) et dans d'autres études sur *F. esculentum* (Cawoy *et al.*, 2009; Słomka *et al.*, 2017). Dans mon étude, à haute température, les fleurs des deux morphes présentaient moins de grains de pollen par anthère sous stress hydrique alors que seules les fleurs longistyles étaient impactées à 21°C. De plus, la hausse de température en elle-même ne modifiait pas la quantité de grains de pollen par anthère. Chez *F. esculentum* var. Darja, Aubert (2019) avait déjà observé une hausse du nombre de grains de pollen par anthère associée à une hausse de température. Toutefois, comme la

production de grains de pollen est coûteuse en énergie et que les grains de pollen sont nombreux et petits (Borghini *et al.*, 2019; Gray *et al.*, 2016), beaucoup de plantes produisent moins de grains de pollen par anthère quand elles sont soumises à une haute température ou à un stress hydrique (Borghini *et al.*, 2019; Descamps *et al.*, 2018; Prasad *et al.*, 2017). Comme le nombre de grains de pollen ne chute pas avec la hausse de température chez *F. esculentum*, cela indiquerait que la plante garde des ressources pour la production de grains de pollen afin d'assurer la pollinisation. Le stress hydrique serait quant à lui trop important pour maintenir une bonne allocation de ressources dans la formation des grains de pollen surtout quand il est combiné à une hausse de température. L'impact du stress hydrique sur la production de pollen est surtout observé chez les fleurs longistyles qui produisent au départ plus de grains de pollen. Le maintien d'une production importante de grains de pollen serait donc plus crucial pour les fleurs brévistyles que pour les fleurs longistyles.

Si la fertilité des fleurs est influencée négativement, le taux de mise graine (Pandey *et al.*, 2015; Prasad *et al.*, 2017; Soltani *et al.*, 2019) sera réduit. L'impact de la température et du stress hydrique sur le taux de mise à graine n'a pas été mesuré dans mon étude, toutefois, j'ai tenté, sans résultats concluants, des pollinisations manuelles sur des plantes se développant en phytotrons. Dans d'autres études, il a toutefois été observé chez *F. esculentum* une baisse du taux de mise à graine avec une hausse de température et l'induction d'un stress hydrique (Farooq *et al.*, 2016; Lachmann *et al.*, 1990; Slawinska *et al.*, 2001). L'effet du stress hydrique continue même après un retour à un régime hydrique normal et s'exprime alors à travers une baisse de fertilité des nouvelles fleurs produites (Slawinska *et al.*, 2001). *Fagopyrum esculentum* étant une plante auto-incompatible et entomophile, le taux de pollinisation par les insectes est aussi un facteur à prendre en compte pour évaluer le succès reproducteur.

Le sarrasin est une plante nectarifère et est visitée par les insectes pour le nectar. Dans mon étude, la production de nectar était réduite par la hausse de température et le stress hydrique, les deux stress ayant un effet négatif additif. Concernant la teneur en sucre du nectar, elle diminuait avec la hausse de température et l'induction d'un stress hydrique. Par contre la production de nectar ne différait pas entre morphes alors que Cawoy *et al.* (2006) ont observé que les fleurs brévistyles produisaient 30% plus de nectar que les fleurs longistyles. Selon la littérature (Alekseyeva *et al.*, 2000), la température et la quantité en eau dans le sol ont tous deux un impact important sur la sécrétion de nectar par la fleur. La photosynthèse est impliquée dans la production de nectar, car elle permet de fournir les sucres qui constituent le nectar (Cawoy *et al.*, 2006a). Les parties de la plante souvent impliquées dans la production des sucres

du nectar par photosynthèse sont le pédicelle, le calice et l'ovaire des fleurs, et les feuilles adjacentes (Pacini *et al.*, 2007). Dès lors, dans cette étude, la baisse de production de nectar peut être associée à une baisse de la production de sucres par la photosynthèse. Elle pourrait aussi être due à des problèmes de transport des sucres par le phloème ; en effet, Sevanto (2014) a montré que le stress hydrique peut entraîner des problèmes de circulation du phloème. Il peut aussi y avoir une relocalisation des sucres vers d'autres organes puits que les fleurs car la balance entre les organes sources et puits est très sensible aux stress abiotiques (Lemoine *et al.*, 2013). La production de nectar chez *F. esculentum* est positivement corrélée au nombre de fleurs ouvertes par plante (Cawoy *et al.*, 2006a). En effet, j'ai observé que les plantes en stress hydrique et à haute température présentaient moins de fleurs ouvertes et que la production de nectar par fleur était moindre. Cette plus faible production de fleurs en anthèse et de nectar pourrait affecter le comportement des pollinisations et encore réduire le taux de mise à graines.

Globalement, les plantes qui s'étaient développées à haute température ont reçu moins de visites d'insectes sans que le stress hydrique n'impacte vraiment ces visites. Toutefois, ces résultats sont fortement influencés par les plantes qui se sont développées à plus forte intensité lumineuse car elles possédaient bien plus de fleurs ouvertes que les plantes développées dans les autres conditions. Par conséquent, la plupart des visites d'insectes se sont réalisées sur les plantes développées à plus forte intensité lumineuse. On pourrait avancer l'hypothèse que c'est en premier lieu le nombre de fleurs sur la plante qui a dû attirer les insectes plutôt que les attractants floraux en eux-mêmes. De plus, sur les quelques insectes qui ont visité les fleurs des plantes cultivées dans les autres conditions de luminosité, les plantes présentaient un nombre de fleurs similaires et le nombre de visites d'insectes était similaires entre les conditions, laissant à penser que les fleurs n'étaient pas plus attractives pour les insectes à plus basse température, ces plantes présentant pourtant des fleurs avec plus de pollen, de nectar et de sucres dans le nectar. Dans une expérience similaire chez *Borago officinalis*, Descamps *et al.* (2018) ont montré que les fleurs stressées ont été moins visitées que les fleurs non stressées et que cette différence était sans doute due aux ressources florales présentes. En effet, le nombre de fleurs par plante était identique dans les différentes conditions (Descamps *et al.*, 2018), et les biais liés aux nombres de fleurs par plante étaient évités au contraire de notre étude. Il est connu que les abeilles et les bourdons peuvent modifier leur comportement de butinage en fonction de la qualité et de la quantité de nectar présente dans la fleur (Chittka *et al.*, 1997; Dreisig, 2012). Les insectes avaient tendance à ne visiter qu'une ou deux plantes d'une même condition avant de quitter le quadrat, il était donc difficile d'interpréter le comportement de visite des insectes entre les

plantes cultivées dans les différentes conditions. Ce sont surtout des Diptera qui ont été observés sur les fleurs, très peu d'Hymenoptera et, plus particulièrement d'abeilles solitaires ont été observés. Notons qu'*Apis mellifera* était totalement absente des quadrats bien qu'elle soit considérée comme un des pollinisateurs majeurs du sarrasin (Jacquemart et al., 2007). Cela pourrait s'expliquer par la période de l'année (fin avril) à laquelle les mesures ont été réalisées, la température étant peut-être encore trop fraîche que pour la sortie d'*Apis mellifera*. Cependant *Apis mellifera* était observée en verger dans nos régions à la même période (Quinet *et al.*, 2017, 2016). Deux autres hypothèses plus plausibles seraient l'absence de ruches à proximité et la présence de plantes plus attractives dans les environs.

Concernant les plantes cultivées sous une plus haute intensité lumineuse, le stress hydrique diminuait fortement le nombre de fleurs par plante, qui restait toutefois plus élevé que sous les autres conditions de luminosité. De plus, les fleurs produites n'étaient pas moins fertiles en stress hydrique par rapport aux témoins, les fleurs longistyles des plantes stressées présentant même plus de grains de pollen, et autant de nectar, mais plus concentré en sucres. Dès lors, les plantes de sarrasin cultivées sous plus haute intensité lumineuse et sous stress hydrique compenseraient leur moindre nombre de fleurs par une attractivité plus importante des fleurs et un plus grand nombre de grains de pollen par fleurs afin d'augmenter les chances de pollinisation.

5.3 Comparaison de la pollinisation chez *F. esculentum* et *F. tataricum*

Les deux espèces de sarrasin diffèrent par leur mode de reproduction : *F. esculentum* est hétérostyle, auto-incompatible, allogame et dépend des insectes pour sa pollinisation, tandis que *F. tataricum* est autogame et a une tendance à la cléistogamie et est considérée comme non visitée par les insectes sans que cela ait été vérifié (Campbell, 2003 ; Zou *et al.*, 2018). Mes résultats montrent que les deux espèces de sarrasin, *F. esculentum* et *F. tataricum* étaient visitées par des insectes. Cela prouve que *F. tataricum* attire bien les insectes contrairement à ce que supposent Zhou *et al.* (2018b).

