

Faculté des bioingénieurs

Étude de l'effet de la salinité du sol sur la valeur nutritionnelle des feuilles de *Amaranthus cruentus*

Auteur : Camille Beghin

Promoteur : Prof. Stanley Lutts

Lecteurs : Prof. Xavier Draye
Prof. Yvan Larondelle

Année académique 2018-2019

Bioingénieur : Sciences Agronomiques – Sciences, technologies et
qualité des aliments

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier vivement mon promoteur, le Professeur Stanley Lutts, pour m'avoir offert l'opportunité de réaliser mon mémoire au sein du Groupe de Recherche en Physiologie Végétale (GRPV) sur un sujet aussi intéressant que celui-ci. Je le remercie également pour son implication et sa disponibilité malgré son quadrimestre chargé. Son expérience et ses conseils avisés m'ont été d'une grande aide pour la réalisation de ce travail, aussi bien pour le travail journalier en laboratoire que pour la rédaction de celui-ci.

Ensuite, je tiens à remercier les autres membres du GRPV. Un grand merci en particulier à Hélène Dailly pour son implication, son aide pour la réalisation de mes dosages et pour la mise au point de méthodes, pour ses explications et pour sa patience. Merci au Docteur Muriel Quinet et au Professeur André Lejeune pour leurs divers conseils au quotidien. Merci à Brigitte, Marie-Eve, Baudouin, Nassima et Mohammed pour leur aide précieuse lors de mes manipulations. Merci à Marie pour son temps, ses explications et surtout ses réponses à mes nombreuses questions. Merci à tous les membres du labo pour la bonne ambiance journalière, particulièrement à Servane, Rémi, Ségolène et Odile pour les bons moments passés ensemble en fin de journée pour décompresser.

J'aimerais également remercier grandement Matthieu Baudoin pour ses encouragements et son soutien moral au quotidien.

Enfin, un grand merci également à mes parents pour leur relecture et à toute ma famille pour m'avoir motivée au jour le jour. Merci à mes amis pour m'avoir soutenue, écoutée et changé les idées quand j'en ai eu besoin.

Table des matières

Remerciements.....	i
Table des matières.....	iii
Liste des figures	ix
Liste des tableaux	xi
Liste des abréviations	xiii
Introduction.....	1
Revue bibliographique	3
1. Sécurité alimentaire et malnutrition.....	3
1.1. Définitions	3
1.2. Agriculture et alimentation : Situation actuelle	4
1.2.1. Généralités.....	4
1.2.2. Prévalence de la sous-alimentation	4
1.2.3. Prévalence de l'excès pondéral et de l'obésité	5
1.2.4. Prévalence des carences en micronutriments	5
A. Carence en zinc.....	6
B. Carence en fer	7
C. Carence en vitamine A	8
1.3. Agriculture et alimentation : Tendances futures.....	8
1.3.1. Changements climatiques	9
1.3.2. Croissance de la population.....	9
1.4. Agriculture et alimentation : Défis.....	9
2. Biodiversité agricole	11
2.1. Mondialisation, intensification et perte de biodiversité agricole	11
2.2. Importance d'un retour vers une diversification agricole	11
2.3. Potentiel des cultures sous-utilisées et négligées	12
2.4. Aliments fonctionnels	14
3. Salinisation des sols.....	15
3.1. Définition et phénomène.....	15
3.2. Prévalence actuelle et prédictions.....	15
3.3. Impacts agricoles	16
3.4. Potentiel des plantes halophytes en agriculture	17
3.5. Impacts physiologiques de la salinité sur les plantes	18

3.5.1.	La croissance et le développement	18
3.5.2.	La toxicité minérale	19
3.5.3.	Le statut hydrique.....	20
3.5.4.	La photosynthèse.....	22
3.5.5.	Les stress oxydatifs	23
3.5.6.	La modification du statut hormonal.....	25
4.	L'amarante	27
4.1.	Généralités	27
4.2.	Taxonomie.....	28
4.3.	Morphologie.....	29
4.4.	Cycle de vie et mode de culture	30
4.5.	Propriétés nutritionnelles	32
4.5.1.	Graines.....	33
A.	Minéraux	33
B.	Protéines	34
C.	Sucres solubles	35
D.	Amidon	35
E.	Fibres	36
F.	Lipides.....	36
G.	Vitamines.....	36
H.	Facteurs antinutritionnels	37
I.	Aliment fonctionnel : Composés bioactifs	37
4.5.2.	Feuilles.....	40
A.	Minéraux	40
B.	Protéines	41
C.	Vitamines.....	42
D.	Polyphénols, bétalaïnes et activité antioxydante totale.....	42
E.	Facteurs antinutritionnels	43
F.	Aliment fonctionnel.....	43
	Objectifs	45
	Matériel et méthodes	47
1.	Expérience réalisée	47
2.	Germination et démariage	47

3.	Repiquage.....	47
4.	Application du stress salin.....	48
5.	Mesure des échanges gazeux.....	48
6.	Mesure des paramètres de croissance et récolte.....	49
7.	Mesure de la teneur en eau	49
8.	Dosage des éléments minéraux (Na, K, Ca, Mg, Fe, Zn, Cu, Mn, P, B)	49
9.	Dosage des sucres solubles totaux.....	50
10.	Dosage des protéines solubles totales	50
11.	Détermination du profil en acides aminés	51
12.	Dosage de la teneur en polyphénols et flavonoïdes totaux.....	52
13.	Dosage des anthocyanes totales	53
14.	Dosage de l'ascorbate	53
15.	Dosage des tocophérols	54
16.	Dosage du glutathion.....	55
17.	Dosage de l'activité antioxydante totale.....	56
18.	Dosage de l'acide salicylique	57
19.	Dosage de la proline libre	57
20.	Dosage des composés d'ammonium quaternaires	58
21.	Traitement statistique des données.....	59
	Résultats.....	61
1.	Paramètres de croissance	61
1.1.	Poids sec.....	61
1.1.1.	Feuilles.....	61
1.1.2.	Tiges.....	62
1.1.3.	Racines.....	62
1.1.4.	Rapport partie racinaire/ partie aérienne	63
1.2.	Hauteur	64
1.3.	Nombre de feuilles.....	65
1.4.	Teneur en eau	65
2.	Echanges gazeux.....	65
2.1.	Photosynthèse nette.....	65
2.2.	Transpiration instantanée.....	66
2.3.	Efficiencia d'utilisation de l'eau	67

2.4.	Conductance stomatique	67
3.	Teneur en éléments minéraux	68
3.1.	Teneur en sodium	68
3.2.	Teneur en potassium	68
3.3.	Rapport K^+/Na^+	69
3.4.	Teneur en calcium.....	69
3.5.	Teneur en cuivre	70
3.6.	Teneur en fer.....	70
3.7.	Teneur en magnésium	71
3.8.	Teneur en manganèse.....	71
3.9.	Teneur en phosphore.....	72
3.10.	Teneur en zinc	73
4.	Teneur en sucres solubles totaux.....	73
5.	Teneur en protéines totales	74
5.1.	Selon la méthode de Bradford	74
5.2.	Selon la méthode par HPLC.....	75
6.	Profil en acides aminés.....	75
7.	Teneur en polyphénols totaux	78
8.	Teneur en flavonoïdes totaux	79
9.	Teneur en anthocyanes totales.....	79
10.	Teneur en ascorbate.....	80
10.1.	Teneur en ascorbate réduit.....	80
10.2.	Teneur en ascorbate total	81
10.3.	Teneur en ascorbate oxydé.....	81
10.4.	Rapport ascorbate réduit/ ascorbate oxydé	81
11.	Teneur en tocophérols	82
12.	Teneur en glutathion	82
13.	Activité antioxydante totale	83
14.	Teneur en acide salicylique	84
15.	Teneur en proline libre	85
16.	Teneur en composés d'ammoniums quaternaires.....	85
16.1.	Teneur en glycine bêtaïne	85
16.2.	Teneur en choline.....	86

Discussion	87
1. Valeur nutritionnelle des feuilles des plantes témoins des variétés <i>Locale</i> et <i>Red Sudan</i> de <i>Amaranthus cruentus</i>	87
2. Impact de la salinité sur <i>Amaranthus cruentus</i>	95
2.1. Impact physiologique	95
2.2. Impact de la salinité sur les propriétés nutritionnelles des feuilles	103
Conclusions et perspectives	107
Références bibliographiques.....	109
Annexes	121
Annexe 1 : Protéine de référence.....	121
Annexe 2 : Profil en acides aminés de <i>Amaranthus cruentus</i>	121

Liste des figures

Figure 1.....	5
Figure 2.....	7
Figure 3.....	16
Figure 4	24
Figure 5.....	27
Figure 6.....	29
Figure 7.....	29
Figure 8	30
Figure 9.....	62
Figure 10.....	63
Figure 11	64
Figure 12.....	64
Figure 13	65
Figure 14.....	66
Figure 15.....	66
Figure 16.....	67
Figure 17.....	67
Figure 18.....	69
Figure 19.....	70
Figure 20.....	71
Figure 21.....	72
Figure 22.....	72
Figure 23.....	74
Figure 24.....	75
Figure 25.....	78
Figure 26.....	79
Figure 27.....	80
Figure 28.....	80
Figure 29.....	81
Figure 30.....	83
Figure 31.....	84
Figure 32.....	84
Figure 33.....	85
Figure 34.....	86
Figure 35.....	86
Figure 36.....	98

Liste des tableaux

Tableau 1	8
Tableau 2	13
Tableau 3	32
Tableau 4	33
Tableau 5	33
Tableau 6	35
Tableau 7	35
Tableau 8	36
Tableau 9	37
Tableau 10	39
Tableau 11	40
Tableau 12	41
Tableau 13	41
Tableau 14	42
Tableau 15	42
Tableau 16	43
Tableau 17	48
Tableau 18	48
Tableau 19	61
Tableau 20	62
Tableau 21	62
Tableau 22	68
Tableau 23	69
Tableau 24	70
Tableau 25	73
Tableau 26	75
Tableau 27	77
Tableau 28	81
Tableau 29	82
Tableau 30	83
Tableau 31	85
Tableau 32	88
Tableau 33	92
Tableau 34	93
Tableau 35	94
Tableau 36	103
Tableau 37	121
Tableau 38	121

Liste des abréviations

Aa : Acide aminé

ABA : Acide abscissique

Ac. : Acide

AG : Acide gras

BSA : Albumine de sérum bovin

Éq : Équivalent

FAO : Food and Agriculture Organization

GSH : Glutathion sous forme réduite

GSSG : Glutathion sous forme oxydée

HPLC : Chromatographie en phase liquide à haute performance

MF : Matière fraîche

MS : Matière sèche

p : p-valeur

PF : Poids frais

PS : Poids sec

RDA : Dose journalière recommandée (Recommended Daily Allowance)

SD : Ecart-type

SE : Erreur standard

Vit : Vitamine

WHO : World Health Organization

Introduction

Tandis que des progrès considérables avaient été faits, la malnutrition dans le monde est en recrudescence ces dernières années. La faim touche environ une personne sur neuf et un nombre estimé à 2 milliards d'individus souffre de carences en micronutriments (FAO, 2018). Le secteur agricole devra faire face, dans les années à venir, à des défis de taille comme le changement climatique et la salinisation des sols tout en assurant l'alimentation d'une population mondiale croissante. Ces tendances auront un impact certain sur l'agriculture et la manière dont celle-ci devra s'adapter aux besoins de la population pour assurer sa sécurité alimentaire (FAO, 2016a, 2017a). Faute de stratégies d'adaptation, ces nouvelles contraintes auront inévitablement une incidence sur les rendements agricoles et entraîneront probablement une baisse globale de ceux-ci (FAO, 2017b; Rozema et Flowers, 2008; Wheeler et Braun, 2013). Les estimations indiquent cependant que, en réponse à la croissance de la population mondiale prédite, la production agricole devra augmenter d'environ 50% d'ici 2050. Une transformation du système agro-alimentaire est dès lors nécessaire afin de le rendre plus résilient (Wheeler et Braun, 2013).

Alors qu'au moins 10 000 espèces comestibles sont connues et que 7 000 d'entre elles ont été partiellement ou complètement domestiquées pour l'alimentation humaine dans le passé, aujourd'hui seulement 30 fournissent plus de 95% des calories alimentaires mondiales (FAO, 2009; Galluzzi et López Noriega, 2014; Williams et Haq, 2002). D'une part, cette dépendance du système à un nombre très limité d'espèces rend le système hautement vulnérable aux stress environnementaux (Alemayehu et al., 2014; FAO, 2012, 2016a). D'autre part, l'érosion de la biodiversité agricole observée ces dernières décennies engendre une simplification des régimes alimentaires et favorise donc les carences en micronutriments (FAO, 2012; Johns et Eyzaguirre, 2006). La marginalisation de nombreuses espèces remonte à la colonisation européenne de l'Amérique latine, une vaste gamme de cultures ne présentant pourtant pas moins, sinon plus, d'intérêts nutritionnels et agronomiques que les denrées de base connues aujourd'hui sont mises de côté (Galluzzi et López Noriega, 2014). La revalorisation de cultures sous-utilisées et négligées est considérée comme étant « d'une grande importance pour relever les défis agricoles et alimentaires des décennies à venir » par M. Graziano da Silva, le directeur général de la FAO. Ce dernier encourage d'ailleurs la recherche scientifique à se concentrer sur celles-ci (FAO, 2012). Une meilleure utilisation de l'agrobiodiversité pourrait en effet contribuer à la création de systèmes agricoles plus résilients et à une diversification des régimes alimentaires, de manière à améliorer l'état de la sécurité alimentaire mondiale (Farigoul, 2019a).

L'amarante était une culture alimentaire importante pour les civilisations inca, aztèque et maya jusqu'il y a 500 ans (Stallknecht et Schulz-Schaeffer, 1993). Cette plante comestible, qui

peut être cultivée autant pour ses graines que pour ses feuilles, était alors largement tombée dans l'oubli. Depuis les années 1970, l'amarante est considérée comme une plante sous-utilisée et négligée qui présente un potentiel énorme pour soutenir la sécurité alimentaire mondiale. Ses remarquables propriétés nutritionnelles ainsi que ses capacités d'adaptation à de nombreux stress biotiques et abiotiques ont attiré l'attention des scientifiques ces dernières décennies (Alemayehu et al., 2014; Barba de la Rosa et al., 2009; Venskutonis et Kraujalis, 2013). Les nombreuses lacunes et incohérences qui persistent cependant toujours sur le sujet, principalement en ce qui concerne les propriétés nutritionnelles des espèces du genre *Amaranthus*, mettent en évidence la nécessité de pousser la recherche plus loin dans ce domaine. Le présent travail se concentrera sur la culture de deux variétés (*Locale* et *Red Sudan*) de *Amaranthus cruentus* en tant que légume feuille, leur propriétés nutritionnelles seront investiguées. L'effet de la salinité sur la croissance de ces deux variétés ainsi que sur leur valeur nutritionnelle sera également étudié.

1. Sécurité alimentaire et malnutrition

1.1. Définitions

Au Sommet Mondial de l'alimentation, en 1996, la sécurité alimentaire a été définie comme « existant lorsque tous les êtres humains ont, à tout moment, un accès physique et économique à une nourriture suffisante, saine et nutritive leur permettant de satisfaire leurs besoins énergétiques et leurs préférences alimentaires pour mener une vie saine et active » (FAO, 2008). Cette définition comprend quatre dimensions principales : la disponibilité physique des aliments, l'accès à ceux-ci, leur utilisation et la stabilité temporelle des trois dimensions précédentes. La première dimension se réfère à la capacité qu'a le système agricole dans son ensemble à produire une quantité suffisante de nourriture pour répondre à la demande. Cependant, une offre suffisante à large échelle ne garantit pas à elle seule la sécurité alimentaire d'une population. L'accès aux denrées alimentaires est primordial également et est conditionné par plusieurs facteurs comme le revenu, la production locale, les infrastructures de transport, le marché et le prix des aliments. La troisième dimension, l'utilisation des aliments, porte sur la manière dont l'organisme absorbe et utilise les nutriments ingérés. Celle-ci dépend des pratiques de stockage et de préparation des aliments ainsi que de la diversité du régime alimentaire. Enfin, les trois premières dimensions doivent être stables dans le temps et ne pas être menacées par des facteurs économiques, politiques ou climatiques (FAO, 2008; Schmidhuber et Tubiello, 2007; WHO, 2019).

L'insécurité alimentaire, ne permettant pas l'accès à une alimentation adéquate, contribue à répandre la malnutrition au sein de la population. Cette malnutrition peut se présenter sous plusieurs formes qui peuvent coexister, parfois même dans un même ménage. Premièrement, la sous-alimentation est une forme de malnutrition par laquelle les apports énergétiques de l'individu concerné sont insuffisants par rapport à ses besoins pour vivre une vie normale, active et saine. Deuxièmement, l'excès pondéral et l'obésité sont une autre conséquence potentielle d'une alimentation non-adaptée. Ce phénomène s'explique par le coût élevé que peut représenter l'accès à des aliments nutritifs, la diminution de l'activité physique, la présence de polluants obésogéniques dans l'alimentation, le stress causé par la situation d'insécurité alimentaire et par les adaptations physiologiques du corps humain à la malnutrition. Troisièmement, la « faim cachée » se caractérise par une ou plusieurs carence(s) en micronutriment(s) (vitamines et minéraux). Cette dernière forme de malnutrition ne présente pas toujours de symptômes visibles (FAO, 2018).

1.2. Agriculture et alimentation : Situation actuelle

L'agriculture est la source principale de tous les nutriments nécessaires à l'alimentation humaine. Si l'agriculture ne permet pas un approvisionnement, en tout lieu, en denrées qui contiennent des quantités suffisantes et adéquates de tous ces nutriments, c'est que le système agro-alimentaire en question est dysfonctionnel et doit être revu. La malnutrition est pourtant aujourd'hui largement présente à travers le monde, principalement dans les pays en voie de développement (Welch et Graham, 2003).

1.2.1. Généralités

Selon la FAO, des progrès considérables avaient été faits ces dernières années quant au nombre de personnes souffrant de malnutrition dans monde. Cependant, depuis 2015, la tendance semble s'être inversée et ce nombre est à nouveau en augmentation (Cheeseman, 2016; FAO, 2018). Peu de statistiques fiables quant à la mortalité causée par la malnutrition sont disponibles dans la littérature. Cependant, selon Ryfman (2011), 25 000 personnes, dont 18 000 enfants, meurent de la faim ou de ses conséquences chaque jour. Le Programme Alimentaire Mondial des Nations Unies (2007) indique également qu'environ 50% des décès touchant les enfants de moins de 5 ans sont causés par la faim. En effet, chaque année, 5 à 6 millions d'enfants meurent de maladies infectieuses auxquelles ils auraient survécu s'ils avaient eu accès à une alimentation adéquate (Programme Alimentaire Mondial des Nations Unies, 2007).

1.2.2. Prévalence de la sous-alimentation

Les données montrent que le nombre de personnes souffrant de sous-alimentation est en hausse ces quatre dernières années et que celui-ci a réatteint son niveau d'il y a 10 ans. En 2017, les estimations indiquaient que 821 millions de personnes souffraient de la faim, ce qui correspond environ à une personne sur neuf dans le monde, et des millions supplémentaires étaient à risque. Cette recrudescence semble principalement toucher l'Afrique et l'Amérique du Sud (FAO, 2018) (Figure 1).

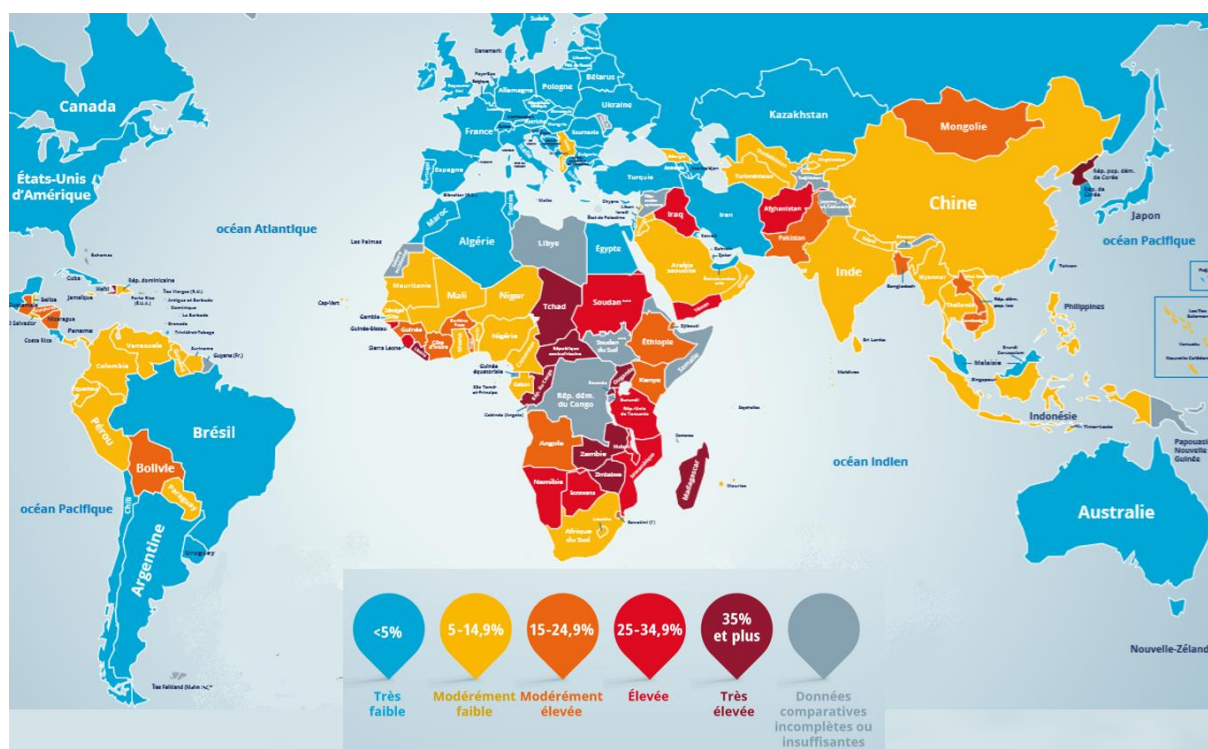


Figure 1 : Prévalence de la sous-alimentation dans le monde (World Food Programme, 2018)

1.2.3. Prévalence de l'excès pondéral et de l'obésité

Le nombre de personnes adultes souffrant de surpoids et d'obésité dans le monde est également en augmentation, d'environ 6% par an. En 2016, 1,9 milliard d'adultes souffrait d'un excès pondéral. Parmi ceux-ci, 672,3 millions de personnes souffraient d'obésité, ce qui correspond à 13,2% de la population mondiale (11% de sexe masculin et 15% de sexe féminin) alors que ce taux était seulement de 11,7% en 2012 (FAO, 2018; WHO, 2018).

1.2.4. Prévalence des carences en micronutriments

Le terme « micronutriments » regroupe l'ensemble des minéraux et vitamines essentiels à un fonctionnement normal de l'organisme. Les carences en ces composés constituent une forme de malnutrition qui, dans certains cas, peut être associée à une sous-alimentation. Cependant, à l'inverse, les apports énergétiques peuvent être suffisants sans pour autant que les apports en ces différents micronutriments soient adéquats (Bailey et al., 2015; FAO, 2018). En effet, ces déficiences peuvent également être dues à une faible diversité des aliments consommés, à une faible biodisponibilité des nutriments ou à la présence d'infections/ de maladies (Bailey et al., 2015; Ramakrishnan, 2002).

Le nombre de personnes souffrant actuellement de carence(s) en un ou plusieurs micronutriment(s) à travers le monde a été estimé à plus de 2 milliards. Dans la plupart des cas, des déficiences en plusieurs de ces éléments coexistent, il est rare qu'une d'entre elles survienne seule (Bailey et al., 2015). Une déficience en un ou plusieurs micronutriment(s) peut fortement impacter les taux de mortalité et de morbidité, le niveau de qualité de vie, les

capacités d'apprentissage et le développement et la croissance des enfants. Ces carences, entraînant une baisse du système immunitaire, forment un cercle vicieux avec le développement de maladies. En effet, ces dernières causent une baisse de l'appétit qui favorise donc à son tour les déficits en micronutriments (Programme Alimentaire Mondial des Nations Unies, 2007; Welch et Graham, 2003).

Les carences en fer, iode, vitamine A et zinc sont les plus répandues à travers le monde (Bailey et al., 2015), environ un tiers de la population mondiale souffre d'une déficience en l'un de ces quatre micronutriments (Tulchinsky, 2010; Zimmermann et Hurrell, 2002). Selon les estimations de Muthayya et al. (2013), 18 des 20 pays les plus touchés par des carences multiples en zinc, fer et vitamine A se situent sur le continent africain. Des carences en vitamines B6, B12, C, D ou en calcium sont également observables au sein de la population mondiale mais leur prévalence est difficilement estimable en raison d'un nombre insuffisant de données (Tulchinsky, 2010). Le présent travail ne se concentrera brièvement que sur les carences en zinc, fer et vitamine A.

A. Carence en zinc

Bien que les carences en zinc aient été reconnues comme un problème croissant et répandu, les données à ce sujet à l'échelle de la planète ou même au niveau national sont relativement limitées. Cela est dû à l'absence de biomarqueur fiable et facilement mesurable du statut en zinc d'un individu. Les estimations basées sur les teneurs en zinc du plasma et sur les apports nutritionnels indiquent cependant que la prévalence de cette déficience est élevée, particulièrement dans les pays en voie de développement. Globalement, selon Bailey et al. (2015), 17,3% de la population mondiale ne bénéficierait pas d'apports en zinc suffisants, principalement en Afrique (23,9%) et en Asie (19,4%). Le Programme Alimentaire Mondial des Nations Unies (2007) estime, quant à lui, la prévalence de la carence en zinc au niveau mondial à 31%.

Chez les adultes, l'apport journalier recommandé en zinc se situe à 36 – 119 µg de zinc/kg de masse corporelle pour les femmes et à 43 – 144 µg de zinc/kg de masse corporelle pour les hommes. Ces recommandations varient fortement en fonction de la biodisponibilité du zinc dans l'aliment concerné, ce facteur dépendant notamment de sa teneur en fibres ainsi qu'en acide phytique. En effet, les phytates ont un haut potentiel de liaison aux cations bivalents et limitent ainsi leur absorption intestinale de manière significative. Ces composés se retrouvent majoritairement dans les céréales complètes et les légumineuses (FAO/WHO, 2001). Ce sont les protéines animales qui présentent la plus haute biodisponibilité en zinc (Programme Alimentaire Mondial des Nations Unies, 2007).

B. Carence en fer

La carence en fer, affectant un nombre estimé à plus de 2 milliards d'individus, est le problème nutritionnel mondial le plus répandu. Les femmes en âge de se reproduire et les jeunes enfants sont les plus à risque. Les conséquences principales sur l'organisme sont la fatigue, des capacités de travail et d'apprentissage réduites, un affaiblissement du système immunitaire, une augmentation des issues de grossesse défavorables et un ralentissement du développement mental de l'enfant (Lucca et al., 2002; Ramakrishnan, 2002; Tulchinsky, 2010). De plus, un tiers de la population mondiale souffre d'anémie et la moitié des cas est le résultat d'une carence sévère en fer (Lopez et al., 2016) (Figure 2).

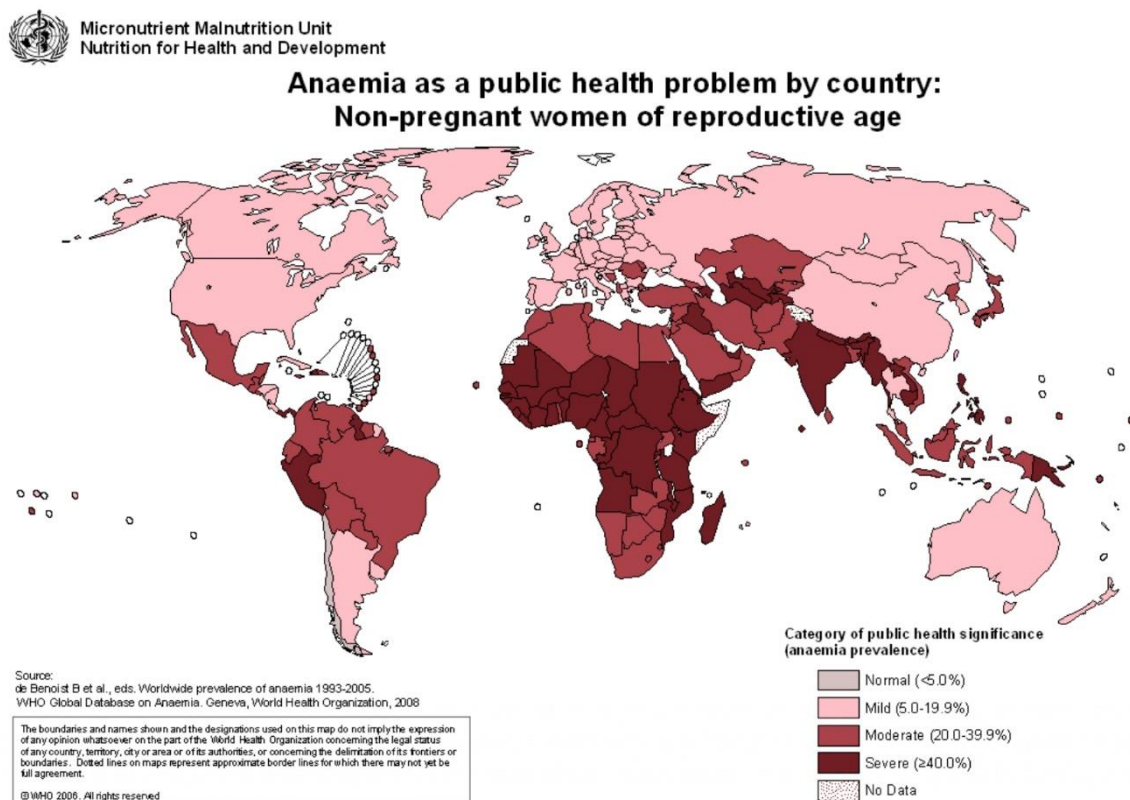


Figure 2 : Incidence à travers le monde de l'anémie parmi les femmes non-enceintes en âge de procréer (WHO, 2008)

Les doses journalières recommandées par la FAO et la WHO pour le fer, en considérant une biodisponibilité de celui-ci comprise entre 12 et 15%, sont représentées dans le Tableau 1. Comme dans le cas du zinc, la biodisponibilité du fer dans l'alimentation dépend notamment de sa teneur en fibres et en acide phytique (FAO/WHO, 2001; Welch et Graham, 2003).

Tableau 1 : Doses journalières recommandées (RDA) pour le fer (FAO/WHO, 2001)

Groupe	Age (années)	RDA (mg)
Enfants	1 – 6	3,9 – 5,3
Femmes	18+	19,6 – 24,5
Femmes ménopausées	/	7,5 – 9,4
Hommes	18+	9,1 – 11,4

C. Carence en vitamine A

Tout composé qui présente des propriétés biologiques similaires à celles du rétinol est qualifié de vitamine A. Les apports en vitamine A peuvent se présenter sous deux formes. D'une part, d'origine animale, l'apport peut être sous forme de rétinol ou de ses dérivés. D'autre part, elle peut également être formée à partir de certains caroténoïdes, des pigments végétaux, principalement le bêta-carotène dont le clivage mène à la formation de deux molécules de vitamine A (Anses - Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail, 2019; Bailey et al., 2015).

Les estimations indiquent que plus de 250 millions d'enfants sous l'âge de 5 ans souffrent d'une carence en vitamine A, principalement sur le continent africain (Ramakrishnan, 2002). De plus, selon le Programme Alimentaire Mondial des Nations Unies (2007), cette déficience serait responsable de 20% des décès maternels à travers le monde. La xérophtalmie, qui se caractérise notamment par une cécité nocturne (une difficulté à voir dans la pénombre), et une augmentation du taux de mortalité des enfants et des femmes enceintes sont les principales conséquences cliniques de cette déficience (FAO/WHO, 2001; Ramakrishnan, 2002; Tulchinsky, 2010).

L'apport journalier de vitamine A, recommandé par la FAO et la WHO, est de 750 µg pour les adultes et de 375 à 600 µg pour les enfants (FAO/WHO, 2001; Latham, 2001).

1.3. Agriculture et alimentation : Tendances futures

Le secteur agricole devra faire face dans les années à venir à des défis de taille comme le changement climatique et la salinisation des sols tout en assurant l'alimentation d'une population mondiale croissante. Ces tendances auront un impact certain sur l'agriculture et la manière dont celle-ci devra s'adapter aux besoins de la population pour assurer sa sécurité alimentaire (FAO, 2016a, 2017a).

1.3.1. Changements climatiques

L'agriculture est hautement sensible aux variations des conditions météorologiques qui sont d'ailleurs la cause principale des variations interannuelles des rendements de production (Howden et al., 2007). Le changement climatique a déjà des répercussions sur ceux-ci, notamment pour les productions de riz, blé et maïs et a ainsi joué un rôle primordial dans la recrudescence de la faim observée ces quatre dernières années (FAO, 2018).

Entre le début des années 1990 et 2016, le nombre d'évènements climatiques extrêmes (inondations, pics de chaleur extrêmes, sécheresses, tempêtes) a doublé (FAO, 2018). Dans les années à venir, les extrêmes climatiques sont susceptibles de devenir encore plus intenses, les précipitations plus variables et les périodes de sécheresse plus fréquentes. Faute de stratégies d'adaptation, ces changements climatiques auront inévitablement une incidence sur les rendements agricoles et entraîneront probablement une baisse globale de ceux-ci. Par conséquent, une transformation profonde du système agro-alimentaire est nécessaire de manière à le rendre plus résilient à ces nouvelles contraintes climatiques (Cheeseman, 2016; FAO, 2009, 2016a, 2016b, 2017a, 2018).

1.3.2. Croissance de la population

Selon les prévisions, d'ici à 2050, la terre sera peuplée de 9,7 milliards d'habitants (FAO, 2017b). Cette hausse de la population sera concentrée en milieu urbain ainsi qu'en Afrique et en Asie, dans les pays les moins développés où la production agricole est actuellement basse (Eitzinger et al., 2010; FAO, 2017a). La production agricole actuelle en denrées alimentaires de base ne sera pas suffisante pour répondre à la demande des décennies à venir, tandis que la maximisation de leurs rendements semble atteindre un plateau (Alemayehu et al., 2014). Cependant, en réponse à cette hausse, les estimations indiquent que la production agricole devra augmenter d'environ 50% d'ici 2050 pour subvenir aux besoins alors même qu'une bonne partie des terres susceptibles d'être cultivées dans de bonnes conditions est d'ores et déjà exploitée (FAO, 2017b; Wheeler et Braun, 2013).

1.4. Agriculture et alimentation : Défis

Le système agro-alimentaire mondial devra donc, dans le futur, augmenter considérablement sa production, dans un contexte de variabilité spatiale et temporelle des conditions climatiques. Simultanément, le secteur agricole devra tendre vers une réduction de ses émissions de gaz à effet de serre qui contribuent aux changements climatiques, en se tournant vers une agriculture qui nécessite moins d'intrants (Eitzinger et al., 2010).

Les Objectifs de Développement Durable (ODD) tentent de répondre aux défis mondiaux en fixant 17 objectifs touchant tant à la pauvreté, à la sécurité alimentaire, au climat, à la paix qu'à l'éducation. Ces derniers sont tous à atteindre d'ici 2030 (Farigoul, 2019b). L'objectif

« faim zéro » (objectif n°2 des ODD) est axé autour de la sécurité alimentaire et de l'agriculture. D'une part, la cible 2.1 des ODD vise à éliminer la faim : « D'ici à 2030, éliminer la faim et faire en sorte que chacun, en particulier les pauvres et les personnes en situation vulnérable, y compris les nourrissons, ait accès tout au long de l'année à une alimentation saine, nutritive et suffisante ». D'autre part, la cible 2.2 a pour objectif d'éliminer la malnutrition sous toutes ses formes : « D'ici à 2030, mettre fin à toutes les formes de malnutrition, y compris en réalisant d'ici à 2025 les objectifs arrêtés à l'échelle internationale relatifs aux retards de croissance et à l'émaciation parmi les enfants de moins de 5 ans, et répondre aux besoins nutritionnels des adolescentes, des femmes enceintes ou allaitantes et des personnes âgées ». Ces objectifs sont ambitieux et il reste encore beaucoup à faire pour s'en rapprocher, particulièrement dans le contexte actuel et les challenges, énoncés plus tôt, qui y sont associés (FAO, 2018; Farigoul, 2019a).

2. Biodiversité agricole

La biodiversité agricole, ou agrobiodiversité, englobe toutes les espèces de plantes et animaux qui font partie du système agricole dans son ensemble. Elle existe à plusieurs niveaux, des différents écosystèmes agricoles à la diversité génétique au sein même d'une variété, en passant par la variabilité interspécifique (Frison et al., 2011; Johns et Eyzaguirre, 2006).

2.1. Mondialisation, intensification et perte de biodiversité agricole

Les changements récents auxquels la société a dû et continue de devoir faire face, comme la mondialisation, la croissance de population, l'industrialisation et l'urbanisation, contribuent fortement aux modifications des modes de production et de consommation alimentaires. Le fonctionnement du système agricole de ces dernières dizaines d'années, dans lequel l'intensification agricole et les transports de denrées alimentaires sur de longues distances sont ancrés, a engendré une simplification considérable des régimes alimentaires (Johns et Eyzaguirre, 2006; Johns et Sthapit, 2004). La recherche scientifique et les acteurs des filières de production se sont concentrés sur quelques cultures de base, au détriment des autres denrées qui ont donc été largement négligées à l'échelle mondiale (Alemayehu et al., 2014). Une certaine homogénéité des produits alimentaires s'est installée, entraînant ainsi une perte de la biodiversité agricole (FAO, 2012). Deux tiers du marché mondial des semences sont gérés par 10 entreprises, lesquelles se concentrent sur uniquement quelques cultures de base afin d'assurer un retour sur investissement élevé (Ebert, 2014). Dès lors, depuis le début du 20^e siècle, 75% de la diversité des cultures s'est érodée (Farigoul, 2019a). Alors qu'au moins 10 000 espèces comestibles sont connues et que 7 000 d'entre elles ont été partiellement ou complètement domestiquées pour l'alimentation humaine dans le passé, aujourd'hui seulement 30 fournissent plus de 95% des calories alimentaires mondiales (FAO, 2009; Galluzzi et López Noriega, 2014; Williams et Haq, 2002). Plus spécifiquement, en 2011, 40% de la surface des terres arables ainsi que plus de 50% des apports caloriques de la population étaient couverts par seulement 3 cultures : le blé, le riz et le maïs (Ebert, 2014).

2.2. Importance d'un retour vers une diversification agricole

L'agriculture commerciale intensive à grande échelle peut certes présenter des avantages économiques et permettre un accès à coût réduit aux denrées alimentaires aux consommateurs (Johns et Eyzaguirre, 2006). Cependant, cette dépendance du système agro-alimentaire à un nombre très restreint de cultures rend celui-ci hautement vulnérable et suscite des inquiétudes quant à sa durabilité. Cette érosion de la biodiversité agricole a des conséquences négatives à la fois sur les écosystèmes ainsi que sur la diversité du régime alimentaire humain et donc la santé de la population (Alemayehu et al., 2014; FAO, 2012, 2016a).

D'une part, la perte de diversité agricole spatiale et temporelle actuellement en cours entraîne inévitablement une baisse de la résilience des écosystèmes associés. Tandis qu'il est globalement admis que le changement climatique aura un impact majeur sur les stress biotiques et abiotiques auxquels l'agriculture devra faire face, cette dernière a perdu ces dernières années une importante partie de sa capacité adaptative (Ebert, 2014; Johns et Eyzaguirre, 2006). D'autre part, la simplification du régime alimentaire est caractérisée par une diminution de la consommation de produits alimentaires diversifiés et riches du point de vue nutritionnel. Les carences en micronutriments sont ainsi favorisées au sein de la population (FAO, 2012; Johns et Eyzaguirre, 2006).

