

Faculté des bioingénieurs

Impact du stress thermique et hydrique sur quatre variétés de sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*)

Auteur :	LECHIEN Amandine
Promoteur :	QUINET Muriel (SST/ELI/ELIA)
Co-promoteur :	DEFALQUE Corentin (SST/ELI/ELIA)
Lecteurs :	LUYCKX Adrien (SST/ELI/ELIA) LOBET Guillaume (SST/ELI/ELIA)
Année académique :	2023 - 2024

Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention du diplôme de :
Bioingénieur en sciences et technologies de l'environnement

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier ma promotrice Muriel Quinet qui m'a guidée dans mon travail, et sans qui ce mémoire n'aurait jamais été possible. Je la remercie pour toute l'aide qu'elle m'a apporté, pour son temps, ses remarques pertinentes, ses explications et ses précieux conseils tout au long de l'année, du début des expériences jusqu'à la fin de la rédaction de mon mémoire.

Je remercie également Corentin Defalque pour tous ses conseils et ses explications, pour toujours avoir été disponible quand j'avais besoin d'aide, pour son temps mais aussi pour ses encouragements et sa confiance.

Je tiens à remercier tous les membres GRPV pour leur accueil chaleureux et pour m'avoir guidée au sein du laboratoire. Leur investissement et leur bonne humeur ont fait de cette année une expérience unique. Je tiens particulièrement à remercier Paul, Brigitte et Marie-Eve qui m'ont aidé à réaliser mes expériences en serre et en laboratoire, ainsi que Nolan et Adrien qui n'ont jamais hésité à donner de leur temps pour répondre à mes questions.

Merci à mes co-mémorants, Laure, Simon et Théophile, ainsi qu'à Alizée pour notre entraide.

Je remercie le Pr. Guillaume Lobet et Adrien Luyckx d'avoir accepté d'être les lecteurs de mon mémoire.

Merci à Kim de m'avoir aidée et supportée avec patience surtout durant ces dernières semaines de stress.

Je remercie affectueusement ma famille qui m'a soutenue, et qui a toujours cru en moi même dans les moments difficiles. Merci particulièrement à ma maman pour le nombre d'heures incalculable passé à me relire et à parler de botanique. J'aimerais également adresser une pensée à mes grands-parents et à ma cousine, avec qui j'aurais aimé pouvoir partager la réalisation de ce travail.

Pour finir, un tout grand merci à mon médecin, Dr. Leroy, sans qui je n'aurais jamais pu en arriver là. Merci d'avoir toujours cru en moi et de m'avoir fait comprendre que tout était possible avec de la persévérance.

Table des matières

Remerciements	1
Table des figures	4
Table des tableaux	7
Liste des acronymes	8
I. Introduction.....	9
II. Synthèse bibliographique	11
1. Sarrasin commun	11
a. Histoire et origine	11
b. Ecologie et cycle de vie	12
c. Description morphologique	14
d. Reproduction et pollinisation	16
e. Intérêts et utilisations	17
2. Réponses générales des plantes aux stress	20
a. Stress hydrique	21
b. Stress thermique.....	23
III. Matériel et méthodes	26
1. Matériel végétal	26
2. Conditions de culture	26
3. Mesures non destructives	27
a. Mesures morphologiques	28
b. Mesures physiologiques	28
4. Mesures destructives	29
a. Teneur en eau (poids frais, poids sec)	29
b. Dosages biochimiques	29
5. Analyses statistiques	31
IV. Résultats	32
1. Paramètres environnementaux	32
2. Paramètres de croissance	32
a. Caractéristiques morphologiques	32
b. Poids frais, poids sec et teneur en eau	36

3.	Paramètres physiologiques	40
a.	Teneur en chlorophylle et en azote.....	40
b.	Photosynthèse	41
c.	Statut hydrique	45
4.	Dosages biochimiques.....	47
a.	Malondialdéhyde	47
b.	Flavonoïdes	48
c.	Polyphénols totaux.....	49
V.	Discussion	52
1.	Impacts du stress hydrique et thermique sur la phase végétative	52
2.	Impacts du stress hydrique et thermique sur la phase reproductive	59
VI.	Conclusion	62
VII.	Perspectives.....	64
VIII.	Bibliographie	65
IX.	Annexes	69

Table des figures

Figure 1: Évolution de la production de sarrasin, en tonne, de 1961 à 2022 pour les différents continents et dans le monde (FAOSTAT, 2024)	12
Figure 2: Représentation schématique des principales étapes du cycle de vie du sarrasin commun	14
Figure 3: <i>Fagopyrum esculentum</i> Moench	14
Figure 4: Fleur distylée de <i>F. esculentum</i> A) brévistyle B) longistyle (Zeng et al., 2021)	15
Figure 5: Mécanismes généraux des plantes en réponse à un stress abiotique (dos Santos et al., 2022)	20
Figure 6: Types d'antioxydants impliqués dans les mécanismes de défenses contre le stress oxydatif chez les plantes avec : AsA, ascorbate ; GSH, glutathion ; SOD, superoxyde dismutase ; CAT, catalase ; POX, peroxydases ; APX, ascorbate peroxydase ; MDHAR, monodéhydroascorbate réductase ; DHAR, déhydroascorbate réductase ; GR, glutathion réductase ; GPX, glutathion peroxydase ; GST, glutathion S -transférase (Hasanuzzaman et al., 2020)	22
Figure 7: Principaux effets déclenchés par le stress thermique sur les plantes (dos Santos et al., 2022)	24
Figure 8 : Distribution des plants de sarrasin	27
Figure 9: Evolution de la teneur en eau du sol (VWC), avant arrosage, au cours du temps à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28). La ligne verticale tracée au 42e jour de culture indique les modifications d'humidité relative et de photopériode	32
Figure 10: Évolution du nombre de feuilles au cours du temps chez les variétés a) La Harpe b) Drushina c) Lileja d) Devyatka cultivées à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)	33
Figure 11: Évolution du nombre de nœuds au cours du temps chez les variétés a) La Harpe b) Drushina c) Lileja d) Devyatka cultivées à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)	34
Figure 12: Taille des plants de sarrasins mesurées 75 jours après le semis chez chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)	35

Figure 13: Noeud d'apparition de la première inflorescence chez chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)_____ 35

Figure 14: Évolution du nombre d'inflorescences au cours du temps chez les variétés a) La Harpe b) Drushina c) Lileja d) Devyatka cultivées à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)_____ 36

Figure 15: Photosynthèse nette instantané (A_i) mesurée à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)_____ 42

Figure 16: Concentration interne en CO_2 (C_i) dans les chambres sous-stomatiques mesurée à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)_____ 43

Figure 17: Rapport de la photosynthèse nette instantané (A_i) et de concentration interne en CO_2 (C_i) dans les chambres sous-stomatiques mesurée à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)_____ 43

Figure 18: Efficience du photosystème II (ϕ_{PSII}) mesurée à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)_____ 44

Figure 19: Photochemical quenching (qP) mesurée à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28) _____ 45

Figure 20: Transpiration instantanée (E_i) mesurée à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28) _____ 46

Figure 21: Conductance stomatique instantanée (G_s) mesurée à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)_____ 46

Figure 22: Efficience d'utilisation de l'eau instantanée (A_i/E_i) mesurée à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)	47
Figure 23: Concentration en malondialdéhyde dans les feuilles au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)	48
Figure 24: Concentration en flavonoïdes dans les feuilles au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)	48
Figure 25: Concentration en flavonoïdes dans les inflorescences au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)	49
Figure 26: Concentration en polyphénols totaux dans les feuilles au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)	50
Figure 27: Concentration en polyphénols totaux dans les inflorescences au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)	51
Figure 28: Tableau de synthèse	71

Table des tableaux

Tableau 1: Taux de germination des différentes variétés de sarrasin commun _____ 26

Tableau 2: Poids frais des différents organes mesuré au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)_____ 37

Tableau 3: Poids sec des différents organes prélevés au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)_____ 38

Tableau 4: Teneur en eau des différents organes mesuré au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)_____ 39

Tableau 5: Teneur en chlorophylle et en azote dans les feuilles, mesurés, 47 et 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)_____ 41

Tableau 6: Analyses statistiques des résultats d'ANOVA 3 en fonction des paramètres : variété (Var), stress hydrique (SH), stress thermique (ST), interaction entre la variété et le stress hydrique (Var*SH), interaction entre la variété et le stress thermique (Var*ST) et interaction entre la variété, le stress hydrique et le stress thermique (Var*SH*ST), ___ 69

Liste des acronymes

ABA = Acide abscissique

Abs = Absorbance

Abs_{BLC} = Absorbance du blanc

Ai = Photosynthèse nette instantanée

ANOVA = Analysis Of Variance

AsA = Acide ascorbique

Ci = Concentration interne en CO₂ dans les chambres sous-stomatique

Ei = Transpiration instantanée

Gs = conductance stomatique instantanée

INRA = Institut National de la Recherche Agronomique (France)

IRGA = InfraRed Gas Analyzer

LED = Light Emitting Diode

MDA = Malondialdéhyde

MF = Masse de matière Fraiche

phiPSII = Efficience du photosystème II

PNA = Plant Nutritional Analyser

PSII = Photosystème II

qP = Photochemical Quenching

ROS = Reactive Oxygen Species

RuBisCO = ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase oxygénase

TBA = Acide thiobarbiturique

TCA = Acide trichlorochroacétique

Ve = volume d'extraction

WVC = Volume Water Content of soil

WC = Water Content

WS = Water Stress

WUE = Water Use Efficiency

WW = Well Water

I. Introduction

Selon les modèles actuels, le changement climatique augmentera la fréquence et l'intensité des événements météorologiques extrêmes durant les prochaines décennies (Bezner Kerr et al., 2022). La sécheresse et la chaleur font partie des principaux facteurs environnementaux responsables des pertes de rendement agricole au niveau mondial. Chacun de ces facteurs peut à lui seul entraîner un stress oxydatif et l'altération de la croissance végétative, de la reproduction et de divers processus physiologiques, tels que la photosynthèse (dos Santos et al., 2022; Zandalinas and Mittler, 2022). Le changement climatique va entraîner une altération accrue des rendements, alors que la résilience du système agricole mondial est déjà fragilisée par le manque de diversité des espèces cultivées (Bezner Kerr et al., 2022). Actuellement, près de 90% de la production céréalière mondiale repose sur trois cultures (FAOSTAT, 2024) ne couvrant pas les champs toute l'année, laissant souvent les sols nus à la fin de l'été. Exploiter cette période avec une culture secondaire pourrait diversifier et améliorer les rendements agricoles. C'est dans ce contexte que l'on s'intéresse à l'étude de cultures alternatives, comme le sarrasin, potentiellement capables de résister à des conditions environnementales telles que la sécheresse ou des températures élevées.

Le sarrasin est une pseudo-céréale à cycle court possédant de nombreuses qualités nutritionnelles (Campbell, 1997; Cawoy, 2007). Sans gluten et riche en antioxydants, il contribue à la prévention de nombreuses maladies. Sa culture est particulièrement adaptée aux pratiques agronomiques durables grâce à sa capacité à se développer sur des sols pauvres et au peu d'entretien qu'elle nécessite. Le sarrasin est considéré comme une culture d'engrais vert, et possède des propriétés allélochimiques et phytoremédiatrices (Cawoy, 2007). De plus, il est peu sujet aux maladies et sa floraison étalée dans le temps lui permet de préserver une partie de ses inflorescences en cas de perturbations. Cependant, cet étalement, associé à son auto-incompatibilité et à un faible taux de fructification, limite sa productivité, ce qui a mené au déclin de cette culture que l'on redécouvre depuis quelques années (Cawoy, 2007; Jacquemart et al., 2012; Quinet et al., 2004).

L'objectif de ce mémoire consiste à comprendre l'impact de l'exposition continue à un stress thermique, hydrique ou à leur combinaison sur quatre variétés de sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum* Moench) afin de comparer les mécanismes de réponses mis en place au niveau morphologique, physiologique et biochimique lors de leur développement végétatif et reproductif. Pour cela, un ensemble de mesures ont été prises sur deux variétés indéterminées, La Harpe et Lileja, et sur deux variétés déterminées, Devyatka et Drushina. Cette étude tentera donc de répondre à deux questions : (1) Quel est l'impact de l'exposition continue à un stress thermique, hydrique

ou à leur combinaison sur le développement végétatif et reproductif de ces variétés ? (2)
Comment la variété, et son caractère déterminé ou indéterminé, influence-t-elle les mécanismes de réponses mis en place ?

La première partie de ce mémoire présentera une synthèse bibliographique de l'état des connaissances actuelles sur le sarrasin commun, ainsi que sur les réponses générales des plantes aux stress. Elle est suivie par la description des méthodes expérimentales utilisées, la présentation des résultats et la discussion, pour se terminer par une conclusion générale répondant à l'objectif, ainsi que par les perspectives d'amélioration.

II. Synthèse bibliographique

1. Sarrasin commun

Connu sous les noms de « sarrasin commun » ou de « blé noir », *Fagopyrum esculentum* Moench 1794, anciennement appelé *Polygonum fagopyrum* L. 1753, est considéré comme une pseudo-céréale (Zhou et al., 2018). Cette catégorie regroupe des dicotylédones produisant des graines sèches consommées de manière similaire aux céréales produites par des monocotylédones appartenant à la famille des *Poaceae*. Le sarrasin appartient à la famille des *Polygonaceae* et au genre *Fagopyrum*, comptant actuellement 26 espèces connues dans le monde, dont cinq vivaces (Cheng et al., 2020).

a. Histoire et origine

Etymologie

Les Polygonacées se distinguent par la présence de stipules soudées en ochréa autour de la tige, d'où leur nom botanique tiré du grec “poly” signifiant “plusieurs” et “gonu” signifiant “genou” ou “gônia” signifiant “angle” (acadpharm, 2015). Ce nom fait référence aux nombreux nœuds renflés sur les tiges et/ou à la forme polygonale des fruits. Quant au terme “*Fagopyrum*”, dérivé du latin “*Fagus*”, signifiant “hêtre”, et du grec “*pyros*”, signifiant “froment” (Merriam, 2024). Il fait référence à ses graines ressemblant à la faîne du hêtre et utilisées pour produire de la farine à l’instar du froment.

Evolution de la répartition du sarrasin commun

La domestication du sarrasin remonte à quatre mille ou cinq mille ans dans la région du Yunnan, au sud-ouest de la Chine. Il s’agit d’une des plus anciennes cultures domestiquées d’Asie (Jacquemart et al., 2012). *F. esculentum ssp. ancestralis*, originaire de cette région, a longtemps été considéré comme l’ancêtre sauvage du sarrasin commun actuel. Cependant, une équipe de recherche a mené une étude comparative du génome des chloroplastes de différentes espèces de *Fagopyrum*. Les résultats de cette analyse, publiés en 2020, indiquent que *F. esculentum ssp. ancestralis* serait en réalité issu d’une hybridation spontanée entre *F. cymosum* et *F. esculentum* en milieu naturel (Cheng et al., 2020).

Depuis le sud de la Chine, la culture s’est d’abord diffusée à travers l’Asie en passant par le nord du pays et par les régions himalayennes avant de se propager sur tous les continents. Son entrée en Europe s’est faite par la route de la soie au cours du XIV^e siècle, pour ensuite être importée par les colons aux Amériques et en Afrique du Sud à partir du XVII^e siècle (Cawoy, 2007; Jacquemart et al., 2012). Bien que les premières mentions connues de la culture de sarrasin en France datent de 1460 à Pontaubault (Chaussat, 2018), il existe des traces bien plus anciennes de la présence du sarrasin. Du pollen remontant à 3 200 ans av. J.-C a notamment été trouvé dans la basse vallée de la Loire

(Visset et al., 2002). Au cours du temps, une grande diversité génétique s'est créée au sein des populations mondiales et des programmes de sélections ont été menés afin d'obtenir les cultivars actuels (Campbell, 1997; Cawoy, 2007).

La popularité de la culture de sarrasin a décliné en Europe jusqu'à pratiquement disparaître au cours du XXe siècle. Celle-ci fut progressivement remplacée notamment par des cultures de blé plus productives (Cawoy, 2007).

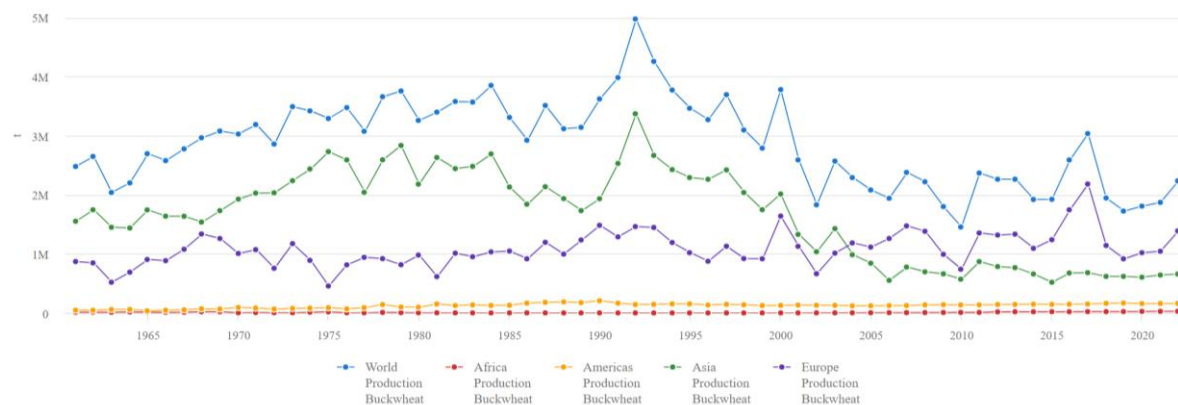


Figure 1: Évolution de la production de sarrasin, en tonne, de 1961 à 2022 pour les différents continents et dans le monde (FAOSTAT, 2024)

La Food and Agriculture Organization Corporate Statistical Database donne accès aux statistiques sur l'alimentation et l'agriculture de plus de 245 pays et territoires depuis 1961. Selon FAOSTAT (2024), la production mondiale du sarrasin a réaugmenté pendant plusieurs décennies, principalement en Asie, avant de connaître une nouvelle diminution au début des années 2000. Depuis 2004, la contribution des pays d'Europe a dépassé celle de l'Asie et représentait 62% de la production mondiale. En 2022, les principaux pays producteurs étaient la Fédération de Russie, la Chine, l'Ukraine et le Kazakhstan (FAOSTAT, 2024).

b. Ecologie et cycle de vie

Le cycle de vie du sarrasin commun s'étend sur une courte durée de 3 à 4 mois. Il est considéré comme une plante de jour court ou neutre selon la variété (Campbell, 1997; Cawoy, 2007). Les plantes de jours neutres semblent insensibles à la photopériode (Cawoy et al., 2009). En revanche, les plantes de jours courts développent leur première inflorescence plus précocement et sur un nœud inférieur lorsque la photopériode est réduite, tandis que le nombre d'inflorescences et la période de floraison augmente avec la photopériode (Quinet et al., 2004). Bien que la culture de sarrasin soit peu exigeante quant au type de sol, elle se développe plus favorablement sur un sol bien drainé, sableux ou limoneux. En revanche, elle aura des difficultés à se développer sur des sols calcaires et compacts où les racines ne pourront pas se développer. Particulièrement sensible au

gel, le sarrasin est généralement semé en mai-juin afin d'éviter tout risque de gelée. La température optimale du sol pour la germination est de 10°C tandis que la température optimale de l'air pour la floraison se situe entre 18 et 23°C. En dessous de 15°C, cette dernière est inhibée (Cawoy, 2007).

La germination a lieu en 3 à 5 jours. Le stade de développement durant lequel la plante est la plus vulnérable est celui où elle possède une à deux feuilles étalées. A ce stade, l'exposition à des températures allant de -1 à -3°C durant une période 4 à 6 h est létale pour certaines variétés (Cawoy, 2007; Farooq et al., 2016). La phase végétative dure de 4 à 6 semaines, et est suivie d'une phase reproductive de 4 à 7 semaines. La durée de la floraison est influencée par les conditions environnementales et par le génotype des individus. Selon les variétés, la croissance peut être de type déterminé ou indéterminé, la seconde étant la plus commune (Cawoy, 2007; Quinet et al., 2004).

La tige principale va croître pendant 2 à 2,5 mois après le semis et atteindra entre 30 et 90 cm (Zhou et al., 2018). Les feuilles sont produites par le méristème apical le long de la tige et la plante produit la première inflorescence entre le 3^e et 5^e nœud, à l'aisselle d'une feuille (Quinet et al., 2004). Le méristème continue à produire des inflorescences de façon acropète le long de la tige principale et la taille des feuilles axillantes diminue de sorte que les dernières inflorescences forment un bouquet terminal sans feuilles visibles. En ce qui concerne les variétés indéterminées, la taille des inflorescences au niveau du bouquet terminal diminue au fur et à mesure de leur initiation et la croissance de la tige principale s'arrête par l'avortement des dernières inflorescences (Quinet et al., 2004). Tandis que la croissance de la tige principale des variétés déterminées s'arrête par la formation d'une dernière inflorescence de taille similaire aux autres inflorescences. Dès l'apparition des premières inflorescences, les axillaires des premiers nœuds se développent de manière basipète. Le bourgeon axillaire du nœud le plus élevé sans inflorescences débouffe pour former une ramification latérale, suivi successivement par les bourgeons des nœuds inférieurs. Les ramifications latérales ont la même structure que la tige principale et produisent quelques feuilles avant d'initier des inflorescences. Le pic de floraison, avec 20 à 25 fleurs à l'anthèse sur la tige principale, a lieu environ 2 à 3 semaines après l'anthèse de la première fleur et la période de floraison s'étale sur environ 2 mois (Quinet et al., 2004). Une inflorescence peut former jusqu'à 100 fleurs. La période d'anthèse de la fleur de sarrasin ne dure en général qu'une seule journée (Cawoy, 2007). Si la fécondation a lieu, l'ovaire atteint sa taille maximale en environ 10 jours, 1 à 2 semaines supplémentaires sont ensuite nécessaires pour que la graine arrive à maturité. La maturation des graines se produit de manière échelonnée, avec des fleurs et des graines à divers stades de développement coexistants simultanément, y compris au sein d'une même inflorescence (Ahmed et al., 2014; Quinet et al., 2004).

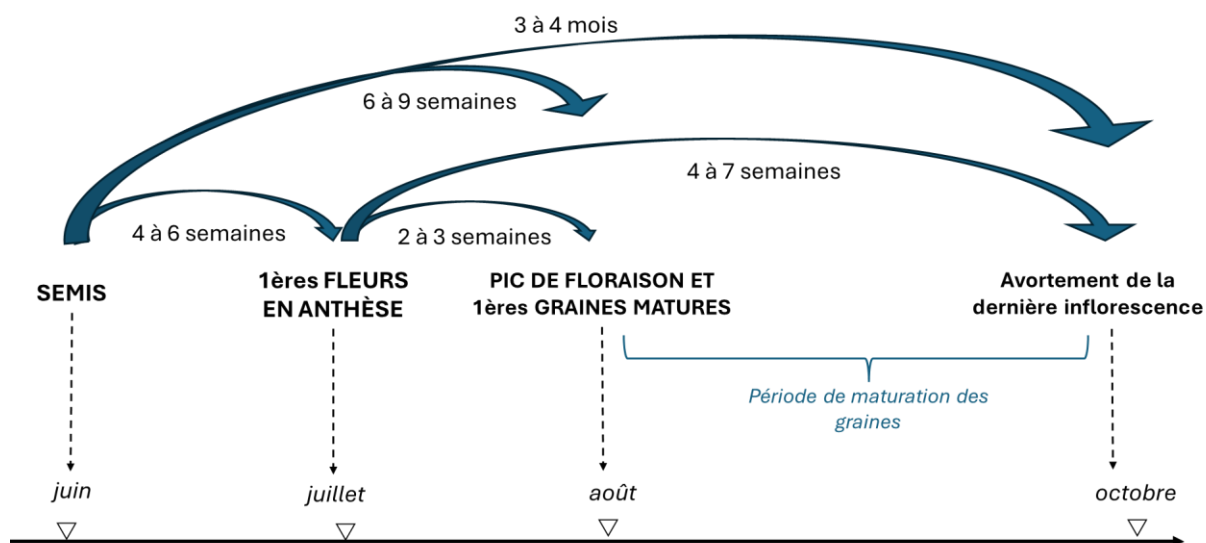


Figure 2: Représentation schématique des principales étapes du cycle de vie du sarrasin commun

c. Description morphologique

Système végétatif



Figure 3: *Fagopyrum esculentum* Moench

Fagopyrum esculentum est une plante herbacée annuelle. En champ, elle atteint généralement une hauteur de 30 à 90 cm (Zhou et al., 2018), mais peut atteindre 150 cm en fonction de la variété et des conditions environnementales. Lorsqu'elles sont cultivées en serres, certaines variétés peuvent pousser le long d'un tuteur jusqu'à 250 cm. La tige principale est dressée, lisse, glabre, creuse et de couleur verte ou rougeâtre à maturité (Cawoy, 2007; Zhou et al., 2018). Les tiges axillaires viennent s'insérer au niveau des nœuds et peuvent se ramifier également. Le premier nœud de la tige principale présente deux cotylédons arrondis et pétiolés. Les feuilles, de couleur verte, sont alternes et leur taille diminue de la base de la tige vers l'apex. Dans la partie inférieure de la tige, les feuilles possèdent un pétiole mesurant de 1,5 à 5 cm et leur limbe triangulaire mesure de 2,5 à 7 cm

de long sur 2 à 5 cm de large (Campbell, 1997; Zhou et al., 2018), avec deux surfaces papillonnées le long des nervures. La base est cordée ou hastée et son extrémité est acuminée. Dans la partie supérieure de la tige, les feuilles sont sessiles et légèrement ovales (Cawoy, 2007). Les polygonacées ont la caractéristique de posséder des stipules

soudées en ochréa autour de la tige. Chez le sarrasin, l'ochréa est caduc, mesure environ 5 mm, est membraneux, oblique et non cilié (Zhou et al., 2018).