Nous avons observé au moins 50 espèces différentes d'insectes visiteurs sur les deux espèces de sarrasin (Tableau 10). La plupart ont été retrouvées sur *F. esculentum*, tandis que seulement les espèces de plus petites tailles se retrouvaient sur *F. tataricum*. L'étude de Jacquemart *et al.* (2007), réalisée en Belgique, décrit *F. esculentum* comme une espèce « généraliste modérée ». Vu la diversité d'espèces observées, mes données indiquent également l'aspect généraliste de *F. esculentum*. De plus, mes résultats semblent montrer que *F. tataricum* serait aussi une espèce généraliste, toutefois ce côté « généraliste » est moins marqué que chez *F. esculentum*. Par ailleurs, bien que des systèmes de pollinisation spécialisés existent, les systèmes de pollinisation généralistes dominent dans la nature, avec la plupart des espèces de plantes qui peuvent être pollinisées par divers taxons de pollinisateurs (Herrera, 1996, 2005; Waser *et al.*, 1996). Toutefois, les différentes espèces d'insectes visiteurs ne sont pas toutes aussi efficaces en tant que pollinisateurs (Jauker *et al.*, 2012). Il est donc possible que seules certaines des espèces observées dans mes résultats pollinisent de manière efficace. Il est par conséquent intéressant de déterminer quels visiteurs participent le plus efficacement à la pollinisation de *F. esculentum* et de *F. tataricum*.

Fagopyrum esculentum est connu pour attirer *Apis mellifera*, qui est l'espèce pollinisatrice la plus commune (>80%) dans de nombreux pays comme l'Amérique, l'Australie, la Pologne (Bjorkman, 1995; Campbell *et al.*, 2016; Goodman *et al.*, 2001). Dans les pays d'Asie, comme la Chine, le Népal et l'Inde, *Apis cerana* remplace *A. mellifera* et est le pollinisateur principal (Aryal *et al.*, 2014) (Aryal *et al.*, 2014) (Rahman *et al.*, 2000). Au Japon, 2 espèces de bourdons (*Bombus sp.*) représentent 75% des pollinisateurs de *F. esculentum* (Sasaki *et al.*, 2007). En Belgique, une seule étude (Jacquemart *et al.*, 2007) a été réalisée sur la fréquence de pollinisateurs de *F. esculentum*, elle indiquait une proportion de *A. mellifera* variant de 18% à

51%, nettement inférieure à celle d'autres pays. Notons que mes résultats indiquent des pourcentages encore plus faibles (< 17%) pour *A. mellifera*. De plus, la majorité des individus a été observée durant une seule journée. Campbell *et al.* (2016) avancent l'hypothèse que la présence de ruches à proximité augmente fortement les observations d'*A. mellifera* sur les sites d'études. Dans notre expérience, il n'y avait pas de ruches à proximité des deux sites d'observation, mais il aurait aussi pu y avoir des plantes plus attractives dans les environs. De plus, le mois de juillet 2019 a été très chaud et sans précipitations durant la période d'observations. Des tentatives de récolte du nectar ont été réalisées sur les deux sites, mais les quantités produites étaient trop faibles que pour être quantifiées, ce qui s'expliquerait par la hausse de température et du stress hydrique qui entraînent une baisse de la production de nectar, comme nous l'avons développé dans le point 2 de ce mémoire. Une baisse du volume de nectar par fleur influence aussi la visite d'*A. mellifera*, qui évite de dépenser de l'énergie à visiter une fleur pauvre en nectar (Campbell *et al.*, 2016). Dans mes résultats, *A. mellifera* n'était pas du tout présente sur *F. tataricum*, les fleurs n'étaient probablement pas assez attractives : le nombre de fleurs ouvertes étant moins important, celles-ci étant plus petites, plus ternes et offrant moins de nectar que les fleurs de *F. esculentum* (tableau indicatif dans les résultats).

Peu d'abeilles mellifères et solitaires ont été observées dans mes parcelles d'études. Par contre, j'ai noté que les Diptera, et en particulier les Syrphidae, constituaient la majorité des visiteurs des deux espèces de sarrasin. De plus, les Syrphidae visitaient souvent plus d'une fleur par quadrat (78%), fréquentaient autant de fleurs que les abeilles solitaires, et butinaient au moins autant de temps que *Apis mellifera* et les abeilles solitaires. Jacquemart *et al.* (2007) présentaient des résultats fort différents, avec les Syrphidae qui visitaient rarement plus d'une fleur par quadrat (23% contre 79% pour *Apis mellifera*) et passaient moins de temps à butiner sur moins de fleurs par rapport à *Apis mellifera* ou d'autres Diptera. Remarquons (Grassé, 1951) enfin que les pièces buccales des Syrphidae sont plus courtes que celles des abeilles, et donc plus adaptées à la récolte du nectar dans ce type de fleurs peu profondes. Ces mouches seraient donc très importantes dans la fécondation du sarrasin de mes parcelles, étant peut-être le taxon le plus efficace pour la reproduction de la plante. Cependant nous n'avons pas pu vérifier s'il y avait ou non dépôt de pollen sur les stigmates lors des visites étant donné la petite taille des fleurs. Il serait intéressant de comparer la quantité de pollen déposé par visite entre Syrphidae et Hymenoptera. Jacquemart *et al.* (2007) ont montré que *Apis mellifera* est un pollinisateur efficace de *F. esculentum* et dépose une grande quantité de pollen compatible sur les fleurs. Remarquons aussi que la qualité et la quantité de graines produites par *F. esculentum* sont plus

importantes avec la présence d'abeilles pollinisatrices notamment *Apis cerana* et *Apis mellifera* au Népal (Aryal *et al.*, 2014). De plus, chez *Brassica napus*, l'« abeille solitaire » est un pollinisateur plus efficace par rapport à deux espèces de Syrphidae (*Eristalis tenax* et *Episyrphus balteatus*), la densité de Syrphidae devant être 5 fois supérieure à celle de l'abeille pour atteindre des mêmes rendements (Jauker *et al.*, 2012). On pourrait donc émettre l'hypothèse que, bien qu'il y ait une plus grande proportion de Syrphidae par rapport aux abeilles dans nos résultats, ces hyménoptères restent des pollinisateurs très importants de *F. esculentum*. L'efficacité des abeilles pour la pollinisation de *F. tataricum* reste aussi encore à étudier. Notons que, sur *F. tataricum*, les Syrphidae étaient le taxon le plus représenté, dont les individus passaient le plus de temps par quadrat et visitaient le plus de fleurs. Très peu d'autres taxons étaient présents, les Syrphidae sont donc certainement les insectes les plus importants du point de vue de leur densité et de leur comportement de butinage sur *F. tataricum*.

Il serait intéressant de déterminer si la pollinisation par des insectes chez *F. tataricum* augmenterait les rendements. En effet, chez *F. esculentum*, par exemple, plusieurs études ont montré que les pollinisations manuelles entraînaient de moindres rendements par rapport à de la pollinisation par insectes (Kasajima *et al.*, 2017; Racys *et al.*, 2005). Il se pourrait donc qu'un résultat similaire se produise chez *F. tataricum*. Toutefois, Kasajima *et al.* (2017) ont montré que chez des hybrides de *F. esculentum* auto-compatibles, la visite de Diptera ne modifiait que très peu le rendement en graines. Une future étude pourrait mesurer l'effet du butinage "forcé" par des abeilles solitaires ou mellifères (amenées par des ruches) sur les rendements de *F. tataricum*. Dans une autre étude de Jauker *et al.* (2008), chez *Brassica napus*, une plante auto-fertile, la présence de *Episyrphus balteatus* augmentait le nombre de graines par cosse, sans toutefois que le protocole expérimental puisse permettre de déterminer si le rendement total était supérieur. Les fleurs de *F. tataricum* pourraient déjà être auto-fécondées avant l'ouverture de la fleur (Zhou *et al.*, 2018b), une question serait de savoir si les fleurs qui s'ouvrent sont déjà fécondées, ce qui impliquerait que l'ouverture des fleurs est un reliquat du passé, l'auto-compatibilité étant dérivée de l'auto-incompatibilité et donc des pollinisations croisées (Miljuš-Đukić *et al.*, 2010). Si tel est le cas, la pollinisation par des insectes des fleurs de *F. tataricum* ne permettrait donc pas d'augmenter les rendements.