Un retour vers une agriculture plus diversifiée est donc une approche parmi d'autres pour faire face aux problèmes rencontrés par le système agro-alimentaire actuel. D'une part, une meilleure utilisation de l'agrobiodiversité peut contribuer à la création de systèmes agricoles plus résilients et donc plus durables (Farigoul, 2019a). La diversité d'espèces et de variétés peuvent, entre autres, permettre une augmentation de la productivité du système agricole, une moindre sensibilité aux perturbations et une amélioration de la fertilité du sol (Frison et al., 2011; Hughes et Ebert, 2013). D'autre part, la diversité du régime alimentaire a été reconnue comme efficace pour lutter contre les problèmes de santé liés à la malnutrition. En effet, une réduction de la prévalence de certaines maladies ainsi que des taux de mortalité sont observables lorsque la population adopte une alimentation diversifiée et le maintien de l'agrobiodiversité est de toute évidence un prérequis fondamental à cette approche. La diversification du régime alimentaire se rapporte donc à une diversification au sein des systèmes agricoles rendant possible l'amélioration de l'état de la sécurité alimentaire (Frison et al., 2011; Galluzzi et López Noriega, 2014; Hughes et Ebert, 2013; Johns et Eyzaguirre, 2006). Les bénéfices de l'amélioration de la biodiversité au sein des systèmes agricoles ainsi que les impacts positifs que cela pourrait avoir sur l'état nutritionnel de la population sont dès lors à considérer conjointement, de manière à guider les actions politiques futures et la recherche scientifique, en particulier dans les pays en voie de développement (Johns et Sthapit, 2004).

2.3. Potentiel des cultures sous-utilisées et négligées

Selon Alercia (2013), le terme de cultures sous-utilisées et négligées se réfère à « une catégorie d'espèces non-communément cultivées, qui font partie d'une large gamme de l'agrobiodiversité qui tombe aujourd'hui dans l'oubli à cause de facteurs agronomiques, génétiques, économiques, sociaux ou encore culturels. Ces cultures sont traditionnellement cultivées par des agriculteurs dans leur centre de domestication, où elles contribuent à la sécurité alimentaire et d'autres objectifs des communautés locales quant à leurs besoins socio-culturels. Jusqu'à récemment, ces espèces avaient été ignorées par la recherche, devenant ainsi moins compétitives que les cultures de base et perdant leur diversité ainsi que les connaissances traditionnelles associées. ». Une caractéristique souvent reconnue comme

commune aux cultures sous-utilisées et négligées est leur conservation principalement sur le terrain mais rarement dans des collections *ex situ* (Galluzzi et López Noriega, 2014).

Sur les 7000 espèces comestibles connues qui ont été utilisées dans le passé comme cultures alimentaires, seules 30 aujourd'hui ont étendu leur commercialisation au niveau mondial tandis que d'autres ont conservé une distribution plus locale, proche de leur centre de domestication. La marginalisation de nombreuses espèces remonte à la colonisation européenne de l'Amérique latine : les espèces qui faisaient partie du système agro-alimentaire local ont en partie été remplacées par d'autres imposées par les colonisateurs. Une vaste gamme de cultures possédant un potentiel considérable est dès lors mise de côté, celles-ci ne présentant pourtant pas moins d'intérêts nutritionnels et agronomiques que les denrées de base connues aujourd'hui (Galluzzi et López Noriega, 2014; Williams et Haq, 2002). Le Tableau 2 regroupe une série d'exemples de cultures sous utilisées évoquées dans la littérature. La revalorisation de ces cultures sous-utilisées est considérée comme étant « d'une grande importance pour relever les défis agricoles et alimentaires des décennies à venir » par M. Graziano da Silva, le directeur général de la FAO. Ce dernier encourage d'ailleurs la recherche scientifique à se concentrer sur celles-ci (FAO, 2012). Un bon nombre d'espèces négligées possèdent des capacités adaptatives prometteuses face au climat, aux maladies, aux ravageurs ou à la salinisation tout en présentant des propriétés nutritionnelles très intéressantes. En effet, de nombreux végétaux négligés possèdent des teneurs significatives en certains micronutriments et pourraient donc se révéler valorisables dans la lutte contre l'insécurité alimentaire. Il y a un intérêt croissant du monde scientifique pour celles-ci et une reconnaissance de leur potentiel pour améliorer le système agro-alimentaire mondial actuel, en particulier dans les écosystèmes fragiles menacés par des facteurs tant biotiques qu'abiotiques (Ebert, 2014; FAO, 2009; Johns et Eyzaguirre, 2006; Williams et Haq, 2002).

Tableau 2 : Exemples de cultures sous-utilisées et négligées

Nom commun	Nom scientifique	Parties comestibles	Référence
Moringa	<i>Moringa spp.</i>	Feuilles, fleurs, gousses, graines, racines	(Hughes et Ebert, 2013)
Amarante	<i>Amaranthus spp.</i>	Feuilles et graines	(Hughes et Ebert, 2013)
Haricot mungo	<i>Vigna radiata</i> var. <i>radiata</i>	Graines	(Hughes et Ebert, 2013)
Célosie argentée	<i>Celosia argentea</i>	Feuilles	(Hughes et Ebert, 2013)
Quinoa	<i>Chenopodium quinoa</i>	Graines	(Cheeseman, 2016)
Açaï	<i>Euterpe oleracea</i>	Fruits	(Kahane et al., 2013)

2.4. Aliments fonctionnels

Depuis ces dernières décennies, le marché agro-alimentaire doit répondre à une demande croissante de la part de la population en aliments qui contribuent à l'amélioration de l'état de santé des consommateurs. En effet, il a été prouvé que le régime alimentaire pouvait favoriser la diminution du risque de développement de certaines maladies et l'augmentation du bien-être des individus et ce par la présence de composés bioactifs dans les aliments (Siró et al., 2008). Selon Kris-Etherton et al. (2002), un composé bioactif est un constituant extra-nutritionnel qui se trouve en petites quantités dans les aliments et ayant des effets positifs sur la santé. Par exemple, selon de nombreuses études, ces composés auraient des effets protecteurs contre les maladies cardiovasculaires ou encore contre les cancers (Kris-Etherton et al., 2002). Le concept d'« aliment fonctionnel » est donc né dans les années 1980, au Japon, pour prévenir l'explosion des coûts des soins médicaux prédite par des études démographiques suite au vieillissement de la population. L'intérêt de la population japonaise pour ce type d'aliments s'est par la suite étendu en Europe. Le concept s'y est restreint à des aliments qui, lorsqu'ils sont consommés dans des quantités standards, en plus de remplir leur fonction nutritive normale, fournissent des bienfaits sur la santé du consommateur, par l'amélioration de sa condition corporelle ou la diminution du risque de développement de certaines maladies. Ils peuvent se présenter comme un aliment naturel, un aliment fortifié en l'un de ses composants ou un aliment auquel un composé extérieur a été ajouté. A l'inverse, une pilule ou une capsule n'est donc pas considérée comme un aliment fonctionnel (Diplock et al., 1998; Siró et al., 2008). Les cultures sous-utilisées et négligées présentent une vaste gamme d'aliments potentiellement valorisables en tant qu'aliments fonctionnels.

3. Salinisation des sols

3.1. Définition et phénomène

La salinisation des sols est un processus par lequel des sels solubles s'accumulent de manière excessive dans ceux-ci. Ces sels comprennent du chlorure, sulfate, carbonate et bicarbonate de sodium, potassium, magnésium et calcium mais sont principalement sous la forme de NaCl et NaSO₄. Dans 80% des cas, la cause est naturelle (altération de la roche mère ou apports naturels extérieurs) et on parle alors de « salinisation primaire ». En ce qui concerne les 20% restants, le processus de « salinisation secondaire » est d'origine anthropique et est dû à des pratiques agricoles inadéquates, en particulier l'irrigation (IPTRID, 2006; Ruan et al., 2010). En effet, l'eau apportée à la terre contient des sels dissouts que la plante ne prélève que dans une moindre mesure tandis que l'eau évaporée est pure. Un processus d'accumulation se produit donc si un système de drainage adapté n'est pas mis en place (IPTRID, 2006). Un sol est défini comme salin si la conductivité électrique de son extrait est égal ou supérieur à 4 dS.m⁻¹ (Shrivastava et Kumar, 2015).

3.2. Prévalence actuelle et prédictions

Actuellement, selon la FAO (2015), malgré l'ampleur et la gravité que représente le problème de salinisation des sols, il n'existe pas de statistiques récentes et précises sur la surface de sols affectés à travers le monde. Cependant, selon certaines estimations, 400 000 hectares étaient déjà affectés en 2008 (Rozema et Flowers, 2008). Selon d'autres, presque un milliard d'hectares à travers le monde serait aujourd'hui affecté, ce qui correspondrait à environ 7% de la surface continentale terrestre (Figure 3) (Wicke et al., 2011; Wouyou et al., 2017a). Parmi les terres cultivées, 20% feraient face à des problèmes de salinité et, en ce qui concerne les terres irriguées, ce chiffre s'élèverait à 33%. Ces sols s'étendraient à un taux de 10% par an, principalement dans les régions arides et semi-arides (Shrivastava et Kumar, 2015). Les pays les moins développés sur le plan économique et qui habitent une population croissante sont les plus menacés par le processus de salinisation des sols. Selon les estimations, d'ici 2050, plus de 50% des terres arables pourraient ainsi être salinisées. En plus de s'étendre chaque année, ce phénomène est presque irréversible (Rozema et Flowers, 2008; Shrivastava et Kumar, 2015).

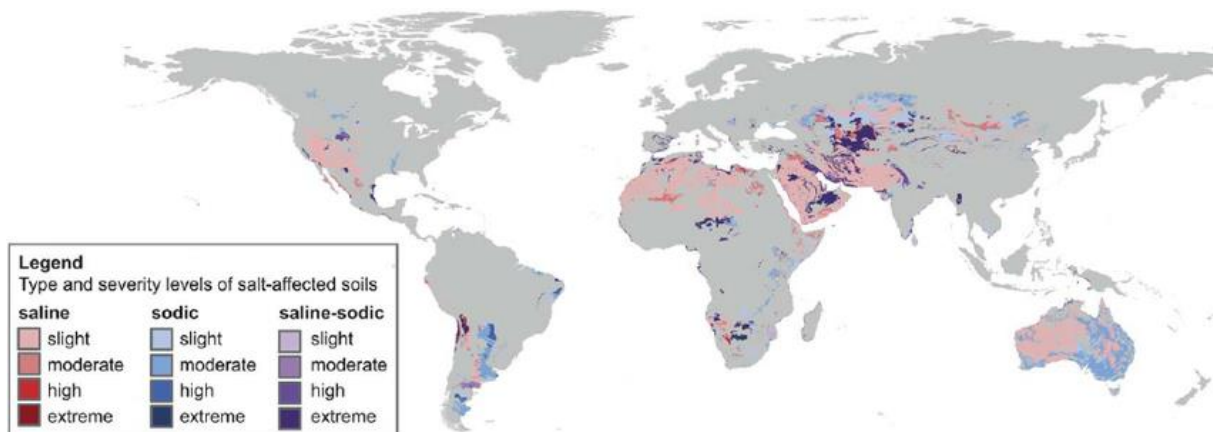


Figure 3 : Distribution des sols salins à travers le monde (Wicke et al., 2011)

3.3. Impacts agricoles

La salinité du sol peut avoir des effets néfastes sur les végétaux qui ne possèdent pas de tolérance à ce facteur abiotique. Elle peut entraîner 3 types de stress (Levigneron et al., 1995) :

- Stress hydrique : une forte concentration en sels augmente l'osmolarité de la solution du sol et donc diminue la disponibilité en eau pour la plante.
- Stress ionique : l'accumulation de sels dans les tissus peut perturber l'activité métabolique des cellules et causer une toxicité ionique.
- Stress nutritionnel : des compétitions existent entre certains ions pour les mêmes transporteurs. Une concentration trop forte de la solution du sol en un ion particulier peut altérer le prélèvement d'autres nutriments par la plante. Le sodium peut dès lors entrer en compétition avec le calcium et le potassium tandis que les ions chlorures peuvent entraver l'absorption du nitrate, phosphate et sulfate.

Aujourd'hui, presque aucune des cultures conventionnelles de base du système agro-alimentaire ne présente de tolérance au stress salin, ces dernières ne possédant pas le patrimoine génétique nécessaire (Glenn et al., 1999). Les espèces sensibles à la salinité sont dites « glycophytes » alors que les espèces résistantes sont qualifiées d'halophytes. Parmi les espèces cultivées, seuls le cotonnier et la betterave ont des ancêtres potentiellement halophytes. Toutes les autres espèces sont des plantes glycophytes domestiquées à une époque où la culture de sols salins ne se justifiait pas, compte tenu d'une très faible pression démographique. La salinisation, entraînant des baisses de rendements agricoles des plantes glycophytes, est une des plus sérieuses menaces environnementales pour le futur de l'agriculture et donc pour la sécurité alimentaire. En effet, la salinité d'un sol constitue un facteur limitant majeur à la productivité de toutes les cultures importantes comme le blé et le riz. Les rendements moyens de ces espèces sont d'ailleurs de seulement de 20 à 50% des rendements potentiels qui pourraient être atteints dans des conditions optimales. En plus d'affecter le rendement en termes de biomasse, les qualités organoleptiques et visuelles des

produits souffrent également de la salinité. Pour la plupart, ces pertes sont dues soit à la sécheresse soit aux problèmes de salinité des terres, deux facteurs qui risquent d'empirer dans le futur en raison des changements climatiques (Levigneron et al., 1995; Shrivastava et Kumar, 2015; Wouyou et al., 2017a).

3.4. Potentiel des plantes halophytes en agriculture

A travers le processus de domestication des cultures de base actuelles, celles-ci ont subi des pressions de sélection entraînant une uniformisation et donc une perte d'une bonne partie de leur variabilité génétique, ce qui implique une altération de leur capacité d'adaptation à certains stress, notamment au stress salin (Cheeseman, 2014). L'utilisation de plantes résistantes à la salinité et nutritionnellement valorisables représente une opportunité pour assurer la sécurité alimentaire dans le futur (Ruan et al., 2010). Deux options sont alors envisageables.

D'une part, des tentatives de développer des lignées tolérantes au stress salin à partir des cultures de bases d'aujourd'hui ont été réalisées par des méthodes de sélection traditionnelles, par ingénierie génétique ou encore par sélection assistée par marqueurs. Si de très nombreuses données ont été obtenues en conditions de laboratoire, ces essais n'ont pas encore abouti à des résultats convaincants en champs. Une explication à cette difficulté pourrait venir du fait que la résistance à la salinité est un trait contrôlé par plusieurs gènes, ce qui rend sa sélection complexe. Une autre se réfère aux stratégies expérimentales utilisées en condition de laboratoire qui ont souvent recours à une exposition à des doses importantes de sel pour de très courtes durées et qui, par conséquent, sont très éloignées des conditions de terrain (Aberley-Bonnin et al., 2019; Kumari et Jha, 2019; Li et al., 2018).

D'autre part, la piste de domestication ou d'amélioration génétique de plantes halophytes est à exploiter pour assurer de bons rendements cultureux, même dans les zones déjà affectées (Cheeseman, 2016; Rozema et Flowers, 2008; Ruan et al., 2010). Les estimations indiquent que ces plantes représentent 1 à 2 % des espèces végétales terrestres et que celles-ci seraient présentes dans environ la moitié des familles taxonomiques, offrant ainsi une grande diversité. Il n'existe cependant pas de liste exhaustive d'espèces halophytes, conséquence du fait qu'aucun seuil de résistance à la salinité n'est réellement fixé pour les définir. Seulement un petit nombre d'entre elles supportent des teneurs en sels de l'ordre de l'eau de mer mais une bien plus grande proportion serait tolérante à des teneurs de 50 mM de NaCl ou moins (Glenn et al., 1999; Rozema et Flowers, 2008; Ruan et al., 2010). La domestication et l'exploitation d'espèces halophytes devra s'accompagner de l'adoption de stratégies phytotechniques adaptées à la culture de ce type de matériel (Qin et al., 2016). De multiples plantes halophytes peuvent actuellement être intégrées dans des zones de parcours, être utilisées comme fourrage ou en vue de la production de biomasse ou de biocarburant : les

espèces halophytes pouvant être valorisées directement dans l'alimentation humaine demeurent cependant peu nombreuses.

3.5. Impacts physiologiques de la salinité sur les plantes

Comme énoncé ci-dessus, la salinité induit une double contrainte (hydrique et ionique) au niveau de la plante. Il est généralement admis que la composante osmotique se développe avant la composante ionique puisqu'il faut « un certain temps » pour que les taux d'accumulation d'ions atteignent des niveaux toxiques alors que la réduction du potentiel osmotique externe (et la diminution de la disponibilité en eau qui en découle) est immédiate (Munns, 2002). Cette considération est sans doute valable pour des plantes exposées brutalement à une dose importante de sel, comme c'est très souvent le cas dans les approches expérimentales conduites en laboratoire. Cependant, en situation de terrain, la salinisation peut être très progressive à l'échelle du cycle de vie de la plante et il n'est pas certain que la composante osmotique précède la composante ionique.

3.5.1. La croissance et le développement

Une inhibition de croissance est très souvent le premier symptôme de la toxicité saline. Cette altération peut résulter d'un impact du stress salin sur les taux de divisions cellulaires et/ou sur les cinétiques d'élongation (Rivero et al., 2014), ces deux processus pouvant bien entendu intervenir de façon concomitante. La littérature foisonne de données montrant que la croissance des parties aériennes est souvent plus affectée que celle des parties racinaires et une augmentation du « root/shoot » ratio est ainsi souvent rapportée (Albacete et al., 2008). La salinité peut également réduire le rythme d'apparition des feuilles, la surface foliaire totale et accélérer les processus d'abscission. A l'échelle de la feuille, certaines dicotylées halophytes mettent en place un efficace processus de succulence leur permettant d'assurer, dans une certaine mesure, une dilution des minéraux toxiques accumulés (Ruan et al., 2010).

Les relations entre croissance et sensibilité au sel sont quelque peu ambiguës. Dans une perspective agronomique, le maintien des taux de croissance en conditions de stress est en effet un objectif recherché. Cependant, au niveau de la plante, une réduction de croissance n'est pas nécessairement synonyme de dégâts. En effet, par exemple, l'abscission de feuilles chargées en Na^+ par suite d'une compartimentation intra-individuelle est une stratégie de résistance. Une autre est la réduction de la surface transpirante qui peut permettre de limiter les pertes en eau. Certaines stratégies de résistance (synthèse de solutés organiques compatibles ou de protéines de protection) sont coûteuses en énergie et il peut être stratégiquement plus utile pour la plante d'investir l'énergie métabolique dans la mise en place de systèmes de protection, plutôt que de poursuivre la production d'organes non-protégés (Munns et Tester, 2008). Les plantes halophytes évoluant dans leur milieu naturel ne sont pas toujours des plantes présentant des taux de croissance relative importants. Il est à

noter toutefois que de nombreuses halophytes sont capables de répondre à une dose modérée de sel par une stimulation de croissance qui peut aussi s'interpréter comme une tentative de dilution du sel absorbé. Une telle stimulation cesse, toutefois, dès que des doses moyennes ou élevées de sel sont appliquées (Lutts et Lefèvre, 2015; Ruan et al., 2010). Freiner la croissance pour économiser l'énergie en vue d'assurer la totalité de son cycle afin de procéder à la mise en œuvre de structures reproductrices opérationnelles capables de produire une descendance viable est un impératif écologique qui peut s'éloigner des considérations de rendements qui concernent l'agriculteur.

La sensibilité au sel n'est pas uniforme au cours du développement de la plante. La germination en tant que telle (c'est-à-dire l'ensemble des étapes conduisant à la protrusion radicaire) semble peu sensible au sel ; la graine possède ses réserves qu'elle est capable de mobiliser moyennant une certaine hydratation qu'elle peut obtenir du fait de son très faible potentiel hydrique. La question se pose de déterminer dans quelle mesure du sel pénètre dans la graine lors de la germination pour affecter les enzymes impliquées dans la mobilisation des réserves (Almansouri et al., 2001).

Le stade « jeune plantule » est en revanche incontestablement plus sensible à la salinité. Dès qu'elle initie son activité transpiratoire, la jeune plante absorbera en quantités importantes des ions potentiellement toxiques. Si elle est pourvue d'un endoderme incomplètement subérisé, et donc peu fonctionnel, des quantités importantes de Na^+ peuvent compromettre très rapidement la survie de la plantule (Lutts et al., 1995; Wasti et al., 2012). La floraison est également considérée comme un stade très sensible à la salinité. Il n'est pas rare que certaines espèces fleurissent plus rapidement en conditions salines, cherchant sans doute à éviter les dégâts occasionnés par une exposition de longue durée au sel. L'action spécifique du sel sur la formation et le développement des organes reproducteurs est très mal connue. La majorité des études concernent l'impact de la salinité sur la phase végétative. Des malformations au niveau des organes floraux sont cependant rapportées, de même qu'une réduction de la viabilité pollinique. Pour autant, certaines données expérimentales suggèrent que ces symptômes ne sont pas liés directement à l'accumulation de Na^+ dans les structures défectueuses mais plutôt à un dysfonctionnement complexe des structures qui, lors de la formation de la fleur, contribuent à la mise en place des organes reproducteurs et à leur maturation (Ghanem et al., 2009). Mais dans le cas de végétaux feuilles, l'impact du sel sur la floraison n'est bien entendu pas à considérer de façon prioritaire puisque les plantes sont récoltées avant ce stade.

3.5.2. La toxicité minérale

Une très vaste gamme de données expérimentales est disponible pour l'accumulation de Na^+ au niveau de plantes exposées à la salinité. Le sodium n'est pas un élément essentiel pour les plantes en C3, mais il intervient au niveau des plantes en C4 dans la régénération du

phosphoénol-pyruvate par la PEPcase. Même dans ce dernier cas, les quantités requises sont infimes et le Na^+ s'accumule en concentration potentiellement toxiques au sein des plantes exposées à la salinité. Le Na^+ pénètre dans la plante par des transporteurs de K^+ peu spécifiques : il en résulte une compétition entre ces deux ions et l'accumulation de Na^+ peut donc s'accompagner d'une réduction des teneurs en K^+ . Souvent, c'est le rapport K^+/Na^+ qui est pris en considération comme un indicateur du niveau de stress ionique rencontré par la plante (Blumwald, 2000). Les teneurs racinaires en Na^+ sont souvent plus élevées que celles des parties aériennes, ce qui témoigne d'une tentative de la plante de limiter la translocation d'un ion toxique vers des organes photosynthétiquement actifs. A l'échelle des parties aériennes, il n'est pas rare qu'une accumulation préférentielle de Na^+ se déroule d'ailleurs au niveau des feuilles les plus âgées, préservant de ce fait les feuilles dont le métabolisme est vital pour la survie de la plante (Lutts et al., 1999). Une compartimentation peut également se mettre en place à l'échelle cellulaire : il est souvent admis que l'activation de transporteurs spécifiques permet une séquestration vacuolaire de l'ion Na^+ , ce qui lui permet de ne pas interférer avec les enzymes cytosoliques (Blumwald, 2000). Chez plusieurs espèces halophytes, l'exclusion du sel vers des trichomes ou des glandes salines peut constituer un mécanisme efficace de résistance à la salinité (Acosta-Motos et al., 2017).

Les données relatives à l'ion Cl^- sont beaucoup moins nombreuses : peu d'études consacrées au stress salin quantifient cet élément. Les connaissances à ce sujet demeurent très largement fragmentaires et définir les impacts de la toxicité des ions Cl^- demeure un axe de recherche très important. L'ion chlorure est essentiel pour la plante, il y intervient notamment dans la photolyse de l'eau. Les organismes végétaux possèdent des transporteurs spécifiques pour cet élément, lesquels sont à ce jour peu étudiés. Le fait que la présence de Cl^- inhibe l'absorption de nitrates tend à suggérer que certains transporteurs d'anions peu spécifiques interviennent dans l'absorption de Cl^- (Estañ et al., 2005).

Il convient par ailleurs de souligner que la majorité des études consacrées à la réponse à la salinité chez les plantes concernent le NaCl . Pourtant, en conditions naturelles, la salinité se définit sur base d'une conductivité électrique qui dépend de la concentration en ions, et non de leur nature. Il n'est pas rare de rencontrer, sur terrain salin, des problèmes de salinité associés à un excès de Na_2SO_4 , ou à la présence de KCl . Cette problématique est très largement négligée ce qui nuit à la transférabilité des acquis de laboratoire à des situations de champs (Irakoze et al., 2019).

3.5.3. Le statut hydrique

Comme précisé ci-dessus, le stress hydrique induit par la salinité résulte d'une faible disponibilité en eau liée à une réduction du potentiel osmotique externe. La plante est donc confrontée à une situation de « sécheresse physiologique ». Cette composante hydrique du stress explique en grande partie la réduction de conductance stomatique observée chez les plantes exposées au sel (Munns, 2002). Cette limitation de l'absorption et du transport de

l'eau peut s'interpréter légitimement comme une tentative de réduire les pertes transpiratoires : la conséquence est de réduire du même coup l'apport de Na⁺, mais aussi de réduire l'activité photosynthétique du fait d'une limitation de l'apport de CO₂ (cfr ci-dessous). En conséquence, l'efficacité de l'utilisation de l'eau est une composante essentielle de la résistance à la salinité (Acosta-Motos et al., 2017; Blumwald, 2000).

Une réduction des teneurs en eau peut conduire à une perte de turgescence qui sera à l'origine d'une réduction de l'élongation cellulaire. Il importe toutefois de souligner que la cellule peut, dans une certaine mesure, modifier les propriétés rhéologiques de sa paroi afin de conserver une bonne élongation en dépit d'une réduction de la turgescence : une augmentation du coefficient d'extensibilité ou une réduction de la turgescence seuil peuvent résulter de la modification de la composition chimique de la paroi et ainsi assurer le maintien des taux d'élongation (Munns et Tester, 2008).

Une stratégie communément utilisée est l'ajustement osmotique qui consiste, pour la plante, à accumuler des concentrations importantes de composés endogènes en vue de réduire son propre potentiel osmotique afin de maintenir un gradient de potentiel hydrique favorable à l'absorption d'eau (Flowers, 2004). Si les ions K⁺ peuvent être impliqués dans l'ajustement osmotique en conditions de sécheresse, nous avons vu ci-dessus que leur absorption par la plante peut être compromise en situation de salinité. Les plantes font souvent appel à des composés organiques qui doivent, pour assumer ce rôle, présenter un fort niveau de solubilité et ne pas être susceptibles d'interférer avec le métabolisme cellulaire (Munns et Tester, 2008; Ruan et al., 2010). La production de ces composés représente un coût énergétique non-négligeable et l'évolution végétale a ainsi privilégié les composés peu coûteux à produire. Des composés comme la proline, les sucres solubles (surtout les sucres non réducteurs comme le saccharose), des composés d'ammonium quaternaire (glycine bêtaïne, β-alanine bêtaïne), les polyols (sorbitol, mannitol) sont les plus fréquemment rencontrés dans le monde végétal (Ashraf, 2004; Flowers, 2004). Ces composés ont souvent une double fonction : non seulement ils contribuent à réduire le potentiel osmotique interne, mais ils interagissent avec certains constituants cellulaires (enzymes, membranes biologiques, ...) de façon à les protéger des conséquences néfastes de la présence d'ions toxiques ou d'une dessiccation partielle. On parle donc dans ce contexte de composés « osmoprotecteurs ». Ces composés sont rarement spécifiques au stress salin : leur accumulation est observée en conditions de sécheresse, mais aussi en réponse aux nombreux stress abiotiques qui induisent une perturbation des teneurs en eau de la plante (Bohnert et Jensen, 1996).

Par ailleurs, en conditions naturelles, un stress n'est pas toujours permanent. Ceci est sans doute plus évident pour un stress hydrique, qui peut rapidement être levé suite à un épisode de précipitation, que pour un stress salin. Il convient néanmoins de pouvoir « recycler » les osmoprotecteurs accumulés lorsque leur présence n'est plus requise et ne se justifie plus (Munns, 2002).

3.5.4. La photosynthèse

Une réduction de la photosynthèse en conditions de stress salin est une réponse classique dont les causes peuvent être multiples. Elles sont généralement réparties en « causes stomatiques » et en « causes non-stomatiques » : elles ne sont pas mutuellement exclusives et la réduction de photosynthèse induite par le sel est, le plus souvent, due à des causes multiples (Munns, 2002; Munns et Tester, 2008).

L'inhibition stomatique se réfère bien entendu à la fermeture des stomates justifiée par la nécessité de limiter les pertes en eau (cfr ci-dessus). Il est souvent admis que seule la composante hydrique du stress salin intervient à ce niveau et que la réponse peut être comparée à celle induite par la sécheresse, en relation avec une surproduction d'ABA racinaire et sa translocation vers les stomates (Chaves et al., 2003). Il peut toutefois être utile de rappeler que la régulation stomatique implique l'activation de nombreux transporteurs d'ions entre cellules de garde et cellules annexes et qu'une perturbation de l'alimentation minérale pourrait avoir un impact à cet égard. Des carences en K^+ et/ ou en Ca^{2+} , qui sont parfois rapportées chez des plantes exposées à la salinité, pourraient causer des problèmes de régulation stomatique. De même, des polyamines interagissant avec des transporteurs de K^+ sont directement impliquées dans la réponse à la salinité chez un certain nombre d'espèces (Liu et al., 2000). Il est souvent admis qu'une fermeture limitée des stomates réduit plus la transpiration que la photosynthèse et que l'efficacité instantanée de l'utilisation de l'eau (que l'on peut définir comme le rapport de la photosynthèse nette sur la transpiration instantanée) a tendance à augmenter au niveau des plantes stressées (Acosta-Motos et al., 2017; Ashraf, 2004; Flowers, 2004). Si la fermeture des stomates est la principale limitation à la diffusion du CO_2 , la conductance du mésophylle a beaucoup moins retenu l'attention. Il est admis depuis quelques années que le sel peut modifier l'histologie des feuilles en croissance et qu'il a un impact sur la conductance du mésophylle (Roy et al., 2014).

Les causes « non stomatiques » les plus souvent avancées de réduction de la photosynthèse sont une réduction des teneurs en chlorophylles et une altération structurelle des photosystèmes II (Albacete et al., 2008; Estañ et al., 2005). La réduction des teneurs en chlorophylles peut être reliée soit à une inhibition de la synthèse de ces pigments, soit à une augmentation de leur dégradation en relation avec l'induction de phénomènes de sénescence précoce. Les chlorophylles a et b n'ont, selon certains auteurs, pas la même sensibilité et le rapport Chla/Chlb est donc souvent modifié chez les plantes exposées à la salinité (Roy et al., 2014). Indépendamment des teneurs en chlorophylles, la structure des antennes collectrices du PSII peut être altérée en condition de stress salin. Une perturbation des structures des membranes thylakoïdes peut également conduire à une altération des cinétiques de transport des électrons. Une technique comme l'étude de la fluorescence de la chlorophylle est souvent utilisée pour étudier l'impact du NaCl sur la phase claire de la photosynthèse et fournit de

précieuses informations sur l'intégrité des photosystèmes et l'efficacité du transfert d'électrons (Ashraf, 2004; Wasti et al., 2012).

La salinité peut affecter le cycle de Calvin et avoir un impact sur les activités enzymatiques de la phase sombre. Un excès de Na^+ peut conduire à une réduction de la carbamylation de la RUBISCO, à une augmentation de la fixation des inhibiteurs sur cette enzyme et à une réduction de la régénération de l'accepteur de CO_2 . Un dysfonctionnement des systèmes ferrédoxine/thiorédoxine peut induire une perturbation dans l'activation par la lumière des enzymes cibles. De même, une perturbation de la structure du chloroplaste peut s'accompagner d'une altération dans le fonctionnement du translocateur phosphate (Chaves et al., 2003).

3.5.5. Les stress oxydatifs

Le stress oxydatif est directement associé à la production de composés d'oxygène actif tels que le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2), le radical hydroxyle ($\text{OH}\cdot$) ou l'anion superoxyde (O_2^-). Ces composés hautement réactifs sont issus d'une perturbation du métabolisme (particulièrement à proximité des chaînes de transport des électrons au sein des chloroplastes et des mitochondries) et sont susceptibles d'induire une très large gamme de dégâts au niveau des structures cellulaires en réagissant avec les lipides membranaires, les protéines et les acides nucléiques (Miller et al., 2010). L'apparition de ces « composés d'oxygène réactifs » (ROS) n'est pas spécifique au stress salin. Leur synthèse est toujours observée et est inhérente à l'atmosphère oxydante dans laquelle évolue les êtres vivants. En situation de stress, néanmoins, ces composés d'oxygène actif sont surproduits. Tous les stress abiotiques induisent une telle surproduction. C'est également vrai pour les stress biotiques où ces ROS jouent un rôle dans les phénomènes d'hypersensibilité (Piasecka et al., 2019). Les anions superoxydes et surtout le radical hydroxyle apparaissent plus réactifs et donc plus toxiques que le peroxyde d'hydrogène ; H_2O_2 peut toutefois diffuser à travers les membranes et se déplacer dans la plante sur de longues distances : il joue un rôle non négligeable dans les voies de signalisation (Noctor et al., 2018).

Pour faire face à ces ROS et au stress oxydatif qu'ils induisent, le monde végétal a sélectionné au cours de son évolution plusieurs stratégies qui revêtent une importance déterminante dans l'étude des mécanismes de résistance aux stress. La première possibilité consiste dans la production de composés antioxydants qui vont permettre de détoxifier les composés ROS avant qu'ils n'induisent de dégâts : les plus connus chez les plantes sont le glutathion, l'ascorbate et l' α -tocophérol (Miller et al., 2010). D'autres molécules ont une fonction de protection vis-à-vis du stress oxydatif comme certains polyphénols, les flavonoïdes, ou les anthocyanes. Par ailleurs, des composés osmoprotecteurs évoqués ci-dessus comme la proline auraient aussi une fonction antioxydante ce qui témoigne, finalement, de l'efficacité du monde végétal à sélectionner des composés protecteurs ayant de multiples fonctions de protection (Ashraf et Foolad, 2007). Si ces composés ont un intérêt réel pour la protection de

la plante vis-à-vis du stress, ils ont aussi un intérêt incontestable pour l'alimentation et la santé humaine. Par exemple, l'ascorbate n'est autre que la vitamine C. De plus, certains composés phénoliques font l'objet d'une attention toute particulière de la part des nutritionnistes.

Des systèmes enzymatiques de protection sont également mis en œuvre par la plante dans les différents compartiments cellulaires pouvant faire l'objet d'un stress oxydatif. Ces enzymes interviennent pour catalyser la conversion de formes antioxydantes et assurer leur régénération

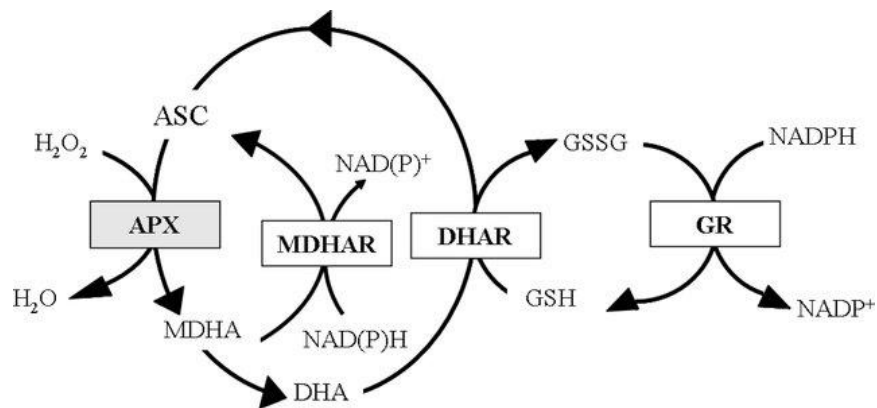


Figure 4 : Cycle de Asada (Asada, 1992)

Lors du cycle de Asada (Figure 4), l'ascorbate peroxydase (APX) catalyse la transformation de l' H_2O_2 en H_2O , ce qui induit la production de monodéhydro-ascorbate et de déhydroascorbate. Ces composés sont alors eux-mêmes transformés sous l'action d'une réductase pour redonner de l'ascorbate (MDHAR) ou pour oxyder le glutathion réduit (GSH) en glutathion oxydé (GSSG). Sous l'action de la glutathion réductase, le glutathion oxydé est ensuite réduit en GSH (Asada, 1992). Toutes les enzymes mentionnées sont présentes sous diverses formes qui varient selon leurs propriétés cinétiques et selon leur localisation. Les gènes qui codent pour ces enzymes appartiennent à une petite famille multigénique. Il a été démontré chez de nombreuses espèces, que l'action des stress abiotiques en général, et de la salinité en particulier, résultait d'une activation des gènes codant pour ces enzymes protectrices (Foyer et Noctor, 2013). Outre les enzymes impliquées dans le cycle de Asada, la catalase joue un rôle déterminant au sein des peroxysomes pour assurer la réduction de l' H_2O_2 produite par la photorespiration dont l'intensité augmente généralement en conditions de stress. Les superoxydes dismutases (SOD) jouent un rôle fondamental dans la détoxification des anions superoxydes. Plusieurs SOD ont été identifiées dans le monde végétal : elles peuvent être associées au cuivre, au zinc ou au manganèse comme co-facteur. Certaines formes associées au fer ont également été identifiées, dans une moindre mesure, au sein de certains organites. Le rôle de ces enzymes dans les stratégies de tolérance à la salinité chez les plantes a déjà été souligné à plusieurs reprises (Foyer et Noctor, 2013; Miller et al., 2010; Yang et Guo, 2018).

3.5.6. La modification du statut hormonal

Les phytohormones jouent un rôle crucial dans l'adaptation des plantes à leur environnement. Elles sont impliquées dans la perception des composantes abiotiques et biotiques de cet environnement et assument des fonctions cruciales dans la mise en œuvre d'éventuelles stratégies d'adaptation.

Deux hormones semblent systématiquement impliquées dans l'impact des stress abiotiques : l'acide abscissique (ABA) et l'éthylène sont traditionnellement considérés comme des « hormones de stress » dont la production est rapide. L'ABA est impliqué à titre majeur dans la régulation stomatique mais il assume également de très nombreuses autres fonctions dans la plante. De nombreux travaux ont mis en évidence son rôle déterminant dans les voies de transduction conduisant à l'activation de plusieurs gènes jouant un rôle dans les stratégies de réponse au stress, particulièrement en conditions de stress hydrique et de stress salin (Ton et al., 2009). Ces gènes possèdent des séquences spécifiques (ABRE : Abscisic Acid Responsive Element) au sein de leur promoteur qui fixent des facteurs de transcription activés spécifiquement par l'ABA. A l'inverse de l'ABA, la production d'éthylène est interprétée comme un symptôme de stress : l'éthylène est en effet impliqué à titre majeur dans les processus de sénescence et de stress qui conduisent à un vieillissement précoce caractérisé par une réduction des teneurs en chlorophylle, une désorganisation des membranes et une altération de la protéosynthèse (Koyama, 2014). Cette distinction entre ABA à action « positive » et éthylène à action « négative » est peut-être trop simpliste : l'ABA peut aussi, dans certaines conditions, influencer la sénescence alors que l'éthylène, au même titre que l'ABA peut être impliquée dans l'activation de gènes de défense et jouer à ce titre un rôle déterminant chez certaines espèces halophytes (Gharbi et al., 2017).

A l'inverse de l'éthylène, les cytokinines ont la réputation d'avoir une action anti-sénescence : elles auraient une fonction protectrice et leur synthèse racinaire suivie de leur translocation vers les parties aériennes permettraient à ces dernières de réduire l'impact négatif de la contrainte saline sur les tissus photosynthétiques (Albacete et al., 2008). Sans être considérées comme des « hormones au sens stricte », les polyamines peuvent également jouer un rôle protecteur et de récents travaux ont mis en évidence leur impact sur les transporteurs membranaires impliqués dans le transport de cations monovalents (Pottosin et al., 2014).

4. L'amarante

4.1. Généralités

Depuis plus de 5000 ans et jusqu'il y a 500 ans, l'amarante était une culture alimentaire importante pour les civilisations inca, aztèque et maya. Sa production a ensuite radicalement décliné suite à la conquête espagnole de l'Amérique. En effet, l'amarante intervenant dans certains rituels religieux, sa culture fut interdite par les colonisateurs qui imposèrent de nouveaux produits agricoles importés d'Europe (Alercia, 2013; Ebert, 2014; Mlakar, 2010; Stallknecht et Schulz-Schaeffer, 1993; Venskutonis et Kraujalis, 2013). Cette plante comestible, qui peut être cultivée autant pour ses graines que pour ses feuilles, est alors largement tombée dans l'oubli.