Le système racinaire représente 3 à 4% du poids de la plante, il se compose d'une racine pivotante peu profonde et de fines racines latérales (Campbell, 1997; Cawoy, 2007). Les racines atteignent une profondeur de 90 à 120 cm mais se développent plus densément dans les 20 premiers centimètres du sol. Sa croissance se fait de façon continue puis s'arrête au moment du pic de floraison (Cawoy, 2007).

Système reproductif

Les inflorescences du sarrasin sont des grappes composées qui produisent des grappes cymeuses à fleurs latérales (Quinet et al., 2004). Elles peuvent se trouver aux extrémités des tiges ou à l'aisselle des feuilles, reliées par un pédoncule mesurant de 2 à 4 cm (Campbell, 1997; Zhou et al., 2018). Ce dernier présente généralement une seule inflorescence mais peut parfois en présenter deux, voire trois. Le nombre de fleurs dans une grappe est plus important lorsque l'inflorescence est située dans le bas de la tige, les quatre ou cinq premières en possèdent environ une centaine, et ce nombre diminue jusqu'à quatre au sommet de la plante (Quinet et al., 2004). Les bractées sont vertes, ovales et mesurent entre 2,5 et 3 mm (Zhou et al., 2018). Le périanthe fait 6 mm de diamètre (Campbell, 1997). Il se compose de cinq tépales pétaloïdes libres, de 3 à 4 mm de long, à symétrie radiaire et de couleur blanche à rosé. Le pistil, généralement plus long sur les premières fleurs en anthèse, est entouré par huit étamines dont les anthères sont rosâtres, dont trois forment un cycle interne ouvert vers l'extérieur et cinq forment un cycle externe ouvert vers l'intérieur. Le pistil est composé de trois carpelles soudés au niveau de l'ovaire qui est supère, de trois styles et de trois stigmates (Campbell, 1997; Cawoy, 2007).

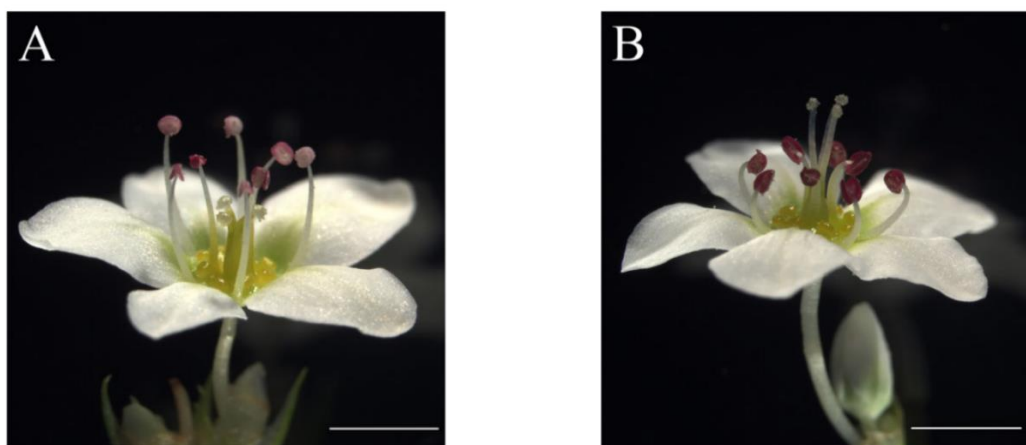


Figure 4: Fleur distylée de *F. esculentum* A) brevistyle B) longistyle (Zeng et al., 2021)

Le sarrasin est une espèce distyle, les individus peuvent présenter des fleurs soit longistyles soit brévistyles. Les fleurs longistyles se caractérisent par un style long et des étamines courtes et les fleurs brévistyles par un style court et des étamines longues. Les fleurs brévistyles produisent des grains de pollen en moyenne 1,38 fois plus larges que les fleurs longistyles (Cawoy, 2007; Cawoy et al., 2009; Zhou et al., 2018).

Selon la variété, la forme et la couleur des akènes varient (Campbell, 1997). Leurs faces présentent des surfaces planes et ils contiennent une unique graine trigone à angles aigus mesurant environ 5 mm de long. Le péricarpe est initialement vert puis devient gris argenté, noir ou de brun pâle à brun foncé à maturité (Cawoy, 2007). L'albumen est enveloppé par un fin tégument appelé le testa, tandis que l'embryon se trouve au cœur de l'albumen. La masse moyenne d'une graine est de 24 mg (Anses, 2009).

Différences entre variétés déterminées et indéterminées

Les caractéristiques morphologiques du sarrasin commun décrites dans la littérature concernent généralement les variétés indéterminées, qui sont les plus répandues. Toutefois, il existe des différences notables entre les variétés déterminées et indéterminées, dues à leurs origines écologiques et géographiques distinctes. Ces différences ont été étudiées dans le climat du territoire de Primorsky au cours des années 2015-2017 (Клыкoв et al., 2018).

Selon cette étude, l'inflorescence apicale des variétés indéterminées de sarrasin est généralement complexe et composée de grappes, dont certaines continuent de se développer longtemps sous des conditions favorables. En revanche, l'inflorescence apicale des variétés déterminées est une grappe simple. Lorsque cette grappe se forme, la croissance des pousses s'arrête, ce qui confère à ces plantes une croissance limitée et une maturation rapide. Les recherches montrent également qu'en moyenne, le potentiel de ramification est 5% plus élevé pour les variétés indéterminées. Les variétés déterminées, quant à elles, se distinguent par des premier et deuxième entre-nœuds plus courts et plus épais.

d. Reproduction et pollinisation

La floraison s'étale dans le temps, mais l'anthèse d'une fleur dure moins d'une journée durant laquelle le dépôt de pollen peut avoir lieu, entraînant une fécondation en moins d'une heure. La pollinisation croisée est essentielle dans le processus de reproduction en raison de l'auto-incompatibilité due à l'hétérostylie (Cawoy et al., 2009; Quinet et al., 2004). L'autofécondation a pour conséquence d'inhiber la croissance du tube pollinique. Les deux morphes se retrouvent en proportion équivalente dans une population et sont visités sans distinction par les insectes pollinisateurs. Le sarrasin est considéré comme une espèce généraliste modérée (Cawoy et al., 2009), ses fleurs sont principalement

visitées par les hyménoptères, les diptères et les lépidoptères. Leur abondance diffère grandement selon la région, la période de l'année ou le moment de la journée. Dans nos régions, les abeilles mellifères (hyménoptères) sont considérées comme les pollinisateurs les plus efficaces. Elles visitent un grand nombre de fleurs, avec une moyenne comprise entre 14 et 20 fleurs/minute, et sont principalement actives le matin entre 9h00 et 12h00 (Cawoy et al., 2009; Jacquemart et al., 2012).

En moyenne, seules 20 à 30% des fleurs fécondées produisent des graines (Halbrecq et al., 2005). Cet échec de production est en partie explicable par des défauts de pollinisation mais des études ont montré que même en éliminant ce facteur par l'intermédiaire d'une pollinisation croisée manuelle, 76 à 91% des fleurs n'initiaient pas la formation de graines (Jacquemart et al., 2012; Taylor and Obendorf, 2001), ce qui suggère un défaut de structure interne (Halbrecq et al., 2005; Jacquemart et al., 2012). La majeure partie de cette faible productivité est attribuable à l'arrêt précoce du développement des fleurs après l'éclosion complète de la corolle. Au sein d'une même inflorescence, les premières fleurs en anthèse ont une plus grande probabilité de former une graine, la production est donc plus importante à la base qu'au sommet de l'inflorescence (Halbrecq et al., 2005). A l'inverse, l'avortement tardif des graines diminue de la base vers le sommet mais il est négligeable en comparaison puisqu'il ne représente que 10% des pertes (Taylor and Obendorf, 2001). Globalement, la formation de graines est plus importante au niveau des nœuds supérieurs de la plante.

e. Intérêts et utilisations

Le sarrasin commun est principalement cultivé pour l'alimentation humaine et animale mais cette plante présente de multiples avantages dans bien d'autres domaines de l'agronomie, de la nutrition et de la santé. Cette section a pour objectif d'explorer de façon non exhaustive le potentiel de cette plante dans ces trois domaines essentiels.

Agriculture

Grâce à une faible demande en intrants chimiques, la culture du sarrasin est parfaitement adaptée à des pratiques agricoles respectueuses de l'environnement. Sa croissance rapide et sa biomasse aérienne dense étouffent les mauvaises herbes, rendant l'utilisation d'herbicides souvent inutile (Cawoy, 2007). De plus, le sarrasin est peu affecté par les maladies, principalement causées par des champignons, et les dégâts causés par les insectes ne sont généralement pas significatifs (Farooq et al., 2016; Jacquemart et al., 2012).

Le sarrasin a pour caractéristique d'être une culture allélopathique, c'est-à-dire qu'il produit des interactions biochimiques avec d'autres plantes et microorganismes (Aubertin et al., 2018). En plus d'être étouffant, il réduit les populations d'adventices et

de parasites en émettant des exsudats racinaires, diminuant ainsi la concurrence. Par exemple, le diéthylphthalate inhibe la germination chez l'Amaranthe et l'activité inhibitrice de l'acide gallique est également capable de bloquer le développement des racines et plantules de nombreuses espèces à de très faibles concentrations. Ces éléments ont conduit à une diminution de 75% de la biomasse des adventices dans les parcelles de sarrasin (Cawoy, 2007). De récentes études tendent à suggérer l'hypothèse d'une reconnaissance hétérosécificque, le sarrasin modifierait son exsudation racinaire en fonction des espèces végétales présentes dans son voisinage. L'étude menée par Gfeller et al. (2018) sur la modification des exsudats racinaires de *F. esculentum* en présence d'*Amaranthus retroflexus*, a montré une augmentation de 600 marqueurs. Quatre des 15 molécules les plus abondantes ayant présenté cette augmentation ont pu être identifiées, dont l'allélochimique L-Tryptophane.

Le sarrasin commun possède également la capacité d'accumuler certains éléments traces tels que le chrome, l'aluminium et le plomb dans ses tissus, sans que sa croissance ne soit altérée (Cawoy, 2007). Ce qui en fait une candidate intéressante pour les méthodes de décontamination des sols pollués par phytoremédiation.

De plus, le sarrasin est considéré comme une culture d'engrais vert efficace en raison de sa croissance rapide et de sa biomasse élevée. Il favorise la séquestration du phosphore et possède un taux de décomposition rapide et une litière de haute qualité (Jacquemart et al., 2012). L'incorporation du sarrasin dans le sol en améliore la qualité en augmentant sa porosité et en optimisant la texture de la couche supérieure mais réduit également le niveau d'azote (Farooq et al., 2016).

Enfin, le sarrasin peut être utilisé comme culture fourragère. Cependant, il contient de la fagopyrine, surtout présente dans les feuilles. Ingérée en grande quantité, cette substance peut provoquer une réaction de photosensibilité, appelée fagopyrisme, chez le bétail (Duval, 1995).

Nutrition

En tant que pseudo-céréale, l'un des principaux atouts du sarrasin est l'absence de gluten dans sa farine qui la rend consommable par les personnes intolérantes. Cependant, cela la rend également non panifiable à moins d'être mélangée à d'autres types de farines, elle est donc généralement consommée sous d'autres formes tels que des nouilles ou des galettes à titre d'exemple (Cawoy, 2007). De nombreux facteurs tels que la variété, le stade de développement ou les conditions de croissance influencent la teneur en divers éléments présents dans les différents organes de la plante. Les graines de sarrasin sont riches en protéines, elles en contiennent entre 13% et 15% dont la moitié est constituée de globuline. La composition en acides aminés du sarrasin est équilibrée,

notamment les acides aminés essentiels, et ne varie pas avec la variété (Jacquemart et al., 2012; Sia, 2020). Par rapport aux autres céréales, la quantité de lysine, indispensable à la synthèse de certaines protéines (Tomé and Bos, 2007), et d'arginine, impliquée dans la réponse immunitaire et dans la régulation de la croissance (Tapiero et al., 2002), est particulièrement élevée. La quantité d'acides gras insaturés est 3,8 fois plus élevée que celle d'acides gras saturés. Les graines de sarrasin sont riches en vitamines, principalement du groupe B, et en minéraux (P, K, Mg, Ca, Fe, Zn, Mn, B et Cu). Concernant les fibres, elles sont principalement présentes dans le péricarpe, et donc dans le son, qui en contient 40% dont 25% sont hydrosolubles. En plus des graines, les jeunes pousses et le miel peuvent également être consommés. Les pousses sont particulièrement intéressantes puisqu'elles présentent un taux de lysine et de vitamine C respectivement 7 et 30 fois plus important que dans les grains (Jacquemart et al., 2012).

Malgré son intérêt nutritionnel, il est important de préciser que certaines études ont identifié au moins cinq allergènes majeurs parmi les protéines présentes chez le sarrasin commun (Farooq et al., 2023). La réaction allergique est immédiate chez les personnes sensibles et peut être déclenchée par ingestion ou inhalation. En Asie, le sarrasin est l'un des cinq allergènes alimentaires les plus courants (Baruteau et al., 2005). En France, 7,8% des réactions allergiques graves signalées en 2004 étaient dues au sarrasin.

Santé

Le sarrasin commun offre de nombreux bénéfices pour la santé en prévenant de nombreuses maladies, notamment grâce à sa teneur élevée en antioxydants. Il contient de grandes quantités de composés phénoliques, en particulier la rutine qui se retrouve principalement dans les organes aériens de la plante (Jacquemart et al., 2012). Ce composé est un antioxydant et un anti-inflammatoire puissant qui joue un rôle crucial dans la prévention des maladies cardiovasculaires en limitant la coagulation des plaquettes, en réduisant l'inflammation et en contrôlant la pression sanguine (Ahmed et al., 2014; Cawoy, 2007). Il limite également la libération de cholestérol dans le sang en protégeant les lipoprotéines de basse densité (LDL) de l'oxydation.

Le sarrasin contribue également à la régulation de certains types de diabète grâce à des substances actives telles que les fagopyritols et le D-chiro-inositol, qui diminuent les taux de glucose et d'insuline dans le sang (Steadman et al., 2000). Les fibres qu'il contient ralentissent l'absorption des glucides et inhibent la formation des calculs biliaires en régulant la synthèse de l'acide biliaire (Cawoy, 2007; Jacquemart et al., 2012). De plus, les lignanes végétaux présents dans ses graines sont métabolisés en lignanes animales, dont l'entérogalactone qui réduit le risque lié à certains cancers hormono-dépendants (Cawoy, 2007).

2. Réponses générales des plantes aux stress

De nombreux facteurs limitent la productivité des cultures, certains peuvent être d'origines biotiques, imposés par les organismes vivants, et d'autres abiotiques, provoqués par un défaut ou excès de l'environnement physicochimique. Le nombre et l'intensité des facteurs de stress ont significativement augmenté avec l'activité humaine et les changements environnementaux qui en découlent. De plus, ces stress peuvent interagir entre eux et donner des effets synergiques, antagonistes ou additifs (Zandalinas and Mittler, 2022).

Une plante est dite stressée lorsque sa croissance, son développement ou sa productivité sont affectés par un facteur externe. En raison de leur immobilité, les plantes sont contraintes de s'acclimater à ces éléments perturbateurs qui peuvent survenir tout au long de son cycle de vie et potentiellement causer des dommages physiologiques et métaboliques (Pravia, 2023). Avec le temps, les plantes poussant dans divers environnements se sont probablement adaptées de manière à en minimiser l'impact sur leur fonctionnement. Elles peuvent réagir en adoptant trois types de stratégies souvent complémentaires. Elles peuvent "échapper" aux contraintes en ajustant les stades ou organes sensibles pour éviter les périodes ou lieux de stress, "résister" en atténuant les symptômes visibles, ou encore "tolérer" les contraintes en développant des mécanismes qui, malgré la présence de symptômes, réduisent leur impact négatif (Gouache et al., 2014).

Quelles que soient la ou les stratégies adoptées, l'exposition à un stress provoque une série de réponses impliquant des modifications d'ordre morphologiques, physiologiques et biochimiques (Cawoy, 2007). La Figure 5 illustre le mécanisme de réponse des plantes à différents stress abiotiques.

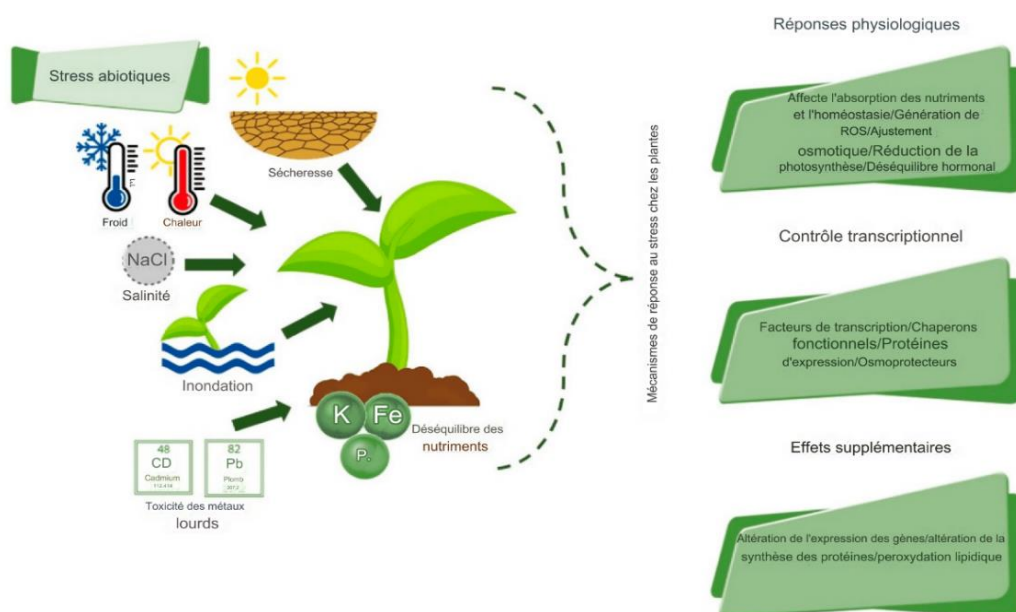


Figure 5: Mécanismes généraux des plantes en réponse à un stress abiotique (dos Santos et al., 2022)

Certaines de ces réponses, comme celles affectant la transcription des gènes, sont très variables et spécifiques à un type de stress, tandis que d'autres sont très fréquentes, comme celles affectant le métabolisme ce qui conduit souvent à une réduction de la croissance (Zhang and Sonnewald, 2017). La suite de ce travail discutera des effets des stress abiotiques, et plus précisément des effets du stress hydrique en cas de sécheresse et des effets du stress thermique en cas d'élévation des températures.

a. Stress hydrique

La sécheresse est l'un des facteurs les plus limitant en agriculture à l'échelle mondiale. Selon les estimations du GIEC, 25% des pertes de rendement agricole enregistrées entre 1961 et 2006 sont directement imputables au manque d'eau et ces valeurs pourraient encore augmenter de 18% avant la fin du siècle (Bezner Kerr et al., 2022). En 2021, plus de 364 millions d'hectares de terre agricole étaient équipés de systèmes d'irrigation dans le monde afin de limiter les pertes. Au total, cela correspond à plus de 935 milliards de m³ d'eau déversés dans les champs au cours de la même année (AQUASTAT, 2024).

Le stress hydrique est souvent défini comme un état où la demande en eau dépasse les ressources disponibles pendant une certaine période, ce qui correspond à une évapotranspiration plus importante que l'absorption d'eau par la plante (AquaPortail, 2024). Cette définition correspond davantage à une situation de déficit hydrique, un excès d'eau peut également provoquer un état de stress en limitant l'apport en oxygène (Pravia, 2023). L'exposition des plantes à un déficit hydrique entraîne de multiples changements physiologiques et biochimiques tels que la perte de turgescence, la modification du volume cellulaire, la perturbation du potentiel hydrique, la perte d'intégrité et de la forme des membranes, un changement dans la concentration en solutés, ainsi que la dénaturation des protéines. Les plantes peuvent avoir des réponses variables au stress selon son intensité et sa durée, mais aussi selon l'espèce et le stade de développement (dos Santos et al., 2022; Kamatchi et al., 2024). Les stades les plus sensibles sont la croissance des plantules, la germination et la phase reproductive (Kim et al., 2024; Saini, 1997).

Le manque d'eau se manifeste en premier lieu au niveau cellulaire. Il entraîne d'abord une diminution de la turgescence. Cette diminution peut modifier la conformation de certaines protéines de la membrane plasmique, induisant ainsi les premiers signaux d'alerte. La turgescence peut cependant être maintenue en évitant, et/ou en tolérant la déshydratation. Dans le premier cas, la plante peut maintenir l'apport en eau par le développement du système racinaire ou du xylème, ou limiter les pertes par la fermeture des stomates et la diminution de la surface foliaire. Dans le second cas, la plante peut

modifier l'élasticité de ses parois et/ou accumuler des solutés (Kamatchi et al., 2024; Liu et al., 2005). Les perturbations de l'équilibre osmotique sont compensées par la synthèse et l'accumulation d'osmolytes. La diminution de la conductance stomatique et du potentiel hydrique survient par la suite. La concentration interne en CO₂ et le taux de fixation du carbone diminuent également (Zhang and Sonnewald, 2017), ce qui a pour conséquence majeure de réduire la croissance, principalement au niveau des parties aériennes afin de limiter l'évapotranspiration (Cawoy, 2007; Zhang and Sonnewald, 2017).

La fermeture des stomates entraîne une réduction de l'activité photosynthétique (Cawoy, 2007), aggravée par un déséquilibre dans la capture et l'utilisation de la lumière ainsi qu'une diminution de l'efficacité de la carboxylation (Hasanuzzaman et al., 2020; Zhang and Sonnewald, 2017). La production excessive d'espèces réactives de l'oxygène (ROS), entraînée par le surplus d'énergie lumineuse dans les photosystèmes, cause des modifications réversibles ou irréversibles des biomolécules telles que les lipides, les protéines, l'ADN, les glucides et les acides nucléiques. Bien que les ROS soient naturellement produites, leur surproduction induit de nombreux dommages oxydatifs, comme la peroxydation lipidique, qui endommage les membranes cellulaires et provoque la formation de composés aldéhydes altérés, tels que le malondialdéhyde (MDA), l'acroléine ou encore le 4-hydroxy-2-nonéanal. La présence de ces composés est indicatrice du stress oxydatif chez la plante (Hasanuzzaman et al., 2020). Les cellules réagissent pour prévenir les dommages oxydatifs en produisant des métabolites antioxydants et des enzymes détoxifiantes (Figure 6) (Zhang and Sonnewald, 2017). C'est le cas notamment des flavonoïdes, de la famille des polyphénols, pour lesquels l'expression des gènes de biosynthèse est significativement plus importante lors de l'exposition au stress. Ils participent aux mécanismes de défense en piégeant les radicaux libres et en protégeant les membranes contre la peroxydation lipidique (Hasanuzzaman et al., 2020).

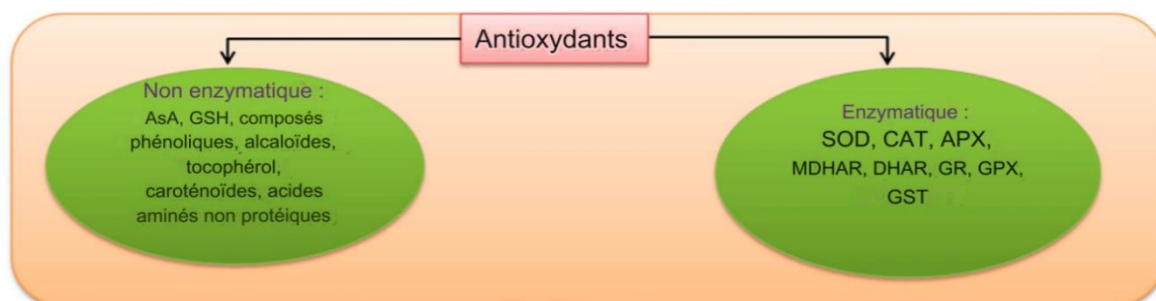


Figure 6: Types d'antioxydants impliqués dans les mécanismes de défenses contre le stress oxydatif chez les plantes avec : AsA, ascorbate ; GSH, glutathion ; SOD, superoxyde dismutase ; CAT, catalase ; POX, peroxydases ; APX, ascorbate peroxydase ; MDHAR, monodéhydroascorbate réductase ; DHAR, déhydroascorbate réductase ; GR, glutathion réductase ; GPX, glutathion peroxydase ; GST, glutathion S -transférase (Hasanuzzaman et al., 2020)

Parmi les métabolites souvent cités dans la littérature, on retrouve également l'acide abscisique (ABA) et l'acide ascorbique (AsA) (Hasanuzzaman et al., 2020; Selwal et al., 2022). L'ABA est une hormone végétale, également appelée hormone du stress, impliquée dans de nombreux processus physiologiques et diverses réponses sous stress environnementaux, comme notamment la fermeture des stomates permettant à la plante de mieux résister au stress hydrique (Leung et al., 2012; Selwal et al., 2022). Tandis que l'AsA est une coenzyme et un puissant antioxydant hydrosoluble qui participe notamment à la neutralisation des ROS excédentaires en donnant des électrons. De plus, elle est connue pour réguler l'état hydrique cellulaire et intervient dans de nombreuses voies de biosynthèse des phytohormones (Hasanuzzaman et al., 2020). Le déficit hydrique est perçu dans les racines lorsque le potentiel hydrique du sol est faible. De l'AsA y est alors synthétisé puis transporté vers les feuilles par le xylème. Les cellules de garde sont également capables d'en synthétiser afin de répondre en cas de changements d'humidité atmosphérique. La conductance stomatique et la turgescence des cellules de garde sont alors affectées de manière à induire la fermeture des stomates (Zhang and Sonnewald, 2017).

