

**Faculté des bioingénieurs**

# **Caractérisation agro- morphologique du système racinaire de l'amarante vis-à-vis de la salinité**

Auteur : Bourdon Léa

Promoteur : Prof. Guillaume Lobet

Co-promoteur : Adrien Luyckx

Lecteur(s) : Prof. Xavier Draye  
Prof. Muriel Quinet

Année académique : 2023-2024

Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention du diplôme de  
Bioingénieur : Sciences agronomiques



# Remerciements

Je tiens d'abord à remercier vivement mes promoteurs, Adrien Luyckx et le Professeur Guillaume Lobet, pour la proposition de sujet de mémoire et pour l'accompagnement tout au long de l'année. Je les remercie pour leur disponibilité et leur implication malgré leurs quadrimestres chargés.

Ensuite, je tiens à remercier Thomas, Pierre, Marco et tous les membres du labo PEPA pour leurs conseils et leur aide précieuse lors de mes manipulations. Merci aux membres du labo GRPV pour leur accueil lors de mes manipulations. J'aimerais également remercier François, Brigitte et Marc pour leur bonne humeur quotidienne dans les serres et leurs coups de main.

Enfin, un grand merci également à ma maman et à Marianne pour la relecture. Merci aussi à toute ma famille pour le soutien. Merci aussi à Asa, Esteban et Pierre pour leur compagnie, les échanges, les conseils et les bons moments passés malgré les difficultés.



# Table des matières

|                                                                                 |           |
|---------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>Remerciements .....</b>                                                      | <b>i</b>  |
| <b>Table des figures .....</b>                                                  | <b>v</b>  |
| <b>Table des tableaux .....</b>                                                 | <b>vi</b> |
| <b>1. État de l'art .....</b>                                                   | <b>1</b>  |
| <b>1.1. Contexte général .....</b>                                              | <b>1</b>  |
| 1.1.1. La sécurité alimentaire mondiale et l'intensification des cultures ..... | 1         |
| 1.1.2. La salinisation des sols .....                                           | 3         |
| 1.1.2.1. Causes de la salinisation des sols .....                               | 3         |
| 1.1.2.2. Effet du stress salin sur les plantes .....                            | 4         |
| 1.1.2.3. Les plantes halophytes .....                                           | 5         |
| <b>1.2. Les cultures orphelines .....</b>                                       | <b>6</b>  |
| <b>1.3. L'amarante .....</b>                                                    | <b>7</b>  |
| 1.3.1. Description générale .....                                               | 7         |
| 1.3.2. Les amarantes à graines .....                                            | 8         |
| 1.3.3. <i>Amaranthus cruentus</i> .....                                         | 10        |
| 1.3.4. Le potentiel de l'amarante .....                                         | 10        |
| 1.3.5. La tolérance de l'amarante vis-à-vis de la salinité .....                | 12        |
| <b>1.4. Le système racinaire .....</b>                                          | <b>13</b> |
| 1.4.1. Les rôles du système racinaire .....                                     | 13        |
| 1.4.2. L'architecture racinaire .....                                           | 13        |
| 1.4.3. L'anatomie racinaire .....                                               | 15        |
| 1.4.4. Impact du stress salin sur le système racinaire .....                    | 17        |
| <b>2. Objectifs .....</b>                                                       | <b>19</b> |
| <b>3. Matériel et méthodes .....</b>                                            | <b>20</b> |
| <b>3.1. Matériel végétal et conditions de croissance .....</b>                  | <b>20</b> |
| <b>3.2. Design expérimental .....</b>                                           | <b>22</b> |
| 3.2.1. Mesures morphologiques .....                                             | 23        |
| 3.2.2. Récolte et mesures de la biomasse .....                                  | 23        |
| 3.2.3. Numérisation des échantillons .....                                      | 24        |
| 3.2.4. Coupes anatomiques .....                                                 | 26        |
| 3.2.5. Analyse des données et des résultats/traitement statistiques .....       | 26        |
| <b>4. Résultats .....</b>                                                       | <b>28</b> |
| <b>4.1. Expérience n°1 .....</b>                                                | <b>28</b> |
| 4.1.1. Production de biomasse .....                                             | 28        |
| 4.1.2. Architecture .....                                                       | 30        |
| <b>4.2. Expérience n°2 .....</b>                                                | <b>36</b> |
| 4.2.1. Phase végétative .....                                                   | 36        |
| 4.2.2. Production de biomasse .....                                             | 37        |
| 4.2.3. Teneur en eau .....                                                      | 40        |
| 4.2.4. Architecture racinaire .....                                             | 41        |
| 4.2.5. Anatomie racinaire .....                                                 | 47        |

|                                                           |           |
|-----------------------------------------------------------|-----------|
| <b>5. Discussion.....</b>                                 | <b>51</b> |
| 5.1. Production végétative.....                           | 51        |
| 5.2. Production de biomasse .....                         | 52        |
| 5.3. Paramètres architecturaux du système racinaire ..... | 53        |
| 5.4. Paramètres anatomiques du système racinaire .....    | 55        |
| <b>5. Conclusion et perspectives .....</b>                | <b>57</b> |
| <b>Références bibliographiques .....</b>                  | <b>59</b> |
| <b>Annexes .....</b>                                      | <b>71</b> |

## Table des figures

|                 |    |
|-----------------|----|
| Figure 1 .....  | 10 |
| Figure 2 .....  | 10 |
| Figure 3 .....  | 22 |
| Figure 4 .....  | 23 |
| Figure 5 .....  | 24 |
| Figure 6 .....  | 25 |
| Figure 7 .....  | 28 |
| Figure 8 .....  | 29 |
| Figure 9 .....  | 29 |
| Figure 10 ..... | 30 |
| Figure 11 ..... | 31 |
| Figure 12 ..... | 31 |
| Figure 13 ..... | 32 |
| Figure 14 ..... | 33 |
| Figure 15 ..... | 33 |
| Figure 16 ..... | 34 |
| Figure 17 ..... | 35 |
| Figure 18 ..... | 35 |
| Figure 19 ..... | 36 |
| Figure 20 ..... | 37 |
| Figure 21 ..... | 38 |
| Figure 22 ..... | 39 |
| Figure 23 ..... | 39 |
| Figure 24 ..... | 40 |
| Figure 25 ..... | 41 |
| Figure 26 ..... | 42 |
| Figure 27 ..... | 42 |
| Figure 28 ..... | 43 |
| Figure 29 ..... | 44 |
| Figure 30 ..... | 44 |
| Figure 31 ..... | 45 |
| Figure 32 ..... | 46 |
| Figure 33 ..... | 46 |
| Figure 34 ..... | 47 |
| Figure 35 ..... | 48 |
| Figure 36 ..... | 48 |
| Figure 37 ..... | 49 |
| Figure 38 ..... | 50 |

## Table des tableaux

|                  |    |
|------------------|----|
| Tableau 1 .....  | 20 |
| Tableau 2 .....  | 37 |
| Tableau 3 .....  | 50 |
| Tableau 4 .....  | 71 |
| Tableau 5 .....  | 72 |
| Tableau 6 .....  | 72 |
| Tableau 7 .....  | 72 |
| Tableau 8 .....  | 73 |
| Tableau 9 .....  | 73 |
| Tableau 10 ..... | 74 |
| Tableau 11 ..... | 74 |
| Tableau 12 ..... | 75 |
| Tableau 13 ..... | 75 |
| Tableau 14 ..... | 75 |

# 1. État de l'art

## 1.1. Contexte général

### 1.1.1. La sécurité alimentaire mondiale et l'intensification des cultures

Les plantes sont des organismes plastiques, capables de développer une multitude de modes de développement en fonction des conditions environnementales auxquelles elles sont exposées. Cette plasticité leur a permis de coloniser presque tous les milieux et de survivre dans les conditions les plus rudes. Aujourd'hui, la demande alimentaire augmente, tandis que les terres arables se raréfient et subissent une pression constante à cause de leur surexploitation (« FAO Statistical Yearbook 2012 », s. d.). Pour répondre aux demandes futures, une augmentation du rendement des plantes cultivées dans des conditions environnementales de stress est essentielle. Ces conditions environnementales difficiles sont de plus en plus présentes, particulièrement dans les pays en développement, où la sécheresse, les carences en nutriments, la salinité et la présence de plus en plus importante de pathogènes et ravageurs limitent les rendements. Une tolérance aux stress abiotiques (sécheresse, salinité, températures extrêmes) accrue, une meilleure adaptation aux sols peu fertiles ainsi qu'à des systèmes de culture à faibles intrants semblent donc nécessaires, dans ce contexte où la sécurité alimentaire et le développement économique entrent en jeu.

De manière plus concrète, le monde doit actuellement faire face à diverses problématiques présentes au sein des systèmes agricoles, qui doivent être repensés à plusieurs niveaux. Les grandes cultures qui nourrissent le monde actuellement (blé, maïs, riz, soja et manioc) font face à une série de limites. Parmi ces dernières, on peut citer la stabilisation (ou réduction de l'augmentation de la croissance) des rendements depuis la fin du 20<sup>ème</sup> siècle.

En effet, la sélection de variétés toujours plus productives, l'amélioration du matériel agricole et l'utilisation d'intrants (amendements minéraux, engrais et produits phytosanitaires) avec la « révolution verte » ont permis d'augmenter les rendements depuis le début du siècle dernier (stabilisation du rendement du blé et ralentissement de la hausse pour le maïs) (Zaka 2022), mais cette croissance semble se stabiliser, en arrivant parfois à un plafond. Le ralentissement de cette tendance peut être dû à une certaine prise en compte des producteurs de pratiques culturales défavorables au fonctionnement optimal des sols (réduction des intrants, moindre travail du sol,...) qu'ils ont dès lors essayé de réduire malgré l'impact parfois négatif que cela peut induire sur le rendement, ainsi qu'au changement climatique (notamment les hautes températures néfastes au moment du remplissage du blé par exemple). Au cours des dernières décennies, la demande croissante de produits agricoles n'a pas été entièrement satisfaite par l'augmentation des terres cultivées (Frona et al. 2019). Actuellement, l'augmentation des performances agricoles est due à la mise en culture de nouvelles surfaces ce qui est difficilement soutenable à long terme (Frona et al. 2019). C'est donc en partie la sélection variétale qui a permis d'atteindre des rendements maximaux pour les cultures capitales comme celles citées précédemment

(Frona et al. 2019; Lobell et al. 2011). D'un autre côté, certaines cultures n'ont pas encore été (ou faiblement) modifiées génétiquement, représentant alors un potentiel important de production. Les rendements futurs, également basés sur l'introduction de nouvelles variétés et de pratiques agronomiques innovantes, détermineront la quantité de terres arables nécessaires (Frona et al. 2019).

Le changement climatique a aussi un rôle à jouer dans ces problématiques des systèmes agricoles puisqu'il a déjà, selon les estimations, réduit les rendements de cultures mondiales de maïs et blé de 3.8% et 5.5% respectivement (Lobell et al. 2011). D'un autre côté, l'activité agricole contribue également au réchauffement de la planète. En 2010, les émissions totales de dioxyde de carbone liées au secteur agricole étaient égales à 5,2-5,8 gigatonnes d'équivalent CO<sub>2</sub> par an, représentant ainsi 10-12% des émissions anthropiques mondiales (Diaz et Moore 2017; Frona et al. 2019). Avec la nécessité d'augmenter encore la production agricole dans le futur, les émissions devraient elles aussi augmenter (Frona et al. 2019).

Ensuite, avec le développement de produits phytosanitaires de synthèse largement utilisés dans le monde agricole, une certaine dépendance aux pesticides et herbicides s'est logiquement développée. En lien avec cela, les populations de pathogènes et/ou de ravageurs ont développé des mécanismes de résistance sous l'effet de cet usage répété des mêmes substances actives. La dépendance de nombreuses cultures aux produits chimiques de synthèse et les difficultés législatives de mise sur le marché de nouvelles substances actives contraignent les producteurs à cet usage perpétuel des mêmes produits, induisant ainsi une difficulté plus importante à contrôler les nuisibles des cultures toujours plus résistants. La concentration du monde agricole avec l'utilisation d'un nombre réduit de cultures commerciales (telles que le blé, le maïs, le riz, le soja et le manioc) permet de faire un maximum de profit car ce sont des cultures très rentables qui ont souvent été améliorées génétiquement. Pour autant, elle inclut aussi une perte de diversité au sein des variétés cultivées et donc une vulnérabilité croissante aux nuisibles, rendant cette dépendance aux produits chimiques de synthèse encore plus grande.

De plus, l'urbanisation accapare continuellement les terres agricoles et exerce une pression sur la biodiversité. Ce phénomène, associé à l'intensification des cultures, provoque une pression additionnelle sur les ressources en eau douce, qui se retrouvent surexploitées et les sols, épuisés (Blum 2005; Frona et al. 2019). Leur régénération naturelle normalement assurée par ces processus tels que la décomposition de la matière organique, l'activité biologique, le recyclage des nutriments, l'érosion et la sédimentation ou encore par des conditions climatiques, n'est pas assurée et la biodiversité qui les compose s'affaiblit, les rendant davantage dépendants à des intrants. Il existe quelque part une similitude entre les ressources en eau douce et les terres en termes de disponibilité (Frona et al. 2019). En considérant ces deux composantes à l'échelle mondiale, on se rend compte que leur disponibilité est suffisante mais leur répartition très inégale (Frona et al. 2019). À cause de l'urbanisation, de la croissance démographique et des effets dus aux changements climatiques, la demande en eau devrait augmenter de 100% d'ici 2050 (Frona et al. 2019).

### 1.1.2. La salinisation des sols

La salinité, qui correspond à la concentration de sels solubles dans l'eau du sol, fait partie des problèmes environnementaux les plus répandus dans le monde, affectant près d'un tiers des terres cultivées de la planète (Bhargava et Srivastava 2013; Stavridou et al. 2017). De ce fait, trouver des solutions pour palier à ce problème semble urgent. Plus de 800 millions d'hectares de terres étaient affectés par la salinité en 2008, dont environ 45 millions d'hectares de terres irriguées (Munns et Tester 2008), ce qui représentait plus de 6 % de la superficie totale des terres mondiales. La salinité est même considérée comme la composante la plus grave dans les environnements arides et semi-arides (Amin et al. 2021; Seleiman et al. 2021; Ahmad, Venema, et Corpas 2022). En fonction des caractéristiques et de la nature du sol affecté, on peut catégoriser la salinité en deux types, les sols salins et les sols sodiques (Parihar et al. 2015). Ces sols, présentant respectivement une concentration élevée en sels solubles et en ions sodium échangeables par rapport à d'autres cations, sont courants dans les terres arides et semi-arides et sont caractérisés par un excès de sels inorganiques notamment dû à des taux élevés d'évapotranspiration et au manque de lessivage de l'eau (Mengel et Kirkby 1987).

Dans le futur, on s'attend à ce que la salinisation accrue des terres arables ait des effets dévastateurs à l'échelle mondiale, rendant inutilisables pour la production agricole environ 30 % des terres agricoles au cours des 25 prochaines années, et jusqu'à 50 % d'ici 2050 (Huerta-Ocampo et al. 2014).

#### 1.1.2.1. Causes de la salinisation des sols

La salinisation peut être causée par divers processus, qui peuvent être soit d'origine naturelle, soit anthropique. Dans le premier cas, on parlera de salinisation primaire et dans le deuxième cas, de salinisation secondaire. La salinisation primaire résulte de l'accumulation de sels sur de longues périodes par des processus naturels dans le sol ou les eaux souterraines (Parihar et al. 2015). Il existe deux processus majeurs par lesquels cette salinisation a lieu. Tout d'abord, les processus d'altération décomposent les roches et libèrent des sels solubles de différents types, principalement des chlorures de sodium, de calcium et de magnésium et, dans une moindre mesure, des sulfates et des carbonates (Parihar et al. 2015). Ensuite, des dépôts de sel océanique transporté par le vent et la pluie, appelés les « sels cycliques », peuvent également apporter du sel dans les sols. Autrement dit, ces sels océaniques sont transportés à l'intérieur des terres par le vent et déposés par les pluies (Parihar et al. 2015).

La salinisation secondaire fait, elle, référence à la salinisation du sol due à des activités humaines telles que l'irrigation (Shahid et al. 2018). Les activités humaines modifient l'équilibre hydrologique du sol entre l'eau appliquée (irrigation ou précipitations) et l'eau utilisée par les cultures (transpiration) (Parihar et al. 2015). Différentes composantes peuvent être évoquées, notamment la surexploitation des réserves d'eau douce (provoquant l'intrusion de l'eau de mer dans les terres ainsi que dans l'aquifère), l'utilisation excessive de fertilisants, d'engrais chimiques ou d'amendements organiques riches en sels solubles ou encore l'irrigation (Shahid et al. 2018). L'utilisation d'eau d'irrigation riche en sel ou ayant un drainage insuffisant et

l'excès d'eau engendré peut provoquer une remontée de la nappe phréatique, mobilisant les sels qui s'accumulent dans la zone racinaire (Parihar et al. 2015). Lorsque la culture n'est pas en mesure d'utiliser toute la quantité d'eau présente, un engorgement peut avoir lieu (Parihar et al. 2015). L'utilisation de sel de déneigement dans les régions froides peut être associée à la salinisation du sol et de l'eau douce (Litalien et Zeeb 2020; Chernousenko et al. 2003; Daley et al. 2009). Après s'être accumulé pendant l'hiver, le sel souvent très soluble peut s'infiltrer dans les eaux souterraines (Litalien et Zeeb 2020). Finalement, l'extraction de pétrole peut également avoir un rôle non négligeable, puisque la plupart des gisements de pétrole se sont formés à l'origine dans des environnements marins et une certaine quantité d'eau salée reste mélangée au pétrole (Litalien et Zeeb 2020; Akinwumi 2014). Le pétrole brut extrait contient de petites gouttelettes d'eau saline qui sont déplacées par dessalage pour améliorer la qualité du pétrole (Al-Haddabi et Mushtaque 2006). L'eau salée est souvent recyclée pour l'extraction, mais doit finalement être éliminée. La salinité élevée de la saumure d'extraction et des résidus salins qui en résultent peut constituer un défi pour l'assainissement des sites (McFarland et al. 1987; Leung et al. 2003).

#### 1.1.2.2. Effet du stress salin sur les plantes

Le stress salin inhibe la croissance et le développement des plantes en imposant plusieurs contraintes majeures (Zhao et al. 2020). La première contrainte est un stress osmotique (abaissement du potentiel hydrique externe) qui compromet la capacité de la plante à absorber l'eau quelques minutes après l'accumulation de sel dans la zone racinaire (Zhao et al. 2020; Mukhopadhyay et al. 2021). Ce processus déclenche plusieurs événements majeurs dans les tissus végétaux. Au niveau macroscopique, l'expansion des cellules des racines et des parties aériennes est immédiatement interrompue en raison de la diminution de la pression de turgescence (Zhao et al. 2020; Munns et al. 2000; Fricke et al. 2004). Pour faire face à ce problème, les plantes doivent procéder à un ajustement osmotique. La chute rapide de la pression du xylème, la fermeture des stomates, l'augmentation de la température des feuilles et l'inhibition de l'élongation des pousses sont les indicateurs fondamentaux des plantes pendant la phase osmotique en raison du faible potentiel hydrique du sol (Mukhopadhyay et al. 2021).

La deuxième contrainte imposée par la salinité est le déséquilibre ionique (souvent appelé "stress ionique" ou "toxicité ionique" dans la littérature) (Zhao et al. 2020). Dans la plupart des cas, cette contrainte est associée à une accumulation excessive de  $\text{Na}^+$  et de  $\text{Cl}$  dans certains compartiments intracellulaires mais la mécanique précise de ce processus reste toujours mal comprise à l'heure actuelle (Zhao et al. 2020). Cette accumulation de sel dans les parties aériennes sur une longue période peut conduire à la sénescence des feuilles et à leur abscission prématurée (Mukhopadhyay et al. 2021). Bien qu'il soit bien connu que le  $\text{Na}^+$  peut nuire au métabolisme de la plante et potentiellement la tuer, la ou les cibles précises du  $\text{Na}^+$  dans la plante restent mal connues (Cheeseman 2013; Zhao et al. 2020). L'explication la plus courante de la toxicité du  $\text{Na}^+$  est qu'il a un effet inhibiteur sur l'activité de certaines enzymes (Zhao et al. 2020).

De manière générale, l'excès d'ions salins dans les sols génère une pression osmotique élevée et une accumulation d'ions toxiques dans les tissus végétaux, induisant par conséquent une diminution de la croissance et du rendement des cultures en raison de perturbations de plusieurs processus physiologiques (Munns 2002). En effet, la présence de sel dans le sol est perçue par la plante surtout par une diminution accrue de la disponibilité en eau (Levigneron et al. 1995). Un ajustement osmotique est alors nécessaire, pour que le potentiel hydrique cellulaire reste inférieur à celui du milieu extracellulaire et donc du sol (Levigneron et al. 1995). Ainsi, l'absorption de l'eau du sol et le maintien de la turgescence peuvent avoir lieu. Si cet ajustement osmotique n'a pas lieu, l'accumulation de sel dans les tissus perturbe l'activité métabolique (Levigneron et al. 1995).

Une augmentation brutale de la salinité du sol se traduit par une réduction immédiate de la croissance foliaire (Levigneron et al. 1995). En effet, la diminution du gradient de potentiel hydrique entre la plante et le milieu cause une baisse de la turgescence, impactant la croissance foliaire (Levigneron et al. 1995). C'est ce qu'on appelle l'effet osmotique ou de déficit hydrique de la salinité. Par ailleurs, si des quantités excessives de sel pénètrent dans la plante par le flux de transpiration, les cellules des feuilles qui transpirent sont endommagées, ce qui peut entraîner une réduction supplémentaire de la croissance. C'est ce qu'on appelle l'effet spécifique du sel ou l'effet d'excès d'ions de la salinité (Parihar et al. 2015; Greenway et Munns 1980). Ces effets de la salinité sont triples : ils réduisent le potentiel hydrique et provoquent un déséquilibre ionique ou des perturbations de l'homéostasie ionique et de la toxicité (Parihar et al. 2015). L'effet néfaste est observé au niveau de la plante entière sous la forme de la mort des plantes ou d'une diminution de la productivité (Parihar et al. 2015). Le stress salin affecte tous les processus majeurs tels que la germination, la croissance, les pigments photosynthétiques et la photosynthèse, la relation à l'eau, le déséquilibre des nutriments, le stress oxydatif et le rendement (Parihar et al. 2015).

#### 1.1.2.3. Les plantes halophytes

La salinisation primaire, qui a conduit à la formation d'environnements naturellement salins, permet à certaines plantes, adaptées à ces conditions grâce aux mécanismes de résistance qu'elles ont développés, de prospérer. Ces plantes sont appelées halophytes (Flowers et al. 2010). Les plantes halophytes sont définies comme des plantes naturellement tolérantes au sel qui se développent aussi bien, voire mieux, dans un environnement salin plutôt qu'en conditions non salines (Levigneron et al. 1995). D'autres définitions se basent sur la capacité d'une plante « à compléter un cycle de vie dans une concentration saline d'au moins 20mM de NaCl et dans des conditions similaires à celles qu'on retrouve dans son environnement » (Flowers et Colmer 2008). Inversement, la plupart des plantes, y compris la majorité des cultures qui fournissent la majorité des calories consommées par l'humanité sont qualifiées de glycophytes et sont donc sensibles au sel ; la manière la plus facile de s'en rendre compte étant leur diminution de croissance en présence de sel dans le sol (Zhao et al. 2020; Levigneron et al. 1995). Celles-ci ne peuvent pas achever leur cycle de vie lorsque les concentrations de NaCl dans le sol dépassent 200mM. Certaines plantes halophytes ont développé des structures spéciales, telles que des cellules vésiculaires épidermiques qui accumulent l'excès de  $\text{Na}^+$  dans leurs vacuoles, ce qui leur permet de s'adapter à une salinité élevée (Zhao et al. 2020). En pratique, les ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$

sont largement compartimentés dans les vacuoles des halophytes (Flowers et al. 1977, 1986). Une gamme de composés organiques métaboliquement inertes est également présente et utilisée pour ajuster le potentiel osmotique du cytoplasme (Flowers et Colmer 2008). Les plantes halophytes ont développé deux principales stratégies de tolérance aux sels : soit en restreignant l'absorption de sels par les racines, soit en régulant leur concentration et leur répartition internes (Hanin et al. 2016). Bien que les mécanismes de tolérance aux sels varient, ils reposent généralement sur une combinaison complexe de caractéristiques, notamment : l'accumulation et la séquestration des ions ou de solutés osmocompatibles pour ajuster leur potentiel osmotique, la capacité à prélever les éléments nutritifs dans le sol même en présence de concentrations élevées d'ions sodium ( $\text{Na}^+$ ), la limitation de l'entrée de ces ions salins dans le flux transpiratoire, et la régulation de la transpiration malgré des concentrations élevées de  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  (Flowers et al. 2010). Finalement, les avancées récentes dans la compréhension des mécanismes qui sous-tendent la tolérance au stress salin chez les espèces halophytes faciliteront la sélection de cultures tolérantes au sel à l'avenir (Zhao et al. 2020).

## 1.2. Les cultures orphelines

Les cultures orphelines ont récemment gagné en importance en raison de leur tolérance au stress et de leur valeur nutritive (Kumar et Bhalothia 2020). Elles ont été baptisées de différents noms, de cultures "perdues" et "négligées" à cultures "prometteuses" (Kumar et Bhalothia 2020; Tadele 2019). Les cultures orphelines étaient autrefois la source de revenus pour des petits producteurs. Néanmoins, l'intensification de l'agriculture a entraîné une diminution drastique de leur culture. Ces cultures se caractérisent souvent par une utilisation de l'eau et les nutriments de manière plus efficace que la majorité des espèces végétales (Kumar et Bhalothia 2020). En outre, elles présentent généralement une bonne tolérance à divers stress abiotiques, tels que la sécheresse, et sont également résistantes à de multiples maladies et parasites (Kumar et Bhalothia 2020). Toutefois, les rendements de ces cultures orphelines sont comparativement inférieurs à ceux des cultures principales en raison de l'absence d'efforts intensifs de sélection (Frona et al. 2019). Étant donné que ces cultures n'ont pas été entièrement domestiquées, il existe un potentiel considérable d'amélioration génétique permettant d'augmenter leur rendement tout en conservant leur tolérance aux stress (Goron et Raizada 2015; Bazile et al. 2016). Outre le fait qu'elles sont mieux adaptées aux conditions environnementales difficiles, ces cultures présentent des avantages nutritifs et sont souvent décrites comme des aliments sains (Kumar et Bhalothia 2020). Parmi ces cultures orphelines, on retrouve différentes espèces de millet (dont *Pennisetum glaucum*, *Panicum sumatrense*, *Paspalum scrobiculatum*, *Setaria italica*), les pseudocéréales telles que les amarantes à grains (*Amaranthus hypochondriacus*, *A. caudatus* et *A. cruentus*), le quinoa (*Chenopodium quinoa*), et les sarrasins (*Fagopyrum esculentum* et *Fagopyrum tataricum*) et des légumineuses comme le niébé (*Vigna unguiculata*), le pois chiche (*Cicer arietinum*) ou l'arachide Bambara (*Vigna subterranean*) (Kumar et Bhalothia 2020). Certains oléagineux tels que le sésame (*Sesamum indicum*), le lin (*Linum usitatissimum*) ou le ricin (*Ricinus communis*) en font également partie. Pour terminer, des plantes tubercules comme le manioc (*Manihot esculentum*) et la patate douce (*Ipomoea batatas*) peuvent aussi être considérées parmi ces cultures tolérantes à la

sécheresse ayant des capacités à prospérer dans des sols pauvres (Kumar et Bhalothia 2020; Tadele 2019; Frona et al. 2019).

Au niveau de la sélection et de l'amélioration de certaines de ces espèces, il est clair que les améliorations les plus rentables que l'on puisse apporter se situent au niveau génétique (Mayes et al. 2012). Le potentiel génétique d'une culture est déterminé par la combinaison des gènes qu'elle contient, leurs interactions mutuelles et les interactions avec l'environnement pour produire le phénotype, qu'il s'agisse du rendement, de la résistance aux maladies ou de la tolérance aux stress abiotiques (Mayes et al. 2012). La phytotechnie et l'application de pratiques adaptées sont des outils importants pour créer des conditions environnementales aussi favorables que possible à la croissance des cultures (Mayes et al. 2012). La contribution de l'agronomie dépendra de la nature de la culture et de l'endroit où elle est cultivée (Mayes et al. 2012). On demande aux agriculteurs de réduire les intrants agricoles, mais d'intensifier l'agriculture. Même dans les systèmes agricoles les plus développés, il est difficile d'y parvenir (Mayes et al. 2012). Pour de nombreuses cultures sous-utilisées, l'agronomie et la gestion n'ont peut-être pas été optimisées (si elles existent au-delà d'une irrigation limitée et d'un désherbage manuel) (Mayes et al. 2012).

En conclusion, les cultures orphelines pourraient se montrer non négligeables et jouer un rôle important en agriculture. En plus d'être nutritives, ces cultures orphelines peuvent être cultivées avec très peu d'intrants agricoles. En outre, résistantes au stress, ces cultures sont à l'abri des divers aléas du changement climatique et garantissent un rendement même lorsque d'autres grandes variétés de cultures échouent.

### 1.3. L'amarante

#### 1.3.1. Description générale

Le genre *Amaranthus* appartient à la famille des Amaranthaceae (ordre des Caryophyllales) et comprend environ 70 genres et 800 espèces de plantes herbacées. Certaines espèces du genre *Amaranthus* ont évolué dans les régions chaudes ainsi que dans les sols secs et salins, conduisant à des adaptations physiologiques pour faire face à ces conditions de stress abiotique (Espitia-Rangel et al. 2010). La plupart de ces espèces du genre *Amaranthus* sont originaires des Amériques, même si 15 espèces sont originaires d'Afrique, d'Europe et d'Asie (Das 2016). Néanmoins, l'ancienneté des amarantes dans les sous-continent indiens a été mise en évidence par des archives fossiles de pollen d'amarante documentées dans plusieurs fouilles en Inde qui remontent à l'Holocène et à la fin du Paléocène (Das 2016).

Au niveau historique, des preuves archéologiques suggèrent que l'amarante faisait partie intégrante de la civilisation aztèque et qu'elle était cultivée sur de vastes superficies au Mexique au cours des années 1400. La production d'amarante a fortement décliné après l'arrivée des Espagnols, qui l'ont ensuite répandue en Europe, en Afrique et en Asie (Joshi et al. 2018).

Au sein des espèces d'amarante, on retrouve des espèces cultivées et d'autres sauvages. Parmi les espèces cultivées, les amarantes à grains comme *Amaranthus*

*cruentus*, *A. caudatus* et *A. hypochondriacus* sont cultivées depuis plus de 8 000 ans, avant les civilisations précolombiennes d'Amérique centrale et d'Amérique du Sud (He et Park 2013) et sont reconnues pour leur haute valeur nutritionnelle. Malgré cela, la majorité des espèces d'*Amaranthus* sont des plantes annuelles d'été se comportant comme des mauvaises herbes majeures dans les cultures maraîchères, et sont reconnues parmi les mauvaises herbes les plus dommageables dans les champs agricoles (notamment *Amaranthus retroflexus*, *A. palmeri* ou encore *A. tuberculatus*) (Das 2016). Elles sont capables de rivaliser avec les cultures pour l'eau, les nutriments et la lumière, provoquant de graves réductions du rendement, de la qualité et de l'efficacité de la récolte (Vangessel et Renner 1990), et elles présentent une grande facilité d'adaptation face aux changements environnementaux et une capacité d'adaptation à divers éoclimats (Das 2016). Elles assurent également leur existence et leur pérennité en produisant un grand nombre de graines. La culture et l'échange commercial de matériel génétique ont ouvert de nouvelles aires d'implantation, permettant à l'amarante d'envahir l'écosystème agricole à travers l'Amérique et certaines parties de l'Afrique, de l'Europe, de l'Asie et de l'Australie (Das 2016).

Du point de vue physiologique, toutes les espèces d'amarante fixent efficacement le CO<sub>2</sub> via la voie photosynthétique en C<sub>4</sub> et s'adaptent plus facilement que la plupart des cultures courantes en C<sub>3</sub> (comme le blé et le riz) dans des environnements à températures élevées et à stress hydrique (Stallknecht et Schulz-Schaeffer 1993; Sage et al. 2007). La combinaison de diverses caractéristiques physiologiques du genre *Amaranthus* telles que son métabolisme en C<sub>4</sub>, un système racinaire étendu, dense et ramifié, et le maintien de la surface foliaire dans des environnements non optimaux, entraîne une meilleure utilisation du CO<sub>2</sub>. Cette efficacité d'utilisation du CO<sub>2</sub> peut être réalisée dans une large plage de températures (de 25°C à 40°C), avec une intensité lumineuse et des environnements de stress hydrique qui permettent à cette plante de s'adapter à divers milieux et conditions environnementales (Kigel 1994; Spreeth et al. 2004). Les plantes qui utilisent la voie de fixation du carbone en C<sub>4</sub> ont tendance à nécessiter moins d'eau par molécule de CO<sub>2</sub> fixée que les plantes qui utilisent la voie de fixation du carbone en C<sub>3</sub> plus courante (National research Council 1984). En particulier, le « Water Use Efficiency » (WUE), ou « Efficience de l'Utilisation de l'Eau » (EUE) en français, qui fait référence à la capacité d'une plante à utiliser l'eau pour la production de biomasse ou de rendement, est plus important chez les plantes en C<sub>4</sub> que chez les plantes en C<sub>3</sub> en conditions de stress hydrique et/ou thermique (Leakey et al. 2019). C'est la raison pour laquelle les amarantes se comportent bien dans des conditions de température et d'humidité défavorables par rapport à de nombreuses plantes en C<sub>3</sub> telles que le blé et le soja (Stallknecht et Schulz-Schaeffer 1993; Spreeth, Slabbert, et de Ronde 2004), ce qui indique que l'amarante pourrait être cultivée dans des zones qui ne conviennent pas à d'autres cultures (Breene 1991; Lehmann 1996; Brenner et al. 2000).