Depuis les années 1970, l'amarante est considérée comme une plante sous-utilisée et négligée mais prometteuse. Ses remarquables propriétés nutritionnelles ainsi que ses capacités d'adaptation à de nombreux stress biotiques et abiotiques ont attiré l'attention des scientifiques ces dernières décennies (Alemayehu et al., 2014; Barba de la Rosa et al., 2009; Venskutonis et Kraujalis, 2013). Dans un contexte de changement climatique et de salinisation des sols, l'amarante présente un potentiel non-négligeable pour soutenir la sécurité alimentaire d'une population mondiale croissante, particulièrement dans les zones vulnérables du globe (Alemayehu et al., 2014; Stallknecht et Schulz-Schaeffer, 1993). Elle fait également l'objet de multiples études en relation avec l'utilisation de plusieurs composés à des fins pharmaceutiques (Angel Huerta-Ocampo et Paulina Barba de la Rosa, 2011; Barba de la Rosa et al., 2009; Nana et al., 2012).



Figure 5 : Peuplement d'*Amaranthus hypochondriacus* dans le comté de Norfolk, Ontario. 2011 (Omafra, 2012).

Aujourd'hui, l'amarante peut être cultivée comme une pseudo-céréale, un légume vert, un fourrage ou en tant que plante ornementale (Alercia, 2013). Le présent travail ne se concentrera que sur les utilisations liées au régime alimentaire humain. Elle est actuellement demandée par certains groupes spécifiques de consommateurs comme des athlètes de haut-niveau, des enfants souffrant de malnutrition, des personnes

diabétiques ou encore des individus souffrant de la maladie cœliaque (Alemayehu et al., 2014; Maldonado-Cervantes et al., 2014). Même si sa production reste relativement faible, les graines, majoritairement en Amérique et Asie, et les feuilles d'amarante, en Afrique, font donc déjà partie de l'alimentation humaine dans certaines parties du monde (Achigan-Dako et al.,

2014; Alemayehu et al., 2014; Ebert, 2014; Venskutonis et Kraujalis, 2013). Cette denrée alimentaire était encore très peu réputée sur le continent américain il y a 40 ans mais est cependant en pleine expansion. Sa production s'y étendait déjà sur une superficie comprise entre 2000 et 3000 ha au début des années 90 (Stallknecht et Schulz-Schaeffer, 1993).

4.2. Taxonomie

L'amarante est une dicotylée appartenant à l'ordre des Caryophyllales, à la famille des Amaranthaceae et au genre *Amaranthus*. Le genre *Amaranthus* se décompose en 3 sous-genres : *Amaranthus*, *Acnida* et *Albersia* (Trucco et Tranel, 2011; Waselkov et al., 2018). Le nombre d'espèces appartenant au genre *Amaranthus* est incertain mais est estimé entre 60 et 70, dont seulement certaines sont valorisables en agro-alimentaire (Alemayehu et al., 2014; Das, 2012; Mlakar, 2010; Stallknecht et Schulz-Schaeffer, 1993). Les positions taxonomiques de ces espèces ne sont pas toujours très bien arrêtées. Elles sont parfois compliquées à caractériser sur le plan taxonomique à cause de leurs nombreuses similitudes, des nombreuses formes intermédiaires et de leur vaste distribution géographique (Achigan-Dako et al., 2014). De nombreuses études se sont pourtant penchées sur leur origine phylogénétique (Waselkov et al., 2018).

Les espèces utilisées pour l'alimentation humaine peuvent être classées en deux catégories : celles cultivées pour la consommation des graines et celles pour la consommation des feuilles. D'une part, les trois principales espèces appartenant à la classe des pseudo-céréales sont *A. hypochondriacus*, *A. cruentus* et *A. caudatus*, lesquelles appartiennent au sous-genre *Amaranthus*. D'autre part, au moins 17 espèces dont *A. tricolor*, *A. dubius*, *A. lividus*, *A. cruentus*, *A. blitus*, etc. peuvent être cultivées pour leurs feuilles. *A. cruentus* est donc la seule espèce du genre *Amaranthus* pouvant être cultivée à la fois pour ses feuilles et pour ses graines (Achigan-Dako et al., 2014; Caselato-Sousa et Amaya-Farfán, 2012; Das, 2012; Mlakar, 2010; Stallknecht et Schulz-Schaeffer, 1993).

Les espèces du genre *Amaranthus* ont un nombre de chromosomes égal à 16 ou 17, en fonction des espèces (Waselkov et al., 2018).

4.3. Morphologie



Figure 7 : Morphologie des parties aériennes de *Amaranthus cruentus* (Atlas roslin).

La morphologie des différentes espèces du genre *Amaranthus* est relativement peu documentée dans la littérature. Les informations recensées sont néanmoins les suivantes. Les amarantes sont constituées d'une tige principale sur laquelle sont ancrées des feuilles alternes généralement lisses et des inflorescences terminale et/ou axillaires. Les amarantes grains sont généralement caractérisées par une large inflorescence apicale tandis que les amarantes feuilles se distinguent par des inflorescences plus discrètes presque exclusivement axillaires. Celles-ci peuvent être pendantes, semi-pendantes ou droites et de couleur mauve, orange, rouge ou dorée. Cette variété d'inflorescences explique que certaines variétés aient été sélectionnées essentiellement à des fins ornementales (Figure 6

et Figure 7) (Pal, 1973; Stallknecht et Schulz-Schaeffer, 1993; Waselkov et al., 2018).



Figure 6 : Inflorescences de certaines espèces du genre *Amaranthus*. **a** Inflorescences apicale et axillaire de *A. blitum* ; **b** larges inflorescences axillaires pendantes de *A. caudatus* ; **c** Inflorescence apicale de *A. cruentus* ; **d** Inflorescence apicale de *A. dubius* ; **e** Inflorescence terminale de *A. hypochondriacus* ; **f** Inflorescences apicales et axillaires de *A. spinosus* ; **g** Inflorescences axillaires en glomérules de *A. tricolor* ; **h** Inflorescence terminale de *A. viridis*.

Les espèces du sous-genre *Acnida* sont toutes dioïques tandis que les espèces monoïques se partagent entre les sous-genres *Amaranthus* et *Albersia* (Waselkov et al., 2018). La suite de cette section ne se concentrera que sous la description du sous-genre *Amaranthus*, dans lequel est classé *A. cruentus*.

Les fleurs du sous-genre *Amaranthus* sont unisexuées, c'est-à-dire que les organes mâles et femelles sont séparés dans des fleurs distinctes, bien que sur les mêmes individus puisque les espèces de ce sous-genre sont monoïques. Il n'y a généralement qu'une seule fleur mâle par inflorescence et celle-ci correspond à la première fleur formée (Pal, 1973). Les fleurs mâles possèdent la plupart du temps 5 tépales (pétales et sépales combinés) et les étamines se comptent au nombre de 5 également (Das, 2016; Trucco et Tranel, 2011). Les fleurs femelles représentent quant à elles 90% de l'effort reproducteur et comptent 3 à 5 carpelles (Das, 2016; Lemen, 1980). Celles-ci ne possèdent généralement qu'un unique tépale rudimentaire (Trucco et Tranel, 2011). Selon Trucco et Tranel (2011), la proximité des fleurs mâles et femelles définit l'autopollinisation comme voie de reproduction préférentielle. Selon Pal (1973), les amarantes du sous-genre *Amaranthus* sont principalement pollinisées par le vent et, dans une moindre mesure, par les insectes, entre novembre et février.



Figure 8 : Graines d'amarante (Deluze et Beaumont, 2017)

Les graines d'amarante sont lenticulaires, ont un petit diamètre compris entre 0,9 et 1,7 mm et leur poids varie de 1000 à 3000 graines par gramme. La couleur des téguments peut être noire ou brune dans le cas de l'amarante à feuilles ou peut être blanche, noire, dorée, brune ou rose chez l'amarante grain (Achigan-Dako et al., 2014; Alercia, 2013; Mlakar, 2010; Stallknecht et Schulz-Schaeffer, 1993).

La taille de la plante dépend fortement de l'espèce concernée et de l'environnement dans lequel elle se trouve (Stallknecht et Schulz-Schaeffer, 1993).

4.4. Cycle de vie et mode de culture

La plupart des espèces du genre *Amaranthus* sont des plantes annuelles (ou, rarement, des plantes vivaces à courte durée de vie), retrouvées partout à travers le monde, principalement dans les régions tempérées et tropicales (Alemayehu et al., 2014; Stallknecht et Schulz-Schaeffer, 1993; Waselkov et al., 2018). L'amarante peut être cultivée en monoculture ou comme culture intercalaire. Elle se cultive sur des sols sablo-limoneux ayant de préférence un pH au-dessus de 6 et relativement peu d'intrants sont nécessaires. En ce qui concerne la densité de plantation, aucun optimum n'a encore été défini. La récolte peut se faire 4 à 6

semaines après le semis pour les variétés feuilles (Alemayehu et al., 2014; Ebert, 2014; Musa et Oladiran, 2011; Stallknecht et Schulz-Schaeffer, 1993). Pour la production de graines, dans le cas de *A. cruentus*, le temps de maturation requis est de 12 à 20 semaines, en fonction de la variété et des conditions environnementales (Achigan-Dako et al., 2014).

L'amarante est une culture résistante à de nombreux stress biotiques et abiotiques et qui peut donc être cultivée dans une large panoplie de conditions environnementales. En effet, cette culture a une certaine résistance à la salinité et peut donc croître sur des sols affectés par cette contrainte agricole (Chiroma et al., 2008; Maldonado-Cervantes et al., 2014). De plus, les espèces du genre *Amaranthus* sont des plantes ayant un mécanisme de fixation du carbone en C4 et cette caractéristique a 3 implications quant aux avantages compétitifs de la plante. Premièrement, l'amarante est relativement résistante à la sécheresse. Le cycle de culture de l'amarante grain nécessite d'ailleurs 53 à 58% d'eau en moins que la culture du blé et 40 à 50% en moins que celle du maïs (Barba de la Rosa et al., 2009; Kauffman et Weber, 1990). Deuxièmement, la plupart des espèces du genre *Amaranthus* tolèrent des hautes températures. En effet, certaines peuvent survivre plus de 10 jours en étant exposées à des températures comprises entre 45 et 50°C avant que 50% des plantes ne soient tuées. Enfin, l'amarante peut être cultivée sous des hautes intensités de radiation. L'ombre est d'ailleurs défavorable à sa culture, sauf dans le cas d'un stress hydrique (Achigan-Dako et al., 2014; Ebert, 2014; Guo et Al-Khatib, 2003).

L'amarante, qu'elle soit cultivée pour la récolte de ses graines ou de ses feuilles, présente un haut potentiel de rendement qui est actuellement largement sous-exploité. D'une part, des faibles rendements en feuilles, de l'ordre de 1 – 2 t/ha, sont courants sur le continent africain. Pourtant la production a la capacité d'atteindre 32 – 40 t de feuilles/ha et donc d'être hautement compétitive. D'autre part, les rendements en graines d'amarante recensés dans la littérature (Tableau 3) varient fortement en fonction du cultivar concerné et de l'environnement physico-chimique durant la croissance (humidité, fertilité du sol, propriétés physiques du sol, conditions climatiques, densité de plantation, date de semis, etc.). Cette variabilité des rendements reflète notamment l'importante diversité génétique du genre *Amaranthus*. Cette dernière est une opportunité à saisir dans les études futures, de manière à exploiter toutes les potentialités de l'amarante et sélectionner des cultivars bien adaptés aux régions ciblées (Alemayehu et al., 2014). En outre, le manque actuel de connaissances quant aux modalités claires de culture peut également être à l'origine de l'hétérogénéité des chiffres rapportés et toute sélection génétique devrait donc, dans l'idéal, s'accompagner d'essais phytotechniques adaptés à ce matériel spécifique.

Tableau 3 : Rendements des graines d'amarante recensés dans la littérature (Alemayehu et al., 2014)

Pays	Rendement (min-max) [kg/ha]	Référence
USA	700 – 5000	(Myers, 1996; Stallknecht et Schulz-Schaeffer, 1993)
Allemagne	2100 – 3300	(Aufhammer et Kübler, 1998)
Slovaquie	2100 – 2700	(Jamriska, 2002)
Croatie	1300 – 2600	(Pospisil et al., 2006)
Italie	1200 – 6700	(Alba et al., 1997)
Nigeria	400 – 1500	(Olaniyi, 2007)
Pérou et Mexique	4600 – 7200	(Brenner et al., 2000)
Kenya	50 – 1500	(Brenner et al., 2000)
Danemark	1000	(Jacobsen et al., 2002)
Ouganda	800 – 2500	(Brenner et al., 2000; Gupta et Thimba, 1992)
Turquie	2105 – 4490	(Yazar et al., 2014)

4.5. Propriétés nutritionnelles

Les graines et les feuilles des différentes espèces du genre *Amaranthus* présentent toutes les deux des propriétés nutritionnelles attrayantes pour soutenir la sécurité alimentaire à travers le monde. Les feuilles ont cependant actuellement été considérablement moins étudiées que les graines (Alemayehu et al., 2014). D'une part, la présente section présentera la composition nutritionnelle des graines de *Amaranthus spp.* et détaillera plus particulièrement celle de l'espèce *A. cruentus*. D'autre part, les propriétés nutritionnelles des feuilles de *A. cruentus* seront passées en revue.

Cette section regroupe les connaissances actuelles quant à la valeur nutritionnelle des graines de *Amaranthus spp.* en se concentrant sur *A. cruentus* et, ensuite, des feuilles de *A. cruentus* uniquement. Les incohérences parfois observables entre les différentes références ainsi que les lacunes pour certains composés mettent en évidence la nécessité de pousser la recherche plus loin dans ce domaine.

4.5.1. Graines

Globalement, la valeur nutritionnelle des graines d'amarante est plus élevée que celle des céréales communément consommées aujourd'hui comme le blé et le maïs (Alemayehu et al., 2014). Leur composition nutritionnelle dépend de plusieurs facteurs, notamment de l'espèce considérée et des conditions de culture. Les gammes des teneurs en cendres, protéines, amidon, fibres, et lipides (en % de MF) des graines du genre *Amaranthus* sont présentées dans le Tableau 4.

Tableau 4 : Composition nutritionnelle des graines de *Amaranthus spp.* (% de MF).

	<i>Amaranthus spp.</i> (% de MF) (Mlakar, 2010)	<i>A. cruentus</i> (% de MF)	
Cendres	2,5 – 4,4	4,0	(Gamel et al., 2006)
Protéines	13,1 – 21,0	15,3	(Gamel et al., 2004)
Sucres solubles	/	3,6 ± 0,4	(Colmendaras De Ruiz et Bressani, 1990)
Amidon	48 – 69	60	(Escudero et al., 2011)
Fibres	3,1 – 14,2	14,2	(Tosi et al., 2001)
Lipides	5,6 – 10,9	6,7	(He et al., 2002)

A. Minéraux

Les graines d'amarante sont notamment riches en fer (72 – 174 mg/kg MF), en calcium (1300 – 2850 mg/kg MF), en magnésium (2300 – 3360 mg/kg MF) et en zinc (36,2 – 40 mg/kg MF). En comparaison à celles trouvées dans les céréales, les teneurs en calcium et en fer des graines d'amarante sont 5 à 20 fois plus élevées (Mlakar, 2010; Stallknecht et Schulz-Schaeffer, 1993; Venskutonis et Kraujalis, 2013). Les teneurs en certains éléments minéraux des graines de *A. cruentus* recensées dans la littérature sont reprises dans le Tableau 5. Les teneurs en calcium, magnésium, fer et zinc sont ainsi, respectivement, 5,2, 2,9, 2,8 et 1,3 fois plus élevées dans les graines d'amarante que dans le blé.

Tableau 5 : Teneurs en minéraux des graines de *Amaranthus cruentus* (Gamel et al., 2006)

	P (g)	K (g)	Mg (g)	Ca (g)	Na (g)	Fe (g)	Zn (mg)	Mn (mg)	Cu (mg)
Teneur (/kg MF)	6,54	7,35	3,12	2,00	0,25	0,14	39	24	9

B. Protéines

La particularité des protéines des graines d'amarante est leur profil en acides aminés riche en lysine, tryptophane et acides aminés sulfurés. Ces caractéristiques sont particulièrement intéressantes étant donné que la lysine est l'acide aminé limitant dans le blé, le maïs et le riz. De plus, la cystéine et la méthionine sont de manière générale limitantes dans les légumineuses (Alemayehu et al., 2014). Ainsi, la composition en acides aminés des protéines contenues dans les graines d'amarante se rapproche du profil de la protéine de référence et obtient un indice chimique¹ tournant autour de 96, avec la leucine comme acide aminé limitant (Tableau 6). En comparaison, celui du maïs est de 35, le blé obtient un score de 47, le riz s'élève à 69 et les graines de soja atteignent 68-89. Un mélange 50:50 de farine de maïs ou de riz avec de la farine d'amarante se rapprocherait d'un indice chimique de 100, en se basant sur les besoins en acides aminés essentiels définis par la FAO en 2011 (Annexe 1). En outre, la digestibilité des protéines des graines d'amarante est élevée et est proche des 90% (Alemayehu et al., 2014; Barba de la Rosa et al., 2009; Gamel et al., 2004; Maldonado-Cervantes et al., 2014; Mlakar, 2010).

Les graines d'amarante se distinguent également des céréales par leur absence de gluten, ce qui en fait donc un aliment intéressant sur le plan nutritionnel pour les individus souffrant de la maladie cœliaque, c'est-à-dire 1% de la population selon les estimations (Alvarez-Jubete et al., 2010; Venskutonis et Kraujalis, 2013).

Le profil en acides aminés des protéines des graines de *A. cruentus* ainsi que les rapports entre la teneur de chaque acide aminé dans les protéines de *Amaranthus cruentus* et celle dans la protéine de référence sont présentés dans le Tableau 6. Leur digestibilité *in vivo* chez le rat est de $85,7 \pm 1,5$ %, contre $82,3 \pm 1,0$ % pour le blé (Gamel et al., 2004).

¹ L'indice chimique est un indice qui permet d'évaluer la qualité d'une protéine, en fonction de son profil en acides aminés essentiels. Selon la FAO (2011), l'indice chimique est calculé comme le rapport entre la teneur en chacun des acides aminés essentiels dans la protéine considérée et celle dans la protéine de référence (Annexe 1). L'indice chimique de la protéine est ensuite assimilé à la valeur calculée pour l'acide aminé le plus limitant.

Tableau 6 : Profil en acides aminés essentiels des graines de *Amaranthus cruentus* et rapports entre la teneur en chaque acide aminé dans les protéines de *Amaranthus cruentus* et celle dans la protéine de référence (Gamel et al., 2004)

Aa essentiel	Teneur \pm SD (g/100g de protéines)	$\frac{\text{Teneur } A. \text{ cruentus}}{\text{Teneur protéine de référence}}$ (%)
Thr	4,58 \pm 0,16	183
Cys + Met	6,37 \pm 0,15	277
Val	4,07 \pm 0,20	102
Ile	2,92 \pm 0,15	97
Leu	5,87 \pm 0,25	96
Tyr + Phe	8,32 \pm 0,20	203
Trp	1,99 \pm 0,20	302
His	3,06 \pm 0,20	191
Lys	5,58 \pm 0,05	116

C. Sucres solubles

Le saccharose est le sucre soluble majoritairement retrouvé dans les graines de *Amaranthus cruentus*. La composition en sucres solubles de ces dernières est présentée dans le Tableau 7.

Tableau 7 : Composition en sucres solubles des graines de *Amaranthus cruentus* (Gamel et al., 2006)

	Glucose + Galactose	Fructose	Maltose	Saccharose	Raffinose	Stachyose	Inositol
Teneur (g/kg MF)	4,2	1,7	2,8	7,5	4,8	1,3	0,4

D. Amidon

Les granules d'amidon qui constituent les graines d'amarante ont un diamètre relativement faible (1 à 3 μm) en comparaison à ceux trouvés dans les grains de céréales. Cette caractéristique est appréciée dans le monde de l'industrie alimentaire car de plus petits granules ont une plus grande capacité de rétention d'eau et un pouvoir gélifiant plus important (Mlakar, 2010; Stallknecht et Schulz-Schaeffer, 1993). La proportion d'amylose dans l'amidon de *A. cruentus* est de 7,8 \pm 0,11 %, ce qui est plus faible que celle observée dans les céréales (Qian et Kuhn, 1999).

E. Fibres

Les graines d'amarante sont constituées de plus de fibres que les grains des céréales, environ 3 fois plus que le blé (Gamel et al., 2006; Venskutonis et Kraujalis, 2013). La teneur totale en fibres de *A. cruentus* est de 14,2 % dont 8,1 % de fibres insolubles et 6,1 % de fibres solubles (Tosi et al., 2001).

F. Lipides

La teneur en lipides des graines d'amarante est 1,5 à 3 fois plus élevée que celles retrouvées dans les céréales mais le profil de la fraction est similaire (Alemayehu et al., 2014; Berganza et al., 2003; Gamel et al., 2006). Dans cette fraction, 76 à 77 % des acides gras sont insaturés et l'acide linoléique est le prédominant, sa teneur pouvant aller de 15 à 62 % de la fraction lipidique. La teneur en acide oléique, quant à elle, se situe dans une gamme allant de 19 à 35 %, l'acide palmitique de 19 à 23 %, l'acide stéarique de 0,4 à 8,6 % et l'acide linoléique de 0,3 à 2,2%. Les teneurs en acides gras de *A. cruentus* sont reprises dans le Tableau 8.

Tableau 8 : Profil en principaux acides gras de la fraction lipidique des graines de *Amaranthus cruentus* (He et al., 2002).

	% de la fraction lipidique	
	(Venskutonis et Kraujalis, 2013)	(He et al., 2002)
AG saturés	19,87 – 26,96	/
Ac. palmitique	17,06 – 21,35	19,5 – 23,4
Ac. stéarique	3,05 – 3,80	0,4 – 0,9
AG monoinsaturés	19,22 – 40,14	/
Ac. oléique	20,26 – 32,01	30,1 – 38,9
AG polyinsaturés	26,33 – 43,9	/
Ac. linoléique	33,56 – 43,88	36,7 – 46,4
Ac. linoléique	0,69 – 0,76	/

G. Vitamines

Selon Caselato-Sousa et Amaya-Farfán (2012) et Belton et Taylor (2002), les graines d'amarante sont plus riches que les céréales en certaines vitamines comme la riboflavine (vitamine B2, 0,19 – 0,23 mg/ 100 g), la niacine (vitamine B3, 1,17 – 1,45 mg/ 100 g) et l'acide ascorbique (vitamine C, 4,5 mg/ 100 mg). Celles-ci contiennent également du folate (vitamine B9, 82 µg/ 100 g), de la thiamine (vitamine B1, 0,07 – 0,1 mg/100g) et de l'α-tocophérol

(vitamine E, 1,19 mg/ 100 g). Selon Venskutonis et Kraujalis (2013), les teneurs moyennes en α -tocophérol des graines de 21 amarantes appartenant à 7 espèces différentes sont significativement plus élevées que celles trouvées dans les céréales.

Les teneurs en différentes vitamines des graines de *A. cruentus* répertoriées dans la littérature sont reprises dans le Tableau 9.

Tableau 9 : Teneurs en vitamines des graines de *Amaranthus cruentus* (Gamel et al., 2006; León-Camacho et al., 2001; Venskutonis et Kraujalis, 2013)

Vitamine		Teneur dans les graines de <i>A. cruentus</i>
Acide ascorbique	Vitamine C	2,30 mg/ 100 g MF
Niacine	Vitamine B3	2,13 mg/ 100 g MF
Niacinamide	Vitamine B3	1,59 mg/ 100 g MF
Pyridoxine	Vitamine B6	6,1 mg/ kg MF
Riboflavine	Vitamine B2	4,1 mg/ kg MF
α -tocophérol	Vitamine E	248 mg / kg d'huile

H. Facteurs antinutritionnels

L'acide phytique est le principal facteur antinutritionnel retrouvé dans les graines de *A. cruentus*. Sa teneur y est de 5,0 – 5,8 g/ kg de graines contre 6,5 – 7,7 g/ kg dans les grains de blé (Oatway et al., 2001; Venskutonis et Kraujalis, 2013).

I. Aliment fonctionnel : Composés bioactifs

Certains composés bioactifs (cfr 2.4 ci-dessus) comme les composés phénoliques, les phytostérols, les tocophérols, la vitamine C, le glutathion, les fibres alimentaires et le squalène sont retrouvés dans les graines d'amarante (Alvarez-Jubete et al., 2010; Czaplicki et al., 2011). D'une manière générale, ces composés bioactifs sont reconnus comme conférant au régime alimentaire des effets protecteurs contre les cancers et les maladies cardiovasculaires, auto-immunes, inflammatoires et neurodégénératives (Aruoma, 2003). Un bon nombre d'entre eux possèdent des propriétés antioxydantes (Kris-Etherton et al., 2002). Les antioxydants sont des molécules naturellement présentes dans les plantes comme mécanisme de protection contre les composés d'oxygène réactif (ROS) qui pourraient causer des dommages à l'ADN, aux protéines ou encore aux lipides membranaires et donc détériorer les cellules végétales. Ces ROS sont également reconnus comme ayant des effets délétères sur l'organisme humain, principalement par l'augmentation du risque de développement de maladies

cardiovasculaires ou de cancers. Par la consommation de fruits ou légumes contenant des antioxydants, le corps humain peut également profiter de ce mécanisme de défense des végétaux contre le stress oxydatif (Andre et al., 2010; Escudero et al., 2011).

Premièrement, les polyphénols sont des composés présents dans toutes les plantes et possédant des propriétés antioxydantes. Les acides phénoliques et les flavonoïdes en sont les principales sous-catégories (Kris-Etherton et al., 2002; Nyam et al., 2009). D'une part, les acides phénoliques principaux retrouvés dans les graines d'amarante sont l'acide caféique, l'acide parahydroxybenzoïque et l'acide férulique (Alvarez-Jubete et al., 2010). D'autre part, la teneur en flavonoïdes des graines d'amarante a été mesurée à $37,43 \pm 0,210$ mg d'équivalent rutine/ 100g de MS. Cependant, cette teneur dans les différentes espèces de *Amaranthus* varie fortement en fonction des conditions environnementales (Venskutonis et Kraujalis, 2013). En revanche, Alvarez-Jubete et al. (2010) n'a détecté aucun flavonoïde dans les graines d'amarante. Les teneurs en polyphénols totaux pour *Amaranthus spp.* et *A. cruentus* sont reprises dans le Tableau 10.

Les teneurs en phytostérols totaux sont également reprises dans le Tableau 10. A titre de comparaison, la consommation typique journalière en phytostérols dans l'alimentation humaine est de 200 à 400 mg. Les phytostérols, en plus de leur activité antioxydante, ont la propriété de diminuer les teneurs plasmatiques en LDL-cholestérol. Cette réduction est le résultat d'une diminution de l'absorption intestinale de cholestérol et d'une altération des enzymes impliquées dans son métabolisme (Kris-Etherton et al., 2002).

Les tocophérols sont des antioxydants importants. L' α -tocophérol est considéré comme la forme majeure de vitamine E mais en réalité cette vitamine existe également sous la forme de β -, γ - et δ - tocophérols ainsi que de 4 tocotriénols (α , β , γ , et δ). Les teneurs en tocophérols sont reprises dans le Tableau 10 (Jiang et al., 2001).

Le squalène est un hydrocarbure hautement insaturé, ce qui lui confère des propriétés antioxydantes (Nyam et al., 2009). Les teneurs en squalène des graines de *Amaranthus spp.* et *A. cruentus* sont reprises dans le Tableau 10. A titre de comparaison, l'huile d'olive, une des huiles végétales avec les plus hautes teneurs en squalène, en contient 0,2 à 0,5% (León-Camacho et al., 2001).

Tableau 10 : Teneurs en certains composés antioxydants de *Amaranthus spp.* et *Amaranthus cruentus*.

Composé antioxydant	<i>Amaranthus spp.</i>	<i>A. cruentus</i>
Polyphénols totaux	0,212 ± 0,023 mg éq ac. gallique/g MS (Alvarez-Jubete et al., 2010)	99,8 – 130,4 ± 4,3 mg éq ac. tannique/g MS (Yawadio Nsimba et al., 2008) 335 ± 23,9 mg/kg de fraction lipidique (Czaplicki et al., 2011)
Phytostérols totaux	2616 ± 188 mg/100g de fraction lipidique (Czaplicki et al., 2011)	2460,0 mg/ 100g de fraction lipidique (León-Camacho et al., 2001)
Tocophérols (mg/ kg de fraction lipidique)	(Czaplicki et al., 2011)	(León-Camacho et al., 2001)
α-tocophérol	234 ± 20,8	248
β-tocophérol	191 ± 18,3	546
γ-tocophérol	102 ± 8,83	/
δ-tocophérol	90,9 ± 8,38	8
Squalène	(Caselato-Sousa et Amaya-Farfán, 2012; He et al., 2002)	(He et al., 2002; Venskutonis et Kraujalis, 2013)
% de la fraction lipidique	2,4 – 8,0	2,26 – 5,67
% de la MS	~ 0,5	~ 0,43

Les fibres alimentaires présentes dans les graines d'amarante peuvent également être qualifiées de composés bioactifs (cfr 4.5.1.E ci-dessus). En effet, les fibres permettent le maintien d'un bon équilibre de la microfaune intestinale et la diminution de l'indice glycémique des aliments (Quirós-Sauceda et al., 2014).

Les graines d'amarante, de par leurs teneurs en composés actifs énoncés ci-dessus, ont des effets bénéfiques sur la santé du consommateur et peuvent donc être qualifiées comme étant un « aliment fonctionnel ». Plusieurs études se sont intéressées à cet attribut. Premièrement,

certaines indiquent que les graines d'amarante joueraient un rôle dans la prévention de maladies cardiovasculaires et de cancers. Ces caractéristiques pourraient principalement être attribuées à la présence de nombreux composés antioxydants comme les polyphénols, la vitamine C, la vitamine E, les caroténoïdes, etc. dans celles-ci (Achigan-Dako et al., 2014; Martirosyan et al., 2007). Deuxièmement, des propriétés hypocholestérolémiantes sont également attribuées aux graines d'amarante. Celles-ci seraient conférées principalement par leur teneurs en fibres et en squalène (Achigan-Dako et al., 2014; Alvarez-Jubete et al., 2010; Venskutonis et Kraujalis, 2013). Enfin, une diminution de la glycémie et une augmentation de la sécrétion d'insuline ont pu être observées chez des rats diabétiques, ce qui suggère donc que les graines d'amarante pourraient prévenir l'hyperglycémie et les complications suite au diabète. Les mécanismes d'action ne sont cependant pas encore connus (Alvarez-Jubete et al., 2010; Caselato-Sousa et Amaya-Farfán, 2012).

4.5.2. Feuilles

La composition nutritionnelle des feuilles de *Amaranthus cruentus* est reprise dans le Tableau 11. Les teneurs en sucres solubles et en amidon ne sont pas recensées dans la littérature.

Tableau 11 : Composition nutritionnelle des feuilles de *Amaranthus cruentus* (Fasuyi, 2007; Fasuyi et Akindahunsi, 2009)

	<i>A. cruentus</i> (% de MS)
Cendres	19,3
Protéines	23,0
Sucres solubles	/
Amidon	/
Fibres	8,8
Lipides	5,4

A. Minéraux

Les teneurs en minéraux des feuilles de *A. cruentus* sont présentées dans le Tableau 12. D'importantes différences, même de plusieurs ordres de grandeur, sont observables selon les sources.

Tableau 12 : Composition en éléments minéraux des feuilles de *Amaranthus cruentus*.

Unité	Source	Ca	Mg	Zn	Na	K	P	Fe
(g/kg MS)	I.	2,0	2,5	0,9	7,1	4,8	0,9	1,1
(mg/100g MF)	II.	305	/	0,7	/	/	/	3,8
(mg/kg MS)	III.	30,28	26,25	0,08	11,49	209,70	/	33,53
(mg/g MF)	IV.	20,26	/	/	/	39,76	/	0,297

Sources : I. (Fasuyi, 2007) ; II. (Achigan-Dako et al., 2014) ; III. (Musa et Oladiran, 2011) ; IV. (Wouyou et al., 2017b)

B. Protéines

La teneur en protéines des feuilles de *A. cruentus* est de 3,5 % du poids frais selon Gamel et al. (2004), de 3,2 % selon Achigan-Dako et al. (2014) ou de 2,3 % selon Fasuyi (2007). Le profil en acides aminés essentiels de celles-ci est détaillé dans le Tableau 13. L'indice chimique des protéines des feuilles de *Amaranthus cruentus* est donc de 37, la lysine étant ici l'acide aminé le plus limitant.

Tableau 13 : Profil en acides aminés essentiels des feuilles de *Amaranthus cruentus* et rapports entre la teneur de chaque acide aminé dans les protéines de *Amaranthus cruentus* et celle dans la protéine de référence (Fasuyi, 2006)

Acide aminé essentiel	Teneur (g/100g de protéines)	$\frac{\text{Teneur } A. \text{ cruentus}}{\text{Teneur protéine de référence}} (\%)$
Thr	3,15	126
Cys + Met	4,41	192
Val	5,23	131
Ile	4,81	160
Leu	8,47	139
Tyr + Phe	10,82	264
Trp	2,36	356
His	2,11	132
Lys	1,79	37

C. Vitamines

Les teneurs en acide ascorbique et en β -carotènes des feuilles de *Amaranthus cruentus* sont reprises dans le Tableau 14. Les larges gammes de concentrations provenant de Musa et Oladiran (2011) s'expliquent notamment par l'impact que la position de la feuille sur la plante peut avoir sur celles-ci.

Tableau 14 : Teneurs en vitamines des feuilles de *Amaranthus cruentus* (Musa et Oladiran, 2011)

Vitamine		Teneur dans les feuilles de <i>A. cruentus</i> \pm SD		
		(Wouyou et al., 2017b) [$\mu\text{g/g}$ MF]	(Musa et Oladiran, 2011) [$\mu\text{g/g}$ MF]	(Tang et al., 2014) [$\mu\text{g/g}$ MS]
Acide ascorbique	Vitamine C	6,4 \pm 0,1	681,8 \pm 94,2 – 916,4 \pm 103,7	/
β-carotène	Provitamine A	0,190 \pm 0,014	64,6 \pm 1,0 – 87,0 \pm 1,6	/
Thiamine	Vitamine B1	0,244 \pm 0,014	/	/
Riboflavine	Vitamine B2	3,725 \pm 0,001	/	/
Niacine	Vitamine B3	2,053 \pm 0,022	/	/
α-tocophérol	Vitamine E	/	/	45,10 \pm 0,63 – 57,11 \pm 1,05

D. Polyphénols, bétalaïnes et activité antioxydante totale

Les teneurs en polyphénols, tannins, flavonoïdes et flavonols totaux dans différents extraits (EHA : hydroacétonique, EM : méthanolique, EA : aqueux) réalisés à partir de feuilles de *A. cruentus* sont recensées dans le Tableau 15.

Tableau 15 : Teneurs moyennes en polyphénols, tannins, flavonoïdes et flavonols totaux et écarts-types dans différents extraits (EHA, EM, EA) de feuilles de *Amaranthus cruentus* (Nana et al., 2012).

	EHA	EM	EA
Polyphénols totaux \pm SD mg GAE/ 100 mg MF	10,18 \pm 10,60	7,55 \pm 1,18	8,40 \pm 2,69
Tannins totaux \pm SD mg TAE/ 100 mg MF	7,17 \pm 1,26	8,83 \pm 1,76	8,50 \pm 0,50
Flavonoïdes totaux \pm SD mg QE/ 100 mg MF	5,83 \pm 0,27	2,90 \pm 0,25	0,37 \pm 0,04
Flavonols totaux \pm SD mg QE/ 100 mg MF	1,20 \pm 0,07	0,56 \pm 0,02	0,21 \pm 0,02

La présence de bétalaïnes (pigments ayant une activité antioxydante présents dans de nombreux végétaux appartenant à l'ordre des Caryophyllales) dans les feuilles de *A. cruentus* a également été rapportée par Nana et al. (2012). Les bétalaïnes se scindent en deux catégories : les bétaxanthines et les bétacyanines. Les premières se trouvent dans les feuilles de *A. cruentus* à une teneur de 19,34 mg d'équivalents indicaxanthine/ 100 g MS et les secondes à 40,42 mg d'équivalent amaranthine/ 100 g MS.

E. Facteurs antinutritionnels

Le Tableau 16 recense les teneurs en certains facteurs antinutritionnels dans les feuilles de *Amaranthus cruentus* recensées dans la littérature.

Tableau 16 : Teneurs en acide phytique, oxalate et cyanure des feuilles de *Amaranthus cruentus*.

Référence	(Venskutonis et Kraujalis, 2013)	(Fasuyi, 2007)
Acide phytique (mg/100 g MS)	/	580,0
Oxalate (g/ 100 g MS)	4,4 – 5,27	0,620
Cyanure (mg/100 g MS)	22,3 – 43,5	47,3

F. Aliment fonctionnel

Les feuilles de *A. cruentus* constituent potentiellement une bonne source d'antioxydants, de par leur teneur en polyphénols, vitamines (acide ascorbique, α -tocophérol et β -caroténoïdes) et en bétalaïnes. La consommation de ces antioxydants par l'ingestion de feuilles de *Amaranthus cruentus* est corrélée avec une diminution des risques de maladies cardiovasculaires et des risques de développement de cancers (Nana et al., 2012; Tang et al., 2014).

Objectifs

Le présent travail s'inscrit dans le cadre d'une collaboration entre l'Université Catholique de Louvain (Laboratoire GRPV – Institut ELI) et l'Université Abomey Calavi du Bénin. L'objectif de celle-ci est l'étude de l'intérêt nutritionnel potentiel de l'amarante feuille (*Amaranthus cruentus*) dans l'exploitation de sols présentant un niveau modéré de salinité. Plus spécifiquement, une étude conduite en conditions contrôlées sur deux variétés distinctes (*Locale* et *Red Sudan*) a pour objectif de tirer au clair les problématiques suivantes.

Premièrement, l'étude réalisée devrait permettre de mettre en évidence les impacts de la salinité du sol sur la production de biomasse et l'activité photosynthétique de *A. cruentus*. Une attention particulière sera donnée à la biomasse foliaire, étant donné que c'est à ce niveau que se trouve son intérêt nutritionnel.

Deuxièmement, la présente étude vise à investiguer les propriétés nutritionnelles de *A. cruentus*, notamment au niveau de ses nutriments essentiels (protéines, glucides, lipides, minéraux et vitamines) mais également au niveau des éventuels composés bioactifs que cette espèce renferme (antioxydants, fibres, etc.).

Enfin, ce travail cherche à mettre en évidence les éventuels impacts des deux facteurs considérés sur la valeur nutritive du produit. D'une part, les propriétés nutritionnelles des deux variétés étudiées ainsi que leur comportement face à la salinité sont-ils identiques ? D'autre part, puisque *A. cruentus* est produite pour ses feuilles, notamment sur des sols salins, il est important de mettre en évidence les modifications que ce stress peut engendrer sur leur composition nutritionnelle.

Matériel et méthodes

1. Expérience réalisée

L'expérience réalisée dans le cadre de ce travail a porté sur 2 variétés de *A. cruentus* : *Locale* et *Red Sudan*, qui seront, dans la suite de ce travail, respectivement désignées par variété « verte » et variété « rouge ». L'expérience a été conduite en serre et s'est étendue sur une période de 53 jours, de manière à ce que la récolte ait lieu juste avant que les amarantes atteignent leur stade d'épiaison.

2. Germination et démariage

Les graines des deux variétés d'*Amaranthus cruentus* ont été mises en germination simultanément, dans des contenants séparés. Celles-ci ont été réparties dans chacune 120 portions de tubes en PVC d'un diamètre de 2 cm sur une longueur d'environ 7cm, à raison d'une dizaine de graines par tube. Le substrat utilisé s'est constitué d'un tiers de sable mêlé à 2 tiers de terreau. La germination s'est effectuée en serre en bénéficiant d'un arrosage à l'eau de pluie tous les deux ou trois jours apporté par pulvérisation. Quatre jours après le semis, un taux de levée important a été observé et un démariage pour ne garder que deux plantules par tube a été effectué.

3. Repiquage

Dix-sept jours après le semis, les plantules ont été transférées sur des plaques en frigolites perforées de huit trous dans lesquels elles sont maintenues au niveau du collet à l'aide d'ouate hydrofuge. Celles-ci ont été disposées à la surface de bacs en PVC de 10 litres de solution nutritive Yoshida modifiée. Sa composition est détaillée dans le Tableau 17. Les 24 bacs, 12 par variété, ont été disposés en alternant ceux contenant la variété verte et ceux contenant la variété rouge, de manière à éviter l'effet d'un éventuel gradient des conditions physiques sur les paramètres biochimiques ou sur la croissance des plantules. Les solutions nutritives ont été renouvelées toutes les semaines et demi.