Les effets d'un déficit hydrique pendant la formation des structures reproductrices se manifestent par une réduction du nombre d'inflorescences et de fleurs produites. La fertilité des fleurs peut également être affectée, ce qui entraîne une diminution de la production de graines. Les organes reproducteurs peuvent présenter des anomalies structurelles et/ou fonctionnelles durant le développement floral, entraînant un échec de la fécondation ou un avortement précoce des graines et fruits. Lorsque les graines sont plus matures, la sécheresse a davantage tendance à diminuer leur taille et leur masse sans provoquer de perte supplémentaire (Desclaux et al., 2000).

b. Stress thermique

Le stress thermique se définit par l'exposition à une température qui dépasse les seuils définis par les plantes durant une période suffisante pour leur causer des dommages irréversibles au niveau de la croissance et du développement. L'effet du stress thermique dépend de l'intensité, la durée et l'amplitude de variation de la température (Wahid et al., 2007). Une augmentation modérée de la température accélère généralement le développement de la plante. Tandis que des températures trop élevées peuvent provoquer des dommages physiologiques et métaboliques (Figure 7), et des températures trop basses peuvent interrompre la croissance ou provoquer la formation de cristaux de glace (Pravia, 2023; Wahid et al., 2007).

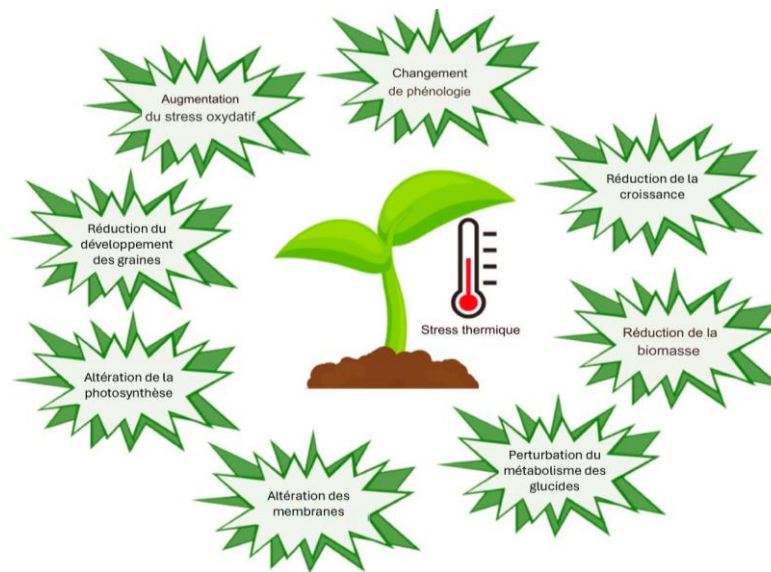


Figure 7: Principaux effets déclenchés par le stress thermique sur les plantes (dos Santos et al., 2022)

L'élévation des températures due aux activités humaines représente une menace croissante pour la production agricole mondiale. Selon les estimations actuelles du GIEC, la température mondiale moyenne a déjà augmenté de 1,1°C depuis la période préindustrielle et ce chiffre devrait atteindre 3,2°C d'ici la fin du siècle, avec une augmentation des épisodes climatiques extrêmes (Bezner Kerr et al., 2022). Au niveau des cultures, ces événements peuvent conduire à des pertes importantes de production et à la réévaluation des zones et périodes de culture. De façon générale, une augmentation momentanée de 10 à 15 °C au-dessus de la normale est considéré comme un stress thermique.

Des dégâts cellulaires peuvent aussi bien être provoqués par une brève exposition à des températures intenses que par une exposition prolongée à des températures modérément élevées. Dans le premier cas, des lésions membranaires peuvent être causées par l'altération des protéines et l'augmentation de la fluidité des lipides membranaires. Dans le second cas, les dégâts comprennent l'inactivation d'enzymes chloroplastiques et mitochondriales, l'inhibition de la synthèse des protéines, la dégradation des protéines et la perte de l'intégrité de la membrane (Wahid et al., 2007). Ces différents facteurs perturbent l'équilibre redox, aboutissant à un stress oxydatif causé par la production de ROS. De plus, le stress thermique réduit la production de phytohormones et d'antioxydants, ainsi que la transcription et la traduction des protéines de choc thermique essentielles à la transduction du signal en réponse au stress thermique (dos Santos et al., 2022; Wahid et al., 2007).

Les chloroplastes, particulièrement sensibles à la chaleur, réagissent aux changements de ROS et de l'état redox au niveau cellulaire. Ils réagissent comme des capteurs de

stress thermique et génèrent des signaux qui déclenchent rapidement un réseau de signalisation spécifique (dos Santos et al., 2022).

Les plantes réagissent au niveau morphologique notamment par l'allongement des pétioles, la flexion des feuilles vers le haut et une réduction de la biomasse totale. Ces processus sont contrôlés par la synthèse d'hormones végétales, respectivement l'auxine et l'éthylène. Les niveaux d'auxine ne sont cependant pas affectés uniformément dans les différents tissus. Pour certaines espèces, l'augmentation de température entraîne une diminution des niveaux d'auxine dans les anthères, ce qui altère le développement des grains de pollen (Zhang et Sonnewald, 2017).

De façon générale, l'élévation des températures inhibent le développement des organes reproducteurs pour de nombreuses espèces. Par exemple, la chaleur induit une chute des fleurs pour les plants de tomates via une réduction des sucres réducteurs et du taux d'importation de carbone. Les plantes sont affectées par les perturbations engendrées entre les organes sources qui produisent les sucres et les organes puits qui les utilisent ou les stockent (Zhang et Sonnewald, 2017). Les effets varient selon le stade de développement mais la phase reproductive y est particulièrement sensible. Une étude menée sur le haricot vert (Jifon and Wolfe, 2005) a montré que l'exposition de cette plante à des températures élevées est associée à une augmentation du taux de photosynthèse durant la croissance végétative. Tandis que le développement des graines (organe puit) des plantes plus âgées est fortement réduit (Wahid et al., 2007; Zhang et Sonnewald, 2017). La concentration en sucres a donc augmenté dans les feuilles, entraînant l'inhibition de la photosynthèse. De plus, la photosynthèse est également impactée de façon directe par la température. La chaleur a pour effet de diminuer le taux de carboxylation de la Rubisco, en particulier pour les plantes en C_3 (Wahid et al., 2007), et d'inhiber le transport maximal des électrons. Ces changements, combinés à une diminution de la concentration interne en CO_2 dans les feuilles, accroissent la photorespiration en augmentant la réaction d'oxygénation de Rubisco et réduisant la carboxylation (dos Santos et al., 2022; Zhang et Sonnewald, 2017). De plus, la respiration sombre augmente également. Ces facteurs contribuent ensemble à une diminution de l'efficacité photosynthétique (Zhang and Sonnewald, 2017).

En absence de contrainte hydrique, les plantes peuvent se refroidir par transpiration en ouvrant leurs stomates (Zandalinas et Mittler, 2022). Ce mécanisme a néanmoins ses limites puisque des températures élevées impliquent souvent une diminution de la disponibilité en eau. La nécessité de limiter les pertes d'eau, additionnée à l'altération de l'appareil photosynthétique, entraîne la fermeture des stomates et l'augmentation de la densité stomatique afin de diminuer la transpiration (dos Santos et al., 2022; Wahid et al., 2007).

III. Matériel et méthodes

1. Matériel végétal

Cette étude a porté sur quatre variétés de sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) dont deux sont des variétés indéterminées, La Harpe et Lileja, et deux sont des variétés déterminées, Devyatka et Drushina. Les graines de la variété La Harpe ont été achetées chez Graines Girerd (France), celles de la variété Lileja ont été obtenues auprès du Cepicop (Belgique) et celles des variétés Devyatka et Drushina ont été fournies par Tobias Schmid (Omya (Schweiz) AG, Suisse) et Freidrich Longin (University of Hohenheim, Allemagne).

2. Conditions de culture

Les semis ont été réalisés en serre le 4 octobre 2023. 60 graines de chaque variété ont été semées dans des terrines contenant du terreau (terreau pour professionnels DCM). Un total de 240 graines a été réparti dans 6 terrines contenant chacune 40 graines. Celles-ci ont été recouvertes d'une plaque vitrée puis placées en serre et arrosées deux fois par semaine. Les plaques ont été retirées après germination des graines. Les conditions en serre présentaient une température de $21 \pm 0,5^\circ\text{C}$, une humidité relative de $60 \pm 5\%$ et une photopériode de 14h. En plus de l'éclairage naturel, les plantes ont été exposées à un éclairage artificiel LED bleu et rouge en rapport 100/100 LumiGrow pro 650 Watts quand l'éclairage naturel n'était pas suffisant afin de maintenir une intensité lumineuse minimum de $120 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$.

Tableau 1: Taux de germination en serre des différentes variétés de sarrasin commun

La Harpe	Lileja	Devyatka	Drushina
86,7%	88,3%	81,7%	85,0%

Le 19 octobre 2023, deux semaines après le semis, 40 plantules de chaque variété ont été repiquées avec le même terreau dans des pots individuels et réparties équitablement en 4 groupes selon les conditions de l'expérience :

- WW21 : groupe témoin non soumis au stress avec une température de 21°C et un arrosage 3 fois par semaine (lundi, mercredi et vendredi).
- WS21 : groupe soumis au stress hydrique avec une température de 21°C et un arrosage 2 fois par semaine (lundi et vendredi).
- WW28 : groupe soumis au stress thermique avec une température de 28°C et un arrosage 3 fois par semaine (lundi, mercredi et vendredi).
- WS28 : groupe soumis à un stress mixte thermique et hydrique avec une température de 28°C et un arrosage 2 fois par semaine (lundi et vendredi).

La seconde serre accueillant les plantes soumises au stress thermique présentait des conditions de lumières identiques, une température de $28 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ et une humidité relative de $45 \pm 5\%$. La différence d'humidité relative n'étant initialement pas prévue, celle-ci a été corrigée ultérieurement, le 15 novembre, à $60 \pm 5\%$. La photopériode a également été revue à 16h dans les deux serres à la même date.

Afin d'homogénéiser la quantité de lumière reçue par chaque variété dans la serre, les plantes ont été réparties tel que représenté à la Figure 8.

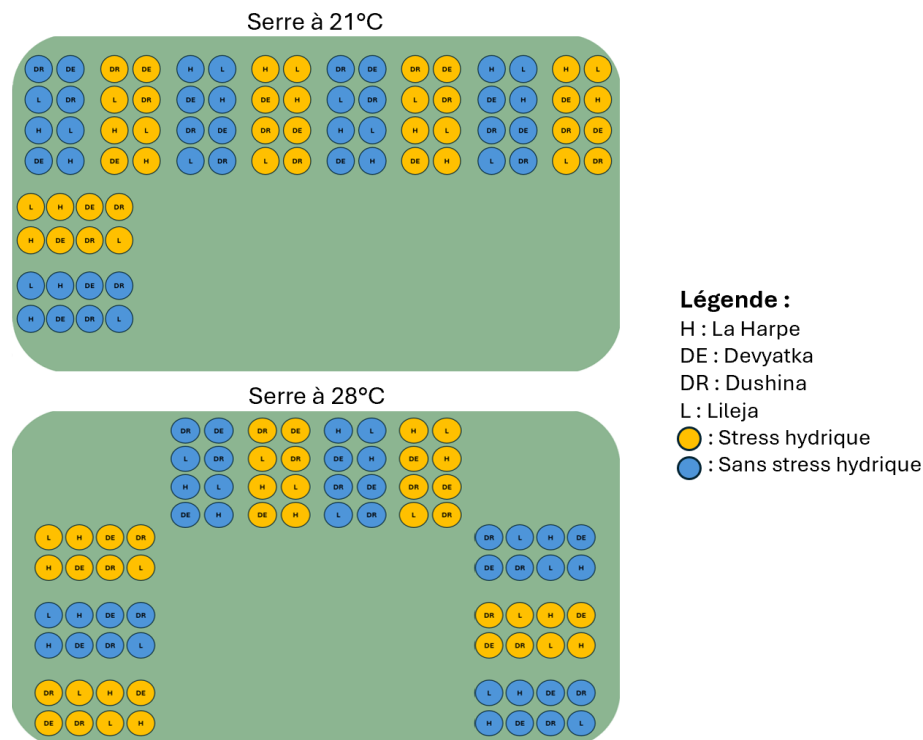


Figure 8 : Distribution des plants de sarrasin

L'expérience a duré au total 77 jours durant lesquels le stress hydrique a été contrôlé 2 fois par semaine à l'aide d'une sonde (ProCheck, Decagon Devices Inc.) permettant de mesurer la teneur volumique en eau du sol (VWC). La VWC des plantes sous conditions WW a été maintenue proche de la capacité au champ à $45 \pm 5\%$, alors que celle des plantes WS a été maintenue à $20 \pm 5\%$.

3. Mesures non destructives

A partir de l'application des stress, différentes mesures non destructives ont été prises de façon ponctuelle ou régulière afin de suivre l'évolution de l'état morphologique et physiologique des plantes.

a. Mesures morphologiques

Les premières mesures morphologiques ont été prises au 21^e jour de culture. Différents comptages ont été réalisés toutes les 2 semaines sur 6 plantes par variété et par condition pour un total de 96 plantes mesurées. Les mesures en question sont :

- Le nombre de feuilles par plante : cette mesure ne tient compte que des feuilles déroulées de la plante et exclut les cotylédons ainsi que les feuilles mortes ou en cours de formation.
- Le nombre de nœuds par plante : tous les nœuds sont comptés à l'exception de celui des cotylédons.
- Le nombre d'inflorescences par plante : toutes les inflorescences présentant ou ayant présenté des tépales blancs sont comptées.
- Le nœud de première inflorescence : compté lors de la seconde série de mesures.
- La taille de la plante : à la fin de la culture, la hauteur des plantes a été mesurée de la surface du sol jusqu'à l'apex.

Les plantes ayant fait l'objet de ces mesures ont été numérotées afin de pouvoir réitérer les mesures sur les mêmes individus.

b. Mesures physiologiques

Chlorophyllomètre SPAD

Le SPAD (Panomex Inc., India) utilise l'absorbance dans le domaine de l'infrarouge pour donner une valeur indicatrice de la teneur en chlorophylle et déterminer la teneur en azote. Au cours de l'étude, l'appareil a été calibré avant utilisation en refermant la pince dans le vide, les feuilles ont ensuite pu être placées dans la pince. Les mesures ont été prises sur la feuille axillante de la première inflorescence ou, à défaut, sur une feuille grande et verte située plus haut. Trois mesures ont été effectuées pour chaque feuille sur trois plantes par variété et par condition. Deux séries de mesures ont été réalisées, la première le 20 novembre et la seconde le 12 décembre.

InfraRed Gas Analyzer IRGA

L'IRGA (ADC BioScientific Ltd., Hoddesdon, Royaume-Uni) utilise l'absorption de la lumière infrarouge par les molécules de CO₂ et d'H₂O gazeux pour mesurer la photosynthèse nette instantanée (A_i), la transpiration instantanée (E_i), la conductance stomatique instantanée (G_s), la concentration interne en CO₂ dans les chambres sous stomatique (C_i), l'efficacité du photosystème II (phiPSII) et le « photochemical quenching » qui est la part d'énergie lumineuse utilisée pour la photosynthèse (qP). Cette mesure, faite de façon ponctuelle à une intensité lumineuse de 1000 μmol.m⁻².s⁻¹, a été

réalisée le 12 décembre, à la fin de la culture. Elle a été effectuée sur trois plantes par variété et par condition, avec une mesure prise par feuille.

4. Mesures destructives

a. Teneur en eau (poids frais, poids sec)

Afin de déterminer la teneur en eau (WC) dans les différents organes, les feuilles, tiges et inflorescences de trois plantes par variété et par condition, soit un total de 144 échantillons, ont été pesés et placés dans des enveloppes séparées au moment de la récolte. Les enveloppes ont ensuite été placées dans une étuve 72h à 70°C et leur contenu pesé après séchage. Les teneurs en eau ont été déterminées grâce à la formule:

$$WC = \frac{(\text{poids frais} - \text{poids sec})}{\text{poids frais}} \times 100$$

b. Dosages biochimiques

Pour étudier l'impact des stress appliqués sur les paramètres biochimiques, les feuilles et inflorescences de trois plantes par variété et par condition, soit un total de 96 échantillons, ont été récoltées et séparées à la fin de la culture. Ces échantillons ont été immédiatement plongés dans de l'azote liquide puis conservés à -80 °C. Ils ont ensuite été broyés dans de l'azote liquide pour être utilisés comme matériel dans les dosages biochimiques.

MDA

La concentration en malondialdéhyde (MDA) a été déterminée sur les feuilles selon la méthode de Heath et Packer (1968) avec quelques adaptations. Le MDA est produit lorsque des ROS provoquent la peroxydation des lipides polyinsaturés des membranes cellulaires (Hasanuzzaman et al., 2020), et son dosage permet de mesurer le niveau de stress oxydatif dans les cellules.

Environ 0,25 g d'échantillon de feuilles broyées ont été mélangés dans un tube falcon avec 5 ml du solvant d'extraction, composé d'acide trichloroacétique (TCA) 5% contenant 1,25% de glycérol. Les échantillons ont été centrifugés à 12000 g pendant 10 minutes à 4°C pour ensuite récupérer 2 ml de surnageant par filtration. 1 ml de chaque surnageant a été mélangé à 1 ml d'acide thiobarbiturique (TBA) 0,67% tandis que le second millilitre a été mélangé à 1 ml de TCA. Un blanc composé de 1 ml de TCA et 1 ml de TBA a également été préparé tous les 10 échantillons. Les tubes falcon ont été placés 30 minutes à 100°C au bain-marie puis centrifugés à 12000 g pendant 1 minute à 4°C. L'absorbance (Abs) a été mesurée par spectroscopie (UV-1800, Shimadzu Corporation) à 532 nm et à 600 nm de longueur d'onde.

La concentration en MDA (Cc) en nmol/g_{FW} est déterminée via l'équation :

$$Cc = 1000 \times \frac{Abs_{532+TBA} - Abs_{600+TBA} - (Abs_{532-TBA} - Abs_{600-TBA})}{157} \times \frac{Ve}{MF}$$

Où Ve est le volume d'extraction en ml et MF est la masse de matière fraîche en g.

Polyphénols totaux et flavonoïdes

Les teneurs en polyphénols totaux et en flavonoïdes ont été déterminées sur les feuilles et sur les inflorescences et extraits selon la méthode de Zhang et al., (2010) avec quelques modifications. Ces composés sont naturellement présents dans les plantes mais peuvent être produits en plus grande quantité en réponse à un stress oxydatif. Leur dosage permet de mesurer l'activité antioxydante de la plante.

Pour ces dosages, la première étape a consisté à préparer les extraits à partir des échantillons de feuilles et d'inflorescences broyées. Environ 100 mg de chaque échantillon a été mélangé à 2 ml de méthanol à 80% et centrifugé à 12000 g pendant 30 minutes. Les extraits ont été conservés à -20°C.

- Polyphénols totaux : La teneur en polyphénols totaux a été déterminée selon la méthode de Singleton et Rossi (1965). Au début du dosage, une droite d'étalonnage a été réalisée en mélangeant 200 µl d'une solution d'acide gallique, dans du méthanol 80%, avec 2800 µl d'eau milliQ, 200 µl de réactifs de Folin-Ciocalteu et 0,8 ml de Na₂CO₃ 20%. 11 étalons ont été réalisés avec des concentrations d'acide gallique allant de 0 à 500 µg/ml. Les tubes ont été agités et incubés pendant 40 minutes dans un bain-marie à 40°C. L'absorbance (Abs) a ensuite été mesurée par spectroscopie à une longueur d'onde de 760 nm. Pour chaque échantillon, les 200 µl de solution ont été remplacés par la même quantité d'extrait. Les échantillons étant ici trop concentrés, l'expérience a été réalisée avec une dilution (d) 10X (20 µl d'extrait + 180 µl de méthanol 80%).
- Flavonoïdes : Au début du dosage, une droite d'étalonnage a été réalisée en mélangeant 1 ml d'une solution de quercétine, dans du méthanol 80%, avec 1 ml de AlCl₃ 2%. 11 étalons ont été réalisés avec des concentrations de quercétine allant de 0 à 50 µg/ml. Les tubes ont été agités et incubés à l'obscurité pendant 10 minutes. L'absorbance (Abs) a ensuite été mesurée par spectroscopie à une longueur d'onde de 440 nm. Pour chaque échantillon, les 1 ml de solution ont été remplacés par la même quantité d'extrait. Les échantillons étant ici trop concentrés, l'expérience a été réalisée avec une dilution (d) 5X (200 µl d'extrait + 800 µl de méthanol 80%).

Chaque droite d'étalonnage obtenue correspondait à une équation de type $y=ax+b$ où y est l'absorbance et x est la concentration. Les concentrations en flavonoïdes et polyphénols totaux en mg/g_{FW} sont déterminées via l'équation :

$$CC = \frac{(Abs - Abs_{BLC}) - b}{a} \times d \times \frac{Ve}{MF}$$

Où Abs_{BLC} est l'absorbance du blanc, Ve est le volume d'extraction en ml et MF est la masse de matière fraîche en mg.

5. Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées au moyen du logiciel jmp. 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 au préalable. Des ANOVA 3 ont été utilisés pour tester l'effet de la variété, du stress thermique, du stress hydrique et de leurs interactions sur les différents paramètres étudiés avec un niveau de confiance de 95% (Tableau 6 en annexe). Le test de Tukey a ensuite été utilisé afin de réaliser des comparaisons multiples. Les résultats de ce test sont présentés dans les tableaux et graphiques de la section IV sous forme de lettre avec différentes polices. Les résultats intrinsèques à chaque variété sont écrits en minuscule dans une police qui leur est propre. Les lettres majuscules correspondent aux résultats de la comparaison des différents stress indépendamment de la variété et les lettres en gras et majuscule correspondent aux résultats de la comparaison des différentes variétés indépendamment du stress appliqué. Afin de faciliter la lecture des graphiques, ces dernières ne sont données que lorsque le paramètre est affecté par la variété.

Les résultats sont présentés sous forme de moyenne \pm écart-type dans les tableaux et graphiques. Pour les données morphologiques, certains paramètres ont été mesurés régulièrement tout au long de la culture. Pour ces mesures, les tests statistiques ont été réalisés sur base des dernières données mesurées en fin de culture.

IV. Résultats

1. Paramètres environnementaux

Bien que l'arrosage ait été adapté dès le repiquage des plantes, l'humidité du sol n'a diminué qu'après plusieurs jours. Par conséquent, le stress hydrique est considéré comme ayant été appliqué à partir du 23e jour de culture. La Figure 9 montre qu'à cette date, l'ensemble des traitements présentaient un VWC de 45-50%. Le VWC du sol dans les pots des plantes soumises à la condition WS a diminué jusqu'à atteindre un plateau avec des valeurs inférieures à 15%. Concernant les plantes soumises à la condition WW, les plantes témoins ont maintenu un VWC du sol de 40 à 50% tout au long de l'expérience, tandis que celui des plantes stressées à 28°C a diminué pour atteindre des valeurs en moyenne 8,77% plus faibles que celui du groupe témoin.

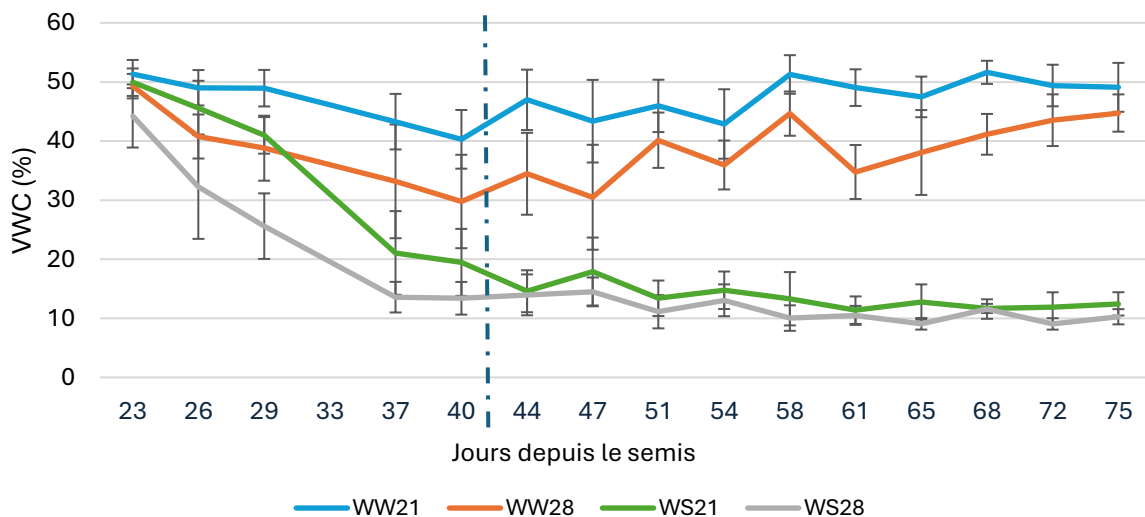


Figure 9: Evolution de la teneur en eau du sol (VWC), avant arrosage, au cours du temps à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28). La ligne verticale tracée au 42e jour de culture indique les modifications d'humidité relative et de photopériode

2. Paramètres de croissance

a. Caractéristiques morphologiques

De façon globale, le nombre de feuilles était similaire entre variétés ($F=1,8128$, $p=0,1516$) mais augmentait sous le stress hydrique ($F=79,9327$, $p<0,0001$) et d'une façon moindre sous stress thermique ($F=12,4561$, $p=0,0007$) (Figure 10, Tableau 6). Pour l'ensemble des variétés, l'effet de la température n'était pas significatif en condition bien arrosée (WW) tandis que sous stress hydrique (WS) son effet n'était significatif que pour la variété La Harpe (Figure 10). Pour chaque variété, l'augmentation du nombre de feuilles suite aux différentes conditions n'a été visible qu'à partir du 40^e jour de culture.