Les insectes ont principalement été observés entre 10h30 et 13h30. Cela concorde avec les observations faites par Jacquemart *et al.* (2007) en Belgique sur *F. esculentum*. Hedtke *et al.* (1993) ont aussi observé chez *F. esculentum* que l'abondance de butineurs était la plus élevée durant la matinée par rapport à l'après-midi. Cela s'expliquerait par le fait que, comme *F.*

esculentum produit du nectar dès le début du jour (Cawoy *et al.*, 2009), plus les fleurs sont visitées, bien que le nectar soit produit en continu, son volume diminue et devient insuffisant pour les abeilles. Par contre, le peu de nectar restant en début d'après-midi est suffisant aux Diptera qui s'alimentent du nectar, et ne le collecte pas en vue de son stockage comme source de nourriture.

Toutefois, la production de nectar durant la journée en conditions de terrain n'a pas été étudiée en Belgique ni chez *F. esculentum* ni chez *F. tataricum*. Les fleurs de *F. esculentum* produisent du nectar en continu durant la journée en conditions contrôlées (Cawoy *et al.*, 2009; Aubert, 2019), mais cette production est peut-être liée à l'absence de visite d'insectes. Il est aussi possible qu'une fois la fleur visitée par un pollinisateur, la production de nectar, qui est un processus coûteux en ressources, soit arrêtée ou diminuée. La production de nectar pourrait s'arrêter en fonction de la quantité de nectar consommée, ou bien en fonction de la quantité de pollen libéré, ou bien même une fois que la fleur a été fécondée. Cela reste à vérifier, mes observations ne me permettent pas de valider ces hypothèses et l'examen de la littérature ne m'a pas fourni d'autres éléments explicatifs. Je pourrais également avancer l'hypothèse que la production de nectar soit dépendante de l'abondance d'insectes, les fleurs produiraient plus de nectar au moment où les insectes sont les plus présents. Il est cependant impossible de la valider sur base de mes données et de la littérature.

Remarquons enfin, que nos observations sur les variétés de *F. esculentum* (Darja et la Harpe), n'ont montré aucune différence dans la diversité des butineurs ni dans leur comportement. Toutefois, sur *F. tataricum*, les Syrphidae étaient plus présents que les abeilles solitaires sur la variété Islek tandis que l'inverse était vrai sur la variété Zlata, sans que cela n'affecte le comportement des visiteurs sur les deux variétés. La variété Islek présentait moins de fleurs en anthèse par plante que Zlata (10 contre 17 en moyenne). Cela pourrait être une raison pour laquelle moins d'abeilles solitaires étaient présentes chez Islek. Néanmoins, cela n'influait pas la densité des visiteurs qui était similaire entre Islek et Zlata. Donc, dans ce cas-ci, un plus petit nombre de fleurs en anthèse pourrait réduire l'attractivité pour les abeilles solitaires sans modifier l'attrait pour les Diptera. Il est aussi possible que les fleurs d'Islek produisaient moins de nectar ou bien du nectar de moindre qualité.

6. Conclusions

En conclusion, le stress thermique et le stress hydrique impactent tous les deux la croissance végétative, la photosynthèse et la fertilité de *F. esculentum*. *Fagopyrum esculentum* réagit en mettant des mécanismes de tolérance en place tels que l'augmentation de la transpiration et de la conductance stomatique associés à une diminution de la surface foliaire afin de diminuer la température de la plante. Toutefois, ces processus sont réduits en stress hydrique par la diminution de la conductance stomatique afin d'éviter les trop fortes pertes en eau. De plus, ces réactions ont pour impact une meilleure rétention d'eau dans les feuilles, ce qui permettrait à la plante de mieux se protéger face à une baisse de l'apport en eau du sol. Le taux de photosynthèse nette est réduit par les stress thermique et hydrique, toutefois, l'efficacité de la phase claire n'est pas impactée par ces deux stress, suggérant que ce n'est vraisemblablement pas dû à un problème fonctionnel mais sans doute plutôt à un apport déficient en CO₂ causé par la fermeture des stomates. Du point de vue de la reproduction, les stress thermique et hydrique diminuent fortement le nombre de fleurs, leur fertilité et leur attractivité et elles sont donc moins visitées par les pollinisateurs. Bien que cela n'ait pas été mesuré dans ce mémoire, d'autres études indiquent que ces différents paramètres réduisent le rendement en graines. De manière générale, il semblerait que *F. esculentum* soit plus impacté par le stress hydrique que par la température. De plus, la plante ne réagit pas de la même façon au stress hydrique selon la température. Pour certains paramètres influencés par les stress thermiques et hydriques, les deux stress ont des effets additifs. Toutefois, *F. esculentum* montre moins d'effets négatifs dus au stress hydrique à plus haute température pour certains paramètres de la croissance végétative. Cela pourrait indiquer que les mécanismes mis en place par *F. esculentum* sous stress thermique lui permettent de mieux résister au stress hydrique. Par ailleurs, l'intensité lumineuse joue un rôle important dans le développement de *F. esculentum*, lui permettant de mieux s'épanouir quand l'intensité lumineuse est plus élevée (300 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$). *F. esculentum* est donc fort impacté par les stress thermiques et hydriques en phytotrons, avec pour conséquence une probable baisse de rendement en graines. Toutefois, il reste à tester ces différents stress en conditions de terrain où *F. esculentum* pourrait peut-être montrer une meilleure résistance en présence d'une intensité lumineuse plus importante.

Du point de vue de la pollinisation, *F. esculentum* attire une plus grande diversité d'insectes que *F. tataricum* qui attire généralement des insectes de plus petites tailles. Les Syrphidae sont les visiteurs majoritaires chez les deux espèces de sarrasin. De plus, les Syrphidae étaient les insectes les plus présents en termes de densité et de temps de butinage sur *F. tataricum*. Les variétés de *F. esculentum* (Darja et La Harpe) et les variétés de *F. tataricum* (Islek et Zlata) ne montrent pas de différences de visites de pollinisateurs entre elles. Dans cette étude, peu d'*Apis mellifera* étaient présentes mais d'autres études ont pu montrer son importance dans la pollinisation de *F. esculentum* et son impact positif sur les rendements. Il serait donc certainement possible, afin d'améliorer la pollinisation et les rendements de *F. esculentum* et peut être même de *F. tataricum*, de disposer des ruches d'abeilles à proximité des champs, ainsi que des bandes fleuries qui attireraient d'autres insectes tels des Syrphidae et abeilles solitaires.

7. Perspectives

1.- Afin de compléter et confirmer (voire d'infirmer) les résultats obtenus dans ce mémoire, il serait intéressant d'effectuer plusieurs mesures dans le temps des variables physiologiques, et de fertilité des fleurs. Ces nouvelles données permettraient de quantifier l'évolution des variables au cours du traitement et d'observer si des mécanismes d'adaptation sont mis en place tout au long du stress. Il serait aussi idéal de travailler sur un plus grand nombre de plantes. En effet, en conditions contrôlées, le sarrasin est une plante fragile et difficilement manipulable, et dont les plantes montrent beaucoup de variabilité dans leur développement. Un plus grand nombre de réplicas permettrait d'obtenir des résultats plus robustes.

2.- Pour étudier l'impact spécifique des stress thermique et hydrique sur la fertilité florale, il faudrait sortir plus de plantes et surtout faire en sorte que chaque plante ait un même nombre de fleurs et d'inflorescences, disposées au même endroit sur la plante. Cela permettrait de focaliser la recherche uniquement sur les effets des stress. Dans cette optique, il serait possible de recouvrir (les enlever rajouterait un stress à la plante) les inflorescences excédentaires afin d'en obtenir un nombre homogène entre les conditions.

3.- Deux autres approches intéressantes à envisager seraient : (1) l'étude de l'impact de l'intensité lumineuse sur le développement du sarrasin et (2) l'observation des réactions de la plante face aux conditions de température et de stress hydrique, et ce, en présence d'une plus grande intensité lumineuse. Les plantes s'adapteraient peut-être mieux, comme le laissent supposer certains résultats dans le phytotron à 24°C ?

4.- Il serait aussi intéressant d'étudier les rendements en présence de différents taxons d'insectes, en modifiant leur diversité et leur abondance. On pourrait ainsi observer l'efficacité de la pollinisation des taxons les plus abondants sur *F. esculentum* comme les Syrphidae, les abeilles solitaires, et *Apis mellifera*. Quant à *F. tataricum*, nous savons que c'est une plante autogame qui peut donc produire des graines sans la présence de pollinisateurs. Toutefois, comme je l'ai découvert, *F. tataricum* attire aussi des insectes, pourquoi, dès lors, ne pas étudier l'impact de la présence ou de l'absence de pollinisateurs comme les Syrphidae sur les rendements de cette plante.