### 1.3.2. Les amarantes à graines

Les amarantes à graines cultivées et souvent utilisées pour la production pseudo-céréalière comprennent, selon la clé taxonomique de Sauer, *A. caudatus* L., *A. cruentus* L. et *A. hypochondriacus* L (Sauer 1967). Une hypothèse avancée met en avant le fait que leurs espèces sauvages parentales sont *A. hybridus* L., *A. quitensis* Willd. ex Spreng. et *A. powellii* S. Wats. (Costea et al. 2004; Stetter et al. 2019; Stetter

et al. 2016). Les amarantes à graines ont été cultivées pour la première fois dans les Amériques comme le démontrent des archives archéologiques de graines collectées dans le nord de l'Argentine qui remontent au milieu de l'Holocène initial (Arreguez et al. 2013). En Amérique centrale, les découvertes les plus anciennes d'amarante graine proviennent d'une grotte de Tehuacan, au Mexique, où les graines d'*Amaranthus hypocondriacus* et d'*Amaranthus cruentus* étaient datées respectivement de 1 500 et 6 000 ans (Brenner et al. 2000). Bien que la culture de l'amarante graine soit très ancienne, elle est aujourd'hui encore cultivée à petite échelle dans certaines régions du monde, comme dans certaines régions d'Amérique centrale et d'Amérique du Sud (Sauer 1967), mais aussi en Asie dans certaines régions de l'Inde et du Népal (Das 2016).

En champ, les amarantes à graines sont cultivées comme cultures annuelles dont le cycle de vie dure 4 à 6 mois, du semis à la récolte (Sooby et al. 1998). Ce sont des plantes herbacées annuelles hautes et robustes, pouvant atteindre 300 cm de hauteur (Joshi et Rana 1991). Les grains mûrissent environ 35 à 45 jours après le début de la phase de reproduction (Das 2016).

Durant les premiers stades de développement, la température joue un rôle majeur dans la germination et la croissance. La température recommandée pour une germination optimale et une croissance précoce des semis d'amarante se situe entre 20 et 30 °C, tandis que la germination est considérée comme mauvaise en dessous de 20° (Das 2016). Pour une bonne croissance, la plage de température optimale est comprise entre 25 et 33 °C et une température basse (inférieure à 18 °C) arrête généralement la croissance et affecte le développement de la plante (Das 2016).

Du point de vue sélection, les principaux objectifs pour les cultivars à graines comprennent la réduction de l'égrenage des graines, la réduction de la hauteur de la plante (1,0 à 1,5 m) et la floraison au-dessus du couvert foliaire pour une récolte mécanique. Outre ces caractéristiques de base, le rendement en grain, la maturation synchronisée et la qualité du grain sont des objectifs de sélection importants (D. C. Joshi et al. 2018). Un rendement plus élevé peut être obtenu en améliorant les composants du rendement, tels que la taille des grains, ce qui serait également souhaitable car les très petites graines d'amarante posent des difficultés pour la plantation et la récolte mécaniques (D. C. Joshi et al. 2018).

L'amarante présente donc des possibilités d'amélioration variées, mais l'augmentation de la taille et du rendement des graines pourrait entraîner des effets de dilution pour de nombreux éléments nutritifs essentiels contenus dans les graines, comme cela a été observé dans les céréales (Evers et Millar 2002). La domestication et la sélection ont fortement augmenté la taille de l'endosperme des graines, qui est pauvre en protéines et en lipides et a par conséquent réduit la part de ces nutriments dans le grain (Harlan et al. 1973). Pour maintenir la haute qualité nutritionnelle de l'amarante, un tel effet de dilution doit être évité lors de la sélection visant des rendements plus élevés (D. C. Joshi et al. 2018).

### 1.3.3. *Amaranthus cruentus*

*Amaranthus cruentus* a été domestiquée en Amérique centrale (Mexique et Guatemala) bien plus tôt qu'*A. hypochondriacus* (Das 2016). Elle est utile à la fois comme source de pseudo-céréales (graines blanches) et de légumes-feuilles (graines brunes) (Das 2016). Parmi les espèces d'*Amaranthus*, c'est probablement la plus adaptative et celle qui peut porter des fleurs sous une plus large gamme de photopériode (Das 2016). *Amaranthus cruentus* L., dont les graines sont blanches jaunâtre, brun pâle ou noires, est traditionnellement cultivée comme pseudo-céréale dans les pays d'Amérique latine comme le Mexique, le Guatemala, l'Équateur et la Colombie mais elle est aussi largement présente en Afrique ainsi que dans les hauts plateaux comme les Andes (Das 2016). Bien qu'on retrouve cette espèce un peu partout dans le monde (Figure 1), elle est surtout cultivée à des fins commerciales dans les régions sèches et chaudes des États-Unis, d'Argentine et de Chine (Das 2016). *Amaranthus cruentus* est communément appelée « amarante sanguine », « amarante violette » ou encore « amarante chenille » (Das 2016). Au niveau morphologique, c'est une plante herbacée annuelle dressée et presque glabre ou légèrement pubescente dans la partie distale, surtout lorsqu'elle est jeune, atteint une hauteur de 2,0 m, plus petite que *A. hypochondriacus* (Figure 2) (Das 2016).



Figure 1 : Morphologie des inflorescences d'*Amaranthus cruentus* L. (Das, 2016)

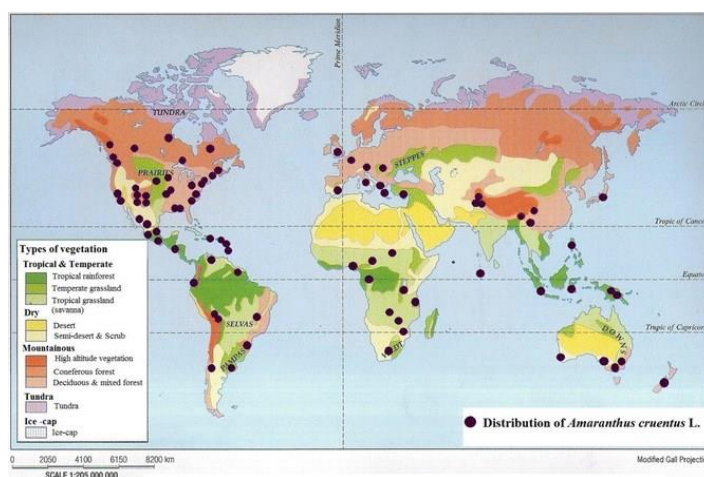


Figure 2 : Distribution mondiale d'*Amaranthus cruentus* L. (Das, 2016)

### 1.3.4. Le potentiel de l'amarante

Parmi les cultures alternatives ou cultures orphelines en développement, l'amarante est considérée comme une plante prometteuse, en raison de ses bienfaits pour la santé, pour ses propriétés pharmacologiques intéressantes, pour ses nombreux atouts en matière de nutrition ainsi que sa tolérance à différents types de stress environnementaux. Au cours de l'histoire, sa culture et les connaissances à son sujet sont tombées dans l'oubli. Aujourd'hui, l'amarante peut être considérée comme une nouvelle culture oubliée, longtemps négligée, mais qui connaît un regain d'intérêt et les études à son sujet la qualifient d'espèce prometteuse (Das 2016).

Tout d'abord, il faut savoir que les grains et les feuilles d'amarante sont une excellente source de protéines (au niveau quantitatif aussi bien qu'au niveau qualitatif) et de lipides de haute qualité avec des teneurs élevées en minéraux, tels que Ca, K et P, que les grains de céréales (de la Barca et al. 2010). L'amarante contient notamment plus de trois fois la quantité moyenne de calcium que les principales céréales et est riche en fer, magnésium, phosphore et potassium (Nascimento et al. 2014). Les amarantes à graines produisent des graines à haute teneur en protéines (17 à 19 % du poids sec) et dont le profil en acides aminés est idéal pour la nutrition humaine (Gamel et al. 2006), avec une composition proche de l'équilibre optimal requis pour l'alimentation humaine. Les amarantes en grains sont dépourvues de gluten, contrairement au blé, au seigle, au riz et à l'avoine. Aux États-Unis et en Europe, l'amarante est particulièrement préférée comme substitut du blé dans l'alimentation des patients atteints de la maladie coéliqua (Tosi et al. 2001; Huerta-Ocampo et Barba de la Rosa 2011) en raison de ses propriétés en tant qu'ingrédient fonctionnel sans gluten (Alvarez-Jubete, Arendt, et Gallagher 2009).

L'analyse de la composition chimique des grains d'amarante confirmerait leur fort potentiel pour les utilisations nutraceutiques humaines (Das 2016) et son statut important d'aliment non allergène. La consommation régulière d'amarante en grains réduirait la tension artérielle et le taux de cholestérol et améliorerait le statut antioxydant et les paramètres immunologiques (Gonor et al. 2006; Mir et al. 2018). L'huile d'amarante serait la meilleure source végétale de squalène, un puissant antioxydant qui protège la peau du vieillissement prématuré en prévenant les dommages cellulaires (Khamar et Jasrai 2014; Mir et al. 2018). Divers autres composés de l'amarante, tels que des saponines, tanins, phénols, flavonoïdes, alcaloïdes, glycosides cardiaques, stéroïdes et triterpénoïdes, auraient des effets anti-inflammatoires et anticancéreux (Reyad-ul-Ferdous et al. 2015). Les nombreux composés potentiels ayant plusieurs applications médicales pourraient ouvrir de nouvelles voies pour la sélection de l'amarante, bien que l'efficacité de molécules spécifiques nécessite des recherches scientifiques approfondies avant une application médicale.

Contrairement aux cultures dominantes en agriculture comme le blé, le riz, le maïs ou le soja, l'amarante ne souffre que de peu de ravageurs et de maladies, mais ces caractéristiques devraient être maintenues dans les régions de culture, car leur importance pourrait augmenter une fois que l'amarante deviendra plus abondante. Un ravageur potentiel est *Lygus lineolaris* (la punaise terne), qui peut causer des pertes de récoltes aux États-Unis (Sooby et al. 1998) et au Mexique (Espitia 1994). En dehors de cela, les insectes foreurs de tiges, *Sciaria*, *Hypolixus* et *Lixus*, sont connus pour causer des pertes mineures de récoltes au Mexique (Grubben 1976; Burki et al. 1997; Louw, Van Eeden, et Weekds 1995).

Finalement, l'amarante démontre une forte capacité à s'adapter à des environnements difficiles, elle peut être cultivée dans des conditions tempérées à tropicales et ne nécessite aucune exigence agricole particulière (D. C. Joshi et al. 2018; Das 2016). Elle est l'une des cultures pouvant pousser dans des sols pauvres en nutriments, dans des zones marginales et dans des zones soumises à des conditions extrêmes, telles que des températures élevées, la sécheresse, la salinité ou les cultures à faibles intrants (Dieleman et al. 1996; Ghorbani, Seel, et Leifert 1999; Nogoy et al. 2020; Barba de la Rosa et al. 2009). Néanmoins, de nombreuses recherches peuvent être

encore réalisées afin d'enrichir la littérature scientifique à son sujet sur divers thématiques encore non approfondies à l'heure actuelle.

### 1.3.5. La tolérance de l'amarante vis-à-vis de la salinité

Tout d'abord, il faut savoir qu'un stress abiotique fait référence à toute condition environnementale, en dehors de l'action d'autres organismes, qui a un effet néfaste sur la croissance, la survie et/ou la fécondité des plantes (Cramer et al. 2011; Boscaiu et al. 2008). Par conséquent, tout facteur environnemental qui réduit la production et limite la biomasse végétale est qualifié de stress (Robert-Seilanianantz, Bari, et Jones 2010; Grime 1979). Les facteurs environnementaux abiotiques comprennent des paramètres tels que la température, l'humidité, la salinité, le pH du sol, la disponibilité de la lumière, la submersion, l'anaérobiose, la disponibilité des minéraux, le gel et le CO<sub>2</sub>, et ont une influence sur la croissance d'une plante (Bhargava et Srivastava 2013). Les stress abiotiques entraînent une réduction de la croissance et du rendement en déclenchant une série de changements morphologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires chez les plantes (Bhatnagar-Mathur, Vadez, et Sharma 2008).

Parmi les différents stress abiotiques, la salinité est ici plus particulièrement étudiée, puisqu'elle fait parfois partie de la culture d'*Amaranthus*. De manière générale sur les plantes, la présence d'une grande quantité de sel dans le sol induit fréquemment une déshydratation, en relation avec une diminution du potentiel osmotique de la solution externe du sol et rend difficile l'absorption de l'eau par les racines, entraînant une réduction du taux de croissance (Álvarez et al. 2012; Rana Munns et Tester 2008). La croissance des différents organes des plantes se trouve également impactée, d'ampleur variable, par le stress salin, conduisant à une altération de la morphologie générale de la plante, telle qu'une modification du rapport racine/parties aériennes (Rana Munns et Tester 2008). Ces changements dans la morphologie des plantes induits par le sel sont susceptibles d'affecter les performances d'une plante dans des conditions salines.

Le stress salin, bien qu'il fasse partie intégrante de la plupart des cultures des espèces d'amarante, est un phénomène qui n'est pas encore largement étudié. Néanmoins, dès 1992, les Amaranthaceae étaient considérées comme l'une des trois familles d'angiospermes ayant des besoins en sodium pour leur croissance (Murata et al. 1992). Au Bénin, les espèces d'amarante sont largement cultivées sur les terres arables des zones côtières où la disponibilité d'eau de bonne qualité et la salinité constituent de sérieuses menaces (Wouyou et al. 2016; 2017). Des études antérieures ont montré que des concentrations de NaCl allant de 30 à 200 mM réduisent la croissance des parties aériennes et racinaires chez différents génotypes d'amarante, y compris les cultivars d'*Amaranthus cruentus* (Makus, s. d.; Ornami et Hammes 2006; Qin et al. 2013; Amukali, Obadoni, et Mensah 2015; Lavini et al. 2016; Wouyou et al. 2017). La capacité plus élevée par rapport à d'autres espèces à résister au stress hydrique et la tolérance élevée au sel de l'amarante graine ont été associées à une efficacité élevée d'utilisation de l'eau (Omami, Hammes, et Robbertse 2006).

## 1.4. Le système racinaire

### 1.4.1. Les rôles du système racinaire

Le système racinaire constitue le dernier aspect important de cette recherche. Les racines fournissent non seulement un ancrage et assurent l'absorption de l'eau et des nutriments, mais agissent également comme un système sensoriel, intégrant les changements de disponibilité des nutriments, de teneur en eau et de salinité. Elles permettent ainsi d'exploiter les ressources disponibles au maximum de leur capacité (Galvan-Ampudia et al. 2013; Gruber et al. 2013).

### 1.4.2. L'architecture racinaire

Premièrement, Il est désormais largement admis que l'architecture du système racinaire est une composante fondamentale de la productivité agricole et des écosystèmes naturels (J. Lynch 1995; Hammer et al. 2009; Hodge et al. 2009). Les racines sont l'interface des plantes avec les sols, et l'architecture racinaire, c'est-à-dire une structure arborescente complexe comprenant des racines primaires, latérales ainsi que d'ordre inférieur, intégrant donc une hétérogénéité au niveau des âges, des types et des stades de développement racinaire (York et Lobet, s. d.). La dynamique de formation des racines dans le temps et dans l'espace entraîne une grande variabilité des propriétés fonctionnelles au sein de chaque système racinaire et joue un rôle primordial dans la détermination de la manière dont les plantes acquièrent les ressources du sol (Lynch 2022; York et Lobet, s. d.). Comprendre l'importance des modifications de l'architecture du système racinaire par les conditions environnementales pour la productivité des plantes est l'un des défis majeurs de l'agriculture moderne (Dorlodot et al. 2007; Herder et al. 2010; Pierik et Testerink 2014).

L'architecture racinaire des plantes dicotylédones se compose d'une racine principale d'origine embryonnaire et de racines latérales qui proviennent de la dédifférenciation de cellules du péricycle qui se situent en face des pôles xylémiens, de la racine principale, ou de racines latérales dans le cas de racines latérales d'ordre supérieur (Julkowska et al. 2014). Dans des conditions contrôlées, la croissance et la ramification des racines, et donc le développement de l'architecture racinaire, sont principalement guidées par l'action antagoniste de deux hormones végétales : l'auxine et les cytokinines (Petricka et al. 2012). Dans des conditions de stress environnemental, il est connu que la synthèse d'acide abscissique, d'éthylène et de brassinostéroïdes est induite et module la croissance des racines principales et des racines latérales (Achard et Genschik 2009; Duan et al. 2013; Geng et al. 2013; Osmont et al. 2007; Achard et al. 2006).

L'architecture du système racine est généralement décrite et caractérisée par plusieurs composantes, car il n'existe pas de caractéristiques générales concluantes qui arrivent à caractériser de manière efficace toutes les propriétés d'architecture (Freschet et al. 2021). La classification morphologique courante permettant de classer les systèmes racinaires en deux différents types, un système racinaire fasciculé et un système racinaire à racines pivotantes, est attractive d'un point de vue opérationnel car elle est simple et basée sur la morphologie de la partie proximale du système racinaire, qui est généralement la plus facile à extraire du sol. Néanmoins, des critères de classification

supplémentaires sont nécessaires pour représenter la grande diversité de morphologies pouvant être observée (Freschet et al. 2021). Au sein de ces critères, on retrouve entre autres la densité de ramification des racines et la distribution du diamètre racinaire.

La densité de ramification des racines correspond au nombre de racines latérales sur une unité de longueur donnée de la racine principale. La densité de ramification des racines a un impact important sur le nombre total de racines et leur répartition sur le profil du sol, et présente une variation interspécifique abondante (Pagès et Kervella 2018). Cependant, dans les sols hétérogènes, la régulation de la croissance racinaire sous l'influence de facteurs environnementaux a souvent été reconnue comme un moyen majeur pour la plante d'adapter localement la densité racinaire à la disponibilité des ressources (Forde et Lorenzo 2001; Hodge 2004; 2009). Aux niveaux interspécifique et intraspécifique, une densité de ramification racinaire d'ordre inférieur représenterait une tendance des systèmes racinaires à explorer de plus grands volumes de sol plutôt que d'intensifier leur recherche dans des compartiments localisés du sol (Wiersum 1958; David M. Eissenstat et al. 2015).

Un autre trait faisant partie de l'architecture des racines est la morphologie. En effet, la morphologie des racines reflète, dans une certaine mesure, l'anatomie (c'est-à-dire l'organisation interne des tissus racinaires) et l'architecture (c'est-à-dire l'organisation générale du système racinaire) (Freschet et al. 2021). En tant que tels, les traits morphologiques fournissent des informations utiles sur l'allocation souterraine, favorisant l'exploration du sol (Ryser 2006; Freschet et Roumet 2017), influençant la croissance et la conservation des ressources (Ryser et Eek 2000). Un examen des caractéristiques morphologiques des racines parmi les espèces et les écosystèmes peut permettre de mieux comprendre comment les plantes fonctionnent et réagissent à l'environnement, même s'il est important d'inclure également d'autres caractéristiques (Freschet et al. 2021). On peut notamment étudier le diamètre racinaire moyen, égal à la moyenne de toutes les observations de diamètre racinaire d'une distribution de diamètre (unités typiques : mm) (Freschet et al. 2021). Le diamètre des racines au sein d'un système racinaire présente généralement une distribution asymétrique (Freschet et al. 2021). Pour les plantes herbacées, la plus grande partie de la longueur totale d'un système racinaire est généralement constituée de racines fines, alors que quelques racines grossières peuvent fournir la majeure partie de la biomasse (Boot et Mensink 1990). Au niveau intraspécifique, le diamètre des racines peut varier en fonction de l'ordre de ramification, du stade ontogénétique de la plante, de la disponibilité en nutriments et de l'infection mycorhizienne (Bouma et al. 2001; Pregitzer et al. 2002). Malgré l'accent classique mis sur le diamètre moyen des racines, la mesure de la distribution du diamètre des racines ou du diamètre modal des racines peut donc apporter des informations particulièrement précieuses sur la morphologie et le fonctionnement des racines (Boot et Mensink 1990; Pregitzer et al. 2002).

Au cours des dernières années, une nouvelle génération de modèles d'architecture racinaire est apparue intégrant structure, fonction et environnement (Godin et Sinoquet 2005). Ces modèles ont déjà été utilisés pour l'analyse du débit d'eau (Doussan et al. 2006; Draye et al. 2010; Javaux et Vanclooster 2006), de l'absorption des nutriments (Dunbabin et al. 2004; Ge et al. 2000), de l'allocation du carbone (Bidel et al. 2000; Nord et al. 2011), et l'ancrage (Dupuy et al. 2007; Stokes et al. 1996). L'intégration

ultérieure de courbes de réponse développementale dans ces modèles devrait permettre de simuler l'architecture racinaire dans des scénarios non testés et de réaliser des expériences *in silico* pour générer de nouvelles hypothèses (Morte et Varma 2014).

### 1.4.3. L'anatomie racinaire

L'anatomie racinaire est le terme général qui fait référence à la structure interne des racines et peut se concentrer sur la composition interne des tissus racinaires en relation avec la forme et la taille globales des racines (Freschet et al. 2021). L'examen anatomique des tissus racinaires permet d'avoir une perspective unique sur le fonctionnement des racines, y compris le mouvement de l'eau et des nutriments à travers les tissus racinaires, les interactions physiques des racines avec le microbiote du sol et l'adaptation des plantes aux conditions environnementales (R. L. Peterson 1992; C. A. Peterson, Murrmann, et Steudle 1993). De plus, l'examen anatomique permet d'évaluer le développement et la viabilité des racines, qui ont également un impact sur le fonctionnement des racines, par exemple sur l'acquisition des ressources ou la durée de vie des racines (Freschet et al. 2021). En conséquence, les études anatomiques des racines sont utiles pour différencier différents types de racines selon leur fonction (Freschet et al. 2021).

L'anatomie est également un déterminant majeur des coûts métaboliques liés à la construction et à l'entretien des racines (Lynch et al. 2021). Certains tissus sont plus exigeants sur le plan métabolique que d'autres. Par exemple, les vaisseaux matures du xylème et certaines cellules du sclérenchyme sont morts, contrairement au parenchyme du xylème ou aux cellules compagnes du phloème qui sont très actives (Lynch et al. 2021). En déterminant par exemple la proportion de cellules vivantes et mortes, les cellules hautement actives par rapport aux cellules moins actives, la composition cellulaire et la disponibilité en oxygène, on peut décrire l'anatomie racinaire, qui joue vraiment un rôle de déterminant clé des coûts métaboliques de l'exploration des sols (Lynch et al. 2021).

Dans une approche de caractérisation de l'anatomie racinaire, il existe diverses méthodes, dont la plus classique, la microscopie. En effet, la plupart des propriétés anatomiques des racines sont mesurées sur des coupes transversales ou longitudinales des racines d'intérêt (Freschet et al. 2021). La microscopie prévoit l'utilisation d'un microscope optique pour visualiser ces racines sectionnées. L'approche la plus simple utilise des sections à main levée, ce qui implique l'utilisation d'une lame de rasoir pour couper à la main des sections de racines aussi fines que possible. Les coupes transversales à main levée appropriées sont particulièrement difficiles à réaliser, en particulier sur les racines fines, et les coupes sont souvent trop épaisses et difficiles à étudier en série (Freschet et al. 2021). Comme elles ne fournissent généralement pas d'images claires des structures internes, elles n'offrent pas d'informations fiables sur le contenu cellulaire. Il faut également savoir que les méthodes classiques d'incorporation de tissus pour les études anatomiques utilisent plusieurs étapes lors du traitement des racines, notamment la fixation, la déshydratation, l'inclusion, la section et l'observation des racines par microscopie optique (Freschet et al. 2021). Un objectif essentiel des études anatomiques est la fixation et la préservation des cellules dans les tissus aussi proches que possible de leur état exact au moment du prélèvement (Freschet et al. 2021).

Différents traits anatomiques sont mesurables au sein des racines et permettent une étude plus approfondie de chaque racine prise de manière individuelle, mais permettent également d'avoir une vision globale de l'anatomie du système racinaire. Quelques-uns de ces traits mesurables sont le rapport entre les racines absorbantes et transporteuses, l'épaisseur et la densité du cortex radiculaire, ou encore le stade de développement du xylème.

Le rapport entre les racines absorbantes et les racines transporteuses constitue un second aspect important, puisqu'il fait référence au rapport entre le nombre de racines dépourvues de phloème et de xylème secondaire et celles présentant un phloème et un xylème secondaire abondant (Freschet et al. 2021). Ceci représente le rapport entre les racines présentant uniquement une croissance primaire et celles présentant une croissance secondaire (Freschet et al. 2021). Les racines présentent différentes fonctions, car certaines racines sont responsables de l'absorption des nutriments et de l'eau, tandis que d'autres assurent des fonctions de transport et de soutien structurel (Freschet et al. 2021). La détermination de la croissance primaire ou secondaire au sein du type et de l'ordre des racines est un indicateur de leur fonction et peut être utilisée pour approximer les différences de durée de vie des racines au sein d'un système racinaire ramifié (Peterson et al. 1999; Bagniewska-Zadworna et al. 2012; McCormack et al. 2017; Zadworny et al. 2017).

Ensuite, l'épaisseur du cortex racinaire est l'épaisseur de l'anneau de cellules corticales commençant à l'extérieur de la stèle et s'étendant jusqu'à l'épiderme racinaire. La densité cellulaire du cortex racinaire est le nombre de cellules corticales dans une ligne radiale (Freschet et al. 2021). Bien que de multiples processus déterminent la capacité d'absorption de l'eau et des nutriments des racines, la présence de tissus corticaux parenchymateux dans les racines est essentielle à ces activités, car l'absorption des nutriments diminue rapidement avec la perte de cellules corticales (Steudle et Peterson 1998). Les cellules du parenchyme du cortex des racines présentent une diversification structurelle (Freschet et al. 2021). Par conséquent, l'épaisseur ou le nombre de couches cellulaires présentes dans le cortex des racines revêtent une importance physiologique particulière pour la fonction d'absorption des racines (Freschet et al. 2021). La capacité à acquérir des éléments nutritifs du sol pour la croissance et le développement des plantes peut être fortement modulée par les ajustements des caractéristiques des tissus corticaux des racines, en particulier en réponse à diverses conditions environnementales (Zadworny et al. 2016).

Finalement, le stade de développement du xylème est le degré de différenciation et de développement des éléments de vaisseau (Freschet et al. 2021). Son développement et ses caractéristiques anatomiques peuvent être évalués à l'aide de plusieurs mesures comme la distance entre la différenciation du xylème primaire et l'extrémité de la racine, la distance entre la différenciation du xylème secondaire et la pointe de la racine, le nombre de pôles xylémiens, le nombre de cellules conductrices (vaisseaux et trachéides), le diamètre de la lumière du vaisseau ou encore l'épaisseur de paroi du vaisseau (Freschet et al. 2021). Le xylème est le tissu vasculaire responsable du transport de l'eau et des nutriments dans les plantes terrestres, depuis les racines jusqu'aux tiges et aux feuilles (Freschet et al. 2021). Le tissu du xylème est classé comme primaire ou secondaire selon l'origine des cellules du xylème en développement (Freschet et al. 2021). La différenciation des tissus vasculaires dans

les racines régit le mouvement de l'eau et des nutriments à travers les racines individuelles (Freschet et al. 2021). Le manque de xylème secondaire diminue l'efficacité de l'absorption de l'eau et du transport de la racine (D. M. Eissenstat et Achor 1999; Huang et al. 2010). L'âge des racines individuelles peut être déterminé en évaluant le développement des tissus, principalement en termes de quantité de formation de xylème primaire et secondaire (Hishi 2007).

#### 1.4.4. Impact du stress salin sur le système racinaire

L'impact du stress salin sur le système racinaire est un sujet de recherche largement étudié, notamment sur le genre *Arabidopsis*, comme dans l'article de Julkowska (2014). En effet, La variation naturelle d'*Arabidopsis* (*Arabidopsis thaliana*) est une excellente source pour disséquer les composants génétiques sous-jacents à la diversité phénotypique (Trontin et al. 2011; Weigel 2012). Les gènes sous-jacents à la plasticité phénotypique de l'architecture racinaire face aux stimuli environnementaux ont également montré une grande diversité allélique, conduisant à des différences dans le développement des racines entre les différentes accessions d'*Arabidopsis* (Rosas et al. 2013). On suppose que les gènes responsables de la plasticité phénotypique de la morphologie des racines face à différentes conditions environnementales sont soumis à une forte sélection pour s'adapter aux environnements locaux (Julkowska et al. 2014). Diverses populations d'accessions d'*Arabidopsis* ont été utilisées pour étudier la variation naturelle de l'accumulation d'ions et de la tolérance à la salinité (D. M. Eissenstat et Achor 1999; Jha et al. 2010; Katori et al. 2010; Rosas et al. 2013).

On sait que le stress salin affecte la croissance des racines (West, Inzé, et Beemster 2004) et induit l'arrêt de la croissance des racines latérales émergées (Duan et al. 2013), mais son effet relatif sur les composants individuels de l'architecture racinaire sur une échelle de temps plus longue est moindre. Dans l'étude de Julkowska, Il a été observé que la corrélation entre la longueur de la racine principale, la longueur des racines latérales et la moyenne de cette longueur des racines latérales diminuait avec l'augmentation des concentrations de stress salin, suggérant une régulation indépendante de la croissance de la racine principale et des racines latérales dans des conditions de stress salin (Julkowska et al. 2014). L'augmentation des concentrations de sel n'a eu aucun effet significatif sur la densité des racines latérales. De plus, il a été observé que le nombre de racines latérales était fortement corrélé à la longueur de la racine principale parmi toutes les concentrations de sel testées dans cette étude (Julkowska et al. 2014). Bien que le dispositif expérimental utilisé dans cette étude n'ait pas permis d'étudier les tout premiers stades de développement des racines latérales, les résultats ont suggéré que la réduction du nombre de racines latérales visibles en conditions de stress salin est principalement due à une diminution de la longueur de la racine principale (Julkowska et al. 2014).

De plus, selon les articles de Wang et Zolla, il a été observé que des concentrations plus faibles de sel (25-50mM) induisaient légèrement l'allongement des racines principales mais réduiraient l'initiation des racines latérales, tandis que des concentrations en sel plus élevées (150-200mM) entraînaient une diminution de la croissance des racines principales mais une favorisation de la croissance des racines latérales (Wang et al. 2009; Zolla et al. 2010). La réduction de la croissance est le résultat de l'inhibition de la progression du cycle cellulaire et d'une réduction de la taille

du méristème apical des racines (West, Inzé, et Beemster 2004). Cependant, des résultats contradictoires ont été présentés concernant l'effet de la salinité sur la densité des racines latérales (Wang et al. 2009; Zolla et al. 2010; Galvan-Ampudia et Testerink 2011).

L'ensemble des résultats proposent qu'une inhibition efficace de la croissance des racines, même à de faibles niveaux de stress salin, pourrait être liée à une meilleure tolérance au stress salin, similaire à l'inhibition de la croissance des pousses induite par la sécheresse (Claeys et Inzé 2013). Comme expliqué précédemment, il a été constaté que des concentrations de sel plus élevées réduisaient considérablement les longueurs des racines principales et les tailles totales des racines, conformément à des observations antérieures (Wang, Li, et Li 2009; Zolla, Heimer, et Barak 2010). Cependant, aucun effet significatif sur la densité des racines latérales n'a été observé aux concentrations étudiées, ce qui contredit les études précédentes dans lesquelles il était observé que cette densité des racines latérales dans des conditions de stress salin était soit augmentée, attribuée à la signalisation de l'auxine (Wang, Li, et Li 2009), ou diminuée en raison de la signalisation de l'acide abscissique (Zolla, Heimer, et Barak 2010).

Dans une autre étude portant sur la signalisation des plantes dans le cadre de leur survie au sel réalisée par Julkowska, on affirme qu'un léger stress de salinité peut améliorer la croissance de la racine principale et des racines latérales, tandis que des niveaux plus élevés de sel étaient préjudiciables pour les deux (Zolla, Heimer, et Barak 2010; Julkowska et al. 2015). Le développement de l'architecture racinaire dans des conditions de stress salin est modifié par l'action de l'acide abscissique, de l'éthylène, de l'acide jasmonique, de l'auxine et des brassinostéroïdes (Geng et al. 2013; Duan et al. 2013; Zolla et al. 2010; Osmont et al. 2007). Le stress salin entraîne une réduction de la taille du méristème de la racine principale car le nombre de cellules impliquées dans la division cellulaire diminue (West, Inzé, et Beemster 2004). L'acide abscissique induit par le stress salin est produit dans la zone de maturation précoce (Geng et al. 2013), conduisant à l'inhibition de la signalisation des gibbérellines. Le développement des primordias des racines latérales dépend, lui, des niveaux de stress salin. Alors que 50 mM de NaCl augmentait la proportion de primordias des racines latérales qui se développaient en racines latérales (Zolla, Heimer, et Barak 2010), des niveaux plus élevés de stress salin réduisaient le développement des racines latérales à partir de ces primordias (McLoughlin et al. 2012).