Tableau 17 : Composition en éléments minéraux de la solution Yoshida modifiée utilisée

Composé	Concentration finale (mg/L)
Macro	
NH ₄ NO ₃	114,25
NaH ₂ PO ₄ .2H ₂ O	50,37
K ₂ SO ₄	89,25
CaCl ₂ .2H ₂ O	110,75
MgSO ₄ .7H ₂ O	405,00
Micro	
MnSO ₄ .H ₂ O	1,93
Na ₂ MoO ₄ .2H ₂ O	0,03
H ₃ BO ₃	3,58
ZnSO ₄ .7H ₂ O	0,28
CuSO ₄ .5H ₂ O	0,10
Fer	
Fe-EDTA	15,70

4. Application du stress salin

Après 18 jours d'acclimatation en solution hydroponique, le stress salin est appliqué par dissolution de différentes quantités de NaCl dans les solutions nutritives. Trois différents traitements ont été appliqués à chacune des deux variétés, ceux-ci sont repris dans le Tableau 18.

Tableau 18 : Traitements appliqués aux plantes

Traitement	Concentration en NaCl (mM)	Nombre de bacs par variété
Témoin	0	3
Faible	30	3
Moyen	60	3
Fort	90	3

5. Mesure des échanges gazeux

La mesure de la photosynthèse nette (assimilation de CO₂) et de transpiration instantanée ont été réalisées entre 14h et 16h, sur la troisième feuille entièrement déployée (numérotation basipède). Un système IRGA a été utilisé à cette fin (LCA 2 8.7 ADC, Hertshire, UK). Les échanges gazeux sont mesurés sur 8 plantes par traitement à l'aide d'une cuvette PLC(N) Parkinson durant 1 minute (à raison de 20 mesures min⁻¹) avec un flux d'air de 300 ml.min⁻¹. L'intensité lumineuse au niveau de la cuvette (PPFD) à la surface de la feuille est de 500 µmol

$\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. La température et l'humidité relative sont fixées à 25 ± 2 °C et $70 \pm 5\%$, respectivement. La transpiration instantanée est estimée selon von Caemmerer et Farquhar (1981). L'efficacité d'utilisation de l'eau peut être déterminée comme suit :

$$\text{Efficacité d'utilisation de l'eau } [\mu\text{mol}_{\text{CO}_2}.\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}] = \frac{\text{Photosynthèse nette}}{\text{Transpiration instantanée}}$$

6. Mesure des paramètres de croissance et récolte

Seize jours après l'application du stress salin, les premiers signes d'épiaison sont apparus. Des paramètres de croissance ont alors été mesurés sur deux plantes par bac choisies aléatoirement : le nombre de feuilles, la longueur de la partie végétative et la longueur de la racine. L'ensemble des plantes a ensuite été récolté et les racines ont été rincées avec de l'eau déminéralisée durant 30 secondes puis épongées avec du papier Tork. Les plantes d'une même variété ayant été soumises à un même traitement ont été mises en commun, mis à part deux d'entre elles qui seront utilisées pour la mesure de la teneur en eau. Les racines, les tiges et les feuilles ont été séparées et broyées dans un mortier avec de l'azote liquide jusqu'à obtention d'une poudre homogène. Cette matière fraîche a ensuite été stockée à -80°C .

7. Mesure de la teneur en eau

Deux plantes par traitement et par variété ont été sélectionnées aléatoirement et chacune a été séparée en trois parties : les racines, la tige et les feuilles. Chaque organe a été pesé individuellement afin d'obtenir les valeurs de poids frais (PF). Un passage à l'étuve à 70°C pendant 72h a ensuite permis d'éliminer toute l'eau et d'obtenir de la matière sèche. Une deuxième pesée permet alors d'obtenir les poids secs (PS) des différents organes. La teneur en eau a été calculée comme suit :

$$\text{Teneur en eau (\%)} = \frac{\text{PF}-\text{PS}}{\text{PF}} * 100$$

8. Dosage des éléments minéraux (Na, K, Ca, Mg, Fe, Zn, Cu, Mn, P, B)

Les éléments minéraux sont dosés dans les feuilles, sur 3 répliques biologiques par traitement pour chaque variété : 50 à 100 mg de matière sèche sont pesés précisément dans une fiole jaugée de 10mL. Quatre mL d'acide nitrique concentré (35%) sont ensuite ajoutés et les fioles sont placées sur un bain de sable à température moyenne jusqu'à dissolution complète de la matière organique. La température est alors augmentée progressivement pour permettre l'évaporation complète de l'acide nitrique. Les résidus minéraux sont resolubilisés dans 2 mL d'eau régale, à température moyenne sur le bain de sable. Les jaugés sont ensuite mis à refroidir et le volume est porté à 10 mL avec de l'eau déminéralisée. La solution est alors filtrée avec un papier filtre Whatman et récupérée dans un falcon. Les éléments minéraux ont été dosés par spectrométrie plasma à couplage inductif (type MPX; Varian). Les teneurs sont données en ppm et sont ensuite converties en mg/ kg de matière sèche.

9. Dosage des sucres solubles totaux (Yemm et Willis, 1954)

Les teneurs en sucres totaux sont mesurées dans les feuilles, sur 3 répliques biologiques par traitement pour chaque variété.

Quatre mL d'éthanol 70% sont ajoutés à 200 mg de matière fraîche broyées avec de l'azote liquide. La solution est mise sur glace durant 5 minutes avant d'être centrifugée à 8000 rpm, à 4°C, pendant 10 minutes. D'une part, le surnageant est prélevé et filtré à l'aide d'un papier filtre Whatman. D'autre part, toujours sur glace, le culot est redissout à l'aide du vortex dans 2 mL d'éthanol 70%. Après 5 minutes, la solution est à nouveau centrifugée à 8000 rpm, à 4°C, pendant 10 minutes. Le surnageant est prélevé, filtré et combiné au surnageant précédent. Les mêmes étapes sont répétées une deuxième fois sur le culot. Le volume de l'extrait est alors porté à 7mL avec de l'éthanol 70%.

Le dosage des sucres totaux est effectué par colorimétrie par réaction entre de l'anthrone et les sucres présents dans les extraits des échantillons en référence à une droite d'étalonnage réalisée à partir de solutions standards à différentes concentrations de glucose dans de l'éthanol 70%. La gamme s'étend de 0 à 500 mg de glucose/ L. Un mL d'anthrone est ajouté à 200 mL des extraits ou des solutions standards. Les solutions sont ensuite mises à incuber à 100°C au bain marie durant 10 minutes. La réaction est stoppée par la mise sur glace des tubes. L'absorbance est mesurée au spectrophotomètre à 625 nm. Les résultats sont exprimés en mg d'équivalent glucose/ mg de MF, en référence à une courbe d'étalonnage ayant un coefficient de corrélation de 0,9978.

10. Dosage des protéines solubles totales (Bradford, 1976)

Les protéines solubles totales sont dosées dans les feuilles, sur 3 répliques biologiques par traitement pour chaque variété en se basant sur la méthode de Bradford.

Une courbe d'étalonnage est réalisée à partir de solutions standards à différentes concentrations de Bovine Serum Albumin (BSA) dans du tampon phosphate 100mM pH 7,4. La gamme s'étend de 0 à 500 mg de BSA/ L.

500 mL de tampon phosphate sont ajoutés à 50 mg de matière fraîche broyée avec de l'azote liquide. En ayant été préalablement vortexé, les échantillons sont centrifugés 15 minutes à 4°C à une vitesse de 12 000 g.

25 µL de surnageant des extraits d'échantillons ou des solutions standards sont prélevés et mélangés avec 1,25 mL de réactif « Bio-rad protein assay » (dilué 5 fois) contenant du bleu de Coomassie. L'absorbance est lue au spectrophotomètre à 595 nm.

Les résultats sont exprimés en mg de protéines/ 100 g de MF, en référence à une courbe d'étalonnage ayant un coefficient de corrélation de 0,9946.

11. Détermination du profil en acides aminés (AOAC Official Method 994.12 ; Dufour et Bodart, 1986 ; Mota, 2016 ; Meussen et al., 2014 ; Çevikkalp, 2016)

Le profil en acides aminés est déterminé dans les feuilles. Deux procédures sont réalisées en parallèle pour chacun des 2 réplicas biologiques par traitement et par variété. Pour chacune des 2 procédures, un tube dans lequel l'échantillon a été remplacé par du BSA sert de contrôle.

Des droites de calibration sont réalisées pour chaque acide aminés à partir d'une solution contenant ceux-ci dissouts dans de l'HCl 0,1M. La gamme s'étend de 10µM à 100µM.

D'une part, la première procédure, nommée procédure A, consiste en une hydrolyse acide des liaisons peptidiques par ajout de 1,5 mL d'une solution de phénol (0,1%)-HCl 6M à 300 mg de matière fraîche. Les échantillons sont laissés à incuber à 110°C pendant 18 heures. Le volume est ensuite porté à 10 mL par ajout d'eau distillée. Cette méthode permet le dosage de tous les acides aminés sauf la méthionine et la cystéine qui nécessitent une étape d'oxydation et le tryptophane qui est détruit lors de l'hydrolyse acide. L'asparagine et la glutamine seront transformées respectivement en acide aspartique et en acide glutamique.

D'autre part, dans la procédure B, l'hydrolyse acide comme décrite ci-dessus est précédée d'une oxydation par ajout de 0.5 mL d'une solution d'acide performique (5 mg de cristaux de phénol dans 0,5 mL d'H₂O₂ 33% et 4,5 mL d'acide formique 88%) aux 300 mg de matière fraîche broyée. Cette oxydation est en effet nécessaire pour doser la méthionine et la cystéine qui seront alors respectivement transformées en méthionine sulfone et en acide cystéique. Les échantillons sont laissés à incuber durant 18h dans un bain de glace. La réaction est arrêtée par ajout de 0,084 g de métabisulfite. Les étapes de la procédure A sont ensuite également appliquées ici. Cette procédure ne permet pas non plus le dosage du tryptophane.

100 µL de chacune des solutions des procédures A et B sont transférés dans une fiole HPLC ainsi que 100 µL de tampon borate 0,1 M pH 10,4 et 800 µL d'eau déminéralisée. Une double dérivatisation est réalisée pré-colonne via l'injecteur automatique (Agilent 1200 series). Une première dérivatisation à l'aide d'une solution de 2-mercaptoéthanol (4%) et d'orthophthaldialdéhyde (25 mg OPA dissout dans 0,5 ml de méthanol, porté à 5 ml avec un tampon borate 0,1 M pH 10,4) permet de visualiser la majorité des acides aminés excepté les acides aminés cycliques (proline et hydroxyproline) qui nécessitent une deuxième dérivatisation à l'aide d'une solution de Fmoc (0,25 % dans l'acétonitrile). Les échantillons injectés sont séparés sur une colonne Zorbax Eclipse plus 3,5 µm, 150 × 2,1 mm (Agilent), à 40°C à l'aide de 2 phases mobiles (Eluant A : Tampon phosphate 40 mM à pH 8,4 / Eluant B : acétonitrile/méthanol/ eau (45:45:10 v/v/v)). La séparation est effectuée à un débit de 0,42mL/min. Le gradient de départ reste à 0 % de B pendant 0,5 min, puis monte progressivement à 57 % de B en 25 min et maintient ce pourcentage pendant 5 min. La colonne est ensuite lavée à 100% B et rééquilibrée à 0 % B. Les acides aminés dérivatisés à

Matériel et méthodes

l'OPA sont détectés en fluorimétrie à une longueur d'onde d'excitation de 350 nm et une longueur d'onde d'émission de 450 nm, tandis que les acides aminés dérivatisés à l'aide de Fmoc sont détectés en fluorimétrie à 260 nm (excitation) et 325 nm (émission).

12. Dosage de la teneur en polyphénols et flavonoïdes totaux (Singleton et Rossi, 1965 ; Dewanto et al., 2002)

Les teneurs en polyphénols et flavonoïdes sont dosées dans les feuilles, sur 3 réplicas biologiques par traitement pour chaque variété.

L'extrait méthanolique est préparé à partir de 300 mg de matière fraîche broyée auxquels 2 mL de méthanol 80% sont ajoutés. Le mélange est centrifugé à 10000 *g* à 4°C pendant 10 minutes et le surnageant est transféré dans un tube Eppendorf.

D'une part, pour le dosage des polyphénols, une droite d'étalonnage est réalisée à partir de standards à différentes concentrations d'acide gallique dilué dans du méthanol 80%. La gamme s'étend de 0 à 200 µg d'acide gallique/ mL. 250 µL des solutions standards et 250 µL des extraits méthanoliques sont mélangés avec 1,58 mL d'eau distillée et 100 µL du réactif de Folin-Ciocalteu. La solution est laissée à incuber 6 minutes à température ambiante à l'abri de la lumière avant d'ajouter 300 µL de carbonate de sodium à 2%. Après un temps d'incubation de 2h à température ambiante et à l'abri de la lumière, l'absorbance est mesurée au spectromètre à 765 nm.

Les teneurs en polyphénols sont exprimées en mg d'équivalent d'acide gallique/ g de MF par référence à la courbe étalon établie dans les mêmes conditions que les échantillons avec de l'acide gallique, ayant un coefficient de corrélation de 0,9964.

D'autre part, le dosage des flavonoïdes est effectué en référence à une courbe d'étalonnage réalisée à partir de solutions à différentes concentrations de (+) – catéchine diluée dans du méthanol 80%. La gamme s'étend de 0 à 200 µg de (+) – catéchine/ mL. 1,58 mL d'eau déminéralisée est ajouté à 250 mL des extraits méthanoliques pour les échantillons, d'une part, et des solutions méthanoliques de (+) – catéchine pour les standards, d'autre part. 75 µL de NaNO₂ à 5% sont ajoutés à chacun des tubes avant d'agiter et de laisser incuber 6 minutes à température ambiante. Ensuite, 150 mL d'AlCl₃ à 10% sont ajoutés avant une nouvelle incubation des tubes de 5 minutes. Un ajout de 500 µL de NaOH 1M est effectué, les tubes sont agités au vortex et le volume est enfin ajusté à 2,5 mL avec de l'eau distillée. L'absorbance est mesurée à 510 nm.

Les teneurs en flavonoïdes exprimées en mg d'équivalent de (+) – catéchine/ g de MF par référence à la courbe étalon établie dans les mêmes conditions que les échantillons avec de la (+) – catéchine, ayant un coefficient de corrélation de 0,9966.

13. Dosage des anthocyanes totales (Mancinelli, 1984)

La teneur en anthocyanes totales est dosée dans les feuilles sur 3 répliques biologiques par traitement, pour chacune des variétés.

Deux mL de méthanol acidifié (HCl 1% dans du méthanol) sont ajoutés à 50 mg de matière fraîche ayant été broyées avec de l'azote liquide. Après avoir été bien vortexée, la solution est placée à l'obscurité à 4°C pendant 4h. Ce temps d'incubation doit s'effectuer à l'abri de la lumière pour éviter la dégradation des chlorophylles dont les produits peuvent interférer avec l'absorption des anthocyanes à 530 nm. L'extrait est récupéré en éliminant le culot suite à une centrifugation à 10 000 g pendant 30 minutes à 4°C. L'absorbance est ensuite mesurée à deux longueurs d'onde. D'une part, le pic d'absorption des anthocyanes se situe à 530 nm ($A_{530 \text{ nm}}$). Cette mesure fournit donc une estimation de la teneur en anthocyanes totaux. D'autre part, une deuxième mesure d'absorbance est effectuée à 657 nm ($A_{657 \text{ nm}}$) pour tenir compte des interférences dues aux résidus de chlorophylle à la première longueur d'onde. L'absorbance des anthocyanes totaux est donc estimée par la formule suivante :

$$A_{\text{anthocyanes}} = A_{530 \text{ nm}} - (0,25 * A_{657 \text{ nm}})$$

La teneur totale en anthocyanes est exprimée en mg d'équivalents en cyanidine-3-glucoside par gramme de poids frais selon la formule suivante :

$$\text{Teneur en anthocyanes totaux} = (A_{\text{anthocyanes}} * MW_{\text{cyanidin-3-glucoside}} * D) / (\epsilon * PF)$$

Où

$MW_{\text{cyanidin-3-glucoside}}$: Poids moléculaire de la cyanidin-3-glucoside (449,2 g/mol)

ϵ : Coefficient d'extinction molaire de la cyanidin-3-glucoside (26 900 L/mol/cm) (Wrolstad, 1976)

D : Facteur de dilution

14. Dosage de l'ascorbate (Kampkenkel, 1995 ; Masato, 1980)

L'activité antioxydante totale est dosée dans les feuilles, sur 3 répliques biologiques par traitement pour chaque variété.

0,250 g de matière fraîche est broyé dans de l'azote liquide auquel 4 mL de TCA 5% sont ajoutés. La solution est laissée 15 minutes à reposer sur glace avant d'être centrifugée pendant 5 minutes à 10 000 g à 4°C. Le surnageant est récupéré sur glace.

Des solutions standards sont préparées à partir d'une solution stock à 1M d'acide L-ascorbique dans du TCA 5%. La gamme s'étend de 0 à 1mM d'ascorbate.

Matériel et méthodes

L'ascorbate est présent sous 2 formes dans les échantillons : l'ascorbate oxydé (l'acide déhydroascorbique, DAsA) et l'ascorbate réduit (AsA). La méthode utilisée ici permet de réaliser un dosage en deux phases.

D'une part, la première série de tubes permet le dosage de l'AsA. 0,2 mL de l'extrait ou de la solution standard est prélevé et 0,4 mL de tampon phosphate 0,2M pH 7,4 y est ajouté. Ensuite, 0,4 mL d'eau distillée, 1 mL de TCA 10%, 0,8 mL d' H_3PO_4 42,5% et 0,8 mL de dipyridyl 2% sont successivement ajoutés. Enfin, 0,4 mL de FeCl_3 est ajouté tout en vortexant durant 6 secondes pour éviter la formation d'un précipité.

D'autre part, la deuxième série de tubes permet le dosage de l'ascorbate total ($\text{AsA}_{\text{tot}} = \text{AsA} + \text{DAsA}$). 0,2 mL de l'extrait ou de la solution standard est prélevé et 0,4 mL de tampon phosphate 0,2M pH 7,4 y est ajouté. Le DAsA est réduit en AsA par ajout de 0,2 mL de dithiothreitol (DTT) 10 mM. La solution est laissée à incuber pendant 5 minutes à température ambiante. La réaction est ensuite arrêtée par ajout de 0,2 mL de N-ethylmaleimide (NEM) 0,5% et un temps d'incubation de 1 minute à température ambiante. Ensuite, 1 mL de TCA 10%, 0,8 mL d' H_3PO_4 42,5% et 0,8 mL de dipyridyl 2% sont successivement ajoutés. Enfin, 0,4 mL de FeCl_3 est ajouté tout en vortexant durant 6 secondes pour éviter la formation d'un précipité.

Tous les tubes des deux séries sont mis à incuber dans un bain marie à 37°C pendant 60 minutes. L'AsA réduit le Fe^{3+} en Fe^{2+} et ce dernier forme alors un complexe avec le dipyridyl. C'est ce complexe qui donne une couleur rouge à la solution. Les absorbances des solutions standards et des échantillons sont lues au spectrophotomètre à 525 nm.

Les teneurs en ascorbate réduit et en ascorbate oxydé des échantillons sont exprimées en μM par référence à des droites d'étalonnage ayant respectivement des coefficients de corrélation de 0,9997 et de 0,9974. Les teneurs en DAsA peuvent ensuite être déduites comme suit :

$$\text{DAsA} = \text{AsA}_{\text{tot}} - \text{AsA}$$

Le rapport AsA/DAsA peut également être calculé, ce dernier étant un bon indicateur du degré de stress subit par la plante.

15. Dosage des tocophérols (Bligh et Dyer, 1959)

Les tocophérols (α , β , γ et δ) sont dosés par HPLC dans les feuilles, sur 2 répliques biologiques par traitement pour chaque variété.

La fraction lipidique du matériel des feuilles de *A. cruentus* est extraite selon la méthode de Bligh et Dyer (1959). 800 μL d'eau déminéralisée et 2 mL de méthanol (MeOH) sont ajoutés à 0,5 g de MS. Après une sonication de 10 minutes, 1 mL de chloroforme (CHCl_3) est ajouté aux échantillons. L'échantillon est à nouveau sonicé durant 10 minutes et, après ajout de 1 mL de

CHCl₃, celui-ci est vortexé durant 30 secondes. 1 mL d'eau distillée (contenant 0,8% NaCl) est ajouté et l'échantillon est à nouveau vortexé 30 secondes (le mélange est alors dans des proportions CHCl₃ :MeOH :H₂O de 2 :2 :1,8). Trois gouttes d'éthanol absolu sont ajoutées pour améliorer la séparation des deux phases, par centrifugation à 9000 *g* durant 3 minutes. La phase inférieure est prélevée, filtrée à l'aide d'un filtre placé dans une pipette pasteur et transférée dans un nouveau tube. L'échantillon est alors séché à l'air comprimé pour récupérer la phase lipidique. Le culot est nettoyé deux fois avec 1 mL de CHCl₃. Une seconde extraction a été réalisée selon le protocole décrit ci-dessus sur 2 des échantillons afin de s'assurer que tous les tocophérols ont bien été extraits par la première.

Les tocophérols sont séparés via une élution isocratique par HPLC. Le solvant utilisé est de l'heptane + 2% THF, à un débit de 1,8 mL/ minute, sur une colonne Phenomenex Luna 3µm Silica (2) 100A, 250x4.6mm (Réf : 000G-4162-E0). La colonne est thermostatée à 35°C et les échantillons à 15°C. Le volume d'injection de chaque échantillon est de 50 µL. Les teneurs en tocophérols sont exprimées µg/ g de MS.

16. Dosage du glutathion (Cereser, 2001)

Le glutathion total (GSH + GSSG) et le glutathion sous forme réduite (GSH) sont dosés par HPLC dans les feuilles, sur 3 répliques biologiques par traitement pour chaque variété.

Deux séries de tubes sont manipulées en parallèle. La première sert au dosage du glutathion total et la deuxième au dosage du glutathion sous forme réduite uniquement. La préparation des échantillons se fait sur glace. D'une part, pour la détermination des teneurs en glutathion total, 500 µL de tampon Tris 0,1M pH 8,5 et 1 mL de dithiothréitol (DTT) 25 mM sont ajoutés à 200 mg de MF broyée avec de l'azote liquide. Le DTT est un agent réducteur fort et permet donc la réduction du glutathion oxydé. Les solutions sont laissées à incuber 30 minutes et 8 mL d'acide métaphosphorique (MPA) 6% sont ensuite ajoutés. Le MPA acidifie le milieu de manière à inactiver les enzymes susceptibles de dégrader le glutathion. Après mélange au vortex, 1 mL de l'extrait est transféré dans un nouveau tube et celui-ci est centrifugé 7 minutes à 10 000 *g* à 4°C. D'autre part, pour la détermination des teneurs en glutathion sous forme réduite, 4 mL de MPA 6% sont ajoutés aux 200 mg de MF broyée avec de l'azote liquide. Après mélange au vortex, 1 mL de l'extrait est transféré dans un nouveau tube et celui-ci est centrifugé 7 minutes à 10 000 *g* à 4°C.

Des solutions standards de glutathion sont préparées, s'étendant de 0 à 50 µM de glutathion dans 1 mL d'une solution contenant 600 µL de HCl 0,01M et 400 µL de MPA 6%.

L'analyse des échantillons par HPLC nécessite préalablement une étape de dérivation : 100 µL des échantillons sont prélevés et placés dans une fiole HPLC auxquels 100 µL d'une solution de dérivation à l'o-phthalaldéhyde (OPA) sont additionnés. Les solutions sont laissées 5 minutes à réagir à température ambiante avant d'ajouter 800 µL de phosphate de sodium 500

Matériel et méthodes

mM à pH 7. Les extraits sont filtrés sur microfiltres de 0.45 μm (Chromafil PES-45/15, Macherey-Nagel) avant injection et les dérivés OPA sont séparés sur une colonne HPLC en phase inverse avec un gradient d'acétonitrile-acétate de sodium et détecté par fluorimétrie. Le système utilise une HPLC Shimadzu (s-Hertogenbosch, The Netherlands) équipé d'une colonne Nucleodur C18 Pyramid column (125 x 4.6 mm diameter interne; 5 μm taille de particule) (Macherey-Nagel, Düren, Germany). Un gradient d'acétonitrile dans 50 mM d'acétate de sodium est utilisé à pH 6.2 à 30 °C à un débit de 0.7 mL.min⁻¹. La détection fluorimétrique se fait grâce à un détecteur à fluorescence Shimadzu RF-20A à 420 nm après une excitation à 340 nm. Le GSH est quantifié en référence à une courbe de calibration comprenant 9 points pour des concentrations allant de 0,0625 à 50 μM . La validité de la calibration est vérifiée toutes les 10 injections.

17. Dosage de l'activité antioxydante totale (Thaipong et al., 2006 ; Brand-Williams et al., 1995 ; Escudero, 2009)

L'activité antioxydante totale est dosée dans les feuilles, en 3 répliques biologiques par traitement pour chaque variété par un test au DPPH. Cette méthode de dosage permet d'évaluer la capacité des antioxydants endogènes à neutraliser les radicaux libres.

10 mL de méthanol sont ajoutés à 1 g de matériel frais ayant été broyé dans de l'azote liquide. Le mélange est homogénéisé et est ensuite gardé à 4°C pendant 12h. Les tubes sont centrifugés à 10 000 g pendant 20 minutes à 4°C. Le surnageant est alors séparé du culot. D'une part, l'extrait méthanolique obtenu contient la fraction hydrophile de l'activité antioxydante et peut être stocké à -20°C en attendant le dosage. D'autre part, le culot est redissout dans 10 mL de dichlorométhane et est homogénéisé. L'homogénat est gardé à 4°C pendant 12h avant d'être centrifugé à 10 000 g pendant 20 minutes à 4°C. Le surnageant, l'extrait dichlorométhanolique, contient la fraction hydrophobe de l'activité antioxydante. Celui-ci peut également être stocké à -20°C en attendant le dosage.

Une droite d'étalonnage est préparée à partir de solutions standards de différentes concentrations de Trolox dans du méthanol. La gamme s'étend de 0 à 400 μmol de Trolox/L de méthanol.

Une solution de DPPH est préparée dans du méthanol de manière à ce que son absorbance soit de 1,1 +/- 0,02 à 515 nm. 2850 μL de cette solution sont ajoutés à 150 μL , d'une part, des solutions standards et, d'autre part, des extraits méthanoliques et dichlorométhanoliques. Le temps de réaction avec le DPPH est de 24h, dans l'obscurité et à température ambiante. Une décoloration proportionnelle à l'activité antioxydante totale est alors observée par réduction des radicaux DPPH⁺, ces derniers présentant une couleur bleue. L'absorbance est mesurée à 515 nm.

L'activité antioxydante totale est exprimée en μM d'équivalent Trolox/ g de MF par référence à la courbe étalon établie dans les mêmes conditions que les échantillons avec du Trolox, ayant un coefficient de corrélation de 0,9629.

18. Dosage de l'acide salicylique (Verberne et al., 2002)

L'acide salicylique est dosé dans les feuilles, sur 3 répliques biologiques par traitement pour chaque variété.

200 mg de matière fraîche sont broyés avec de l'azote liquide, auxquels sont ajoutés 1 mL de méthanol 90%. Après une sonication de 5 minutes, les échantillons sont centrifugés. Le surnageant est isolé et le culot est resuspendu dans 1 mL de méthanol. Les étapes précédentes sont ensuite répétées 2 fois et les surnageants sont combinés. 10 μL d'hydroxyde de sodium sont ajoutés à ces derniers afin de transformer l'acide salicylique en salicylate de sodium et d'ainsi éviter la sublimation de celui-ci dans la suite de la manipulation. Les tubes contenant les surnageants sont ensuite séchés à l'air comprimé. Les résidus sont resuspendus dans 250 μL de TCA 5% auxquels sont ajoutés 800 μL de acétate:cyclohexane (1:1, v/v). D'une part, la phase organique est prélevée et conservée dans un nouveau tube. Cette dernière étape est répétée une deuxième fois et les phases organiques sont combinées. D'autre part, 300 μL d'une solution d'HCl 8M sont ajoutés aux tubes contenant la phase aqueuse et ceux-ci sont mis à incuber à 80°C durant une heure. Cette hydrolyse acide permet la libération de l'acide salicylique de son dérivé glucosidé (acide salicylique 2-O- β -D-glucoside). L'acide salicylique peut ensuite être extrait de la même manière que décrit plus haut et les phases organiques obtenues sont combinées aux précédentes avant d'être séchées à l'air comprimé. Le résidu est redissout dans 500 μL d'acétonitrile et 500 μL d'eau. Les échantillons sont ensuite transférés dans des fioles HPLC.

Des solutions standards sont préparées à partir d'une solution stock de 1 mM d'acide salicylique dissout dans une solution H₂O:acétonitrile (50:50). La gamme s'étend de 0 à 10 μM .

La courbe étalon est établie par passage des solutions standards dans l'HPLC. La colonne utilisée est de type Inertsil ODS-3 ; 250 x 3 mm avec des particules de 3 μm . La phase mobile est constituée d'un gradient eau/acétonitrile allant de 10 à 100% d'acétonitrile et l'élution se fait à 30 °C avec un débit de 1.0 mL.min⁻¹. Le coefficient de corrélation de la courbe d'étalonnage est de 0,9981. L'acide salicylique, dont le temps de rétention est d'environ 15 minutes, peut ensuite être dosé dans les échantillons en référence à la gamme.

19. Dosage de la proline libre (Bates et al., 1973)

La proline libre est dosée dans les feuilles, sur 3 répliques biologiques par traitement pour chaque variété, par une méthode colorimétrique. La méthode de Bates et al. (1973) permet le dosage simultané de plusieurs acides aminés libres, ces derniers interférant donc avec le

Matériel et méthodes

dosage d'intérêt, celui de la proline. Cependant, les teneurs reportées des acides aminés en question dans les plantes stressées sont extrêmement basses en comparaison aux niveaux d'accumulation que la proline libre peut atteindre (jusqu'à 100 fois les valeurs observées dans les plantes témoins). Ces interférences sont, dès lors, considérées comme négligeables dans le cas de cette mesure caractéristique aux plantes soumises à des stress hydriques.

Pour la préparation des extraits, 10 mL d'acide sulfosalicylique 3% sont ajoutés à 100 à 200 mg de MF préalablement broyée dans de l'azote liquide. L'homogénat est incubé à 70°C au bain-marie durant 30 minutes avant d'être filtré avec un papier Whatman.

Une droite d'étalonnage est réalisée à partir de solutions standards à différentes concentrations de proline diluée dans de l'acide sulfosalicylique 3%. La gamme s'étend de 0 à 40 μmol de proline/L.

2 mL d'une solution de ninhydrine acide (préparée par ajout de 1,25 g de ninhydrine à 30 mL d'acide acétique concentré et 20 mL de H_3PO_4 6M) ainsi que 2 mL d'acide acétique concentré sont ajoutés à 2 mL de filtrat ou de solution standard. Les solutions sont laissées à incuber une heure à 90°C, la ninhydrine réagit alors avec les acides aminés libres pour donner une coloration bleu-violette. La réaction est ensuite arrêtée dans la glace. 2mL de toluène sont ensuite ajouté aux échantillons qui sont alors fortement vortexés pendant 10 secondes afin d'extraire le chromophore. La phase colorée est prélevée et son absorbance est lue au spectromètre à 520 nm dans une cuvette en Quartz.

Les résultats sont exprimés en μmol de proline/ 100 mg de MF, en référence à une courbe d'étalonnage ayant un coefficient de corrélation de 0,956.

20. Dosage des composés d'ammonium quaternaires (Grieve et Grattan, 1983)

Les composés d'ammonium quaternaires sont dosés dans les feuilles, sur 3 répliques biologiques par traitement pour chaque variété. Les extraits sont préparés par ajout de 10 mL d'eau déminéralisée à 0,25 g de matière sèche broyée et agitation des tubes durant 24h. Les échantillons sont ensuite filtrés à l'aide de papier Whatman. Des solutions standards sont préparées à partir de glycine bêtaïne en utilisant de l' H_2SO_4 0,5M comme solvant. La gamme s'étend de 0 à 250 $\mu\text{g}/\text{mL}$.

Deux séries de tubes sont faites en parallèle. La première a comme finalité le dosage des composés d'ammonium quaternaires totaux et la deuxième permet celui de la choline. 0,25 mL de l'extrait est transféré dans un tube Eppendorf de 2 mL, auquel est ajouté 0,25 mL d' H_2SO_4 1M à la première série de tubes et la même quantité de K_3PO_4 0,2M à pH 6,8 à la deuxième. Les solutions sont laissées une heure dans la glace avant d'ajouter 0,2 mL de KI-I_2 à tous les tubes et de les mélanger au vortex. Après une incubation de 16h à 0-4°C, les tubes sont centrifugés à 10 000 rpm pendant 15 minutes à 0°C. Le surnageant est écarté et le résidu

est séché complètement à l'air comprimé. Le complexe acide est redissout par ajout de 1,5 mL de 1,2-dichloroéthane puis mélange au vortex. Les tubes sont mis à 0-4°C pendant au moins une heure. La phase liquide est transférée dans un nouveau falcon et l'étape précédente est répétée 2 fois supplémentaires afin que tous les cristaux soient dissous. Les standards et les échantillons sont alors lus au spectrophotomètre à 365 nm. Les teneurs en composés d'ammonium quaternaires sont exprimées μg d'équivalent glycine bêtaïne/ g de MS en référence à la droite d'étalonnage, cette dernière ayant un coefficient de corrélation de 0,991.

21. Traitement statistique des données

Le traitement statistique des données est réalisé à l'aide du logiciel R. Les moyennes obtenues pour chacun des traitements sont comparées par une analyse de la variance (ANOVA) à deux facteurs fixes croisés (2 variétés x 4 concentrations en NaCl dans la solution nutritive). L'objectif est de comparer l'effet éventuel de ces 2 facteurs indépendamment sur la variable étudiée mais également l'effet de l'interaction entre ceux-ci. En cas d'effet(s) significatif(s), des tests post-hoc (par exemple le test de Tukey) peuvent être réalisés pour identifier les groupes qui diffèrent. Les deux hypothèses sous-jacentes au modèle ANOVA sont, d'une part, la normalité des résidus et, d'autre part, l'homoscédasticité des résidus. Ces deux hypothèses doivent être vérifiées. Si la normalité n'est pas respectée, des transformations des données (logarithme, racine carrée) peuvent être effectuées pour tenter de normaliser les données. Si ce n'est pas possible ou si l'homoscédasticité n'est pas respectée, des tests non-paramétriques peuvent être utilisés.

Résultats

Pour rappel, 2 variétés d'*Amaranthus cruentus* ont été cultivées dans des solutions nutritives contenant 4 concentrations en NaCl différentes. Ces 2 variétés sont la *Red Sudan* et la *Locale* qui, dans cette partie, sont respectivement nommées variété rouge et variété verte, en raison de la pigmentation de leurs feuilles. Les plantes témoins sont désignées par S0 tandis que S30, S60 et S90 sont respectivement assignés aux plantes ayant été soumises à des stress salins de 30, 60 et 90 mM de NaCl. Les conductivités électriques associées à chacun des traitements salins sont également reprises dans le Tableau 19.

Tableau 19 : Notations et dénominations assignées aux différents traitements ainsi que les conductivités électriques correspondantes.

Témoin	0 mM NaCl	S0	0 dS/m
Stress salin faible	30 mM NaCl	S30	4,82 dS/m
Stress salin moyen	60 mM NaCl	S60	7,57 dS/m
Stress salin élevé	90 mM NaCl	S90	11,70 dS/m

1. Paramètres de croissance

1.1. Poids sec

1.1.1. Feuilles

Ni l'effet du traitement ($p=0,1002$), ni de la variété ($p=0,88$) sur le poids sec des feuilles n'est significatif. Le poids sec foliaire a néanmoins tendance à augmenter très légèrement à une concentration en NaCl dans la solution nutritive de 30 mM pour les deux variétés par rapport à celui mesuré pour les plantes témoins. Cette tendance est également observable à 60 mM de NaCl pour la variété rouge. A un stress salin élevé, à l'inverse, ce paramètre semble être inférieur aux valeurs observées pour les autres traitements, dans le cas des deux variétés (Figure 9). Le Tableau 20 reprend les rapports entre les poids secs foliaires de chaque traitement salin et celui des plantes témoins, ce qui illustre les différences relatives entre ceux-ci.

Résultats

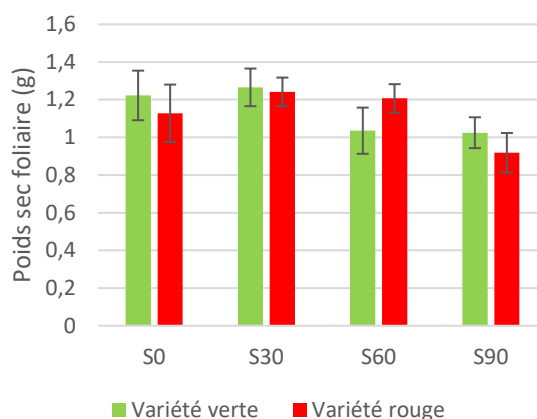


Figure 9 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 ou 90 mM NaCl) et de la variété (rouge ou verte) sur le poids sec des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=6) sont représentées.

Tableau 20 : Rapports des moyennes de poids secs des feuilles des plantes soumises aux traitements salins (30, 60 ou 90 mM NaCl) sur la moyenne des poids secs foliaires des plantes témoins, pour les variétés verte et rouge de *Amaranthus cruentus* après 16 jours de stress salin.

Variété	S30 / S0	S60 / S0	S90 / S0
Verte	1,035	0,847	0,838
Rouge	1,101	1,070	0,814

1.1.2. Tiges

Selon l'ANOVA 2, le traitement a un effet significatif sur le poids sec des tiges de *A. cruentus* ($p=0,0007$). Le facteur variété a un effet significatif également ($p=0,033$). Cependant, le test de Tukey sur les données des deux variétés confondues ainsi que des ANOVA 1 sur les variétés verte et rouge, indépendamment l'une de l'autre, révèlent que le stress salin n'a pas d'effet significatif sur le poids sec caulinaire. Ainsi, les moyennes et erreurs standards de ceux-ci pour chacune des deux variétés, tous traitements confondus, sont reprises dans le Tableau 21.

Tableau 21 : Moyennes et erreurs standards (n=6) des poids secs caulinaires des variétés verte et rouge de *Amaranthus cruentus*

Variété	Poids sec \pm SE (g)
Verte	0,431 \pm 0,026
Rouge	0,623 \pm 0,045

1.1.3. Racines

Le poids sec du système racinaire de *A. cruentus* n'est significativement impacté ni par les variétés considérées ($p=0,0875$) ni par les traitements salins ayant été appliqués aux plantes étudiées ($p=0,0894$). Celui-ci est en moyenne de $0,184 \pm 0,019$ g. Cependant des tendances se

dégagent (Figure 10). Les systèmes racinaires des variétés verte et rouge semblent équivalents chez les plantes témoins et, pour les 2 variétés, leur poids sec augmente à 30 et à 60 mM de NaCl. Cette augmentation est cependant clairement plus prononcée dans le cas de la variété verte que de la rouge. De plus, à un stress salin élevé, les poids secs racinaires des deux variétés semblent négativement impactés par rapport aux plantes témoins et aux autres traitements salins.

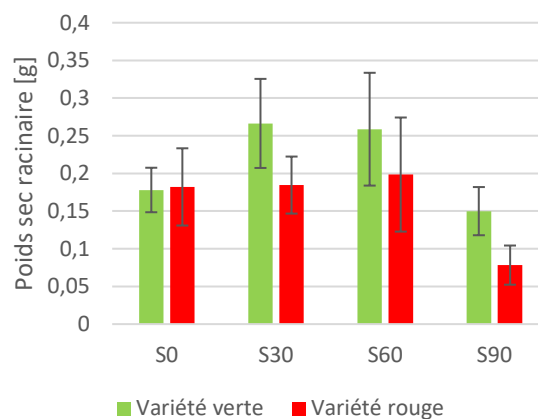


Figure 10 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 ou 90 mM NaCl) et de la variété (rouge ou verte) sur le poids sec des racines de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=6) sont représentées.