5.- Disposer des ruches d'abeilles mellifères ou solitaires à proximité des champs, et des bandes fleuries attractives pour d'autres insectes tels des Syrphidae et abeilles solitaires, pourrait renforcer la pollinisation et les rendements de *F. esculentum* et peut être même de *F. tataricum*.

8. Bibliographie

Abbate, P. E., Dardanelli, J. L., Cantarero, M. G., Maturano, M., Melchiori, R. J. M., & Suero, E. E. (2004). Climatic and water availability effects on water-use efficiency in wheat. *Crop Science*, 44(2), 474–483. <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.4740>

Ahmed, A., Khalid, N., Ahmad, A., Abbasi, N. A., Latif, M. S. Z., & Randhawa, M. A. (2014). Phytochemicals and biofunctional properties of buckwheat: A review. *Journal of Agricultural Science*, 152(3), 349–369. <https://doi.org/10.1017/S0021859613000166>

Alekseyeva, E. S., & Bureyko, A. L. (2000). Bee visitation, nectar productivity and pollen efficiency of common buckwheat. *Fagopyrum*, 17, 77–80.

Aloni, B., Peet, M., Pharr, M., & Karni, L. (2001). The effect of high temperature and high atmospheric CO₂ on carbohydrate changes in bell pepper (*Capsicum annuum*) pollen in relation to its germination. *Physiologia Plantarum*, 112(4), 505–512. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2001.1120407.x>

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

Aubert, L. (2019). Impacts des hautes températures sur la croissance, la reproduction et la qualité antioxydante de deux espèces de *Fagopyrum*.

Awasthi, R., Kaushal, N., Vadez, V., Turner, N. C., Berger, J., Siddique, K. H. M., & Nayyar, H. (2014). Individual and combined effects of transient drought and heat stress on carbon assimilation and seed filling in chickpea. *Functional Plant Biology*, 41(11), 1148–1167. <https://doi.org/10.1071/FP13340>

Baijot, A. (2016). Etude des impacts du stress hydrique et de hausses de températures sur les ressources florales de la bourrache (*Borago officinalis*) et des repercussions possibles sur les relations plantes-pollinisateurs (Mémoire de fin d'études).

Ball, S. G., & Morris, R. K. A. (2015). Britain's hoverflies: a field guide. In WildGuides CN - QL537.S9 B353 2015 (Second edi). Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

- Bellmann, H. (1999). Guide des abeilles bourdons, guêpes et fourmis d'Europe: l'identification, le comportement, l'habitat. Lausanne: Delachaux et Niestlé.
- Bjorkman, T. (1995). Role of honey bees (Hymenoptera: Apidae) in the pollination of buckwheat in eastern North America. *Journal of Economic Entomology*, 88(6), 1739–1745. <https://doi.org/10.1093/jee/88.6.1739>
- Borghi, M., Perez de Souza, L., Yoshida, T., & Fernie, A. R. (2019). Flowers and climate change: a metabolic perspective. *New Phytologist*, 224(4), 1425–1441. <https://doi.org/10.1111/nph.16031>
- Brou, Y. C., Diouf, O., Zeze, A., & M., E. (2007). Statut hydrique et capacités photosynthétiques de deux variétés de niébé (*Vigna unguiculata* (L.) Walpers) soumises au stress hydrique. *Agronomie Africaine*, 19(1), 29–40.
- Brunori, A., Nobili, C., & Procacci, S. (2016). Toward the Use of Buckwheat as an Ingredient for the Preparation of Functional Food. In *Molecular Breeding and Nutritional Aspects of Buckwheat*, 219–227.
- Campbell, C. G. (1997). Buckwheat: *Fagopyrum esculentum* Moench. In *Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops*. Rome: IPGRI.
- Campbell, J. W., Irvin, A., Irvin, H., Stanley-Stahr, C., & Ellis, J. D. (2016). Insect Visitors to Flowering Buckwheat, *Fagopyrum esculentum* (Polygonales: Polygonaceae), in North-Central Florida. *Florida Entomologist*, 99(2), 264–268. <https://doi.org/10.1653/024.099.0216>
- Cawoy, V., Deblauwe, V., Halbrechq, B., Ledent, J. F., Kinet, J. M., & Jacquemart, A. L. (2006a). Morph differences and honeybee morph preference in the distylous species *Fagopyrum esculentum* moench. *International Journal of Plant Sciences*, 167(4), 853–861. <https://doi.org/10.1086/504924>
- Cawoy, V., Halbrechq, B., Jacquemart, A. L., Lutts, S., Kinet, J. M., & LEDENT, J.-F. (2007a). Genesis of grain yield in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) with a special attention to the low seed set, *Advances in buckwheat research*.
- Cawoy, V., Kinet, J.-M. M., & Jacquemart, A. L. (2008). Morphology of nectaries and biology of nectar production in the distylous species *Fagopyrum esculentum*. *Annals of Botany*, 102(5), 675–684. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn150>

- Cawoy, V., Ledent, J.-F., Jacquemart, A. L., & Kinet, J.-M. (2009). Floral Biology of Common Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 3(1), 1–9.
- Cawoy, V., Lutts, S., & Kinet, J. M. (2006b). Osmotic stress at seedling stage impairs reproductive development in buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Physiologia Plantarum*, 128(4), 689–700. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00801.x>
- Cawoy, V., Lutts, S., Ledent, J. F., & Kinet, J. M. (2007b). Resource availability regulates reproductive meristem activity, development of reproductive structures and seed set in buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Physiologia Plantarum*, 131(2), 341–353. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.00963.x>
- Chittka, L., Gumbert, A., & Kunze, J. (1997). Foraging dynamics of bumble bees: Correlates of movements within and between plant species. *Behavioral Ecology*, 8(3), 239–249. <https://doi.org/10.1093/beheco/8.3.239>
- D'Archivio, M., Filesi, C., Vari, R., Scazzocchio, B., Masella, R., D'Archivio, M., ... Masella, R. (2010). Bioavailability of the Polyphenols: Status and Controversies. *International Journal of Molecular Sciences*, 11(4), 1321–1342. <https://doi.org/10.3390/ijms11041321>
- de Klerk, P., Couwenberg, J., & Joosten, H. (2015). Pollen and macrofossils attributable to *Fagopyrum* in western Eurasia prior to the Late Medieval: An intercontinental mystery. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 440, 1–21. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.08.024>
- Delpérée, C., Kinet, J. M., & Lutts, S. (2003). Low irradiance modifies the effect of water stress on survival and growth-related parameters during the early developmental stages of buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Physiologia Plantarum*, 119(2), 211–220. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2003.00170.x>
- Descamps, C., Quinet, M., Baijot, A., & Jacquemart, A. L. (2018). Temperature and water stress affect plant–pollinator interactions in *Borago officinalis* (Boraginaceae). *Ecology and Evolution*, 8(6), 3443–3456. <https://doi.org/10.1002/ece3.3914>
- Din, J., Khan, S. U., Ali, I., & Gurmani, A. R. (2011). Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress. *Journal of Animal and Plant Sciences*, 21(1), 78–82.