Globalement, la production de feuilles était plus importante en condition de stress mixte (WS28). Une exception a été observée avec la variété Devyatka, dont les plantes en condition WS21 en produisaient davantage, mais cette différence n'est pas statistiquement significative. Pour la condition WS28, La Harpe produisait en moyenne 32% de feuilles en plus que les autres variétés. Indépendamment de la variété, les conditions de stress thermique (WW28) et hydrique (WS21) entraînaient respectivement une augmentation significative du nombre de feuilles de 38% et 113% par rapport à la condition témoin (WW21). Cette valeur atteignait 171% en condition de stress mixte (WS28) sans qu'il n'y ait d'interactions.

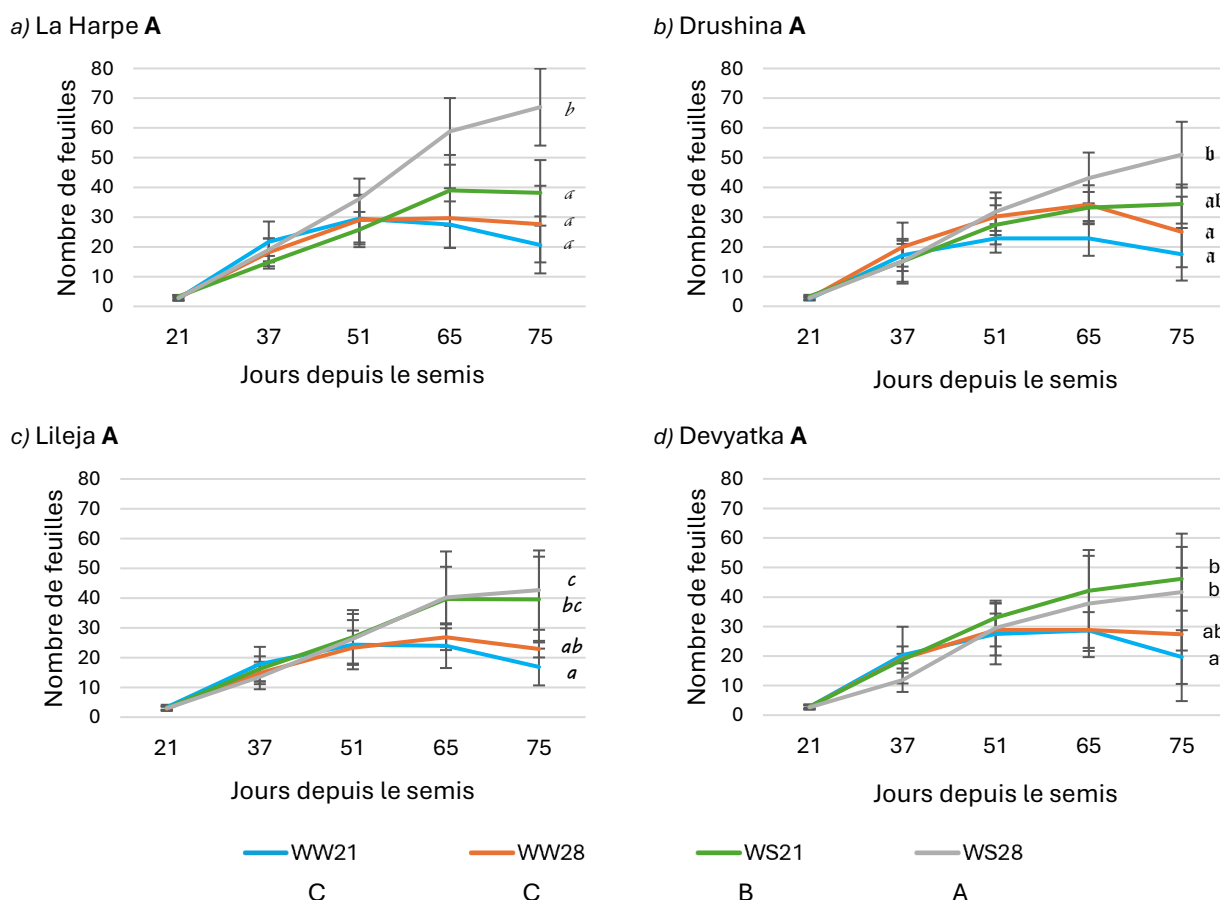


Figure 10: Évolution du nombre de feuilles au cours du temps chez les variétés a) La Harpe b) Drushina c) Lileja d) Devyatka cultivées à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

Concernant le nombre de nœuds, les résultats obtenus étaient similaires à ceux obtenus pour les feuilles. Cela s'expliquait par la présence en moyenne d'une feuille par nœud, une différence plus prononcée se marquait néanmoins à la fin de la culture puisque certaines feuilles étaient sénescentes. Comme pour les feuilles, l'augmentation du nombre de nœuds suite aux différentes conditions n'a été visible qu'à partir du 40e jour de culture. En fin de culture, le nombre de nœuds sur les plantes ayant poussé dans les mêmes conditions était globalement similaire quelle que soit la variété ($F=2,3223$,

$p=0,0814$) mais augmentait avec le stress hydrique ($F=42,0995$, $p<0,0001$) et d'une façon moindre avec le stress thermique ($F=15,6764$, $p=0,0002$). En condition WS28, la variété La Harpe se distinguait néanmoins avec une augmentation de 40% par rapport aux autres variétés (Figure 11, Tableau 6). Indépendamment de la variété, les conditions de stress thermique (WW28) et hydrique (WS21) entraînaient respectivement une augmentation significative du nombre de nœuds de 17% et 37% par rapport à la condition témoin (WW21). Cette valeur atteignait 80% en condition de stress mixte (WS28) sans qu'il n'y ait d'interactions.

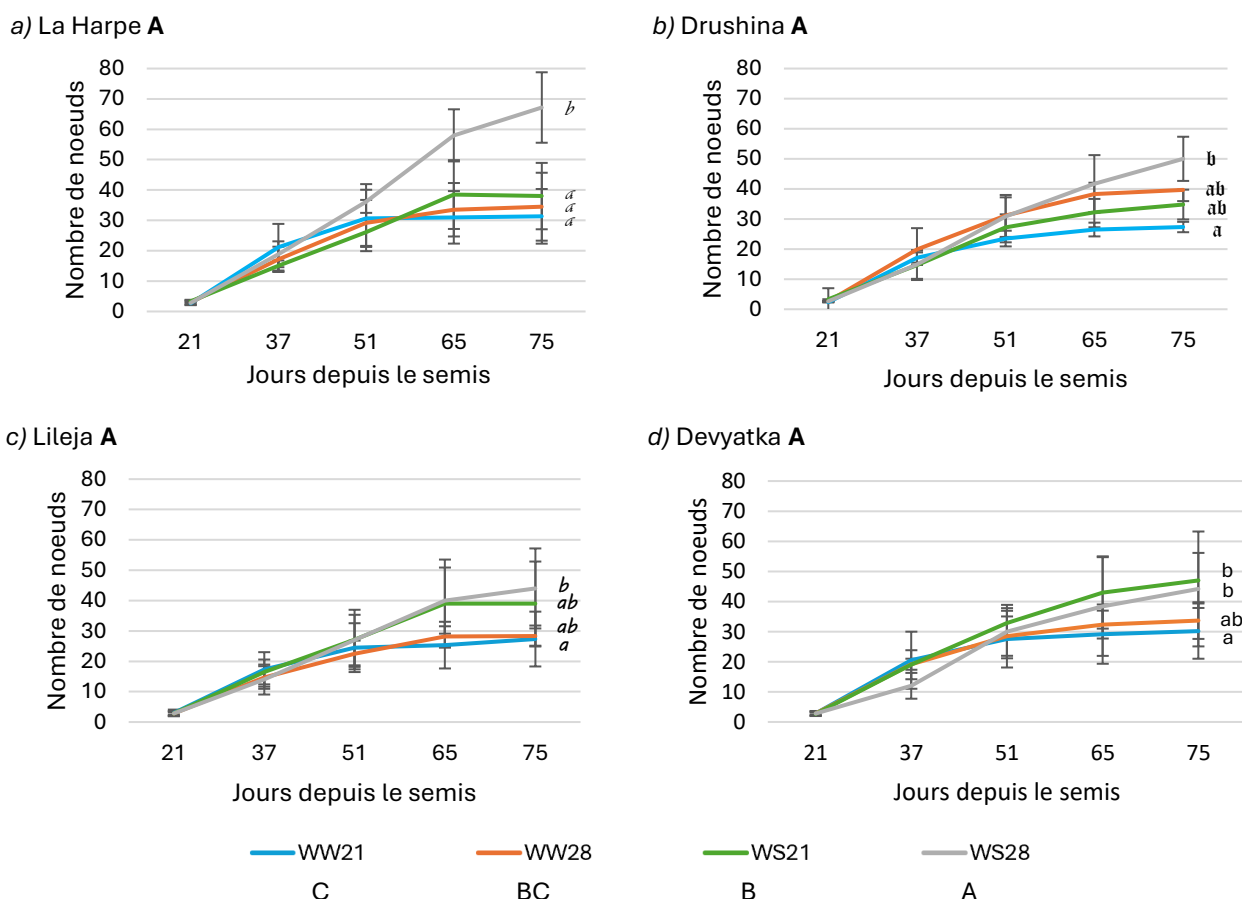


Figure 11: Évolution du nombre de nœuds au cours du temps chez les variétés a) La Harpe b) Drushina c) Lileja d) Devyatka cultivées à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

La taille des plants en fin de culture était en moyenne 20% plus importante pour la variété La Harpe que pour les autres variétés ($F=9,6768$, $p<0,0001$) quelles que soient les conditions appliquées, tandis que celle des autres variétés était similaire entre elles (Figure 12, Tableau 6). En plus d'être affectée par la variété, la hauteur des plantes diminuait avec le stress hydrique ($F=19,8768$, $p<0,0001$) et avec le stress thermique ($F=11,2482$, $p=0,0012$) (Tableau 6). Indépendamment de la variété, les conditions de stress thermique (WW28) et hydrique (WS21) entraînaient respectivement une diminution significative de la taille des plantes de 11% et 14% par rapport à la condition

témoin (WW21). Cette valeur atteignait 22% en condition de stress mixte (WS28) sans qu'il n'y ait d'interactions.

Au sein des variétés, il n'existait pas de différence significative entre les différentes conditions pour Drushina et Lileja tandis que pour La Harpe et Devyatka, les plantes à WS28 et WW 28 étaient significativement plus petites que celles à WW21.

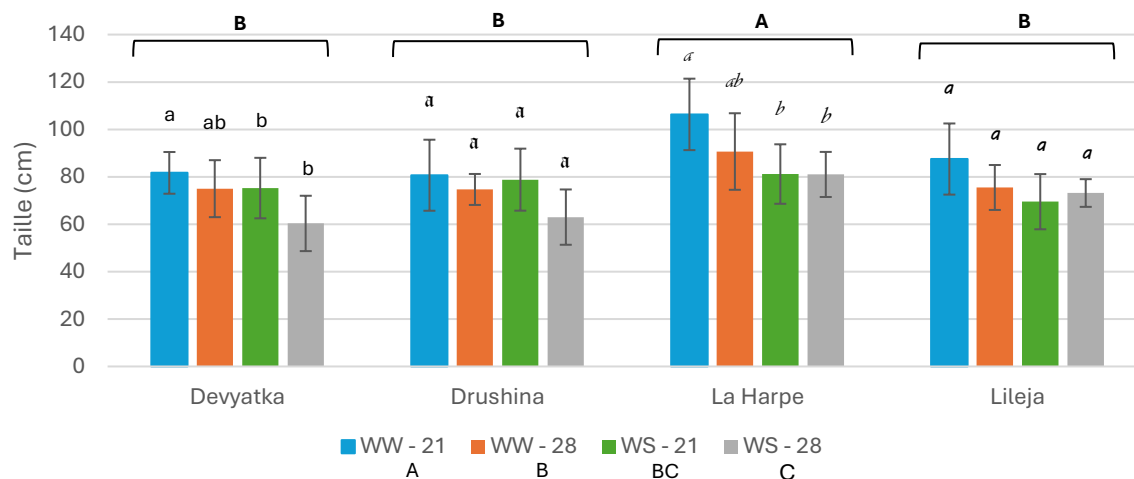


Figure 12: Taille des plants de sarrasins mesurés 75 jours après le semis chez chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

Les inflorescences ont été comptées à partir du 37^e jour après le semis et le nœud d'apparition de la première inflorescence se situait généralement au niveau du 4^e ou 5^e nœud (Figure 13). La variété était le seul facteur affectant ce paramètre (F=5,7595, p=0,0013), aucune différence n'était observée en fonction des conditions de culture (Figure 13, Tableau 6). La variété Lileja a commencé à fleurir plus tôt que la variété La Harpe, tandis que les variétés Devyatka et Drushina avaient un temps de floraison intermédiaire.

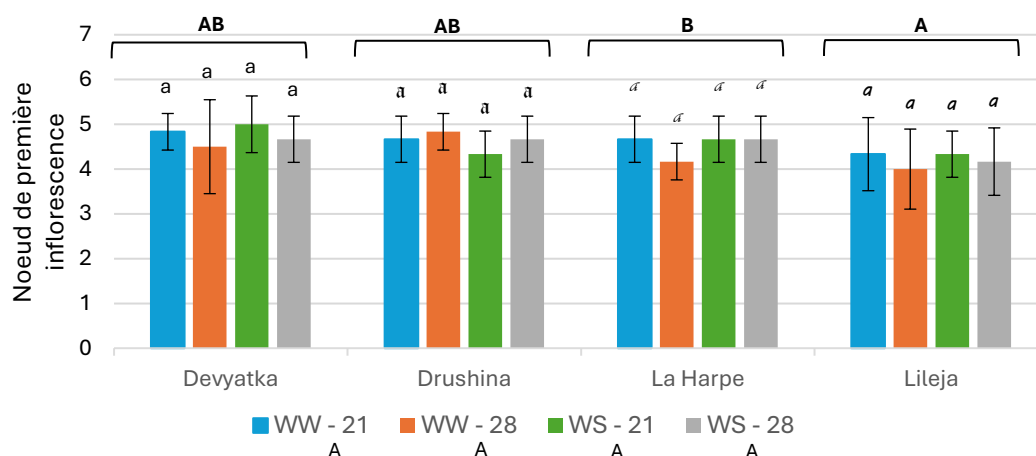


Figure 13: Nœud d'apparition de la première inflorescence chez chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

Globalement, le nombre d'inflorescences variait en fonction de la variété ($F=5,7595$, $p=0,0013$) et augmentait avec le stress thermique ($F=11,9865$, $p=0,0009$) et le stress hydrique ($F=18,5635$, $p<0,0001$). Cependant l'impact des stress n'était significativement visible que pour la variété La Harpe (Figure 14) dont le nombre d'inflorescences était plus important en condition WS28 comparativement aux autres mais cet effet n'était visible qu'à partir du 51^e jour après le semis. En fin de culture, le nombre d'inflorescences était 58% plus élevé à WS28 par rapport à la condition témoin (WW21). Pour toutes les autres conditions et variétés, aucun impact significatif n'était visible (Figure 14, Tableau 6).

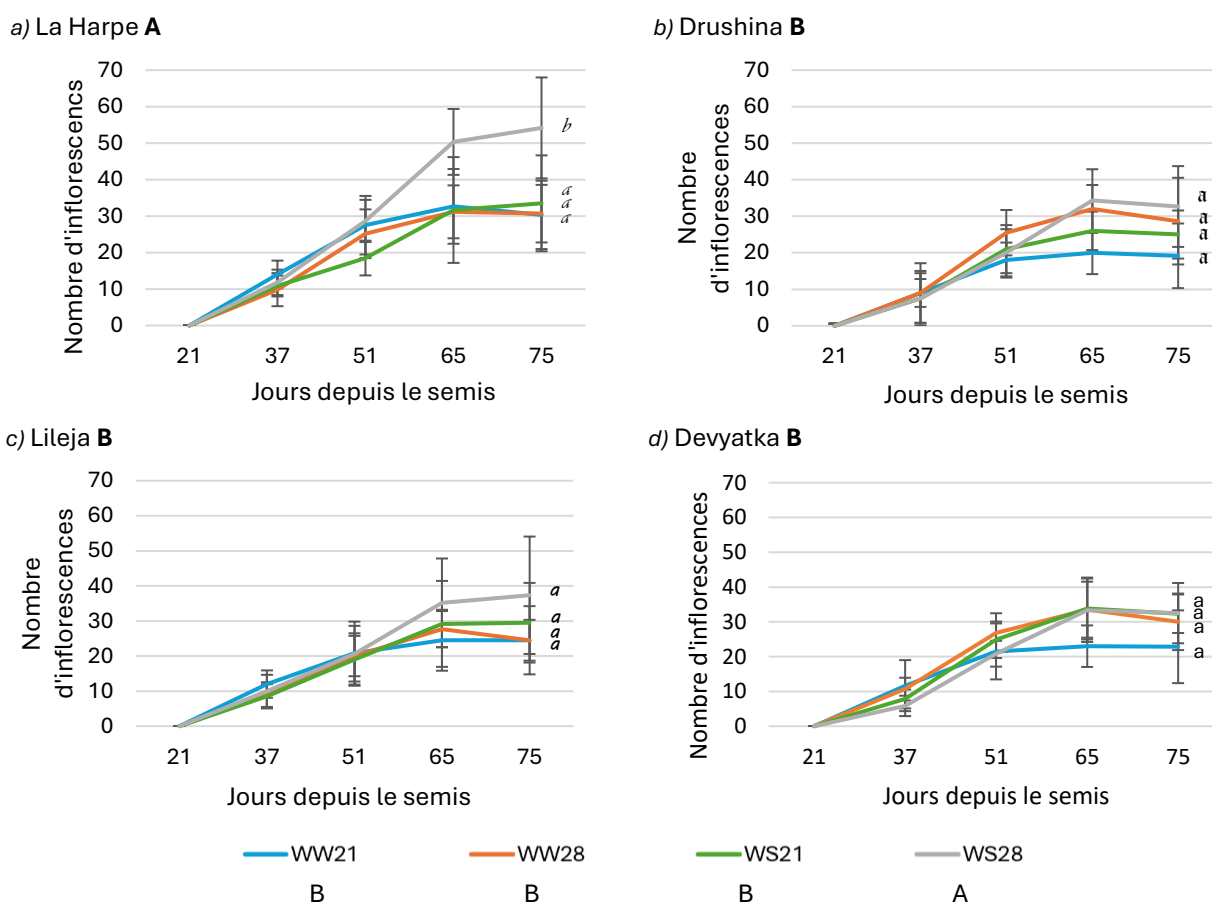


Figure 14: Évolution du nombre d'inflorescences au cours du temps chez les variétés a) La Harpe b) Drushina c) Lileja d) Devyatka cultivées à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

b. Poids frais, poids sec et teneur en eau

Les poids frais et sec des feuilles étaient nettement plus impactés par l'application des stress que ceux des tiges et inflorescences. Ces deux derniers étant impactés uniquement par le stress thermique mais de façon plus importante dans les tiges ($F=17,9417$, $p=0,0002$; $F=23,7823$, $p<0,0001$) que dans les inflorescences ($F=15,9923$, $p=0,0004$; $F=8,9215$, $p=0,0054$) (Tableau 6).

Tableau 2: Poids frais des différents organes mesurés au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

			Poids frais					
			Feuilles		Inflorescences		Tiges	
Devyatka	WW	21	4,56 ± 2,32	b	5,85 ± 2,56	a	12,05 ± 4,02	a
		28	2,52 ± 0,55	b	3,29 ± 0,28	a	5,30 ± 2,11	a
	WS	21	12,17 ± 1,61	a	4,60 ± 1,55	a	12,23 ± 0,77	a
		28	6,55 ± 1,45	b	2,98 ± 0,50	a	7,09 ± 1,34	a
Drushina	WW	21	3,31 ± 1,63	b	4,80 ± 0,91	a	11,05 ± 3,62	a
		28	2,08 ± 1,87	b	3,61 ± 2,29	a	9,14 ± 1,15	a
	WS	21	12,26 ± 3,62	a	3,05 ± 0,92	a	12,53 ± 8,60	a
		28	8,67 ± 0,96	a	2,27 ± 0,59	a	8,84 ± 3,38	a
La Harpe	WW	21	3,67 ± 1,25	b	5,03 ± 0,27	a	10,68 ± 1,10	a
		28	3,17 ± 1,67	b	1,91 ± 1,07	b	6,29 ± 3,54	a
	WS	21	11,95 ± 1,52	a	5,16 ± 2,19	a	12,33 ± 2,16	a
		28	8,65 ± 1,35	a	2,89 ± 1,03	ab	8,92 ± 0,82	a
Lileja	WW	21	3,89 ± 1,12	b	3,13 ± 0,53	a	8,14 ± 1,35	a
		28	4,04 ± 0,93	b	3,43 ± 2,64	a	6,84 ± 4,34	a
	WS	21	9,13 ± 3,01	a	3,53 ± 0,70	a	8,77 ± 1,64	a
		28	4,32 ± 2,74	b	1,83 ± 0,20	a	3,72 ± 1,54	a
WW21			C		A		AB	
WW28			C		BC		C	
WS21			A		AB		A	
WS28			B		C		BC	

Indépendamment de la variété et des conditions hydriques, les poids frais et sec à 28°C diminuaient respectivement de 37% et 30% pour les inflorescences et de 36% et 46% pour les tiges par rapport à 21°C (Tableau 2, Tableau 3).

En revanche, les poids frais et sec des feuilles diminuaient non seulement avec le stress thermique ($F=22,7795$, $p<0,0001$; $F=26,5151$, $p<0,0001$) mais augmentaient aussi avec le stress hydrique ($F=112,0930$, $p<0,0001$; $F=34,4990$, $p<0,0001$) et leur interaction ($F=9,7487$, $p=0,0038$; $F=5,8429$, $p=0,0215$). Une interaction entre le stress hydrique et la variété ($F=3,9631$, $p=0,0165$) entraînait également une augmentation significative plus importante du poids frais des feuilles pour les variétés Devyatka, Drushina et La Harpe que pour la variété Lileja en condition WS (Tableau 6).

Indépendamment de la variété, les poids frais et sec des feuilles diminuaient respectivement de 23% et 36% en condition de stress thermique (WW28) et augmentaient de 195% et 110% en condition de stress hydrique (WS21) par rapport à la condition témoin (WW21). Les effets des deux stress étaient donc opposés et l'impact de WS21 était nettement plus important que celui de WW28. Quant à l'interaction entre les deux, elle augmentait le poids frais des feuilles de 82% en condition WS28, soit plus de deux fois moins qu'en WS21, par rapport à WW21.

Tableau 3: Poids sec des différents organes mesurés au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

			Poids sec					
			Feuilles		Inflorescences		Tiges	
Deyvatka	WW	21	1,10 ± 0,78	ab	1,43 ± 0,65	a	2,94 ± 1,05	a
		28	0,59 ± 0,29	b	0,95 ± 0,26	a	1,51 ± 0,19	a
	WS	21	1,98 ± 0,56	a	1,59 ± 0,90	a	2,51 ± 0,71	a
		28	0,76 ± 0,34	b	0,84 ± 0,27	a	1,01 ± 0,28	a
Drushina	WW	21	0,66 ± 0,33	b	1,28 ± 0,33	a	2,85 ± 1,11	a
		28	0,48 ± 0,27	b	0,78 ± 0,47	a	1,71 ± 0,38	a
	WS	21	2,09 ± 0,92	a	0,79 ± 0,16	a	3,12 ± 2,21	a
		28	1,20 ± 0,27	ab	0,69 ± 0,17	a	1,63 ± 1,01	a
La Harpe	WW	21	0,83 ± 0,16	b	1,25 ± 0,16	a	2,89 ± 0,31	a
		28	0,56 ± 0,25	b	0,64 ± 0,34	a	1,56 ± 1,17	a
	WS	21	2,04 ± 0,12	a	1,19 ± 0,42	a	3,06 ± 0,40	a
		28	1,13 ± 0,09	ab	0,90 ± 0,32	a	1,45 ± 0,08	a
Liteja	WW	21	0,99 ± 0,25	a	0,67 ± 0,20	a	2,24 ± 0,33	a
		28	0,65 ± 0,18	a	0,99 ± 0,29	a	1,87 ± 1,29	a
	WS	21	1,39 ± 0,48	a	0,80 ± 0,26	a	1,99 ± 0,33	a
		28	0,82 ± 0,16	a	0,54 ± 0,15	a	0,85 ± 0,31	a
WW21			B		A		A	
WW28			B		A		B	
WS21			A		A		A	
WS28			B		A		B	

Concernant la teneur en eau dans les différents organes, aucune des conditions de culture testées n'avait d'impact significatif (Tableau 4, Tableau 6).

