Effet améliorateur d'un apport extérieur de calcium et de potassium sous différentes formes sur la tolérance à la salinité de l'amarante (*Amaranthus cruentus* L.)

Richard Atou¹, Eunice Henry¹, Armel C. G. Mensah², Baudouin G. Gouveitcha¹, Belvida Loko¹, Agapit D. Wouyou¹, Françoise Assogba Komlan² et Christophe Bernard Gandonou^{1*}

¹Unité de Recherche sur l'Adaptation des Plantes aux Stress Abiotiques, les Métabolites Secondaires et l'Amélioration des Productions Végétales, Laboratoire de Physiologie Végétale et d'Etude des Stress Environnementaux, Faculté des Sciences et Techniques (FAST/UAC), 01BP526, Tri Postal, Cotonou, République du Bénin.

²Centre de Recherches Agricoles Plantes Pérennes (CRA-PP), Pobè, Institut National des Recherches Agricoles du Bénin (INRAB), Abomey-Calavi, Bénin

Auteur pour correspondance : Courriel : ganchrist@hotmail.com, Tél. : (00229) 97 39 69 78

Original submitted in on 18th November 2019. Published online at www.m.elewa.org/journals/ on 29th February 2020
<https://doi.org/10.35759/JABs.v146.5>

RÉSUMÉ

Objectifs : La salinité est un facteur abiotique qui réduit la production agricole. Cette étude a évalué l'effet améliorateur d'une application exogène de potassium et de calcium sous différentes formes sur la croissance des plantes d'amarante cultivées sous stress salin et l'implication de l'accumulation des ions sodium et potassium dans cette amélioration.

Méthodologie et résultats : Les jeunes plantes ont été soumises à dix traitements comprenant le témoin sans NaCl ; 120 mM de NaCl et une combinaison entre 120 mM de NaCl et un apport de 40 ou 60 mM de CaSO₄ ; CaCl₂ ; KNO₃ ou K₂SO₄. La croissance des plantes ainsi que les teneurs en sodium et potassium des feuilles et racines ont été déterminées après deux semaines. Les résultats indiquent que l'apport extérieur des différents composés a atténué les effets néfastes du NaCl sur la croissance des plantes à travers une exclusion du sodium des feuilles et une meilleure accumulation du potassium.

Conclusion et applications des résultats : Le KNO₃ est plus efficace pour l'atténuation des effets néfastes du NaCl sur la croissance des plantes d'amarante, suivi par le CaSO₄. Cette atténuation est due à une meilleure exclusion du Na⁺ des feuilles associée à une meilleure accumulation de K⁺ conduisant à un meilleur rapport K⁺/Na⁺. Les deux composés pourront être conseillés aux producteurs d'amarante des zones côtières du Bénin affectées par la salinité.

Mots clés : *Amaranthus cruentus*, « Fôtêtê », NaCl, atténuation des effets de la salinité, CaCl₂, CaSO₄, KNO₃, K₂SO₄.

Ameliorative effect of exogenous application of different forms of calcium and potassium on amaranth (*Amaranthus cruentus* L.) salt tolerance

ABSTRACT

Objectives: Salinity is an abiotic factor that reduces agricultural production all around the world. This study aims to evaluate the ameliorative effect of an exogenous application of potassium and calcium in different forms on the growth of amaranth plants grown under salt stress and the implication of sodium and potassium ions accumulation in this improvement.

Methodology and results: Young plants were subjected to ten treatments including the control without NaCl; 120 mM NaCl and a combination between 120 mM NaCl and exogenous application of 40 or 60 mM CaSO_4 ; CaCl_2 ; KNO_3 or K_2SO_4 . Plants growth as well as sodium and potassium ions contents were determined in leaves and roots after two weeks. Results indicate that exogenous application of these compounds alleviates the detrimental effects of NaCl on amaranth plant growth through sodium exclusion from leaves and better potassium accumulation.

Conclusion and applications of results: KNO_3 is the most effective compounds in alleviating of NaCl detrimental effect on amaranth plant growth, followed by CaSO_4 . This growth improvement was due to better Na^+ exclusion from leaves associated with better K^+ accumulation resulting in a best K^+/Na^+ ratio. Both compounds may be recommended to amaranth producers in coastal areas of Benin affected by salinity.

Key words: *Amaranthus cruentus*, « Fô-tê-tê », NaCl, alleviation of salinity effects, CaCl_2 , CaSO_4 , KNO_3 , K_2SO_4 .