- Dreisig, H. (2012). How long to stay on a plant: The response of bumblebees to encountered nectar levels. *Arthropod-Plant Interactions*, 6(2), 315–325. <https://doi.org/10.1007/s11829-011-9169-9>
- Driedonks, N., Rieu, I., & Vriezen, W. H. (2016, June 1). Breeding for plant heat tolerance at vegetative and reproductive stages. *Plant Reproduction*, Vol. 29, 67–79. <https://doi.org/10.1007/s00497-016-0275-9>
- Dudley, L. S., Arroyo, M. T. K., & Fernández-Murillo, M. P. (2018). Physiological and fitness response of flowers to temperature and water augmentation in a high Andean geophyte. *Environmental and Experimental Botany*, 150(January), 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.02.015>
- Dutta, S., Mohanty, S., & Tripathy, B. C. (2009). Role of temperature stress on chloroplast biogenesis and protein import in pea[OA]. *Plant Physiology*, 150(2), 1050–1061. <https://doi.org/10.1104/pp.109.137265>
- Espinosa-Calderon, A., Torres-Pacheco, I., Padilla-Medina, J. A., Osornio-Rios, R. A., de Jesus Romero-Troncoso, R., Villaseñor-Mora, C., ... Guevara-Gonzalez, R. G. (2011). Description of photosynthesis measurement methods in green plants involving optical techniques, advantages and limitations. *African Journal of Agricultural Research*, 6(12), 2638–2647. <https://doi.org/10.5897/AJAR10.1098>
- Estill, K., Delaney, R. H., Smith, W. K., & Ditterline, R. L. (1991). Water Relations and Productivity of Alfalfa Leaf Chlorophyll Variants. *Crop Science*, 31(5), 1229–1233. <https://doi.org/10.2135/cropsci1991.0011183X003100050030x>
- Eyshi Rezaei, E., Webber, H., Gaiser, T., Naab, J., & Ewert, F. (2015). Heat stress in cereals: Mechanisms and modelling. *European Journal of Agronomy*, 64, 98–113. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2014.10.003>
- Fabio, A. Di, & Parraga, G. (2017). Origin, Production and Utilization of Pseudocereals. In C. M. Haros & R. Schonlechner (Eds.), *Pseudocereals*, 1–27.
- Fabjan, N., Rode, J., Kosir, I. J., Wang, Z., Zhang, Z., & Kreft, I. (2003). Tartary Buckwheat (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.) as a Source of Dietary Rutin and Quercitrin. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51(22), 6452–6455. <https://doi.org/10.1021/jf034543e>

- Fahad, S., Bajwa, A. A., Nazir, U., Anjum, S. A., Farooq, A., Zohaib, A., ... Huang, J. (2017, June 29). Crop production under drought and heat stress: Plant responses and management options. *Frontiers in Plant Science*, Vol. 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01147>
- Falk, S. J., & Lewington, R. (2015). Field guide to the bees of Great Britain and Ireland. In *British wildlife field guides*. London New York: Bloomsbury.
- Fang, X., Turner, N. C., Yan, G., Li, F., & Siddique, K. H. M. (2010). Flower numbers, pod production, pollen viability, and pistil function are reduced and flower and pod abortion increased in chickpea (*Cicer arietinum* L.) under terminal drought. *Journal of Experimental Botany*, 61(2), 335–345. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp307>
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. M. A. (2009, January). Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, Vol. 29, pp. 185–212. <https://doi.org/10.1051/agro:2008021>
- Farooq, S., Rehman, R. U., Pirzadah, T. B., Malik, B., Dar, F. A., & Tahir, I. (2016). Cultivation, Agronomic Practices, and Growth Performance of Buckwheat. *Molecular Breeding and Nutritional Aspects of Buckwheat*, 299–319. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803692-1.00023-7>
- Fernandez, R. J., Wang, M., & Reynolds, J. F. (2002). Do morphological changes mediate plant responses to water stress? A steady-state experiment with two C4 grasses. *New Phytologist*, 155(1), 79–88. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00438.x>
- Forrest, J. R. K. (2015). Plant-pollinator interactions and phenological change: What can we learn about climate impacts from experiments and observations? *Oikos*, 124(1), 4–13. <https://doi.org/10.1111/oik.01386>
- Funatsuki, H., Maruyama-Funatsuki, W., Fujino, K., & Agatsuma, M. (2000). Ripening Habit of Buckwheat. *Crop Science*, 40(4), 1103. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.4041103x>
- Gallagher, M. K., & Campbell, D. R. (2017). Shifts in water availability mediate plant–pollinator interactions. *New Phytologist*, 215(2), 792–802. <https://doi.org/10.1111/nph.14602>
- Germ, M., Breznik, B., Dolinar, N., Kreft, I., & Gaberščik, A. (2013). The combined effect of water limitation and UV-B radiation on common and tartary buckwheat. *Cereal Research Communications*, 41(1), 97–105. <https://doi.org/10.1556/CRC.2012.0031>

- Germ, M., & Gaberščik, A. (2016). The Effect of Environmental Factors on Buckwheat. In *Molecular Breeding and Nutritional Aspects of Buckwheat* (pp. 273–281).
- Giménez-Bastida, J. A., Piskula, M. K., & Zieliński, H. (2015a). Recent Advances in Processing and Development of Buckwheat Derived Bakery and Non-Bakery Products - A Review. *Polish Journal of Food and Nutrition Sciences*, 65(1), 9–20. <https://doi.org/10.1515/pjfns-2015-0005>
- Giménez-Bastida, J. A., & Zieliński, H. (2015b). Buckwheat as a Functional Food and Its Effects on Health. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 63(36), 7896–7913. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.5b02498>
- Gondola, I., & Papp, P. P. (2010). Origin, Geographical Distribution and Phylogenetic Relationships of Common Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench.). *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 4(1), 17–32.
- Goodman, R., Hepworth, G., Kaczynski, P., McKee, B., Clarke, S., Bluett, C., *et al.* Polkinghorne, R. (2001). Honeybee pollination of buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) cv. Manor. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 41, 1217–1221. <https://doi.org/10.1071/EA99008>
- Grassé, P.-P. (1951). *Traité de zoologie: Anatomie, Systématique, Biologie*. Tome X Premier Fascicule. Insectes Supérieurs et Hémiptéroïdes. Masson et Cie.
- Gray, S. B., & Brady, S. M. (2016, November 1). Plant developmental responses to climate change. *Developmental Biology*, Vol. 419, 64–77. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2016.07.023>
- Guan, L., Chen, L., & Adachi, T. (2008). Ultrastructural studies of embryo abortion in buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) as a heat-stress. *Cytologia*, 73(4), 371–379. <https://doi.org/10.1508/cytologia.73.371>
- Halbrecq, B., Romedenne, P., & Ledent, J. F. (2005). Evolution of flowering, ripening and seed set in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench): quantitative analysis. *European Journal of Agronomy*, 23(3), 209–224. <https://doi.org/10.1016/J.EJA.2004.11.006>
- Hansatech instruments. (2017). *Fluorescence Monitoring System Manual*.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M. M., Roychowdhury, R., & Fujita, M. (2013, May). Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, Vol. 14, pp. 9643–9684. <https://doi.org/10.3390/ijms14059643>

- Hatfield, J. L., & Prueger, J. H. (2015). Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *Weather and Climate Extremes*, 10, 4–10. <https://doi.org/10.1016/j.wace.2015.08.001>
- Haupt, J., Haupt, H., Dubourg-Savage, M.-J., & Brunet, P. (2000). *Guide des mouches et des moustiques: l'identification des espèces européennes*. Lausanne: Delachaux et Niestlé.
- Herrera, C. M. (1996). Floral Traits and Plant Adaptation to Insect Pollinators: A Devil's Advocate Approach. *Floral Biology*, 65–87. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1165-2_3
- Herrera, C. M. (2005). Plant generalization on pollinators: Species property or local phenomenon? *American Journal of Botany*, 92(1), 13–20. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.1.13>
- Hlásná Cepková, P., Janovská, D., & Stehno, Z. (2009). Assessment of genetic diversity of selected tartary and common buckwheat accessions. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 7(4), 844. <https://doi.org/10.5424/sjar/2009074-1098>
- Huang, B., Rachmilevitch, S., & Xu, J. (2012). Root carbon and protein metabolism associated with heat tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 63(9), 3455–3465. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers003>
- Hunt, H. V., Shang, X., & Jones, M. K. (2017). Buckwheat: a crop from outside the major Chinese domestication centres? A review of the archaeobotanical, palynological and genetic evidence. *Vegetation History and Archaeobotany*, 27(3), 493–506. <https://doi.org/10.1007/s00334-017-0649-4>
- Jacquemart, A. L., Cawoy, V., Kinet, J.-M., Ledent, J.-F., & Quinet, M. (2012). Is buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) still a valuable crop today? *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 6(February 2014), 1–10.
- Jacquemart, A. L., Gillet, C., & Cawoy, V. (2007). Floral visitors and the importance of honey bee on buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) in central Belgium. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 82(1), 104–108. <https://doi.org/10.1080/14620316.2007.11512205>
- Jauker, F., Bondarenko, B., Becker, H. C., & Steffan-Dewenter, I. (2012). Pollination efficiency of wild bees and hoverflies provided to oilseed rape. *Agricultural and Forest Entomology*, 14(1), 81–87. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00541.x>