Tableau 4: Teneur en eau des différents organes mesurés au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

			Teneur en eau					
			Feuilles		Inflorescences		Tiges	
Devyatka	WW	21	77,86 ± 5,73	a	74,95 ± 5,61	a	75,49 ± 3,03	a
		28	76,81 ± 9,17	a	71,23 ± 6,89	a	66,03 ± 20,59	a
	WS	21	83,30 ± 6,27	a	66,69 ± 8,76	a	79,31 ± 6,51	a
		28	88,51 ± 3,94	a	71,52 ± 9,66	a	85,57 ± 3,98	a
Drushina	WW	21	79,94 ± 3,55	a	73,65 ± 2,60	a	74,62 ± 3,47	a
		28	68,84 ± 24,14	a	77,99 ± 1,17	a	81,38 ± 2,05	a
	WS	21	83,30 ± 2,59	a	73,46 ± 2,88	a	75,01 ± 3,08	a
		28	86,29 ± 1,80	a	69,50 ± 0,63	a	82,74 ± 4,62	a
La Harpe	WW	21	76,07 ± 6,15	a	75,26 ± 1,88	a	72,92 ± 1,84	a
		28	81,69 ± 1,51	a	66,34 ± 7,06	a	76,61 ± 5,02	a
	WS	21	82,77 ± 2,60	a	76,26 ± 3,69	a	74,99 ± 2,75	a
		28	86,73 ± 1,73	a	68,71 ± 0,66	a	83,65 ± 1,70	a
Lileja	WW	21	73,78 ± 5,83	a	78,79 ± 3,10	a	72,40 ± 2,74	a
		28	83,89 ± 2,89	a	58,04 ± 32,28	a	72,89 ± 3,16	a
	WS	21	84,86 ± 0,64	a	77,71 ± 2,85	a	77,27 ± 1,04	a
		28	66,98 ± 34,84	a	70,28 ± 8,10	a	69,76 ± 27,16	a
WW21			A		A		A	
WW28			A		A		A	
WS21			A		A		A	
WS28			A		A		A	

La culture se déroulant en serre, donc sans la présence de pollinisateurs, la formation de graines n'était pas prévue. Cependant, en raison des manipulations effectuées, les inflorescences ont produit des graines en quantités variables selon les variétés et les conditions appliquées. Entre 92 et 100% des graines récoltées étaient avortées à différents stades de développement. La variété Devyatka produisait globalement moins de graines que les autres variétés, mais avait un taux d'avortement légèrement plus bas. Les graines avortées de cette variété se trouvaient à différents stades de croissance. A l'inverse, la variété Drushina produisait une grande quantité de graines par rapport aux autres variétés, pouvant aller jusqu'à plusieurs centaines en condition témoin (WW21). Des proportions similaires de graines avortaient pour les variétés Drushina, Lileja et La Harpe mais à un stade de développement plus précoce pour la variété La Harpe. Le

stress thermique et le stress hydrique impactaient tous deux négativement la production de graines mais seul leur interaction a conduit à une augmentation du taux d'avortement à tous les stades de croissance.

3. Paramètres physiologiques

a. Teneur en chlorophylle et en azote

Les teneurs en chlorophylle et en azote étaient similaires entre les différentes variétés (20.11.2023 : $F=0,9034$, $p=0,4412$; $F=0,9222$, $p=0,4503$ - 12.12.2023 : $F=0,6503$, $p=0,4888$; $F=0,5423$, $p=0,6570$) mais augmentaient avec le stress hydrique (20.11.2023 : $F=67,6370$, $p<0,0001$; $F=67,7296$, $p<0,0001$ - 12.12.2023 : $F=85,3556$, $p<0,0001$; $F=87,3756$, $p<0,0001$) et avec le stress thermique (20.11.2023 : $F=62,6961$, $p<0,0001$; $F=62,7402$, $p<0,0001$ - 12.12.2023 : $F=18,6487$, $p<0,0001$; $F=19,6578$, $p<0,0001$) pour chacune des deux dates (Tableau 5, Tableau 6).

Le 20 novembre, les teneurs en chlorophylle et en azote étaient respectivement 30% et 28% plus élevées à WS21 et 29% et 27% plus élevées à WW28 par rapport à la condition témoin (WW21). Ces valeurs montaient respectivement à 58% et 81% en condition de stress mixte (WS28) sans qu'il n'y ait d'interactions. L'effet de la condition WS21 n'était pas significativement différent de celui de la condition WW28.

Les résultats obtenus le 12 décembre montraient une diminution des teneurs en chlorophylle et en azote à 21°C ainsi qu'une augmentation de leur teneur à 28°C par rapport à la première date. De ce fait, les teneurs en chlorophylle étaient 78% et 42% plus élevées à WS21 et WW28 qu'à WW21 et celles en azote étaient 76% et 41% plus élevées à WS21 et WW28 qu'à WW21. Le stress thermique a donc eu un impact moindre que le stress hydrique et les résultats obtenus à WS28 n'étaient pas différenciables de ceux à WS21.

Tableau 5: Teneurs en chlorophylle et en azote dans les feuilles mesurées, 47 et 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

	20/11				12/12					
	Chlorophylle (spad)		Azote (mg/g)		Chlorophylle (spad)		Azote (mg/g)			
Devyatka	WW	21	36,83 ± 3,31	c	52,64 ± 4,06	c	23,07 ± 16,39	b	33,76 ± 22,13	b
		28	49,61 ± 1,08	ab	69,59 ± 1,47	b	47,48 ± 0,02	a	66,72 ± 0,02	a
	WS	21	49,24 ± 3,88	b	69,10 ± 5,23	b	52,63 ± 4,63	a	73,23 ± 5,57	a
		28	59,12 ± 2,62	a	82,44 ± 3,54	a	59,58 ± 1,72	a	82,94 ± 2,47	a
Drushina	WW	21	36,86 ± 5,07	c	52,36 ± 6,82	c	29,23 ± 10,19	b	42,10 ± 13,74	b
		28	45,51 ± 5,71	bc	64,04 ± 7,70	bc	34,80 ± 8,73	b	49,60 ± 11,79	b
	WS	21	48,71 ± 3,89	ab	68,37 ± 5,26	ab	53,50 ± 0,93	a	74,84 ± 1,28	a
		28	57,94 ± 5,16	a	80,84 ± 6,96	a	60,21 ± 5,80	a	83,91 ± 7,85	a
La Harpe	WW	21	36,39 ± 1,55	b	51,79 ± 2,16	b	32,51 ± 3,54	c	43,18 ± 4,67	c
		28	48,07 ± 0,57	a	67,50 ± 0,75	a	43,56 ± 5,86	bc	60,83 ± 9,10	bc
	WS	21	48,49 ± 6,05	a	68,09 ± 8,16	a	54,02 ± 4,02	ab	75,56 ± 5,44	ab
		28	57,53 ± 5,27	a	80,29 ± 7,12	a	61,09 ± 3,28	a	85,09 ± 4,42	a
Lileja	WW	21	41,01 ± 7,41	b	57,99 ± 10,00	b	35,69 ± 12,88	b	50,80 ± 17,38	b
		28	51,73 ± 4,04	a	72,48 ± 5,45	a	46,42 ± 7,81	ab	65,30 ± 10,56	ab
	WS	21	50,00 ± 4,78	ab	70,12 ± 6,44	ab	54,18 ± 3,89	a	75,77 ± 5,25	a
		28	56,77 ± 1,23	a	79,24 ± 1,66	a	55,54 ± 0,83	a	77,61 ± 1,12	a
WW21	C		C		C		C			
WW28	B		B		B		B			
WS21	B		B		A		A			
WS28	A		A		A		A			

b. Photosynthèse

La photosynthèse nette (Ai), qui représente la quantité de CO₂ pénétrant dans les feuilles, était globalement similaire entre les différentes variétés (F=0,6813, p=0,5702) mais diminuait avec le stress thermique (F=10,5401, p=0,0028) (Figure 15, Tableau 6). De façon générale, elle semblait également augmenter avec le stress hydrique mais cette différence n'était pas statistiquement significative. Indépendamment de la variété et des conditions hydriques, les plantes cultivées à 28°C présentaient une diminution de 40% de la photosynthèse nette par rapport à celles cultivées à 21°C. Pour la variété Lileja, celle-ci diminuait significativement en condition WS28 par rapport à la condition témoin

(WW21) tandis qu'aucune différence ne se marquait au sein des autres variétés (Figure 15).

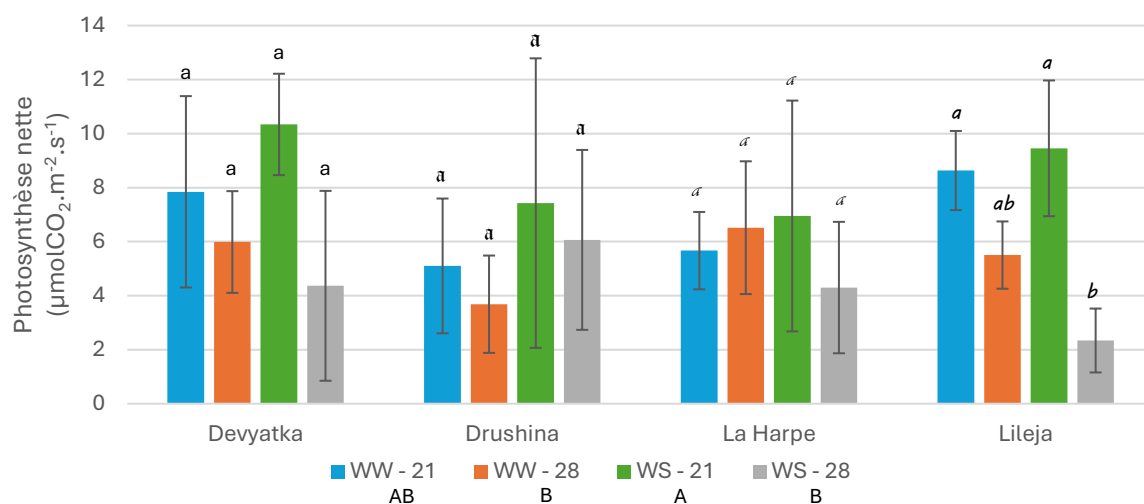


Figure 15: Photosynthèse nette instantanée (Ai) mesurée à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

En ce qui concerne la concentration interne en CO₂ (Ci), elle était similaire entre les variétés (F=0,8544, p=0,4747) mais diminuait avec le stress hydrique (F=87,1435, p<0,0001) et d'une façon moindre avec le stress thermique (F=11,3926, p=0,0019) (Figure 16, Tableau 6). Globalement, l'effet de la température n'était pas significatif en condition bien arrosée (WW), mais l'était sous stress hydrique (WS). Indépendamment de la variété, les conditions de stress thermique (WW28) et hydrique (WS21) entraînaient respectivement une diminution de cette concentration de 12% et 33% par rapport à la condition témoin (WW21). Indépendamment de la variété et des conditions hydriques, les plantes cultivées à 28°C présentaient une diminution de 15% de cette concentration par rapport à celles cultivées à 21°C.

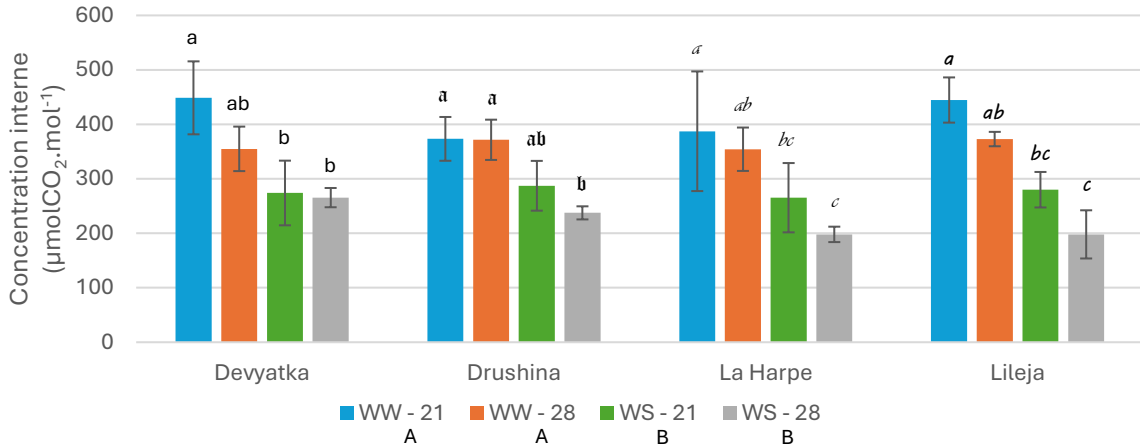


Figure 16: Concentration interne en CO₂ (Ci) dans les chambres sous-stomatiques mesurée à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

La Figure 17 montre qu'à WW21, les variétés Devyatka et Lileja présentaient des valeurs Ai et Ci plus élevées que les variétés La Harpe et Drushina mais en proportions similaires. En condition de stress hydrique (WS21), les plantes absorbaient une plus grande quantité de CO₂ dans leurs feuilles avec une concentration interne proportionnellement plus faible que pour les autres conditions. En condition WS28 et dans une moindre mesure WW28, les valeurs de Ai et Ci étaient plus faibles qu'en WW21 mais avec un rapport entre les deux relativement similaire.

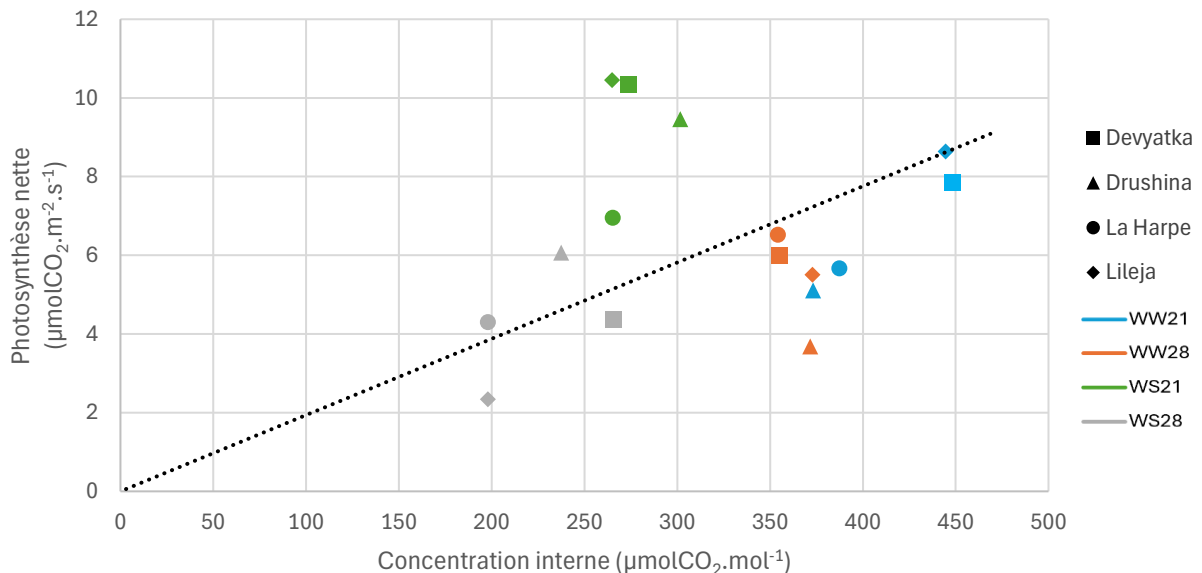


Figure 17: Rapport de la photosynthèse nette instantanée (Ai) et de concentration interne en CO₂ (Ci) dans les chambres sous-stomatiques mesurées à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

Globalement, l'efficacité du photosystème II, qui est un indicateur d'efficacité de la phase claire de la photosynthèse, était similaire entre les variétés (F=0,3769, p=0,7703)

mais augmentait avec le stress hydrique ($F=43,4497$, $p<0,0001$) et diminuait avec le stress thermique ($F=4,5361$, $p=0,0410$) (Figure 18, Tableau 6). Elle augmentait de 62% en condition de stress hydrique (WS21) et diminuait de 10% en condition de stress thermique (WW28) par rapport à la condition témoin (WW21). Indépendamment de la variété et des conditions hydriques, les plantes cultivées à 28°C présentaient une diminution de 14% de l'efficacité du photosystème II par rapport à celles cultivées à 21°C. Pour les variétés Drushina et Lileja, l'efficacité du photosystème II était maximale à WS21 et minimale à WW28 ; pour la variété Devyatka, elle était significativement plus basse à WW21 qu'à WS21 ; tandis qu'aucune différence ne se marquait pour la variété La Harpe entre les différentes conditions appliquées.

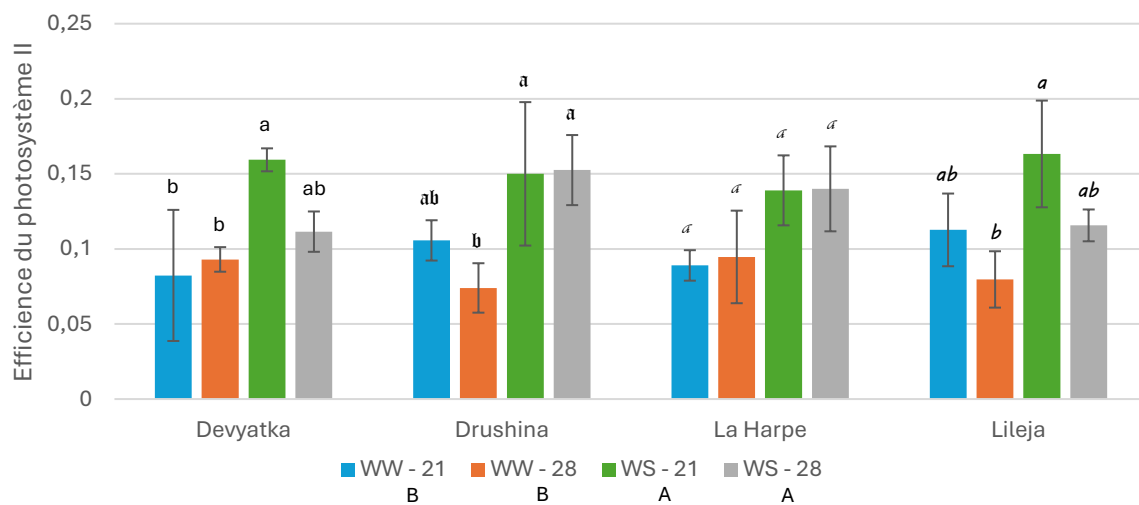


Figure 18: Efficacité du photosystème II (ϕ_{PSII}) mesurée à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

Le photochemical quenching (qP), qui représente la part d'énergie lumineuse utilisée pour la photosynthèse, était similaire entre les variétés ($F=1,4750$, $p=0,2966$) mais augmentait légèrement avec le stress hydrique ($F=8,8367$, $p=0,0056$) (Figure 19, Tableau 6). Globalement, les plantes en condition WS présentaient une augmentation de 23% de ce paramètre par rapport à celles en condition WW bien que plus aucune différence significative n'était visible lorsque chaque variété était analysée séparément.

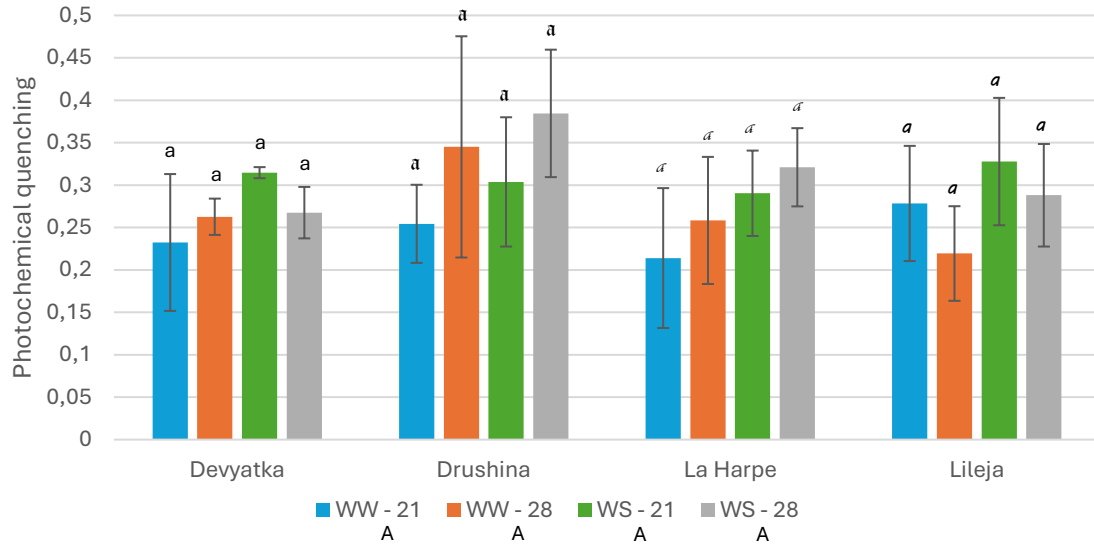


Figure 19: Photochemical quenching (qP) mesurée à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

c. Statut hydrique

La transpiration instantanée, qui représente la quantité d'eau évacuée par les feuilles, était similaire entre les différentes variétés ($F=0,2518$, $p=0,6738$) mais augmentait avec le stress thermique ($F=4,7997$, $p=0,0359$) et diminuait avec le stress hydrique ($F=25,9173$, $p=0,0359$) et leur interaction ($F=10,9600$, $p=0,0023$) (Figure 20, Tableau 6). La transpiration était donc maximale à WW28 et présentait une augmentation de 75% par rapport à la condition témoin (WW21), quelle que soit la variété. En revanche, l'effet du stress hydrique n'était pas significatif à 21°C tandis qu'à 28°C la transpiration était significativement plus faible à WS28 qu'à WW28. Il en résulte que les valeurs obtenues pour les conditions WS21 et WS28 étaient globalement similaires à celles obtenues à WW21. Pour la variété Lileja, la transpiration des plantes en WW21 était cependant plus élevée que chez les autres variétés, créant une différence significative entre cette condition et WS28. Par contre, aucune différence significative n'a été observée en fonction des conditions de culture pour la variété Drushina.

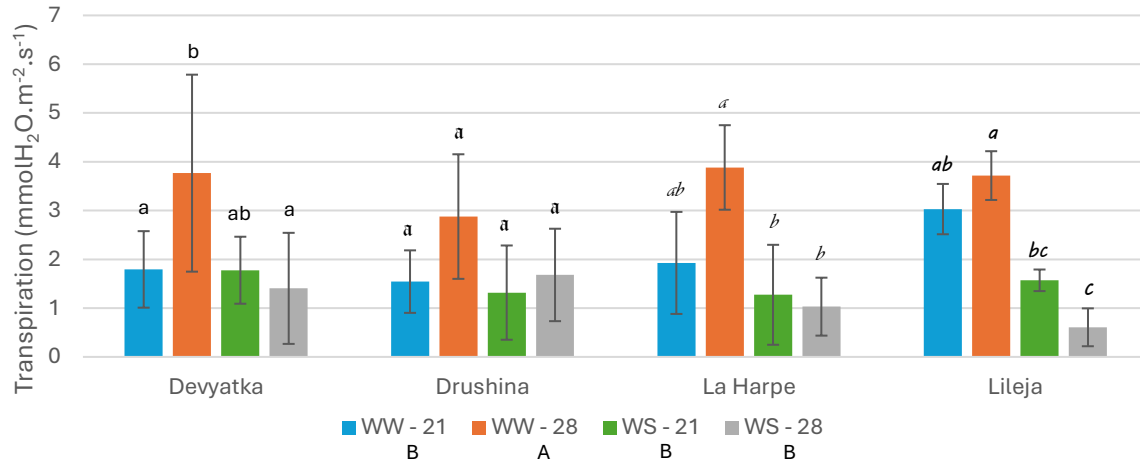


Figure 20: Transpiration instantanée (E_i) mesurée à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

La conductance stomatique instantanée, qui est un indicateur du niveau d'ouverture des stomates, était globalement similaire entre les différentes variétés ($F=1,6026$, $p=0,2081$) mais diminuait avec le stress hydrique ($F=19,1304$, $p<0,0001$) (Figure 21, Tableau 6). Indépendamment de la variété et de la température, les plantes en condition WS présentaient une diminution de 65% de la conductance stomatique par rapport à celles en condition WW. Cependant ces différences n'étaient pas significatives à l'échelle de chaque variété sauf pour la variété Lileja dont la conductance stomatique était plus élevée à WW21 que pour les autres conditions. En effet, la conductance stomatique était deux fois plus élevée en condition témoin (WW21) pour la variété Lileja que pour les autres variétés.

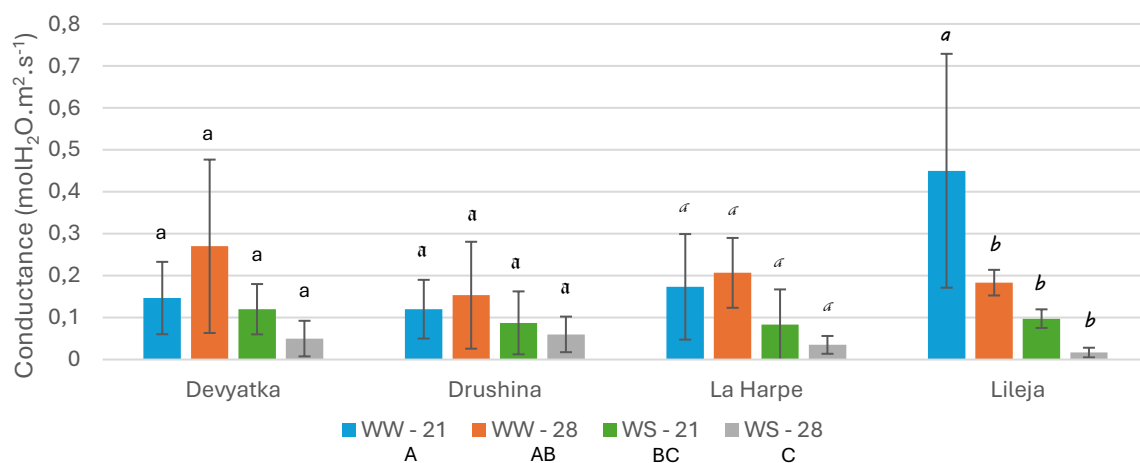


Figure 21: Conductance stomatique instantanée (G_s) mesurée à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

L'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée, ou water use efficiency (WUE), était globalement similaire entre les différentes variétés ($F=0,2966$, $p=0,8275$) mais diminuait avec le stress thermique ($F=32,3360$, $p<0,0001$) et augmentait avec le stress hydrique ($F=41,5089$, $p<0,0001$) (Figure 22, Tableau 6). Les effets du stress thermique étaient balancés par le stress hydrique en condition de WS28 sans qu'il n'y ait d'interactions. Les valeurs obtenues en condition WS28 étaient donc similaires à celles obtenues en WW21 quelle que soit la variété. Pour chaque variété les mêmes tendances étaient observables, les efficacité d'utilisation de l'eau en conditions WS21 et WW28 étaient significativement différentes entre elles mais similaires à la condition WW21, à l'exception de la variété Lileja dont la condition WS21 était distincte. Indépendamment de la variété, l'efficacité diminuait significativement de 53% en condition de stress thermique (WW28) et augmentait significativement de 72% en condition de stress hydrique (WS21) par rapport à la condition témoin (WW21).