Rappelons que la racine est le premier organe végétal exposé au stress salin et joue un rôle important dans la détection du sel (Galvan-Ampudia et al. 2013; Robbins et al. 2014) ainsi que dans la transduction du signal vers les tissus des parties aériennes (Choi et al. 2014; Jiang et al. 2012). Le stress salin réduit l'activité du cycle cellulaire au niveau des méristèmes des racines, entraînant une réduction de leur croissance (West, Inzé, et Beemster 2004; Liu et Zhu 1997; Kobayashi et al. 2016; Sheldon et al. 2013; Tu et al. 2014). Étant donné que le système racinaire est important pour l'absorption efficace de l'eau et l'exclusion des ions (Faiyue et al. 2010; Ristova et Busch 2014), les changements dans l'architecture racinaire sont susceptibles de contribuer à la performance des plantes dans des conditions de stress salin (Julkowska et Testerink 2015).

## 2. Objectifs

Ce mémoire s'insère dans la thèse de doctorat d'Adrien Luyckx, visant à décrire les impacts de la salinité sur *Amaranthus cruentus*. Ce travail a été réalisé au sein du laboratoire 'Plant Ecology, eco-Physiology & sustainable Agronomy' (PEPA) du pôle « Agronomy » du Earth and Life Institute (ELIA) de l'UCLouvain à Louvain-la-Neuve.

L'objectif général de cette étude est d'analyser l'impact du stress salin sur l'anatomie et l'architecture du système racinaire d'*Amaranthus cruentus*. Plus précisément, l'étude se concentre sur quatre variétés. Quatre variétés d'amarante ont été choisies selon les organes pour lesquelles elles sont cultivées et leur niveau de tolérance à la salinité. Locale (sensible) et Rouge (tolérante) sont utilisées pour la production de feuilles, tandis que Montana 5 (sensible) et Don Leon (tolérante) sont cultivées pour leurs graines.

Les individus ont été cultivés soit avec 100 mM de NaCl, soit sans sel. Les objectifs spécifiques de ce travail sont : (1) la comparaison de la résistance au sel au niveau de la croissance et de la production de biomasse, (2) la caractérisation de l'architecture et de l'anatomie du système racinaire en fonction des traitements salins. L'étude vise à confirmer le caractère sensible et tolérant des quatre variétés et à comparer leur développement racinaire. Pour ce faire, plusieurs paramètres ont été mesurés comme le nombre de feuilles des individus, leur hauteur, et les racines ont été numérisées pour analyser plusieurs paramètres sur le logiciel SmartRoot tels que le diamètre, la longueur des racines ou encore la densité de racines latérales. Des coupes anatomiques ont également été réalisées, ce qui a permis de mesurer le diamètre total, le diamètre de la stèle racinaire et l'épaisseur du cortex racinaire.

En plus de la comparaison entre les deux traitements (arrosage avec ou sans solution saline), la comparaison des quatre cultivars permettra de déterminer leur tolérance relative au stress salin.

### 3. Matériel et méthodes

#### 3.1. Matériel végétal et conditions de croissance

Ce travail se concentre sur 4 cultivars d'*Amaranthus cruentus*, dont deux sont cultivés pour la production de graines, il s'agit de 'Don Leon' et 'Montana 5', originaires d'Argentine et des États-Unis, respectivement. Les deux autres sont cultivées pour la production de feuilles, il s'agit des cultivars 'Rouge' et 'Locale', originaires du Bénin. Chaque paire de cultivars, cultivés soit pour les feuilles ou pour les graines, présentent un cultivar considéré comme tolérant à la salinité et l'autre considéré comme sensible à la salinité (Tableau 1). La sélection « sensible » et « tolérante » s'est faite sur base des résultats de l'article de Luyckx et al. (2023). Ces quatre cultivars ont été semés et cultivés au sein d'un même dispositif expérimental dans les serres de Louvain-la-Neuve durant 33 jours au total.

Tableau 1 : Présentation des quatre cultivars, leur type, leur comportement vis-à-vis de la salinité ainsi que leur origine

|           | Type     | Comportement vis-à-vis de la salinité | Numéro d'accension ou origine                                        |
|-----------|----------|---------------------------------------|----------------------------------------------------------------------|
| Montana 5 | Graines  | Sensible                              | Banque de graines de Prague<br>N°01Z5200032                          |
| Don Leon  | Graines  | Tolérant                              | Banque de graines de Prague<br>N°01Z5300166                          |
| Locale    | Feuilles | Sensible                              | Pr. Christophe B. Gandonou,<br>Université d'Abomey-Calavi<br>(Bénin) |
| Rouge     | Feuilles | Tolérant                              | Pr. Christophe B. Gandonou,<br>Université d'Abomey-Calavi<br>(Bénin) |

Dans le cadre de cette étude, deux expérimentations ont eu lieu. La première d'entre elle a débuté le 30 novembre 2023 avec le semis des quatre cultivars d'*A. cruentus* dans 4 bacs distincts. Les graines ont été semées dans un substrat composé d'1/3 de sable et de 2/3 de terreau, recouvertes d'une vitre jusqu'à leur germination. Après la levée (2 jours plus tard) et donc le retrait de la vitre, les bacs ont été arrosés trois fois par semaine avec de l'eau de pluie. Après 15 jours, les plantes ont été repiquées individuellement dans des pots en plastique de 8x8x7cm, composés d'un mélange équivalent en volume de perlite et de vermiculite. Huit bacs ont été formés, composés chacun des sept plantes repiquées pour chaque variété et chaque traitement. Les plantes ont été disposées de manière aléatoire dans chaque bac. Le stress salin a été induit directement après le repiquage, ce qui a provoqué la dégradation rapide de nombreux individus exposés au stress salin. En effet, la totalité des plantes ayant subi le stress salin se sont nécrosées, ainsi que sept individus n'ayant pas subi le stress. La récolte a eu lieu 56 jours après le semis. À la fin de l'expérience, il restait donc deux individus de la variété « Don Leon », sept individus de la variété « Locale », six individus de la variété « Montana 5 » ainsi que six individus également pour la variété « Rouge ».

Lors de la récolte, la mesure du poids frais des plantes a été réalisée. Chaque individu a été séparé en deux, pour différencier les parties aériennes des parties racinaires. Les tiges et les feuilles ont été pesées ensemble, de manière à mesurer le poids de l'ensemble des parties aériennes. Le poids frais des racines n'a pas été mesuré car une marge d'erreur importante peut être due à l'eau retenue dans les racines. Trois individus des variétés « Montana 5 », « Locale » et « Rouge » ont été conservés pour la réalisation de coupes anatomiques. Les racines des individus restants ont été séchées à l'étuve pendant 48 heures à 60 °C pour évaluer leur poids sec. Après les essais de deux méthodologies pour l'obtention des coupes, à savoir la coupe à main levée et un dispositif dans de l'agar, celles-ci ont été abandonnées, étant donné le diamètre trop fin des racines. L'analyse de ces coupes aurait été inutile dans le cadre de cette étude étant donné l'objectif d'analyse de la tolérance au stress salin et la nécrose de tous les individus ayant subi ce stress.

L'analyse et l'interprétation des données ont été réalisées de la même manière pour les deux expérimentations. La suite de l'explication du matériel et méthodes reprise ci-dessous fait référence à la deuxième expérimentation.

La deuxième expérience a débuté le mardi 4 avril 2024 avec le semis des quatre cultivars d'*A. cruentus* dans 4 bacs distincts. Les graines ont été semées dans un substrat composé d'1/3 de sable et de 2/3 de terreau, recouvertes d'une vitre jusqu'à leur germination. Après la levée (2 jours plus tard) et donc le retrait de la vitre, les bacs ont été arrosés trois fois par semaine avec de l'eau de pluie.

Trente-trois jours plus tard, 12 plantules de chaque cultivar ont été repiquées individuellement dans des colonnes cylindriques en PVC (32 cm de hauteur et 11 cm de diamètre) remplies d'un mélange équivalent en volume de perlite et de vermiculite. Au total, 48 colonnes ont été placées sur les tables dans les serres (Figure 3). Étant donné la nature inerte du substrat perlite-vermiculite, un apport en solution nutritive était nécessaire (Braquenier 2022). La solution Hoagland a été utilisée (Annexe A), avec un arrosage de 300 ml trois fois par semaine pour chaque colonne.

Onze jours après le repiquage, un stress salin a été appliqué. Du chlorure de sodium a été ajouté à la solution nutritive pour obtenir une concentration de 100 mM de NaCl. Les colonnes contenant les plantes soumises au stress ont été arrosées avec cette solution saline, tandis que les autres colonnes ont reçu une solution nutritive non-saline.



Figure 3 : Photographie illustrant le système de mise en colonnes

### 3.2. Design expérimental

Les plantes ont été cultivées en serres dans des conditions environnementales semi-contrôlées : photopériode de 16 heures, température de 24°C le jour et de 22°C la nuit, humidité relative de 65%, une intensité lumineuse minimale de  $120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , maintenue grâce à un éclairage supplémentaire (Lumigrow Pro 650 W) (Cardoso de Lima 2023).

Le design expérimental choisi est un split-plot composé d'un seul bloc. Le split plot consiste à organiser les individus en blocs comprenant des sous-blocs, chacun recevant de manière homogène un traitement spécifique. Ces blocs sont répliqués dans l'espace. Au sein des sous blocs, les individus sont disposés de manière alternée selon différentes combinaisons de variétés, garantissant ainsi une dispersion homogène pour minimiser les effets potentiels liés à l'hétérogénéité de l'environnement.

Dans cette expérience, chacun des deux sous-blocs, constitué de 24 colonnes, contenait six individus de chaque variété, disposés de façon aléatoire et répartis sur 4 blocs de rétention (Figure 4). Cette organisation en blocs a permis de prévenir le débordement de la solution saline des colonnes stressées vers celles contenant les plantes témoins lors de l'arrosage.

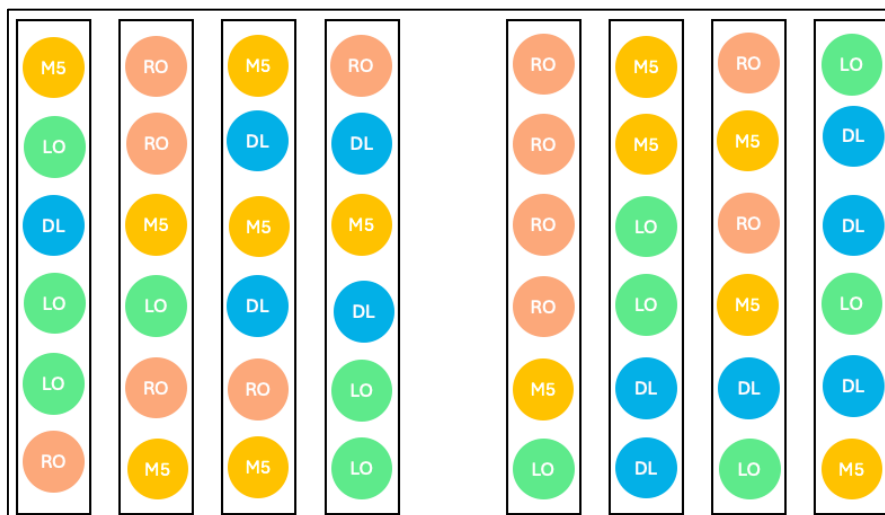


Figure 4 : Représentation schématique des deux blocs du split plot design. Chaque bloc est composé de 24 colonnes dont la répartition a été faite aléatoirement. Le bloc de gauche fait référence au bloc stressé (100mM) et le bloc de droite fait référence au bloc témoin. RO : cultivar 'Rouge', LO : cultivar 'Locale', DL : cultivar 'Don Leon', M5 : cultivar 'Montana 5'

### 3.2.1. Mesures morphologiques

Quatre jours après l'application du stress salin, la prise de mesures a commencé. La hauteur et le nombre de feuilles de chaque plante ont été mesurés, puis ces mesures ont été répétées trois fois par semaine. La hauteur correspond à la distance mesurée entre le collet et le point d'insertion de la plus jeune feuille visible. Toutes les feuilles de la tige principale, y compris celles développées aux nœuds, ont été comptabilisées, à l'exception des cotylédons et des feuilles tombées. Le nombre de répliques par cultivar et par traitement salin s'élevait à six au premier jour de mesure et est resté stable tout au long de la prise de mesures. Seule une plante n'a pas repris lors du repiquage en colonnes et s'est entièrement nécrosée deux jours plus tard.

### 3.2.2. Récolte et mesures de la biomasse

La récolte a eu lieu trente jours après le repiquage en colonnes. Pour chaque variété et chaque traitement, cinq plantes ont été récoltées (5 répliques récoltées pour chacune des 4 variétés et 2 traitements). Parmi chaque variété, deux individus ont été consacrés à la mesure du poids frais et sec.

A la fin de l'expérience, les poids frais et secs ont été déterminés à l'aide d'une balance de précision. Chaque individu a été séparé en trois parties pour la pesée, afin de distinguer la tige, les feuilles et les racines. La partie racinaire, située sous le collet, a été nettoyée (séparée du substrat) et directement mise de côté pour la mesure du poids sec. En effet, la mesure du poids frais des racines n'a pas été effectuée, puisque des erreurs dues à la variabilité de nettoyage et à la présence d'eau résiduelle sur les racines auraient introduit des incertitudes importantes sur le poids frais.

Les tiges et les feuilles des différents individus ont été placées individuellement dans des enveloppes pour un séchage à l'étuve à 60°C pendant 48 heures, puis pesées à

nouveau pour évaluer leur poids sec. Les racines ont été stockées dans un mélange d'eau et d'éthanol à parts égales avant d'être numérisées pour analyse ultérieure. Ensuite, les racines de deux individus par variété ont été séchées à l'étuve pendant 48 heures à 60 °C pour évaluer leur poids sec, tandis que les trois individus restants de chaque variété ont été destinés à la réalisation de coupes anatomiques.

### 3.2.3. Numérisation des échantillons

Le mode opératoire jusqu'au stockage des racines décrit précédemment permet l'analyse de certaines caractéristiques de l'architecture racinaire des quatre variétés d'amarante étudiées. En effet, chez ces plants âgés de plus d'un mois, les systèmes racinaires sont alors très ramifiés, ce qui complique les mesures en raison de la longueur et du chevauchement important des racines. Les racines nettoyées ont été scannées afin d'obtenir une image virtuelle de leur système racinaire. Les scans ont été effectués grâce à un scanner Epson V850 Pro appartenant au laboratoire PEPA. Pour le scan, le système racinaire a été placé dans un bac contenant de l'eau déminéralisée, permettant ainsi une visualisation claire de l'ensemble du système racinaire (Heinrich-Thuet 2023). Les scans ont été effectués à une résolution de 800 Dots Per Inch (DPI).

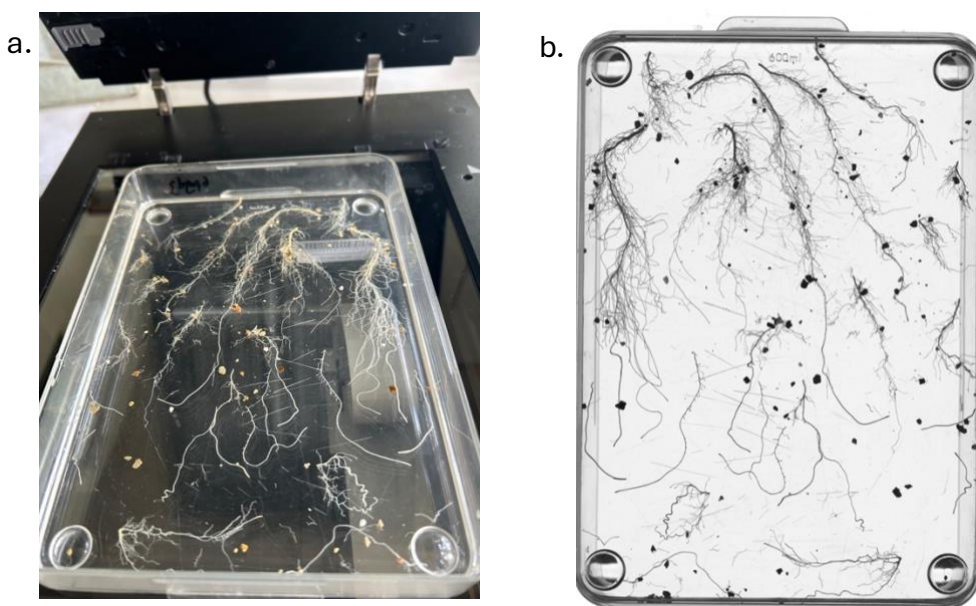


Figure 5 : Photo illustrant le dispositif de numérisation des racines. Figure 5a. : photo prise avant la numérisation des racines d'une plante, dans un récipient contenant un fond d'eau déminéralisée. Figure 5b. : image du système racinaire après numérisation.

#### 3.2.3.1. SmartRoot

Toutes les mesures réalisées sur les échantillons racinaires ont été effectuées à l'aide de Smartroot (Lobet, Pagès et Draye, 2011), un logiciel d'analyse d'images semi-automatique basé sur ImageJ, qui permet de quantifier la croissance et l'architecture des systèmes racinaires complexes (Degives 2023). SmartRoot a été utilisé pour analyser les systèmes racinaires scannés (scan sous format TIFF). Le logiciel combine une représentation vectorielle des objets racinaires avec un puissant algorithme de traçage (Lobet et al., 2011) (figure 11).

Les racines ont été tracées à l'aide de la fonction *Trace Root* et représentées par un ensemble de points (appelés nœuds) reliés entre eux, ce qui permet d'enregistrer des informations architecturales dans le logiciel (Heinrich-Thuet 2023). Pour chaque racine principale, il convenait d'y relier toutes leurs racines latérales à l'aide de la fonction *Trace Lateral*, permettant à SmartRoot de créer des relations de parenté entre les racines. Le logiciel peut alors, sur base des nœuds, fournir des mesures de l'architecture du système racinaire telles que la longueur, le diamètre, la densité de latérales, et l'angle d'insertion des latérales (Degives 2023).

Une fois tous les systèmes racinaires tracés, les fichiers contenant les données ont été exportés. Les fichiers contiennent, pour l'intégralité des racines, des informations de longueur, de surface, de volume, de diamètre, de relations ontologiques des racines, ainsi que les racines parentes associées (Heinrich-Thuet 2023).

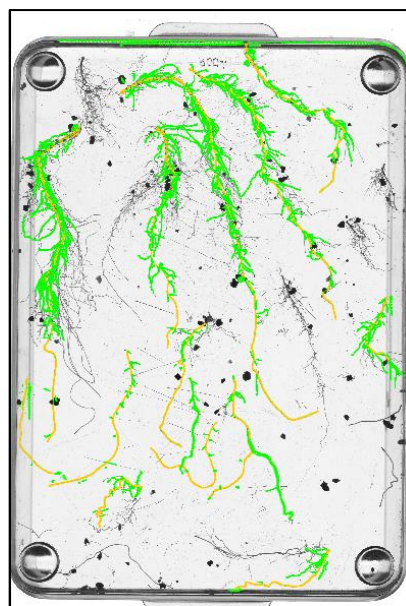


Figure 6 : Image illustrant l'utilisation de SmartRoot après le traçage des racines principales et des racines latérales.

### 3.2.3.2. Structure des données

Le fichier de tracé des racines a été enregistré au format Root System Markup Language (RSML) (Lobet, Couvreur et al., 2014). Ce format, essentiellement un fichier XML (eXtensible Markup Language), contient des informations topologiques, géométriques et autres données numériques permettant de capturer la complexité d'un système racinaire (en 2D, 3D et données temporelles) (Degives 2023). Le langage XML est couramment utilisé pour l'échange des données entre diverses applications en raison de sa lisibilité et de sa facilité d'écriture, tant pour les humains que pour les machines. Il est également extensible, permettant aux développeurs de définir leurs propres balises pour représenter des données spécifiques à leur application, comme les données racinaires dans le cas du RSML. Smartroot offre également la possibilité d'extraire directement les données racinaires plus globales dans un fichier CSV (Comma Separated Values). Ce fichier contient alors entre autres la longueur, le diamètre moyen, l'angle d'insertion, la direction de chaque racine, ...

Les analyses descriptives ainsi que l'inférence statistique ultérieure ont été réalisées sur base de ces fichiers (Degives 2023).

#### 3.2.4. Coupes anatomiques

Les coupes anatomiques ont été réalisées sur trois individus de chaque variété et chaque traitement, à environ 1cm du collet. Pour chaque individu, les trois plus grosses racines basales ont été utilisées pour réaliser les coupes. Chaque coupe a été soigneusement exécutée à main levée à l'aide d'une lame de rasoir. Ensuite, les coupes ont été directement observées grâce à un microscope à fluorescence Polyvar. Les éléments de vaisseaux xylémiens, dont les cellules contiennent de la lignine, émettent naturellement une fluorescence bleue lorsqu'ils sont exposés à de la lumière UV, ce qui permettait de les distinguer facilement du reste des tissus.

Sur chaque coupe, des mesures de diamètre de la racine, du diamètre de la stèle racinaire, de l'épaisseur du cortex racinaire ainsi que du nombre de cercles concentriques de croissance secondaire ont été réalisées. Par la suite, la corrélation de Pearson, une mesure statistique qui permet de quantifier la force et la direction de la relation linéaire entre deux variables continues, a été calculée entre le nombre de cercles concentriques de croissance secondaire et les autres variables mesurées.

#### 3.2.5. Analyse des données et des résultats/traitement statistiques

Le traitement statistique des données a été réalisé avec le logiciel RStudio dans sa version 3.6.1. Les fonctions de base de RStudio ont été utilisées, et pour la manipulation ainsi que la visualisation des données, le package *Tidyverse* a été employé. Tidyverse est un ensemble de packages R conçu pour la science des données, facilitant la manipulation et la représentation graphique des données. Parmi les packages inclus dans *Tidyverse*, on peut retrouver *ggplot2*, *dplyr* ou encore *tidyr* (Tidyverse, 2022). Le package *agricolae*, qui contient plusieurs fonctions permettant de réaliser des tests de comparaison multiple, a aussi été utilisé.

Des visualisations de données sous forme de graphes *ggplot* ont été effectuées pour comparer des variables extraites de SmartRoot comme la longueur, l'ordre racinaire, la variété, le diamètre, et la densité de ramification. Pour la majorité des graphiques, les données ont été filtrées de manière à ne retenir que les plus pertinentes et à supprimer les outliers. Une première visualisation de l'ensemble des données a été réalisée avant la suppression des données qui rendaient le graphe illisible ou qui était fortement à l'extérieur des boxplots. Des tests de comparaisons multiples en analyse de variance (anova) ont été réalisés afin d'évaluer si les valeurs moyennes des différents croisements traitement/variété sont significativement différentes pour les différentes variables. C'est spécifiquement le test LSD (Least Significant Differences) qui a été utilisé pour comparer ces moyennes. Ce test se différencie du test de Tukey qui minimise le taux d'erreur global. Le test LSD peut être plus puissant, donc plus apte à détecter des différences, mais est moins fiable en cas de nombreuses comparaisons (Berger et al. 2018). Dans ce cas, il a été utilisé puisqu'il fait partie du package *agricolae*, particulièrement utilisé pour des analyses statistiques dans le domaine des sciences agricoles et expérimentales. Dans ce rapport, le résultat de ce test est présenté sous forme de code lettré et affiché sur les graphiques. Les moyennes partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes.

Pour tous les tests effectués, la valeur du taux d'erreur de première espèce  $\alpha$  vaut 0,05. Tous les résultats affichés en format graphique ou tableau sont associés à un écart-type.

## 4. Résultats

Cette section abordera l'ensemble des résultats pour les deux expériences réalisées dans le cadre de cette étude. L'expérience n°1 reprend des données de production de biomasse ainsi que d'architecture mais ces données concernent uniquement des individus en conditions témoins, en raison de difficultés rencontrées lors de l'expérience. L'expérience n°2 reprend également des données de production de biomasse et d'architecture, mais aussi de données de croissance en phase végétative ainsi que des coupes anatomiques dans les racines. Dans cette section, l'abréviation « dps » signifie « days post-stress », qui correspond au nombre de jours après l'application du stress.

### 4.1. Expérience n°1

#### 4.1.1. Production de biomasse

##### *Biomasse aérienne et racinaire*

Les données de biomasse extraites de la première expérience contiennent comme variable uniquement la variété, le traitement étant toujours le même (témoin). Aucun effet significatif de la variété n'est détecté pour le poids frais aérien, le poids sec aérien ni le poids sec racinaire ( $p$  égales à 0.259, 0.612 et 0.49, respectivement). Néanmoins, les mesures de poids frais et sec aérien permettaient d'observer une tendance avec des valeurs plus élevées pour la variété Montana 5, par rapport aux autres variétés (maximum moyen de  $7.32 \pm 3.12$  g pour le poids frais et de  $0.65 \pm 0.27$  g pour le poids sec) (Figure 7). Ces différences ne sont pas confirmées au niveau racinaire puisque la variété Locale ( $0.080 \pm 0.014$  g) possède des valeurs plus élevées que celles de la variété Montana 5 ( $0.072 \pm 0.055$  g) (Figure 8). Ces observations ne sont pas semblables à celles du ratio de biomasse sèche entre les parties aériennes et racinaires, exploré dans la section suivante.

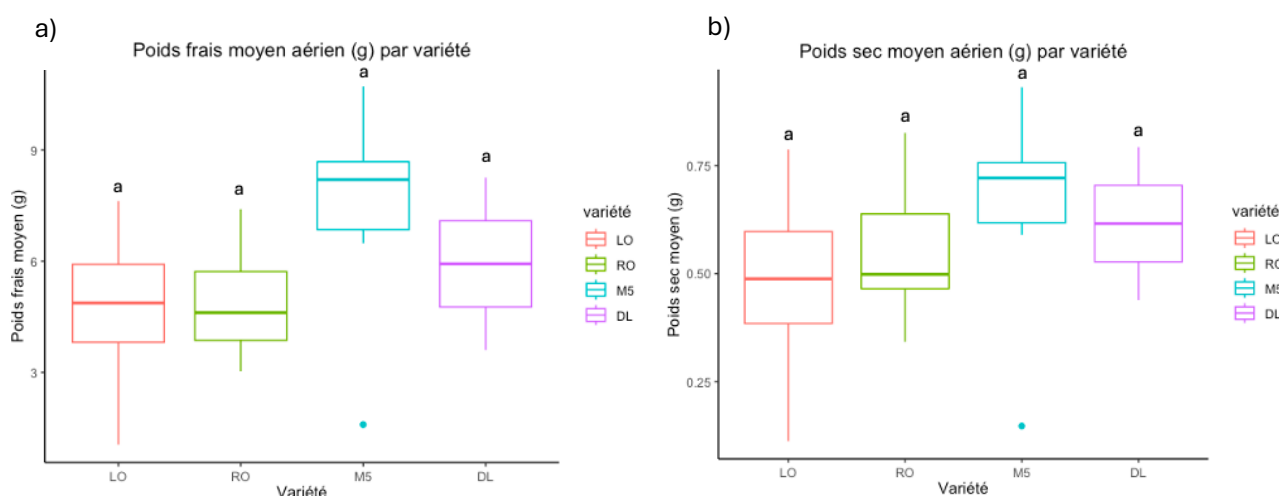


Figure 7 : Impact de la variété sur le poids frais et sec moyen aérien, chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). Les valeurs associées à une même lettre ne sont pas significativement différentes à un seuil de 5% (test LSD). Figure 7 a) : Poids frais moyen aérien en fonction de la variété. Figure 7 b) : Poids sec moyen aérien en fonction de la variété.

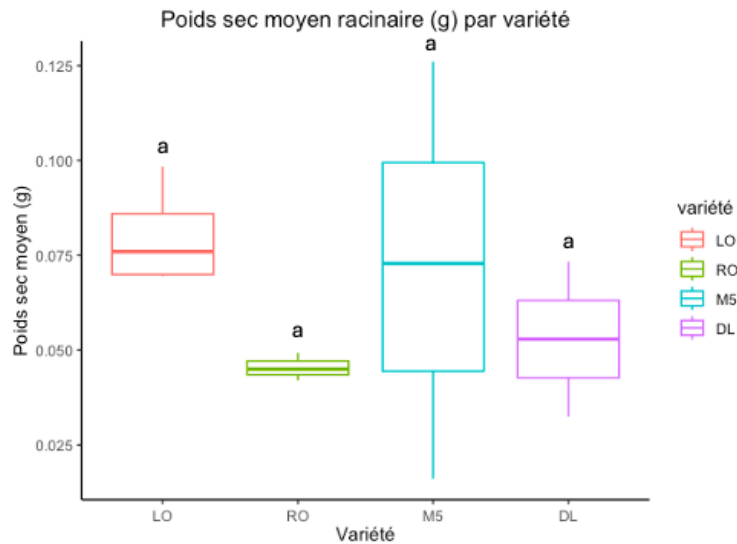


Figure 8 : Impact de la variété sur le poids sec moyen racinaire, chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). Les valeurs associées à une même lettre ne sont pas significativement différentes à un seuil de 5% (test LSD).

#### Ratio biomasse aérienne sèche / biomasse racinaire sèche

Les valeurs moyennes du ratio de biomasse sèche aérienne sur racinaire se situaient entre  $6.75 \pm 0.62$  et  $12.16 \pm 1.90$ , avec un maximum chez la variété Don Leon et un minimum chez la variété Locale. La variété a un impact significatif sur ce ratio de biomasse sèche ( $p < 0.001$ ). Les variétés Rouge et Don Leon ont présenté un ratio significativement plus élevé que celui des variétés Locale et Montana 5 (Figure 9).

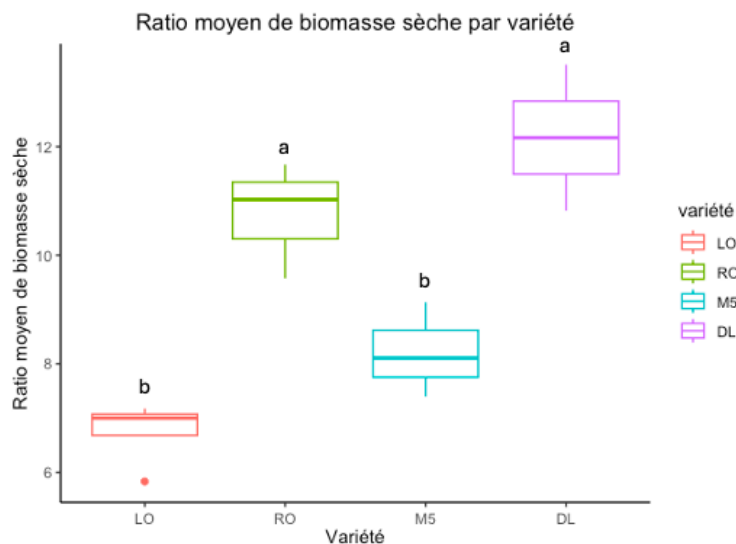


Figure 9 : Impact de la variété sur le ratio de biomasse aérienne sèche et racinaire sèche chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). Les valeurs associées à une même lettre ne sont pas significativement différentes à un seuil de 5% (test LSD).

### 4.1.2. Architecture

#### *Diamètre en fonction de la variété (ordre racinaire = 0)*

Les valeurs médianes du diamètre pour les racines primaires se situent aux alentours de 0.4 cm. L'effet de la variété est significatif ( $p$ -valeur = 0.0054). Les valeurs moyennes du diamètre présentaient un minimum de  $80 \pm 24$  mm pour la variété Don Leon et un maximum de  $93 \pm 21$  mm pour la variété Rouge. Les variétés Locale et Rouge ne sont pas significativement différentes l'une de l'autre mais diffèrent significativement des variétés Montana 5 et Don Leon (Figure 10).

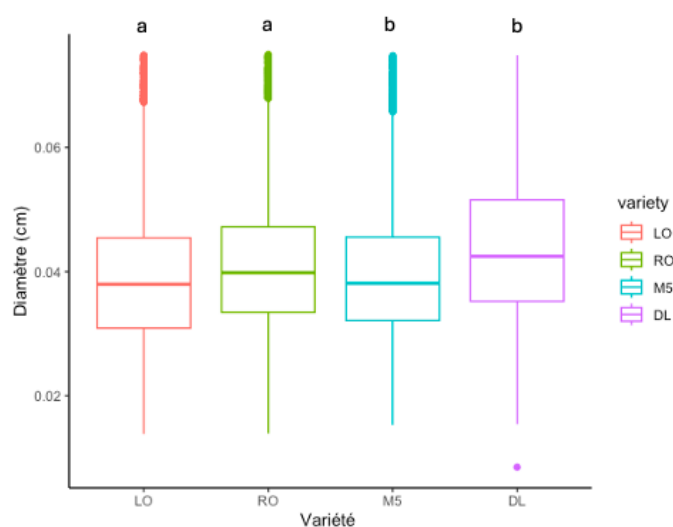


Figure 10 : Impact de la variété sur le diamètre racinaire pour l'ordre racinaire = 0, chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). Les valeurs associées à une même lettre ne sont pas significativement différentes à un seuil de 5% (test LSD).