- Kalaji, H. M., & Guo, P. (2008). Chlorophyll Fluorescence: A Useful Tool In Barley Plant Breeding Programs. *Photochemistry Research Progress*.
- Kalinová, J., & Moudrý, J. (2003). Evaluation of frost resistance in varieties of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Plant, Soil and Environment*, 49(9), 410–413.
- Kalinová, J., Moudrý, J., & Čurn, V. (2002). Technological quality of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench.). *Rostlinna Vyroba*, 48(6), 279–284.
- Kasajima, S., Katagiri, C., Morishita, T., Suzuki, T., & Mukasa, Y. (2017). Growth and yield of self-compatible and hybrid common buckwheat lines pollinated with and without flies. *Plant Production Science*, 20(4), 384–388. <https://doi.org/10.1080/1343943X.2017.1375380>
- Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007, February 7). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, Vol. 274, pp. 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Kreft, M. (2016). Buckwheat phenolic metabolites in health and disease. *Nutrition Research Reviews*, 29(1), 30–39. <https://doi.org/10.1017/S0954422415000190>
- Lachmann, S., & Adachi, T. (1990). Studies on the Influence of Photoperiod and Temperature on Floral Traits in Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) under Controlled Stress Conditions. *Plant Breeding*, 105(3), 248–253. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1990.tb01202.x>
- Lebas, C., & Blatrix, R. (2013). *Fourmis de France, de Belgique et du Luxembourg*. Paris: Delachaux et Niestlé.
- Lemoine, R., La Camera, S., Atanassova, R., Dédaldéchamp, F., Allario, T., Pourtau, N., ... Durand, M. (2013, July 24). Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. *Frontiers in Plant Science*, Vol. 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00272>
- Lim, T. K. (2013). *Fagopyrum esculentum*. In *Edible Medicinal And Non-Medicinal Plants* (Vol. 5, pp. 459–493). <https://doi.org/10.1007/978-94-007-4053-2>
- Liu, R. H. (2003). Health benefits of fruit and vegetables are from additive and synergistic combinations of phytochemicals. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 78(3), 517S–520S. <https://doi.org/10.1093/ajcn/78.3.517S>

- Lizana, X. C., Avila, A., Tolaba, A., & Martinez, J. P. (2017). Field responses of potato to increased temperature during tuber bulking: Projection for climate change scenarios, at high-yield environments of Southern Chile. *Agricultural and Forest Meteorology*, 239(May 2017), 192–201. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.03.012>
- Machado, S., & Paulsen, G. M. (2001). Combined effects of drought and high temperature on water relations of wheat and sorghum. *Plant and Soil*, 233(2), 179–187. <https://doi.org/10.1023/A:1010346601643>
- Manickavelu, A., Nadarajan, N., Ganesh, S. K., Gnanamalar, R. P., & Chandra Babu, R. (2006). Drought tolerance in rice: Morphological and molecular genetic consideration. *Plant Growth Regulation*, 50(2–3), 121–138. <https://doi.org/10.1007/s10725-006-9109-3>
- Mathieu, A. S., Lutts, S., Vandoorne, B., Descamps, C., Périlleux, C., Dielen, V., ... Quinet, M. (2014). High temperatures limit plant growth but hasten flowering in root chicory (*Cichorium intybus*) independently of vernalisation. *Journal of Plant Physiology*, 171(2), 109–118. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.09.011>
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence - A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659–668. <https://doi.org/10.1093/jxb/51.345.659>
- Mesihovic, A., Iannaccone, R., Firon, N., & Fragkostefanakis, S. (2016). Heat stress regimes for the investigation of pollen thermotolerance in crop plants. *Plant Reproduction*, 29(1–2), 93–105. <https://doi.org/10.1007/s00497-016-0281-y>
- Michiyama, H., Arikuni, M., Michiyama, S., & Two, M. (2001). Effect of Air Temperature on the Growth, Flowering and Ripening in Common Buckwheat. 142, 138–142.
- Michiyama, H., & Sakurai, S. (1999). Effect of Day and Night Temperatures on the Growth and Development of Common Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Japanese Journal of Crop Science*, 68(3), 401–407. <https://doi.org/10.1626/jcs.68.401>
- Miljuš-Đukić, J., Banović, B., Ninković, S., & Radović, S. (2010). The heteromorphic sporophytic self-incompatibility system of buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 4(special issue 1), 51–56.
- Morales, D., Rodríguez, P., Dell'Amico, J., Nicolás, E., Torrecillas, A., & Sánchez-Blanco, M. J. (2003). High-temperature preconditioning and thermal shock imposition affects water

relations, gas exchange and root hydraulic conductivity in tomato. *Biologia Plantarum*, 47(2), 203–208. <https://doi.org/10.1023/B:BIOP.0000022252.70836.fc>

Mouget, J. L., & Tremblin, G. (2002). Suitability of the Fluorescence Monitoring System (FMS, Hansatech) for measurement of photosynthetic characteristics in algae. *Aquatic Botany*, 74(3), 219–231. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00104-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00104-3)

Nakano, Y., Higuchi, Y., Sumitomo, K., & Hisamatsu, T. (2013). Flowering retardation by high temperature in chrysanthemums: Involvement of Flowering Locus T-like 3 gene repression. *Journal of Experimental Botany*, 64(4), 909–920. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers370>

Ohnishi, O. (1995). Discovery of new *Fagopyrum* species and its implication for the studies of evolution of *Fagopyrum* and of the origin of cultivated buckwheat. *Current Advances in Buckwheat Research, Proceeding of the 6th International Symposium on Buckwheat*.

Ohnishi, O. (1998). Search for the Wild Ancestor of Buckwheat III. The Wild Ancestor of Cultivated Common Buckwheat, and of Tatar Buckwheat. *Economic Botany*, 52(2), 123–133. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/4256049>

Ohnishi, O., & Matsuoka, Y. (1996). Search for the wild ancestor of buckwheat II. Taxonomy of *Fagopyrum* (Polygonaceae) species based on morphology, isozymes and cpDNA variability. *Genes and Genetic Systems*, 71(6), 383–390. <https://doi.org/10.1266/ggs.71.383>

Okçu, G. (2005). Effects of Salt and Drought Stresses on Germination and Seedling Growth of Pea (*Pisum sativum* L.). 29, 237–242.

Pacini, E., & Nicolson, S. W. (2007). Nectaries and Nectar. In *Nectaries and Nectar*. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5937-7_1

Pandey, P., Ramegowda, V., & Senthil-Kumar, M. (2015, September 16). Shared and unique responses of plants to multiple individual stresses and stress combinations: Physiological and molecular mechanisms. *Frontiers in Plant Science*, Vol. 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00723>

Phillips, B. B., Shaw, R. F., Holland, M. J., Fry, E. L., Bardgett, R. D., Bullock, J. M., & Osborne, J. L. (2018). Drought reduces floral resources for pollinators. *Global Change Biology*, 24(7), 3226–3235. <https://doi.org/10.1111/gcb.14130>

Płażek, A., Słomka, A., Kopeć, P., Dziurka, M., Hornyák, M., Sychta, K., ... Dubert, F. (2019). Effects of high temperature on embryological development and hormone profile in flowers and

- leaves of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *International Journal of Molecular Sciences*, 20(7). <https://doi.org/10.3390/ijms20071705>
- Podolska, G. (2016). The Effect of Habitat Conditions and Agrotechnical Factors on the Nutritional Value of Buckwheat. In *Molecular Breeding and Nutritional Aspects of Buckwheat*, 283–297. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803692-1.00022-5>
- Prasad, P. V. V., Bheemanahalli, R., & Jagadish, S. V. K. (2017). Field crops and the fear of heat stress—Opportunities, challenges and future directions. *Field Crops Research*, 200, 114–121. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.024>
- Prasad, P. V. V., Staggenborg, S. A., Ristic, Z., Ahuja, L. R., Reddy, V. R., Saseendran, S. A., & Yu, Q. (2008). Impacts of Drought and/or Heat Stress on Physiological, Developmental, Growth, and Yield Processes of Crop Plants. <https://doi.org/10.2134/advagricsystmodel11.c11>
- Quinet, M., Cawoy, V., Lefevre, I., Van Miegroet, F., Jacquemart, A. L., & Kinet, J.-M. (2004). Inflorescence structure and control of flowering time and duration by light in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Journal of Experimental Botany*, 55(402), 1509–1517. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh164>
- Quinet, M., & Jacquemart, A. L. (2017). Cultivar placement affects pollination efficiency and fruit production in European pear (*Pyrus communis*) orchards. *European Journal of Agronomy*, 91(January), 84–92. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.09.015>
- Quinet, M., Warzée, M., Vanderplanck, M., Michez, D., Lognay, G., & Jacquemart, A. L. (2016). Do floral resources influence pollination rates and subsequent fruit set in pear (*Pyrus communis* L.) and apple (*Malus x domestica* Borkh) cultivars? *European Journal of Agronomy*, 77, 59–69. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2016.04.001>
- Racys, J., & Montviliene, R. (2005). Effects of bees-pollinators in Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) crops. *Journal of Apicultural Science*, 49(1), 47–51.
- Radies, L., & Mikóházi, D. (2010). Principles of Common Buckwheat Production. *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, (1), 7.
- Rosentrater, K. A., & Evers, A. D. D. (2018). Introduction to cereals and pseudocereals and their production. In *Kent's Technology of Cereals*, 1–76. <https://doi.org/10.1016/b978-0-08-100529-3.00001-3>