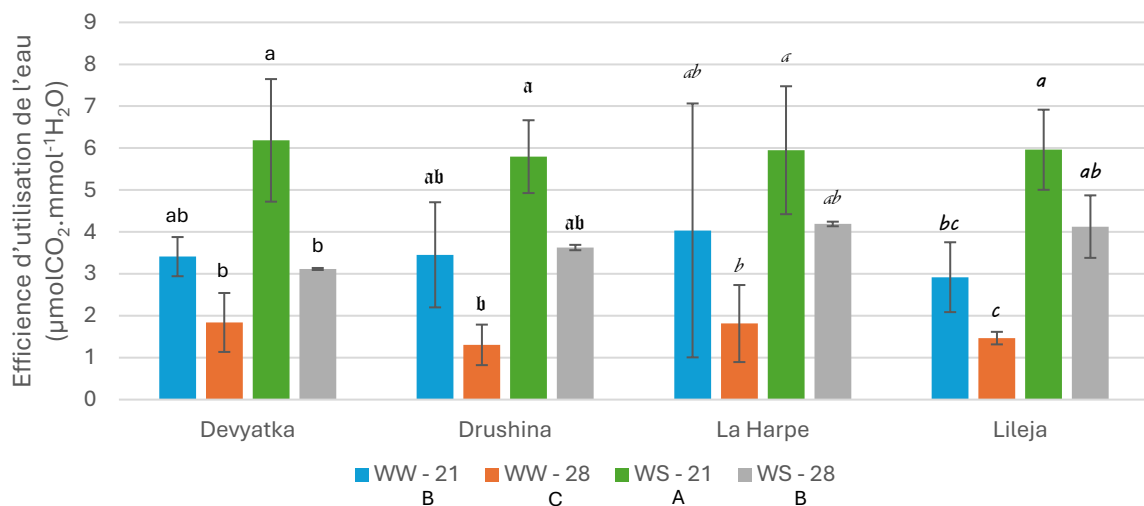


Figure 22: Efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (A_i/E_i) mesurée à la fin de la culture, 69 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

4. Dosages biochimiques

a. Malondialdéhyde

La concentration en MDA était globalement similaire entre les différentes variétés ($F=1,0299$, $p=0,3925$) mais augmentait avec le stress hydrique ($F=62,7885$, $p<0,0001$) (Figure 23, Tableau 6). Indépendamment de la variété et de la température, la concentration en MDA dans les feuilles des plantes en condition WS était 5,7 fois plus élevée que dans les feuilles des plantes en condition WW. L'effet du stress hydrique était significatif pour l'ensemble des variétés à l'exception de la variété Drushina (Figure 23).

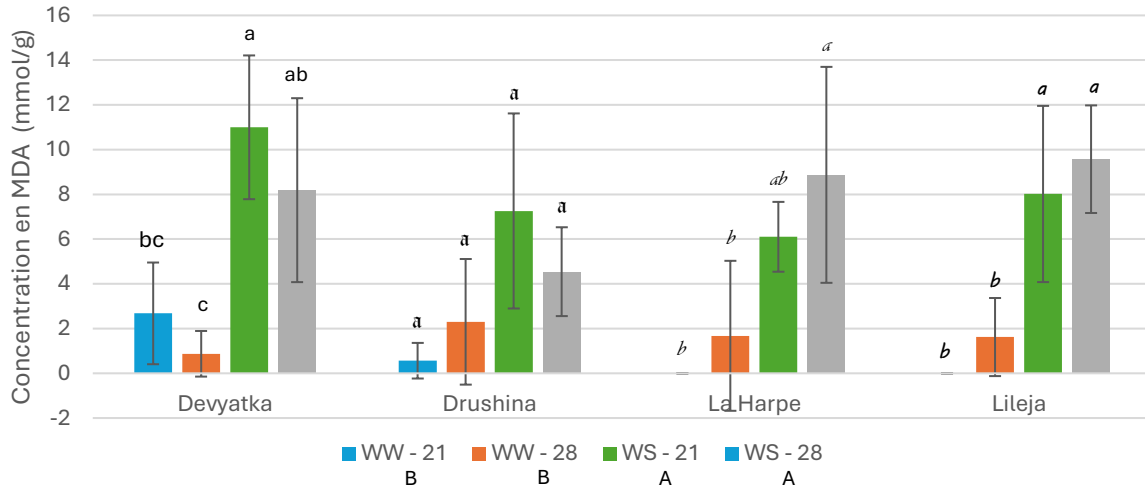


Figure 23: Concentration en malondialdéhyde dans les feuilles au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

b. Flavonoïdes

La concentration en flavonoïdes dans les feuilles était globalement similaire entre les différentes variétés ($F=0,1416$, $p=0,9343$) mais diminuait avec le stress hydrique ($F=14,7024$, $p=0,0006$) (Figure 24, Tableau 6). Indépendamment de la variété et de la température, les plantes cultivées en condition WS présentaient une diminution de 36% de la concentration en flavonoïdes par rapport à celles cultivées en condition WW mais cet effet n'était pas significatif au sein des différentes variétés.

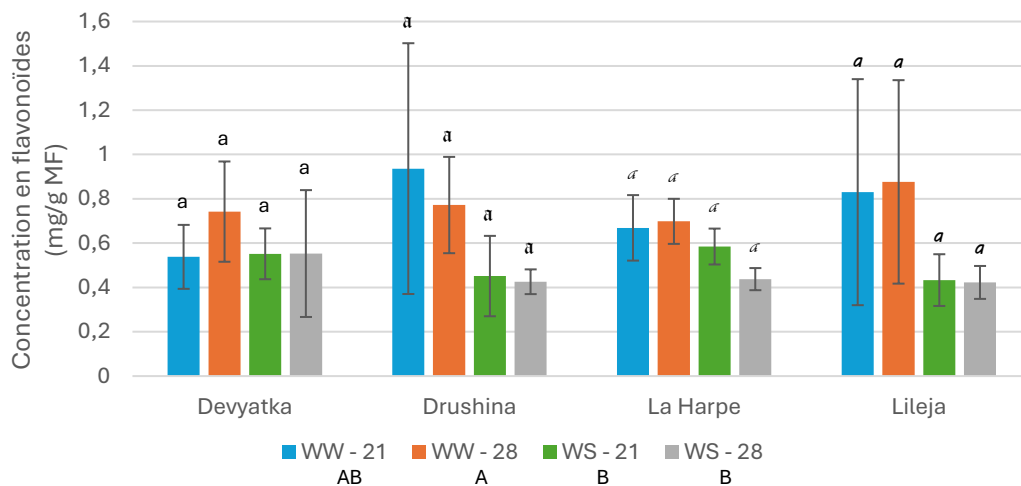


Figure 24: Concentration en flavonoïdes dans les feuilles au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

La concentration en flavonoïdes dans les inflorescences était globalement impactée par la variété ($F=5,6957$, $p=0,0031$), elle augmentait avec le stress thermique ($F=17,3005$, $p=0,0002$) et subissait un effet d'interaction entre les deux ($F=4,1868$, $p=0,0131$) (Figure

25, Tableau 6). La concentration en flavonoïdes dans les inflorescences de la variété Drushina était en moyenne 29% plus faible que dans celles des variétés La Harpe et Lileja tandis qu'aucune différence significative n'était visible avec la variété Devyatka. Indépendamment de la variété et des conditions hydriques, les plantes cultivées à 28°C présentaient une augmentation de 33% de la concentration en flavonoïdes dans leurs inflorescences par rapport à celles cultivées à 21°C. Il n'existait pas de différence significative entre les différentes variétés cultivées à 28°C et à 21°C, excepté pour la variété Drushina dont les résultats obtenus étaient significativement plus faibles à 21°C.

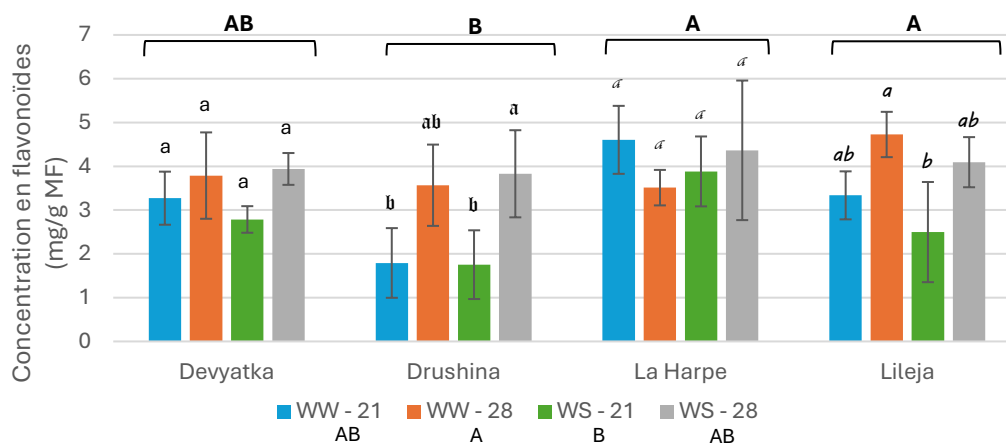


Figure 25: Concentration en flavonoïdes dans les inflorescences au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

c. Polyphénols totaux

La concentration en polyphénols totaux dans les feuilles était globalement similaire entre les différentes variétés ($F=0,9406$, $p=0,4325$) mais diminuait avec le stress hydrique ($F=20,9705$, $p<0,0001$) (Figure 26, Tableau 6). Indépendamment de la variété et de la température, les plantes cultivées en condition WS présentaient une diminution de 65% de la concentration en polyphénols totaux par rapport à celles cultivées en condition WW mais cet effet n'était pas significatif au sein des différentes variétés.

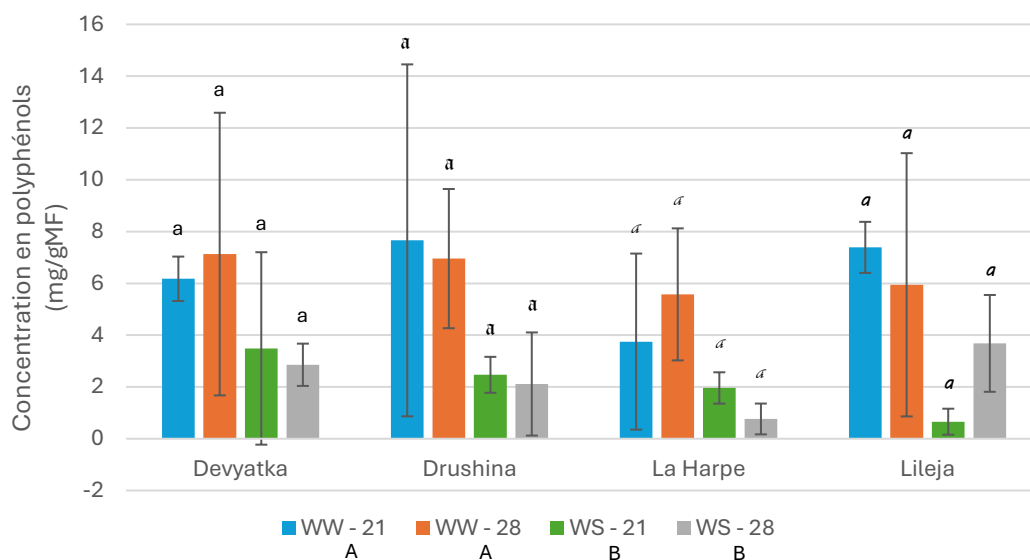


Figure 26: Concentration en polyphénols totaux dans les feuilles au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

La concentration en polyphénols totaux dans les inflorescences était globalement impactée par la variété ($F=3,3456$, $p=0,0312$) et augmentait avec le stress thermique ($F=12,6184$, $p=0,0012$) (Figure 27, Tableau 6). La concentration en polyphénols totaux dans les inflorescences de la variété La Harpe était en moyenne 16% plus élevée que dans celles de la variété Lileja tandis qu'aucune différence significative n'était visible avec les autres variétés. De façon globale, l'effet de la température n'était significatif que lorsque l'ensemble des variétés étaient considérées. Il n'existait pas de différence significative entre les différentes conditions pour les variétés Devyatka, La Harpe et Lileja. Tandis que pour la variété Drushina, les plantes stressées en condition WW28 contenaient plus de polyphénols dans leurs inflorescences que celles en condition WS21. Indépendamment de la variété et des conditions hydriques, les plantes cultivées à 28°C présentaient une augmentation de 27% de la concentration en polyphénols totaux dans leurs inflorescences par rapport à celles cultivées à 21°C.

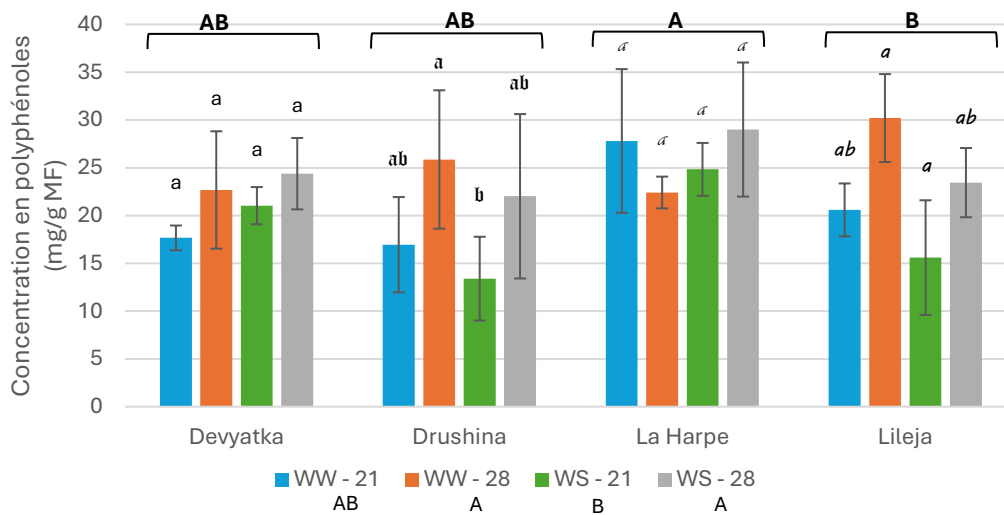


Figure 27: Concentration en polyphénols totaux dans les inflorescences au moment de la récolte, 77 jours après le semis, de chaque variété cultivée à 21°C en condition témoin (WW21), à 21°C en stress hydrique (WS21), à 28°C en stress thermique (WW28) et à 28°C en stress thermique et hydrique (WS28)

V. Discussion

1. Impacts du stress hydrique et thermique sur la phase végétative

Une série de changements au niveau morphologique a pu être mise en évidence en réponse aux stress subis par les plantes. Au niveau végétatif, les résultats montrent que tant le stress hydrique que le stress thermique ont stimulé la production de feuilles (Figure 10), bien que cette augmentation ait été plus marquée sous stress hydrique que sous stress thermique. Par ailleurs, avec le manque d'eau, les poids frais et sec des feuilles (Tableau 2, Tableau 3) ont augmenté proportionnellement à leur nombre, ce qui suggère une augmentation de la surface foliaire totale sans que la surface des feuilles individuelles ne soit affectée. En effet, bien que la surface foliaire n'ait pas été directement mesurée au cours de l'expérimentation, l'évolution de celle-ci peut être approximée grâce à la relation entre le nombre de feuilles (Figure 10) et leurs poids. En revanche, les poids frais et sec des feuilles (Tableau 2, Tableau 3) n'ont soit pas été affectés, soit ont diminué sous stress thermique, ce qui suggère une diminution des poids frais et sec et de la surface foliaire individuelle des feuilles avec la hausse de température, comme observé précédemment pour le sarrasin commun par Aubert et al. (2020b). A l'inverse des résultats obtenus sous stress thermique, les résultats obtenus sous stress hydrique diffèrent de ceux obtenus précédemment par Aubert et al. (2020a) qui ont observé que le stress hydrique réduisait la production et les poids frais et secs des feuilles (Tableau 2, Tableau 3) de sarrasin afin de limiter la transpiration. Cette différence pourrait s'expliquer par l'application d'un stress hydrique plus prononcé lors de l'étude d'Aubert et al. (2020a) en comparaison de celui appliqué durant notre étude. Il est possible que le sarrasin ait des réponses différentes en fonction de l'intensité du stress hydrique.

Les réponses morphologiques induites par l'exposition au stress hydrique sur la phase végétative pourraient se rapprocher de ce qui est observé pour le maïs et le niébé. Lorsque ces plantes sont exposées à des cycles de sécheresse intermittents suivis de phases de réhydratation, elles réduisent leur transpiration en fermant leurs stomates et minimisent les ressources allouées à la croissance des feuilles et à l'accumulation d'osmolytes pendant les épisodes de sécheresse. Cela permet aux plantes de disposer d'une plus grande quantité de ressources pour reprendre leur croissance lorsque l'eau est à nouveau disponible, maximisant ainsi leur productivité (Alves and Setter, 2004). Cependant, le stress hydrique appliqué ici était continu, tout comme lors de l'étude d'Aubert et al. (2020a). Il serait intéressant d'analyser la réponse du sarrasin à des stress intermittents et lors de phases de récupération.

En revanche, la réduction du poids frais et sec des feuilles à 28°C (Tableau 2, Tableau 3) indique une diminution de la surface foliaire totale et la production de feuilles plus petites (Figure 10). L'augmentation du nombre de feuilles avec la hausse de température est une stratégie courante permettant de refroidir la plante en augmentant la surface de transpiration. L'augmentation de la transpiration (Figure 20) a en effet été observée ici en réponse au stress thermique, confirmant que cette stratégie est utilisée par le sarrasin pour réguler la température foliaire, comme cela a déjà été observé chez d'autres espèces (Eyshi Rezaei et al., 2015; Shah and Paulsen, 2003). Cette stratégie perd cependant en efficacité en raison de la réduction de la surface foliaire. Cela a déjà été observé précédemment chez le sarrasin commun et pourrait être causé par une réduction du nombre ou de l'élongation des cellules (Aubert et al., 2020b). Chez certaines plantes, le stress thermique réduit les périodes de croissance, ce qui conduit à la formation d'organes plus petits (Wahid et al., 2007). Les plantes exposées à la combinaison des deux stress ont vu l'effet du stress hydrique sur les poids frais et sec de leurs feuilles (Tableau 2, Tableau 3) être majoritairement compensé par la hausse de la température. De plus, l'augmentation du nombre de feuilles (Figure 10) a été nettement plus importante qu'avec les stress isolés. Ces observations indiquent une situation intermédiaire avec une faible augmentation de la surface foliaire totale et une diminution modérée de la taille des feuilles.

La taille des plantes (Figure 12) est le seul paramètre morphologique mesuré au niveau de la phase végétative dont la réponse a été influencée par la variété. Les plantes de la variété La Harpe étaient plus grandes que celles des autres variétés. La taille des plantes a globalement diminué sous l'effet du stress thermique et/ou hydrique, bien que cette diminution n'ait pas été observée pour les variétés Lileja et Drushina. Le manque d'eau n'a pas affecté les poids frais et sec des tiges (Tableau 2, Tableau 3), qui sont restés similaires à ceux des plantes témoins, mais a entraîné une augmentation significative du nombre de nœuds (Figure 11). Comme dans notre étude, Aubert et al. (2020a) n'ont pas observé d'impact sur les poids frais et sec des tiges et Hagiwara et al. (2002) ont conclu que les variations de la taille des tiges étaient proportionnelles à la quantité d'eau fournie. L'augmentation du nombre de nœuds (Figure 11) est cohérente avec l'augmentation du nombre de feuilles (Figure 10) mais, associée aux autres paramètres morphologiques, pourrait également indiquer une augmentation du nombre de ramifications latérales associée à un affinement ou à une perte de densité des tiges. A 28°C, et plus fortement en condition mixte, la diminution de la taille des plantes (Figure 12) s'accompagnait d'une forte diminution des poids frais et sec des tiges (Tableau 2, Tableau 3), suggérant une diminution du nombre de ramifications, un affinement et/ou une perte de densité des tiges. Comme pour les feuilles, le nombre de nœuds (Figure 11) a augmenté avec la chaleur mais de façon moins prononcée que sous stress hydrique. Cette augmentation du nombre de nœuds est donc cohérente avec l'augmentation du

nombre de feuilles et probablement associée à une diminution de la longueur des entrenœuds. Ces observations concordent en partie avec celles de Michiyama et al. (2001), qui ont obtenu un plus grand nombre de nœuds et des entrenœuds de sarrasin plus courts à haute température. Cependant, ils ont aussi constaté que les plantes étaient plus grandes à températures élevées, alors que dans une étude antérieure (Michiyama and Sakurai, 1999), les plantes étaient plus courtes. Cette incohérence entre les deux études a été attribuée aux saisons durant lesquelles les expérimentations ont eu lieu.

Globalement, ces observations indiquent une réduction de la biomasse aérienne du sarrasin commun en réponse à des températures élevées. En revanche, le stress hydrique a entraîné une augmentation inattendue de la biomasse, contrairement aux résultats rapportés dans la littérature (Aubert et al., 2020a). L'effet combiné des deux stress s'est avéré principalement additif, entraînant une réduction de la biomasse des tiges, tandis que la biomasse des feuilles a augmenté. La combinaison de la sécheresse et d'une élévation des températures a généralement un impact négatif significativement plus élevé sur la croissance et la productivité des plantes que chacun de ces stress individuellement (Prasad et al., 2008; Zandalinas and Mittler, 2022). La différence observée ici peut probablement être attribuée aux résultats inhabituels obtenus en condition de stress hydrique. Le fait que les teneurs en eau dans les différents organes (Tableau 4) des plantes restent constantes quelles que soient la variété et les conditions de culture, suggère que les plantes possèdent des mécanismes efficaces pour limiter les pertes d'eau. Un des mécanismes permettant le maintien de l'eau dans la plante est l'ajustement osmotique par la synthèse d'osmolytes mais ce paramètre n'a cependant pas été analysé dans cette étude. Une hypothèse possible aurait été que les plantes témoins ont été trop arrosées, et que le stress hydrique n'a pas été ressenti par les plantes censées être stressées, mais plutôt par les plantes témoins en raison de cet excès d'eau. Cette hypothèse est néanmoins contredite par les résultats du dosage de MDA (Figure 23) qui indiquent la présence d'un stress oxydatif en réponse au déficit hydrique contrairement à la condition témoin. Le stress oxydatif est un stress secondaire régulièrement observé en cas de stress hydrique (Aubert et al., 2020a; Selwal et al., 2022). Une autre hypothèse possible serait que l'intensité du stress hydrique n'était pas suffisante pour provoquer des modifications morphologiques ou que d'autres mécanismes de réponses ont été mis en place.

La disponibilité des ressources pour la plante est dépendante de la photosynthèse. En effet, la photosynthèse permet la synthèse de molécules organiques complexes, telles que les glucides, en convertissant des molécules d'eau et de CO₂ grâce à la lumière. L'énergie lumineuse est d'abord utilisée dans la phase claire pour décomposer l'eau en oxygène, protons et électrons dans le photosystème II (PSII). Le PSII est un complexe de protéines et de chlorophylle intégré à la membrane thylakoïde des chloroplastes. Les

protons et électrons produits sont ensuite utilisés dans la phase sombre pour transformer le CO₂ en glucides via le cycle de Calvin-Benson (Johnson, 2016).

Dans cette étude, le niveau de chlorophylle et d'azote (Tableau 5) dans les feuilles a augmenté de manière similaire sous stress thermique et hydrique, et leur combinaison a eu un effet additif qui a doublé cette teneur. Les teneurs en chlorophylle et en azote sont étroitement liées étant donné que l'azote est un élément essentiel entrant dans la composition de la chlorophylle (Fathi, 2022). Ces résultats concordent avec ceux rapportés par Aubert et al. (2020a) dans leur étude sur le déficit hydrique, où ils ont également observé une augmentation de la teneur en chlorophylle. Mais ils diffèrent de leur étude sur les hautes températures (Aubert et al., 2020b), où ils n'ont pas constaté d'effets sur la teneur en chlorophylle. Selon Hussain et al. (2019), l'exposition à des températures élevées pourrait même en favoriser la dégradation. Cependant, une augmentation de la teneur n'implique pas nécessairement une production accrue de chlorophylle. Elle peut être induite par un effet de concentration lorsque la surface foliaire diminue, comme observé ici à 28°C.

A l'inverse, la surface foliaire plus grande, dans le cas du déficit hydrique ou de la combinaison des stress, suggère une production effectivement plus élevée de chlorophylle. Cette augmentation de la chlorophylle est une stratégie de résistance permettant de préserver l'efficacité de la phase claire de la photosynthèse (Aubert et al., 2020a). Le nombre de centres réactionnels ouverts du PSII (Figure 19) ne semble pas affecté par la température mais augmente en condition de stress hydrique. Les centres réactionnels sont dits « ouverts » lorsque l'accepteur primaire d'électrons est sous sa forme oxydée (Johnson, 2016). Nos résultats ont également montré que l'efficacité du PSII (Figure 18) diminuait avec le stress thermique et augmentait avec le stress hydrique. Ce qui s'explique par une tolérance du PSII relativement plus élevée à la sécheresse qu'à de hautes températures (Prasad et al., 2008). Cela suggère que les plantes mettent en place des mécanismes d'adaptation efficaces contre le déficit hydrique. Et, qu'à l'inverse, la chaleur augmente la fluidité des membranes thylakoïdes, perturbant ainsi le transport d'électrons (Hasanuzzaman et al., 2013). Le déficit hydrique a compensé les effets négatifs de la hausse de température sur l'efficacité du PSII pour les variétés La Harpe et Drushina, mais n'a entraîné aucune amélioration pour les variétés Devyatka et Lileja par rapport à la condition témoin. Havaux (1992) a également constaté chez plusieurs espèces de plantes que la sécheresse peut améliorer la capacité du PSII à résister à la chaleur. Même si les variations de qP entre les variétés n'ont pas été significatives, les variétés La Harpe et Drushina ont présenté un nombre de centres réactionnels ouverts plus important en condition mixte par rapport au stress hydrique seul, alors que ce nombre a diminué pour les variétés Devyatka et Lileja. Ces résultats

suggèrent que l'impact de la chaleur sur la phase claire de la photosynthèse peut, ou non, être atténué par un déficit hydrique en fonction de la variété.