#### *Diamètre en fonction de la variété (ordre racinaire = 1)*

Le diamètre moyen des racines d'ordre 1 est de  $0.038 \pm 0.009$  cm et diffère significativement entre les variétés ( $p < 0.001$ ). Les valeurs moyennes du diamètre présentaient un minimum de  $0.041 \pm 0.019$  cm pour la variété Locale et un maximum de  $0.046 \pm 0.017$  cm pour la variété Don Leon. Comme illustré sur la Figure 11, chacune des variétés est significativement différente des autres.

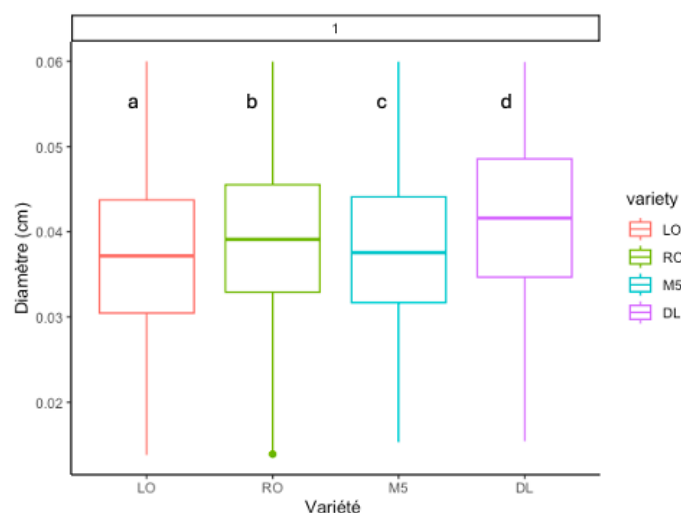


Figure 11 : Impact de la variété sur le diamètre racinaire pour l'ordre racinaire = 1, chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). Les valeurs associées à une même lettre ne sont pas significativement différentes à un seuil de 5% (test LSD).

#### Longueur en fonction de la variété (ordre racinaire = 0)

Les valeurs moyennes de la longueur pour les racines primaires se situaient entre  $14.72 \pm 5.57$  cm (Montana 5) et  $27.76 \pm 15.76$  cm (Don Leon). La variété a un effet significatif sur cette longueur racinaire ( $p < 0.001$ ). Les variétés Rouge et Montana 5 ont présenté une longueur significativement différente de celle des variétés Locale et Don Leon, qui sont également significativement différentes l'une de l'autre (Figure 12).

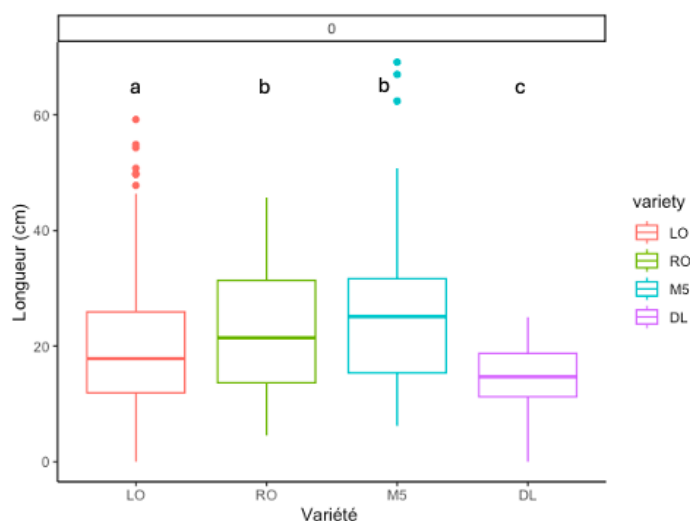


Figure 12 : Impact de la variété sur la longueur racinaire pour l'ordre racinaire = 0, chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). Les valeurs associées à une même lettre ne sont pas significativement différentes à un seuil de 5% (test LSD).

### Densité de latérales en fonction de la variété (ordre racinaire = 0)

Les valeurs moyennes de la densité de racines latérales se situaient entre  $2.68 \pm 2.32$  racines/cm et  $5.67 \pm 1.66$  racines/cm, avec un maximum chez la variété Montana 5 et un minimum chez la variété Don Leon. La variété a un effet significatif sur cette densité de racines latérales ( $p < 0.001$ ). Les variétés Rouge et Locale ont présenté une densité de racines latérales significativement différente de celle des variétés Montana 5 et Don Leon, qui sont également significativement différentes l'une de l'autre (Figure 13).

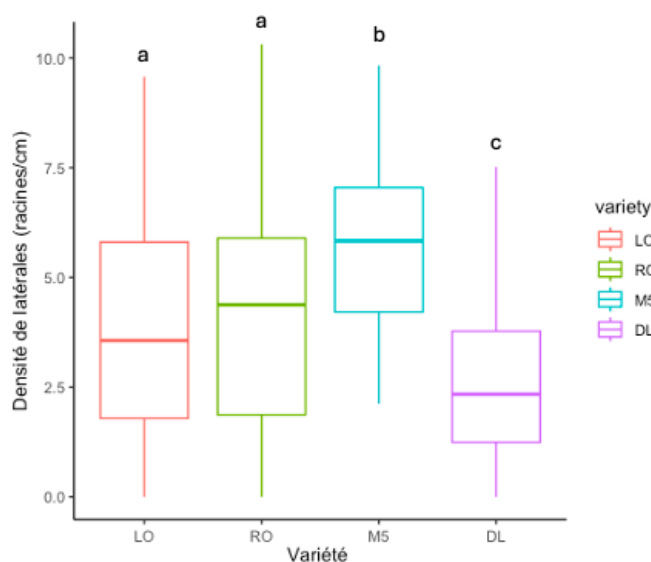


Figure 13 : Impact de la variété sur la densité de racines latérales pour l'ordre racinaire = 0, chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). Les valeurs associées à une même lettre ne sont pas significativement différentes à un seuil de 5% (test LSD).

### Densité de latérales/diamètre en fonction de la variété (ordre racinaire = 0)

Les valeurs moyennes du ratio entre la densité de racines latérales et du diamètre se situaient entre  $33.03 \pm 28.06$  (Don Leon) et  $65.67 \pm 22.52$  (Montana 5). La variété a un impact significatif sur ce ratio ( $p < 0.001$ ). Les variétés Locale et Rouge ne sont pas significativement différentes l'une de l'autre, mais le sont des variétés Montana 5 et Don Leon (Figure 14).

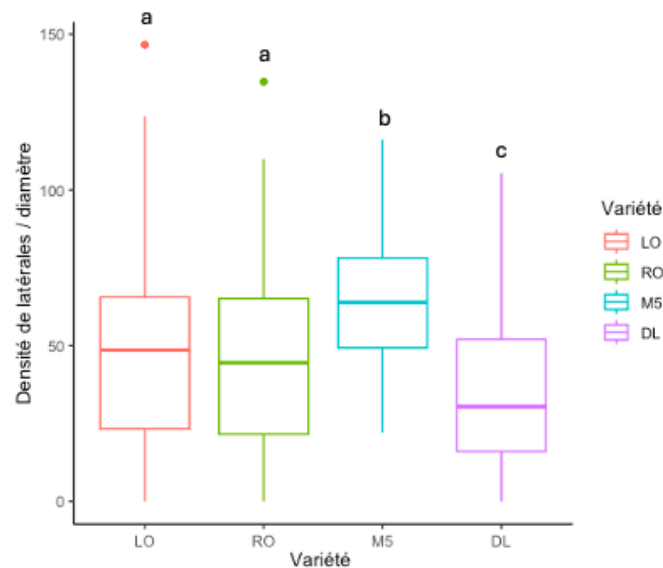


Figure 14 : Impact de la variété sur le ratio entre la densité de racines latérales et le diamètre racinaire pour l'ordre racinaire = 0, chez quatre variétés d'Amaranthus cruentus (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). Les valeurs associées à une même lettre ne sont pas significativement différentes à un seuil de 5% (test LSD).

#### Longueur / densité de latérales en fonction de la variété (ordre racinaire = 0)

Les valeurs moyennes du ratio entre la longueur et la densité de racines latérales se situaient entre  $5.045 \pm 3.382$  (Montana 5) et  $6.606 \pm 4.294$  (Locale). La variété n'a pas d'impact significatif sur ce ratio ( $p = 0.198$ ). Comme illustré sur la Figure 15, aucune variété n'est significativement différente des autres.

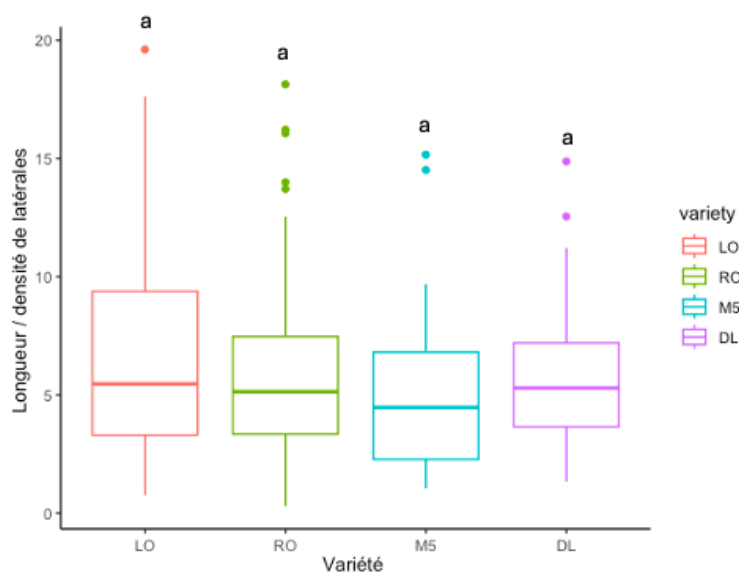


Figure 15 : Impact de la variété sur le ratio entre la longueur et la densité de racines latérales pour l'ordre racinaire = 0, chez quatre variétés d'Amaranthus cruentus (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). Les valeurs associées à une même lettre ne sont pas significativement différentes à un seuil de 5% (test LSD).

#### Densité de latérales en fonction du diamètre, pour les 4 variétés (ordre racinaire = 0)

Les régressions linéaires de la densité de racines latérales en fonction du diamètre, pour les différentes variétés étudiées, présentent des valeurs de pente allant d'un minimum de 0.103 pour la variété Rouge à un maximum de 1.29 pour la variété Locale (Figure 16). En effet, la densité de racines latérales augmente avec le diamètre chez tous les cultivars. Les régressions n'ont pas montré de pentes significatives pour les quatre variétés, avec des p-valeurs respectives de 0.2 pour la variété Locale, de 0.919 pour la variété Rouge, de 0.313 pour la variété Montana 5 ainsi qu'une valeur de 0.331 pour la variété Don Leon. Les valeurs de  $R^2$  des variétés sont très faibles avec un minimum de 0.000144 pour la variété Rouge et un maximum de 0.0411 pour la variété Don Leon (Tableau 6 Annexe B).

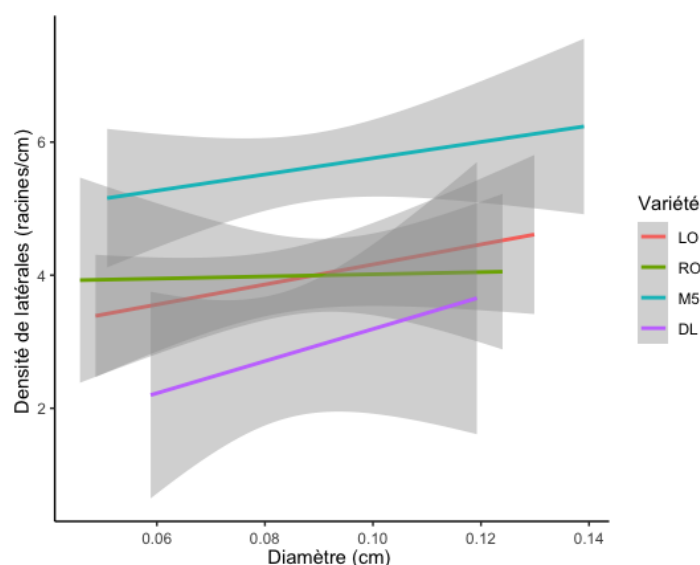


Figure 16 : Régression linéaire de la densité de racines latérales en fonction du diamètre pour l'ordre racinaire = 0, chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). Les zones ombragées grises autour des droites de régression représentent les intervalles de confiance à 95%.

#### Longueur en fonction du diamètre (ordre racinaire = 0) pour les 4 variétés

Les régressions linéaires de la longueur en fonction du diamètre, pour les différentes variétés étudiées, présentaient des valeurs de pente allant d'un minimum de 16.6 pour la variété Don Leon à un maximum de 162 pour la variété Locale (Figure 17). En effet, la longueur augmente avec le diamètre chez tous les cultivars. Les régressions ont montré une pente significative pour la variété Montana 5 ( $p = 0.008$ ) mais pas pour les autres variétés, avec des p-valeurs respectives de 0.087 pour la variété Rouge, de 0.231 pour la variété Montana 5 et de 0.75 pour la variété Don Leon. Comme pour les régressions précédentes, les valeurs de  $R^2$  des variétés sont très faibles avec un minimum de 0.00449 pour la variété Don Leon et un maximum de 0.0677 pour la variété Locale (Tableau 7 Annexe B).

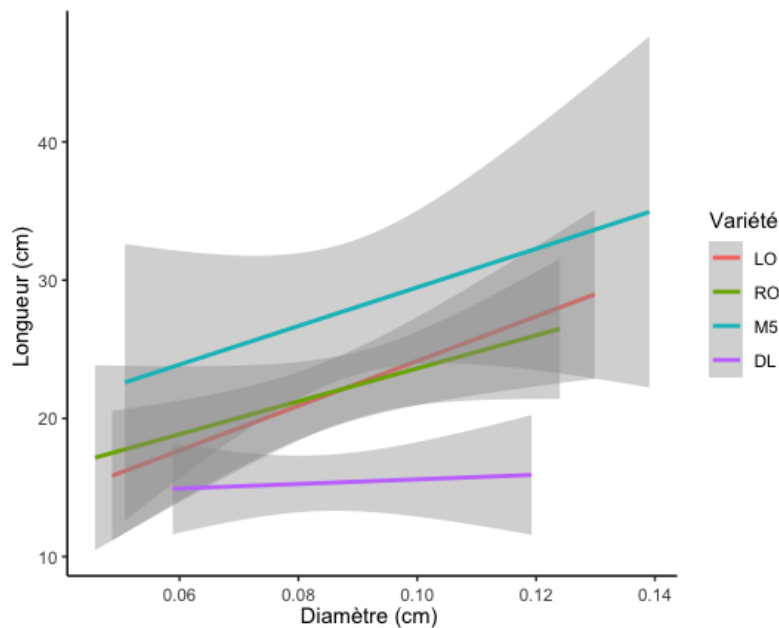


Figure 17 : Régression linéaire de la longueur en fonction du diamètre pour l'ordre racinaire = 0, chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). Les zones ombragées grises autour des droites de régression représentent les intervalles de confiance à 95%.

#### Longueur / diamètre en fonction de la variété (ordre racinaire = 0)

Les valeurs moyennes du ratio entre la longueur et le diamètre en fonction de la variété se situaient entre  $184.9 \pm 80.4$  (Don Leon) et  $320.1 \pm 178.2$  (Montana 5). La variété a un effet significatif sur ce ratio ( $p = 0.0013$ ). Comme illustré sur la Figure 18, Les variétés Rouge et Don Leon sont significativement différentes de la variété Montana 5, et la variété Locale n'est pas significativement différente des trois autres variétés.

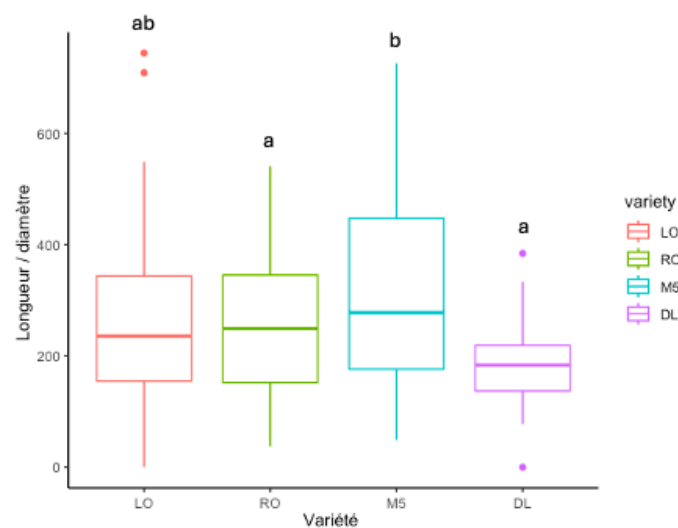


Figure 18 : Impact de la variété sur le ratio entre la longueur et le diamètre pour l'ordre racinaire = 0, chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). Les valeurs associées à une même lettre ne sont pas significativement différentes à un seuil de 5% (test LSD).

## 4.2. Expérience n°2

### 4.2.1. Phase végétative

#### Hauteur

La hauteur des plantes présentait des valeurs comprises entre  $6 \pm 0.8$  cm (Rouge, 0mM, 7 dps) et  $33.1 \pm 2.9$  cm (Montana 5, 0mM, 19 dps) et des valeurs comprises entre  $3.3 \pm 2.3$  cm (Rouge, 100mM, 7 dps) et  $20.3 \pm 5.2$  cm (Montana 5, 100mM, 19 dps). Au fil du temps après l'application du stress, la salinité a induit un ralentissement de la croissance des plantes, par rapport aux plantes témoins. Juste avant la récolte, la hauteur moyenne des plantes de la variété Montana 5 était 163 % plus faible en conditions salines qu'en conditions témoins. La différence la plus faible de hauteur moyenne a été observée chez la variété Locale avec une réduction de croissance de 126%. Une réduction significative de croissance a été observée chez la variété Locale après 17 jours, alors qu'il ne faut respectivement que 7 et 10 jours pour les variétés Rouge et Montana 5. L'effet n'est jamais significatif pour la variété Don Leon (Figure 19) (Tableau 8 Annexe B).

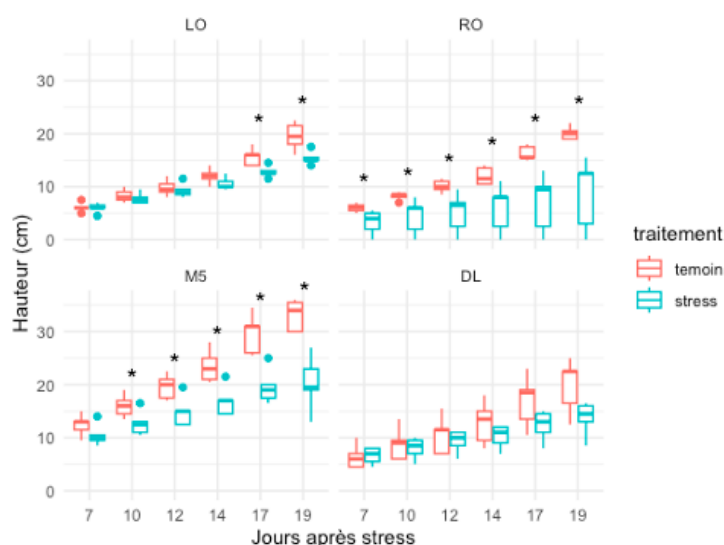


Figure 19 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur l'évolution de la hauteur des plantes ( $n = 5$ ) chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5) en fonction du nombre de jours après l'application du stress. La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, pour une même valeur de jours après l'application du stress, à un seuil de 5%.

#### Nombre de feuilles

Le stress salin n'a pas montré d'effet significatif sur le nombre de feuilles mesuré pendant les 19 jours de stress (Figure 20). Néanmoins, une tendance est observée au niveau des moyennes du nombre de feuilles par variété et par traitement, pour les données croissantes du nombre de jours après l'application du stress, avec des

valeurs supérieures en conditions témoins par rapport aux conditions de stress. Quatre jours après l'application du stress, les plantes commençaient toutes avec environ 10 feuilles, puis leur nombre augmentait jusqu'à des valeurs comprises entre  $15.2 \pm 1.8$  chez Don Leon et  $35 \pm 6$  chez la variété Locale après 19 jours de stress. Le nombre de feuilles était bien plus élevé chez les 2 variétés feuilles que chez les variétés graines. Le sel semble donc avoir un effet, mais non significatif, à partir d'une dizaine de jours de stress, et chez les variétés feuilles uniquement (Tableau 9 Annexe B).

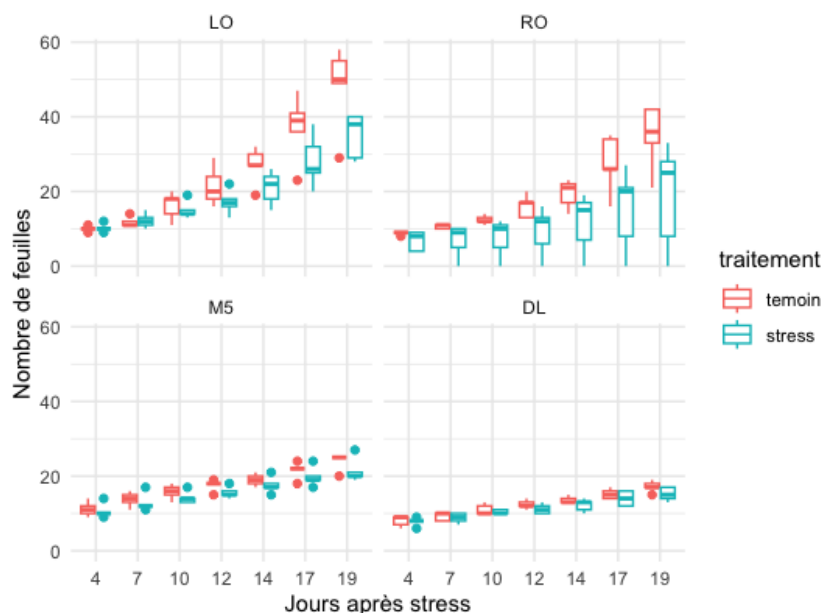


Figure 20 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur l'évolution du nombre de feuilles par plante ( $n = 5$ ) chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5) en fonction du nombre de jours après l'application du stress. La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, pour une même valeur de jours après l'application du stress, à un seuil de 5%.

Tableau 2 : P-valeur des anova à 3 variables réalisées sur l'impact de l'effet du cultivar, du traitement ainsi que du jours de jours après l'application du stress sur la hauteur des plantes et le nombre de feuilles. T : traitement, V : variété, J : jours après application du stress, T|V : interaction traitement et variété, V|J : interaction variété et jours après stress, T|J : interaction traitement et jours après stress, V|T|J : interaction entre les trois facteurs.

|                    | P-valeur |          |         |          |          |          |         |
|--------------------|----------|----------|---------|----------|----------|----------|---------|
|                    | V        | T        | J       | V T      | V J      | T J      | V T J   |
| Hauteur (cm)       | < 2e-16  | < 2e-16  | < 2e-16 | 4.48e-08 | 9.32e-05 | 6.77e-12 | 0.0997  |
| Nombre de feuilles | < 2e-16  | 6.40e-11 | < 2e-16 | 4.96e-05 | < 2e-16  | 7.84e-06 | 0.00601 |

#### 4.2.2. Production de biomasse

##### Poids frais et sec des feuilles

La variété et le traitement ont un effet significatif sur le poids frais des feuilles ( $p < 0.001$ ), mais pas leur interaction ( $p$ -valeur = 0.746). Au sein de chaque variété, le

traitement a toujours un effet significatif sur le poids frais et il l'est également pour le poids sec sauf pour la variété Montana 5. Les valeurs maximums des poids frais et sec des feuilles ont toujours été observées chez la variété Montana 5 en conditions témoins, avec des valeurs respectives de  $53.98 \pm 4.64\text{g}$  et  $7.09 \pm 1.23\text{g}$ . Comme l'illustre la Figure 21, la différence du poids frais foliaire moyen entre les différents traitements était surtout marquée pour la variété Rouge (-357 %) et la plus faible différence a été observée chez la variété Montana 5 (-142 %). L'observation était la même au niveau du poids sec, avec une baisse moyenne de 251% liée au sel chez la variété Rouge et de 122% pour la variété Montana 5.

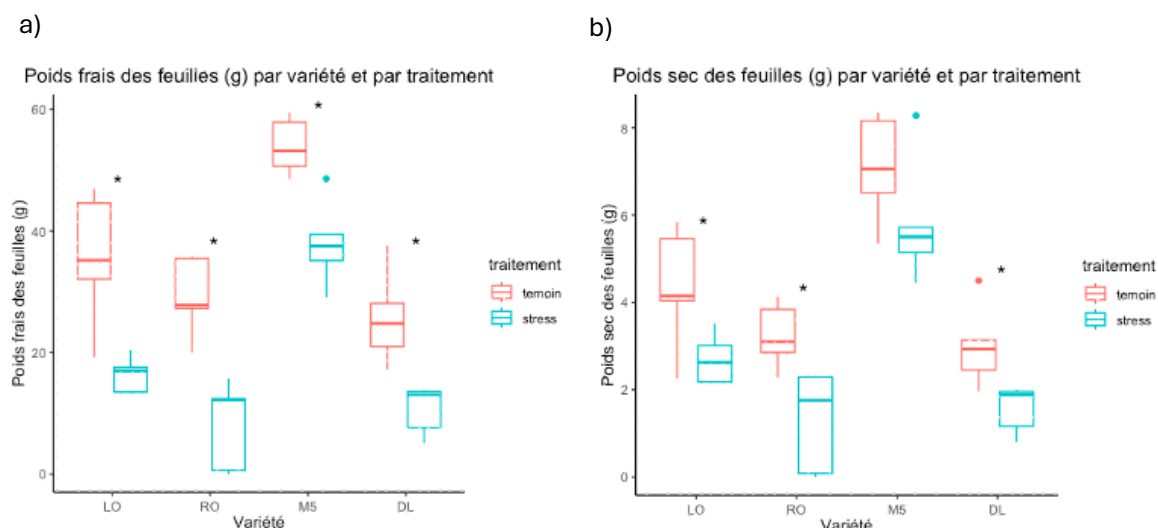


Figure 21 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur le poids frais (a) et sec (b) des feuilles à la récolte ( $n = 5$ ) chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, à un seuil de 5% (test LSD).

### Poids frais et sec des tiges

La variété et le traitement ont un effet significatif sur le poids frais des tiges ( $p < 0.001$ ), ainsi que sur leur interaction ( $p = 0.0088$ ). Au sein de chaque variété, le traitement est toujours significatif sur le poids frais et il l'est aussi pour le poids sec sauf pour les variétés Locale et Don Leon. Les valeurs maximales des poids frais et sec des tiges sont toujours observées chez la variété Montana 5 en conditions témoins, avec des valeurs respectives de  $35.24 \pm 3.43\text{g}$  et  $2.33 \pm 0.52\text{g}$ . Comme pour la biomasse foliaire, comme l'illustre la Figure 22, la différence du poids frais des tiges moyen entre les différents traitements est surtout marquée pour la variété Rouge (baisse de 467 %) et la plus faible différence est observée chez la variété Montana 5 (-205 %). L'observation est la même au niveau du poids sec, avec une différence moyenne entre traitements de 291% chez la variété Rouge et une différence égale à 154% pour la variété Montana 5.

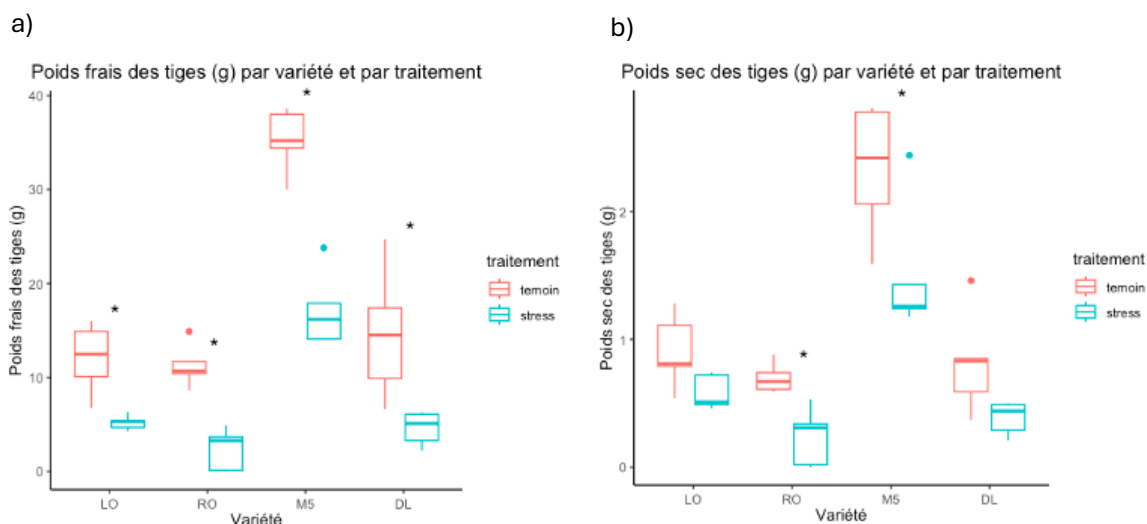


Figure 22 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur le poids frais (a) et sec des tiges (b) à la récolte ( $n = 5$ ) chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, à un seuil de 5% (test LSD).

### Poids sec des racines

On observe un effet significatif de la variété et du traitement sur le poids sec des racines ( $p < 0.001$ ), ainsi que leur interaction ( $p = 0.0011$ ). Au sein des différentes variétés, l'effet du traitement est significatif pour les variétés Montana 5 et Don Leon, avec une baisse de biomasse (Figure 23). Les valeurs maximales du poids sec racinaire ont été observées chez la variété Montana 5 en conditions témoins avec une valeur moyenne de  $4.17 \pm 0.14$ g alors que le minimum a été observé chez la variété Rouge avec une valeur moyenne de 0.01 g chez la variété Rouge en conditions témoins. Cette dernière valeur peut être considérée comme non pertinente puisqu'elle ne tient compte que d'un seul individu, l'autre individu de la variété Rouge pour lequel le poids sec racinaire a été mesuré s'étant directement nécrosé après le repiquage en colonnes.

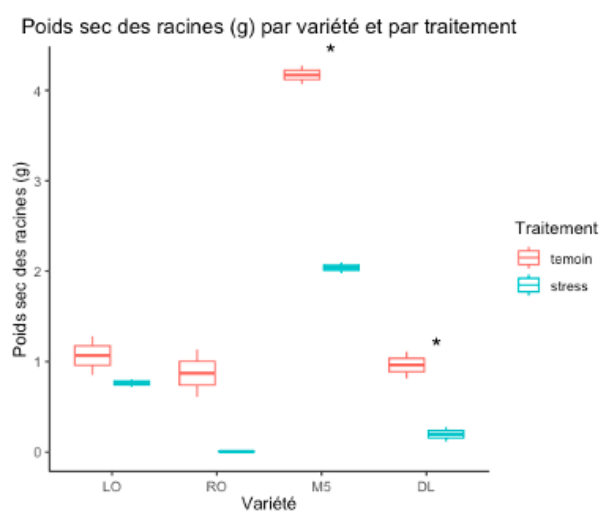


Figure 23 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur le poids sec des racines ( $n = 5$ ) chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, à un seuil de 5% (test LSD).

### Ratio du poids sec aérien / poids sec racinaire

Ni la variété ni le traitement salin n'ont un effet significatif sur le ratio entre le poids sec aérien et le poids sec des racines ( $p = 0.072$  et  $0.058$ , respectivement), et l'effet d'interaction n'est pas non plus significatif ( $p = 0.2966$ ). Au sein de chaque variété, l'effet du traitement sur ce ratio n'est jamais significatif. Les valeurs moyennes du ratio se situaient entre  $2.9 \pm 0.1$  (Montana 5) et  $6.9 \pm 2.4$  (Don Leon) en conditions salines et entre  $2.3 \pm 0.5$  (Montana 5)  $4.1 \pm 2.2$  (Rouge) en conditions témoins. Comme illustré sur la Figure 24, le ratio de la variété Montana 5 s'est avéré significativement différent des variétés Rouge et Don Leon et celui de la variété Locale n'est pas significativement différent de celui des autres variétés.