- Sasaki, H., & Wagatsuma, T. (2007). Bumblebees (Apidae: Hymenoptera) are the main pollinators of common buckwheat, *Fagopyrum esculentum*, in Hokkaido, Japan. *Applied Entomology and Zoology*, 42(4), 659–661. <https://doi.org/10.1303/aez.2007.659>
- Saturni, L., Ferretti, G., & Bacchetti, T. (2010). The Gluten-Free Diet: Safety and Nutritional Quality. *Nutrients*, 2(1), 16–34. <https://doi.org/10.3390/nu20100016>
- Shah, N. H., & Paulsen, G. M. (2003). Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. *Plant and Soil*, 257(1), 219–226. <https://doi.org/10.1023/A:1026237816578>
- Sharma, S., Ali, A., Ali, J., Sahni, J. K., & Baboota, S. (2013). Rutin: therapeutic potential and recent advances in drug delivery. *Expert Opinion on Investigational Drugs*, 22(8), 1063–1079. <https://doi.org/10.1517/13543784.2013.805744>
- Simões-Araújo, J. L., Rumjanek, N. G., & Margis-Pinheiro, M. (2003). Small heat shock proteins genes are differentially expressed in distinct varieties of common bean. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 15(1), 33–41. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202003000100005>
- Slawinska, J., & Obendorf, R. L. (2001). Buckwheat seed set in planta and during in vitro inflorescence culture: Evaluation of temperature and water deficit stress. *Seed Science Research*, 11(3), 223–233. <https://doi.org/10.1079/SSR200178>
- Słomka, A., Michno, K., Dubert, F., Dziurka, M., Kopeć, P., Płazek, A., ... Science, P. (2017). Embryological background of low seed set in distylous common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) with biased morph ratios, and biostimulant-induced improvement of it. *Crop and Pasture Science*, 68(7), 680–690. <https://doi.org/10.1071/CP17009>
- Small, E. (2017). 54. Buckwheat – the world’s most biodiversity-friendly crop? *Biodiversity*, 18(2–3), 108–123. <https://doi.org/10.1080/14888386.2017.1332529>
- Smith, A. R., & Zhao, D. (2016). Sterility caused by floral organ degeneration and abiotic stresses in arabidopsis and cereal grains. *Frontiers in Plant Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01503>
- Soltani, A., Weraduwage, S. M., Sharkey, T. D., & Lowry, D. B. (2019). Elevated temperatures cause loss of seed set in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) potentially through the disruption of source-sink relationships. *BMC Genomics*, 20(1), 312. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5669-2>

- Su, Z., Ma, X., Guo, H., Sukiran, N. L., Guo, B., Assmann, S. M., & Ma, H. (2013). Flower development under drought stress: Morphological and transcriptomic analyses reveal acute responses and long-term acclimation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25(10), 3785–3807. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.115428>
- Tahir, I., Farooq, S., & Bhat, M. R. (1985). Insect pollinators and pests associated with cultivated buckwheat in Kashmir (India). *Fagopyrum*, 5, 3–5.
- Takkis, K., Tscheulin, T., Tsalkatis, P., & Petanidou, T. (2015). Climate change reduces nectar secretion in two common Mediterranean plants. *AoB PLANTS*, 7. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv111>
- Taylor, D. P., & Obendorf, R. L. (2001). Quantitative Assessment of Some Factors Limiting Seed Set in Buckwheat. *Crop Science*, 41(6), 1792. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.1792>
- Veen, M. P. van. (2014). Hoverflies of northwest europe: identification keys to the syrphidae (2., rev. e). Utrecht: KNNV Uitg.
- Vu, J. C. V., Gesch, R. W., Pennanen, A. H., Allen Hartwell, L., Boote, K. J., & Bowes, G. (2001). Soybean photosynthesis, rubisco, and carbohydrate enzymes function at supraoptimal temperatures in elevated CO₂. *Journal of Plant Physiology*, 158(3), 295–307. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-00290>
- Wahid, A., & Close, T. J. (2007a). Expression of dehydrins under heat stress and their relationship with water relations of sugarcane leaves. *Biologia Plantarum*, 51(1), 104–109. <https://doi.org/10.1007/s10535-007-0021-0>
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., & Foolad, M. R. (2007b, December). Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, Vol. 61, 199–223. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011>
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., & Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77(4), 1043–1060. <https://doi.org/10.2307/2265575>
- Waser, N. M., & Price, M. V. (2016). Drought, pollen and nectar availability, and pollination success. *Ecology*, 97(6), 1400–1409. <https://doi.org/10.1890/15-1423.1>

- Whittle, C. A., Otto, S. P., Johnston, M. O., & Krochko, J. E. (2009). Adaptive epigenetic memory of ancestral temperature regime in *Arabidopsis thaliana*. *Botany*, 87(6), 650–657. <https://doi.org/10.1139/B09-030>
- Woo, S.-H. H., Roy, S. K., Kwon, S. J., Cho, S.-W. W., Sarker, K., Lee, M.-S. S., ... Kim, H.-H. H. (2016). Concepts, Prospects, and Potentiality in Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench): A Research Perspective. In *Molecular Breeding and Nutritional Aspects of Buckwheat* (pp. 21–49). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803692-1.00003-1>
- Wu, L. Y., Wang, B., Schoen, D. J., & Huang, S. Q. (2017). Transitions from distyly to homostyly are associated with floral evolution in the buckwheat genus (*Fagopyrum*). *American Journal of Botany*, 104(8), 1232–1240. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700189>
- Xiang, D. B., Peng, L. X., Zhao, J. L., Zou, L., Zhao, G., & Song, C. (2013). Effect of drought stress on yield, chlorophyll contents and photosynthesis in tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*). *Journal of Food, Agriculture and Environment*, 11(3–4), 1358–1363.
- Ye, N. G., & Guo, G. Q. (1992). Classification, origin and evolution of genus *Fagopyrum* in China. *Proceedings of the 5th International Symposium on Buckwheat.*, 18, 19–28.
- Young, L. W., Wilen, R. W., & Bonham-Smith, P. C. (2004). High temperature stress of *Brassica napus* during flowering reduces micro- and megagametophyte fertility, induces fruit abortion, and disrupts seed production. *Journal of Experimental Botany*, 55(396), 485–495. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh038>
- Zeid, I. M., & Shedeed, Z. A. (2006). Response of alfalfa to putrescine treatment under drought stress. *Biologia Plantarum*, 50(4), 635–640. <https://doi.org/10.1007/s10535-006-0099-9>
- Zhang, Z.-L., Zhou, M.-L., Tang, Y., Li, F.-L., Tang, Y.-X., Shao, J.-R., ... Wu, Y.-M. (2012). Bioactive compounds in functional buckwheat food. *Food Research International*, 49(1), 389–395. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2012.07.035>
- Zhou, M.-L., Tang, Y., Deng, X., Ruan, C., Ding, M., Shao, J., ... Wu, Y. (2018a). Description of Cultivated Common Buckwheat. In *Buckwheat Germplasm in the World* .53–60.
- Zhou, M.-L., Tang, Y., Deng, X., Ruan, C., Ding, M., Shao, J., ... Wu, Y. (2018b). Description of Cultivated Tartary Buckwheat. In *Buckwheat Germplasm in the World*. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-811006-5.00005-7>

Zhou, M.-L., Tang, Y. Y., Deng, X., Ruan, C., Kreft, I., Tang, Y. Y., & Wu, Y. (2018c). Overview of Buckwheat Resources in the World. In *Buckwheat Germplasm in the World*. 1–7. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-811006-5.00001-x>

Zhou, Z.-Z., Zhao, Z.-C., & Wang, X.-Y. (2003). Pollen morphology, tepal and fruit microcharacteristics of the genus *Fagopyrum* Mill. from China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 41(1), 63–78.