1.1.4. Rapport partie racinaire/ partie aérienne

Ni le traitement salin ($p=0,2394$), ni la variété ($p=0,1979$) n'ont d'effet significatif sur le rapport du poids sec de la racinaire de *A. cruentus* sur le poids sec de sa partie aérienne. Néanmoins, une tendance à la diminution de ce paramètre est observable avec l'augmentation du stress salin appliqué aux plantes pour la variété rouge. Dans le cas de la variété verte, la tendance est inversée et le rapport semble augmenter avec l'intensité du stress salin jusqu'au traitement S60 puis, au traitement S90, revient environ au niveau observé pour les témoins (Figure 11).

Résultats

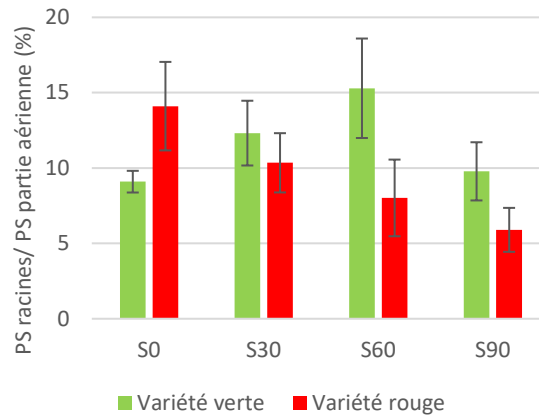


Figure 11 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 ou 90 mM NaCl) et de la variété (rouge ou verte) sur le rapport du poids sec des racines sur celui de la partie aérienne de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=6) sont représentées.

1.2. Hauteur

La variété n'a pas d'effet significatif sur la hauteur des parties aériennes des amarantes ($p=0,0783$). Le traitement salin a quant à lui un effet fortement significatif sur ce paramètre ($p<0,0001$). Les plantes ayant été soumises à un faible stress salin sont significativement plus hautes que les plantes témoins et les plantes ayant subi des stress salins moyen ou élevé. A l'inverse, à un stress salin élevé, les amarantes étudiées sont significativement plus petites que les plantes témoins et que celles cultivées à 30 mM de NaCl (Figure 12).

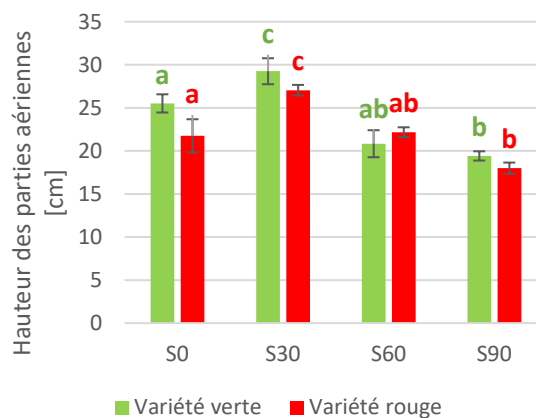


Figure 12: Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 ou 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la hauteur moyenne des parties aériennes de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=6) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

1.3. Nombre de feuilles

Un effet significatif du traitement ($p=0,001$) est constaté sur le nombre de feuilles des amarantes. Celui-ci est en effet inversement corrélé à la concentration en NaCl de la solution nutritive utilisée pour la culture des plantes. Le facteur variété n'a quant à lui pas d'effet significatif sur le nombre de feuilles ($p=0,504$), bien que ce dernier semble être en moyenne légèrement plus important chez les plantes de la variété verte que chez celles de la variété rouge (Figure 13).

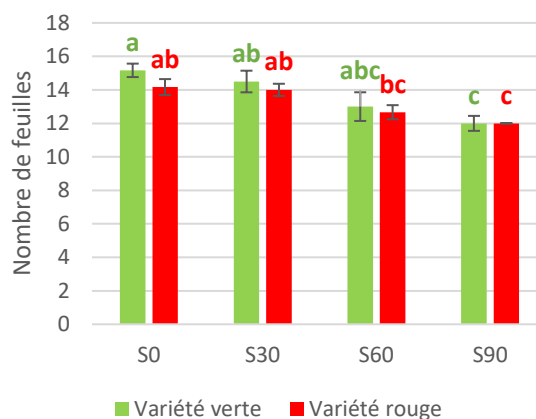


Figure 13 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 ou 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur le nombre de feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards ($n=6$) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes (ANOVA par permutation et comparaisons par paires) ($\alpha=0,05$).

1.4. Teneur en eau

Selon l'ANOVA 2, le traitement salin a un effet significatif sur la teneur en eau des feuilles ($p=0,048$), tandis que le facteur variété n'en a pas ($p=0,1592$). Cependant, le test post-hoc de Tukey ne met en évidence aucune différence entre les moyennes comparées. La teneur en eau moyenne des feuilles de *A. cruentus*, tous traitements et variétés confondus, est de $83,28 \pm 0,37$ %.

2. Echanges gazeux

2.1. Photosynthèse nette

Ni le facteur traitement ($p=0,0793$) ni le facteur variété ($p=0,2218$) n'ont d'effet significatif sur la photosynthèse nette de *A. cruentus*. En revanche, l'interaction entre ces 2 facteurs impacte significativement le paramètre physiologique considéré ($p=0,0086$). Au sein de la variété verte, les plantes soumises à un stress salin moyen présentent une photosynthèse nette significativement plus faible que les témoins. Les autres traitements ne sont pas significativement différents entre eux. Dans le cas de la variété rouge, la photosynthèse nette des plantes témoins semble être inférieure à celles des plantes soumises à un stress salin, pour

Résultats

lesquelles ce paramètre tend à diminuer avec l'intensité du stress. Cependant ces tendances au sein de la variété rouge ne sont pas significatives (Figure 14).

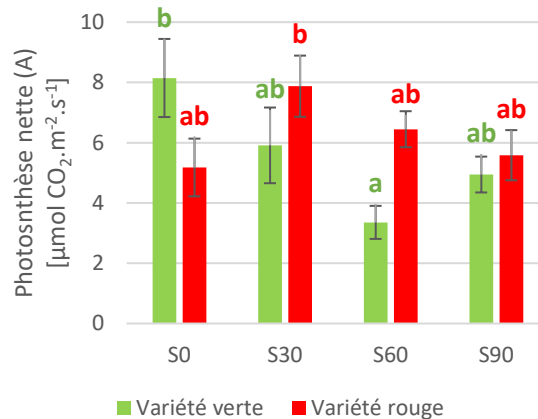


Figure 14 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 ou 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la photosynthèse nette *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=8) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

2.2. Transpiration instantanée

Le traitement salin a un effet significatif sur la transpiration instantanée de *A. cruentus* ($p<0,0001$). L'effet de la variété est également significatif ($p=0,0009$). Dans le cas de la variété rouge, la transpiration ne semble pas varier entre les plantes témoins et celles soumises au traitement S30 et, ensuite, celle-ci a tendance à être inversement proportionnelle à l'intensité du stress salin appliqué aux plantes. Dans le cas de la variété verte, la transpiration des plantes soumises au traitement S30 est significativement plus élevée que celle des plantes témoins ainsi que des plantes soumises aux traitements S60 et S90. Entre les traitements salins faible, moyen et élevé, la même tendance que celle décrite pour la variété rouge se dégage (Figure 15).

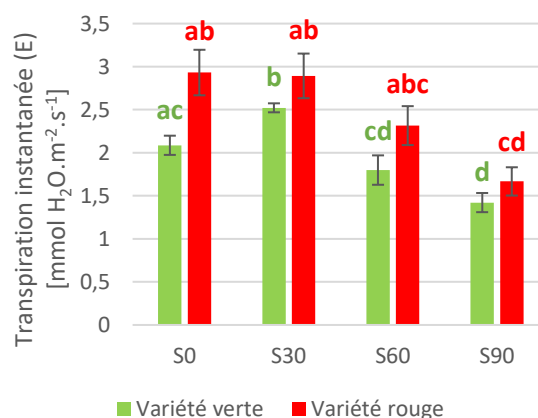


Figure 15 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 ou 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la transpiration instantanée de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=8) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes (ANOVA par permutation et comparaisons par paires) ($\alpha=0,05$).

2.3. Efficacité d'utilisation de l'eau

Le traitement ($p=0,0932$) et la variété ($p=0,4440$) n'ont pas d'effet significatif sur l'efficacité de l'utilisation d'eau de *A. cruentus*. En revanche, l'effet de l'interaction de ces deux facteurs est significatif ($p=0,0015$). Ce paramètre semble globalement augmenter avec l'intensité du stress salin subi, excepté pour les plantes témoins et celles soumises au traitement S30 de la variété verte (Figure 16).

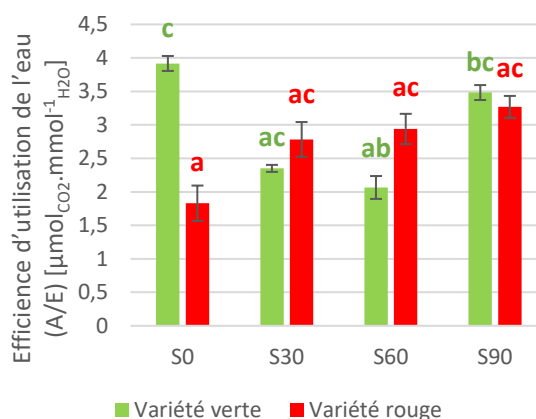


Figure 16 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 ou 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur l'efficacité d'utilisation de l'eau de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards ($n=8$) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

2.4. Conductance stomatique

Le traitement salin a un effet fortement significatif sur la conductance stomatique de *A. cruentus* ($p<0,0001$). Les valeurs de conductance stomatique ont en effet fortement tendance à diminuer avec l'augmentation de l'intensité du stress salin subi par les plantes (Figure 17). L'effet de la variété n'est en revanche pas significatif ($p=0,0709$).

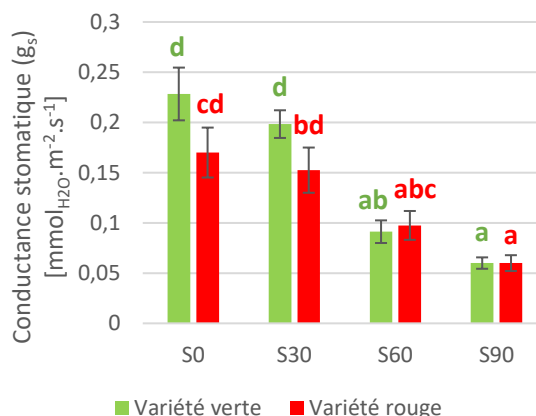


Figure 17 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 ou 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la conductance stomatique de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards ($n=8$) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

Résultats

3. Teneur en éléments minéraux

3.1. Teneur en sodium

Le traitement appliqué aux plantes a un effet significatif sur la teneur en sodium des feuilles de *A. cruentus* ($p < 0,0001$). Pour la variété verte, ce paramètre est significativement différent entre les plantes témoins et celles ayant subi n'importe quel stress salin. Pour la variété rouge, les différences entre la moyenne des témoins et celles des stress salins moyen et élevé sont significatives. D'une manière générale, la teneur foliaire en sodium semble, malgré des erreurs standards importantes, avoir fortement tendance à augmenter avec la concentration en NaCl dans la solution nutritive. En revanche, la variété n'exerce pas d'effet significatif sur ce paramètre ($p = 0,6616$) (Tableau 22).

Tableau 22 : Teneurs foliaires moyennes en sodium de *Amaranthus cruentus* et les erreurs standards associées ($n=3$) pour les différents traitements (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) pour chacune des variétés, verte et rouge, après 16 jours de stress salin. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes, selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

Traitement	Teneur en Na [mg/kg MS] \pm SE			
	Variété verte		Variété rouge	
S0	141,0 \pm 23,3	a	170,5 \pm 31,1	ab
S30	2850,4 \pm 853,8	cd	1500,1 \pm 426,2	bc
S60	6876,6 \pm 2457,3	d	3895,2 \pm 1026,9	cd
S90	18666,9 \pm 13132,7	cd	14478,0 \pm 6877,5	cd

3.2. Teneur en potassium

L'effet du traitement sur la teneur foliaire en potassium est globalement significatif ($p = 0,0036$). Les teneurs en K ont en effet tendance à être plus importantes chez les plantes soumises à un faible stress salin que chez les plantes témoins ou les plantes ayant subi un autre traitement. L'effet de la variété est lui aussi significatif ($p = 0,0072$), les teneurs foliaires en potassium étant globalement plus élevées dans les plantes de la variété verte que dans celles de la variété rouge. L'effet de l'interaction entre ces 2 facteurs n'est en revanche pas significatif ($p = 0,0798$) (Figure 18).

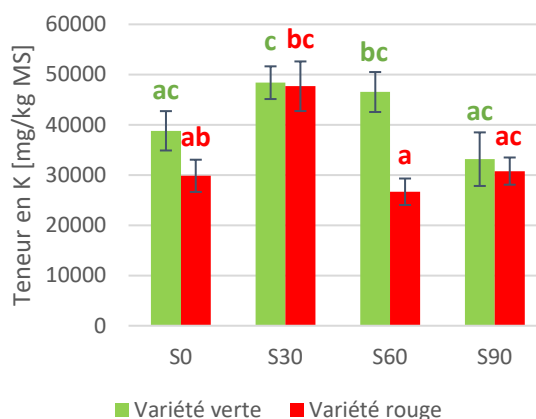


Figure 18 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en potassium des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=3) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

3.3. Rapport K⁺/Na⁺

Le traitement a un effet fortement significatif sur le rapport entre les teneurs foliaires en potassium et en sodium de *A. cruentus* ($p<0,0001$). Les ratios sont significativement plus élevés chez les plantes témoins que chez celles ayant été soumises à un traitement salin (Tableau 23). L'effet de la variété n'est quant à lui pas significatif ($p=0,2929$). L'interaction entre les deux facteurs est en revanche également significative ($p=0,0376$).

Tableau 23 : Rapport entre les teneurs foliaires en potassium et en sodium de *Amaranthus cruentus* et les erreurs standards associées (n=3) pour les différents traitements (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) pour chacune des variétés, verte et rouge, après 16 jours de stress salin. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes, selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

Traitement	Rapport K ⁺ /Na ⁺ ± SE			
	Variété verte		Variété rouge	
S0	275,3 ± 43,9	c	175,1 ± 13,4	c
S30	17,0 ± 8,4	ab	31,8 ± 8,0	b
S60	8,5 ± 3,4	ab	6,8 ± 2,0	ab
S90	3,1 ± 1,9	a	2,1 ± 1,6	a

3.4. Teneur en calcium

L'effet de la variété sur la teneur foliaire en calcium de *A. cruentus* est significatif ($p=0,0234$). En effet, cet élément est significativement plus concentré dans les feuilles de la variété verte que dans celles de la variété rouge. L'effet du facteur « traitement » est également significatif ($p=0,0052$). Globalement, la teneur foliaire en Ca a tendance à diminuer si le stress salin appliqué à la plante est plus important, excepté dans le cas de la variété rouge soumise à un stress élevé (90 mM NaCl) (Figure 19).

Résultats

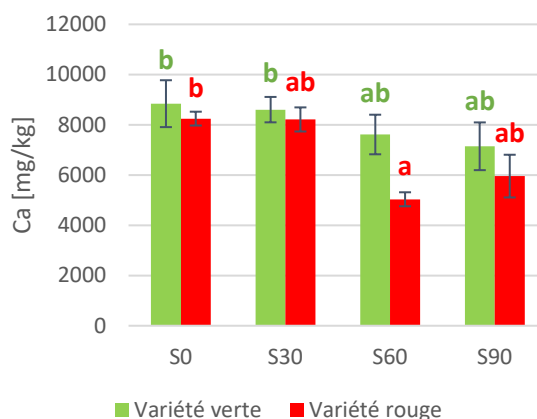


Figure 19 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 ou 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en calcium des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=3) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

3.5. Teneur en cuivre

Aucun des deux facteurs étudiés n'a d'effet significatif sur la teneur foliaire en cuivre de *A. cruentus*, ni le traitement salin ($p=0,8677$) ni la variété ($p=0,6673$). Celle-ci a une valeur moyenne de $10,41 \pm 0,28$ mg/ kg MS.

3.6. Teneur en fer

L'effet global du facteur traitement sur la teneur en fer des feuilles de *A. cruentus* est significatif ($p=0,0142$). Dans l'ensemble, pour une variété donnée, la teneur foliaire en fer est plus faible à un stress salin plus important, excepté dans le cas de la variété verte soumise un traitement de 30 mM de NaCl. Le facteur variété a également un effet global significatif sur ce paramètre, la variété verte présentant des teneurs en Fe plus élevées que la rouge ($p=0,0056$).

En fonction de la variété étudiée et du traitement subi par les plantes, la teneur en Fe dans les feuilles de *A. cruentus* est comprise entre $168,00 \pm 27,18$ (variété verte – faible stress salin) et $75,42 \pm 17,13$ (variété rouge – stress salin élevé) mg/kg de MS (Tableau 24).

Tableau 24 : Teneurs foliaires moyennes en fer de *Amaranthus cruentus* et les erreurs standards associées (n=3) pour les différents traitements (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) pour chacune des variétés, verte et rouge, après 16 jours de stress salin. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes, selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

Traitement	Teneur en Fe [mg/kg MS] \pm SE			
	Variété verte		Variété rouge	
S0	142,16 \pm 13,77	ab	113,21 \pm 4,27	ab
S30	168,00 \pm 27,18	b	107,66 \pm 7,69	ab
S60	131,45 \pm 17,62	ab	89,02 \pm 8,33	a
S90	79,67 \pm 11,06	a	75,42 \pm 17,13	a

3.7. Teneur en magnésium

Le facteur traitement a un effet significatif sur la teneur en magnésium des feuilles de *A. cruentus* ($p=0,0070$). Les teneurs foliaires en Mg des plantes soumises au traitement S90 sont significativement plus élevées que celles des plantes témoins ainsi que de celles soumises au traitement S60. La variété n'exerce, quant à elle, pas d'effet significatif sur la teneur en Mg des feuilles des plantes étudiées ($p=0,3038$) (Figure 20).

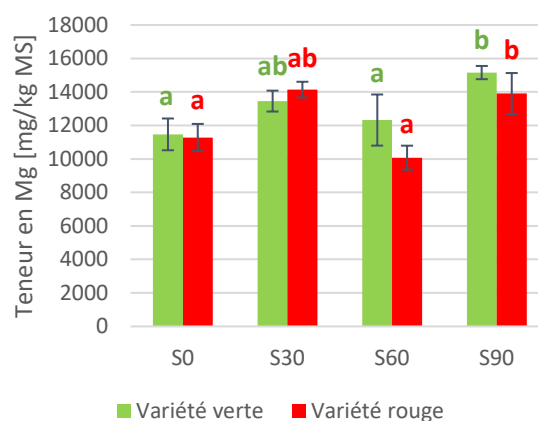


Figure 20 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en magnésium des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards ($n=3$) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

3.8. Teneur en manganèse

Le traitement salin appliqué aux plantes de *A. cruentus* a un effet significatif sur leur teneur foliaire en manganèse ($p=0,0019$). Les valeurs mesurées pour les témoins et le traitement S30, d'une part, sont significativement différentes de celles mesurées pour les traitements S60 et S90, d'autre part. La variété n'exerce, quant à elle, pas d'effet significatif sur la teneur en Mn des feuilles de *A. cruentus* ($p=0,1461$) (Figure 21).

Résultats

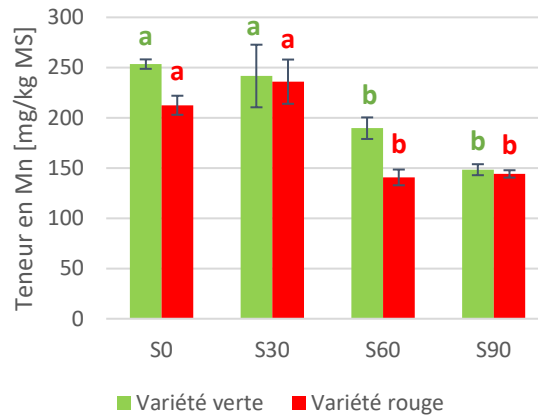


Figure 21 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en manganèse des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=3) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Kruskal-Wallis et comparaisons par paires selon le test de Wilcoxon ($\alpha=0,05$).

3.9. Teneur en phosphore

Le traitement a un effet significatif sur la teneur en phosphore des feuilles de *A. cruentus* ($p=0,0001$). Le traitement S30 augmente en effet significativement la teneur foliaire en P par rapport à celles mesurées dans les plantes témoins et celles ayant été soumises aux traitements S60 et S90. L'effet de la variété n'est, en revanche, pas significatif ($p=0,2120$) tandis que celui de l'interaction entre les facteurs variété et traitement l'est ($p=0,0453$) (Figure 22).

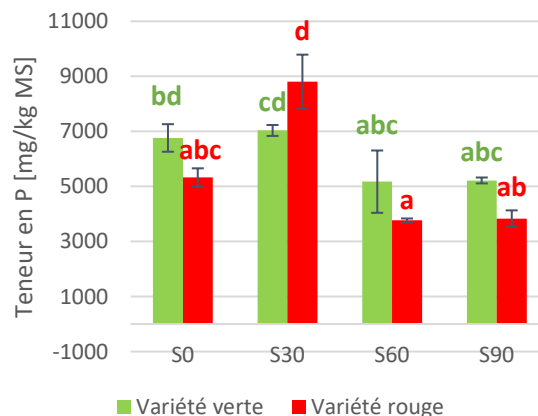


Figure 22 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en phosphore des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=3) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

3.10. Teneur en zinc

Le traitement n'a pas d'effet significatif sur la teneur en zinc des feuilles des plantes étudiées ($p=0,0866$). Le facteur variété de *A. cruentus* a, en revanche, un effet significatif ($p=0,0475$), cet élément minéral est significativement plus concentré dans la variété verte que dans la variété rouge. Cependant, le test post-hoc de Tukey ne montre pas de différence significative entre les moyennes considérées. Une claire tendance se dégage tout de même des résultats obtenus. La teneur foliaire en Zn semble être corrélée négativement à l'intensité du stress salin appliqué aux amarantes étudiées.

En fonction de la variété étudiée et du traitement subi par les plantes, la teneur en Zn dans les feuilles de *A. cruentus* est comprise entre $20,58 \pm 2,90$ (variété rouge – stress salin moyen) et $38,10 \pm 17,75$ (variété rouge – stress salin élevé) mg/ kg de MS (Tableau 25).

Tableau 25 : Teneurs foliaires moyennes en zinc de *Amaranthus cruentus* et les erreurs standards associées ($n=3$) pour les différents traitements (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) pour chacune des variétés, verte et rouge, après 16 jours de stress salin.

	Teneur en Zn [mg/kg MS] \pm SE	
	Variété verte	Variété rouge
Moyennes	30,69 \pm 1,83 a	26,46 \pm 1,74 b
S0	33,01 \pm 2,30	31,27 \pm 3,04
S30	32,22 \pm 1,37	27,72 \pm 2,69
S60	29,94 \pm 6,29	23,43 \pm 0,92
S90	26,06 \pm 3,15	20,38 \pm 1,84

4. Teneur en sucres solubles totaux

Les facteurs traitement ($p<0,0001$) et variété ($p<0,0001$) ont tous les 2 des effets fortement significatifs sur la teneur en sucres solubles totaux des feuilles de *A. cruentus*. D'une part, cette dernière a tendance à être plus faible dans les plantes ayant été soumises à un faible stress salin que dans les plantes témoins et celles ayant été soumises à un stress salin plus important. Dans ces dernières, la teneur en sucres solubles totaux tend d'ailleurs à augmenter avec le stress salin subi. D'autre part, les sucres solubles ont en effet tendance à être plus concentrés dans la variété verte que dans la variété rouge mais la différence entre les deux variétés n'est significative que pour S60 et S90 (Figure 23).

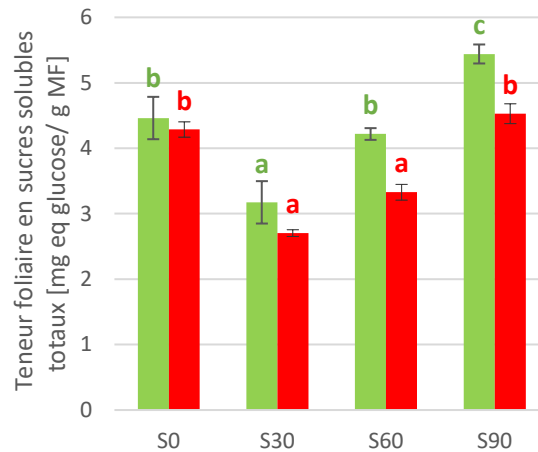


Figure 23 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en sucres solubles totaux des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=3) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

5. Teneur en protéines totales

5.1. Selon la méthode de Bradford

Le traitement salin appliqué aux plantes de *A. cruentus* a un effet significatif sur leurs teneurs foliaires en protéines solubles totales ($p=0,0272$). La variété n'a, quant à elle, pas d'effet significatif sur ce paramètre mesuré ($p=0,5096$). En revanche, l'interaction entre les deux facteurs considérés impacte significativement la teneur en protéines totales des feuilles de *A. cruentus* ($p=0,0310$). L'unique différence significative observée se marque entre la variété rouge soumise au traitement S30 et la verte soumise au traitement S90 (Figure 24). La moyenne totale et erreur standard associée, afin de définir l'ordre de grandeur des teneurs en protéines totales des feuilles de *A. cruentus* déterminées par la méthode de Bradford, sont de $0,337 \pm 0,006$ g de protéines/ 100g de MF.

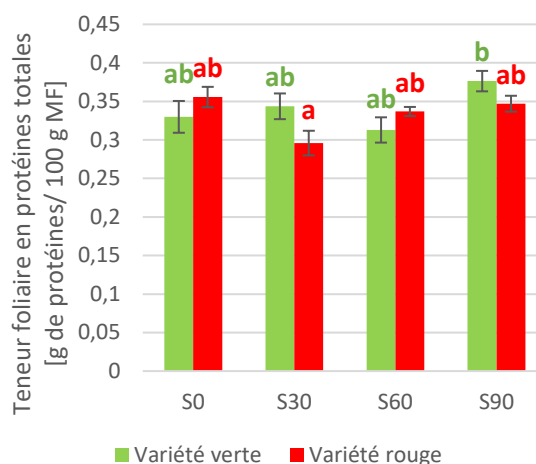


Figure 24 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en protéines totales des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=6) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

5.2. Selon la méthode par HPLC

La teneur totale en protéines des feuilles de *A. cruentus* peut également être approximée par addition des masses de chaque acide aminé dosé par HPLC. Le tryptophane n’ayant pas été dosé, cette méthode sous-estime un peu la teneur en protéines totales mais donne tout de même une indication d’ordre de grandeur. Les teneurs estimées par cette méthode sont reprises dans le Tableau 26 et sont nettement plus importantes que celles mesurées par la méthode de Bradford, de l’ordre d’un facteur 10.

Tableau 26 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en protéines totales des feuilles de *Amaranthus cruentus*.

Teneur foliaire moyenne en protéines totales (g/ 100g MF)				
Variété	S0	S30	S60	S90
Verte	3,818	3,527	3,185	2,688
Rouge	3,569	3,142	3,257	3,408

6. Profil en acides aminés

La Figure 25 reprend un chromatogramme pour chacune des méthodes, A et B, mises en place pour la détermination du profil en acides aminés. Le chromatogramme A issu de la procédure A présente des pics pour tous les acides aminés individuellement excepté pour la thréonine et l’arginine qui ont coélué, la valine et la méthionine qui ont également coélué, la cystéine pour laquelle une oxydation est nécessaire et pour le tryptophane. Le chromatogramme C est également issu de la méthode A, à une autre longueur d’onde, et présente des pics pour la proline et l’hydroxyproline. Le chromatogramme B issu de la procédure B (comportant une étape d’oxydation) présente des pics pour tous les acides aminés individuellement excepté

Résultats

pour la proline, la thréonine et l'arginine d'une part ainsi que l'acide aspartique et l'acide cystéique d'autre part qui ont coélué. La méthionine a été éluée sous forme de méthionine sulfone et la tyrosine, pour laquelle un pic est malgré tout observable, aurait dû être totalement dégradée par l'oxydation. L'oxydation n'a donc probablement, dans ce cas-ci, pas été complète.

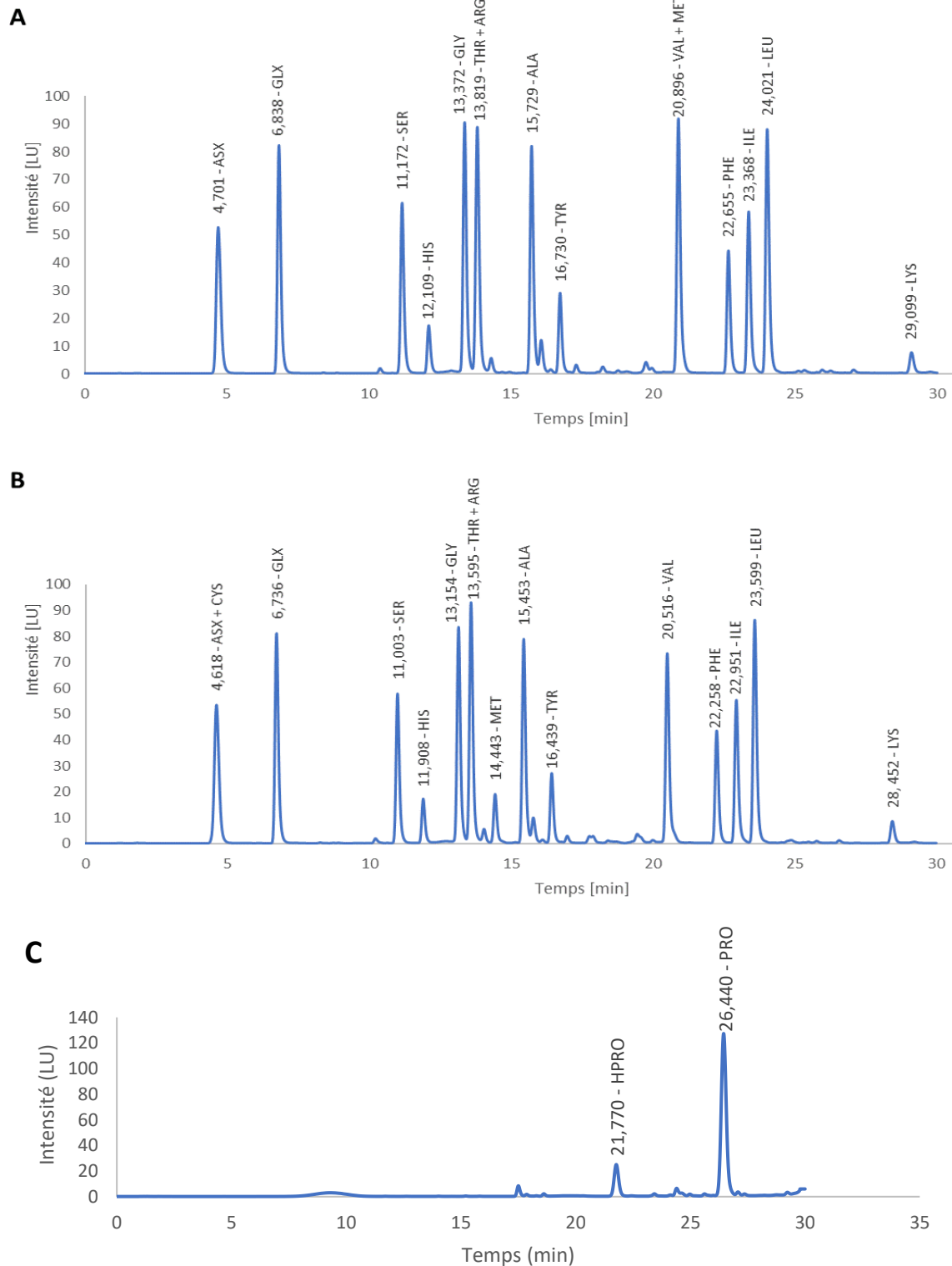


Figure 25 : Chromatogrammes obtenus par les procédures A (A et C) et B (B) pour la détermination du profil en acides aminés des plantes témoins de la variété verte de *Amaranthus cruentus*.

Le profil en acides aminés des feuilles de *A. cruentus*, déterminé à partir des procédures A et B, est repris dans le Tableau 27, à l'exception du tryptophane étant donné que la méthode utilisée ne permet pas son dosage. De plus, la thréonine et l'arginine sont regroupées pour cause de coélution. D'une part, les teneurs en acides aminés ont globalement une légère tendance à diminuer avec l'augmentation du stress salin même si l'effet de la salinité sur les teneurs en acides aminés est rarement significatif. D'autre part, peu de différences se marquent entre le profil en acides aminés de la variété verte et celui de la variété rouge. L'effet du facteur variété n'est significatif que pour la glycine, la sérine, l'alanine et la proline et ces différences se dégagent à chaque fois à la dose de sel la plus élevée (S90).

Tableau 27 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur le profil en acides aminés des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les acides aminés essentiels sont écrits en gras. Les erreurs standards ne sont pas représentées pour des facilités de lecture mais sont reprises en Annexe 2 : Profil en acides aminés de *Amaranthus cruentus*. Pour un acide aminé donné (ou pour le groupe Thr+Arg), les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$). L'absence de lettres indique une non-significativité des traitements.

(mg de aa/ g MF)	S0	S30	S60	S90
Thr + Arg	3,79	3,65	3,29	2,74
	3,46	3,13	3,29	3,44
Cys	1,52	1,06	0,58	0,62
	1,23	0,82	0,79	1,12
Met	0,98	0,84	0,72	0,61
	0,84	0,73	0,75	0,82
Val	2,28	2,01	1,74	1,48
	2,05	1,70	1,74	1,89
Ile	1,65	1,46	1,35	1,12
	1,50	1,30	1,34	1,39
Leu	3,00	2,71	2,51	2,06
	2,77	2,49	2,61	2,66
Tyr	1,30 ab	1,36 b	1,31 b	1,06 a
	1,31 b	1,24 ab	1,22 ab	1,23 ab
Phe	1,95	1,72	1,60	1,28
	1,77	1,57	1,65	1,67
His	0,93 c	0,87 bc	0,77 ab	0,64 a
	0,84 bc	0,73 ab	0,75 ab	0,77 ab
Lys	2,76 c	2,42 bc	2,11 ac	1,58 a
	2,33 bc	1,98 ab	2,09 ac	1,97 ab

Résultats

Asx	2,94 2,97	2,75 2,66	2,71 2,82	2,28 2,79
Glx	5,09 b 5,03 b	5,04 b 4,50 ab	4,52 ab 4,81 ab	3,88 a 4,84 ab
Gly	2,25 b 2,18 b	2,07 b 1,91 ab	1,90 ab 1,97 ab	1,65 a 2,07 b
Ser	1,85 b 1,83 ab	1,88 b 1,68 ab	1,73 ab 1,81 ab	1,57 a 1,88 b
Ala	2,24 b 2,07 b	1,95 ab 1,97 ab	1,83 ab 1,92 ab	1,57 a 2,06 b
Pro	1,55 b 1,50 b	1,50 b 1,31 ab	1,37 ab 1,32 ab	1,17 a 1,54 b
Hyp	0,27 c 0,25 bc	0,24 bc 0,20 ab	0,21 ab 0,18 a	0,20 ab 0,20 ab

7. Teneur en polyphénols totaux

Le traitement salin a un effet significatif sur la teneur foliaire en polyphénols totaux ($p=0,0165$). L'effet de la variété est également significatif ($p=0,0038$), la teneur en polyphénols totaux a en effet tendance à être plus élevée dans les feuilles de la variété rouge que dans celles de la variété verte pour les plantes témoins et celles exposées à une faible salinité. Il n'y a en revanche pas de différences entre les deux variétés pour les plantes exposées à de plus fortes salinités (Figure 26).

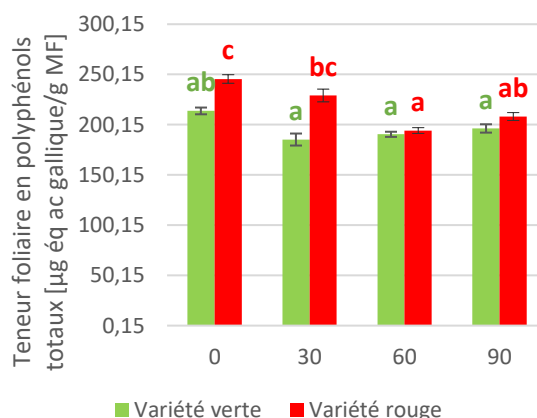


Figure 26 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en polyphénols totaux des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards ($n=3$) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

8. Teneur en flavonoïdes totaux

Le traitement salin appliqué à *A. cruentus* a également un effet significatif sur sa teneur foliaire en flavonoïdes totaux ($p=0,0006$). Globalement, ces composés ont tendance à être plus concentrés dans les feuilles des plantes ayant été soumises à un faible stress salin que dans les témoins. A l'inverse, dès que le stress salin est plus important, celui-ci semble causer une diminution de la teneur foliaire en flavonoïdes par rapport à celle mesurées pour les plantes S0. L'effet de la variété n'est, quant à lui, pas significatif ($p=0,5184$) (Figure 27).

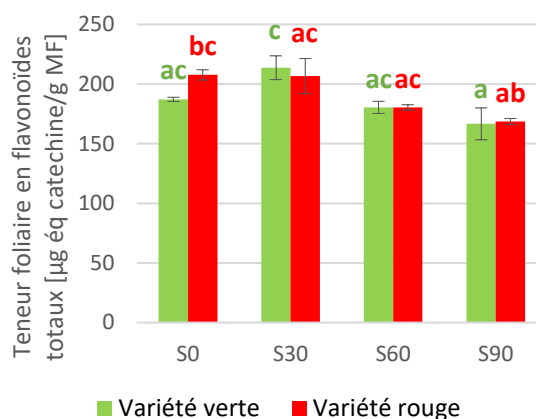


Figure 27 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en flavonoïdes totaux des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards ($n=3$) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

9. Teneur en anthocyanes totales

Selon l'ANOVA 2, le traitement ($p=0,0003$) et la variété ($p<0,0001$) ainsi que l'interaction entre ces deux facteurs ($p<0,0001$) ont un effet significatif sur la teneur foliaire de *A. cruentus* en anthocyanes totales. En effet, concernant l'effet fortement significatif du facteur variété, ce paramètre est significativement plus élevé dans la variété rouge que dans la variété verte. De plus, les anthocyanes totales sont significativement plus concentrées dans les amarantes de la variété rouge soumises à un stress salin élevé que dans tous les autres groupes étudiés. Dans le cas de la variété verte, ce sont à l'inverse les plantes témoins qui possèdent les teneurs en anthocyanes les plus importantes et le stress salin induit une diminution significative de ces teneurs (Figure 28).

Résultats

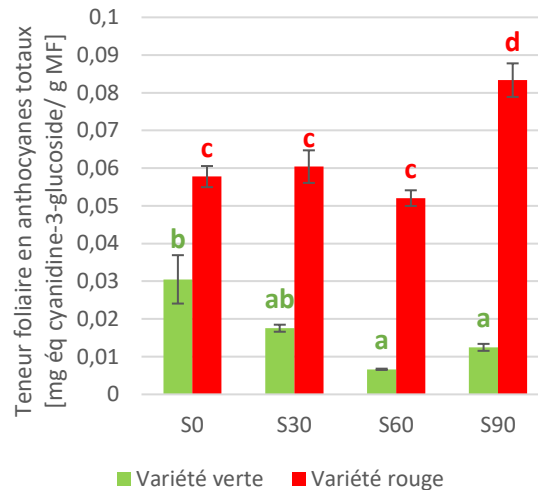


Figure 28 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en anthocyanes totales des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=3) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

10. Teneur en ascorbate

10.1. Teneur en ascorbate réduct

Les facteurs traitement et variété ont tous les deux des effets fortement significatifs sur la teneur en ascorbate réduct (AsA) des feuilles de *A. cruentus* ($p<0,0001$). Celle-ci est supérieure dans la variété rouge que dans la verte pour les plantes témoins et celles exposées à une faible dose de NaCl. L'interaction entre ces deux facteurs impacte également significativement la teneur en acide ascorbique réduct ($p=0,0243$) (Figure 29).