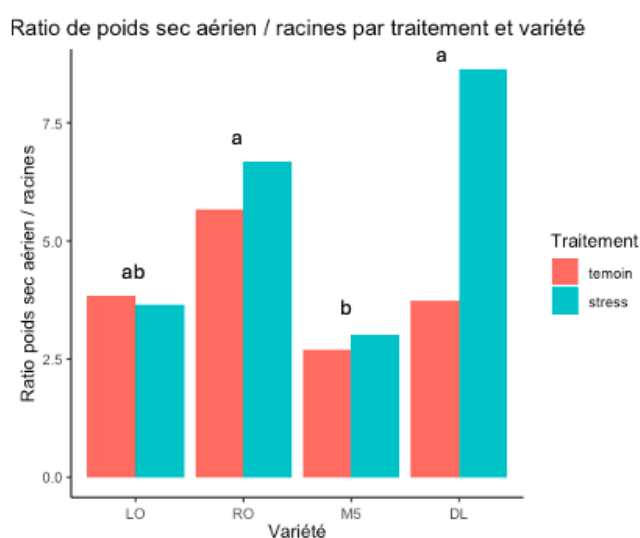


Figure 24 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur le ratio de poids sec des aérien et du poids sec des racines, chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). Les valeurs associées à une même lettre ne sont pas significativement différentes, à un seuil de 5% (test LSD).

### 4.2.3. Teneur en eau

#### Teneur en eau des feuilles et des tiges

La variété et le traitement ont un effet significatif sur la teneur en eau des feuilles ( $p = 0.0198$  et  $3.86e-11$ , respectivement), mais pas l'effet de leur interaction ( $p = 0.134$ ). C'est aussi le cas pour la teneur en eau des tiges avec des  $p$ -valeurs  $< 0.001$  pour la variété et le traitement, et  $p = 0.136$  pour leur interaction. Au sein de chaque variété, l'effet du traitement sur la teneur en eau des feuilles et des tiges est toujours significatif (Figure 25). Les valeurs moyennes de la teneur en eau se situaient entre  $83.55 \pm 1.08$  % (Locale) et  $85.16 \pm 0.57$  % (Don Leon) en conditions salines et entre  $86.95 \pm 1.26$  % (Montana 5) et  $88.92 \pm 0.43$  % (Rouge) en conditions témoins. Pour la teneur en eau des tiges, les valeurs moyennes se situaient entre  $88.8 \pm 1.7$  % (Locale) et  $91.41 \pm 0.65$  % (Montana 5) en conditions salines et entre  $92.44 \pm 0.73$  % (Locale) et  $94.4 \pm 0.5$  % (Don Leon) en conditions témoins. Les maxima pour la teneur en eau des feuilles et des tiges ont été observés en conditions témoins pour la variété Don Leon et Rouge

respectivement, et les minima ont été observés pour la variété Locale en conditions salines.

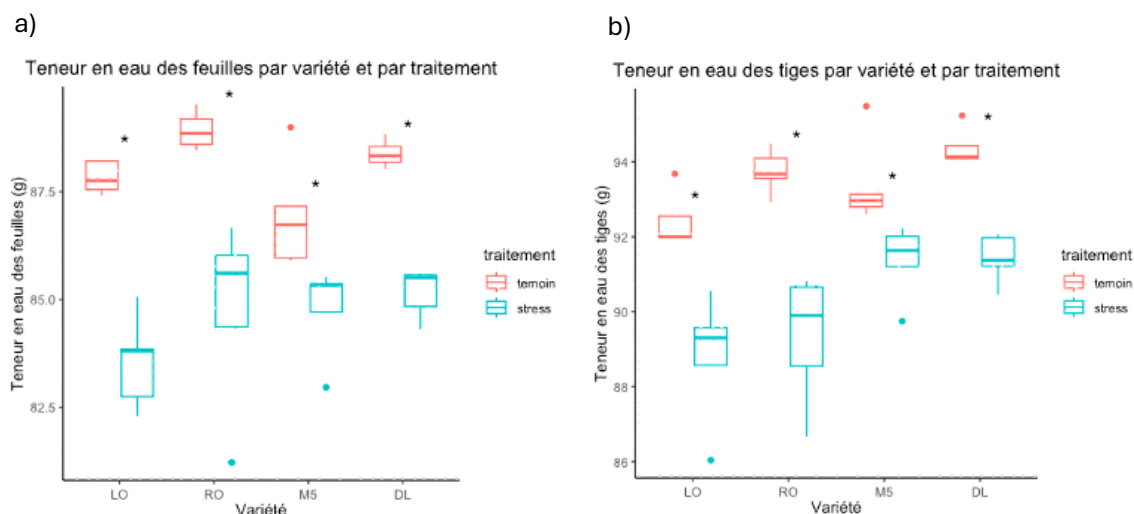


Figure 25 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur la teneur en eau des feuilles (a) et des tiges (b) chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, à un seuil de 5% (test LSD).

#### 4.2.4. Architecture racinaire

##### *Diamètre en fonction de la variété et du traitement (ordre racinaire = 0)*

On observe un effet significatif de la variété et du traitement sur le diamètre des racines primaires ( $p < 0.001$ ). L'interaction entre la variété et le traitement est également significatif ( $p < 0.001$ ). Au sein des différentes variétés, le traitement est significatif pour les variétés Rouge et Locale (Figure 26). Les valeurs moyennes du diamètre se situent entre  $0.17 \pm 0.05$  cm (Rouge) et  $0.23 \pm 0.04$  cm (Locale) en conditions témoins, et entre  $0.04 \pm 0.03$  cm (Rouge) et  $0.23 \pm 0.04$  cm (Montana 5) en conditions salines.

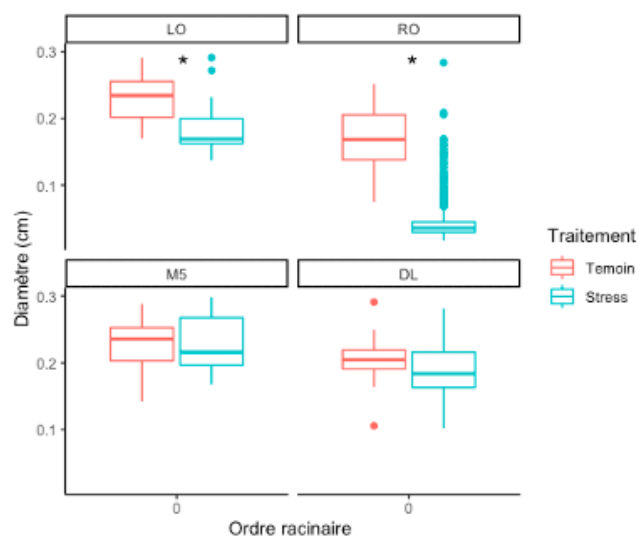


Figure 26 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur le diamètre en fonction de l'ordre racinaire = 0 chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, pour une même variété, à un seuil de 5% (test LSD).

#### Diamètre en fonction de la variété (ordre racinaire = 1)

On observe un effet significatif de la variété et du traitement sur le diamètre des racines secondaires ( $p < 0.001$ ). L'interaction entre la variété et le traitement est également significatif ( $p < 0.001$ ). Au sein des différentes variétés, le traitement est significatif pour toutes les variétés sauf la variété Rouge (Figure 27). Les valeurs moyennes du diamètre se situent entre  $0.044 \pm 0.016$  cm (Rouge) et  $0.051 \pm 0.018$  cm (Montana 5) en conditions témoins, et entre  $0.044 \pm 0.015$  cm (Rouge) et  $0.052 \pm 0.018$  cm (Montana 5) en conditions salines.

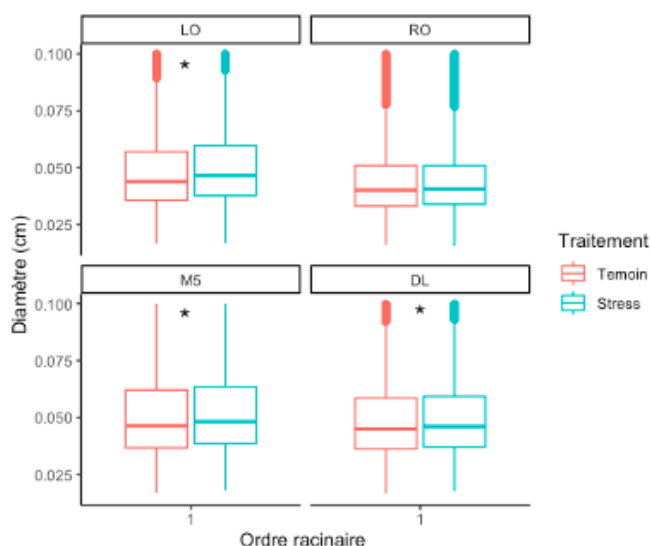


Figure 27 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur le diamètre en fonction de l'ordre racinaire = 1 chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, pour une même variété, à un seuil de 5% (test LSD).

### Longueur en fonction de la variété (ordre racinaire = 0)

Le traitement, la variété et leur interaction ont des effets significatifs sur la longueur des racines ( $p < 0.001$ ). Au sein des variétés, le traitement est significatif chez la variété Rouge ainsi que chez la variété Don Leon (Figure 28). Les valeurs moyennes de longueur se situent entre  $2.575 \pm 13.28$  cm (Rouge) et  $107.73 \pm 39.71$  cm (Locale) en conditions salines, et entre  $69.7 \pm 27.6$  cm (Montana 5) et  $98.43 \pm 31.39$  cm (Locale) en conditions témoins.

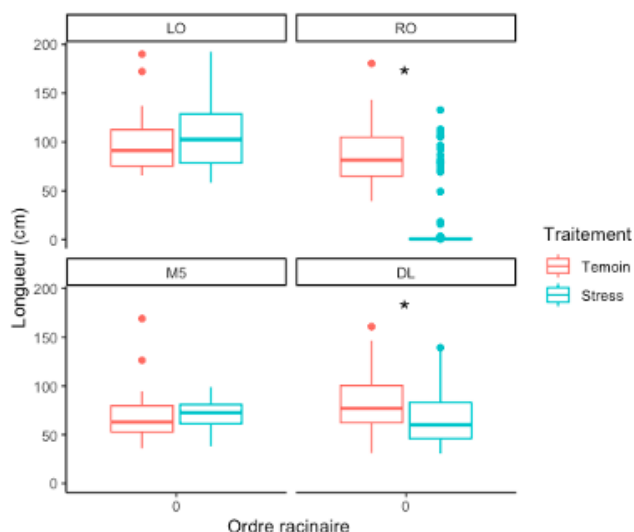


Figure 28 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur la longueur en fonction de l'ordre racinaire = 0 chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, pour une même variété, à un seuil de 5% (test LSD).

### Densité de latérales en fonction de la variété (ordre racinaire = 0)

On observe un effet significatif de la variété et du traitement sur la densité de racines latérales ( $p < 0.001$ ). L'interaction entre la variété et le traitement est également significatif ( $p < 0.001$ ). Au sein des différentes variétés, le traitement est significatif uniquement pour la variété Rouge (Figure 29). Les valeurs moyennes du diamètre se situent entre  $3.028 \pm 2.255$  racines/cm (Locale) et  $4.124 \pm 1.339$  racines/cm (Rouge) en conditions témoins, et entre  $0.099 \pm 0.665$  racines/cm (Rouge) et  $4.164 \pm 1.605$  racines/cm (Don Leon) en conditions de stress.

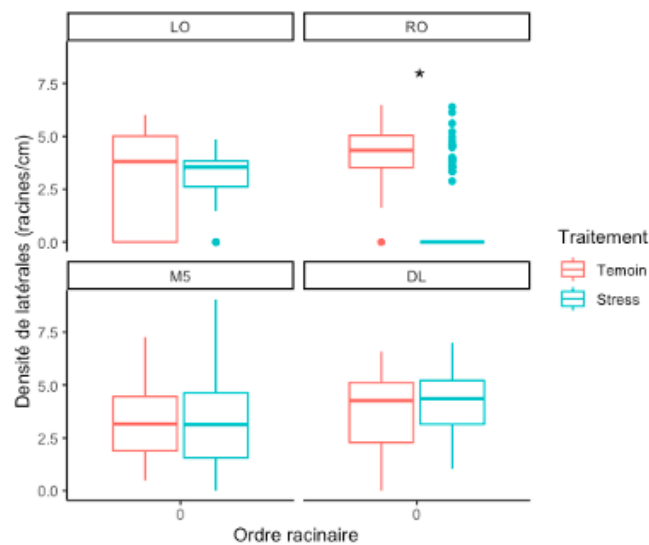


Figure 29 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur la densité de racines latérales en fonction de l'ordre racinaire = 0 chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, pour une même variété, à un seuil de 5% (test LSD).

#### Densité de latérales/diamètre en fonction de la variété

Le traitement, la variété et leur interaction ont des impacts significatifs sur le ratio entre la densité de racines latérales et le diamètre des racines ( $p < 0.001$ ). Au sein des variétés, le traitement est significatif chez la variété Rouge ainsi que chez la variété Don Leon (Figure 30). Les valeurs moyennes du ratio se situent entre  $12.98 \pm 10.64$  (Locale) et  $26.93 \pm 13.03$  (Rouge) en conditions témoins, et entre  $1.91 \pm 8.11$  (Rouge) et  $23.98 \pm 12.97$  (Don Leon) en conditions salines.

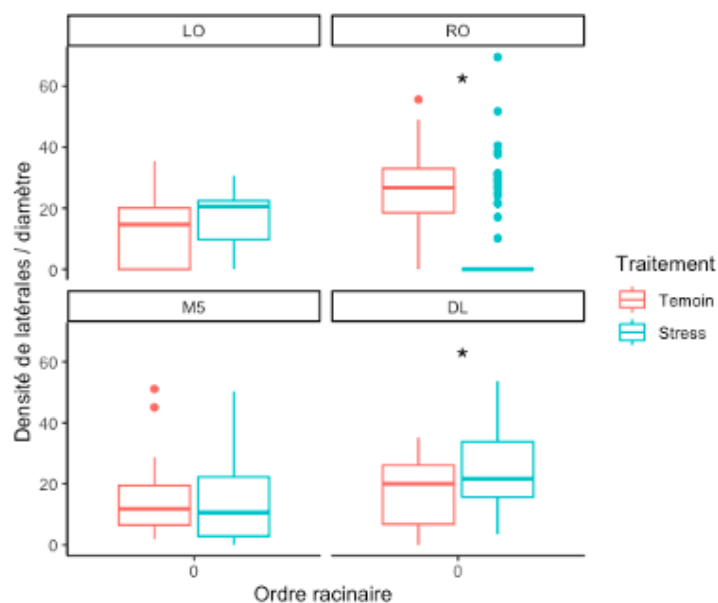


Figure 30 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur le ratio entre la densité de racines latérales et le diamètre, en fonction de l'ordre racinaire = 0 chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, pour une même variété, à un seuil de 5% (test LSD).

### Densité de latérales en fonction du diamètre, pour les 4 variétés (ordre racinaire = 0)

Les régressions linéaires de la densité de racines latérales en fonction du diamètre, pour les différentes variétés étudiées, présentaient des valeurs de pente allant d'un minimum de 0.855 pour la variété Montana 5 à un maximum de 1.56 pour la variété Don Leon (Figure 31). Les pentes des régressions en conditions salines étaient toujours négatives, sauf pour la variété Rouge. Les valeurs de  $R^2$  des variétés sont très faibles avec un minimum de 0.0331 pour la variété Locale et un maximum de 0.0481 pour la variété Don Leon (Tableau 13 Annexe B).

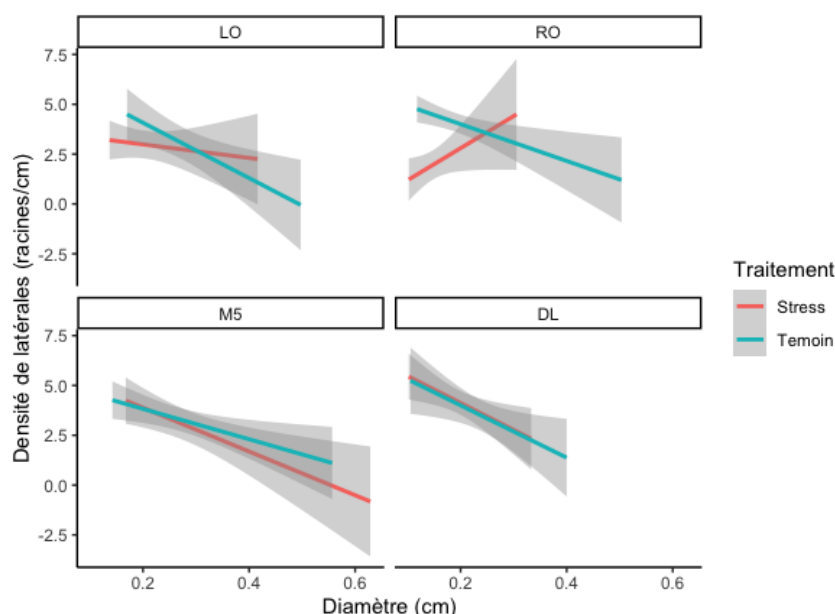


Figure 31 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur la densité de racines latérales en fonction du diamètre, pour l'ordre racinaire = 0 chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). Les zones ombragées grises autour des droites de régression représentent les intervalles de confiance à 95%.

### Longueur en fonction du diamètre (ordre racinaire = 0) pour les 4 variétés

Les régressions linéaires de la densité de racines latérales en fonction du diamètre, pour les différentes variétés étudiées, présentaient des valeurs de pente allant d'un minimum de 31.8 pour la variété Montana 5 à un maximum de 51 pour la variété Rouge (Figure 32). Les régressions ont montré des pentes significatives pour les variétés Locale et Montana 5 ( $p < 0.001$ ), alors que les p-valeurs pour les variétés Don Leon et Rouge sont égales à 0. En conditions salines, les pentes des régressions étaient négatives pour les variétés Locale et Montana 5 alors qu'elles étaient positives pour Rouge et Don Leon. Comme pour les régressions précédentes, les valeurs de  $R^2$  des variétés sont très faibles avec un minimum de 0.0633 pour la variété Locale et un maximum de 0.105 pour la variété Don Leon (Tableau 14 Annexe B).

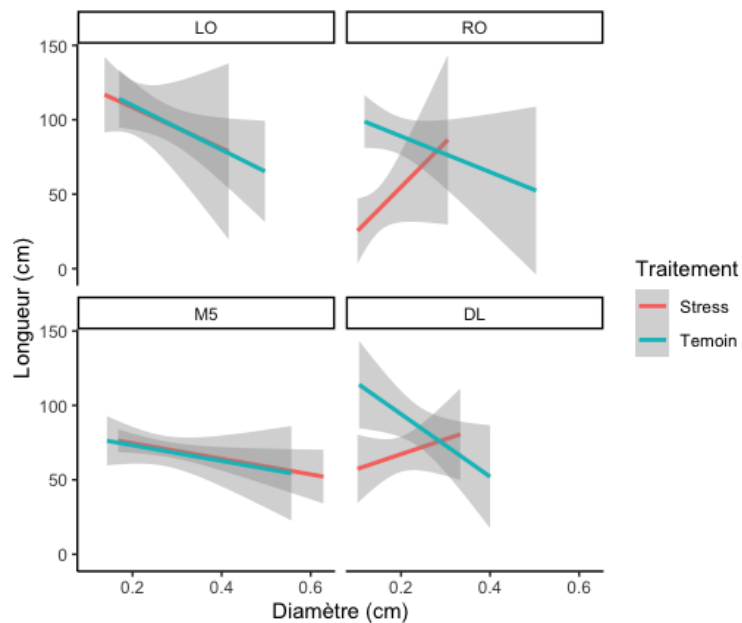


Figure 32 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur la longueur en fonction du diamètre, pour l'ordre racinaire = 0 chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). Les zones ombragées grises autour des droites de régression représentent les intervalles de confiance à 95%.

#### Longueur / diamètre en fonction de la variété (ordre racinaire = 0)

Le traitement, la variété et leur interaction ont des impacts significatifs sur le ratio entre la longueur et le diamètre des racines ( $p < 0.001$ ). Au sein des variétés, le traitement est significatif chez la variété Rouge ainsi que chez la variété Locale (Figure 33). Les valeurs moyennes du ratio se situent entre  $31.31 \pm 104.36$  (Rouge) et  $583.5 \pm 291$  (Locale) en conditions salines, et entre  $292.0 \pm 156.4$  (Montana 5) et  $559.3 \pm 280.6$  (Rouge) en conditions témoins.

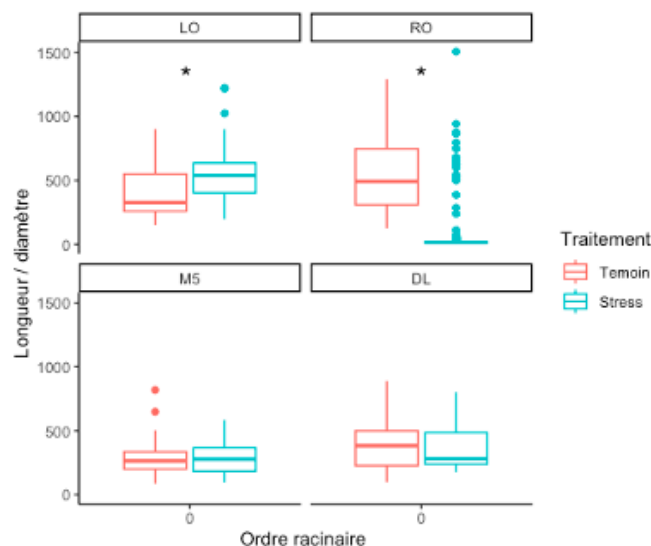


Figure 33 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur le ratio entre la longueur et le diamètre en fonction de l'ordre racinaire = 0, chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, pour une même variété, à un seuil de 5% (test LSD).

#### Ratio de diamètre racine latérale/racine parent primaire

On observe un effet significatif du traitement mais pas de la variété sur le ratio de diamètre entre chaque racine latérale et sa racine parent ( $p = 0.03$  et  $0.118$ , respectivement). L'interaction entre la variété et le traitement n'est pas significatif ( $p = 0.123$ ). Au sein des différentes variétés, le traitement n'est jamais significatif (Figure 34). Les valeurs moyennes du ratio se situent entre  $0.232 \pm 0.040$  (Locale) et  $0.267 \pm 0.044$  (Rouge) pour les conditions témoins, et entre  $0.248 \pm 0.011$  (Montana 5) et  $0.528 \pm 0.387$  (Rouge).

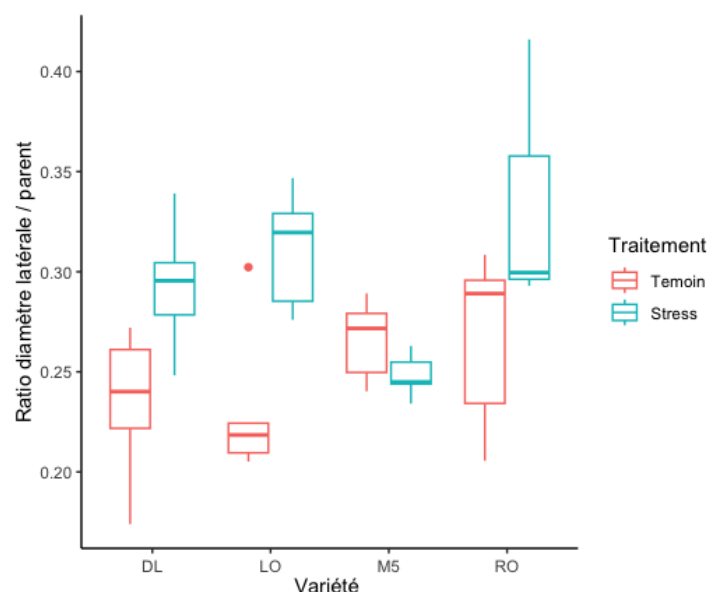


Figure 34 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur le ratio de diamètre entre les racines latérales et leur racine parent chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, pour une même variété, à un seuil de 5% (test LSD).

#### 4.2.5. Anatomie racinaire

##### Diamètre total des racines en fonction de la variété

La variété, le traitement et leur interaction n'ont pas d'effet significatif sur le diamètre total ( $p = 0.059$ ,  $0.237$  et  $0.409$ , respectivement). Comme illustré sur la Figure 35, au sein des différentes variétés, le traitement est significatif pour la variété Rouge ( $p = 0.0273$ ). Les valeurs moyennes du diamètre total des racines se situent en conditions salines entre  $3.3 \pm 0.9$  mm (Rouge) et  $5.5 \pm 1.8$  mm (Locale), et entre  $5.4 \pm 1.8$  mm (Locale) et  $5.03 \pm 1.92$  mm (Rouge) en conditions témoins.

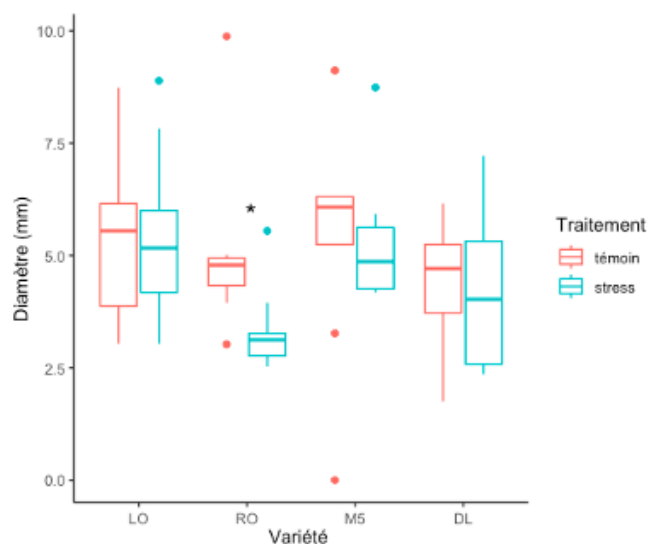


Figure 35 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur le diamètre racinaire chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, pour une même variété, à un seuil de 5% (test LSD).

#### Diamètre de la stèle racinaire en fonction de la variété

La variété, le traitement et leur interaction n'ont pas d'effet significatif sur le diamètre de la stèle racinaire ( $p = 0.089$ ,  $0.293$  et  $0.431$ , respectivement). Comme illustré sur la Figure 36, au sein des différentes variétés, le traitement est significatif pour la variété Rouge ( $p = 0.037$ ). Les valeurs moyennes du diamètre total des racines se situent en conditions salines entre  $2722 \pm 923$  mm (Rouge) et  $4828 \pm 1762$  mm (Locale), et entre  $4541 \pm 1792$  mm (Locale) et  $4802 \pm 2530$  mm (Montana 5) en conditions témoins.

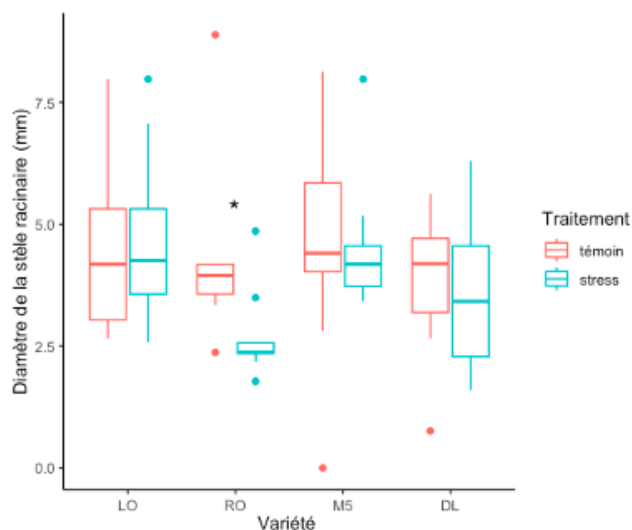


Figure 36 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur le diamètre de la stèle racinaire chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, pour une même variété, à un seuil de 5% (test LSD).

### Épaisseur du cortex racinaire en fonction de la variété

La variété, le traitement et leur interaction n'ont pas d'effet significatif sur l'épaisseur du cortex racinaire ( $p = 0.026$ ,  $0.256$  et  $0.658$ , respectivement). Comme illustré sur la Figure 37, au sein des différentes variétés, le traitement est significatif pour la variété Rouge ( $p = 0.036$ ). Les valeurs moyennes du diamètre total des racines se situent en conditions salines entre  $291.7 \pm 87.5$  mm (Rouge) et  $379.8 \pm 84.9$  mm (Montana 5), et entre  $299.0 \pm 84.0$  mm (Don Leon) et  $426.2 \pm 297.1$  mm (Montana 5) en conditions témoins.

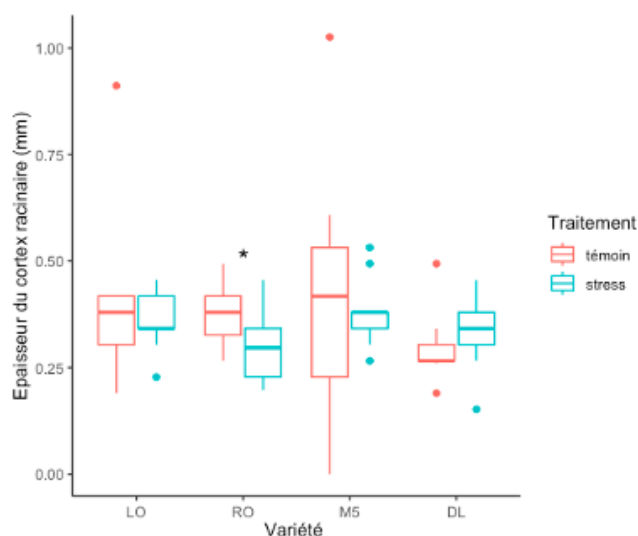


Figure 37 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur l'épaisseur du cortex racinaire chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, pour une même variété, à un seuil de 5% (test LSD).

### Ratio entre l'épaisseur du cortex racinaire et le diamètre de la stèle racinaire

La variété, le traitement et leur interaction n'ont pas d'effet significatif sur le ratio entre l'épaisseur du cortex racinaire et le diamètre de la stèle racinaire ( $p = 0.631$ ,  $0.721$  et  $0.826$ , respectivement). Comme illustré sur la Figure 38, au sein des différentes variétés, le traitement n'est jamais significatif. Les valeurs moyennes du diamètre total des racines se situent en conditions salines entre  $0.08 \pm 0.02$  (Locale) et  $0.12 \pm 0.05$  (Rouge), et entre  $0.1 \pm 0.03$  (Rouge) et  $0.13 \pm 0.19$  (Don Leon) en conditions témoins.

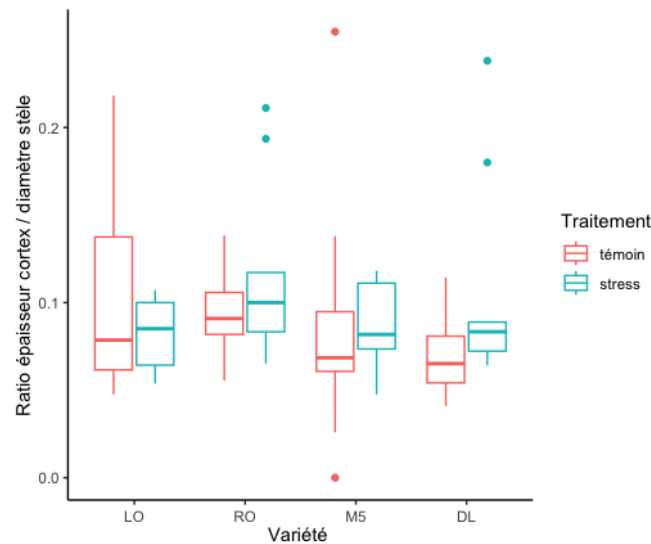


Figure 38 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur le ratio entre l'épaisseur du cortex racinaire et le diamètre de la stèle racinaire chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5). La présence d'une astérisque représente une différence significative entre les traitements, pour une même variété, à un seuil de 5% (test LSD).

### Corrélation en le nombre de cercles concentriques et les autres variables anatomiques

La corrélation de Pearson a été calculée entre le nombre de cercles concentriques de croissance secondaire et les autres variables anatomiques mesurées. Cette corrélation est toujours positive, sauf pour le ratio entre l'épaisseur du cortex et le diamètre de la stèle racinaire (Tableau 3).

Tableau 3 : Valeurs de la corrélation de Pearson et p-valeurs respectives entre le nombre de cercles concentriques de croissance secondaire et les autres variables anatomiques mesurées.

|                                                              | Corrélation de Pearson | p-valeur  |
|--------------------------------------------------------------|------------------------|-----------|
| Diamètre total de la racine                                  | +0.83                  | < 2.2e-16 |
| Diamètre de la stèle racinaire                               | +0.83                  | < 2.2e-16 |
| Épaisseur du cortex racinaire                                | +0.30                  | 0.00968   |
| Ratio entre l'épaisseur du cortex et le diamètre de la stèle | -0.36                  | 0.001835  |

## 5. Discussion

### 5.1. Production végétative

Les paramètres de croissance mesurés dans ce travail reprennent le nombre de feuilles et la hauteur des plantes. Peu importe le traitement appliqué, aucune différence significative entre les quatre variétés pour le nombre de feuilles pour l'ensemble des données de jours après l'application du stress n'a été démontrée. En conditions normales et sans considérer le stress salin, la variété Locale présentait un avantage par rapport aux autres variétés avec un nombre de feuilles plus important. Le nombre de feuilles ne semble donc pas être le premier paramètre très affecté par un stress salin modéré de courte durée. Cependant, plusieurs travaux de recherche mettent en évidence que le nombre de feuilles est inversement lié au stress salin subi et ne croît pas en réponse à de faibles doses de sel (Omami et al. 2006; Flowers et al. 2019). Dans certains cas, une stimulation de croissance peut être observée à des faibles doses de sel pour les plantes halophytes. Ceci peut être expliqué par une tentative de dilution visant à distribuer l'apport de  $\text{Na}^+$  et de  $\text{Cl}^-$  dans un plus grand volume afin de limiter l'augmentation de concentration de ces ions toxiques. Cette stratégie pourrait limiter l'accumulation de ces ions toxiques et n'est efficace à long terme que si la surface transpirante reste constante. Sinon, cela pourrait entraîner une augmentation des apports par le flux transpiratoire (Flowers et al. 2019). Le nombre de répétitions du dispositif expérimental utilisé dans cette étude était peut-être trop faible pour pouvoir observer des différences significatives sur cette variable. Des grandes différences au niveau du nombre de feuilles sont observées entre les cultivars feuilles (Locale et Rouge) et les cultivars graines (Montana 5 et Don Leon). Ceci est expliqué par la ramification bien plus importante des cultivars feuilles, alors que les bourgeons axillaires des variétés graines restent dormants. Les différences observées révèlent donc plutôt des différences selon le type d'amarante que selon le comportement de chaque variété vis-à-vis de la salinité, malgré l'absence de stress salin dans cette expérience. En effet, les différences entre les variétés sensibles et tolérantes s'observent essentiellement au stade reproducteur (Adrien Luyckx, communication personnelle).