Zinn, K. E., Tunc-Ozdemir, M., & Harper, J. F. (2010, April). Temperature stress and plant sexual reproduction: Uncovering the weakest links. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 61, 1959–1968. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq053>

9. Annexes

Résultats annexes

Tableau annexe 1. Volume de nectar (μl) chez les 2 morphes (brévistyle et longistyle) de *F. esculentum* exposé à 3 températures (21,24 et 28 °C) et à un stress hydrique. Chaque nombre de grains de pollen est exprimé par une moyenne \pm écart-type (sd).

		Brévistyle	Longistyle
21°C	Témoin	0.16 \pm 0.13	0.17 \pm 0.090
	Stressé	0.091 \pm 0.061	0.098 \pm 0.097
24°C	Témoin	0.17 \pm 0.053	0.14 \pm 0.069
	Stressé	0.15 \pm 0.049	0.19 \pm 0.098
28°C	Témoin	0.17 \pm 0.060	0.094 \pm 0.084
	Stressé	0.064 \pm 0.066	0.053 \pm 0.061
Température		F value = 6.31, p = 0.014	
21-28	Stress hydrique	F value = 16.80, p = 0.00010	
	Interactions	Non significatives	
	Morphe	F value = 1.46, p = 0.23	

Transects

Le temps total alloué aux transects était de 41 min à Gembloux, et de 211 min à Marbais. Pour chaque variété, 5 transects de 246 s (en moyenne) ont été effectués à Gembloux et 14 transects de 227 s (en moyenne) à Marbais.

	<i>F. esculentum</i>		<i>F. tataricum</i>		Total (s)
	Darja	la Harpe	Islek	Zlata	
Gembloux	1290	/	/	1170	2460

Marbais	2971	3253	3389	3093	12706
Total (s)	4261	3253	3389	4263	15166

Quadrats

Le temps total alloué aux quadrats était de 1272 min à Gembloux et de 512 min à Marbais. Pour chaque variété, 60 quadrats de Darja et 53 quadrats de Zlata de 676 s (en moyenne) ont été effectués à Gembloux. A Marbais, 11 quadrats de Darja, 15 quadrats de « la Harpe », 11 quadrats de Islek, et 12 quadrats de Zlata de 625 s en moyenne ont été effectués.

	<i>F. esculentum</i>		<i>F. tataricum</i>		Total (s)
	Darja	la Harpe	Islek	Zlata	
Gembloux	39660	/	/	36660	76320
Marbais	6960	9840	6720	7200	30720
Total (s)	46620	9840	6720	43860	107040

Nombre d'insectes observés

Au total, 1736 insectes ont été observés. Pour 11 quadrats et 1 transect, aucun insecte n'était présent sur le sarrasin. L'absence d'insecte s'est produite pour 6 quadrats et 1 transect de Zlata (3 quadrats à Gembloux, 3 quadrats et 1 transect à Marbais), pour 3 quadrats de Islek (à Gembloux), 2 quadrats de « la Harpe » (à Marbais). Parmi les 1736 insectes observés, 63 étaient des Coleoptera (dont 42 *Rhagonycha fulva*), 12 étaient des Hemiptera, les 1661 insectes restants étaient composés de Diptera et d'Hymenoptera.

		<i>F. esculentum</i>		<i>F. tataricum</i>		Total (s)
		Darja	la Harpe	Islek	Zlata	
Quadrats	Gembloux	452	/	/	182	634
	Marbais	61	91	35	30	217
Transects	Gembloux	118	/	/	52	170
	Marbais	251	322	69	73	715
	Total (s)	882	413	104	337	1736

Nombre d'insectes observés par quadrat

		<i>F. esculentum</i>		<i>F. tataricum</i>	
		Darja	la Harpe	Islek	Zlata
Quadrats	Gembloux	7.5	/	/	3.4

	Marbais	5.5	6.1	3.2	2.5
Transects	Gembloux	23.6	/	/	10.4
	Marbais	17.9	23	4.9	5.2

Tableau 12. Temps moyen (s) entre 2 visites d'insectes.

		F.esculentum		<i>F. tataricum</i>	
		Darja	la Harpe	Islek	Zlata
Quadrats	Gembloux	87	/	/	201
	Marbais	114	108	192	240
Transects	Gembloux	11	/	/	22
	Marbais	12	10	49	42

Distribution des principaux taxons d'insectes

		Syrphidae	Autres que Syrp.	Apis_mellifera	Abeilles sol.	tot
Gembloux	E	388	72	19	66	545
	T	183	25	/	5	213
Marbais	E	332	167	102	60	661
	T	146	41	/	17	204
	tot	1049	305	121	148	1623

Abstracts

Impact des stress thermique et hydrique sur la croissance, la reproduction et la pollinisation de *Fagopyrum esculentum* et comparaison de la pollinisation chez deux espèces de *Fagopyrum*.

La planète fait face à divers changements climatiques qui vont augmenter les températures et les périodes de sécheresses extrêmes à l'avenir. Ces changements peuvent impacter les plantes dans leur morphologie, physiologie, et leur reproduction. Dans une première expérience, *F. esculentum* var. Darja a été soumis à trois températures (21°C, 24°C et 28°C) et deux conditions de stress hydrique durant 7 semaines afin d'étudier l'impact sur la croissance végétative, la physiologie, la reproduction et la pollinisation. *F. esculentum* réagit au stress thermique en se refroidissant via l'augmentation de la transpiration et de la conductance stomatique associés à une diminution de la surface foliaire. Ces processus sont réduits en stress hydrique par la diminution de la conductance stomatique afin d'éviter les trop fortes pertes en eau. Les plantes en stress hydrique et thermique présentent une plus grande teneur en eau dans leurs feuilles. Le taux de photosynthèse nette est réduit sûrement en raison d'un apport déficient en CO₂. Les deux stress diminuent le nombre de fleurs, leur fertilité et leur attractivité, ce qui diminue le nombre de visites de pollinisateurs. De manière générale, il semblerait que *F. esculentum* soit plus impacté par le stress hydrique que par la température. La plupart du temps, les deux stress ont des effets négatifs additifs, mais *F. esculentum* montre une meilleure résistance au stress hydrique à haute température indiquant possiblement que les mécanismes mis en place pour résister à la chaleur lui permettent de mieux s'adapter au stress hydrique. Dans une deuxième expérience, la pollinisation a été comparée entre *F. esculentum* et *F. tataricum* et deux de leurs variétés respectives (Darja, La Harpe, Islek, Zlata). *F. esculentum* attire une plus grande diversité d'insectes que *F. tataricum* qui attire généralement des insectes de plus petites tailles. Les Syrphidae sont les visiteurs majoritaires chez les deux espèces de sarrasin. De plus, les Syrphidae étaient les insectes les plus présents en termes de densité et de temps de butinage sur *F. tataricum*. Aucune différence de pollinisateurs ni de comportement de visite n'ont été observées entre les variétés Darja et La Harpe, et Islek et Zlata.

Impact of thermal stress and drought on the growth, reproduction and pollination of *Fagopyrum esculentum* and comparison of pollination in two species of *Fagopyrum*.

The planet is facing various climatic changes that will increase temperatures and periods of extreme drought in the future. These changes can impact plants in their morphology, physiology, and reproduction. In a first experiment, *F. esculentum* var. Darja was subjected to three temperatures (21 ° C, 24 ° C and 28 ° C) and two water stress conditions for 7 weeks to study the impact on vegetative growth, physiology, reproduction and pollination. *F. esculentum* reacts to heat stress by cooling through increased sweating and stomatal conductance associated with a decrease in leaf area. These processes are reduced in water stress by the reduction of the stomatal conductance in order to avoid excessive losses of water. Plants under water and heat stress have a higher water content in their leaves. The rate of net photosynthesis is reduced due to a deficient supply of CO₂. Both stresses decrease the number of flowers, their fertility and their attractiveness, which decreases the number of pollinator visits. In general, it seems that *F. esculentum* is more affected by water stress than by temperature. Most of the time, both stresses have additive negative effects, but *F. esculentum* shows better resistance to water stress at high temperature, possibly indicating that the mechanisms put in place to resist heat allow it to better adapt to water stress. In a second experiment, pollination was compared between *F. esculentum* and *F. tataricum* and two of their respective varieties (Darja, La Harpe, Islek, Zlata). *F. esculentum* attracts a greater diversity of insects than *F. tataricum* which generally attracts smaller insects. The Syrphidae are the majority visitors for the two buckwheat species. In addition, Syrphidae were the most common insects in terms of density and foraging time on *F. tataricum*. No difference in pollinators or visiting behavior was observed between the varieties Darja and La Harpe, and Islek and Zlata.