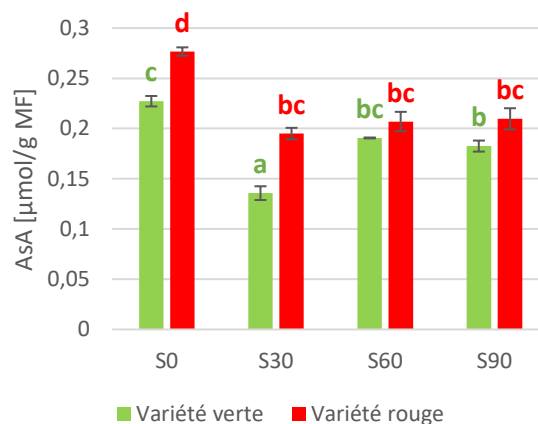


Figure 29 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en ascorbate réduct des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=3) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

10.2. Teneur en ascorbate total

Le traitement salin n'a pas d'effet significatif sur le teneur foliaire de *A. cruentus* en ascorbate total, c'est-à-dire la somme des ascorbates oxydé et réduit ($p=0,1578$). La variété n'a pas d'effet significatif non plus ($p=0,0760$) mais l'ascorbate a tout de même tendance à être légèrement plus concentré dans les feuilles de la variété rouge que dans celles de la variété verte (Tableau 28).

Tableau 28 : Teneurs foliaires moyennes en ascorbate total de *Amaranthus cruentus* et les erreurs standards associées ($n=12$) pour chacune des variétés, verte et rouge, après 16 jours de stress salin.

Variété	Teneur foliaire moyenne en ascorbate total \pm SE ($\mu\text{mol/g MF}$)
Verte	0,224 \pm 0,020
Rouge	0,277 \pm 0,022

10.3. Teneur en ascorbate oxydé

Ni le traitement ($p=0,5901$) ni la variété ($p=0,8783$) n'ont d'effet significatif sur la teneur foliaire en ascorbate oxydé (déhydroascorbate, DASa) de *A. cruentus*. Sa teneur moyenne est de $0,059 \pm 0,015 \mu\text{mol/g}$ de MF.

10.4. Rapport ascorbate réduit/ ascorbate oxydé

Le rapport des moyennes de la teneur foliaire en ascorbate réduit sur celle en déhydroascorbate, pour chacune des variétés et chacun des traitements, est présenté à la Figure 30. Une tendance à la diminution avec l'augmentation du stress salin se dégage de ce graphique, excepté au traitement S90, pour les deux variétés.

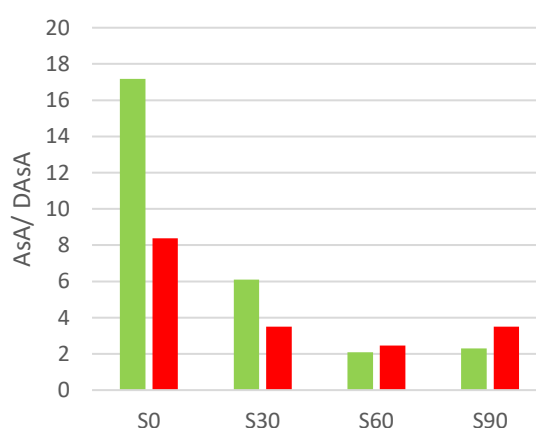


Figure 30 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur le ratio des teneurs en ascorbate réduit et oxydé des feuilles de *Amaranthus cruentus*.

11. Teneur en tocophérols

L' α -tocophérol est la forme majoritaire de tocophérol retrouvée dans les feuilles de *A. cruentus*. Du δ -tocophérol n'a en revanche été détecté dans aucun des échantillons.

Ni le traitement ($p=0,1445$) ni la variété ($p=0,0686$) n'ont d'effet significatif sur les teneurs foliaires en tocophérols totaux de *A. cruentus*. Les teneurs en α -tocophérol et tocophérols totaux ont cependant tendance à être plus hautes dans les feuilles de la variété rouge que dans celles de la variété verte. De plus, au sein de la variété rouge, les teneurs en tocophérols totaux ont tendance à diminuer avec l'augmentation de l'intensité du stress salin auquel les plantes ont été soumises. Au sein de la variété verte, la teneur en tocophérols est plus faible chez les plantes soumises au traitement S30 (Tableau 29).

Tableau 29 : Teneurs foliaires moyennes en tocophérols de *Amaranthus cruentus* et les erreurs standards associées ($n=8$) pour chacune des variétés, verte et rouge, après 16 jours de stress salin. Les moyennes des teneurs en tocophérols totaux et les erreurs standards ($n=2$) pour chacun des traitements (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) sont également représentées pour la variété rouge uniquement.

Teneur foliaire en tocophérols ($\mu\text{g}/\text{g MS}$) \pm SE				
	α -	β -	γ -	Totaux
Moyennes	13,5 \pm 0,7	0,1 \pm 0,0	0,8 \pm 0,3	14,4 \pm 0,7
S0	15,8 \pm 1,2	0,0 \pm 0,0	0,3 \pm 0,1	16,1 \pm 1,3
S30	11,4 \pm 0,9	0,1 \pm 0,1	0,1 \pm 0,1	11,6 \pm 1,1
S60	13,4 \pm 0,2	0,1 \pm 0,0	1,3 \pm 0,0	14,8 \pm 0,2
S90	13,3 \pm 1,0	0,1 \pm 0,1	1,7 \pm 0,2	15,1 \pm 1,3
Moyennes	20,7 \pm 3,1	0,2 \pm 0,1	0,7 \pm 0,1	21,6 \pm 3,3
S0	30,5 \pm 0,8	0,5 \pm 0,0	1,2 \pm 0,0	32,2 \pm 0,8
S30	26,7 \pm 1,8	0,4 \pm 0,2	0,8 \pm 0,2	27,9 \pm 2,3
S60	14,6 \pm 1,3	0,1 \pm 0,0	0,7 \pm 0,1	15,4 \pm 1,2
S90	10,8 \pm 0,1	0,0 \pm 0,0	0,2 \pm 0,0	11,0 \pm 0,1

12. Teneur en glutathion

D'une part, le traitement salin appliqué à *A. cruentus* a un effet significatif sur sa teneur foliaire en glutathion total, c'est-à-dire la somme de ses formes oxydée et réduite, ($p=0,0117$) tandis que la variété n'en a pas ($p=0,5070$). En revanche, l'effet de l'interaction entre les deux facteurs sur ce paramètre est également significatif ($p=0,0010$) (Figure 31). Entre les plantes témoins et celles exposées au traitement S30, la teneur en glutathion total augmente chez la variété verte et diminue significativement chez la variété rouge.

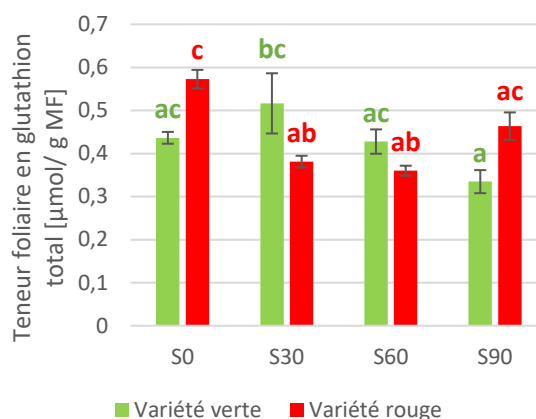


Figure 31 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en glutathion total des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=3) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

D'autre part, ni le traitement salin ($p=0,2600$) ni la variété ($p=0,0792$) n'ont d'effet significatif sur le rapport entre la teneur en glutathion oxydé et celle en glutathion réduit (Tableau 30).

Tableau 30 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur le rapport entre la teneur en glutathion oxydé et celle en glutathion réduit des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=3) sont représentées.

Variété	Rapport GSH/ GSSG			
	S0	S30	S60	S90
Verte	1,03 ± 0,05	1,12 ± 0,07	0,72 ± 0,01	0,89 ± 0,14
Rouge	0,67 ± 0,09	1,06 ± 0,04	0,84 ± 0,10	0,36 ± 0,01

13. Activité antioxydante totale

L'activité antioxydante totale des feuilles de *A. cruentus* se décompose en une fraction hydrophile (AOAM) et une fraction hydrophobe (AOAD).

D'une part, les facteurs traitement et variété ainsi que l'interaction entre ces deux facteurs ont un effet significatif sur la fraction hydrophile de l'activité antioxydante des feuilles de *A. cruentus*. Le facteur traitement a un effet fortement significatif ($p<0,0001$). Dans l'ensemble, l'AOAM a en effet tendance à être plus faible si la plante a été soumise à un stress salin plus important. De plus, l'activité antioxydante est significativement plus importante dans les feuilles de la variété rouge que dans celles de la variété verte ($p<0,0001$). L'interaction de ces deux premiers facteurs est également significative et l'effet du traitement se marque pour de plus faibles doses chez la variété verte que chez la variété rouge ($p=0,0019$) (Figure 32).

Résultats

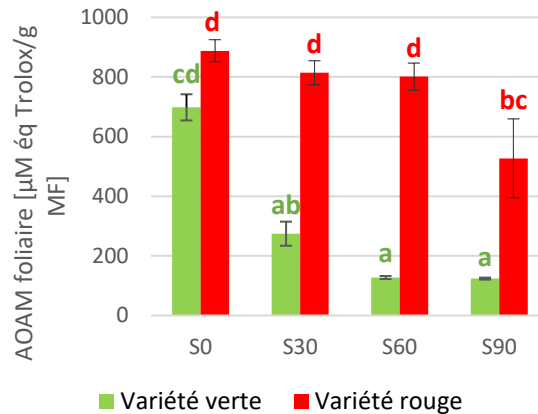


Figure 32 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la fraction hydrophile de l'activité antioxydante totale des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=3) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

D'autre part, le facteur traitement a également un effet significatif sur la fraction hydrophobe de l'activité antioxydante totale des feuilles de *A. cruentus* ($p=0,0017$). Pour chacune des variétés, les plantes témoins sont celles qui tendent à avoir l'AOAD la plus élevée et les plantes soumises à un traitement S90, la plus faible. Le facteur variété n'est, quant à lui, pas significatif ($p=0,1638$) (Figure 33).

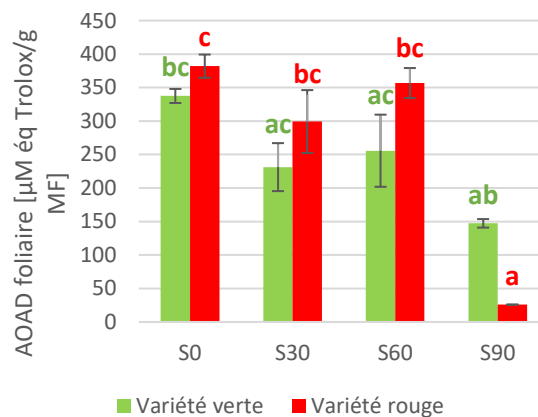


Figure 33 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la fraction hydrophobe de l'activité antioxydante totale des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=3) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

14. Teneur en acide salicylique

L'effet du traitement salin sur la teneur des feuilles de *A. cruentus* en acide salicylique n'est pas significatif ($p=0,2791$). L'effet de la variété, quant à lui, est significatif ($p=0,0411$). La variété rouge contient significativement plus d'acide salicylique que la verte. Les moyennes et erreurs standards associées des teneurs foliaires en acide salicylique indépendamment pour chacune des variétés sont représentées dans le Tableau 31.

Tableau 31 : Teneurs foliaires moyennes en acide salicylique de *Amaranthus cruentus* et les erreurs standards associées (n=12) pour chacune des variétés, verte et rouge, après 16 jours de stress salin.

Variété	Teneur foliaire moyenne en acide salicylique ± SE (nmol/ g MF)
Verte	16,01 ± 1,75 a
Rouge	21,51 ± 1,38 b

15. Teneur en proline libre

Le traitement ($p=0,0103$) et la variété ($p=0,0495$) ont tous les deux un effet significatif sur la teneur foliaire en proline libre de *A. cruentus*. Cette dernière est significativement plus concentrée dans les feuilles des plantes témoins de la variété rouge que dans celles des autres groupes. Ensuite, entre les traitements salins faible, moyen et élevé, une tendance à l'augmentation est observable avec l'augmentation du stress salin (Figure 34).

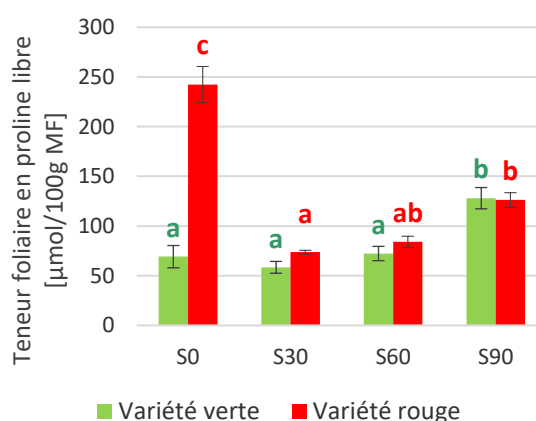


Figure 34 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en proline libre des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=3) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

16. Teneur en composés d'ammoniums quaternaires

16.1. Teneur en glycine bêtaïne

La teneur foliaire en glycine bêtaïne (GB) de *A. cruentus* est impactée significativement par le traitement salin auquel les plantes étudiées ont été soumises ($p<0,0001$). L'effet de la variété sur ce paramètre est également significatif ($p=0,0002$). L'interaction de ces deux facteurs a elle aussi un effet significatif sur la teneur des feuilles de *A. cruentus* en glycine bêtaïne ($p<0,0001$) (Figure 35). La teneur en glycine bêtaïne augmente progressivement avec la salinité. A la dose S60, elle est significativement plus importante chez la variété verte que chez la variété rouge.

Résultats

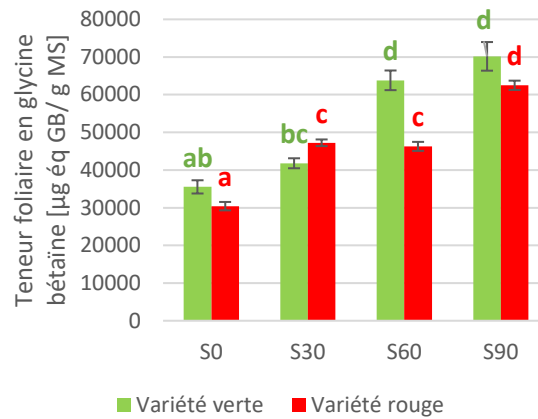


Figure 35 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en glycine bêtaïne des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=3) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

16.2. Teneur en choline

Les facteurs traitement salin ($p=0,0449$) et variété ($p=0,0031$) ont un effet significatif sur la teneur foliaire de *A. cruentus* en choline. Dans le cas de la variété verte, la teneur en choline est constante alors que, dans le cas de la variété rouge, la choline est plus concentrée dans les feuilles des plantes ayant été soumises à un traitement salin plus important. Aux traitements S60 et S90, la teneur en choline est plus importante dans les feuilles de la variété rouge que dans celles de la verte (Figure 36).

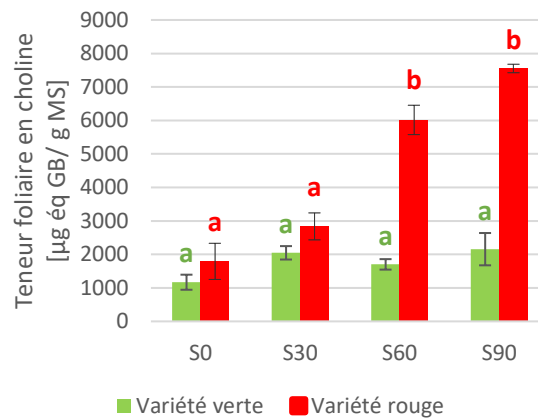


Figure 36 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur la teneur en choline des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les erreurs standards (n=3) sont représentées. Les moyennes des traitements partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey ($\alpha=0,05$).

Discussion

1. Valeur nutritionnelle des feuilles des plantes témoins des variétés *Locale* et *Red Sudan* de *Amaranthus cruentus*

Dans un premier temps, les propriétés nutritionnelles des plantes témoins des variétés *Locale* et *Red Sudan* seront discutées. Les teneurs en éléments minéraux, protéines, vitamines et composés bioactifs seront comparées avec les apports nutritionnels recommandés pour les adultes par la WHO et le Conseil Supérieur de la Santé (2016). Cette comparaison se basera sur une portion d'amarante feuille de 150 g de matière fraîche, telle que définie par la FAO (FAO). La teneur en eau foliaire de *A. cruentus* n'est pas significativement différente en fonction de la variété ni du traitement salin et est en moyenne de 83,28 % d'eau. Une portion de 150 g de feuilles de *Amaranthus cruentus* peut dès lors être approximée à 25,08 g de matière sèche. Les résultats obtenus dans le cadre de ce travail seront également confrontés à certaines données de l'amarante feuille répertoriées dans la littérature et à la valeur nutritionnelle d'une portion d'épinards.

Teneurs en minéraux

La variété *Locale* de *Amaranthus cruentus* semble globalement plus riche en éléments minéraux que la variété *Red Sudan* (excepté pour le sodium) tandis que cette dernière semble quant à elle plus riche en composés organiques. Les différences entre les teneurs en minéraux des plantes témoins des deux variétés ne sont cependant pas significatives. Les valeurs reprises dans le Tableau 32 sont calculées à partir des valeurs moyennes mesurées sur les plantes témoins. Une étude ultérieure serait donc pertinente pour confirmer ou infirmer la tendance observée dans les résultats du présent travail.

Tableau 32 : Comparaison des valeurs nutritionnelles en minéraux de portions (150 g de matière fraîche) de feuilles de plantes témoins des variétés verte et rouge de *Amaranthus cruentus* et de feuilles d'épinards. Les quantités (en mg) contenues dans une portion d'amarante feuille ont été estimées sur base des teneurs foliaires moyennes. Les apports fournis par une portion ont été comparés aux apports journaliers recommandés (RDA), pour les femmes (F) et pour les hommes (H), si distinction il y a lieu.

Minéraux	RDA (Conseil Supérieur de la Santé, 2016; WHO, 2012a, 2012b)	<i>Amaranthus cruentus</i> (feuilles)				Epinards (Quadram Institute Bioscience, 2000)	
		Variété verte		Variété rouge		mg/150 g MF	%RDA
		mg/25,08 g MS	%RDA	mg/25,08 g MS	%RDA		
Na	< 2 g ²	3,5	0,01	4,3	0,02	210	10,5
K	> 3,51 g ³	973,4	27,7	748,6	21,3	75	21,4
Ca	950 mg	221,7	23,3	206,9	21,7	255	26,8
Cu	F : 1,2 mg H : 1,7 mg	0,27	F : 22,5 H : 15,9	0,25	F : 20,8 H : 14,7	0,06	F : 5,0 H : 3,5
Fe	F : 15 mg H : 9 mg	3,6	F : 24,0 H : 40,0	2,8	F : 18,7 H : 31,1	3,15	F : 21,0 H : 35,0
Mg	F : 300 mg H : 350 mg	288,4	F : 96,1 H : 82,4	283,4	F : 94,5 H : 81,0	81	F : 27 H : 23,1
Mn	3,0 mg	6,4	213	5,3	176	0,9	30
P	800 mg	170,5	21,3	132,9	16,6	67,5	8,4
Zn	F : 8 mg H : 11 mg	0,83	F : 10,4 H : 7,5	0,79	F : 9,9 H : 7,2	1,05	F : 13,1 H : 9,5

Sur base des résultats obtenus dans le cadre de ce travail, la variété verte semble donc plus apte que la variété rouge à soutenir la sécurité alimentaire en termes d'apports en éléments minéraux, du moins sur des sols qui ne sont pas touchés par la salinité. En effet, les teneurs foliaires en tous les minéraux sont plus élevées chez la variété verte, excepté en sodium dont une baisse des apports est recommandée. Dans le futur, une analyse des teneurs foliaires en phytates des variétés *Locale* et *Red Sudan* de *Amaranthus cruentus* pourrait apporter des informations intéressantes sur le plan nutritionnel quant à l'absorption intestinale des cations bivalents. Les résultats obtenus dans le cadre de ce travail ne font cependant qu'ajouter de l'hétérogénéité aux valeurs de la composition en éléments minéraux des feuilles de *Amaranthus cruentus* déjà observables dans la littérature, comme mis en évidence dans le point 4.5.2.B. de la revue bibliographique. En effet, quatre sources différentes (Achigan-Dako et al., 2014; Fasuyi, 2007; Musa et Oladiran, 2011; Wouyou et al.,

² La WHO recommande une consommation journalière de sodium inférieure à 2 g, ce qui correspond à une réduction de la consommation actuelle pour la plupart de la population. Cette mesure vise à réduire la tension artérielle et le risque de maladie cardiovasculaire des individus (WHO, 2012b).

³ La WHO recommande une consommation supérieure à 3510 mg de K/ jour. Une augmentation de la consommation actuelle en potassium de la population pourrait diminuer la tension artérielle des individus et le risque de développer des maladies cardiovasculaires (WHO, 2012a).

2017b) fournissent des résultats qui ne s'accordent déjà pas entre eux et les données récoltées dans le cadre de ce travail ne concordent pas non plus avec ceux-ci. Une telle hétérogénéité parmi les concentrations foliaires en minéraux de *A. cruentus* pourrait s'expliquer notamment par la diversité des conditions expérimentales mises en place dans ces différentes études. En effet, le matériel végétal utilisé par Fasuyi (2007) a été acheté à un fermier local au Nigéria. Il s'agit donc d'amarantes de l'espèce *A. cruentus* ayant été cultivées en pleine terre et ayant probablement été fertilisées. La phase du cycle de la plante à laquelle les feuilles d'amarantes ont été récoltées n'est pas mentionnée. Les feuilles ont ensuite été séchées au soleil durant une période de trois jours. Achigan-Dako et al. (2014), quant à lui, ne précise pas le mode de culture appliqué aux plantes dont la composition minérale est reportée. Les *A. cruentus* analysées par Musa et Oladiran (2011) ont été cultivées en pot dans une pépinière au Nigéria avec du sol de la région de Minna comme substrat. Du phosphore et du potassium ont par ailleurs été amenés par ajout d'engrais minéraux, sous forme de K_2O et P_2O_5 . Les feuilles ont été récoltées lors de la phase végétative. Dans l'étude menée par Wouyou et al. (2017b), les plantes ont été cultivées en serre dans des conditions de températures et d'humidité contrôlées, à la lumière naturelle du Bénin entre les mois de mars et de mai. Les amarantes ont été cultivées en pot, dans un sol sablo-limoneux. Enfin, dans le cadre du présent travail, les amarantes ont été cultivées en serre. Elles ont d'abord germé dans des pots contenant un mélange d'engrais et de sable et ont ensuite été transférées en solution nutritive. Plusieurs facteurs ont dès lors pu contribuer à l'hétérogénéité des résultats obtenus d'une étude à l'autre. D'abord, le substrat utilisé pour la culture des plantes étudiées, puisque celles-ci vont y puiser les nutriments nécessaires à leur croissance, peut influencer leur composition en éléments minéraux. Ensuite, le fait que la culture se fasse en conditions plus ou moins contrôlées peut également impacter la croissance de la plante et donc sur ses prélèvements de nutriments. De plus, Musa et Oladiran (2011) a mis en évidence que la phase du cycle ainsi que son mode de fertilisation influencent la composition nutritionnelle de la plante. Par ailleurs, la variabilité génétique au sein de l'espèce *A. cruentus* a aussi probablement un effet sur les teneurs foliaires en minéraux. Enfin, les disparités entre les résultats de ces différentes études atteignant parfois plusieurs ordres de grandeur, des erreurs de manipulation lors des dosages ou lors de l'analyse des résultats bruts sont dès lors envisageables.

Les conditions expérimentales dans lesquelles les amarantes ont été cultivées dans le cadre de ce travail (cfr Matériel et méthode) ne sont certes pas tout à fait représentatives des conditions de terrain. Cependant, au vu de l'hétérogénéité des données recensées dans la littérature, la culture de *Amaranthus cruentus* dans des conditions expérimentales contrôlées et définies, qui permettent donc la répétition des manipulations, pourrait constituer une base à l'étude des propriétés nutritionnelles des différentes variétés de *A. cruentus*. Des conditions de culture contrôlées fournissent du matériel végétal comparable d'une étude à l'autre, ce qui pourrait être pertinent avant de se consacrer à des études de terrain, plus proches de la réalité mais qui fournissent des résultats plus variables.

Teneurs en protéines

La valeur nutritionnelle protéique d'un aliment se caractérise par sa teneur en protéines totales, leur digestibilité et leur profil en acides aminés essentiels (Conseil Supérieur de la Santé, 2016).

Protéines totales

Les protéines totales ont été dosées par la méthode de Bradford, une méthode simple, rapide, qui ne présente que peu d'interférences et communément utilisée dans de nombreux laboratoires (Kruger, 2009). Cette méthode se base sur la liaison d'un colorant, le bleu de Coomassie, aux acides aminés basiques et aromatiques, principalement aux résidus arginine des protéines mais également dans une moindre mesure aux résidus histidine, lysine, tyrosine, tryptophane et phénylalanine (Berges et al., 1993; Lucarini et Kilikian, 1999). La méthode de Bradford présente cependant 2 limitations. D'une part, elle ne permet le dosage que de protéines de taille supérieure à 3-5 kDa puisque le colorant ne se fixe ni aux petits peptides ni aux acides aminés libres. D'autre part, elle ne permet généralement pas non plus le dosage des protéines insolubles (Lucarini et Kilikian, 1999).

Pour rappel, la teneur foliaire moyenne en protéines déterminée par la méthode de Bradford est de $0,34 \pm 0,01$ % du poids frais tandis qu'elle est de 3,5 % du poids frais selon Gamel et al. (2004), de 3,2 % selon Achigan-Dako et al. (2014) ou encore de 2,3 % selon Fasuyi (2007). Suite à l'obtention, par la méthode de Bradford, de valeurs non cohérentes avec celles recensées dans la littérature (inférieure à ces dernières de l'ordre d'un facteur 10), plusieurs moyens ont été mis en place afin de tester la validité des résultats.

Premièrement, l'hypothèse d'une erreur de manipulation a été émise. Le dosage (cfr Matériel et méthodes) a donc été répété à plusieurs reprises. Les résultats obtenus lors de ces répétitions étaient du même ordre de grandeur que lors du premier dosage et n'en étaient pas significativement différents. Suite à cette vérification et au vu de la simplicité des étapes du protocole, l'hypothèse d'une erreur humaine de manipulation a été écartée.

Deuxièmement, l'expiration de l'un des produits utilisés a été envisagée et un nouveau flacon du réactif *Bio-rad* contenant du bleu de Coomassie a été commandé afin de répéter la manipulation. Cette fois encore, les résultats coïncidaient avec ceux obtenus précédemment dans le cadre de ce travail mais pas avec ceux recensés dans la littérature.

Troisièmement, la teneur en protéines totales a également été estimée par addition des teneurs en chacun des acides aminés (en mg d'acide aminé/ g de MF) dosés par HPLC (cfr Matériel et méthode). Les valeurs obtenues par cette méthode se révèlent en revanche être du même ordre de grandeur que celles recensées dans la littérature, 3,82 % du poids frais foliaire pour la variété verte et 3,57 % pour la variété rouge. Il est important de préciser que le BSA utilisé comme standard dans cette méthode provient du même flacon que celui utilisé

pour le dosage par la méthode de Bradford et que le matériel foliaire analysé est également le même dans les deux méthodes, ayant été stocké dans les mêmes conditions. Ni le BSA ni le matériel foliaire ne peuvent dès lors être à la source de cette incohérence. L'approximation de la teneur foliaire en protéines par HPLC est néanmoins faussée pour deux raisons. D'une part, celle-ci est sous-estimée car la méthode en question ne permet pas le dosage du tryptophane. D'autre part, les dosages d'acides aminés basés sur une étape préalable d'hydrolyse des protéines ne permettent que le dosage à la fois des acides aminés issus du clivage des protéines et des acides aminés libres (Berges et al., 1993). La teneur en protéines approximée par cette méthode HPLC pourrait dès lors être surestimée.

Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer ces incohérences. La première est que les feuilles de *A. cruentus* contiennent particulièrement beaucoup de petits peptides d'une taille inférieure à 3-5 kDa et d'acides aminés libres. Une deuxième hypothèse est que le profil en acides aminés de cette espèce soit très pauvre en arginine en comparaison à celui de la BSA.

En considérant une teneur foliaire protéique de 3,82 % du poids frais pour la variété verte et de 3,57 % pour la variété rouge, une portion d'amarante feuille de 150 g fournit respectivement 5,73 g et 5,36 g de protéines. Etant donné que les apports recommandés sont de 0,83 g de protéines/ kg de masse corporelle/ jour pour les adultes (hors femmes en cours de grossesse ou d'allaitement) (Conseil Supérieur de la Santé, 2016), une portion de *A. cruentus* de la variété verte couvre 9,8% des besoins protéiques journaliers d'un adulte de 70 kg et une de la variété rouge en couvre 9,2 %.

Profil en acides aminés essentiels

Les plantes témoins des variétés verte et rouge de *A. cruentus* possèdent des teneurs foliaires très similaires en acides aminés essentiels, leurs profils ne sont d'ailleurs pas significativement différents l'un de l'autre. Ceux-ci (en mg d'acide aminé/ g de protéines) ainsi que les rapports entre la teneur en acide aminé essentiel dans les protéines de *Amaranthus cruentus* et celle dans la protéine de référence (cfr Annexe 1 : Protéine de référence) sont représentés dans le Tableau 33. Ces valeurs ont été calculées à partir des teneurs en acides aminés reprises dans le Tableau 27 (en mg d'acide aminé/ g de MF), en considérant une teneur protéique, estimée par la méthode HPLC, de 3,82 % du poids frais pour la variété verte et de 3,57 % pour la rouge. Il faut donc évidemment garder à l'esprit que, comme expliqué ci-dessus, ces teneurs en protéines sont approximatives et, par conséquent, que les teneurs en acides aminés (en mg/ g de protéines) le sont donc également. Le Tableau 33 a dès lors uniquement pour objectif de donner une idée du profil en acides aminés des protéines foliaire de *A. cruentus* afin d'évaluer l'indice chimique de cet aliment. Selon les résultats obtenus dans le cadre du présent travail, l'indice chimique des feuilles de la variété verte est estimé à 129 et celui de la variété rouge à 127, avec la leucine comme acide aminé limitant. Ces résultats ne correspondent donc pas aux informations recensées dans la littérature reprises dans le Tableau 13 qui désignent la lysine

Discussion

comme acide aminé limitant et assignent un indice chimique de 37 aux feuilles de *Amaranthus cruentus* (Fasuyi, 2006). Pourtant les teneurs en les autres acides aminés essentiels, principalement en histidine, isoleucine, leucine et valine, recensées par cette étude sont très similaires à celles obtenues dans le cadre de ce travail, lesquelles semblent donc cohérentes.

Tableau 33 : Profil en acides aminés des feuilles de *Amaranthus cruentus* et rapports entre la teneur de chaque acide aminé dans les protéines de *Amaranthus cruentus* et celle dans la protéine de référence (FAO, 2011).

	Variété verte		Variété rouge	
	Teneur en aa ± SE [mg/g protéines]	Rapport avec teneur dans la protéine de référence (%)	Teneur en aa ± SE [mg/g protéines]	Rapport avec teneur dans la protéine de référence (%)
His	24,35	152	23,53	147
Ile	43,19	144	42,02	140
Leu	78,53	129	77,59	127
Lys	72,25	151	65,27	136
Met + Cys	65,45	285	57,98	252
Phe + Tyr	85,08	208	86,27	210
Thr + Arg	99,21	/	106,16	/
Trp	/	/	/	/
Val	59,69	149	57,42	144

Teneurs en vitamines

Vitamine C La vitamine C, en plus de ses propriétés antioxydantes et de son rôle dans de nombreuses voies métaboliques, permet d'augmenter de manière importante l'absorption intestinale du fer non-hémique (Conseil Supérieur de la Santé, 2016).

Vitamine E La vitamine E existe sous 8 formes dans l'alimentation, 4 composés (α -, β -, γ -, δ -) dans les tocophérols et dans les tocotriénols. Seuls les tocophérols ont été dosés dans le cadre de ce travail. La forme de vitamine E la plus active en matière de pouvoir antioxydant est l' α -tocophérol (Conseil Supérieur de la Santé, 2016), qui est la forme majoritaire ayant été dosée dans les feuilles des variétés verte et rouge de *A. cruentus*. Cette vitamine liposoluble intervient notamment dans de nombreuses réactions enzymatiques, dans la régulation de l'expression des gènes, la stabilisation des membranes cellulaires et la neutralisation des radicaux peroxydes formés suite à l'oxydation des acides gras polyinsaturés présents dans les lipoprotéines ou phospholipides membranaires (Conseil Supérieur de la Santé, 2016).

Les teneurs en vitamines d'une portion de *Amaranthus cruentus* feuille et leur confrontation aux recommandations nutritionnelles journalières et aux teneurs trouvées dans une même portion de feuilles d'épinards sont présentées dans le Tableau 34.

Tableau 34 : Comparaison des valeurs nutritionnelles en vitamines de portions (150 g de matière fraîche) de feuilles des plantes témoins des variétés verte et rouge de *Amaranthus cruentus* et de feuilles d'épinards. Les quantités (en mg) contenues dans une portion d'amarante feuilles ont été estimées sur base des teneurs foliaires moyennes. Les apports fournis par une portion ont été comparés aux apports journaliers recommandés (RDA), pour les femmes (F) et pour les hommes (H) si distinction il y a lieu.

Vitamine	RDA (Conseil Supérieur de la Santé, 2016)	<i>Amaranthus cruentus</i> (feuilles)				Epinards (Quadram Institute Bioscience, 2000)	
		Variété verte		Variété rouge		mg/150 g MF	%RDA
		mg/150 g MF	%RDA	mg/25,08 g MS	%RDA		
C	110 mg	6,0	5,5	7,3	6,6	39	35,6
E	F : 11 mg H : 13 mg	0,36	F : 3,3 H : 2,7	0,54	F : 4,9 H : 4,2	2,57	F : 23,3 H : 19,7

Les résultats obtenus dans le cadre de ce travail pour les vitamines C et E ne correspondent pas avec la littérature. Wouyou et al. (2017b) avait reporté des teneurs en vitamine C de $6,4 \pm 0,1 \mu\text{g/g}$ de MF et Musa et Oladiran (2011) de $681,8 \pm 94,2$ à $916,4 \pm 103,7 \mu\text{g/g}$ de MF. Tang et al. (2014) recensait des teneurs en α -tocophérol de $45,10 \pm 0,63$ à $57,11 \pm 1,05 \mu\text{g/g}$ de MS de feuilles de *A. cruentus*.

Teneurs en autres composés antioxydants

En plus des vitamines C et E, les polyphénols (dont les flavonoïdes et anthocyanes) et le glutathion présentent également des propriétés antioxydantes au sein des feuilles de *A. cruentus*. Cependant, le glutathion étant clivé en 3 acides aminés libres (cystéine, glycine et acide glutamique) dans le tube digestif, celui-ci ne présente pas vraiment d'intérêt en tant qu'antioxydant dans l'alimentation. Même de grandes quantités de glutathion dans le régime alimentaire n'ont qu'une très petite incidence sur la concentration corporelle en ce composé (Hamid et al., 2010). En revanche, pour rappel, les polyphénols sont des composés bioactifs impliqués dans la diminution des risques, notamment de cancers, de maladies neurodégénératives et de maladies cardiovasculaires et sont donc intéressants dans le régime alimentaire (Sarker et Oba, 2018). Une portion d'amarante feuille témoins de la variété verte contient environ 32,1 mg d'équivalents acide gallique de polyphénols totaux, 28,1 mg d'équivalents catéchine de flavonoïdes totaux et 4,7 mg d'équivalents cyanidine-3-glucoside d'anthocyanes totales. Dans le cas des plantes témoins de la variété rouge, une portion d'amarante feuille contient environ 36,8 mg d'équivalents acide gallique de polyphénols totaux, 31,2 mg d'équivalents catéchine de flavonoïdes totaux et 8,7 mg d'équivalents cyanidine-3-glucoside d'anthocyanes totales. Les polyphénols totaux et les anthocyanes totales sont plus concentrés dans les feuilles des plantes témoins de la variété rouge que dans celles de la verte. La variété n'a en revanche pas d'effet significatif sur la teneur foliaire en flavonoïdes des plantes témoins, bien que celle-ci ait également tendance à être plus haute dans les feuilles de la variété rouge.

Récapitulatif

Les incohérences relevées à la fois entre les différentes références ainsi qu'entre celles au sein de ce travail mettent en évidence la nécessité de pousser la recherche plus loin dans ce domaine.

Un récapitulatif des profils nutritionnels des feuilles des variétés verte et rouge de *Amaranthus cruentus* est présenté dans le Tableau 35. **Les données obtenues dans le cadre de ce travail montrent que, considérant les teneurs en minéraux et en protéines, la variété verte est plus intéressante au niveau nutritionnel que la rouge. A l'inverse, en ce qui concerne les antioxydants (vitamines et polyphénols), la variété rouge présente un intérêt nutritionnel plus important.**

Tableau 35 : Tableau récapitulatif de la valeur nutritionnelles d'une portion de feuilles des plantes témoins des variétés verte et rouge de *Amaranthus cruentus*.

(/150 g de MF)	Variété verte	Variété rouge
Minéraux (mg)		
Na	3,5	4,3
K	973,4	748,6
Ca	221,7	206,9
Cu	0,27	0,25
Fe	3,6	2,8
Mg	288,4	283,4
Mn	6,4	5,3
P	170,5	132,9
Zn	0,83	0,79
Protéines		
Protéines totales (g)	5,73	5,36
Indice chimique	129	127
Vitamines (mg)		
Acide ascorbique (Vit. C)	6,0	7,3
α -tocophérol (Vit. E)	0,361	0,542
Autres composés antioxydants		
Polyphénols totaux (mg éq d'acide gallique)	32,1	36,8
Flavonoïdes totaux (mg éq de catéchine)	28,1	31,2
Anthocyanes totales (mg éq cyanidine-3-glucoside)	4,7	8,7

2. Impact de la salinité sur *Amaranthus cruentus*

2.1. Impact physiologique

De faibles doses de sel stimulent la croissance chez *Amaranthus cruentus*

Plusieurs études se sont déjà penchées sur l'effet de la salinité sur les paramètres de croissance de différentes espèces du genre *Amaranthus*. Chiroma et al. (2008) a ainsi montré que l'application d'un traitement salin sur l'espèce *A. paniculatus* a engendré une diminution des poids frais et sec des parties aériennes et racinaires. Selon Omami et al. (2006), 5 traitements salins (0, 25, 50, 100 et 200 mM de NaCl) ont eu pour effet de diminuer de manière significative la hauteur des parties aériennes et le nombre de feuilles de 4 espèces du genre *Amaranthus*, dont *A. cruentus*. Amukali et al. (2015) avait, à l'inverse, reporté une augmentation du nombre de feuilles de *Amaranthus hybridus* à un stress salin inférieur ou égal 75 mM de NaCl par rapport aux plantes témoins, après 8 semaines de traitement.

Dans le cadre de ce travail, il n'existe que peu d'effets significatifs du facteur « variété » sur les paramètres de croissance de *Amaranthus cruentus* mais certaines tendances méritent toutefois d'être soulignées. Ainsi, la production de biomasse foliaire, qui constitue le paramètre d'intérêt dans le cadre d'un usage nutritionnel de l'amarante feuille, a tendance à être stimulée par un faible stress salin (30mM de NaCl) pour les deux variétés. Cette stimulation est également observable à un stress salin moyen (60 mM NaCl) pour la variété rouge. A un stress salin élevé (90 mM NaCl), en revanche, la biomasse foliaire des deux variétés est réduite. L'évolution de la hauteur des parties aériennes suit la même tendance. Une stimulation de croissance pour de faibles doses de sel est une réponse typique de plantes halophytes (Lutts et Lefèvre, 2015; Ruan et al., 2010). Elle peut s'interpréter comme une tentative de dilution visant à distribuer l'apport de Na⁺ et de Cl⁻ dans un plus grand volume afin de limiter l'augmentation de concentration de ces ions potentiellement toxiques. Le nombre de feuilles est quant à lui inversement corrélé au stress salin subi et n'augmente pas en réponse à de faibles doses : une stratégie de dilution n'est à terme efficace que si la surface transpirante n'augmente pas, ce qui pourrait avoir comme conséquence une augmentation des apports par le flux transpiratoire (Flowers et al., 2019). Wouyou et al. (2017), après application des mêmes traitement salins (0, 30, 60 et 90 mM de NaCl) sur les mêmes variétés de *A. cruentus* (*Locale* et *Red Sudan*), avait observé les mêmes tendances d'évolution du nombre de feuilles que celles décrites dans le cadre de ce travail. Ce comportement spécifique en termes de croissance confirme le caractère halophyte de l'espèce *Amaranthus cruentus* et son intérêt potentiel dans une optique de production agricole sur sols faiblement salins, une légère augmentation de la conductivité électrique allant de pair avec une augmentation des rendements (Petroopoulos et al., 2018).