Abbreviations

T= 0 mM NaCl

S= 120 mM NaCl

S + CaSO_4 = 120 mM NaCl + 40 or 60 mM CaSO_4

S + CaCl_2 = 120 mM NaCl + 40 or 60 mM CaCl_2

S + KNO_3 = 120 mM NaCl + 40 or 60 mM KNO_3

S + K_2SO_4 = 120 mM NaCl + 40 or 60 mM K_2SO_4

INTRODUCTION

L'amarante (*Amaranthus* spp.) est considérée comme une culture prometteuse pour les terres marginales et les régions semi-arides en raison de sa haute valeur nutritive et de sa grande adaptabilité à divers environnements (Cunningham *et al.*, 1992 ; Allemann *et al.*, 1996) où le problème de la salinité est aigu (Bhattacharjee, 2008). C'est le principal légume-feuille au Bénin où elle est cultivée dans le sud, dans les zones urbaines et péri-urbaines et dans la vallée de l'Ouémé (Adorgloh-Hessou, 2006). Dans certaines de ces zones notamment côtières, les eaux utilisées pour l'irrigation contiennent généralement des teneurs en sels qui peuvent inhiber la croissance des plantes et réduire le rendement des cultures (Gandonou et Abou, 2018). Plusieurs études

antérieures ont montré que la salinité réduit la croissance chez diverses espèces d'amarante (Makus, 2003 ; Omami, 2005 ; Omami et Hammes, 2006 ; Qin *et al.*, 2013 ; Amukali *et al.*, 2015 ; Lavini *et al.*, 2016). Au Bénin, il a été rapporté que la croissance du cultivar locale le plus largement prisé et produit au Bénin est réduite par des concentrations de NaCl aussi faibles que 30 mM de NaCl (Wouyou *et al.*, 2017). Par ailleurs, plusieurs travaux ont révélé que la réduction de la croissance des plantes d'amarante sous l'effet de la salinité est principalement la conséquence de l'accumulation d'ions devenant toxiques (Na^+ et Cl^-) pour les activités métaboliques de la plante (Omami, 2005 ; Odjegba et Chukwunwike., 2012). En effet, ces ions peuvent perturber la capacité de

la plante à contrôler l'accumulation d'autres ions importants (Wouyou *et al.*, 2019). Parmi ces ions, l'ion sodium (Na^+) occupe une place de choix. En effet, il est globalement admis chez la plupart des espèces végétales que le Na^+ est accumulé à des doses toxiques avant le Cl^- (Negrão *et al.*, 2017) et que le Cl^- est considéré comme étant moins toxique que le Na^+ (Munns et tester, 2008). L'amélioration de la tolérance d'une plante à la salinité peut être obtenue, pas seulement à travers la sélection génétique, mais également à travers l'utilisation d'outils physiologiques adaptés (Manaa *et al.*, 2014). Ainsi, l'une des approches pour limiter les effets de la salinité sur les plantes consiste à procéder à un enrichissement des teneurs en nutriments du substrat utilisé pour la culture des plantes à travers l'apport extérieur de composés tels que l'azote (N), le phosphore (P), le potassium (K), le magnésium (Mg) et le calcium (Ca) dans le but de réduire les effets négatifs du Na^+ et du Cl^- sur les plantes (Kaya *et al.*, 2002; Song et Roe, 2008). Un intérêt particulier a été porté sur le calcium du fait de son habilité à induire un effet protecteur des plantes en conditions environnementales défavorables (Manaa *et al.*, 2014). Le calcium joue un rôle vital dans la tolérance au stress salin puisqu'il induit les activités des enzymes anti-oxydantes et réduit la peroxydation des lipides des membranes cellulaires sous stress abiotiques (Jiang et Huang, 2001 ; Khan *et al.*, 2010). De nombreuses études ont suggéré que le Na^+ entre en compétition avec le Ca^{2+} au niveau des sites de fixation en condition de stress salin et que le Ca^{2+} apoplastique supprime directement les symptômes produits par les toxicités minérales. L'effet améliorateur du Ca^{2+}

externe chez les plantes exposées à la salinité peut être associé au maintien d'un rapport K^+/Na^+ optimal et à une homéostasie dans le cytosol en relation avec une inhibition de l'influx de Na^+ (entrée dans la cellule), de l'efflux de K^+ (sortie de la cellule) ou la promotion de l'efflux de Na^+ (sortie de la cellule) et l'influx de K^+ (entrée dans la cellule) à travers la membrane plasmique (Elphick *et al.*, 2001; Demidchik et Tester, 2002; Shabala *et al.*, 2006). De même, plusieurs études ont montré que l'application extérieure de potassium (K) sous différentes formes améliore la tolérance à la salinité en induisant notamment une exclusion du Na^+ et une accumulation de K^+ . C'est le cas chez le blé (Hussain *et al.*, 2013) et l'arachide (Chakraborty *et al.*, 2016). Chez l'amarante, à part les travaux de Omami et Hammes (2006) qui ont évalué l'effet améliorateur d'un apport extérieur de calcium sous les formes de CaCl_2 et CaSO_4 sur la croissance et l'absorption des ions et qui ont montré que le sulfate de calcium (CaSO_4) était le plus efficace, pratiquement aucune autre étude ne s'est intéressée à l'amélioration de la tolérance de l'amarante à la salinité à travers l'apport extérieur de composés minéraux. Dans la présente étude, nous avons évalué l'effet d'un apport extérieur de potassium et de calcium sous différentes formes sur la croissance et la nutrition minérale de l'amarante cultivée sous stress salin. Le principal objectif est de mettre en évidence les améliorations de croissance qu'engendrerait un apport extérieur de ces composés et les mécanismes par lesquels ces composés provoquent cette amélioration de croissance notamment en relation avec l'accumulation des ions sodium et potassium.