En ce qui concerne la hauteur des plantes, des différences significatives ont été observées entre les traitements pour toutes les variétés, à l'exception de Don Leon (variété graines tolérante). Locale semble aussi montrer une certaine tolérance sur base de ce paramètre puisqu'il a fallu attendre 17 jours de stress pour constater un effet significatif du sel, alors qu'il en a fallu 7 et 10 pour Rouge et Montana 5, respectivement. La variété Montana 5, quant à elle, avait l'avantage d'une hauteur plus élevée, une différence notable dès le début des observations, à partir du 7<sup>ème</sup> jour après l'application du stress. En conditions témoins, à la dernière mesure, les individus de la variété Montana 5 étaient nettement plus hauts que ceux de la variété Don Leon. En présence de sel, la différence de hauteur entre Montana 5 et Don Leon était toujours présente, bien que réduite. La hauteur des plantes et le nombre de feuilles ne sont pas des variables qui évoluent toujours dans le même sens en fonction des traitements salins. En effet, (Omami, Hammes, et Robbertse 2006) avait montré que 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*. D'un autre côté, Amukali et al. (2015) avait 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.

Bien que non observé dans cette étude, une stimulation de croissance pour de faibles doses de sel est une réponse typique de plantes halophytes, appelée hormèse (Lutts et Lefèvre 2015; Ruan et al. 2010). Luyckx et al. (2021) ont observé une stimulation de croissance à une concentration de 30 mM de NaCl, peu d'effet ou un effet légèrement négatif à 60 mM et un net effet négatif à 90 mM sur les cultivars Rouge et Locale. Cette réaction peut, comme mentionné précédemment, être interprétée comme une tentative de dilution pour répartir les ions Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup> dans un volume plus important, afin de réduire la concentration de ces ions potentiellement toxiques. Une concentration de 100 mM, tel qu'utilisé dans cette étude, serait donc trop élevée pour observer cette stimulation de croissance en conditions salines. Il serait donc pertinent de refaire cette expérience avec des concentrations en sel plus faibles pour étudier un potentiel effet d'hormèse.

## 5.2. Production de biomasse

La production de biomasse fait ici référence aux poids aérien (tiges et feuilles) et racinaire. La première expérience de cette étude, qui contient uniquement des individus en conditions témoins, n'a pas montré de différence significative de biomasse aérienne ni racinaire entre les variétés. Cardoso de Lima (2023) avait observé que la production totale de matière sèche était plus importante chez la variété Montana 5 que chez Don Leon en conditions témoins. Néanmoins, le ratio de biomasse sèche entre les parties aériennes et les parties racinaires a permis de distinguer les variétés Locale et Montana 5 des variétés Rouge et Don Leon, avec des valeurs significativement différentes pour ces couples de variétés. Les variétés Locale et Montana 5 étant considérées comme sensibles aux conditions salines présentent des valeurs plus faibles que les deux autres variétés considérées comme tolérantes à la salinité.

La deuxième expérience a permis de mettre en avant des valeurs toujours plus élevées pour la variété Montana 5, tant au niveau du poids des feuilles que des tiges, par rapport aux autres variétés. Après Montana 5, c'est la variété Locale qui possède généralement les valeurs les plus élevées. Ceci permet d'émettre l'hypothèse que dans cette étude, ce sont les variétés considérées comme sensibles à la salinité qui produisent le plus de biomasse aérienne, peu importe le traitement appliqué. Le traitement salin a, dans tous les cas, diminué la production de biomasse aérienne (tiges et feuilles) et racinaire pour les quatre variétés étudiées. D'autres recherches ont obtenu des résultats similaires, notamment Cardoso de Lima (2023) qui avait observé une diminution du poids sec des tiges avec la salinité (75 mM) sur les variétés Montana 5 et Don Leon, mais le poids sec des feuilles n'avait pas été affecté. Chiroma et al. (2008) avait aussi observé que l'application d'un traitement salin sur l'espèce *A. paniculatus* avait engendré une diminution des poids frais et sec des parties aériennes et racinaires. Les résultats de Beghin (2019) suivent la même tendance avec une réduction de la biomasse foliaire des variétés Locale et Red Sudan avec un traitement

salin de 90 mM. Finalement, Wouyou et al. (2017) avait également observé une tendance à la diminution de la biomasse sèche racinaire des variétés Locale et Red Sudan avec l'augmentation de l'intensité du stress salin. Le ratio de biomasse sèche entre la biomasse aérienne et racinaire a montré des observations qui ne vont pas dans le même sens que les observations sur la biomasse aérienne, puisque ce sont les variétés Rouge et Don Leon, considérées comme tolérantes à la salinité, qui possèdent les valeurs les plus élevées. Ceci pourrait signifier que ces variétés allouent proportionnellement plus de ressources à la croissance aérienne qu'à celle des racines, par rapport aux variétés sensibles qui allouent relativement plus de ressources à la croissance racinaire. De plus, ce ratio de biomasse est plus important en conditions de stress qu'en conditions témoins, induisant que les variétés ont tendance à subir la salinité plutôt qu'à s'adapter. Ce comportement pourrait être un mécanisme adaptatif permettant à ces plantes de maintenir une photosynthèse suffisante et de gérer plus efficacement les ions toxiques. De manière générale, la plupart des chercheurs ont constaté que les racines étaient moins affectées par la salinité que les parties aériennes (Fisarakis et al. 2001). D'ailleurs, Munns (2002) a examiné en détail les inconvénients fonctionnels d'une telle réponse dans les environnements salins par rapport aux environnements secs. Elle a souligné que, dans certaines conditions, des rapports racines/parties aériennes élevés peuvent en fait favoriser l'accumulation d'ions toxiques dans les parties aériennes et, par conséquent, précipiter l'apparition du seuil critique de tolérance au sel (Omami et al. 2006).

Au niveau des teneurs en eau, elles sont toujours plus élevées en conditions témoins qu'en conditions de stress salin. En effet, le stress salin baisse le potentiel osmotique du sol, rendant l'eau moins disponible pour les plantes (Levigneron et al. 1995). Les plantes doivent déployer plus d'énergie pour absorber l'eau, ce qui peut entraîner une réduction de la teneur en eau dans leurs tissus, ne pouvant pas compenser entièrement le déficit. Les plantes peuvent tenter d'ajuster leur potentiel osmotique pour maintenir l'absorption d'eau. Cependant, cela ne permet pas toujours de compenser entièrement le déficit (Levigneron et al. 1995). L'ajustement osmotique implique l'accumulation de solutés dans les cellules, mais il ne permet pas toujours de compenser pleinement le manque d'eau disponible. En réponse au stress salin, certaines plantes peuvent fermer partiellement ou complètement leurs stomates pour limiter la perte d'eau par transpiration (Mukhopadhyay et al. 2021). Si la fermeture des stomates devient excessive, cela peut réduire la transpiration, mais aussi limiter la prise d'eau, réduisant encore plus la teneur en eau des tissus.

### 5.3. Paramètres architecturaux du système racinaire

Les paramètres architecturaux mesurés durant la première expérience grâce aux données extraites de SmartRoot ont permis de montrer des différences significatives entre les variétés, notamment pour le diamètre et la longueur des racines. Bien que le ratio calculé entre la longueur et la densité de racines latérales ne soit pas significatif entre les variétés, le ratio entre la densité de racines latérales et le diamètre présente des valeurs plus élevées pour la variété Montana 5. Ces valeurs plus élevées peuvent signifier une prolifération extensive des racines et donc de l'exploration du sol

et de l'absorption des nutriments, en augmentant la surface racinaire par unité de volume de racine principale (Wiersum 1958; David M. Eissenstat et al. 2015). Comme le ratio permet d'évaluer la prolifération des racines latérales par rapport à l'épaisseur des racines principales, il fournit des informations sur les stratégies de croissance et l'exploration des racines, ainsi que sur l'efficacité d'absorption des nutriments et de l'eau par la plante (Forde et Lorenzo 2001; Hodge 2004; 2009).

De manière générale, une tendance peut être observée avec la variété Locale souvent significativement différente de la variété Don Leon, peu importe les variables étudiées. Cette variété Locale est aussi souvent différente de la variété Montana 5. Ceci peut être expliqué par le type d'amarante auxquelles appartiennent les variétés. Les amarantes à feuilles (Locale et Rouge) se distinguent donc des amarantes à graines (Montana 5 et Don Leon) au niveau racinaire, en plus des paramètres morphologiques aériens déjà bien décrits (forme des feuilles, ramifications, couleur et taille des graines) (Luyckx et al. 2023). Les différences observées selon les paramètres étudiés dans cette étude, tels que le diamètre des racines, la longueur ou la densité de racines latérales, révèlent donc plutôt des différences selon le type d'amarante.

Dans l'ensemble, durant la deuxième expérience, les paramètres architecturaux de la variété 'Montana 5' ont été très peu affectés par l'effet de la salinité. En effet, aucun paramètre architectural ne présente de différence significative entre le traitement salin pour cette variété, par rapport aux conditions témoins, sauf le diamètre, en prenant en compte uniquement les racines latérales. Ce résultat ne semble pas en accord avec les aspects théoriques décrivant cette variété comme sensible au stress salin. Cette observation pourrait suggérer une variabilité dans la réponse au stress salin selon les conditions de culture, mais il serait aussi nécessaire de refaire l'expérience avec un plus grand nombre de répliques et différents niveaux de stress pour approfondir les effets des conditions salines. Il est important de noter que le stress salin n'a été appliqué que sur une courte période (moins de 3 semaines) et à un stade spécifique du développement des plantes, alors que l'impact de la salinité varie selon les stades phénologiques (Lutts et Lefèvre 2015; Wouyou et al. 2017). Étant donné que le stress salin a été introduit à partir de 7 semaines après le semis, ses effets sur la germination et les premières phases de croissance n'ont pas été évalués. Amukali et al. (2015) ont cependant montré que le pourcentage de germination d'*Amaranthus hybridus* était inversement corrélé à l'intensité du stress salin appliqué. De plus, la résistance observée lors de la germination ne reflète pas nécessairement celle à d'autres stades (Almansouri et al. 2001). D'un autre côté, l'effet du traitement salin est toujours significatif pour la variété Rouge, peu importe le paramètre étudié (sauf pour le ratio de diamètre entre chaque racine latérale et sa racine parent). Cette réaction systématique au stress salin chez la variété Rouge, qui affecte des paramètres tels que le diamètre, la longueur des racines et la densité des racines latérales, pourrait indiquer une plus grande sensibilité de cette variété aux conditions de salinité, ou une réponse adaptative spécifique.

Le ratio mesuré entre le diamètre de chaque racine latérale et le diamètre de sa racine parent montre une nouvelle fois une faible variabilité dans la réaction de la variété Montana 5 vis-à-vis du stress salin. En conditions salines, ce ratio est toujours plus élevé pour toutes les variétés. Sous stress salin, les plantes peuvent modifier leur architecture racinaire pour améliorer l'efficacité de l'absorption d'eau et de nutriments sous l'influence de facteurs environnementaux défavorables (Forde et Lorenzo 2001;

Hodge 2004; 2009). Un ratio plus élevé pourrait indiquer que les racines latérales augmentent de diamètre proportionnellement plus que les racines parent, ce qui pourrait être une réponse adaptative pour améliorer leur fonction dans des conditions de salinité accrue. Le stress salin peut inhiber la croissance des racines parentales principales mais favoriser celle des racines latérales (Wang et al. 2009; Zolla et al. 2010). Cela entraînerait un ratio plus élevé simplement parce que les racines parentales ne grossissent pas autant que sous des conditions normales, tandis que les racines latérales continuent de croître ou augmentent en diamètre en réponse au stress.

Les différentes régressions linéaires décrivant le ratio entre la longueur et la densité de racines latérales en fonction du diamètre, du traitement et de la variété pour les deux expériences présentent toujours des valeurs de  $R^2$  très faibles ( $<0.15$ ). Cela pourrait signifier que les modèles linéaires ajustés ne permettent pas d'expliquer la plupart de la variance de la variable indépendante, le ratio entre la longueur et la densité de racines latérales. La relation entre les variables dépendantes et la variable indépendante n'est pas linéaire, ou le bruit généré par les données est trop important. Il serait donc pertinent de trouver une relation qui permet de mieux expliquer la variable dépendante.

#### 5.4. Paramètres anatomiques du système racinaire

Les paramètres anatomiques analysés grâce aux coupes réalisées sur les variétés n'ont pas permis de démontrer des différences significatives entre les traitements. Seule la variété Rouge a montré des différences significatives au niveau du diamètre total, du diamètre de la stèle racinaire ainsi que pour l'épaisseur du cortex racinaire. Cette observation suggère que la variété Rouge pourrait avoir une réponse anatomique unique au stress salin, en comparaison avec les autres variétés qui semblent présenter une tolérance plus uniforme. Les autres variétés, à savoir Don Leon, Montana 5 et Locale, n'ont pas montré de variations significatives, ce qui pourrait indiquer une adaptation ou une résilience similaires face aux conditions de stress. Ces résultats mettent en évidence l'importance de la variété Rouge comme sujet d'étude potentiel pour comprendre les mécanismes anatomiques sous-jacents à la tolérance au stress d'*Amaranthus cruentus*.

La croissance secondaire, et en particulier le degré de différenciation des éléments de vaisseaux dans les racines, contrôle le transport de l'eau et des nutriments à travers chaque racine (Freschet et al. 2021). L'absence de xylème secondaire réduit l'efficacité de l'absorption de l'eau et du transport au sein de la racine (Eissenstat et Achor 1999; Huang et al. 2010). L'âge des racines individuelles peut être évalué en examinant le développement des tissus, notamment en termes de formation de xylème primaire et secondaire (Hishi 2007). Ensuite, il faut savoir que les coupes dans les racines différaient par leur nombre de cercles concentriques de croissance secondaire, ce qui pourrait être un facteur de confusion pour l'analyse des autres paramètres anatomiques. On a pu observer que la corrélation de Pearson entre ce nombre de cercles concentriques et les autres variables anatomiques mesurées n'est pas négligeable. En particulier, cette corrélation est importante entre ce nombre de cercles concentriques et le diamètre total des racines, ainsi qu'avec le diamètre de la stèle

racinaire, avec des valeurs égales à +0.83 dans les deux cas. Une corrélation de +0,83 est considérée comme positive et forte, signifiant qu'il existe une relation linéaire substantielle entre les deux variables. Lorsque le nombre de cercles concentriques augmente, le diamètre a aussi tendance à augmenter et inversement, et ce, de manière assez cohérente. La croissance secondaire dans les plantes implique la formation de tissus supplémentaires, tels que le xylème secondaire et le phloème secondaire, ce qui conduit à une augmentation du diamètre des racines. Le nombre de cercles concentriques représente les couches successives de croissance. Une corrélation élevée suggère que l'accumulation de ces couches est fortement associée à l'élargissement du diamètre. La corrélation entre le nombre de cercles concentriques et l'épaisseur du cortex racinaire est égale à +0.3 et est donc considérée comme positive mais faible.

Bien que faiblement corrélée au nombre de cercles concentriques, l'épaisseur du cortex racinaire joue un rôle important au niveau physiologique pour la fonction d'absorption des racines (Freschet et al. 2021). La capacité des plantes à absorber les nutriments du sol pour leur croissance et développement peut être grandement influencée par les modifications des caractéristiques des tissus corticaux des racines (épaisseur de la paroi cellulaire, présence d'aérenchyme, structure et composition des cellules corticales), notamment en réaction aux différentes conditions environnementales (Zadworny et al. 2016).

Un lien peut être établi entre les paramètres architecturaux et anatomiques pour la variété Rouge, avec ses différences significatives entre traitements. Dans cette étude, c'est cette variété qui semble le plus réagir à l'application de solution saline. La variété Montana 5, aussi reconnue pour être sensible à la salinité, ne réagit pas du tout de la même manière et montre peu de différences en conditions salines, par rapport aux conditions témoins.

## 5. Conclusion et perspectives

Les objectifs de ce travail portant sur l'étude de quatre variétés (*Locale*, *Rouge*, *Montana 5* et *Don Leon*) de *Amaranthus cruentus* cultivées en milieu salin étaient multiples. D'une part, les propriétés anatomiques racinaires des plantes ont été investiguées. D'autre part, les impacts de la salinité sur la croissance et sur des paramètres architecturaux (diamètre, longueur et densité de racines latérales) des quatre variétés ont été mis en évidence.

Premièrement, les paramètres de biomasse mesurés montrent dans l'ensemble des observations contrastées. En effet, même si le nombre de feuilles de chacune des quatre variétés ne semble pas avoir été très impacté par la salinité, les variétés feuilles présentent des valeurs plus élevées grâce à leur ramification importante ; Montana 5 a montré des biomasses foliaire et caulinaires supérieures aux autres variétés, suivie par la variété Locale. Ces variétés sensibles à la salinité ont néanmoins présenté un ratio de biomasse sèche entre les parties aériennes et les parties racinaires plus faible que Rouge et Don Leon, les variétés considérées comme tolérantes. Ce ratio était plus élevé en conditions de stress, contrairement à la teneur en eau plus élevée en conditions témoins. Ces paramètres importants dans la compréhension du comportement d'*Amaranthus cruentus* vis-à-vis de la salinité pourraient donc montrer que les variétés étudiées subissent plutôt la présence de solution saline dans ces conditions.

Deuxièmement, les données récoltées dans le cadre du présent travail ont permis de montrer que les variétés Rouge et Montana 5 ont subi une diminution de leur hauteur peu de temps après l'application du stress. En revanche, il a fallu plus longtemps pour voir une différence significative pour la variété Locale, et Don Leon semble avoir réussi à s'adapter au stress salin puisqu'il n'y a jamais de différence significative dans sa hauteur. Néanmoins, il faut savoir qu'une augmentation de la croissance en réponse à de faibles doses de sel est une réaction courante chez les plantes halophytes.

D'un point de vue architectural, le traitement salin n'a pas eu d'impact ou du moins pas d'impact négatif sur Montana 5, alors que la variété Rouge a été impactée pour le diamètre, la longueur et la densité de racines latérales, ce qui peut indiquer une plus grande sensibilité de cette variété à la salinité. De manière générale, les différences entre sensibles et tolérantes semblent peu s'observer au stade végétatif. Un ratio entre le diamètre de chaque racine latérale et sa racine parent plus élevé en conditions salines pour toutes les variétés a été observé et suggère une modification de leur architecture racinaire pour améliorer l'efficacité d'absorption de l'eau.

Enfin, il est complexe de tirer des conclusions quant aux effets de la salinité sur les paramètres anatomiques. On constate tout de même une diminution du diamètre de la racine, du diamètre de la stèle racinaire et de l'épaisseur du cortex pour la variété Rouge en conditions salines. Étant donné une corrélation positive et forte entre les cercles de croissance concentriques de croissance secondaire et les diamètres mesurés, il serait intéressant de se pencher davantage sur cet aspect dans de prochaines expérimentations, en étudiant plus précisément si l'effet de la variété et/ou du sel sur différents paramètres varient en fonction du développement secondaire de la racine.

Une nouvelle étude, menée dans les mêmes conditions que celles décrites dans ce travail, sur les variétés *Locale*, *Rouge*, *Montana 5* et *Don Leon* d'*Amaranthus cruentus* pourrait être pertinente dans le but de réaliser certaines observations à plus long terme. Un stress salin sur une durée d'au moins un mois serait intéressant à analyser, pour savoir si les comportements observés se confirment ou non. De plus, il serait pertinent de refaire les expériences avec plusieurs concentrations croissantes en NaCl afin de déterminer si une faible concentration en sel aurait des impacts différents de ceux observés. En outre, l'utilisation d'un nombre plus élevé de répétitions des individus pour chaque variété et chaque traitement pourrait remédier aux incohérences observées au sein même de ce travail. Enfin, des analyses anatomiques plus poussées et une modélisation de la croissance du système racinaire seraient pertinentes pour venir compléter cette étude.

## Références bibliographiques

- Achard, P., Hui Cheng, Liesbeth De Grauwe, Hermien Schoutteten, Thomas Moritz, Dominique Van Der Straeten, Jinrong Peng, et Nicholas P Harberd. 2006. « Integration of Plant Responses to Environmentally Activated Phytohormonal Signals | Science ». 2006.
- Achard, P., et P. Genschik. 2009. « Releasing the brakes of plant growth: how GAs shutdown DELLA proteins ». *Journal of Experimental Botany* 60 (4): 1085-92. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern301>.
- Ahmad, Parvaiz, Kees Venema, et Francisco J. Corpas. 2022. « Unravelling Salt Tolerance Mechanisms in Plants: From Lab to Field ». *Plant Physiology and Biochemistry: PPB* 176 (avril):31-33. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.02.006>.
- Akinwumi, Akinade. 2014. « A Controlled Experiment to Determine the Effect of High Formation Water Salinity on Crude Oil in Hydrocarbon Bearing Rock ». *International Journal of Science and Research (IJSR)* 3:2955-59.
- Al-Haddabi, Mansour, et Ahmed Mushtaque. 2006. « Land disposal of treated saline oil production water: impacts on soil properties », septembre.
- Almansouri, M., J.-M. Kinet, et S. Lutts. 2001. « Effect of Salt and Osmotic Stresses on Germination in Durum Wheat (*Triticum Durum* Desf.) ». *Plant and Soil* 231 (2): 243-54. <https://doi.org/10.1023/A:1010378409663>.
- Álvarez, Sara, M José Gómez-Bellot, Marco Castillo, Sebastián Bañón, et M Jesús Sánchez-Blanco. 2012. « Osmotic and saline effect on growth, water relations, and ion uptake and translocation in *Phlomis purpurea* plants ». *Environmental and Experimental Botany* 78 (mai):138-45. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.12.035>.
- Alvarez-Jubete, L., E. K. Arendt, et E. Gallagher. 2009. « Nutritive value of pseudocereals and their increasing use as functional gluten-free ingredients ». *Trends in Food Science & Technology* 21 (2): 106-13. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2009.10.014>.
- Amin, Insha, Saiema Rasool, Mudassir A. Mir, Wasia Wani, Khalid Z. Masoodi, et Parvaiz Ahmad. 2021. « Ion Homeostasis for Salinity Tolerance in Plants: A Molecular Approach ». *Physiologia Plantarum* 171 (4): 578-94. <https://doi.org/10.1111/ppl.13185>.
- Amukali, O., B. O. Obadoni, et J. K. Mensah. 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 (4): 301-6. <https://doi.org/10.5897/AJEST2014.1819>.
- Arreguez, Guillermo A., Jorge G. Martínez, et Graciela Ponessa. 2013. « *Amaranthus hybridus* L. ssp. *hybridus* in an archaeological site from the initial mid-Holocene in the Southern Argentinian Puna ». *Quaternary International*, Human populations and environments during the Middle Holocene in the South-Central Andes, 307 (septembre):81-85. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.02.035>.
- Bagniewska-Zadworna, Agnieszka, Julia Byczyk, David M. Eissenstat, Jacek Oleksyn, et Marcin Zadworny. 2012. « Avoiding Transport Bottlenecks in an Expanding Root System: Xylem Vessel Development in Fibrous and Pioneer Roots under Field Conditions ». *American Journal of Botany* 99 (9): 1417-26. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100552>.
- Barba de la Rosa, A. P., Inge S. Fomsgaard, Bente Laursen, Anne G. Mortensen, L. Olvera-Martínez, C. Silva-Sánchez, A. Mendoza-Herrera, J. González-Castañeda, et A. De León-Rodríguez. 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 (1): 117-21. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2008.07.012>.
- Barca, Ana María Calderón de la, María Elvira Rojas-Martínez, Alma Rosa Islas-Rubio, et Francisco Cabrera-Chávez. 2010. « Gluten-Free Breads and Cookies of Raw and Popped Amaranth Flours with Attractive Technological and Nutritional Qualities ».

- Plant Foods for Human Nutrition* 65 (3): 241-46. <https://doi.org/10.1007/s11130-010-0187-z>.
- Bazile, Didier, Sven-Erik Jacobsen, et Alexis Verniau. 2016. « The Global Expansion of Quinoa: Trends and Limits ». *Frontiers in Plant Science* 7 (mai). <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00622>.
- Beghin, Camille. 2019. « Étude de l'effet de la salinité du sol sur la valeur nutritionnelle des feuilles de *Amaranthus cruentus* ». [https://dial.uclouvain.be/downloader/downloader.php?pid=thesis%3A19679&datastream=PDF\\_01&cover=cover-mem](https://dial.uclouvain.be/downloader/downloader.php?pid=thesis%3A19679&datastream=PDF_01&cover=cover-mem).
- Berger, Paul D., Robert E. Maurer, et Giovana B. Celli. 2018. « Multiple-Comparison Testing ». In *Experimental Design: With Application in Management, Engineering, and the Sciences*, édité par Paul D. Berger, Robert E. Maurer, et Giovana B. Celli, 107-54. Cham: Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-64583-4\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-319-64583-4_4).
- Bhargava, Atul, et Shilpi Srivastava. 2013. *Quinoa: Botany, Production and Uses*. CABI.
- Bhatnagar-Mathur, Pooja, V. Vadez, et Kiran K. Sharma. 2008. « Transgenic Approaches for Abiotic Stress Tolerance in Plants: Retrospect and Prospects ». *Plant Cell Reports* 27 (3): 411-24. <https://doi.org/10.1007/s00299-007-0474-9>.
- Bidel, L. P. R., L. Pagès, L. M. Rivièrè, G. Pelloux, et J. Y. Lorendeau. 2000. « MassFlowDyn I: A Carbon Transport and Partitioning Model for Root System Architecture ». *Annals of Botany* 85 (6): 869-86. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1149>.
- Blum, Winfried E. H. 2005. « Functions of Soil for Society and the Environment ». *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology* 4 (3): 75-79. <https://doi.org/10.1007/s11157-005-2236-x>.
- Boot, René G. A., et Manon Mensink. 1990. « Size and Morphology of Root Systems of Perennial Grasses from Contrasting Habitats as Affected by Nitrogen Supply ». *Plant and Soil* 129 (2): 291-99. <https://doi.org/10.1007/BF00032425>.
- Boscaiu, M, C Lull, A Lidon, I Bautista, P Donat, O Mayoral, et O Vicente. 2008. « Plant Responses to Abiotic Stress in Their Natural Habitats ». *Ingeniería Del Agua* 18 (1): ix. <https://doi.org/10.4995/ia.2014.3293>.
- Bouma, T. J., K. L. Nielsen, J. Van Hal, et B. Koutstaal. 2001. « Root System Topology and Diameter Distribution of Species from Habitats Differing in Inundation Frequency ». *Functional Ecology* 15 (3): 360-69. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2001.00523.x>.
- Braquenier, Martin. 2022. « Etude de l'effet de la salinité sur la biologie et les qualités nutritionnelles de deux variétés d'*Amaranthus cruentus* ».
- Breene, W. M. 1991. « Food uses of grain amaranth ». *Food uses of grain amaranth* 36 (5): 426-30.
- Brenner, D. M., D. D. Baltensperger, P. A. Kulakow, J. W. Lehmann, R. L. Myers, M. M. Slabbert, et B. B. Sleugh. 2000. « Genetic Resources and Breeding of *Amaranthus* ». In *Plant Breeding Reviews*, 227-85. 19. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470650172.ch7>.
- Burki, H.M., D. Schroeder, J. Lawrie, L. Cagan, M. Vrablova, M. EL AYDAM, F. SZENTKIRALYI, R. GHORBANI, B. JUTTERSONKE, et H.U. AMMON. 1997. « Biological Control of Pigweeds (*Amaranthus Retroflexus*, L. A. Powellii, S. Watson and A. Bouchonii Thell.) with Phytophagous Insects, Fungal Pathogens and Crop Management ». *Integrated Pest Management Reviews* 2 (2): 51-59. <https://doi.org/10.1023/A:1018480429706>.
- Cardoso de Lima, Anthony. 2023. « Exploration de la résistance à la salinité chez deux variétés graines d'*Amaranthus cruentus* ». <https://dial.uclouvain.be/memoire/ucl/en/object/thesis%3A38693>.
- Cheeseman, John M. 2013. « The Integration of Activity in Saline Environments: Problems and Perspectives ». *Functional Plant Biology* 40 (9): 759-74. <https://doi.org/10.1071/FP12285>.
- Chernousenko, G., I. Yamnova, et M.I. Skripnikova. 2003. « Anthropogenic Salinization of Soils in Moscow ». *Eurasian Soil Science* 36 (janvier):97-105.

- Chiroma, A. M., A. Abubakar, et A. M. Saddiq. 2008. « Concentration of NaCl as It Affects Emergence, Early Growth, and Nutrient Composition of Amaranthus ». *International Journal of Vegetable Science* 13 (3): 65-74. [https://doi.org/10.1300/J512v13n03\\_06](https://doi.org/10.1300/J512v13n03_06).
- Choi, Won-Gyu, Masatsugu Toyota, Su-Hwa Kim, Richard Hilleary, et Simon Gilroy. 2014. « Salt stress-induced Ca<sup>2+</sup> waves are associated with rapid, long-distance root-to-shoot signaling in plants ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (17): 6497-6502. <https://doi.org/10.1073/pnas.1319955111>.
- Claeys, Hannes, et Dirk Inzé. 2013. « The Agony of Choice: How Plants Balance Growth and Survival under Water-Limiting Conditions ». *Plant Physiology* 162 (4): 1768-79. <https://doi.org/10.1104/pp.113.220921>.
- Costea, M., S. E. Weaver, et F. J. Tardif. 2004. « The biology of Canadian weeds. 130. *Amaranthus retroflexus* L., *A. powellii* S. Watson and *A. hybridus* L. ». *Canadian Journal of Plant Science* 84 (2): 631-68. <https://doi.org/10.4141/P02-183>.
- Cramer, Grant R., Kaoru Urano, Serge Delrot, Mario Pezzotti, et Kazuo Shinozaki. 2011. « Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective ». *BMC Plant Biology* 11 (1): 163. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-11-163>.
- Daley, Michelle L., Jody D. Potter, et William H. McDowell. 2009. « Salinization of urbanizing New Hampshire streams and groundwater: effects of road salt and hydrologic variability ». *Journal of the North American Benthological Society* 28 (4): 929-40. <https://doi.org/10.1899/09-052.1>.
- Das, Saubhik. 2016. *Amaranthus: A Promising Crop of Future*. Singapore: Springer Singapore. <https://doi.org/10.1007/978-981-10-1469-7>.
- Degives, Nicolas. 2023. « Quantification et modélisation du système racinaire de sorgho ».
- Diaz, Delavane, et Frances Moore. 2017. « Quantifying the Economic Risks of Climate Change ». *Nature Climate Change* 7 (11): 774-82. <https://doi.org/10.1038/nclimate3411>.
- Dieleman, Anita, Allan S. Hamill, Glenn C. Fox, et Clarence J. Swanton. 1996. « Decision Rules for Postemergence Control of Pigweed (*Amaranthus* Spp.) in Soybean (*Glycine Max*) ». *Weed Science* 44 (1): 126-32. <https://doi.org/10.1017/S0043174500093656>.
- Dorlodot, Sophie de, Brian Forster, Loïc Pagès, Adam Price, Roberto Tuberosa, et Xavier Draye. 2007. « Root System Architecture: Opportunities and Constraints for Genetic Improvement of Crops ». *Trends in Plant Science* 12 (10): 474-81. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.08.012>.
- Doussan, Claude, Alain Pierret, Emmanuelle Garrigues, et Loïc Pagès. 2006. « Water Uptake by Plant Roots: II – Modelling of Water Transfer in the Soil Root-System with Explicit Account of Flow within the Root System – Comparison with Experiments ». *Plant and Soil* 283 (1): 99-117. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-7904-z>.
- Draye, Xavier, Yangmin Kim, Guillaume Lobet, et Mathieu Javaux. 2010. « Model-assisted integration of physiological and environmental constraints affecting the dynamic and spatial patterns of root water uptake from soils ». *Journal of Experimental Botany* 61 (8): 2145-55. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq077>.
- Duan, Lina, Daniela Dietrich, Chong Han Ng, Penny Mei Yeen Chan, Rishikesh Bhalerao, Malcolm J. Bennett, et José R. Dinneny. 2013. « Endodermal ABA Signaling Promotes Lateral Root Quiescence during Salt Stress in Arabidopsis Seedlings ». *The Plant Cell* 25 (1): 324-41. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.107227>.
- Dunbabin, V., Z. Rengel, et A. J. Diggle. 2004. « Simulating Form and Function of Root Systems: Efficiency of Nitrate Uptake Is Dependent on Root System Architecture and the Spatial and Temporal Variability of Nitrate Supply ». *Functional Ecology* 18 (2): 204-11. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00827.x>.
- Dupuy, Lionel X., Thierry Fourcaud, Patrick Lac, et Alexia Stokes. 2007. « A Generic 3D Finite Element Model of Tree Anchorage Integrating Soil Mechanics and Real Root System Architecture ». *American Journal of Botany* 94 (9): 1506-14. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.9.1506>.