Discussion

Il convient de souligner néanmoins que le stress salin n'a été appliqué que pour de courtes durées (2 semaines) et à un stade précis du développement de la plante alors que l'impact de la salinité varie en fonction des stades phénologiques (Lutts et Lefèvre, 2015; Wouyou et al., 2017a). Le stress salin n'ayant ici été appliqué qu'à partir de 5 semaines après le semis, son effet sur la germination et sur les premières semaines de croissance n'est pas pris en compte. Or, Amukali et al. (2015) a par exemple montré que le pourcentage de germination de *Amaranthus hybridus* était inversement corrélé à l'intensité du stress salin appliqué. De plus, le comportement des graines en phase de germination n'est pas forcément représentatif des niveaux de résistance à d'autres stades (Almansouri et al., 2001).

Selon Ratnakar et Rai (2013), en plus de celle des parties aériennes, la croissance des racines est également un paramètre important de l'évaluation du stress salin subi par la plante. La production de biomasse sèche racinaire de *A. cruentus* soumise à des traitements de 30 et 60 mM de NaCl a tendance à être plus importante que celle des plantes témoins, surtout pour la variété verte. Maggio et al. (2007) a également décrit, dans le cas du maïs, une augmentation de la biomasse sèche racinaire en réponse à un stress salin. A l'inverse, Wouyou et al. (2017) avait observé une tendance à la diminution de la biomasse sèche racinaire des variétés *Locale* et *Red Sudan* de *A. cruentus* avec l'augmentation de l'intensité du stress salin. Cette divergence par rapport aux résultats récoltés dans le cadre de ce travail pourrait être liée à des différences au niveau des stratégies expérimentales utilisées. Une stimulation de l'élongation racinaire en conditions de stress hydrique a également pu être observée chez *A. tricolor* (Sarker et Oba, 2018). Elle peut s'interpréter comme une stratégie visant à rechercher de l'eau en profondeur et le fait que le stress salin présente une composante hydrique pourrait expliquer un tel comportement (Omami et al., 2006). Cette tendance à l'augmentation de la matière sèche racinaire observée pour les traitements salins faible et moyen pourrait dès lors être un indicateur de la résistance à la salinité de *A. cruentus*. Il convient toutefois de souligner que c'est le poids et non la longueur du système racinaire qui est déterminé dans le cadre de cette étude.

***Amaranthus cruentus* gère efficacement son alimentation minérale**

Sodium et potassium Selon Parida et Das (2005), de nombreuses études reportent une augmentation significative des teneurs foliaires en sodium chez des plantes ayant été exposées à un stress salin. Ces résultats coïncident avec les teneurs foliaires en Na⁺ observées chez *Amaranthus cruentus* dans le cadre de ce travail puisque pour les deux variétés une augmentation significative de ce paramètre a été mise en évidence avec l'augmentation du stress salin. Une limitation des taux d'accumulation de Na⁺ est pourtant une composante essentielle de la résistance à la salinité, même chez des espèces halophytes (Flowers et al., 2019; Yang et Guo, 2018). Il est intéressant de souligner que la variété rouge a tendance à présenter des teneurs en Na⁺ inférieures à celles de la variété verte. Comme mentionné par Parida et Das (2005), une forte absorption des ions sodium et chlorure peut interférer avec

l'absorption d'autres ions. Cela dépend de la sélectivité des transporteurs impliqués dans l'absorption d'autres cations monovalents, principalement de K^+ . La relation entre la salinité et les teneurs foliaires en potassium semble cependant plus compliquée que celle avec les teneurs foliaires en sodium puisque dans certaines espèces ce paramètre augmente avec la salinité alors qu'il diminue dans d'autres (Parida et Das, 2005). Il convient de souligner que pour des salinités faibles ou moyennes, *A. cruentus* a tendance à augmenter son absorption de K^+ plutôt qu'à la réduire, ce qui est un indicateur, une fois encore, du caractère halophyte de l'espèce (Gharbi et al., 2017). Les teneurs en Na^+ et K^+ seules ne sont toutefois pas une caractéristique exhaustive : eu égard à la compétition pour les transporteurs, la salinité induit également une modification des teneurs en K^+ . C'est donc le rapport K^+/Na^+ qui constitue un critère primordial (Wu et al., 2018). Ce rapport diminue fortement et de manière significative avec l'augmentation du stress salin appliqué aux variétés verte et rouge de *A. cruentus*. Ce rapport diminue même entre les plantes témoins et celles soumises au traitement 30 mM de NaCl, ce qui signifie que la teneur foliaire en sodium augmente plus vite que celle en potassium avec l'application d'un faible stress salin. Cette observation coïncide avec les informations recensées dans la littérature (Al-Karaki, 2000; Parida et Das, 2005).

Autres éléments minéraux Outre l'accumulation d'éléments potentiellement toxiques à de fortes concentrations, la salinité peut induire également chez les plantes une réduction de teneurs en éléments essentiels. Le K^+ a déjà été mentionné ci-dessus, mais des carences induites en NO_3^- , en Zn^{2+} ou en Ca^{2+} sont également rapportées dans la littérature (Hanin et al., 2016). En ce qui concerne le calcium, selon Lynch et Läuchli (1985) cela serait dû, non pas à une inhibition de son absorption, mais à une inhibition de son transport vers les parties aériennes par la salinité. Cependant, même si la salinité peut avoir des effets significatifs sur la teneur en certains éléments, elle n'induit pas dans le cadre de cette expérience de phénomènes de carences susceptibles d'altérer le métabolisme de la plante.

Les échanges gazeux et la gestion du statut hydrique

La présence de sel en solution nutritive impose à la plante une contrainte hydrique susceptible de compromettre son statut hydrique. La résistance à la salinité implique donc de limiter les pertes tout en garantissant le maintien de l'approvisionnement en eau (Munns et Tester, 2008). Dans le cadre de ce travail, la conductance stomatique (g_s) diminue significativement avec l'augmentation de l'intensité du traitement salin subi par les plantes, ces résultats concordent avec ceux de Gandonou et al. (2018) et confirment que *A. cruentus* peut mettre en place une stratégie visant à limiter ses pertes en eau par la transpiration.

Cette hypothèse toutefois ne se trouve que partiellement confirmée par la prise en considération de la transpiration instantanée (E). En effet, celle des plantes soumises à un faible traitement salin est significativement plus élevée que celles des plantes témoin pour la variété verte, suggérant qu'une fermeture partielle des stomates n'a pas d'effets significatifs sur les pertes en eau (ou même les augmenterait, paradoxalement) alors que cette

Discussion

observation n'est pas valide pour la variété rouge. Gandonou et al. (2018) avait pourtant observé une diminution significative de la transpiration instantanée de la variété *Locale* de *A. cruentus* avec l'augmentation de la contrainte saline, y compris entre les plantes témoins et celles exposées à 30 mM de NaCl. Une corrélation entre la conductance stomatique et la transpiration instantanée des feuilles de *A. cruentus* est cependant à souligner (Figure 37). Quelques points (en orange sur le graphique) s'écartent cependant de la droite de régression sur laquelle les autres (en bleu sur le graphique) semblent s'aligner ($r^2 = 0,93$). Il se trouve que ces points orange correspondent exclusivement et exhaustivement aux mesures effectuées sur les plantes témoins et celles exposées à 30 mM de NaCl de la variété verte et ce sont les 12 premières mesures à avoir été prises : ceci conduit à émettre l'hypothèse d'un mauvais calibrage de l'appareil en début de mesure. Des nouvelles mesures devraient donc être réalisées.

Le fait que la teneur en eau foliaire de *A. cruentus* ne varie pas significativement selon le traitement salin appliqué conduit à penser que l'impact du stress hydrique est de toute manière limité chez *A. cruentus*, quelle que soit la variété : même à la plus forte dose de sel, aucune dessiccation foliaire n'est observée.

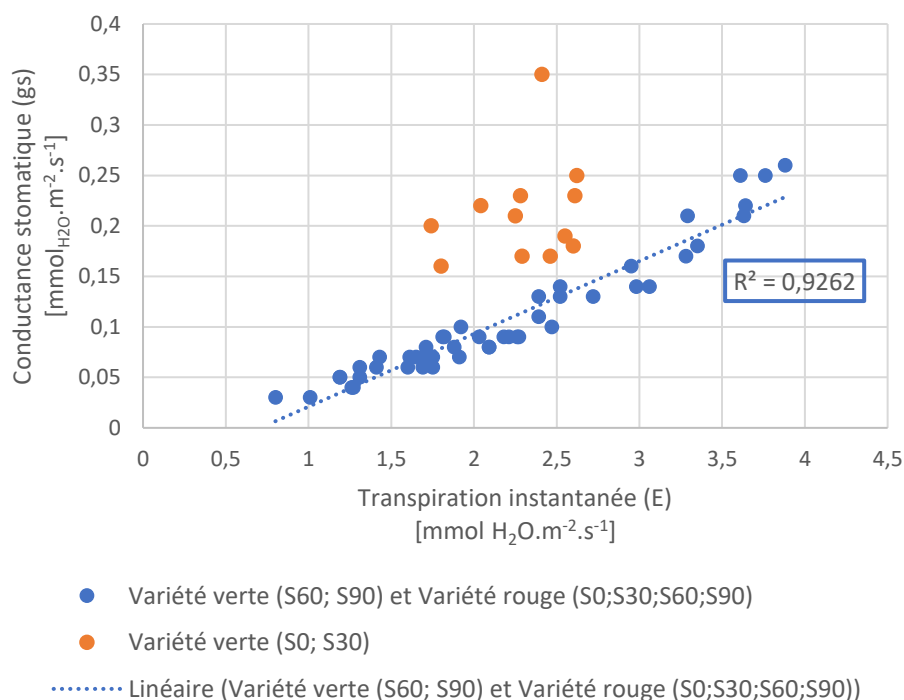


Figure 37 : Corrélation entre la conductance stomatique et la transpiration instantanée des feuilles des variétés (verte et rouge) de *Amaranthus cruentus* exposées à 4 traitements salins (0, 30, 60 et 90 mM de NaCl) durant 16 jours. La droite de régression linéaire correspondant aux données de la variété rouge (0, 30, 60 et 90 mM de NaCl) et une partie des données de la variété verte (60 et 90 mM de NaCl) est représentée avec son coefficient de corrélation associé.

L'activité photosynthétique (A) est un critère important pour la mise en place de stratégies de résistance à la salinité qui sont coûteuses sur le plan énergétique. Une limitation de la photosynthèse peut être due à des causes stomatiques et/ou non-stomatiques (altération du cycle de Calvin, modification de la structure des chloroplastes et des photosystèmes, réduction de la teneur en pigments photosynthétiques,...) (Brugnoli et Lauteri, 1991; Gandonou et al., 2018). Gandonou et al. (2018) a révélé une diminution significative de la photosynthèse nette avec l'augmentation de l'intensité du traitement salin (0, 30, 90 mM de NaCl) appliqué à la variété *Locale* de *A. cruentus*, après deux semaines d'application du stress. Les résultats obtenus dans le cadre de ce travail sont moins clairs, même si une photosynthèse nette plus élevée est à souligner aux doses de 30 et 60 mM NaCl chez la variété rouge, ce qui pourrait donc concorder avec l'augmentation de biomasse foliaire observée pour ces mêmes traitements en comparaison aux plantes témoins. Il est, dans cette optique, surprenant de constater qu'à 30 mM de NaCl, les teneurs en sucres solubles sont minimales pour les deux variétés ce qui suggère que les sucres produits par la photosynthèse sont directement utilisés par la plante. Amirjani (2011) a observé une augmentation significative de la teneur en sucres des parties aériennes de *Oryza sativa* suite à une exposition à la salinité et cette accumulation a également été reportée dans un grand nombre d'autres espèces végétales. Cette accumulation pourrait résulter d'une diminution de la demande en carbone de la plante ou d'une nécessité d'ajustement osmotique pour tolérer le stress salin. Une accumulation cytoplasmique de sucres pourrait réprimer l'expression de la Rubisco, donc réduire la photosynthèse réalisée par la plante et ainsi limiter la croissance de la plante (Amirjani, 2011). Dans le cas de *A. cruentus*, une diminution significative de la teneur en sucres solubles totaux est observable chez les plantes exposées à un faible stress salin en comparaison aux plantes témoins. Ensuite, au fur et à mesure que l'intensité du stress augmente, la teneur foliaire en sucres solubles augmente également. Dans le cas de *A. cruentus* cette tendance semble effectivement être le résultat d'une diminution des besoins carbonés pour la croissance, puisque celle-ci semble être stimulée par un faible stress salin et amoindrie par des stress salins plus importants. Les résultats de la photosynthèse nette semblent confirmer cette tendance dans le cas de la variété rouge puisqu'elle est maximale à 30 mM de NaCl mais pas dans le cas de la variété verte.

Selon Munns et Tester (2008) et Flowers et al. (2019), il est cependant difficile de déterminer si une augmentation de l'activité photosynthétique est une cause ou une conséquence d'une stimulation de la croissance induite par de faibles doses de NaCl chez les plantes halophytes. Dans la présente expérience, la photosynthèse nette n'est pas corrélée linéairement à la conductance stomatique ($r^2= 0,16$) ce qui conduit à penser que des paramètres non-stomatiques sont susceptibles de conditionner l'activité photosynthétique en présence de NaCl chez *A. cruentus*.

Comme ce qui a été observé dans le cadre de ce travail, une augmentation significative de l'efficacité d'utilisation de l'eau (A/E) a également été observée avec l'augmentation du stress salin subi par les amarantes lors de l'étude réalisée par Gandonou et al. (2018). De manière globale, l'efficacité d'utilisation de l'eau des deux variétés augmente proportionnellement à l'intensité du stress salin appliqué, excepté entre les plantes témoins de la variété verte et celles exposées à 30 mM de NaCl. Cette augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau parallèlement à l'augmentation de la salinité du milieu de culture pourrait apparaître comme une stratégie de résistance mise en place par *A. cruentus* pour faire face à ce stress abiotique (Gandonou et al., 2018). Il s'agit cependant d'une réponse assez commune, même chez les plantes glycophytes, qui résulte du fait que la photosynthèse est moins inhibée par une réduction de la conductance stomatique que la transpiration instantanée (Lutts, communication personnelle).

La synthèse de composés osmoprotecteurs par *Amaranthus cruentus*

La proline et la glycine bêtaïne sont, parmi d'autres composés, qualifiées d'osmoprotecteurs parce que l'une de leur propriété est de protéger les composants cellulaires de la déshydratation. Ces composés s'accumulent dans les plantes soumises à des stress environnementaux et jouent également un rôle dans l'ajustement osmotique visant à réduire le potentiel hydrique de la plante afin de maintenir un gradient favorable à l'absorption d'eau (Ashraf et Foolad, 2007).

La proline libre augmente de façon importante pratiquement chez toutes les espèces d'angiospermes confrontées à un stress hydrique ou à un stress salin. Les teneurs en proline libre ont généralement tendance à être supérieures dans les espèces résistantes à la salinité que dans celles qui sont plus sensibles (Ashraf et Foolad, 2007). Il est important de préciser que la méthode spectrométrique de dosage de la proline ne dose que la proline libre tandis que celle de dosage des acides aminés par HPLC, également réalisée dans le cadre de ce travail, dose la proline libre ainsi que celle incorporée dans les protéines. Les résultats obtenus par les deux méthodes ne sont dès lors pas similaires ni comparables. La teneur en proline libre dans les plantes témoins de la variété rouge est exceptionnellement élevée par rapport à celles observées dans les plantes exposées à la salinité. Puisque, selon les informations recensées dans la littérature, la teneur en proline libre s'accumule généralement en réponse à l'exposition à un stress abiotique (Ashraf et Foolad, 2007), une répétition du dosage de la proline libre sur les échantillons étudiés est en cours de réalisation au laboratoire GRPV.

La glycine bêtaïne est un composé d'ammonium quaternaire qui peut s'accumuler dans les plantes en réponse à un stress, principalement dans les espèces tolérantes à la salinité. Celle-ci est synthétisée dans les chloroplastes à partir de la choline. Ce composé permet notamment une protection de la membrane thylakoïde et contribue donc à maintenir l'efficacité photosynthétique en cas de stress environnemental (Chen et Murata, 2008). L'activité

photosynthétique est un des processus métaboliques les plus sensibles au stress salin. Ce dernier provoque notamment une diminution de la teneur foliaire en chlorophylle et des dégâts à la membrane thylakoïde en altérant sa composition et sa fluidité, ce qui a comme résultat de diminuer les capacités photosynthétiques de la plante (Tian et al., 2017). Tian et al. (2017) a montré que la surproduction de glycine bêtaïne par la plante permettait de contrer les effets délétères de la salinité sur son activité photosynthétique, par protection de la membrane thylakoïde mais aussi par maintien de la teneur foliaire en chlorophylle et stabilisation structurelle de la protéine D1.

Contrairement à celle de la proline, la synthèse de glycine bêtaïne n'est pas universelle dans le monde végétal et de nombreuses espèces économiquement importantes comme le riz ou la tomate sont incapables d'en produire. Toutes les Amaranthacées sont capables d'en produire et l'accumulation de proline et de glycine bêtaïne peut se produire simultanément chez ces espèces, dans des proportions qui varient selon les populations et selon les caractéristiques de leur habitat (Hassine et al., 2008). Dans le cadre de ce travail, ce sont les composés d'ammonium quaternaires totaux qui ont été dosés par la méthode spectrométrique utilisée. Cependant, selon Rhodes et Hanson (1993), la glycine bêtaïne est le composé d'ammonium quaternaire largement majoritaire chez les Amaranthacées. Dès lors, tout en gardant bien à l'esprit qu'il est possible que d'autres composés d'ammonium quaternaires soient présents, une simplification peut être faite afin de considérer que ce dosage permet une estimation de la teneur foliaire en glycine bêtaïne. Une augmentation significative de la teneur foliaire en glycine bêtaïne a donc été observée avec l'augmentation de l'intensité du stress salin. Les taux de photosynthèse nette étant relativement bien maintenus malgré l'exposition des *Amaranthus cruentus* à des doses de 30, 60 et 90 mM de NaCl, une hypothèse pourrait être que l'augmentation des teneurs en glycine bêtaïne participe à la protection de ce métabolisme photosynthétique. L'accumulation de glycine bêtaïne est proportionnelle à l'intensité du stress salin chez les deux variétés ce qui renforce l'hypothèse d'une intervention directe de ce composé dans les stratégies de résistance. Les teneurs en choline, précurseur de la glycine bêtaïne augmente de façon importante chez la variété rouge mais pas chez la verte. Cette observation amène l'hypothèse que, chez la variété rouge, la conversion de choline en bêtaïne aldéhyde puis en glycine bêtaïne par la choline monooxygénase constitue le principal facteur limitant.

La variété rouge de Amaranthus cruentus gère efficacement le stress oxydatif

Outre la toxicité minérale qu'il génère et le stress hydrique qu'il engendre, le stress salin induit également la production de composés d'oxygène actif : la capacité de la plante à mettre en place des barrières antioxydantes visant à la prévention de ce stress oxydatif peut donc conditionner son niveau de résistance à la salinité (Miller et al., 2010). Une augmentation des teneurs en composés ayant des propriétés antioxydantes est généralement attendue suite à

Discussion

l'exposition d'une plante à un stress abiotique. En effet, les antioxydants participent à la défense de la plante contre les dégâts qui pourraient être provoqués par les dérivés réactifs d'oxygène, lesquels sont produits en plus grande quantité lorsque la plante est exposée à des stress environnementaux (Ksouri et al., 2007).

La capacité antioxydante totale (fraction hydrophile) des variétés verte et rouge diminuent cependant fortement avec l'intensité du stress salin. Cette diminution se produit déjà à un stress salin faible chez la variété verte tandis que la variété rouge n'est impactée qu'à un stress salin élevé. Ceci pourrait rendre compte d'une incapacité relative de la variété verte à gérer le stress oxydatif secondaire induit par le NaCl. Les antioxydants ayant été dosés dans le cadre de ce travail sont les polyphénols totaux, les flavonoïdes totaux, les anthocyanes totales, le glutathion, la vitamine C et les tocophérols. Il est difficile de rattacher cette réduction à la réduction en un composé antioxydant précis : ni l'évolution des teneurs en glutathion, ni l'évolution des teneurs en ascorbate, ni en polyphénols ou encore en flavonoïdes ne peuvent expliquer cette différence de réponse antioxydante au stress salin constatée entre les deux variétés. La principale différence entre les deux variétés concerne les teneurs en anthocyanes beaucoup plus importantes chez la variété rouge et qui augmentent même à un stress salin élevé alors même que les propriétés antioxydantes de ces composés ont déjà été soulignées (Chaves-Silva et al., 2018). De plus, le rapport GSH:GSSG fournit une information sur le niveau de stress oxydatif auquel la cellule est confrontée. Une diminution de ce rapport indique que la cellule est soumise à un stress plus important (Noctor et al., 2012). Dans le cas de *A. cruentus*, même si les résultats ne sont pas significatifs, un pic à 30 mM de NaCl est observé chez les deux variétés, ce qui suggère une bonne acclimatation des deux variétés à un environnement faiblement salin.

La capacité antioxydante totale (fraction hydrophobe) est plutôt constante entre les plantes témoins et celles exposées à 30 et 60 mM de NaCl mais affiche une forte diminution à 90 mM de NaCl pour les deux variétés. Ces résultats ne correspondent pas tout à fait avec les teneurs en tocophérols totaux mesurées, ce qui suggère que d'autres composés antioxydants n'ayant pas été dosés dans le cadre de ce travail pourraient jouer un rôle dans cette fraction hydrophobe.

Il est dès lors possible de conclure que *Amaranthus cruentus* a des comportements de plante halophyte qui confirment sa bonne résistance à la salinité et son intérêt potentiel pour l'exploitation de sols salins. Les différences entre variétés, sans être très marquées, suggèrent que la variété rouge est plus résistante à la salinité que la variété verte.

2.2. Impact de la salinité sur les propriétés nutritionnelles des feuilles

Teneurs en minéraux

Le stress salin appliqué aux amarantes a eu un effet significatif sur les teneurs foliaires en sodium, potassium, calcium, fer, magnésium, manganèse et phosphore. Une tendance se dégage également des teneurs en zinc. Tout comme reporté par Turhan et Eris (2005) pour des plants de fraises, les teneurs en cuivre ne sont quant à elles pas impactées de manière notable.

Sodium Le stress salin appliqué à *Amaranthus cruentus* a provoqué une augmentation significative des teneurs foliaires en Na⁺. Or, comme mentionné dans le Tableau 32, la WHO (2012b) recommande une consommation journalière de sodium inférieure à 2 g, ce qui correspond à une réduction de la consommation journalière actuelle. Les amarantes exposées à un stress salin présentent cependant des teneurs foliaires en Na⁺ très hautes en comparaison à ces recommandations. Ce stress abiotique impacte donc négativement la valeur nutritionnelle des deux variétés de *A. cruentus* feuille au niveau de leur teneur en sodium (Tableau 36).

Tableau 36 : Impact de la salinité sur la valeur nutritionnelle en sodium des variétés verte et rouge de *Amaranthus cruentus*.

Traitement	Variété verte		Variété rouge	
	mg Na ⁺ / 25,08 g MS	% de 2g	mg Na ⁺ / 25,08 g MS	% de 2 g
S30	71,5	3,6	37,6	1,9
S60	172,5	8,6	97,7	4,9
S90	468,2	23,4	363,1	18,2

Potassium Comme spécifié dans le Tableau 32, la WHO (2012a) recommande des apports en potassium journaliers minimaux de 3,51 g, ce qui équivaut à une augmentation des consommations actuelles. Les teneurs en potassium dans les feuilles d'amarante analysées ont tendance à être plus élevées chez celles ayant été soumises à un faible stress salin. Un environnement faiblement salin serait donc favorable quant aux apports nutritionnels en K⁺.

Calcium Dans la littérature, chez des espèces autres que *A. cruentus*, la salinité a généralement pour effet de diminuer les teneurs foliaires en calcium (Abdelhamid et al., 2013; Stamatakis et al.; Trajkova et al., 2006). Pour les deux variétés considérées, les résultats obtenus montrent également une diminution des teneurs en Ca²⁺ avec l'augmentation de l'intensité du stress salin et donc une diminution de leur intérêt nutritionnel pour les apports en calcium.

Fer Turhan et Eris (2005) ont observé une augmentation significative des teneurs foliaires en fer de plants de fraises exposés à des faibles doses de salinité puis une diminution de ce paramètre à des doses de sel plus importantes. La même constatation a été réalisée par Wouyou et al. (2017b) chez la variété *Locale* de *A. cruentus*. Bien que la différence entre les

Discussion

valeurs mesurées chez les plantes témoins et chez celles exposées à des faibles doses de sel ne soit pas significative, la même tendance se dégage des résultats récoltés dans le cadre de ce travail pour la variété *Locale*, ce qui est très intéressant du point de vue nutritionnel tout en valorisant un sol faiblement salin. En revanche, dans le cas de la variété rouge, la teneur foliaire en fer diminue avec l'augmentation de l'intensité du stress salin, sans passer par une augmentation à 30 mM de NaCl.

Magnésium Selon Parida et Das (2005), la salinité engendre généralement une diminution des teneurs foliaires en magnésium. Les résultats obtenus sur les variétés verte et rouge de *A. cruentus* montrent à l'inverse des teneurs en magnésium plus élevées dans les feuilles des amarantes exposées à des traitements salins faible et élevé que dans celles des témoins. Les teneurs en magnésium des plantes témoins sont pourtant déjà très élevées par rapport aux recommandations nutritionnelles journalières.

Manganèse Les teneurs foliaires en Mn chez les variétés verte et rouge de *A. cruentus* sont significativement plus faibles dans les plantes exposées à des traitements salins moyens ou élevés que dans les plantes témoins ou celles exposées à un faible stress salin. Une réduction significative des teneurs des feuilles en Mn^{2+} avait également été reportée chez *Bruguiera parviflora* par Parida et al. (2004).

Phosphore Selon Chiroma et al. (2008), la teneur en phosphore des parties aériennes de *Amaranthus tricolor* ne varie pas en fonction de l'intensité du stress salin appliqué aux plantes. Les résultats du présent travail ont cependant révélé une teneur foliaire en cet élément minéral significativement plus haute dans les plantes exposées à un faible stress salin que dans les témoins et celles soumises à des stress plus importants.

Zinc Dans la plupart des cas, les teneurs en zinc des parties aériennes sont augmentées par l'application d'un stress salin aux végétaux. Une réduction des teneurs foliaires en zinc, comme celle observée chez les variétés verte et rouge de *A. cruentus*, avait néanmoins déjà été observée chez la luzerne (Turhan et Eris, 2005).

L'application d'un stress salin élevé impacte donc d'une manière générale négativement la valeur nutritionnelle en minéraux des deux variétés de *Amaranthus cruentus*, mis à part dans le cas du cuivre et du magnésium. Cependant, un environnement faiblement salin permet d'augmenter les teneurs foliaires en potassium, phosphore et magnésium pour les deux variétés ainsi qu'en fer pour la variété verte uniquement.

Teneurs en protéines

Protéines totales La salinité peut causer une altération du profil foliaire en protéines de la plante, ce qui suggère que ce stress abiotique peut influencer sur le métabolisme protéique cellulaire, par exemple par stimulation de l'expression de protéines spécifiques impliquées dans la tolérance au stress salin ou par dégradation d'ARN (Jamil et al., 2012; Wahid et al., 2007). Selon la méthode de Bradford, la teneur foliaire en protéines n'est pas significativement affectée par le stress salin subi par la plante, celle-ci semble globalement constante d'un traitement à l'autre, pour les deux variétés. Selon l'estimation de cette teneur en protéines par addition des teneurs en acides aminés déterminées par HPLC, au sein de la variété rouge, la même régularité entre les teneurs en protéines des feuilles des amarantes exposées aux différents traitements est observable. En revanche, au sein de la variété verte, une tendance à la diminution de la teneur protéique des feuilles avec l'augmentation du stress salin se dégage des résultats obtenus. Selon Jamil et al. (2012), le fait que la salinité altère la performance du métabolisme des ARN est bien connu. En effet, d'une part, l'accumulation d'ions sodium favorise la dégradation des ARN *in vitro*. *In vivo*, l'induction de la dégradation de l'ARN dépend également de l'accumulation cellulaire relative des ions Na⁺ par rapport aux concentrations en ARN (Jamil et al., 2012; Rauser et Hanson, 1966). Une réduction de la teneur en ARN peut engendrer une diminution de la teneur protéique puisque l'ARN est impliqué dans le processus de synthèse des protéines (Jamil et al., 2012). D'autre part, Jamil et al. (2012) a également observé des modifications significatives dans le profil protéique des plantes exposées à la salinité par rapport aux témoins. La synthèse de certaines protéines peut être stimulée tandis qu'elle peut être inhibée pour d'autres (Parida et Das, 2005). Enfin, la salinité induit des processus de sénescence foliaire qui se marquent par une activation des protéases.

Profil en acides aminés Hussein et al. (2007) a observé, chez le maïs, des teneurs en tous les acides aminés réduites par application d'une contrainte saline à la plante, excepté pour la glycine et la proline. Au sein des feuilles de la variété verte, les teneurs en tous les acides aminés sont cependant réduites par le stress salin, y compris la glycine et la proline. La variété rouge ne semble pas affectée de la même manière que la verte puisque les teneurs en tous les acides aminés ont effectivement tendance à diminuer par application d'un faible stress salin mais celles-ci remontent à des salinités plus importantes et reviennent presque au niveau des témoins à 90 mM de NaCl. Hussein et al. (2007) a mis en évidence que l'application exogène d'acide salicylique permettait d'augmenter les teneurs foliaires du maïs en acides aminés, même en cas de stress salin. Dans le cadre de ce travail, la variété rouge présente une moindre tendance à la diminution des teneurs foliaires en acides aminés. Cela pourrait donc être dû à ses teneurs foliaires en acide salicylique, plus élevées que celles de la variété verte.

Teneurs en antioxydants

Globalement, la capacité antioxydante, et donc les teneurs en antioxydants, diminuent avec l'augmentation de la salinité, pour les deux variétés. Cette diminution se produit à un stress salin faible pour la variété verte. La variété rouge, quant à elle, maintient des bonnes teneurs en antioxydants jusqu'à un stress salin moyen, avant de présenter également une diminution de sa capacité antioxydante à un stress élevé. **Du point de vue des antioxydants, la variété rouge présenterait donc à priori un meilleur potentiel en tant qu'aliment fonctionnel cultivé sur des sols salins que la variété verte.**

La salinité impacte donc plutôt négativement la valeur nutritionnelle minérale et protéique des deux variétés de *Amaranthus cruentus*, bien qu'une faible dose de sel augmente les teneurs foliaires en certains éléments minéraux. A l'inverse, les propriétés antioxydantes de cette espèce sont maintenues face au stress salin, surtout chez la variété *Red Sudan*. Une consommation d'un mélange de feuilles des variétés verte et rouge ayant été cultivées dans un environnement faiblement salin semble dès lors être un bon compromis, d'autant plus qu'une faible dose de NaCl stimule la production de biomasse foliaire qui est ici le paramètre de croissance d'intérêt.

Conclusions et perspectives

Les objectifs de ce travail portant sur l'étude de deux variétés (*Locale* et *Red Sudan*) de *Amaranthus cruentus* cultivées en milieu salin étaient multiples. D'une part, les propriétés nutritionnelles des feuilles des plantes témoins ont été investiguées. D'autre part, les impacts de la salinité sur la croissance, sur les aspects physiologiques et sur la valeur nutritionnelle des deux variétés ont été mis en évidence.

Premièrement, les données récoltées dans le cadre du présent travail ont permis de montrer que la variété verte de *A. cruentus* semble plus apte que la variété rouge à soutenir la sécurité alimentaire en termes d'apports en éléments minéraux. Les teneurs foliaires en tous les minéraux, excepté en sodium dont une baisse des apports est d'ailleurs recommandée par la WHO, sont en effet plus élevées chez cette première. La valeur protéique de la variété verte s'est également révélée supérieure, aussi bien en termes de teneur en protéines totales qu'en termes d'indice chimique. En revanche, la variété *Red Sudan* présente des propriétés antioxydantes plus élevées que la *Locale*, lesquelles sont à attribuer notamment à ses teneurs en polyphénols ainsi qu'en vitamines C et E.

Deuxièmement, les paramètres mesurés montrent dans l'ensemble que des faibles doses de sel stimulent la croissance de *Amaranthus cruentus*. La production de biomasse foliaire, paramètre d'intérêt dans le cadre d'une consommation de l'amarante en tant que légume feuille, est en effet plus importante chez les plantes soumises à un stress salin de 30 mM de NaCl que chez les témoins ou celles exposées à des niveaux de salinité plus élevés.

Troisièmement, toute une série de mécanismes de résistance sont mis en place par *A. cruentus* afin de faire face à ce stress abiotique. En effet, la conductance stomatique et la transpiration instantanée montrent une diminution significative face à l'augmentation du stress salin. La photosynthèse nette est quant à elle plutôt bien maintenue chez les deux variétés, ce qui pourrait être permis notamment par l'augmentation de production de glycine bêtaïne. Une augmentation significative de l'efficacité de l'utilisation de l'eau est également une stratégie de résistance mise en place par *A. cruentus*.

Enfin, la valeur nutritionnelle en minéraux de *A. cruentus* est globalement diminuée par l'exposition à un stress salin élevé. En revanche, à une dose de 30 mM de NaCl, les teneurs foliaires de *Amaranthus cruentus* en potassium, phosphore et magnésium pour les deux variétés ainsi qu'en fer chez la variété verte uniquement montrent une augmentation. Les teneurs foliaires en protéines ne semblent pas être impactées chez la variété *Red Sudan* tandis qu'une tendance à la diminution face à la salinité se dégage de la variété *Locale*. En ce qui concerne la capacité antioxydante de *Amaranthus cruentus*, elle est maintenue jusqu'à un stress salin élevé chez la variété rouge alors qu'une diminution est déjà observable à un faible stress salin chez la variété verte.

Suite à l'ensemble de ces observations, une consommation d'un mélange de feuilles des variétés verte et rouge ayant été cultivées dans un environnement faiblement salin semble être la combinaison la plus adéquate pour soutenir la sécurité alimentaire et promouvoir la santé des consommateurs tout en encourageant la valorisation de sols touchés par des problèmes de salinité.

Une nouvelle étude, menée dans les mêmes conditions que celles décrites dans ce travail, sur les variétés *Locale* et *Red Sudan* de *Amaranthus cruentus* pourrait être pertinente dans le but de réaliser certains dosages. Des mesures de teneurs foliaires en minéraux et en proline libres seraient intéressantes afin de confirmer les tendances observées dans le cadre de ce travail. De plus, une détermination des teneurs en tryptophane permettrait de compléter les profils en acides aminés essentiels des deux variétés étudiées. En outre, un dosage des protéines totales par la méthode de Lowry ou de Kjeldahl pourrait remédier aux incohérences observées au sein même de ce travail. Enfin, des dosages des teneurs en phytates et en fibres seraient pertinentes pour venir compléter cette étude.

D'une manière plus large, un certain nombre d'étapes sont encore nécessaires avant d'envisager une expansion de la culture de *Amaranthus cruentus* sur le terrain. La mise en lumière de ses propriétés nutritionnelles et de ses capacités de résistance à la salinité fait en effet partie d'un processus bien plus large. La mise en lumière de zones géographiques adéquates pour sa culture et la sélection de cultivars à hauts rendements adaptés à ces régions sont nécessaires. Des recherches portant sur son mode de culture devront également être réalisées puisque cet aspect de l'amarante feuille est encore très peu étudié.

Références bibliographiques

- Abdelhamid, M.T., Mervat Sh, S., Urs, S., and Abdel-Kareem M., E.-S. (2013). Interactive effects of salinity stress and nicotinamide on physiological and biochemical parameters of faba bean plant. *Acta Biológica Colombiana* 18, 499–510.
- Aberley-Bonnin, D., Ben-Hamet-Louati, I., Laurenti, P., Ben-Ahmed, K., and Bouteau, F. (2019). *Cakile maritima*, a promising model for halophyte studies and a putative cash crop for saline agriculture. In *Advances in Agronomy*, pp. 45–78.
- Achigan-Dako, E.G., Sogbohossou, O.E.D., and Maundu, P. (2014). Current knowledge on *Amaranthus* spp.: research avenues for improved nutritional value and yield in leafy amaranths in sub-Saharan Africa. *Euphytica* 197, 303–317.
- Acosta-Motos, J.R., Ortuño, M.F., Bernal-Vicente, A., Diaz-Vivancos, P., Sanchez-Blanco, M.J., and Hernandez, J.A. (2017). Plant Responses to Salt Stress: Adaptive Mechanisms. *Agronomy* 7, 18.
- Alba, E. (Basilicata U., Polignano, G.B. (Consiglio N. delle R., and Notarnicola, L. (Bari U. (Italy) D. di S.G. e M. (1997). Yield stability in a set of amaranth entries in Southern Italy [*Amaranthus* spp. - Apulia]. *Italian Journal of Agronomy (Italy)*.
- Albacete, A., Ghanem, M.E., Martínez-Andújar, C., Acosta, M., Sánchez-Bravo, J., Martínez, V., Lutts, S., Dodd, I.C., and Pérez-Alfocea, F. (2008). Hormonal changes in relation to biomass partitioning and shoot growth impairment in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *J Exp Bot* 59, 4119–4131.
- Alemayehu, F.R., Bendevis, M.A., and Jacobsen, S.-E. (2014). The Potential for Utilizing the Seed Crop Amaranth (*Amaranthus* spp.) in East Africa as an Alternative Crop to Support Food Security and Climate Change Mitigation. *Journal of Agronomy and Crop Science* 201, 321–329.
- Alercia, A. (2013). Nutritious underutilized species - Amaranth (*Amaranthus cruentus* L.). *Bioversity International*.
- Al-Karaki, G.N. (2000). Growth, sodium, and potassium uptake and translocation in salt stressed tomato. *Journal of Plant Nutrition* 23, 369–379.
- Almansouri, M., Kinet, J.-M., and Lutts, S. (2001). Effect of salt and osmotic stresses on germination in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Plant and Soil* 231, 243–254.
- Alvarez-Jubete, L., Arendt, E.K., and Gallagher, E. (2010). Nutritive value of pseudocereals and their increasing use as functional gluten-free ingredients. *Trends in Food Science & Technology* 21, 106–113.
- Amirjani, M.R. (2011). Effect of salinity stress on growth, sugar content, pigments and enzyme activity of rice. *International Journal of Botany* 7, 73–81.
- Amukali, O., Obadoni, B.O., and Mensah, J.K. (2015). Effects of different NaCl Concentrations on germination and seedling growth of *Amaranthus hybridus* and *Celosia argentea*. *African Journal of Environmental Science and Technology* 9, 301-306–306.
- Andre, C.M., Larondelle, Y., and Evers, D. (2010). Dietary Antioxidants and Oxidative Stress from a Human and Plant Perspective: A Review. *Current Nutrition & Food Science* 6, 2–11.
- Angel Huerta-Ocampo, J., and Paulina Barba de la Rosa, A. (2011). Amaranth: A Pseudo-Cereal with Nutraceutical Properties. *Current Nutrition & Food Science* 7, 1–9.
- Anses - Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail (2019). Vitamine A & caroténoïdes provitaminiques.