La teneur en chlorophylle est corrélée à l'activité photosynthétique qui détermine la fixation du carbone nécessaire à la production de la biomasse (Descamps et al., 2018). En ce qui concerne ce carbone, les plantes exposées à une température de 28°C présentaient une diminution de la photosynthèse nette (Figure 15) et de la concentration interne en CO₂ (Figure 16) dans les chambres sous-stomatiques. Les résultats obtenus dans d'autres études avaient montré à l'inverse que l'exposition du sarrasin commun à des températures élevées pouvait soit augmenter, soit ne pas avoir d'impact sur ces deux paramètres en fonction de la variété et du moment d'application du stress (Aubert et al., 2020b; Hornyák et al., 2019). En général, la réduction de la photosynthèse nette est principalement due à une limitation des échanges gazeux induit par la fermeture des stomates (Greer and Weedon, 2012). Cependant, aucune modification de la conductance stomatique (Figure 21) n'a été mesurée ici en condition de stress thermique alors que la transpiration a augmenté. Ce qui indique probablement des problèmes dans les mécanismes internes liés à la photosynthèse, plutôt qu'à une limitation directe de l'apport en CO₂. Selon Wahid et al. (2007), le taux d'assimilation de CO₂ peut également être réduit lorsque les feuilles sont exposées à des températures diurnes élevées durant la phase végétative, et leur taille réduite limiterait la perception de la lumière. La baisse de photosynthèse pourrait dans ce cas s'expliquer en partie par la réduction de la surface foliaire.

De façon générale, ces résultats indiquent une diminution de la consommation de CO₂, ainsi qu'une dégradation globale de la photosynthèse causée par des températures élevées. Il est possible que la photosynthèse soit inhibée par un changement dans l'état d'activation de la Rubisco (Descamps et al., 2018; Johnson, 2016; Mathur et al., 2014). Il n'est cependant pas possible de tirer des conclusions à ce sujet étant donné que l'activité de la Rubisco n'a pas été mesurée dans cette étude. Selon les informations disponibles dans la littérature scientifique, les réactions photosynthétiques utilisant la lumière sont généralement plus sensibles à la chaleur que celles n'en utilisant pas (Descamps et al., 2018; Prasad et al., 2008). De plus, les variations dans les échanges gazeux avec la hausse de température ont entraîné une diminution de l'efficacité d'utilisation de l'eau (Figure 22), ce qui n'a pas de réel impact tant que l'eau n'est pas limitante.

En revanche, les plantes en déficit hydrique ont montré une réduction de la concentration interne en CO₂ (Figure 16) deux fois plus importante que sous stress thermique, sans être affectées au niveau de la photosynthèse nette (Figure 15). Bien que cette absence d'impact sur la photosynthèse nette ait été observée précédemment, elle

concernait le sarrasin de Tartarie (Aubert et al., 2020a). Il est à noter que la photosynthèse nette montrait une tendance non significative à augmenter, mais cette tendance n'a pas été considérée. Bien que les résultats obtenus ici soient inhabituels, ils suggèrent que le stress hydrique stimule l'activité photosynthétique, ce qui est cohérent avec l'augmentation de la biomasse aérienne observée. Les données indiquent une augmentation de la demande en carbone pour les processus de biosynthèse. De plus, l'efficacité d'utilisation de l'eau (Figure 22) était nettement plus élevée, tandis que la conductance stomatique (Figure 21) était réduite. La transpiration (Figure 20) a également montré une tendance à diminuer sous stress hydrique, mais celle-ci n'était pas significative. Cette augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau indique la mise en place de mécanismes d'ajustement dans le but de maintenir la photosynthèse tout en limitant la perte d'eau (Descamps et al., 2018). La fermeture des stomates est souvent la première réaction des plantes face à la sécheresse. Ce mécanisme aide en effet à maintenir l'équilibre hydrique en réduisant la perte d'eau induite par la transpiration (dos Santos et al., 2022; Tadina et al., 2007). Dans leur étude, Aubert et al. (2020a) ont constaté une évolution similaire de ces différents paramètres physiologiques avec la sécheresse, à l'exception de la photosynthèse nette qui a diminué avec la conductance stomatique, ce qui n'était pas le cas ici. La transpiration (Figure 20) et la conductance stomatique (Figure 21) n'ont été que faiblement affectées ici par le stress hydrique, suggérant que les plantes n'ont pas eu besoin de réduire significativement l'ouverture de leurs stomates pour réduire la perte d'eau. Ces deux paramètres ont diminué bien plus fortement sous stress hydrique lors de l'étude d'Aubert et al. (2020a), suggérant à nouveau l'application d'un stress hydrique plus prononcé dans leur étude.

Les stress hydriques et thermiques ont induit des effets opposés sur les paramètres physiologiques du sarrasin commun, ce qui a entraîné des réponses variables lors de l'exposition simultanée à ces deux stress. La photosynthèse nette (Figure 15) et la concentration interne en CO_2 (Figure 16) ont diminué sous le déficit hydrique à 28°C comme à 28°C seul. Cependant, ces diminutions ont été plus marquées en condition de stress mixte, ce qui indique une dominance des mécanismes de réponses au stress thermique et une altération plus importante de l'activité photosynthétique. La transpiration (Figure 20) et la conductance stomatique (Figure 21) des feuilles ont également diminué en condition mixte, bien que la diminution de la transpiration ne soit pas significative. Ces résultats indiquent cette fois une dominance des mécanismes de réponses au stress hydrique. Cela suggère que la capacité photosynthétique du sarrasin est essentiellement limitée par la diminution des échanges gazeux entraînée par la fermeture des stomates (Hussain et al., 2019). Les plantes ont favorisé la conservation de l'eau plutôt que le refroidissement des feuilles. Cette stratégie a pour but de maintenir l'état hydrique de la plante, mais elle peut entraîner une augmentation potentiellement mortelle de la température des feuilles de 2 à 5 °C (Zandalinas and Mittler, 2022). Cette

augmentation de température semble cependant limitée pour la variété Drushina par une diminution moindre de la transpiration (Figure 20) lors du stress mixte qu'en stress hydrique seul. Ces résultats sont comparables à ceux obtenus par Hussain et al. (2019) dans leur étude sur l'interaction entre les stress dus à la sécheresse et à la chaleur sur des hybrides de maïs, à la différence que la concentration interne en CO₂ y avait augmenté contrairement à notre étude.

Il est intéressant de noter qu'aucun des paramètres physiologiques mesurés au cours de cette étude n'a été d'influencé de manière significative par les différentes variétés étudiées, bien que certaines tendances aient été observées concernant la phase claire de la photosynthèse et le maintien du statut hydrique. En revanche, l'étude menée par Hornyák et al. (2019) sur le cultivar Panda et la souche PA15 a montré une variabilité des réponses en fonction de la variété pour la plupart de ces mêmes paramètres.

Une des stratégies mises en place par les plantes en réponse à un stress consiste à produire des antioxydants. Ces composés permettent de limiter les dommages induits par un stress oxydatif en participant à la neutralisation des ROS (dos Santos et al., 2022; Hasanuzzaman et al., 2013; Zhang and Sonnewald, 2017). Les résultats obtenus dans cette étude montrent que, en condition de stress hydrique, les plantes de toutes les variétés ont présenté une augmentation similaire de la concentration en MDA dans leurs feuilles (Figure 23), indiquant la présence de stress oxydatif en réponse au déficit hydrique. Cependant, ni la croissance ni la photosynthèse n'ont été altérées, ce qui suggère que les effets négatifs du stress oxydatif ont été inhibés par une production d'antioxydants suffisante (Aubert et al., 2020a). L'augmentation en MDA était similaire sous stress hydrique à 21°C et à 28°C, mais aucun changement significatif n'a été observé sous l'effet de l'élévation de la température seule par rapport aux plantes en condition témoin. Cependant, l'impact négatif de la chaleur sur les différents processus de la photosynthèse entraîne généralement une surproduction de ROS (Hasanuzzaman et al., 2013; Hornyák et al., 2019). Aubert et al. (2020b) ont constaté que les effets du stress oxydatif sur les feuilles du sarrasin commun n'étaient visibles qu'au début du traitement thermique, suggérant une stimulation progressive du métabolisme antioxydant. Contrairement aux résultats des études précédentes (Aubert et al., 2020b, 2020a), les concentrations en polyphénols totaux (Figure 26) et en flavonoïdes (Figure 24) obtenues dans cette étude n'ont pas augmenté en réponse aux différents stress. A l'inverse, sous stress hydrique et mixte, une légère diminution de la concentration en flavonoïdes a été observée, tandis que la concentration en polyphénols totaux a diminué de manière plus importante. La différence pourrait potentiellement s'expliquer par la variété. En effet, les observations développées sont valables pour les quatre variétés étudiées ici, mais pas pour la variété Darja (Aubert et al., 2020b, 2020a). Il est donc possible que l'impact des stress sur les concentrations en antioxydants dans les feuilles

soit influencé par la variété comme cela a déjà été observé pour le sarrasin de Tartarie (Aubert and Quinet, 2022). Les polyphénols sont connus pour être présents en grande quantité chez le sarrasin mais cette plante peut également réagir au stress oxydatif en produisant d'autres antioxydants comme le glutathion et l'ascorbate (Aubert et al., 2020b). Il est fort probable que la stimulation du métabolisme antioxydant du sarrasin se soit traduite ici par la production de ces composés ou d'autres non quantifiés comme les enzymes antioxydantes.

2. Impacts du stress hydrique et thermique sur la phase reproductive

Les seuls paramètres morphologiques testés au niveau de la phase reproductrice étaient la position du nœud d'apparition de la première inflorescence (Figure 13) et le nombre d'inflorescences (Figure 14). Ce premier paramètre fournit une indication sur le temps de floraison et sur la longueur de la phase végétative. En effet, si la transition florale est précoce, le nombre de feuilles sous la première inflorescence sera moins élevé. Les résultats montrent que le nœud de la première inflorescence (Figure 13) était plus bas pour la variété Lileja, ce qui suggère une floraison plus précoce, mais n'était pas affectée par les conditions de culture. Les informations trouvées dans la littérature confirment effectivement l'absence d'impact dû au déficit hydrique sur ce paramètre (Aubert et al., 2020a). Cependant, les recherches d'Aubert et al. (2020b) et Michiyama et al. (2001) ont rapporté que l'exposition du sarrasin à de hautes températures provoque un premier nœud d'inflorescence plus élevé, ce qui n'a pas été observé ici. En ce qui concerne le nombre d'inflorescences (Figure 14), il a augmenté sous l'effet du stress thermique et/ou hydrique. Mais cette augmentation n'était significative que pour les plantes exposées à la combinaison de ces deux stress, en particulier pour la variété La Harpe. L'étude de Michiyama et al. (2001) a également montré une augmentation du nombre d'inflorescences sous haute température, ce qui pourrait être une stratégie pour compenser la réduction du nombre de fleurs en anthèse (Aubert et al., 2020b). En revanche, les résultats obtenus en condition de déficit hydrique diffèrent de ceux rapportés par Aubert et al. (2020a), qui ont observé une diminution du nombre d'inflorescences produites. Comme pour la phase végétative, les différences observées dans cette étude pourraient s'expliquer par la différence d'intensité du stress appliqué. La diminution des poids frais et sec des inflorescences (Tableau 2, Tableau 3) était similaire sous stress thermique avec et sans stress hydrique, mais aucun changement significatif n'a été observé sous l'effet de la sécheresse seule par rapport aux plantes en condition témoin. Cela indique globalement une production d'inflorescences en plus grand nombre mais de taille réduite. Les résultats suggèrent cependant une plus grande sensibilité au stress thermique puisque la réduction de taille des inflorescences a été nettement plus importante à 28°C. Cette réduction a été accentuée lorsque le stress

thermique est combiné au déficit hydrique. La production de fleurs plus petites est une stratégie également utilisée par la bourrache officinale en réponse à ces deux stress afin de limiter l'utilisation des ressources en eau (Descamps et al., 2018). La réduction de la biomasse florale à 28°C pourrait donc résulter d'une diminution des ressources disponibles ou d'une réallocation de ces ressources vers d'autres organes (Aubert et al., 2020a; Wahid et al., 2007). La diminution de la taille des organes reproducteurs pourrait également être due à une altération de l'expression génique impliquée dans le développement des structures florales (Smith and Zhao, 2016). En comparant ces résultats à ceux obtenus pour les feuilles, il semble que le sarrasin a favorisé le développement de sa biomasse foliaire par rapport à celui de sa biomasse florale sous stress hydrique quelle que soit la température afin de limiter le coût en eau de la floraison (Descamps et al., 2018). La hausse de température sans contrainte hydrique a, quant à elle, affecté uniformément le développement de toute la biomasse aérienne.

Concernant le métabolisme antioxydant dans les inflorescences du sarrasin, les résultats de cette étude ont montré que les concentrations en flavonoïdes (Figure 25) étaient plus élevées dans les inflorescences des variétés La Harpe et Lileja par rapport à celles de la variété Drushina, qui a produit moins de flavonoïdes à 21°C que les autres variétés. Tandis que les concentrations en polyphénols totaux (Figure 27) étaient plus élevées dans les inflorescences de la variété La Harpe par rapport à celles de la variété Lileja.

De façon générale, les plantes ont été davantage influencées par les conditions de culture que par la variété comme constaté précédemment dans l'étude menée par Aubert and Quinet (2022), bien que cette étude concernait le sarrasin de Tartarie. Les paramètres significativement influencés ici par la variété sont principalement associés aux organes reproducteurs (Figure 28). En effet, lors de la phase reproductive, la variété a influencé la position du nœud d'apparition de la première inflorescence, le nombre d'inflorescences, ainsi que les concentrations en flavonoïdes et en polyphénols totaux dans les inflorescences, ce qui correspond à l'ensemble des paramètres reproductifs mesurés à l'exception des poids frais et sec des inflorescences. Lors de la phase végétative, l'influence de la variété s'est limitée à la taille des plantes et au poids frais des feuilles. La variété La Harpe a obtenu des résultats plus élevés pour l'ensemble des paramètres reproductifs en question, de même que pour la taille. Tandis que la variété Lileja a présenté un nœud d'apparition plus bas et une concentration en polyphénols totaux plus faible, mais aussi une concentration en flavonoïdes plus élevée, dans les inflorescences par rapport aux autres variétés. Par rapport aux autres variétés, ces résultats suggèrent que la variété Lileja favorise davantage la production de flavonoïdes à celle des autres polyphénols. Quant au caractère déterminé ou indéterminé, la seule différence significative observée concerne la production plus importante de flavonoïdes

dans les inflorescences des variétés indéterminées. La production réduite de flavonoïdes à 21°C par la variété Drushina, constitue la seule interaction significative entre une variété et une condition de culture spécifique. Ces résultats suggèrent que le caractère déterminé ou indéterminé des variétés n'a qu'une influence limitée sur les différents mécanismes de réponses aux stress. Tandis que les réponses induites par les variétés ne sont pas spécifiques à un type de stress en particulier.

Contrairement aux feuilles, les inflorescences ont montré une augmentation des concentrations en polyphénols totaux et en flavonoïdes à 28°C. Ces deux concentrations ont augmenté proportionnellement l'une par rapport à l'autre et étaient similaires à 28°C quelles que soient les conditions hydriques. Aucun changement significatif n'a été observé sous l'effet de la sécheresse seule par rapport aux plantes en condition témoin. Ces résultats indiquent une stimulation du métabolisme antioxydant au niveau des inflorescences en réponse à un stress oxydatif induit par une exposition à des températures élevées. Ils indiquent également que les différents stress affectent des organes différents, et que ceux-ci y répondent probablement en produisant des antioxydants différents. Mis en parallèle avec les résultats obtenus concernant la phase végétative, les effets induits par la chaleur sont à l'opposé de ceux observés par Aubert et al. (2020b). Dans leur étude, la température a augmenté les concentrations en polyphénols et en flavonoïdes dans les feuilles, sans les impacter au niveau des inflorescences. Cependant, cette différence peut probablement être attribuée à l'influence des variétés étudiées. En revanche, une augmentation des flavonoïdes dans les inflorescences en réponse au stress thermique a été observée pour le sarrasin de Tartarie dans cette même étude (Aubert et al., 2020b). Il serait intéressant de savoir si l'augmentation des teneurs en antioxydants observée ici dans les inflorescences aurait également été observée au niveau des graines, ce qui pourrait augmenter la qualité nutritionnelle de ces dernières. Malheureusement, le sarrasin commun étant hétérostyle et auto-incompatible (Quinet et al., 2004), il n'a pas été possible d'étudier la production de graines en serres.

VI. Conclusion

Les résultats obtenus au cours de cette étude ont montré que le sarrasin commun est capable de mettre en place divers mécanismes morphologiques, physiologiques et biochimiques en réponse à l'exposition à un stress thermique, hydrique ou à leur combinaison. Les quatre variétés étudiées ont présenté une meilleure adaptation au stress hydrique qu'au stress thermique, avec des réponses différentes selon le type de stress appliqué.

Le stress hydrique appliqué dans cette étude n'a pas fortement affecté la croissance de la plante et a même eu tendance à la stimuler. En effet, le déficit hydrique a stimulé le développement du sarrasin par une augmentation de l'activité photosynthétique et de la production de biomasse aérienne végétative, la biomasse florale n'étant pas impactée. Le développement foliaire a donc été favorisé par rapport au développement des inflorescences ce qui a permis aux plantes de limiter leur consommation en eau. A l'inverse, l'élévation de la température à 28°C a altéré l'activité photosynthétique et réduit la production de l'ensemble de la biomasse aérienne. La stratégie adoptée par les plantes a consisté à réduire leur température en augmentant la surface de transpiration par la production d'un plus grand nombre de feuilles, mais de surface réduite. Les résultats ont montré également que le sarrasin est capable de s'adapter de façon à garder une contenance en eau stable quelles que soient les conditions appliquées. L'eau n'était pas limitante à 28°C, et l'équilibre hydrique a été maintenu par les plantes en manque d'eau grâce à la fermeture des stomates. En revanche, les résultats ont montré que le sarrasin a privilégié la conservation de l'eau par rapport au refroidissement des feuilles lorsqu'il a été exposé simultanément à la sécheresse et à des températures élevées. En effet, sous l'effet des stress combinés, certains paramètres ont montré une sensibilité accrue à l'un ou l'autre stress, impliquant une dominance spécifique de certains mécanismes de réponses. L'activité photosynthétique a diminué en condition mixte, tandis que la production de la biomasse foliaire a été stimulée au détriment de la biomasse florale qui a été altérée, indiquant une dominance des mécanismes de réponses au stress thermique. A noter que la production d'un grand nombre d'inflorescences, mais de taille réduite, a permis de compenser la réduction du nombre de fleurs en anthèse à haute température tout en limitant la consommation en eau. L'impact de l'élévation de la température à 28°C, quelles que soient les conditions hydriques, est également marqué par la production accrue d'antioxydants dans les inflorescences. Cette augmentation était cependant absente dans les feuilles, bien qu'elles aient été sujettes au stress oxydatif sous stress hydrique.

Le caractère déterminé ou indéterminé des variétés n'a impacté que la production de flavonoïdes qui a été plus importante dans les inflorescences des variétés indéterminées. En revanche, les résultats ont permis de mettre en évidence que la variété a principalement influencé les paramètres associés à la phase reproductrice, tel que le nombre d'inflorescences. La variété La Harpe a montré une augmentation plus importante des paramètres reproductifs en question par rapport aux autres variétés. Sa concentration élevée en flavonoïdes et en polyphénols totaux, notamment, en ferait une variété particulièrement intéressante à étudier.

VII. Perspectives

Certains des résultats obtenus dans cette étude se sont avérés différents, voire en contradiction avec ce qui a été observé dans les études précédentes. Il serait intéressant de modifier les conditions expérimentales pour déterminer d'où proviennent ces différences, notamment en appliquant un stress hydrique plus prononcé. Modifier les conditions de culture permettrait également d'étudier les variations de comportement en fonction du moment d'application et de l'intensité du stress. Une comparaison des effets d'une exposition continue par rapport à une exposition ponctuelle pourrait être envisagée.

Afin d'évaluer l'influence du choix des variétés de sarrasin étudiées sur leurs réponses aux stress, il serait intéressant d'inclure une plus large gamme de variétés.

La production de graines en serre n'était pas prévue en raison de l'absence de pollinisateurs. La mise en extérieur des plantes pourrait être envisagée afin de pouvoir mesurer l'impact des stress sur la production et la qualité des graines.

Les hypothèses formulées dans la discussion pourraient être vérifiées en complétant les données existantes par des mesures supplémentaires. Au niveau morphologique, des mesures directes de la surface foliaire et du taux de ramification des plantes permettraient d'obtenir une évaluation plus précise de leur développement végétatif. De plus, inclure à l'étude le développement du système racinaire permettrait de déterminer si les ressources des parties aériennes sont détournées pour privilégier le développement d'autres organes que ceux étudiés. Une analyse plus approfondie de la photosynthèse, incluant l'activité de la Rubisco, apporterait une meilleure compréhension des mécanismes internes influençant l'activité photosynthétique en réponse aux stress. Pour finir, d'autres dosages biochimiques pourraient être effectués au niveau des différents organes. L'analyse de la production d'autres antioxydants, tels que le glutathion et l'ascorbate, ou d'enzymes antioxydantes, permettrait de compléter les observations faites sur les polyphénols totaux et les flavonoïdes et de mieux comprendre les mécanismes de réponses aux stress oxydatif.