- Eissenstat, D. M., et D. S. Achor. 1999. « Anatomical Characteristics of Roots of Citrus Rootstocks That Vary in Specific Root Length ». *The New Phytologist* 141 (2): 309-21. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00342.x>.
- Eissenstat, David M., Joshua M. Kucharski, Marcin Zadworny, Thomas S. Adams, et Roger T. Koide. 2015. « Linking Root Traits to Nutrient Foraging in Arbuscular Mycorrhizal Trees in a Temperate Forest ». *New Phytologist* 208 (1): 114-24. <https://doi.org/10.1111/nph.13451>.
- Espitia, Rangel Eduardo. 1994. « Breeding of Grain Amaranth ». In *Amaranth Biology, Chemistry, and Technology*, 23-38. Boca Raton: CRC Press.
- Espitia-Rangel, Eduardo, Sacher C Mapes, Lopez D Escobedo, Olan M De la O, Valencia P Rivas, Trejo G Martinez, et Espinoza L Cortés. 2010. *CONSERVACIÓN Y USO DE LOS RECURSOS GENÉTICOS DE AMARANTO EN MÉXICO*.
- Evers, Tony, et S. Millar. 2002. « Cereal Grain Structure and Development: Some Implications for Quality ». *Journal of Cereal Science* 36 (3): 261-84. <https://doi.org/10.1006/jcrs.2002.0435>.
- Faiyue, Bualuang, Chenniappan Vijayalakshmi, Shafqat Nawaz, Yasuo Nagato, Shin Taketa, Masahiko Ichii, Mohammed J. Al-Azzawi, et Timothy J. Flowers. 2010. « Studies on Sodium Bypass Flow in Lateral Rootless Mutants Lrt1 and Lrt2, and Crown Rootless Mutant Crl1 of Rice (*Oryza Sativa* L.) ». *Plant, Cell & Environment* 33 (5): 687-701. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02077.x>.
- « FAO Statistical Yearbook 2012 ». s.d. Consulté le 5 janvier 2024. <https://www.fao.org/3/i2490e/i2490e00.htm>.
- Fisarakis, I, K Chartzoulakis, et D Stavrakas. 2001. « Response of Sultana vines (*V. vinifera* L.) on six rootstocks to NaCl salinity exposure and recovery ». *Agricultural Water Management* 51 (1): 13-27. [https://doi.org/10.1016/S0378-3774\(01\)00115-9](https://doi.org/10.1016/S0378-3774(01)00115-9).
- Flowers, T. J., et Timothy D. Colmer. 2008. « Salinity Tolerance in Halophytes on JSTOR ». septembre 2008. [https://www.jstor.org/stable/25150520?casa\\_token=naBoMOvrIglAAAAA%3Agx2oA4iFd3A1XIIJ3XbNvDH\\_B-McFaUfik6MqfhgdkTK0la2xsNpZJczw9hsZq8E6L71ndoZfH24AhLkPLWVQjSSDX5I\\_ZecbvMjq8K71IA9hnhP4zAOyw](https://www.jstor.org/stable/25150520?casa_token=naBoMOvrIglAAAAA%3Agx2oA4iFd3A1XIIJ3XbNvDH_B-McFaUfik6MqfhgdkTK0la2xsNpZJczw9hsZq8E6L71ndoZfH24AhLkPLWVQjSSDX5I_ZecbvMjq8K71IA9hnhP4zAOyw).
- Flowers, T. J., M. A. Hajibagheri, et N. J. W. Clipson. 1986. « Halophytes ». *The Quarterly Review of Biology* 61 (3): 313-37. <https://doi.org/10.1086/415032>.
- Flowers, T. J., P. F. Troke, et A. R. Yeo. 1977. « The Mechanism of Salt Tolerance in Halophytes ». *Annual Review of Plant Biology* 28 (Volume 28, 1977): 89-121. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.28.060177.000513>.
- Flowers, Timothy J., Hanaa K. Galal, et Lindell Bromham. 2010. « Evolution of Halophytes: Multiple Origins of Salt Tolerance in Land Plants ». *Functional Plant Biology* 37 (7): 604-12. <https://doi.org/10.1071/FP09269>.
- Flowers, Timothy J, Edward P Glenn, et Vadim Volkov. 2019. « Could vesicular transport of Na<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> be a feature of salt tolerance in halophytes? » *Annals of Botany* 123 (1): 1-18. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy164>.
- Forde, Brian, et Helena Lorenzo. 2001. « The Nutritional Control of Root Development ». *Plant and Soil* 232 (1): 51-68. <https://doi.org/10.1023/A:1010329902165>.
- Freschet, Grégoire T., Loïc Pagès, Colleen M. Iversen, Louise H. Comas, Boris Rewald, Catherine Roumet, Jitka Klimešová, et al. 2021. « A Starting Guide to Root Ecology: Strengthening Ecological Concepts and Standardising Root Classification, Sampling, Processing and Trait Measurements ». *New Phytologist* 232 (3): 973-1122. <https://doi.org/10.1111/nph.17572>.
- Freschet, Grégoire T., et Catherine Roumet. 2017. « Sampling Roots to Capture Plant and Soil Functions ». *Functional Ecology* 31 (8): 1506-18. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12883>.
- Fricke, Wieland, Gulya Akhiyarova, Dima Veselov, et Guzel Kudoyarova. 2004. « Rapid and tissue-specific changes in ABA and in growth rate in response to salinity in barley

- leaves ». *Journal of Experimental Botany* 55 (399): 1115-23. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh117>.
- Frona, Daniel, Janos Szenderak, et Monika Hangari-Rakos. 2019. « The Challenge of Feeding the World ». 20 octobre 2019. <https://www.mdpi.com/2071-1050/11/20/5816>.
- Galvan-Ampudia, Carlos S, et Christa Testerink. 2011. « Salt stress signals shape the plant root ». *Current Opinion in Plant Biology* 14 (3): 296-302. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.03.019>.
- Galvan-Ampudia, Carlos S., Magdalena M. Julkowska, Essam Darwish, Jacinto Gandullo, Ruud A. Korver, Geraldine Brunoud, Michel A. Haring, Teun Munnik, Teva Vernoux, et Christa Testerink. 2013. « Halotropism Is a Response of Plant Roots to Avoid a Saline Environment ». *Current Biology* 23 (20): 2044-50. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.08.042>.
- Gamel, T. H., J. P. H. Linssen, A. S. Mesallam, A. A. Damir, et L. A. Shekib. 2006. « Seed Treatments Affect Functional and Antinutritional Properties of Amaranth Flours ». *Journal of the Science of Food and Agriculture* 86 (7): 1095-1102. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2463>.
- Ge, Zhenyang, Gerardo Rubio, et Jonathan P. Lynch. 2000. « The Importance of Root Gravitropism for Inter-Root Competition and Phosphorus Acquisition Efficiency: Results from a Geometric Simulation Model ». *Plant and Soil* 218 (1): 159-71. <https://doi.org/10.1023/A:1014987710937>.
- Geng, Yu, Rui Wu, Choon Wei Wee, Fei Xie, Xueliang Wei, Penny Mei Yeen Chan, Cliff Tham, Lina Duan, et José R. Dinneny. 2013. « A Spatio-Temporal Understanding of Growth Regulation during the Salt Stress Response in Arabidopsis ». *The Plant Cell* 25 (6): 2132-54. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.112896>.
- Ghorbani, R., W. Seel, et C. Leifert. 1999. « Effects of Environmental Factors on Germination and Emergence of Amaranthus Retroflexus ». *Weed Science* 47 (5): 505-10. <https://doi.org/10.1017/S0043174500092183>.
- Godin, Christophe, et Hervé Sinoquet. 2005. « Functional–Structural Plant Modelling ». *New Phytologist* 166 (3): 705-8. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01445.x>.
- Gonor, K V, A V Pogozheva, S A Derbeneva, G lu Mal'tsev, E N Trushina, et O K Mustafina. 2006. « The influence of a diet with including amaranth oil on antioxidant and immune status in patients with ischemic heart disease and hyperlipoproteidemia ». *Voprosy pitaniia* 75 (6): 30-33.
- Goron, Travis L., et Manish N. Raizada. 2015. « Genetic Diversity and Genomic Resources Available for the Small Millet Crops to Accelerate a New Green Revolution ». *Frontiers in Plant Science* 6 (mars). <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00157>.
- Greenway, H, et R Munns. 1980. « Mechanisms of Salt Tolerance in Nonhalophytes ». *Annual Review of Plant Physiology* 31 (1): 149-90. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.31.060180.001053>.
- Grime, J. Philip (John Philip). 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Chichester ; New York : Wiley. <http://archive.org/details/plantstrategiesv0000grim>.
- Grubben, G. J. H., éd. 1976. *The Cultivation of Amaranth as a Tropical Leaf Vegetable with Special Reference to South-Dahomey*. Amsterdam: Royal Tropical Institute.
- Gruber, Benjamin D., Ricardo F.H. Giehl, Svetlana Friedel, et Nicolaus von Wirén. 2013. « Plasticity of the Arabidopsis Root System under Nutrient Deficiencies ». *Plant Physiology* 163 (1): 161-79. <https://doi.org/10.1104/pp.113.218453>.
- Hammer, Graeme L., Zhanshan Dong, Greg McLean, Al Doherty, Carlos Messina, Jeff Schussler, Chris Zinselmeier, Steve Paszkiewicz, et Mark Cooper. 2009. « Can Changes in Canopy and/or Root System Architecture Explain Historical Maize Yield Trends in the U.S. Corn Belt? ». *Crop Science* 49 (1): 299-312. <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.03.0152>.
- Hanin, Moez, Chantal Ebel, Mariama Ngom, Laurent Laplaze, et Khaled Masmoudi. 2016. « New Insights on Plant Salt Tolerance Mechanisms and Their Potential Use for Breeding ». *Frontiers in Plant Science* 7 (novembre). <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01787>.

- Harlan, Jack R., J. M. J. de Wet, et E. Glen Price. 1973. « Comparative Evolution of Cereals ». *Evolution* 27 (2): 311-25. <https://doi.org/10.2307/2406971>.
- He, Qiang, et Yong-Jin Park. 2013. « Evaluation of Genetic Structure of Amaranth Accessions from the United States ». *Weed & Turfgrass Science* 2 (3): 230-35. <https://doi.org/10.5660/MTS.2013.2.3.230>.
- Heinrich-Thuet, Nicolas. 2023. « Étude du développement racinaire de cultures maraichères post-conversion de prairie selon différentes modalités de culture : approche via modélisation ».
- Herder, Griet Den, Gert Van Isterdael, Tom Beeckman, et Ive De Smet. 2010. « The Roots of a New Green Revolution ». *Trends in Plant Science* 15 (11): 600-607. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.08.009>.
- Hishi, Takuo. 2007. « Heterogeneity of Individual Roots within the Fine Root Architecture: Causal Links between Physiological and Ecosystem Functions ». *Journal of Forest Research* 12 (2): 126-33. <https://doi.org/10.1007/s10310-006-0260-5>.
- Hodge, Angela. 2004. « The Plastic Plant: Root Responses to Heterogeneous Supplies of Nutrients ». *New Phytologist* 162 (1): 9-24. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01015.x>.
- . 2009. « Root Decisions ». *Plant, Cell & Environment* 32 (6): 628-40. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01891.x>.
- Hodge, Angela, Graziella Berta, Claude Doussan, Francisco Merchan, et Martin Crespi. 2009. « Plant Root Growth, Architecture and Function ». *Plant and Soil* 321 (1): 153-87. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9929-9>.
- Huang, Gang, Xue-yong Zhao, Ha-lin Zhao, Ying-xin Huang, et Xiao-an Zuo. 2010. « Linking Root Morphology, Longevity and Function to Root Branch Order: A Case Study in Three Shrubs ». *Plant and Soil* 336 (1): 197-208. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0466-3>.
- Huerta-Ocampo, José A., et A. P. Barba de la Rosa. 2011. « Amaranth: A Pseudo-Cereal with Nutraceutical Properties ». *Current Nutrition & Food Science* 7 (1): 1-9.
- Huerta-Ocampo, José A., Alberto Barrera-Pacheco, Christian S. Mendoza-Hernández, Eduardo Espitia-Rangel, Hans-Peter Mock, et Ana P. Barba de la Rosa. 2014. « Salt Stress-Induced Alterations in the Root Proteome of *Amaranthus cruentus* L. » *Journal of Proteome Research* 13 (8): 3607-27. <https://doi.org/10.1021/pr500153m>.
- Javaux, M., et M. Vanclooster. 2006. « Three-dimensional structure characterisation and transient flow modelling of a variably saturated heterogeneous monolith ». *Journal of Hydrology* 327 (3): 516-24. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2005.11.064>.
- Jha, D., N. Shirley, M. Tester, et S. J. Roy. 2010. « Variation in salinity tolerance and shoot sodium accumulation in Arabidopsis ecotypes linked to differences in the natural expression levels of transporters involved in sodium transport ». *Plant, Cell & Environment* 33 (5): 793-804. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02105.x>.
- Jiang, Caifu, Eric J Belfield, Aziz Mithani, Anne Visscher, Jiannis Ragoussis, Richard Mott, J Andrew C Smith, et Nicholas P Harberd. 2012. « ROS-mediated vascular homeostatic control of root-to-shoot soil Na delivery in Arabidopsis ». *The EMBO Journal* 31 (22): 4359-70. <https://doi.org/10.1038/emboj.2012.273>.
- Joshi, B. D., et R. S. Rana. 1991. « Grain Amaranths: The Future Food Crop. » *Grain Amaranths: The Future Food Crop.*, 152.
- Joshi, Dinesh C., Salej Sood, Rajashekara Hosahatti, Lakshmi Kant, A. Pattanayak, Anil Kumar, Dinesh Yadav, et Markus G. Stetter. 2018. « From Zero to Hero: The Past, Present and Future of Grain Amaranth Breeding ». *Theoretical and Applied Genetics* 131 (9): 1807-23. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3138-y>.
- Julkowska, Magdalena M, Huub C J Hoefsloot, Selena Mol, Richard Feron, Gert-Jan de Boer, Michel A Haring, et Christa Testerink. 2014. « Capturing Arabidopsis root architecture dynamics with ROOT-FIT reveals diversity in responses to salinity ». *Plant Physiol.* 166 (3): 1387-1402. <https://doi.org/10.1104/pp.114.248963>.
- Julkowska, Magdalena M., Fionn Mcloughlin, Carlos S. Galvan-Ampudia, Johanna M. Rankenberg, Dorota Kawa, Maria Klimecka, Michel A. Haring, Teun Munnik, Edgar E.

- Kooijman, et Christa Testerink. 2015. « Identification and Functional Characterization of the Arabidopsis Snf1-Related Protein Kinase SnRK2.4 Phosphatidic Acid-Binding Domain ». *Plant, Cell & Environment* 38 (3): 614-24. <https://doi.org/10.1111/pce.12421>.
- Julkowska, Magdalena M, et Christa Testerink. 2015. « Tuning plant signaling and growth to survive salt ». *Trends Plant Sci.* 20 (9): 586-94. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.06.008>.
- Katori, Taku, Akiro Ikeda, Satoshi Iuchi, Masatomo Kobayashi, Kazuo Shinozaki, Kenji Maehashi, Yoichi Sakata, Shigeo Tanaka, et Teruaki Taji. 2010. « Dissecting the genetic control of natural variation in salt tolerance of Arabidopsis thaliana accessions ». *Journal of Experimental Botany* 61 (4): 1125-38. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp376>.
- Khamar, Ripal, et YT Jasrai. 2014. « NUTRACEUTICAL ANALYSIS OF AMARANTH OIL, AVOCADO OIL, CUMIN OIL, LINSEED OIL AND NEEM OIL ». *International Journal of Bioassays*.
- Kigel, Jaime. 1994. « Development and Ecophysiology of Amaranths ». In *Amaranth Biology, Chemistry, and Technology*. CRC Press.
- Kobayashi, Yuriko, Ayan Sadhukhan, Tanveer Tazib, Yuki Nakano, Kazutaka Kusunoki, Mohamed Kamara, Radhouane Chaffai, et al. 2016. « Joint Genetic and Network Analyses Identify Loci Associated with Root Growth under NaCl Stress in Arabidopsis Thaliana ». *Plant, Cell & Environment* 39 (4): 918-34. <https://doi.org/10.1111/pce.12691>.
- Kumar, Brijesh, et Purva Bhalothia. 2020. « Orphan Crops for Future Food Security ». *Journal of Biosciences* 45 (1): 131. <https://doi.org/10.1007/s12038-020-00107-5>.
- Lavini, A., C. Pulvento, R. d'ANDRIA, M. Riccardi, et S. E. Jacobsen. 2016. « Effects of Saline Irrigation on Yield and Qualitative Characterization of Seed of an Amaranth Accession Grown under Mediterranean Conditions ». *The Journal of Agricultural Science* 154 (5): 858-69. <https://doi.org/10.1017/S0021859615000659>.
- Leakey, Andrew D. B., John N. Ferguson, Charles P. Pignon, Alex Wu, Zhenong Jin, Graeme L. Hammer, et David B. Lobell. 2019. « Water Use Efficiency as a Constraint and Target for Improving the Resilience and Productivity of C3 and C4 Crops ». *Annual Review of Plant Biology* 70 (Volume 70, 2019): 781-808. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040305>.
- Lehmann, J. W. 1996. « Case history of grain amaranth as an alternative crop ». *Case history of grain amaranth as an alternative crop* 41 (5): 399-411.
- Leung, Sherwin S., Mike D. MacKinnon, et Ralph E.H. Smith. 2003. « The ecological effects of naphthenic acids and salts on phytoplankton from the Athabasca oil sands region ». [https://doi.org/10.1016/S0166-445X\(02\)00057-7](https://doi.org/10.1016/S0166-445X(02)00057-7).
- Levigneron, Aurélie, Félicie Lopez, Gérard Vansuyt, Pierre Berthomieu, Pierre Fourcroy, et Francine Casse-Delbart. 1995. « Les plantes face au stres salin », n° 4, 263-73.
- Litalien, Amélie, et Barbara Zeeb. 2020. « Curing the earth: A review of anthropogenic soil salinization and plant-based strategies for sustainable mitigation ». *Science of The Total Environment* 698 (janvier):134235. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134235>.
- Liu, Jiping, et Jian-Kang Zhu. 1997. « An Arabidopsis mutant that requires increased calcium for potassium nutrition and salt tolerance ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94 (26): 14960-64. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.26.14960>.
- Lobell, David B., Wolfram Schlenker, et Justin Costa-Roberts. 2011. « Climate Trends and Global Crop Production Since 1980 ». *Science* 333 (6042): 616-20. <https://doi.org/10.1126/science.1204531>.
- Louw, S., C. F. Van Eeden, et W. J. Weekds. 1995. « Curculionidae (Coleoptera) Associated with Wild and Cultivated Amaranthus Spp. (Amaranthaceae) in South Africa », *African Crop Science Journal*, . <https://tspace.library.utoronto.ca/handle/1807/47775>.

- Lutts, Stanley, et Isabelle Lefèvre. 2015. « How can we take advantage of halophyte properties to cope with heavy metal toxicity in salt-affected areas? » *Annals of Botany* 115 (3): 509-28. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu264>.
- Luyckx, Adrien, Camille Beghin, Muriel Quinet, Brice Achadé, Hermann Prodjino, Christophe Bernard Gandonou, et Stanley Lutts. 2021. « Salinity Differently Affects Antioxidant Content and Amino Acid Profile in Two Cultivars of *Amaranthus Cruentus* Differing in Salinity Tolerance ». *Journal of the Science of Food and Agriculture* 101 (15): 6211-19. <https://doi.org/10.1002/jsfa.11272>.
- Luyckx, Adrien, Stanley Lutts, et Muriel Quinet. 2023. « Comparison of Salt Stress Tolerance among Two Leaf and Six Grain Cultivars of *Amaranthus Cruentus* L. » *Plants* 12 (18): 3310. <https://doi.org/10.3390/plants12183310>.
- Lynch, J. 1995. « Root Architecture and Plant Productivity. » *Plant Physiology* 109 (1): 7-13.
- Lynch, Jonathan P. 2022. « Harnessing Root Architecture to Address Global Challenges ». *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology* 109 (2): 415-31. <https://doi.org/10.1111/tpj.15560>.
- Lynch, Jonathan P., Christopher F. Strock, Hannah M. Schneider, Jagdeep Singh Sidhu, Ishan Ajmera, Tania Galindo-Castañeda, Stephanie P. Klein, et Meredith T. Hanlon. 2021. « Root Anatomy and Soil Resource Capture ». *Plant and Soil* 466 (1-2): 21-63. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-05010-y>.
- Makus, D J. s. d. « Salinity and Nitrogen Level Affect Agronomic Performance, Leaf Color and Leaf Mineral Nutrients of Vegetable Amaranth ».
- Mayes, S., F. J. Massawe, P. G. Alderson, J. A. Roberts, S. N. Azam-Ali, et M. Hermann. 2012. « The potential for underutilized crops to improve security of food production ». *Journal of Experimental Botany* 63 (3): 1075-79. <https://doi.org/10.1093/jxb/err396>.
- McCormack, M. Luke, Dali Guo, Colleen M. Iversen, Weile Chen, David M. Eissenstat, Christopher W. Fernandez, Le Li, et al. 2017. « Building a Better Foundation: Improving Root-Trait Measurements to Understand and Model Plant and Ecosystem Processes ». *New Phytologist* 215 (1): 27-37. <https://doi.org/10.1111/nph.14459>.
- McFarland, Mark L., Darrell N. Ueckert, et Steve Hartmann. 1987. « Revegetation of Oil Well Reserve Pits in West Texas ». *Journal of Range Management* 40 (2): 122-27. <https://doi.org/10.2307/3899202>.
- McLoughlin, Fionn, Carlos S. Galvan-Ampudia, Magdalena M. Julkowska, Lotte Caarls, Dieuwertje van der Does, Christiane Laurière, Teun Munnik, Michel A. Haring, et Christa Testerink. 2012. « The Snf1-Related Protein Kinases SnRK2.4 and SnRK2.10 Are Involved in Maintenance of Root System Architecture during Salt Stress ». *The Plant Journal* 72 (3): 436-49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2012.05089.x>.
- Mengel, K., et E. A. Kirkby. 1987. *Principles of Plant Nutrition*. <https://agris.fao.org/search/en/providers/122621/records/647761775eb437ddff77fa52>.
- Mir, Nisar Ahmad, Charanjit Singh Riari, et Sukhcharn Singh. 2018. « Nutritional constituents of pseudo cereals and their potential use in food systems: A review ». *Trends in Food Science & Technology* 75 (mai):170-80. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2018.03.016>.
- Morte, Asunción, et Ajit Varma, éd. 2014. *Root Engineering: Basic and Applied Concepts*. Vol. 40. Soil Biology. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-54276-3>.
- Mukhopadhyay, Raj, Binoy Sarkar, Hanuman Sahay Jat, Parbodh Chander Sharma, et Nanthi S. Bolan. 2021. « Soil salinity under climate change: Challenges for sustainable agriculture and food security ». *Journal of Environmental Management* 280 (février):111736. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111736>.
- Munns, R. 2002. « Comparative Physiology of Salt and Water Stress ». *Plant, Cell & Environment* 25 (2): 239-50. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x>.
- Munns, Rana, Jianmin Guo, John B. Passioura, et Grant R. Cramer. 2000. « Leaf Water Status Controls Day-Time but Not Daily Rates of Leaf Expansion in Salt-Treated Barley. » *Functional Plant Biology* 27 (10): 949-57. <https://doi.org/10.1071/pp99193>.

- Munns, Rana, et Mark Tester. 2008. « Mechanisms of Salinity Tolerance ». *Annual Review of Plant Biology* 59 (1): 651-81. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>.
- Murata, Shinji, Masaru Kobayashi, Tōru Matoh, et Jiro Sekiya. 1992. « Sodium Stimulates Regeneration of Phosphoenolpyruvate in Mesophyll Chloroplasts of *Amaranthus tricolor* ». *Plant and Cell Physiology* 33 (8): 1247-50. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a078381>.
- Nascimento, Ana Cláudia, Carla Mota, Inês Coelho, Sandra Gueifão, Mariana Santos, Ana Sofia Matos, Alejandra Gimenez, Manuel Lobo, Norma Samman, et Isabel Castanheira. 2014. « Characterisation of nutrient profile of quinoa (*Chenopodium quinoa*), amaranth (*Amaranthus caudatus*), and purple corn (*Zea mays* L.) consumed in the North of Argentina: Proximates, minerals and trace elements ». *Food Chemistry* 148 (avril):420-26. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2013.09.155>.
- National research Council. 1984. *Amaranth: Modern Prospects for an Ancient Crop*. Washington, D.C.: National Academies Press. <https://doi.org/10.17226/19381>.
- Nogoy, Kim Margarette C., Jia Yu, Young Gyu Song, Shida Li, Jong-Wook Chung, et Seong Ho Choi. 2020. « Evaluation of the Nutrient Composition, In Vitro Fermentation Characteristics, and In Situ Degradability of *Amaranthus Caudatus*, *Amaranthus Cruentus*, and *Amaranthus Hypochondriacus* in Cattle ». *Animals* 11 (1): 18. <https://doi.org/10.3390/ani11010018>.
- Nord, Eric A., Katriona Shea, et Jonathan P. Lynch. 2011. « Optimizing reproductive phenology in a two-resource world: a dynamic allocation model of plant growth predicts later reproduction in phosphorus-limited plants ». *Annals of Botany* 108 (2): 391-404. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr143>.
- Omami, E.N., P. S. Hammes, et P.J. Robbertse. 2006. « Differences in Salinity Tolerance for Growth and Water-use Efficiency in Some Amaranth (*Amaranthus* Spp.) Genotypes ». 2006. <https://www.tandfonline.com/doi/epdf/10.1080/01140671.2006.9514382?needAccess=true>.
- Ornami, E. N., et P. S. Hammes. 2006. « Ameliorative Effects of Calcium on Growth and Mineral Uptake of Salt-Stressed Amaranth ». *South African Journal of Plant and Soil* 23 (3): 197-202. <https://doi.org/10.1080/02571862.2006.10634754>.
- Osmont, Karen, Richard Sibout, et Christian Hardtke. 2007. « Hidden Branches: Developments in Root System Architecture ». *Annual review of plant biology* 58 (février):93-113. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.58.032806.104006>.
- Pagès, Loïc, et Jocelyne Kervella. 2018. « Seeking stable traits to characterize the root system architecture. Study on 60 species located at two sites in natura ». *Annals of Botany* 122 (1): 107-15. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy061>.
- Parihar, Parul, Samiksha Singh, Rachana Singh, Vijay Pratap Singh, et Sheo Mohan Prasad. 2015. « Effect of Salinity Stress on Plants and Its Tolerance Strategies: A Review ». *Environmental Science and Pollution Research* 22 (6): 4056-75. <https://doi.org/10.1007/s11356-014-3739-1>.
- Peterson, Carol A., Daryl E. Enstone, et Jeff H. Taylor. 1999. « Pine Root Structure and Its Potential Significance for Root Function ». *Plant and Soil* 217 (1): 205-13. <https://doi.org/10.1023/A:1004668522795>.
- Peterson, Carol A., Martina Murrmann, et Ernst Steudle. 1993. « Location of the Major Barriers to Water and Ion Movement in Young Roots of *Zea Mays* L. » *Planta* 190 (1): 127-36. <https://doi.org/10.1007/BF00195684>.
- Peterson, R. L. 1992. « Adaptations of root structure in relation to biotic and abiotic factors ». *Canadian Journal of Botany* 70 (4): 661-75. <https://doi.org/10.1139/b92-087>.
- Petricka, Jalean J., Cara M. Winter, et Philip N. Benfey. 2012. « Control of Arabidopsis Root Development ». *Annual review of plant biology* 63 (juin):563-90. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105501>.

- Pierik, Ronald, et Christa Testerink. 2014. « The Art of Being Flexible: How to Escape from Shade, Salt, and Drought ». *Plant Physiology* 166 (1): 5-22. <https://doi.org/10.1104/pp.114.239160>.
- Pregitzer, Kurt S., Jared L. DeForest, Andrew J. Burton, Michael F. Allen, Roger W. Ruess, et Ronald L. Hendrick. 2002. « Fine Root Architecture of Nine North American Trees ». *Ecological Monographs* 72 (2): 293-309. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2002\)072\[0293:FRAONN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2002)072[0293:FRAONN]2.0.CO;2).
- Qin, Lifeng, Shuangsheng Guo, Weidang Ai, Yongkang Tang, Quanyong Cheng, et Guang Chen. 2013. « Effect of salt stress on growth and physiology in amaranth and lettuce: Implications for bioregenerative life support system ». *Advances in Space Research* 51 (3): 476-82. <https://doi.org/10.1016/j.asr.2012.09.025>.
- Reyad-ul-Ferdous, Md, D.M. Shamin Shahjahan, Sharif Tanvir, et Mohsina Mukti. 2015. « Present Biological Status of Potential Medicinal Plant of *Amaranthus viridis*: A Comprehensive Review ». *American Journal of Clinical and Experimental Medicine. Special Issue: Herbal Remedies as Alternative to Future Drugs Development and Treatment* 3 (juillet):12-17. <https://doi.org/10.11648/j.ajcem.s.2015030501.13>.
- Ristova, Daniela, et Wolfgang Busch. 2014. « Natural Variation of Root Traits: From Development to Nutrient Uptake ». *Plant Physiology* 166 (2): 518-27. <https://doi.org/10.1104/pp.114.244749>.
- Robbins, Neil E., II, Charlotte Trontin, Lina Duan, et José R. Dinneny. 2014. « Beyond the Barrier: Communication in the Root through the Endodermis ». *Plant Physiology* 166 (2): 551-59. <https://doi.org/10.1104/pp.114.244871>.
- Robert-Seilaniantz, Alexandre, Rajendra Bari, et Jonathan D. G. Jones. 2010. « A Biotic or Abiotic Stress? » In *Abiotic Stress Adaptation in Plants: Physiological, Molecular and Genomic Foundation*, édité par Ashwani Pareek, S.K. Sopory, et Hans J. Bohnert, 103-22. Dordrecht: Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-3112-9\\_6](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3112-9_6).
- Rosas, Ulises, Angelica Cibrian-Jaramillo, Daniela Ristova, Joshua A. Banta, Miriam L. Gifford, Angela Huihui Fan, Royce W. Zhou, et al. 2013. « Integration of responses within and across *Arabidopsis* natural accessions uncovers loci controlling root systems architecture ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (37): 15133-38. <https://doi.org/10.1073/pnas.1305883110>.
- Ruan, Cheng-Jiang, Jaime A. Teixeira da Silva, Susan Mopper, Pei Qin, et Stanley Lutts. 2010. « Halophyte Improvement for a Salinized World ». *Critical Reviews in Plant Sciences* 29 (6): 329-59. <https://doi.org/10.1080/07352689.2010.524517>.
- Ryser, Peter. 2006. « The Mysterious Root Length ». *Plant and Soil* 286 (1): 1-6. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9096-1>.
- Ryser, Peter, et Liina Eek. 2000. « Consequences of Phenotypic Plasticity vs. Interspecific Differences in Leaf and Root Traits for Acquisition of Aboveground and Belowground Resources ». *American Journal of Botany* 87 (3): 402-11. <https://doi.org/10.2307/2656636>.
- Sage, Rowan F., Tammy L. Sage, Robert W. Pearcy, et Thomas Borsch. 2007. « The Taxonomic Distribution of C4 Photosynthesis in *Amaranthaceae* Sensu Stricto ». *American Journal of Botany* 94 (12): 1992-2003. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.12.1992>.
- Sauer, Jonathan D. 1967. « The Grain Amaranths and Their Relatives: A Revised Taxonomic and Geographic Survey ». *Annals of the Missouri Botanical Garden* 54 (2): 103-37. <https://doi.org/10.2307/2394998>.
- Seleiman, Mahmoud, Muhammad Talha Aslam, Bushra Alhammad, Muhammad Hassan, Rizwan Maqbool, Muhammad Chattha, Imran Khan, et al. 2021. « Salinity Stress in Wheat: Effects, Mechanisms and Management Strategies » 91 (septembre):667-94. <https://doi.org/10.32604/phyton.2022.017365>.
- Shahid, Shabbir A., Mohammad Zaman, et Lee Heng. 2018. « Soil Salinity: Historical Perspectives and a World Overview of the Problem ». In *Guideline for Salinity Assessment, Mitigation and Adaptation Using Nuclear and Related Techniques*, édité

- par Mohammad Zaman, Shabbir A. Shahid, et Lee Heng, 43-53. Cham: Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-96190-3\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-319-96190-3_2).
- Shelden, Megan C., Ute Roessner, Robert E. Sharp, Mark Tester, et Antony Bacic. 2013. « Genetic Variation in the Root Growth Response of Barley Genotypes to Salinity Stress ». *Functional Plant Biology* 40 (5): 516-30. <https://doi.org/10.1071/FP12290>.
- Sooby, Jane, David Baltensperger, R. Myers, David Brenner, R. Wilson, et Charles Block. 1998. « Amaranth Production Manual for the Central United States, a Guide to Growing and Marketing ». *EC 98-151-S*, janvier.
- Spreeth, MH, MM Slabbert, et JA de Ronde. 2004. « SCREENING OF COWPEA, BAMBARA GROUNDNUT AND AMARANTHUS GERMPLASM FOR DROUGHT TOLERANCE AND TESTING OF THE SELECTED PLANT MATERIAL IN PARTICIPATION WITH TARGETED COMMUNITIES ».
- Stallknecht, G.F., et J.R. Schulz-Schaeffer. 1993. « Amaranth Rediscovered ». <http://www.ask-force.org/web/Feral-New/Stallknecht-Amaranth-1993.pdf>.
- Stavridou, Evangelia, Astley Hastings, Richard J. Webster, et Paul R. H. Robson. 2017. « The Impact of Soil Salinity on the Yield, Composition and Physiology of the Bioenergy Grass *Miscanthus* × *Giganteus* ». *GCB Bioenergy* 9 (1): 92-104. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12351>.
- Stetter, Markus G., Thomas Müller, et Karl J. Schmid. 2016. « Genomic and Phenotypic Evidence for an Incomplete Domestication of South American Grain Amaranth (*Amaranthus Caudatus*) ». *Molecular Ecology* 26 (3): 871-86. <https://doi.org/10.1111/mec.13974>.
- Stetter, Markus G., Mireia Vidal-Villarejo, et Karl J. Schmid. 2019. « Parallel Seed Color Adaptation during Multiple Domestication Attempts of an Ancient New World Grain ». *Molecular Biology and Evolution* 37 (5): 1407-19. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz304>.
- Steudle, Ernst, et Carol A. Peterson. 1998. « How Does Water Get through Roots? » *Journal of Experimental Botany* 49 (322): 775-88. <https://doi.org/10.1093/jxb/49.322.775>.
- Stokes, A., J. Ball, A. H. Fitter, P. Brain, et M. P. Coutts. 1996. « An Experimental Investigation of the Resistance of Model Root Systems to Uprooting ». *Annals of Botany* 78 (4): 415-21. <https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0137>.
- Tadele, Zerihun. 2019. « Orphan Crops: Their Importance and the Urgency of Improvement ». *Planta* 250 (3): 677-94. <https://doi.org/10.1007/s00425-019-03210-6>.
- Tosi, E. A., E. Ré, H. Lucero, et R. Masciarelli. 2001. « Dietary fiber obtained from amaranth (*Amaranthus cruentus*) grain by differential milling ». *Food Chemistry* 73 (4): 441-43. [https://doi.org/10.1016/S0308-8146\(00\)00326-5](https://doi.org/10.1016/S0308-8146(00)00326-5).
- Trontin, Charlotte, Sébastien Tisné, Liên Bach, et Olivier Loudet. 2011. « What does *Arabidopsis* natural variation teach us (and does not teach us) about adaptation in plants? » *Current Opinion in Plant Biology* 14 (3): 225-31. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.03.024>.
- Tu, Yi, Aiming Jiang, Lu Gan, Mokter Hossain, Jinming Zhang, Bo Peng, Yuguo Xiong, et al. 2014. « Genome duplication improves rice root resistance to salt stress ». *Rice* 7 (1): 15. <https://doi.org/10.1186/s12284-014-0015-4>.
- Vangessel, Mark J., et Karen A. Renner. 1990. « Redroot Pigweed (*Amaranthus Retroflexus*) and Barnyardgrass (*Echinochloa Crus-Galli*) Interference in Potatoes (*Solanum Tuberosum*) ». *Weed Science* 38 (4-5): 338-43. <https://doi.org/10.1017/S0043174500056642>.
- Wang, Youning, Kexue Li, et Xia Li. 2009. « Auxin redistribution modulates plastic development of root system architecture under salt stress in *Arabidopsis thaliana* ». *Journal of Plant Physiology* 166 (15): 1637-45. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2009.04.009>.
- Weigel, Detlef. 2012. « Natural Variation in *Arabidopsis*: From Molecular Genetics to Ecological Genomics ». *Plant Physiology* 158 (1): 2-22. <https://doi.org/10.1104/pp.111.189845>.