- Aruoma, O.I. (2003). Methodological considerations for characterizing potential antioxidant actions of bioactive components in plant foods. *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis* 523–524, 9–20.
- Asada, K. (1992). Ascorbate peroxidase – a hydrogen peroxide-scavenging enzyme in plants. *Physiologia Plantarum* 85, 235–241.
- Ashraf, M. (2004). Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 199, 361–376.
- Ashraf, M., and Foolad, M.R. (2007). Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany* 59, 206–216.
- Aufhammer, W., and Kübler, E. (1998). Investigations of the agronomical value of the cereals millet (*Panicum milleaceum*), canary grass (*Phalaris canariensis*) and the pseudocereals buckwheat (*Fagopyrum esculentum*), quinoa (*Chenopodium quinoa*) and amaranth (*Amaranthus* sp.). *Bodenkultur* 49, 159–169.
- Bailey, R.L., Jr, K.P.W., and Black, R.E. (2015). The Epidemiology of Global Micronutrient Deficiencies. *ANM* 66, 22–33.
- Barba de la Rosa, A.P., Fomsgaard, I.S., Laursen, B., Mortensen, A.G., Olvera-Martínez, L., Silva-Sánchez, C., Mendoza-Herrera, A., González-Castañeda, J., and De León-Rodríguez, A. (2009). Amaranth (*Amaranthus hypochondriacus*) as an alternative crop for sustainable food production: Phenolic acids and flavonoids with potential impact on its nutraceutical quality. *Journal of Cereal Science* 49, 117–121.
- Bates, L.S., Waldren, R.P., and Teare, I.D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil* 39, 205–207.
- Belton, P.S., and Taylor, J.R.N. (2002). *Pseudocereals and Less Common Cereals: Grain Properties and Utilization Potential* (Springer Science & Business Media).
- Berganza, B.E., Moran, A.W., Rodríguez, G.M., Coto, N.M., Santamaría, M., and Bressani, R. (2003). Effect of variety and location on the total fat, fatty acids and squalene content of amaranth. *Plant Foods Hum Nutr* 58, 1–6.
- Berges, J.A., Fisher, A.E., and Harrison, P.J. (1993). A comparison of Lowry, Bradford and Smith protein assays using different protein standards and protein isolated from the marine diatom *Thalassiosira pseudonana*. *Marine Biology* 115, 187–193.
- Bligh, E.G., and Dyer, W.J. (1959). A Rapid Method of Total Lipid Extraction and Purification. *Can. J. Biochem. Physiol.* 37, 911–917.
- Blumwald, E. (2000). Sodium transport and salt tolerance in plants. *Current Opinion in Cell Biology* 12, 431–434.
- Bohnert, H.J., and Jensen, R.G. (1996). Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends in Biotechnology* 14, 89–97.
- Bradford, M.M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72, 248–254.
- Brenner, D.M., Baltensperger, D.D., Kulakow, P.A., Lehmann, J.W., Myers, R.L., Slabbert, M.M., and Sleugh, B.B. (2000). Genetic resources and breeding of *Amaranthus*. *Plant Breeding Reviews* 19, 227–285.
- Brugnoli, E., and Lauteri, M. (1991). Effects of Salinity on Stomatal Conductance, Photosynthetic Capacity, and Carbon Isotope Discrimination of Salt-Tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) and Salt-Sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) C3 Non-Halophytes. *Plant Physiology* 95, 628–635.

- von Caemmerer, S., and Farquhar, G.D. (1981). Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153, 376–387.
- Caselato-Sousa, V.M., and Amaya-Farfán, J. (2012). State of Knowledge on Amaranth Grain: A Comprehensive Review. *Journal of Food Science* 77, R93–R104.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., and Pereira, J.S. (2003). Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. *Functional Plant Biol.* 30, 239–264.
- Chaves-Silva, S., Santos, A.L. dos, Chalfun-Júnior, A., Zhao, J., Peres, L.E.P., and Benedito, V.A. (2018). Understanding the genetic regulation of anthocyanin biosynthesis in plants – Tools for breeding purple varieties of fruits and vegetables. *Phytochemistry* 153, 11–27.
- Cheeseman, J. (2016). Food Security in the Face of Salinity, Drought, Climate Change, and Population Growth. (Elsevier), pp. 111–123.
- Cheeseman, J.M. (2014). The evolution of halophytes, glycophytes and crops, and its implications for food security under saline conditions. *New Phytologist* 206, 557–570.
- Chen, T.H.H., and Murata, N. (2008). Glycinebetaine: an effective protectant against abiotic stress in plants. *Trends in Plant Science* 13, 499–505.
- Chiroma, A.M., Abubakar, A., and Saddiq, A.M. (2008). Concentration of NaCl as It Affects Emergence, Early Growth, and Nutrient Composition of Amaranthus. *International Journal of Vegetable Science* 13, 65–74.
- Colmendaes De Ruiz, A.S., and Bressani, R. (1990). Effect of Germination on the Chemical Composition and Nutritive Value of Amaranth Grain. *Cereal Chemistry* 67, 519–522.
- Conseil Supérieur de la Santé (2016). Recommandations nutritionnelles pour la Belgique.
- Czaplicki, S., Ogrodowska, D., Derewiaka, D., Tańska, M., and Zadernowski, R. (2011). Bioactive compounds in unsaponifiable fraction of oils from unconventional sources. *European Journal of Lipid Science and Technology* 113, 1456–1464.
- Das, S. (2012). Taxonomical observation on the grain amaranths and new varieties of *Amaranthus cruentus* (Amaranthaceae). *Nordic Journal of Botany* 30, 412–420.
- Das, S. (2016). Evolution of Sexuality in Amaranths. In *Amaranthus: A Promising Crop of Future*, S. Das, ed. (Singapore: Springer Singapore), pp. 147–151.
- Diplock, A.T., Charuleux, J.-L., Crozier-Willi, G., Kok, F.J., Rice-Evans, C., Roberfroid, M., Stahl, W., and Viña-Ribes, J. (1998). Functional food science and defence against reactive oxidative species. *British Journal of Nutrition* 80, S77–S112.
- Ebert, A.W. (2014). Potential of Underutilized Traditional Vegetables and Legume Crops to Contribute to Food and Nutritional Security, Income and More Sustainable Production Systems. *Sustainability* 6, 319–335.
- Eitzinger, J., Orlandini, S., Stefanski, R., and Naylor, R.E.L. (2010). Climate change and agriculture: introductory editorial. *The Journal of Agricultural Science* 148, 499–500.
- Escudero, N.L., Albarracín, G.J., López, R.V.L., and Giménez, M.S. (2011). Antioxidant Activity and Phenolic Content of Flour and Protein Concentrate of *Amaranthus Cruentus* Seeds. *Journal of Food Biochemistry* 35, 1327–1341.
- Estañ, M.T., Martínez-Rodríguez, M.M., Pérez-Alfocea, F., Flowers, T.J., and Bolarin, M.C. (2005). Grafting raises the salt tolerance of tomato through limiting the transport of sodium and chloride to the shoot. *J Exp Bot* 56, 703–712.

- FAO (2008). Sécurité alimentaire: l'information pour l'action - Introduction aux concepts de la sécurité alimentaire.
- FAO (2009). Traditional Knowledge: the linkages with Sustainability, Food Security and Climate Change Impacts.
- FAO (2011). Dietary protein quality evaluation in human nutrition - Report of an FAO Expert Consultation 92.
- FAO (2012). Les cultures sous-utilisées sont essentielles pour relever les défis agricoles et alimentaires du futur, souligne M. Graziano da Silva.
- FAO (2015). État des ressources en sols du monde - Résumé technique.
- FAO (2016a). Adapter l'agriculture au changement climatique.
- FAO (2016b). Maize Rice Wheat A guide to sustainable cereal production.
- FAO (2017a). Agrobiodiversity for people and planet.
- FAO (2017b). L'avenir de l'alimentation et de l'agriculture : Tendances et défis.
- FAO (2018). L'état de la sécurité alimentaire et de la nutrition dans le monde (FAO).
- FAO Amarante.
- FAO/WHO (2001). Human Vitamin and Mineral Requirements (Bangkok, Thailand: Food and Nutrition Division).
- Farigoul, S. (2019a). Objectif 2 : Éliminer la faim, assurer la sécurité alimentaire, améliorer la nutrition et promouvoir l'agriculture durable.
- Farigoul, S. (2019b). Objectifs de développement durable.
- Fasuyi, A.O. (2006). Nutritional potentials of some tropical vegetable leaf meals: chemical characterization and functional properties. *African Journal of Biotechnology* 5, 49-53-53.
- Fasuyi, A.O. (2007). Bio-nutritional evaluations of three tropical leaf vegetables (*Telfairia occidentalis*, *Amaranthus cruentus* and *Talinum triangulare*) as sole dietary protein sources in rat assay. *Food Chemistry* 103, 757-765.
- Fasuyi, A.O., and Akindahunsi, A.O. (2009). Nutritional evaluation of *Amaranthus cruentus* leaf meal based broiler diets supplemented with cellulase/glucanase/xylanase enzymes. *American Journal of Food Technology* 4, 108-118.
- Flowers, T.J. (2004). Improving crop salt tolerance. *J Exp Bot* 55, 307-319.
- Flowers, T.J., Glenn, E.P., and Volkov, V. (2019). Could vesicular transport of Na⁺ and Cl⁻ be a feature of salt tolerance in halophytes? *Ann Bot* 123, 1-18.
- Foyer, C.H., and Noctor, G. (2013). Redox Signaling in Plants. *Antioxidants & Redox Signaling* 18, 2087-2090.
- Frison, E.A., Cherfas, J., and Hodgkin, T. (2011). Agricultural Biodiversity Is Essential for a Sustainable Improvement in Food and Nutrition Security. *Sustainability* 3, 238-253.
- Galluzzi, G., and López Noriega, I. (2014). Conservation and Use of Genetic Resources of Underutilized Crops in the Americas—A Continental Analysis. *Sustainability* 6, 980-1017.

- Gamel, T.H., Linssen, J.P., Alink, G.M., Mosallem, A.S., and Shekib, L.A. (2004). Nutritional study of raw and popped seed proteins of *Amaranthus caudatus* L and *Amaranthus cruentus* L. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 84, 1153–1158.
- Gamel, T.H., Linssen, J.P., Mesallam, A.S., Damir, A.A., and Shekib, L.A. (2006). Effect of seed treatments on the chemical composition of two amaranth species: oil, sugars, fibres, minerals and vitamins. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 86, 82–89.
- Gandonou, C.B., Hermann, P., Séraphin, A.Z., Agapit, D.W., Stanley, L., David, H.M., Françoise, A.K., and Armel, C.G.M. (2018). Effects of salinity stress on growth in relation to gas exchanges parameters and water status in amaranth (*Amaranthus cruentus*). *International Journal of Plant Physiology and Biochemistry* 10, 19–27.
- Ghanem, M.E., Elteren, J. van, Albacete, A., Quinet, M., Martínez-Andújar, C., Kinet, J.-M., Pérez-Alfocea, F., and Lutts, S. (2009). Impact of salinity on early reproductive physiology of tomato (*Solanum lycopersicum*) in relation to a heterogeneous distribution of toxic ions in flower organs. *Functional Plant Biol.* 36, 125–136.
- Gharbi, E., Martínez, J.-P., Benahmed, H., Hichri, I., Dobrev, P.I., Motyka, V., Quinet, M., and Lutts, S. (2017). Phytohormone profiling in relation to osmotic adjustment in NaCl-treated plants of the halophyte tomato wild relative species *Solanum chilense* comparatively to the cultivated glycophyte *Solanum lycopersicum*. *Plant Science* 258, 77–89.
- Glenn, E.P., Brown, J.J., and Blumwald, E. (1999). Salt Tolerance and Crop Potential of Halophytes. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18, 227–255.
- Guo, P., and Al-Khatib, K. (2003). Temperature effects on germination and growth of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*), Palmer amaranth (*A. palmeri*), and common waterhemp (*A. rudis*). *Weed Science* 51, 869–875.
- Gupta, V.K., and Thimba, D. (1992). Grain amaranth: A promising crop for marginal areas of Kenya. *Food Reviews International* 8, 51–69.
- Hamid, A.A., Aiyelaagbe, O.O., Usman, L.A., Ameen, O.M., and Lawal, A. (2010). Review Antioxidants: Its medicinal and pharmacological.
- Hanin, M., Ebel, C., Ngom, M., Laplaze, L., and Masmoudi, K. (2016). New Insights on Plant Salt Tolerance Mechanisms and Their Potential Use for Breeding. *Front. Plant Sci.* 7.
- Hassine, A.B., Ghanem, M.E., Bouzid, S., and Lutts, S. (2008). An inland and a coastal population of the Mediterranean xero-halophyte species *Atriplex halimus* L. differ in their ability to accumulate proline and glycinebetaine in response to salinity and water stress. *J Exp Bot* 59, 1315–1326.
- He, H.-P., Cai, Y., Sun, M., and Corke, H. (2002). Extraction and Purification of Squalene from *Amaranthus* Grain. *J. Agric. Food Chem.* 50, 368–372.
- Howden, S.M., Soussana, J.-F., Tubiello, F.N., Chhetri, N., Dunlop, M., and Meinke, H. (2007). Adapting agriculture to climate change. *PNAS* 104, 19691–19696.
- Hughes, J.D.A., and Ebert, A.W. (2013). Research and Development of Underutilized Plant Species: the Role of Vegetables in Assuring Food and Nutritional Security. *Acta Horticulturae* 79–92.
- Hussein, M.M., Balbaa, L.K., and Gaballah, M.S. (2007). Salicylic Acid and Salinity Effects on Growth of Maize Plants. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences* 3, 321–328.
- IPTRID, (Programme International pour la Technologie et la Recherche en Irrigation et Drainage) (2006). Extension de la salinisation et Stratégies de prévention et réhabilitation.

- Irakoze, W., Vanpee, B., Rufyikiri, G., Dailly, H., Nijimbere, S., and Lutts, S. (2019). Comparative effects of chloride and sulfate salinities on two contrasting rice cultivars (*Oryza sativa* L.) at the seedling stage. *Journal of Plant Nutrition* 42, 1001–1015.
- Jacobsen, S.-E., Itenov, K., and Mujica, A. (2002). Amaranto como un cultivo nuevo en el norte de Europa. *Agronomia Trop* 52, 109–119.
- Jamil, M., Ashraf, M., Rehman, S., Ahmad, M., and Rha, E.S. (2012). Salinity induced changes in cell membrane stability, protein and RNA contents. *African Journal of Biotechnology* 11, 6476-6483–6483.
- Jamriska, P. (Vyskumny U.R.V. (2002). Effect of variety and row spacing on stand structure and seed yield of amaranth. *Journal for agricultural sciences*.
- Jiang, Q., Christen, S., Shigenaga, M.K., and Ames, B.N. (2001). γ -Tocopherol, the major form of vitamin E in the US diet, deserves more attention. *Am J Clin Nutr* 74, 714–722.
- Johns, T., and Eyzaguirre, P.B. (2006). Linking biodiversity, diet and health in policy and practice. *Proceedings of the Nutrition Society* 65, 182–189.
- Johns, T., and Sthapit, B.R. (2004). Biocultural Diversity in the Sustainability of Developing-Country Food Systems. *Food Nutr Bull* 25, 143–155.
- Kahane, R., Hodgkin, T., Jaenicke, H., Hoogendoorn, C., Hermann, M., (Dyno) Keatinge, J.D.H., d’Arros Hughes, J., Padulosi, S., and Looney, N. (2013). Agrobiodiversity for food security, health and income. *Agron. Sustain. Dev.* 33, 671–693.
- Kauffman, C.S., and Weber, L.E. (1990). Grain amaranth. In *Advances in New Crops.*, (Portland, OR), pp. 127–139.
- Koyama, T. (2014). The roles of ethylene and transcription factors in the regulation of onset of leaf senescence. *Front. Plant Sci.* 5.
- Kris-Etherton, P.M., Hecker, K.D., Bonanome, A., Coval, S.M., Binkoski, A.E., Hilpert, K.F., Griel, A.E., and Etherton, T.D. (2002). Bioactive compounds in foods: their role in the prevention of cardiovascular disease and cancer. *The American Journal of Medicine* 113, 71–88.
- Kruger, N.J. (2009). The Bradford Method For Protein Quantitation. In *The Protein Protocols Handbook*, J.M. Walker, ed. (Totowa, NJ: Humana Press), pp. 17–24.
- Ksouri, R., Megdiche, W., Debez, A., Falleh, H., Grignon, C., and Abdelly, C. (2007). Salinity effects on polyphenol content and antioxidant activities in leaves of the halophyte *Cakile maritima*. *Plant Physiology and Biochemistry* 45, 244–249.
- Kumari, A., and Jha, B. (2019). Engineering of a novel gene from a halophyte: Potential for agriculture in degraded coastal saline soil. *Land Degradation & Development* 30, 595–607.
- Latham, M.C. (2001). Les vitamines. In *La Nutrition Dans Les Pays En Développement*, (FAO), p.
- Lemen, C. (1980). Allocation of reproductive effort to the male and female strategies in wind-pollinated plants. *Oecologia* 45, 156–159.
- León-Camacho, M., García-González, D.L., and Aparicio, R. (2001). A detailed and comprehensive study of amaranth (*Amaranthus cruentus* L.) oil fatty profile. *Eur Food Res Technol* 213, 349–355.
- Levigneron, A., Lopez, F., Vansuyt, G., Berthomieu, P., Fourcroy, P., and Casse-Delbart, F. (1995). Les plantes face au stress salin. *Cahiers Agricultures* 4, 263-273 (1).

- Li, J., Yang, W., Wang, Y., Li, Q., Liu, L., and Zhang, Z. (2018). Carbon Footprint and Driving Forces of Saline Agriculture in Coastally Reclaimed Areas of Eastern China: A Survey of Four Staple Crops. *Sustainability* *10*, 928.
- Liu, K., Fu, H., Bei, Q., and Luan, S. (2000). Inward Potassium Channel in Guard Cells As a Target for Polyamine Regulation of Stomatal Movements. *Plant Physiology* *124*, 1315–1326.
- Lopez, A., Cacoub, P., Macdougall, I.C., and Peyrin-Biroulet, L. (2016). Iron deficiency anaemia. *The Lancet* *387*, 907–916.
- Lucarini, A.C., and Kilikian, B.V. (1999). Comparative study of Lowry and Bradford methods: interfering substances. *Biotechnology Techniques* *13*, 149–154.
- Lucca, P., Hurrell, R., and Potrykus, I. (2002). Fighting Iron Deficiency Anemia with Iron-Rich Rice. *Journal of the American College of Nutrition* *21*, 184S-190S.
- Lutts, S., and Lefèvre, I. (2015). How can we take advantage of halophyte properties to cope with heavy metal toxicity in salt-affected areas? *Ann Bot* *115*, 509–528.
- Lutts, S., Kinet, J.M., and Bouharmont, J. (1995). Changes in plant response to NaCl during development of rice (*Oryza sativa* L.) varieties differing in salinity resistance. *J Exp Bot* *46*, 1843–1852.
- Lutts, S., Bouharmont, J., and Kinet, J.-M. (1999). Physiological Characterisation of Salt-resistant Rice (*Oryza sativa*) Somaclones. *Aust. J. Bot.* *47*, 835–849.
- Lynch, J., and Läuchli, A. (1985). Salt Stress Disturbs the Calcium Nutrition of Barley (*hordeum Vulgare* L.). *New Phytologist* *99*, 345–354.
- Maggio, A., Raimondi, G., Martino, A., and De Pascale, S. (2007). Salt stress response in tomato beyond the salinity tolerance threshold. *Environmental and Experimental Botany* *59*, 276–282.
- Maldonado-Cervantes, E., Huerta-Ocampo, J.A., Montero-Morán, G.M., Barrera-Pacheco, A., Espitia-Rangel, E., and Barba de la Rosa, A.P. (2014). Characterization of *Amaranthus cruentus* L. seed proteins by 2-DE and LC/MS–MS: Identification and cloning of a novel late embryogenesis-abundant protein. *Journal of Cereal Science* *60*, 172–178.
- Martirosyan, D.M., Miroshnichenko, L.A., Kulakova, S.N., Pogojeva, A.V., and Zoloedov, V.I. (2007). Amaranth oil application for coronary heart disease and hypertension. *Lipids in Health and Disease* *6*, 1.
- Miller, G., Suzuki, N., Ciftci-Yilmaz, S., and Mittler, R. (2010). Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant, Cell & Environment* *33*, 453–467.
- Mlakar, S.G. (2010). Grain amaranth as an alternative and perspective crop in temperate climate. *12*.
- Munns, R. (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment* *25*, 239–250.
- Munns, R., and Tester, M. (2008). Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology* *59*, 651–681.
- Musa, A., and Oladiran, J. (2011). Effect of heading on some micronutrients, anti-nutrients and toxic substances in *Amaranthus cruentus* grown in Minna, Niger State, Nigeria. *American Journal of Food and Nutrition* *1*, 147–154.
- Muthayya, S., Rah, J.H., Sugimoto, J.D., Roos, F.F., Kraemer, K., and Black, R.E. (2013). The Global Hidden Hunger Indices and Maps: An Advocacy Tool for Action. *PLOS ONE* *8*, e67860.
- Myers, R.L. (1996). Amaranth: New Crop Opportunity. In *Progress in New Crops*, (Alexandrie, VA), pp. 207–220.

- Nana, F.W., Hilou, A., Millogo, J.F., and Nacoulma, O.G. (2012). Phytochemical Composition, Antioxidant and Xanthine Oxidase Inhibitory Activities of *Amaranthus cruentus* L. and *Amaranthus hybridus* L. Extracts. *Pharmaceuticals* 5, 613–628.
- Noctor, G., Mhamdi, A., Chaouch, S., Han, Y., Neukermans, J., Marquez-Garcia, B., Queval, G., and Foyer, C.H. (2012). Glutathione in plants: an integrated overview. *Plant, Cell & Environment* 35, 454–484.
- Noctor, G., Reichheld, J.-P., and Foyer, C.H. (2018). ROS-related redox regulation and signaling in plants. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 80, 3–12.
- Nyam, K.L., Tan, C.P., Lai, O.M., Long, K., and Che Man, Y.B. (2009). Physicochemical properties and bioactive compounds of selected seed oils. *LWT - Food Science and Technology* 42, 1396–1403.
- Oatway, L., Vasanthan, T., and Helm, J.H. (2001). Phytic Acid. *Food Reviews International* 17, 419–431.
- Olaniyi, J.O. (2007). Evaluation of yield and quality performance of grain amaranth varieties in the Southwestern Nigeria. *Res. J. Agron.* 1, 42–45.
- Omafra (2012). *Promo-Cultures: Amarante grain.*
- Omami, E.N., Hammes, P.S., and Robbertse, P.J. (2006). Differences in salinity tolerance for growth and water-use efficiency in some amaranth (*Amaranthus* spp.) genotypes. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* 34, 11–22.
- Pal, M. (1973). Evolution and improvement of cultivated amaranths - I. Breeding system and inflorescence structure. *Theoretical and Applied Genetics* 38, 28–37.
- Parida, A.K., and Das, A.B. (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 60, 324–349.
- Parida, A.K., Das, A.B., and Mittra, B. (2004). Effects of salt on growth, ion accumulation, photosynthesis and leaf anatomy of the mangrove, *Bruguiera parviflora*. *Trees* 18, 167–174.
- Petropoulos, S.A., Karkanis, A., Martins, N., and Ferreira, I.C.F.R. (2018). Edible halophytes of the Mediterranean basin: Potential candidates for novel food products. *Trends in Food Science & Technology* 74, 69–84.
- Piasecka, A., Kachlicki, P., and Stobiecki, M. (2019). Analytical Methods for Detection of Plant Metabolomes Changes in Response to Biotic and Abiotic Stresses. *International Journal of Molecular Sciences* 20, 379.
- Pospisil, A., Pospisil, M., Varga, B., and Svečnjak, Z. (2006). Grain yield and protein concentration of two amaranth species (*Amaranthus* spp.) as influenced by the nitrogen fertilization. *European Journal of Agronomy* 25, 250–253.
- Pottosin, I., Velarde-Buendía, A.M., Bose, J., Zepeda-Jazo, I., Shabala, S., and Dobrovinskaya, O. (2014). Cross-talk between reactive oxygen species and polyamines in regulation of ion transport across the plasma membrane: implications for plant adaptive responses. *J Exp Bot* 65, 1271–1283.
- Programme Alimentaire Mondial des Nations Unies (2007). *Collection: La faim dans le monde - La faim et la santé.*
- Qian, J., and Kuhn, M. (1999). Characterization of *Amaranthus cruentus* and *Chenopodium quinoa* Starch. *Starch - Stärke* 51, 116–120.
- Qin, Y., Druzhinina, I.S., Pan, X., and Yuan, Z. (2016). Microbially Mediated Plant Salt Tolerance and Microbiome-based Solutions for Saline Agriculture. *Biotechnology Advances* 34, 1245–1259.
- Quadram Institute Bioscience (2000). *Food Databanks - Spinach, mature, raw.*

- Quirós-Sauceda, A.E., Palafox-Carlos, H., Sáyago-Ayerdi, S.G., Ayala-Zavala, J.F., Bello-Perez, L.A., Álvarez-Parrilla, E., Rosa, L.A. de la, González-Córdova, A.F., and González-Aguilar, G.A. (2014). Dietary fiber and phenolic compounds as functional ingredients: interaction and possible effect after ingestion. *Food Funct.* *5*, 1063–1072.
- Ramakrishnan, U. (2002). Prevalence of Micronutrient Malnutrition Worldwide. *Nutr Rev* *60*, S46–S52.
- Ratnakar, A., and Rai, A. (2013). Effect of sodium chloride salinity on seed germination and early seedling growth of *Trigonella foenum-graecum* L. var. PEB. *Octa J. Envir. Res.* *1*, 304–309.
- Rauser, W.E., and Hanson, J.B. (1966). The metabolic status of RNA in soybean roots exposed to saline media. *Canadian Journal of Botany* *44*, 759–776.
- Rhodes, D., and Hanson, A.D. (1993). Quaternary Ammonium and Tertiary Sulfonium Compounds in Higher Plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* *44*, 357–384.
- Rivero, R.M., Mestre, T.C., Mittler, R., Rubio, F., Garcia-Sanchez, F., and Martinez, V. (2014). The combined effect of salinity and heat reveals a specific physiological, biochemical and molecular response in tomato plants. *Plant, Cell & Environment* *37*, 1059–1073.
- Roy, S.J., Negrão, S., and Tester, M. (2014). Salt resistant crop plants. *Current Opinion in Biotechnology* *26*, 115–124.
- Rozema, J., and Flowers, T. (2008). Crops for a Salinized World. *Science* *322*, 1478–1480.
- Ruan, C.-J., Silva, J.A.T. da, Mopper, S., Qin, P., and Lutts, S. (2010). Halophyte Improvement for a Salinized World. *Critical Reviews in Plant Sciences* *29*, 329–359.
- Ryfman, P. (2011). Malnutrition et action humanitaire. Perspectives historiques et enjeux contemporains. *Savoirs et clinique n° 13*, 60–70.
- Sarker, U., and Oba, S. (2018). Augmentation of leaf color parameters, pigments, vitamins, phenolic acids, flavonoids and antioxidant activity in selected *Amaranthus tricolor* under salinity stress. *Scientific Reports* *8*, 12349.
- Schmidhuber, J., and Tubiello, F.N. (2007). Global food security under climate change. *PNAS* *104*, 19703–19708.
- Shrivastava, P., and Kumar, R. (2015). Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. *Saudi Journal of Biological Sciences* *22*, 123–131.
- Siró, I., Kápolna, E., Kápolna, B., and Lugasi, A. (2008). Functional food. Product development, marketing and consumer acceptance—A review. *Appetite* *51*, 456–467.
- Stallknecht, G.F., and Schulz-Schaeffer, J.R. (1993). Amaranth Rediscovered. *New Crops* 211–218.
- Stamatakis, A., Papadantonakis, N., Savvas, D., Papadantonakis, N., and Kefalas, P. Effects of silicon and salinity on fruit yield and quality of tomato grown hydroponically. *Acta Horticulturae* *609*, 141–147.
- Tang, Y., Li, X., Chen, P.X., Zhang, B., Hernandez, M., Zhang, H., Marcone, M.F., Liu, R., and Tsao, R. (2014). Lipids, Tocopherols, and Carotenoids in Leaves of Amaranth and Quinoa Cultivars and a New Approach to Overall Evaluation of Nutritional Quality Traits. *J. Agric. Food Chem.* *62*, 12610–12619.
- Tian, F., Wang, W., Liang, C., Wang, X., Wang, G., and Wang, W. (2017). Overaccumulation of glycine betaine makes the function of the thylakoid membrane better in wheat under salt stress. *The Crop Journal* *5*, 73–82.
- Ton, J., Flors, V., and Mauch-Mani, B. (2009). The multifaceted role of ABA in disease resistance. *Trends in Plant Science* *14*, 310–317.

- Tosi, E.A., Ré, E., Lucero, H., and Masciarelli, R. (2001). Dietary fiber obtained from amaranth (*Amaranthus cruentus*) grain by differential milling. *Food Chemistry* 73, 441–443.
- Trajkova, F., Papadantonakis, N., and Savvas, D. (2006). Comparative Effects of NaCl and CaCl₂ Salinity on Cucumber Grown in a Closed Hydroponic System. *HortScience* 41, 437–441.
- Trucco, F., and Tranel, P.J. (2011). *Amaranthus*. In *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources: Vegetables*, C. Kole, ed. (Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg), pp. 11–21.
- Tulchinsky, T.H. (2010). Micronutrient Deficiency Conditions: Global Health Issues. *Public Health Reviews* 32, 243.
- Turhan, E., and Eris, A. (2005). Changes of Micronutrients, Dry Weight, and Chlorophyll Contents in Strawberry Plants Under Salt Stress Conditions. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 36, 1021–1028.
- Venskutonis, P.R., and Kraujalis, P. (2013). Nutritional Components of Amaranth Seeds and Vegetables: A Review on Composition, Properties, and Uses. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety* 12, 381–412.
- Wahid, A., Perveen, M., Gelani, S., and Basra, S.M.A. (2007). Pretreatment of seed with H₂O₂ improves salt tolerance of wheat seedlings by alleviation of oxidative damage and expression of stress proteins. *Journal of Plant Physiology* 164, 283–294.
- Waselkov, K., S. Boleda, A., and Olsen, K. (2018). A Phylogeny of the Genus *Amaranthus* (Amaranthaceae) Based on Several Low-Copy Nuclear Loci and Chloroplast Regions. *Systematic Botany* 43.
- Wasti, S., Mimouni, H., Smiti, S., Zid, E., and Ben Ahmed, H. (2012). Enhanced Salt Tolerance of Tomatoes by Exogenous Salicylic Acid Applied Through Rooting Medium. *OMICS: A Journal of Integrative Biology* 16, 200–207.
- Welch, R.M., and Graham, R.D. (2003). Breeding for micronutrients in staple food crops from a human nutrition perspective. *J Exp Bot* 55, 353–364.
- Wheeler, T., and Braun, J. von (2013). Climate Change Impacts on Global Food Security. *Science* 341, 508–513.
- WHO (2008). Worldwide prevalence of anaemia 1993-2005.
- WHO (2012a). Guideline: Potassium intake for adults and children.
- WHO (2012b). Guideline: Sodium intake for adults and children.
- WHO (2018). Obesity and overweight.
- WHO (2019). WHO EMRO | Food security | Nutrition.
- Wicke, B., Smeets, E., Dornburg, V., Vashev, B., Gaiser, T., Turkenburg, W.C., and P. C. Faaij, A. (2011). The global technical and economic potential of bioenergy from salt-affected soils. *Energy & Environmental Science - ENERGY ENVIRON SCI* 4, 2669–2681.
- Williams, J.T., and Haq, N. (2002). Global research on underutilized crops: an assessment of current activities and proposals for enhanced cooperation (Southampton, UK: International Centre for Underutilised Crops).
- World Food Programme (2018). 2018 - Hunger Map.
- Wouyou, A., Gandonou, C., Komlan, F., Montcho, D., Zanklan, A., Lutts, S., and Gnancadja, S. (2017a). Salinity Resistance of Five Amaranth (*Amaranthus cruentus*) Cultivars at Young Plants Stage. *International Journal of Plant & Soil Science* 14, 1–11.

Wouyou, A.D., Ahissou, E.A., Gandonou, C.B., Assogba Komlan, F., Houngbeme, A., Gbaguidi, F.A., Ahissou, H., Lagnika, L., Zanklan, S.A., and Lutts, S. (2017b). Salinity increased vitamins concentration in *Amaranthus cruentus* leaves. *African Journal of Biotechnology* 16, 2106–2111.

Wu, H., Zhang, X., Giraldo, J.P., and Shabala, S. (2018). It is not all about sodium: revealing tissue specificity and signalling roles of potassium in plant responses to salt stress. *Plant Soil* 431, 1–17.

Yang, Y., and Guo, Y. (2018). Unraveling salt stress signaling in plants. *Journal of Integrative Plant Biology* 60, 796–804.

Yawadio Nsimba, R., Kikuzaki, H., and Konishi, Y. (2008). Antioxidant activity of various extracts and fractions of *Chenopodium quinoa* and *Amaranthus* spp. seeds. *Food Chemistry* 106, 760–766.

Yazar, A., Barut, H., Mart, D., Aykanat, S., Torun, M.B., Cakır, B., Benlhabib, O., and Jacobsen, S.-E. (2014). Comparison of wheat-based rotation systems vs monocropping under dryland Mediterranean conditions. *Funct. Plant Biol.*

Yemm, E.W., and Willis, A.J. (1954). The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochem J* 57, 508–514.

Zimmermann, M.B., and Hurrell, R.F. (2002). Improving iron, zinc and vitamin A nutrition through plant biotechnology. *Current Opinion in Biotechnology* 13, 142–145.

Annexes

Annexe 1 : Protéine de référence

Tableau 37 : Profil en acides aminés de la protéine de référence pour les adolescents et adultes définie par la FAO (2011)

Acide aminé	(mg.g ⁻¹ de protéines)
Histidine	16
Isoleucine	30
Leucine	61
Lysine	48
Méthionine + Cystéine	23
Phénylalanine + Tyrosine	41
Thréonine	25
Tryptophane	6,6
Valine	40

Annexe 2 : Profil en acides aminés de *Amaranthus cruentus*

Tableau 38 : Effet de 16 jours de stress salin (0, 30, 60 et 90 mM NaCl) et de la variété (verte ou rouge) sur le profil en acides aminés des feuilles de *Amaranthus cruentus*. Les acides aminés essentiels sont écrits en gras. Les erreurs standards sont représentées.

(mg de aa/ g MF)	S0	S30	S60	S90
Thr + Arg	3,79 ± 0,32	3,65 ± 0,17	3,29 ± 0,08	2,74 ± 0,06
	3,46 ± 0,13	3,13 ± 0,07	3,29 ± 0,12	3,44 ± 0,20
Cys	1,52	1,06	0,58	0,62
	1,23	0,82	0,79	1,12
Met	0,98 ± 0,07	0,84 ± 0,01	0,72 ± 0,01	0,61 ± 0,04
	0,84 ± 0,03	0,73 ± 0,03	0,75 ± 0,03	0,82 ± 0,03
Val	2,28 ± 0,17	2,01 ± 0,02	1,74 ± 0,02	1,48 ± 0,08
	2,05 ± 0,12	1,70 ± 0,07	1,74 ± 0,04	1,89 ± 0,06
Ile	1,65 ± 0,14	1,46 ± 0,08	1,35 ± 0,03	1,12 ± 0,03
	1,50 ± 0,07	1,30 ± 0,04	1,34 ± 0,05	1,39 ± 0,07
Leu	3,00 ± 0,25	2,71 ± 0,14	2,51 ± 0,05	2,06 ± 0,06
	2,77 ± 0,14	2,49 ± 0,10	2,61 ± 0,11	2,66 ± 0,15
Tyr	1,30 ± 0,08	1,36 ± 0,02	1,31 ± 0,04	1,06 ± 0,01
	1,31 ± 0,00	1,24 ± 0,04	1,22 ± 0,06	1,23 ± 0,04
Phe	1,95 ± 0,17	1,72 ± 0,09	1,60 ± 0,04	1,28 ± 0,04
	1,77 ± 0,09	1,57 ± 0,06	1,65 ± 0,08	1,67 ± 0,09

His	0,93 ± 0,07	0,87 ± 0,03	0,77 ± 0,01	0,64 ± 0,02
	0,84 ± 0,01	0,73 ± 0,01	0,75 ± 0,02	0,77 ± 0,03
Lys	2,76 ± 0,25	2,42 ± 0,16	2,11 ± 0,07	1,58 ± 0,04
	2,33 ± 0,15	1,98 ± 0,15	2,09 ± 0,20	1,97 ± 0,16
Asx	2,94 ± 0,12	2,75 ± 0,03	2,71 ± 0,09	2,28 ± 0,03
	2,97 ± 0,04	2,66 ± 0,14	2,82 ± 0,21	2,79 ± 0,18
Glx	5,09 ± 0,41	5,04 ± 0,21	4,52 ± 0,08	3,88 ± 0,10
	5,03 ± 0,20	4,50 ± 0,15	4,81 ± 0,19	4,84 ± 0,23
Gly	2,25 ± 0,15	2,07 ± 0,07	1,90 ± 0,04	1,65 ± 0,04
	2,18 ± 0,09	1,91 ± 0,08	1,97 ± 0,09	2,07 ± 0,09
Ser	1,85 ± 0,11	1,88 ± 0,03	1,73 ± 0,04	1,57 ± 0,03
	1,83 ± 0,04	1,68 ± 0,05	1,81 ± 0,07	1,88 ± 0,06
Ala	2,24 ± 0,16	1,95 ± 0,09	1,83 ± 0,03	1,57 ± 0,04
	2,07 ± 0,10	1,97 ± 0,09	1,92 ± 0,09	2,06 ± 0,11
Pro	1,55 ± 0,12	1,50 ± 0,04	1,37 ± 0,03	1,17 ± 0,04
	1,50 ± 0,00	1,31 ± 0,03	1,32 ± 0,06	1,54 ± 0,03
Hyp	0,27 ± 0,02	0,24 ± 0,01	0,21 ± 0,01	0,20 ± 0,01
	0,25 ± 0,00	0,20 ± 0,00	0,18 ± 0,01	0,20 ± 0,01

Étude de l'effet de la salinité du sol sur la valeur nutritionnelle des feuilles de *Amaranthus cruentus*

Présenté par Camille Beghin

Dans les années à venir, le secteur agricole devra faire face à des défis de taille comme le changement climatique et la salinisation des sols tout en assurant l'alimentation d'une population mondiale croissante. Ces tendances auront un impact certain sur l'agriculture et la manière dont celle-ci devra s'adapter aux besoins de la population pour assurer sa sécurité alimentaire (FAO, 2016a, 2017a). Des stratégies d'adaptation sont dès lors nécessaires afin de rendre le système agro-alimentaire plus résilient (Wheeler et Braun, 2013).

Aujourd'hui seulement 30 espèces fournissent plus de 95% des calories alimentaires mondiales. Cette dépendance du système à un nombre très limité d'espèces rend le système hautement vulnérable aux stress environnementaux et engendre une simplification du régime alimentaire qui favorise les carences en micronutriments (Alemayehu et al., 2014; FAO, 2012, 2016a). 10 000 espèces comestibles sont pourtant connues et 7 000 d'entre elles ont été partiellement ou complètement domestiquées pour l'alimentation humaine dans le passé (FAO, 2009; Galluzzi et López Noriega, 2014; Williams et Haq, 2002). L'agrobiodiversité renferme dès lors une large gamme de cultures sous-utilisées et négligées dont la revalorisation possède un haut potentiel pour relever les défis agricoles et alimentaires auxquels la société sera confrontée dans les années à venir. L'amarante en fait partie et peut être cultivée pour ses graines ainsi que pour ses feuilles. Cette espèce se démarque principalement par ses intéressantes propriétés nutritionnelles et par son caractère halophyte.

Ce mémoire porte sur l'étude de deux variétés, *Locale* (verte) et *Red Sudan* (rouge), de *Amaranthus cruentus* cultivées à 0, 30, 60 et 90 mM de NaCl. D'une part, les propriétés nutritionnelles des feuilles des plantes témoins sont investiguées. D'autre part, les impacts de la salinité sur la croissance, sur les aspects physiologiques et sur la valeur nutritionnelle des deux variétés sont mis en évidence.

Les résultats montrent une stimulation de la croissance à de faibles doses de sel, notamment en termes de biomasse foliaire qui constitue le paramètre d'intérêt dans le cadre d'une utilisation de *A. cruentus* en tant que légume feuille. La variété verte présente une valeur nutritionnelle plus intéressante que la rouge au niveau des teneurs en minéraux et en protéines. En revanche, la variété rouge possède des propriétés antioxydantes supérieures. En réponse à des niveaux élevés de salinité, la composition minérale des amarantes étudiées a été globalement réduite. A un faible stress salin, les teneurs foliaires de *Amaranthus cruentus* en potassium, phosphore et magnésium pour les deux variétés ainsi qu'en fer chez la variété verte montrent cependant une augmentation. En ce qui concerne la capacité antioxydante de *Amaranthus cruentus*, elle est maintenue jusqu'à un stress salin élevé chez la variété rouge alors qu'une diminution est déjà observable à un faible stress salin chez la variété verte.

Une consommation d'un mélange de feuilles des variétés verte et rouge ayant été cultivées dans un environnement faiblement salin semble dès lors être la combinaison la plus adéquate pour soutenir la sécurité alimentaire et promouvoir la santé des consommateurs tout en encourageant la valorisation de sols touchés par des problèmes de salinité.