VIII. Bibliographie

- acadpharm, 2015. Polygonaceae — Le dictionnaire. Dict. Académie Natl. Pharm.
- 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. *J. Agric. Sci.* 152, 349–369. <https://doi.org/10.1017/S0021859613000166>
- Alves, A.A.C., Setter, T.L., 2004. Response of Cassava Leaf Area Expansion to Water Deficit: Cell Proliferation, Cell Expansion and Delayed Development. *Ann. Bot.* 94, 605–613. <https://doi.org/10.1093/aob/mch179>
- Anses, 2009. Avis de l'Agence française de sécurité sanitaire des aliments relatif à la présence d'alcaloïdes (atropine? et scopolamine) en tant que substances indésirables dans la farine de sarrasin destinée à la consommation humaine et à la pertinence du seuil de gestion provisoire proposé par la DGCCRF.
- AquaPortail, 2024. Stress hydrique : définition et explications. AquaPortail.
- AQUASTAT, 2024. FAO AQUASTAT Dissemination System.
- Aubert, L., Konrádová, D., Barris, S., Quinet, M., 2020a. Different drought resistance mechanisms between two buckwheat species and. *Physiol. Plant.* 172, 577–586. <https://doi.org/10.1111/ppl.13248>
- Aubert, L., Konrádová, D., Kebbas, S., Barris, S., Quinet, M., 2020b. Comparaison de la résistance à haute température chez deux espèces de sarrasin *Fagopyrum esculentum* et *Fagopyrum tataricum*. *J. Plant Physiol.* 251, 153222. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2020.153222>
- Aubert, L., Quinet, M., 2022. Comparison of Heat and Drought Stress Responses among Twelve Tartary Buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) Varieties. *Plants Basel Switz.* 11, 1517. <https://doi.org/10.3390/plants11111517>
- Aubertin, C., Archambeau, M., Sarthou, J.-P., 2018. Allélopathie : Définition, in: ALLÉLOPATHIE. INRAE. <https://doi.org/10.17180/XZN2-5D05>
- Baruteau, J., Sadani, G., Jourdan, C., Morelle, K., Broué-Chabbert, A., Rancé, F., 2005. Allergie au sarrasin : à propos d'une observation chez l'enfant et revue de la littérature. *Rev. Fr. Allergol. Immunol. Clin.* 45, 422–425. <https://doi.org/10.1016/j.allerg.2005.06.002>
- Bezner Kerr, R., Hasegawa, T., Lasco, R., Bhatt, I., Deryng, D., Farrell, A., Gurney-Smith, H., Ju, H., Lluch-Cota, S., Meza, F., Nelson, G., Neufeldt, H., Thornton, P., 2022. Food, fibre, and other ecosystem products, in: Pörtner, H.-O., Roberts, D.C., Tignor, M.M.B., Poloczanska, E.S., Mintenbeck, K., Alegría, A., Craig, M., Langsdorf, S., Lösschke, S., Möller, V., Okem, A., Rama, B. (Eds.), *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press.
- Campbell, C.G., 1997. Buckwheat: *Fagopyrum Esculentum* Moench. Bioversity International.
- Cawoy, V., 2007. Etude des facteurs de contrôle de la floraison et de la fructification chez le sarrasin commun, *Fagopyrum esculentum* Moench (cv. La Harpe) | DIAL.pr - BOREAL.
- Cawoy, V., bullet, J.-F., LEDENT, J.-F., bullet, J.-M., Kinet, bullet, A.-L., Jacquemart, A.-L., 2009. Floral Biology of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Eur J Pl Sci Biotechnol* 3.
- Chaussat, A.-G., 2018. Les populations du Massif armoricain au crible du sarrasin. Etude d'un marqueur culturel du Bocage normand (XVI-XX siècle).
- Cheng, C., Fan, Y., Tang, Y., Zhang, K., Joshi, D.C., Jha, R., Janovská, D., Meglič, V., Yan, M., Zhou, M., 2020. *Fagopyrum esculentum* ssp. ancestrale-A Hybrid Species Between Diploid *F. cymosum* and *F. esculentum*. *Front. Plant Sci.* 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01073>

- Descamps, C., Quinet, M., Baijot, A., Jacquemart, A.-L., 2018. Temperature and water stress affect plant–pollinator interactions in *Borago officinalis* (Boraginaceae). *Ecol. Evol.* 8, 3443–3456. <https://doi.org/10.1002/ece3.3914>
- Desclaux, D., Huynh, T., Roumet, P., 2000. Identification of Soybean Plant Characteristics That Indicate the Timing of Drought Stress. *Crop Sci. - CROP SCI* 40. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.403716x>
- dos Santos, T.B., Ribas, A.F., de Souza, S.G.H., Budzinski, I.G.F., Domingues, D.S., 2022. Physiological Responses to Drought, Salinity, and Heat Stress in Plants: A Review. *Stresses* 2, 113–135. <https://doi.org/10.3390/stresses2010009>
- Duval, J., 1995. Utilisation du Sarrasin en Alimentation Animale.
- Eyshi Rezaei, E., Webber, H., Gaiser, T., Naab, J., Ewert, F., 2015. Heat stress in cereals: Mechanisms and modelling. *Eur. J. Agron.* 64, 98–113. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2014.10.003>
- FAOSTAT, 2024. FAOSTAT.
- Farooq, M., Wani, S.M., Mir, S.A., Naseem, Z., 2023. An overview of buckwheat allergy: A rare allergenic food. *J. Food Compos. Anal.* 123, 105616. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2023.105616>
- Farooq, S., Rehman, R.U., Pirzadah, T.B., Malik, B., Dar, F.A., Tahir, I., 2016. Chapter twenty three - Cultivation, Agronomic Practices, and Growth Performance of Buckwheat, in: Zhou, M., Kreft, I., Woo, S.-H., Chrungoo, N., Wieslander, G. (Eds.), *Molecular Breeding and Nutritional Aspects of Buckwheat*. Academic Press, pp. 299–319. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803692-1.00023-7>
- Fathi, A., 2022. Role of nitrogen (N) in plant growth, photosynthesis pigments, and N use efficiency: A review. *Agrisost* 28, 1–8. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7143588>
- Gfeller, A., Glauser, G., Etter, C., Signarbieux, C., Wirth, J., 2018. *Fagopyrum esculentum* Alters Its Root Exudation after *Amaranthus retroflexus* Recognition and Suppresses Weed Growth. *Front. Plant Sci.* 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00050>
- Gouache, D., Bancal, M.-O., Bancal, P., de Solan, B., Gate, P., 2014. Tolérance du blé tendre aux stress biotiques et abiotiques. *Innov. Agron.* 35, 75–87. <https://doi.org/10.17180/az58-g142>
- Greer, D.H., Weedon, M.M., 2012. Modelling photosynthetic responses to temperature of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Semillon) leaves on vines grown in a hot climate. *Plant Cell Environ.* 35, 1050–1064. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02471.x>
- Hagiwara, M., OTA, A., INOUE, N., 2002. Effect of water stress on growth and fertilization rate of common buckwheat. *Fagopyrum* 19, 63–69.
- Halbrecq, B., Romedenne, P., Ledent, J.F., 2005. Evolution de la floraison, de la maturation et de la nouaison chez le sarrasin (*Fagopyrum esculentum* Moench) : analyse quantitative. *Eur. J. Agron.* 23, 209–224. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2004.11.006>
- Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M.H.M.B., Parvin, K., Bhuiyan, T.F., Anee, T.I., Nahar, K., Hossen, Md.S., Zulficar, F., Alam, Md.M., Fujita, M., 2020. Regulation of ROS Metabolism in Plants under Environmental Stress: A Review of Recent Experimental Evidence. *Int. J. Mol. Sci.* 21, 8695. <https://doi.org/10.3390/ijms21228695>
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, Md.M., Roychowdhury, R., Fujita, M., 2013. Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants. *Int. J. Mol. Sci.* 14, 9643–9684. <https://doi.org/10.3390/ijms14059643>
- Havaux, M., 1992. Stress Tolerance of Photosystem II in Vivo: Antagonistic Effects of Water, Heat, and Photoinhibition Stresses. *Plant Physiol.* 100, 424–432. <https://doi.org/10.1104/pp.100.1.424>
- Hornýák, M., Płazek, A., Kopeć, P., Dziurka, M., Pastuszak, J., Szczerba, A., Hura, T., 2019. Photosynthetic activity of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) exposed to thermal stress. *Photosynthetica* 58. <https://doi.org/10.32615/ps.2019.140>

- Hussain, H.A., Men, S., Hussain, S., Chen, Y., Ali, S., Zhang, S., Zhang, K., Li, Y., Xu, Q., Liao, C., Wang, L., 2019. Interactive effects of drought and heat stresses on morpho-physiological attributes, yield, nutrient uptake and oxidative status in maize hybrids. *Sci. Rep.* 9, 3890. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40362-7>
- Jacquemart, A.-L., Cawoy, V., Kinet, J.-M., LEDENT, J.-F., Quinet, M., 2012. Is Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) Still a Valuable Crop Today? *Eur. J. Plant Sci. Biotechnol.* 6, 1–10.
- Jifon, J.L., Wolfe, D.W., 2005. High Temperature-induced Sink Limitation Alters Growth and Photosynthetic Acclimation to Elevated CO₂ in Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). <https://doi.org/10.21273/JASHS.130.4.515>
- Johnson, M.P., 2016. Photosynthesis. *Essays Biochem.* 60, 255–273. <https://doi.org/10.1042/EBC20160016>
- Kamatchi, K.A.M., Anitha, K., Kumar, K.A., Senthil, A., Kalarani, M.K., Djanaguiraman, M., 2024. Impacts of combined drought and high-temperature stress on growth, physiology, and yield of crops. *Plant Physiol. Rep.* 29, 28–36. <https://doi.org/10.1007/s40502-023-00754-4>
- Kim, J.-S., Kidokoro, S., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K., 2024. Regulatory networks in plant responses to drought and cold stress. *Plant Physiol.* 195, 170–189. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac105>
- Leung, J., Valon, C., Moreau, B., Boeglin, M., Lefoulon, C., Joshi-Saha, A., Chérel, I., 2012. Mécanisme moléculaire d'action de l'acide abscissique en réponse à la sécheresse chez les végétaux. *Biol. Aujourd'hui* 206, 301–312. <https://doi.org/10.1051/jbio/2012029>
- Liu, F., Jensen, C.R., Andersen, M.N., 2005. A review of drought adaptation in crop plants: changes in vegetative and reproductive physiology induced by ABA-based chemical signals. *Aust. J. Agric. Res.* 56, 1245–1252. <https://doi.org/10.1071/AR05062>
- Mathur, S., Agrawal, D., Jajoo, A., 2014. Photosynthesis: Response to high temperature stress. *J. Photochem. Photobiol. B, Stress and Photosynthesis* 137, 116–126. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2014.01.010>
- Merriam, 2024. Definition of FAGOPYRUM. Merriam-Webster.
- Michiyama, H., Arikuni, M., Hirano, T., 2001. Effect of Air Temperature on the Growth, Flowering and Ripening in Common Buckwheat.
- Michiyama, H., Sakurai, S., 1999. Effect of day and night temperatures on the growth and development of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). pp. 401–407.
- Prasad, P.V.V., Staggenborg, S., Ristic, Z., 2008. Impacts of drought and/or heat stress on physiological, developmental, growth, and yield processes of crop plants. *Adv. Agric. Syst. Model. Ser.* 1, 301–355.
- Pravia, A., 2023. Les types de stress des plantes. Guide de base pour agriculteurs.
- Quinet, M., Cawoy, V., Lefèvre, 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). *J. Exp. Bot.* 55, 1509–1517. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh164>
- Saini, H.S., 1997. Effects of water stress on male gametophyte development in plants. *Sex. Plant Reprod.* 10, 67–73. <https://doi.org/10.1007/s004970050069>
- Selwal, N., Bedi, M., Hamid, S., Pujari, M., 2022. Buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) Response and Tolerance to Abiotic Stress, in: Roychoudhury, A., Aftab, T., Acharya, K. (Eds.), *Omics Approach to Manage Abiotic Stress in Cereals*. Springer Nature, Singapore, pp. 575–597. https://doi.org/10.1007/978-981-19-0140-9_24
- Shah, N.H., Paulsen, G.M., 2003. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. *Plant Soil* 257, 219–226. <https://doi.org/10.1023/A:1026237816578>

- Sia, C.L.F., 2020. Comparaison des qualités nutritionnelles du sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*) et de Tartarie (*Fagopyrum tataricum*) et impact des changements climatiques sur la croissance et la production du sarrasin de Tartarie (*Fagopyrum tataricum*).
- Smith, A.R., Zhao, D., 2016. Sterility Caused by Floral Organ Degeneration and Abiotic Stresses in *Arabidopsis* and Cereal Grains. *Front. Plant Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01503>
- Steadman, K.J., Burgoon, M.S., Schuster, R.L., Lewis, B.A., Edwardson, S.E., Obendorf, R.L., 2000. Fagopyritols, d-chiro-Inositol, and Other Soluble Carbohydrates in Buckwheat Seed Milling Fractions. *J. Agric. Food Chem.* 48, 2843–2847. <https://doi.org/10.1021/jf990709t>
- Tadina, N., Germ, M., Kreft, I., Breznik, B., Gaberščik, A., 2007. Effects of water deficit and selenium on common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench.) plants. *Photosynthetica* 45, 472–476. <https://doi.org/10.1007/s11099-007-0080-7>
- Tapiero, H., Mathé, G., Couvreur, P., Tew, K.D., 2002. L-Arginine. *Biomed. Pharmacother.* 56, 439–445. [https://doi.org/10.1016/S0753-3322\(02\)00284-6](https://doi.org/10.1016/S0753-3322(02)00284-6)
- Taylor, D.P., Obendorf, R.L., 2001. Quantitative Assessment of Some Factors Limiting Seed Set in Buckwheat. *Crop Sci.* 41, 1792–1799. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.1792>
- Tomé, D., Bos, C., 2007. Besoins en lysine tout au long du cycle de vie humain. *J. Nutr.* 137, 1642S–1645S. <https://doi.org/10.1093/jn/137.6.1642S>
- Visset, L., Cyprien, A.-L., Carcaud, N., Ouguerram, A., Barbier, D., Bernard, J., 2002. Les prémices d'une agriculture diversifiée à la fin du Mésolithique dans le Val de Loire (Loire armoricaine, France). *Comptes Rendus Palevol* 1, 51–58. [https://doi.org/10.1016/S1631-0683\(02\)00007-6](https://doi.org/10.1016/S1631-0683(02)00007-6)
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., Foolad, M.R., 2007. Heat tolerance in plants: An overview. *Environ. Exp. Bot.* 61, 199–223. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011>
- Zandalinas, S.I., Mittler, R., 2022. Plant responses to multifactorial stress combination. *New Phytol.* 234, 1161–1167. <https://doi.org/10.1111/nph.18087>
- Zeng, L., Zhang, J., Wang, X., Liu, Z., 2021. Isolation and Characterization of APETALA3 Orthologs and Promoters from the Distylous *Fagopyrum esculentum*. *Plants* 10, 1644. <https://doi.org/10.3390/plants10081644>
- Zhang, H., Sonnewald, U., 2017. Differences and commonalities of plant responses to single and combined stresses. *Plant J.* 90, 839–855. <https://doi.org/10.1111/tpj.13557>
- Zhou, M., Tang, Yu, Deng, X., Ruan, C., Tang, Yixiong, Wu, Y., 2018. Chapter Two - Classification and Nomenclature of Buckwheat Plants, in: Zhou, M., Kreft, I., Suvorova, G., Tang, Yu, Woo, S.H. (Eds.), *Buckwheat Germplasm in the World*. Academic Press, pp. 9–20. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811006-5.00002-1>
- Клыков, Муругова Г. А, Кузьменко Н. В, Парская Н. С, 2018. Сравнительное морфологическое и биохимическое изучение сортов гречихи съедобной (*Fagopyrum esculentum* Moench) различного происхождения. *Дальневосточный Аграрный Вестник* 75–82.

IX. Annexes

Tableau 6: Analyses statistiques des résultats d'ANOVA 3 en fonction des paramètres : variété (Var), stress hydrique (SH), stress thermique (ST), interaction entre la variété et le stress hydrique (Var*SH), interaction entre la variété et le stress thermique (Var*ST) et interaction entre la variété, le stress hydrique et le stress thermique (Var*SH*ST),

Paramètre	Var	SH	ST	Var*SH	Var*ST	SH*ST	Var*SH*ST
Feuilles	F=1,8128	F=79,9327	F=12,4561	F=0,5323	F=2,0978	F=0,6055	F=2,0956
	P=0,1516	P<0,0001	P=0,0007	P=0,6615	P=0,1072	P=0,4388	P=0,1075
Inflorescences	F=5,7595	F=18,5635	F=11,9865	F=0,9273	F=0,7292	F=1,4323	F=2,4850
	P=0,0013	P<0,0001	P=0,0009	P=0,4316	P=0,5376	P=0,2350	P=0,0667
Nœuds	F=2,3223	F=42,0995	F=15,6764	F=0,9946	F=2,5468	F=2,9740	F=1,9591
	P=0,0814	P<0,0001	P=0,0002	P=0,3998	P=0,0619	P=0,0885	P=0,1269
1 ^{er} nœud	F=3,3423	F=0,2432	F=1,3243	F=0,7477	F=1,1081	F=0,6757	F=0,1712
	P=0,0233	P=0,6232	P=0,2532	P=0,5268	P=0,3508	P=0,4135	P=0,9156
Taille	F=9,6768	F=19,8768	F=11,2482	F=0,8038	F=0,4012	F=0,4241	F=1,9957
	P<0,0001	P<0,0001	P=0,0012	P=0,4956	P=0,7525	P=0,5169	P=0,1217
Poids frais - feuilles	F=1,4615	F=112,0930	F=22,7795	F=3,9631	F=0,5818	F=9,7487	F=0,2720
	P=0,2435	P<0,0001	P<0,0001	P=0,0165	P=0,6312	P=0,0038	P=0,8451
Poids frais - inflorescences	F=1,5695	F=2,1485	F=15,9923	F=1,1438	F=1,3348	F=0,0040	F=0,7353
	P=0,2159	P=0,1525	P=0,0004	P=0,3463	P=0,2803	P=0,9497	P=0,5387
Poids frais - tiges	F=2,6035	F=0,4387	F=17,9417	F=0,5658	F=0,5629	F=0,1539	F=0,4434
	P=0,0689	P=0,5125	P=0,0002	P=0,6415	P=0,6434	P=0,6974	P=0,7236
Poids sec - feuilles	F=0,4495	F=34,4990	F=26,5153	F=2,2397	F=0,5626	F=5,8429	F=0,2425
	P=0,7194	P<0,0001	P<0,0001	P=0,1026	P=0,6436	P=0,0215	P=0,8660
Poids sec - inflorescences	F=2,8912	F=0,4993	F=8,9215	F=0,6283	F=1,5009	F=0,0201	F=1,0829
	P=0,0505	P=0,4849	P=0,0054	P=0,6021	P=0,2331	P=0,8880	P=0,3703
Poids sec - tiges	F=1,0785	F=0,9153	F=23,7823	F=0,5007	F=0,4362	F=0,5149	F=0,0832
	P=0,3721	P=0,3459	P<0,0001	P=0,6845	P=0,7286	P=0,4782	P=0,9687
Teneur en eau - feuilles	F=0,3972	F=2,7676	F=0,0066	F=0,8020	F=0,4495	F=0,1250	F=1,9253
	P=0,7559	P=0,1016	P=0,9357	P=0,5020	P=0,7194	P=0,7260	P=0,1453
Teneur en eau - inflorescences	F=0,1864	F=0,0095	F=3,8337	F=0,7510	F=1,6478	F=0,4593	F=0,7280
	P=0,9049	P=0,9230	P=0,0590	P=0,5299	P=0,1979	P=0,5028	P=0,5429
Teneur en eau - tiges	F=0,7475	F=2,9092	F=0,6228	F=0,9337	F=1,0586	F=0,4200	F=0,8708
	P=0,5318	P=0,0978	P=0,4358	P=0,3457	P=0,3803	P=0,5216	P=0,4664
Chlorophylle – 20.11	F=0,9034	F=67,6370	F=62,6961	F=0,8015	F=0,2419	F=0,8027	F=0,1546
	P=0,4503	P<0,0001	P<0,0001	P=0,5023	P=0,8664	P=0,3770	P=0,9259
Azote – 20.11	F=0,9222	F=67,7296	F=62,7402	F=0,8042	F=0,2245	F=0,7632	F=0,1531
	P=0,4412	P<0,0001	P<0,0001	P=0,5008	P=0,8787	P=0,3888	P=0,9269

Chlorophylle – 12.12	F=0,6503	F=85,3556	F=18,6487	F=1,1720	F=1,0636	F=3,0106	F=0,8392
	P=0,5888	P<0,0001	P<0,0001	P=0,3362	P=0,3362	P=0,0927	P=0,4828
Azote – 12.12	F=0,5423	F=87,3756	F=19,6578	F=1,1760	F=1,0960	F=3,3556	F=0,7682
	P=0,6570	P<0,0001	P<0,0001	P=0,3348	P=0,3655	P=0,0766	P=0,5206
Transpiration	F=0,2518	F=25,9173	F= 4,7997	F=1,6232	F=0,8717	F=10,9600	F=0,3305
	P=0,6738	P<0,0001	P= 0 0359	P=0,2034	P=0,4659	P=0,0023	P=0,8033
Conductance stomatique	F=1,6026	F=19,1304	F=1,3171	F=2, 1155	F=2,1512	F=0,3498	F=1,6301
	P=0,2081	P<0,0001	P=0,2596	P=0,1177	P=0,1132	P=0,5584	P=0,2018
Photosynthèse nette	F=0,6813	F=0,4463	F=10,5401	F=0,8128	F=1,4132	F=3 3935	F=0,4198
	P=0,5702	P=0,5090	P=0,0028	P=0,4966	P=0,2576	P=0,0750	P=0,7401
Concentration interne en CO ₂	F=0,8544	F=87,1435	F= 11,3926	F=0,8017	F=0,5364	F=0,0214	F=0,8675
	P=0,4747	P<0,0001	P=0,0019	P=0,5021	P=0,6607	P=0,8846	P=0,4680
Efficience du photosystème II	F=0,3769	F=43,4497	F=4,5361	F=0, 1915	F=1,3325	F=0,6131	F=1,6251
	P=0,7703	P<0,0001	P=0,0410	P=0,9014	P=0,2811	P=0,4394	P=0,2029
Photochemical quenching	F=1,4750	F=8,8367	F=0,9923	F=0,0739	F=2,0368	F=0,4820	F=0,4738
	P=0,2399	P=0,0056	P=0,3266	P=0,9736	P=0,1284	P=0,4925	P=0,7027
Efficience d'utilisation de l'eau	F= 0,2966	F=41,5089	F=32,3360	F=0,4348	F=0,1049	F=0,2837	F=0,3015
	P= 0,8275	P<0,0001	P<0,0001	P=0,7298	P=0,9565	P=0,5985	P=0,8240
MDA	F=1,0299	F=62,7885	F=0,0892	F=0,9364	F=1,4283	F=0,4250	F=0,5094
	P=0,3925	P<0,0001	P=0,7671	P=0,4345	P=0,2527	P=0,5191	P=0,6787
Flavonoïdes - feuilles	F=0,1416	F=14,7024	F=0,0134	F=1,4360	F=0,3748	F=0,2684	F=0,2891
	P=0,9343	P=0,0006	P=0,9087	P=0,2505	P=0,7717	P=0,6080	P=0,8329
Flavonoïdes - inflorescences	F=5,6957	F=0,5835	F=17,3005	F=0,6716	F=4,1868	F=2,0506	F=0,4322
	P=0,0031	P=0,4506	P=0,0002	P=0,5758	P=0,0131	P=0,1618	P=0,7314
Polyphénols - feuilles	F=0,9406	F=20,9705	F=0,0428	F=0,2120	F=0,0953	F=0,2509	F=0,6880
	P=0,4325	P<0,0001	P=0,8374	P=0,8874	P=0,9621	P=0,0009	P=0,8330
Polyphénols - inflorescences	F=3,3456	F=0,7784	F=12,6184	F=1,9364	F=2,2743	F=0,9765	F=0,4857
	P=0,0312	P=0,3842	P=0,0012	P=0,1435	P=0,0987	P=0,6256	P=0,4809

Stress hydrique	Stress thermique	Stress mixte
Phase reproductive : <ul style="list-style-type: none"> • Position du 1^{er} nœud = • Nombre d'inflorescences = • Poids frais et sec des inflorescences = • WC des inflorescences = 	Phase reproductive : <ul style="list-style-type: none"> • Position du 1^{er} nœud = • Nombre d'inflorescences = • Poids frais et sec des inflorescences - • WC des inflorescences = 	Phase reproductive : <ul style="list-style-type: none"> • Position du 1^{er} nœud = • Nombre d'inflorescences + • Poids frais et sec des inflorescences - • WC des inflorescences =
Phase végétative : <ul style="list-style-type: none"> • Nombre de feuilles ++ • Nombre de nœuds ++ • Taille des plantes - • Poids frais et sec des feuilles ++ • Poids frais et sec des tiges = • WC des feuilles = 	Phase végétative : <ul style="list-style-type: none"> • Nombre de feuilles + • Nombre de nœuds + • Taille des plantes - • Poids frais et sec des feuilles - • Poids frais et sec des tiges - • WC des feuilles = 	Phase végétative : <ul style="list-style-type: none"> • Nombre de feuilles +++ • Nombre de nœuds +++ • Taille des plantes -- • Poids frais et sec des feuilles + • Poids frais et sec des tiges -- • WC des feuilles =
Photosynthèse : <ul style="list-style-type: none"> • Chlorophylle et azote + • Photosynthèse nette = • Concentration interne en CO2 -- • Photosystème II + • Photochemical quenching + 	Photosynthèse : <ul style="list-style-type: none"> • Chlorophylle et azote + • Photosynthèse nette - • Concentration interne en CO2 - • Photosystème II - • Photochemical quenching = 	Photosynthèse : <ul style="list-style-type: none"> • Chlorophylle et azote ++ • Photosynthèse nette - • Concentration interne en CO2 -- • Photosystème II =/+ • Photochemical quenching =/+
Statut hydrique : <ul style="list-style-type: none"> • Transpiration = • Conductance stomatique - • WUE + 	Statut hydrique : <ul style="list-style-type: none"> • Transpiration + • Conductance stomatique = • WUE - 	Statut hydrique : <ul style="list-style-type: none"> • Transpiration = • Conductance stomatique -- • WUE =
Biochimie : <ul style="list-style-type: none"> • MDA des feuilles + • Polyphénols des feuilles - • Flavonoïdes des feuilles - • Polyphénols des inflorescences = • Flavonoïdes des inflorescences = 	Biochimie : <ul style="list-style-type: none"> • MDA des feuilles = • Polyphénols des feuilles = • Flavonoïdes des feuilles = • Polyphénols des inflorescences + • Flavonoïdes des inflorescences + 	Biochimie : <ul style="list-style-type: none"> • MDA des feuilles + • Polyphénols des feuilles - • Flavonoïdes des feuilles - • Polyphénols des inflorescences + • Flavonoïdes des inflorescences +

+ augmentation, - diminution, = pas de changement, **impact significatif de la variété**, **impact non significatif de la variété**

Figure 28: Tableau de synthèse

Impact du stress thermique et hydrique sur quatre variétés de sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*)

Lechien Amandine

Le changement climatique confronte le système agricole mondial à de nombreux défis. Parmi eux, l'intensification des événements climatiques extrêmes expose les cultures à des épisodes de sécheresse et de température élevée de plus en plus fréquents, affectant les rendements agricoles. C'est pourquoi l'étude de l'impact du stress thermique et hydrique sur des cultures alternatives, est particulièrement importante.

Cette étude s'intéresse plus particulièrement à l'impact d'une élévation de la température à 28°C et d'un déficit hydrique sur le sarrasin commun (*Fagopyrum esculentum*). Cette pseudo-céréale est connue pour ses nombreux avantages nutritionnels et écologiques, mais aussi pour sa résistance et pour sa capacité à se développer dans des environnements peu propices.

Les résultats obtenus au cours de cette étude montrent que le sarrasin commun est capable de mettre en place une série de mécanismes au niveau morphologique, physiologique et biochimique en réponse à l'exposition continue à un stress thermique, hydrique ou à leur combinaison. Différents paramètres ont été mesurés au cours du développement végétatif et reproductif des plantes, afin d'analyser et de comparer les stratégies de réponses mises en place.

Les quatre variétés de étudiées présentent une meilleure adaptation au stress hydrique qu'au stress thermique. L'exposition au stress hydrique stimule la croissance et la photosynthèse du sarrasin, tandis que l'exposition au stress thermique les altère. La combinaison des stress a un effet additif par rapport aux stress individuels. Le sarrasin est également capable de maintenir une contenance en eau stable quelles que soient les conditions appliquées. La variété, quant à elle, impacte principalement les paramètres reproductifs tels que le nombre d'inflorescences ou la concentration en antioxydants qu'elles contiennent. En particulier pour la variété La Harpe, dont la valeur de ces paramètres était significativement plus élevée par rapport aux autres variétés.

Mots-clefs : Sarrasin commun, *Fagopyrum esculentum*, La Harpe, Lileja, Devyatka, Drushina, stress hydrique, stress thermique