- West, Gerrit, Dirk Inzé, et Gerrit T.S. Beemster. 2004. « Cell Cycle Modulation in the Response of the Primary Root of *Arabidopsis* to Salt Stress ». *Plant Physiology* 135 (2): 1050-58. <https://doi.org/10.1104/pp.104.040022>.
- Wiersum, L. K. 1958. « Density of Root Branching as Affected by Substrate and Separate Ions ». *Acta Botanica Neerlandica* 7 (2): 174-90.
- Wouyou, Agapit, Christophe Gandonou, Françoise Assogba-Komlan, David Montcho, Ahissou Zanklan, et L. Simplicie Gnancadja. 2017. « Salinity Resistance of Five Amaranth (*Amaranthus cruentus*) Cultivars at Young Plants Stage ». *International Journal of Plant & Soil Science* 14 (janvier):1-11. <https://doi.org/10.9734/IJPSS/2017/31611>.
- Wouyou, Agapit, Christophe Gandonou, David Montcho, Julien Kpinkoun, Eliane Kinsou, Françoise Komlan, et Simplicie Gnancadja. 2016. « Salinity Resistance of Six Amaranth (*Amaranthus* Sp.) Cultivars Cultivated in Benin at Germination Stage ». *International Journal of Plant & Soil Science* 11 (3): 1-10. <https://doi.org/10.9734/IJPSS/2016/25892>.
- York, Larry M, et Guillaume Lobet. s. d. « Phenomics of root system architecture: Measuring and analyzing root phenes ». Google Docs. Consulté le 3 mai 2024. [https://docs.google.com/document/d/1KZpcGsYQ\\_24s2y3CFMeE06RS0Ar9EBFKSZ6SDB76yLg/edit?usp=sharing&usp=embed\\_facebook](https://docs.google.com/document/d/1KZpcGsYQ_24s2y3CFMeE06RS0Ar9EBFKSZ6SDB76yLg/edit?usp=sharing&usp=embed_facebook).
- Zadworny, Marcin, M. Luke McCormack, Joanna Mucha, Peter B. Reich, et Jacek Oleksyn. 2016. « Scots Pine Fine Roots Adjust along a 2000-Km Latitudinal Climatic Gradient ». *New Phytologist* 212 (2): 389-99. <https://doi.org/10.1111/nph.14048>.
- Zadworny, Marcin, M. Luke McCormack, Roma Żytkowiak, Piotr Karolewski, Joanna Mucha, et Jacek Oleksyn. 2017. « Patterns of Structural and Defense Investments in Fine Roots of Scots Pine (*Pinus Sylvestris* L.) across a Strong Temperature and Latitudinal Gradient in Europe ». *Global Change Biology* 23 (3): 1218-31. <https://doi.org/10.1111/gcb.13514>.
- Zaka, Serge. 2022. « Rendements du blé et du maïs face au changement climatique : à quoi s'attendre en 2050 ? Quels enseignements en deux siècles ? | Portail Réussir ». 14 octobre 2022. <https://www.reussir.fr/rendements-du-ble-et-du-mais-face-au-changement-climatique-quoi-sattendre-en-2050-quels>.
- Zhao, Chunzhao, Heng Zhang, Chunpeng Song, Jian-Kang Zhu, et Sergey Shabala. 2020. « Mechanisms of Plant Responses and Adaptation to Soil Salinity ». *The Innovation* 1 (1): 100017. <https://doi.org/10.1016/j.xinn.2020.100017>.
- Zhao, Chunzhao, Heng Zhang, Jian-Kang Zhu, et Sergey Shabala. 2020. « Mechanisms of Plant Responses and Adaptation to Soil Salinity - PubMed ». 2020. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/34557705/>.
- Zolla, Gaston, Yair M. Heimer, et Simon Barak. 2010. « Mild salinity stimulates a stress-induced morphogenic response in *Arabidopsis thaliana* roots ». *Journal of Experimental Botany* 61 (1): 211-24. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp290>.

## Annexes

### A. Composition de la solution Hoagland

Hoagland (6/0,5) diluée 200 fois

|                        | Produit                                                              | Concentration (g/L) | Dans 52L H <sub>2</sub> O démin |
|------------------------|----------------------------------------------------------------------|---------------------|---------------------------------|
| <b>Solution A1</b>     | NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub>                                      | 8                   | <b>260 mL</b>                   |
|                        | Ca(NO <sub>3</sub> ).4H <sub>2</sub> O                               | 82,6                |                                 |
|                        | KNO <sub>3</sub>                                                     | 35,7                |                                 |
| <b>Solution B</b>      | KNO <sub>3</sub>                                                     | 5                   | <b>260 mL</b>                   |
|                        | KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>                                      | 27,4                |                                 |
|                        | MgSO <sub>4</sub> .7H <sub>2</sub> O                                 | 24,6                |                                 |
|                        | MnSO <sub>4</sub> .5H <sub>2</sub> O                                 | 0,053               |                                 |
|                        | H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>                                       | 0,14                |                                 |
|                        | CuSO <sub>4</sub> .5H <sub>2</sub> O                                 | 0,015               |                                 |
|                        | (NH <sub>4</sub> )Mo <sub>7</sub> O <sub>24</sub> .4H <sub>2</sub> O | 0,008               |                                 |
|                        | ZnSO <sub>4</sub> .7H <sub>2</sub> O                                 | 0,06                |                                 |
| <b>Solution de fer</b> | Fe EDDHA                                                             | 1,87                | <b>260 mL</b>                   |

### B. Tableaux statistiques des résultats

Expérience n°1 :

Tableau 4 : Impact de l'effet du cultivar sur la biomasse produite par quatre variétés d'Amaranthus cruentus (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5)

|                         | Montana 5       | Don Leon        | Locale          | Rouge           | P : Variété |
|-------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-------------|
| Poids frais aérien (g)  | 7.32 ± 3.122 a  | 5.925 ± 3.288 a | 4.711 ± 2.244 a | 4.892 ± 1.594 a | 0.259       |
| Poids sec aérien (g)    | 0.646 ± 0.268 a | 0.616 ± 0.25 a  | 0.479 ± 0.23 a  | 0.551 ± 0.173 a | 0.612       |
| Poids sec racinaire (g) | 0.072 ± 0.055 a | 0.053 ± 0.029 a | 0.08 ± 0.014 a  | 0.045 ± 0.004 a | 0.49        |

Tableau 5 : Impact de l'effet du cultivar sur différentes variables extraites de SmartRoot, pour quatre variétés d'Amaranthus cruentus (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5)

|                                          | Montana 5         | Don Leon          | Locale               | Rouge               | P : Variété |
|------------------------------------------|-------------------|-------------------|----------------------|---------------------|-------------|
| Diamètre (ordre0)                        | 0.091 ± 0.026 a   | 0.08 ± 0.024 b    | 0.083 ± 0.021 b      | 0.093 ± 0.021 a     | 0.005376    |
| Diamètre (ordre1)                        | 0.043 ± 0.021 a   | 0.046 ± 0.017 b   | 0.041 ± 0.019 c      | 0.044 ± 0.018 d     | 2.2e-16     |
| Longueur (ordre0)                        | 27.756 ± 15.764 a | 14.721 ± 5.572 c  | 21.327 ± 12.79 b     | 22.307 ± 10.518 b   | 0.0003087   |
| Densité de latérales (ordre0)            | 5.669 ± 1.662 a   | 2.68 ± 2.322 c    | 3.899 ± 2.436 b      | 4.277 ± 3.247 b     | 3.435e-05   |
| Densité de latérales / diamètre (ordre0) | 0.492 ± 5.981 b   | 0.997 ± 7.407 a   | 0.581 ± 6.363 ab     | 0.554 ± 6.539 ab    | 0.1849      |
| Longueur / densité de latérales (ordre0) | 5.045 ± 3.382 a   | 6.245 ± 3.637 a   | 6.606 ± 4.294 a      | 5.964 ± 3.817 a     | 0.198       |
| Longueur / diamètre (ordre0)             | 320.08 178.21 a   | 184.92 ± 80.428 b | 263.399 ± 146.686 ab | 248.843 ± 119.031 b | 0.00129     |

Tableau 6 : Résultats des régressions linéaires de la densité de racines latérales en fonction du diamètre chez quatre variétés d'Amaranthus cruentus (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5)

| Variété   | Terme     | Estimation | Erreur standard | Statistique | P-valeur | R <sup>2</sup> |
|-----------|-----------|------------|-----------------|-------------|----------|----------------|
| Locale    | Intercept | 2.66       | 0.994           | 2.67        | 0.00876  | 0.0162         |
| Locale    | Diamètre  | 15.1       | 11.7            | 1.29        | 0.200    |                |
| Rouge     | Intercept | 3.85       | 1.47            | 2.61        | 0.0109   | 0.000144       |
| Rouge     | Diamètre  | 1.63       | 15.9            | 0.103       | 0.919    |                |
| Montana 5 | Intercept | 4.54       | 1.09            | 4.18        | 0.000149 | 0.0249         |
| Montana 5 | Diamètre  | 12.2       | 11.9            | 1.02        | 0.313    |                |
| Don Leon  | Intercept | 0.780      | 2.07            | 0.376       | 0.710    | 0.0411         |
| Don Leon  | Diamètre  | 24.1       | 24.3            | 0.993       | 0.331    |                |

Tableau 7 : Résultats des régressions linéaires de la longueur en fonction du diamètre chez quatre variétés d'Amaranthus cruentus (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5).

| Variété   | Terme     | Estimation | Erreur standard | Statistique | P-valeur | R <sup>2</sup> |
|-----------|-----------|------------|-----------------|-------------|----------|----------------|
| Locale    | Intercept | 7.98       | 5.08            | 1.57        | 0.119    | 0.0677         |
| Locale    | Diamètre  | 162        | 59.7            | 2.71        | 0.00796  |                |
| Rouge     | Intercept | 11.7       | 6.40            | 1.83        | 0.0715   | 0.0395         |
| Rouge     | Diamètre  | 119        | 68.8            | 1.73        | 0.0875   |                |
| Montana 5 | Intercept | 15.5       | 10.4            | 1.48        | 0.145    | 0.0348         |
| Montana 5 | Diamètre  | 140        | 115             | 1.22        | 0.231    |                |
| Don Leon  | Intercept | 13.9       | 4.39            | 3.17        | 0.00427  | 0.00449        |
| Don Leon  | Diamètre  | 16.6       | 51.5            | 0.322       | 0.750    |                |

## Expérience n°2 :

Tableau 8 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur la hauteur des plantes, de quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5) en fonction du nombre de jours après l'application du stress

|           | J+7            |                | J+10           |                | J+12           |                | J+14           |                 | J+17           |                | J+19           |                |
|-----------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| NaCl      | 0 mM           | 100 mM         | 0 mM           | 100 mM         | 0 mM           | 100 mM         | 0 mM           | 100 mM          | 0 mM           | 100 mM         | 0 mM           | 100 mM         |
| Montana 5 | 12.4 ± 2.043 a | 10.5 ± 2.092 a | 16 ± 2.15 1 a  | 12.7 ± 2.361 b | 19.6 ± 2.329 a | 14.9 ± 2.859 b | 23.5 ± 3.082 a | 16.9 ± 2.85 9 b | 29.6 ± 3.798 a | 19.6 ± 3.305 b | 33.1 ± 2.924 a | 20.3 ± 5.191 b |
| Don Leon  | 6.4 ± 2.275 a  | 6.6 ± 1.557 a  | 8.8 ± 3.09 4 a | 8 ± 2.031 a    | 10.5 ± 3.588 a | 9.3 ± 2.11 a   | 12.8 ± 4.071 a | 10.2 ± 2.16 8 a | 16.9 ± 4.917 a | 12.3 ± 2.864 a | 19.8 ± 5.143 a | 13.7 ± 3.213 a |
| Locale    | 6.1 ± 0.894 a  | 6 ± 0.935 a    | 8.3 ± 1.20 4 a | 7.8 ± 1.037 a  | 9.8 ± 1.525 a  | 9.3 ± 1.351 a  | 12 ± 1.458 a   | 10.6 ± 1.19 4 a | 15.6 ± 1.673 a | 12.8 ± 1.095 b | 19.5 ± 2.622 a | 15.4 ± 1.294 b |
| Rouge     | 6 ± 0.791 a    | 3.3 ± 2.28 b   | 8.2 ± 0.75 8 a | 4.4 ± 3.286 b  | 10.1 ± 1.194 a | 5.1 ± 3.798 b  | 12 ± 1.658 a   | 5.9 ± 4.50 6 b  | 16.3 ± 1.351 a | 7 ± 5.489 b    | 20.1 ± 1.245 a | 8.7 ± 6.769 b  |

Tableau 9 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur le nombre de feuilles, de quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5) en fonction du nombre de jours après l'application du stress

|           | J+4            |                | J+7             |                 | J+10           |                 | J+12           |                 | J+14           |                | J+17           |                  | J+19            |                 |
|-----------|----------------|----------------|-----------------|-----------------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|----------------|----------------|----------------|------------------|-----------------|-----------------|
| NaCl      | 0 mM           | 100 mM         | 0 mM            | 100 mM          | 0 mM           | 100 mM          | 0 mM           | 100 mM          | 0 mM           | 100 mM         | 0 mM           | 100 mM           | 0 mM            | 100 mM          |
| Montana 5 | 11.2 ± 1.924 a | 10.6 ± 1.949 a | 13.8 ± 1.92 4 a | 12.8 ± 2.38 7 a | 15.8 ± 1.924 a | 14.2 ± 1.64 3 a | 17.6 ± 1.517 a | 15.6 ± 1.51 7 a | 19 ± 1.581 a   | 17.6 ± 2.191 a | 21.6 ± 2.191 a | 19.8 ± 2.588 a   | 24 ± 2.236 a    | 21.4 ± 3.209 a  |
| Don Leon  | 8 ± 1.414 a    | 7.8 ± 1.095 a  | 9.2 ± 1.09 5 a  | 8.8 ± 1.30 4 a  | 11 ± 1.414 a   | 10.4 ± 0.54 8 a | 12.4 ± 1.14 a  | 11.2 ± 1.30 4 a | 13.6 ± 0.894 a | 12.2 ± 1.643 a | 15.2 ± 1.304 a | 14 ± 2 a         | 17.2 ± 1.483 a  | 15.2 ± 1.789 a  |
| Locale    | 10 ± 0.707 a   | 10.2 ± 1.095 a | 11.8 ± 1.30 4 a | 12.2 ± 1.92 4 a | 16.2 ± 3.633 a | 15 ± 2.34 5 a   | 21.4 ± 5.177 a | 17.2 ± 3.27 1 a | 27 ± 4.95 a    | 21 ± 4.472 a   | 37.2 ± 8.899 a | 28.2 ± 6.943 a   | 48.2 ± 11.345 a | 35 ± 6 a        |
| Rouge     | 8.8 ± 0.447 a  | 6.8 ± 2.588 a  | 10.6 ± 0.54 8 a | 6.8 ± 4.32 4 a  | 12.4 ± 1.14 a  | 7.6 ± 5.03 a    | 16 ± 3 a       | 9.4 ± 6.38 7 a  | 19.4 ± 3.782 a | 11.6 ± 7.925 a | 27.4 ± 7.668 a | 15.2 ± 10.94 1 a | 34.8 ± 8.643 a  | 18.8 ± 14.096 a |

Tableau 10 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur la production de biomasse de quatre variétés d'Amaranthus cruentus (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5)

|                          | Montana 5      |                | Don Leon       |                | Locale         |                | Rouge          |               | P        |          |         |
|--------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|---------------|----------|----------|---------|
| NaCl                     | 0 mM           | 100 mM         | 0 mM           | 100 mM         | 0 mM           | 100 mM         | 0 mM           | 100 mM        | V        | T        | V/T     |
| Poids frais feuilles (g) | 53.98 ± 4.64 a | 37.96 ± 7.11 b | 25.74 ± 7.79 a | 10.65 ± 4.01 b | 35.6 ± 11.07 a | 16.38 ± 2.97 b | 29.28 ± 6.58 a | 8.2 ± 7.34 b  | 2.45e-10 | 2.18e-09 | 0.746   |
| Poids sec feuilles (g)   | 7.09 ± 1.23 a  | 5.82 ± 1.46 a  | 3 ± 0.95 a     | 1.56 ± 0.55 b  | 4.35 ± 1.41 a  | 2.7 ± 0.58 b   | 3.24 ± 0.75 a  | 1.29 ± 1.16 b | 4.21e-10 | 5.06e-05 | 0.901   |
| Poids frais tiges (g)    | 35.24 ± 3.43 a | 17.22 ± 4.01 b | 14.63 ± 6.99 a | 4.6 ± 1.79 b   | 12.05 ± 3.74 a | 5.2 ± 0.76 b   | 11.26 ± 2.32 a | 2.41 ± 2.21 b | 1.98e-13 | 6.72e-11 | 0.0088  |
| Poids sec tiges (g)      | 2.33 ± 0.52 a  | 1.51 ± 0.53 b  | 0.82 ± 0.41 a  | 0.39 ± 0.13 a  | 0.91 ± 0.29 a  | 0.58 ± 0.13 a  | 0.7 ± 0.12 a   | 0.24 ± 0.23 b | 6.58e-11 | 3.43e-05 | 0.383   |
| Poids sec racines (g)    | 4.17 ± 0.14 a  | 2.04 ± 0.08 b  | 0.96 ± 0.21 a  | 0.2 ± 0.11 b   | 1.07 ± 0.3 a   | 0.76 ± 0.06 a  | 0.87 ± 0.37 a  | 0.01 ± 0.01 a | 1.93e-07 | 7.33e-06 | 0.00109 |

Tableau 11 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) sur diverses variables extraites de SmartRoot, pour quatre variétés d'Amaranthus cruentus (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5)

|                                          | Montana 5           |                     | Don Leon            |                     | Locale              |                    | Rouge               |                   | P        |         |          |
|------------------------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|--------------------|---------------------|-------------------|----------|---------|----------|
| NaCl                                     | 0 mM                | 100 mM              | 0 mM                | 100 mM              | 0 mM                | 100 mM             | 0 mM                | 100 mM            | V        | T       | V/T      |
| Diamètre (ordre0)                        | 0.225 ± 0.04 a      | 0.228 ± 0.043 a     | 0.204 ± 0.038 a     | 0.186 ± 0.047 a     | 0.23 ± 0.036 a      | 0.187 ± 0.042 b    | 0.17 ± 0.047 a      | 0.044 ± 0.027 b   | <2e-16   | <2e-16  | <2e-16   |
| Diamètre (ordre1)                        | 0.051 ± 0.018 a     | 0.052 ± 0.018 b     | 0.049 ± 0.017 a     | 0.05 ± 0.017 b      | 0.048 ± 0.017 a     | 0.051 ± 0.017 b    | 0.044 ± 0.016 a     | 0.044 ± 0.015 a   | 2e-16    | 2e-16   | 2.99e-07 |
| Longueur (ordre0)                        | 69.651 ± 27.6 a     | 70.417 ± 14.526 a   | 86.128 ± 35.471 a   | 66.92 ± 28.561 b    | 98.425 ± 31.39 a    | 107.73 ± 39.708 a  | 88.357 ± 32.216 a   | 2.575 ± 13.275 b  | <2e-16   | <2e-16  | <2e-16   |
| Densité de latérales (ordre0)            | 3.306 ± 1.717 a     | 3.002 ± 2.356 a     | 3.498 ± 2.042 a     | 4.164 ± 1.605 a     | 3.028 ± 2.255 a     | 2.974 ± 1.497 a    | 4.124 ± 1.339 a     | 0.099 ± 0.665 b   | <2e-16   | <2e-16  | <2e-16   |
| Densité de latérales/diamètre (ordre0)   | 14.795 ± 12.923 a   | 13.452 ± 12.923 a   | 16.91 ± 12.975 a    | 23.983 ± 12.975 b   | 12.98 ± 9.426 a     | 16.083 ± 9.426 a   | 26.931 ± 8.113 a    | 1.91 ± 8.113 b    | 6.95e-15 | < 2e-16 | < 2e-16  |
| Longueur / diamètre (ordre0)             | 291.947 ± 128.438 a | 287.835 ± 128.438 a | 402.886 ± 166.335 a | 359.159 ± 166.335 a | 402.074 ± 291.067 a | 583.54 ± 291.067 b | 559.342 ± 104.363 a | 31.31 ± 104.363 b | <2e-16   | <2e-16  | <2e-16   |
| Diamètre racine latérale / racine parent | 0.266 ± 0.02 a      | 0.248 ± 0.011 a     | 0.234 ± 0.039 a     | 0.293 ± 0.033 b     | 0.232 ± 0.04 a      | 0.311 ± 0.03 b     | 0.267 ± 0.044 a     | 0.528 ± 0.387 a   | 0.118    | 0.030   | 0.123    |

Tableau 12 : Impact de la salinité (100 mM NaCl) des mesures extraites des coupes anatomiques, pour quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5)

|                                            | Montana 5              |                       | Don Leon               |                        | Locale                |                        | Rouge                  |                       | P      |        |        |
|--------------------------------------------|------------------------|-----------------------|------------------------|------------------------|-----------------------|------------------------|------------------------|-----------------------|--------|--------|--------|
| NaCl                                       | 0 mM                   | 100 mM                | 0 mM                   | 100 mM                 | 0 mM                  | 100 mM                 | 0 mM                   | 100 mM                | V      | T      | V/T    |
| Diamètre (µm)                              | 5654.9 ± 2798.53<br>a  | 5275.1 ± 1443.33<br>a | 4439.52 ± 1355.72<br>a | 4321.37 ± 1788.09<br>a | 5367.96 ± 1849.4<br>a | 5553.64 ± 1855.78<br>a | 5037.06 ± 1919.59<br>a | 3305.17 ± 944.91<br>b | 0.0595 | 0.2370 | 0.4095 |
| Diamètre de la stèle (µm)                  | 4802.47 ± 2530.14<br>a | 4515.5 ± 1406.38<br>a | 3841.48 ± 1473.32<br>a | 3663.03 ± 1685.67<br>a | 4540.8 ± 1792.29<br>a | 4827.77 ± 1762.37<br>a | 4272.41 ± 1824.56<br>a | 2721.78 ± 922.76<br>b | 0.089  | 0.293  | 0.431  |
| Épaisseur du cortex (µm)                   | 426.22 ± 297.1<br>a    | 379.8 ± 84.92<br>a    | 299.02 ± 84.03<br>a    | 329.17 ± 87.01<br>a    | 413.58 ± 201.37<br>a  | 362.94 ± 73.82<br>a    | 382.32 ± 80.49<br>a    | 291.69 ± 87.51<br>b   | 0.226  | 0.256  | 0.658  |
| Épaisseur du cortex / diamètre de la stèle | 0.09 ± 0.07<br>a       | 0.09 ± 0.02<br>a      | 0.13 ± 0.19<br>a       | 0.11 ± 0.06<br>a       | 0.1 ± 0.06<br>a       | 0.08 ± 0.02<br>a       | 0.1 ± 0.03<br>a        | 0.12 ± 0.05<br>a      | 0.631  | 0.721  | 0.826  |

Tableau 13 : Résultats des régressions linéaires de la densité de racines latérales en fonction du diamètre chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5).

| Variété   | Terme     | Estimation | Erreur standard | Statistique | P-valeur  | R <sup>2</sup> |
|-----------|-----------|------------|-----------------|-------------|-----------|----------------|
| Locale    | Intercept | -0.0429    | 0.00309         | -13.9       | 1.80e- 43 | 0.0331         |
| Locale    | Diamètre  | 0.864      | 0.0407          | 21.2        | 1.92e- 98 |                |
| Rouge     | Intercept | -0.0539    | 0.00295         | -18.3       | 5.68e- 74 | 0.0334         |
| Rouge     | Diamètre  | 1.33       | 0.0510          | 26.0        | 2.19e-146 |                |
| Montana 5 | Intercept | -0.0458    | 0.00364         | -12.6       | 4.41e- 36 | 0.0333         |
| Montana 5 | Diamètre  | 0.855      | 0.0406          | 21.1        | 5.43e- 97 |                |
| Don Leon  | Intercept | -0.0761    | 0.00405         | -18.8       | 1.07e- 77 | 0.0481         |
| Don Leon  | Diamètre  | 1.56       | 0.0596          | 26.2        | 5.51e-148 |                |

Tableau 14 : Résultats des régressions linéaires de la densité de racines latérales en fonction du diamètre chez quatre variétés d'*Amaranthus cruentus* (Locale, Rouge, Don Leon et Montana 5).

| Variété   | Terme     | Estimation | Erreur standard | Statistique | P-valeur  | R <sup>2</sup> |
|-----------|-----------|------------|-----------------|-------------|-----------|----------------|
| Locale    | Intercept | -0.0429    | 0.00309         | -13.9       | 1.80e- 43 | 0.0633         |
| Locale    | Diamètre  | 0.864      | 0.0407          | 21.2        | 1.92e- 98 |                |
| Rouge     | Intercept | -0.0539    | 0.00295         | -18.3       | 5.68e- 74 | 0.0868         |
| Rouge     | Diamètre  | 1.33       | 0.0510          | 26.0        | 2.19e-146 |                |
| Montana 5 | Intercept | -0.0458    | 0.00364         | -12.6       | 4.41e- 36 | 0.101          |
| Montana 5 | Diamètre  | 0.855      | 0.0406          | 21.1        | 5.43e- 97 |                |
| Don Leon  | Intercept | -0.0761    | 0.00405         | -18.8       | 1.07e- 77 | 0.105          |
| Don Leon  | Diamètre  | 1.56       | 0.0596          | 26.2        | 5.51e-148 |                |



# Caractérisation agro-morphologique du système racinaire de l'amarante vis-à-vis de la salinité

Présenté par Léa Bourdon

Aujourd'hui, la demande alimentaire augmente tandis que les terres arables se raréfient sous l'effet de leur surexploitation (« FAO Statistical Yearbook 2012 », s. d.). Actuellement, 30 espèces fournissent plus de 95 % des calories alimentaires mondiales, ce qui rend le système agricole 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). Ces conditions environnementales difficiles sont particulièrement marquées dans les pays en développement, où la sécheresse, les carences en nutriments et la salinité limitent les rendements. Dans les années à venir, le secteur agricole devra faire face à des défis de taille, notamment le changement climatique et la salinisation des sols, tout en assurant l'alimentation d'une population mondiale croissante. En effet, la salinisation des sols menace plus de 6 % de la superficie totale des terres mondiales et dégrade les propriétés physico-chimiques des sols. Des stratégies d'adaptation sont nécessaires afin de renforcer la résilience du système agro-alimentaire (Wheeler et Braun, 2013). Cette résilience peut notamment passer par la recherche et l'amélioration de cultures locales sous-utilisées, souvent plus tolérantes aux stress abiotiques que les cultures conventionnelles. L'amarante, cultivée dans de nombreuses régions d'Afrique, d'Amérique et d'Asie, est une plante considérée comme étant sous-utilisée. Elle peut être cultivée pour la consommation de ses graines ou de ses feuilles et est aussi réputée pour sa qualité nutritionnelle et son caractère halophyte.

C'est dans ce contexte que ce mémoire se penche sur l'étude de la tolérance à la salinité chez de deux cultivars à graines et de deux cultivars à feuilles d'*Amaranthus cruentus*. Les 4 variétés ont été cultivées en serre pendant 63 jours avec l'application de 2 traitements différents : un traitement salin avec l'ajout d'une solution saline 100 mM de NaCl à la solution nutritive et un traitement témoin via l'apport de solution nutritive non-saline. Divers paramètres de croissance ont été mesurés, ainsi que la production de biomasse, l'architecture racinaire et l'anatomie racinaire.

Bien que 100 mM de NaCl diminue toujours la production de biomasse, nous avons mis en évidence la variété Montana 5 avec une biomasse foliaire et caulinale plus importante que les autres variétés. Don Leon et Rouge, considérées comme tolérantes à la salinité, ont montré un ratio de biomasse sèche plus élevé que les variétés sensibles. Tout comme la teneur en eau, ce ratio montrait des valeurs plus élevées en conditions salines. Les résultats montrent peu d'impact ou un faible impact négatif du sel sur l'anatomie racinaire de Montana 5 au contraire de la variété Rouge fortement impactée. Au niveau du diamètre, le ratio entre chaque racine latérale et sa racine parent était plus important en conditions salines, suggérant une modification de l'architecture racinaire pour améliorer l'efficacité d'absorption de l'eau. En ce qui concerne l'anatomie, les résultats étaient contrastés, avec la variété Rouge seulement qui a montré des diminutions du diamètre, de la stèle racinaire ainsi que du cortex.

UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

Faculté des bioingénieurs

Croix du Sud, 2 bte L7.05.01, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique | [www.uclouvain.be/agro](http://www.uclouvain.be/agro)