MATERIEL ET METHODES

Matériel végétal : Il est constitué par le cultivar d'amarante dénommé 'Locale' communément appelé « Fôtêê » en langue *Fongbé*. Les semences ont été fournies par le Sous-Programme 'Cultures Maraîchères' de l'Institut National des Recherches Agricoles du Bénin (INRAB).

Méthodologie

Conditions expérimentales : L'expérience a été réalisée dans une serre à l'Institut National des

Recherches Agricoles du Bénin (INRAB)/ (Abomey-Calavi, République du Bénin) de juillet à août 2018. Les plantes ont été cultivées à une température de $26^\circ\text{C}/22$ jour / nuit avec de la lumière naturelle et une humidité relative de 55 %. Les graines ont été mises en germination dans des bacs remplies de terreau pendant deux semaines. Les jeunes plantes ont été ensuite transférées dans des petits pots en plastic de 5,8 cm de diamètre et de 6 cm de hauteur contenant un mélange

de terreau et de sable 50:50 (une plante/pot) et cultivés pendant une semaine avant l'application du stress. Les plantes ont été soumises à un stress salin dans des grands pots de 11,3 cm de diamètre et de 14 cm de hauteur remplis avec 3 kg du même mélange. Les traitements ont consisté à l'arrosage des plantes tous les deux jours avec 100 ml / pot de solution de NaCl seul ou en combinaison avec le CaCl_2 , le CaSO_4 , le KNO_3 ou le K_2SO_4 .

Dispositif expérimental : Le dispositif expérimental est de type factoriel à un seul facteur en randomisation complète. Le seul facteur représente les dix (10) traitements avec quatre répétitions. Ces traitements sont :

Témoin : 0 mM NaCl

Traitement salin (S) : 120 mM NaCl

Traitement salin avec application de 40 mM CaSO_4

Traitement salin avec application de 60 mM CaSO_4

Traitement salin avec application de 40 mM CaCl_2

Traitement salin avec application de 60 mM CaCl_2

Traitement salin avec application de 40 mM KNO_3

Traitement salin avec application de 60 mM KNO_3

Traitement salin avec application de 40 mM K_2SO_4

Traitement salin avec application de 60 mM K_2SO_4

Evaluation de la croissance : La hauteur des plantes et la longueur de la racine ont été mesurées. Les masses de matière fraîche de la partie aérienne et des racines ont été déterminées par pesée et les échantillons de chaque partie ont ensuite été transférés dans une étuve à 80 °C pendant 72 heures pour déterminer les masses sèches. La surface foliaire a été obtenue par découpage des photocopies de trois feuilles bien développées de chaque traitement. Les mesures, les pesées et la photocopie des feuilles ont

été faites avant l'application du stress salin (X_0) ; ils ont été à nouveau faits 2 semaines après le traitement (X_1). La croissance relative de chaque paramètre a été déterminé suivant la formule : $(X_1 - X_0) / X_0$.

Extraction et estimation des concentrations d'ions :

Pour la détermination des ions, les racines ont été rapidement rincées à l'eau distillée pour éliminer les ions fixés sur elles et ceux contenus dans l'apoplasme (Bourgeais-Chaillou et Guerrier, 1992). Les feuilles et les racines ont été individuellement séchées à l'étuve à 80°C pendant 72 heures et broyées dans un mortier, et la poudre a été séchée pendant 24 heures. Pour déterminer les concentrations de Na^+ et de K^+ , 20 mg des poudres sèches de feuille et de racine ont été placées dans des bocaux et digérées dans 1 ml d'acide nitrique (68 %) à température ambiante. Après 24h, le volume a été complété à 20 ml avec de l'eau distillée. Les solutions ont été filtrées avec du papier Whatman (85 mm, Grade 1). Le filtrat a été utilisé pour le dosage des ions grâce à un spectrophotomètre à flamme (Sherwood Model 360). Les quantités d'ions ont été exprimées en mg/g de matière sèche (MS). Des solutions mères de Na^+ et de K^+ fournies avec le spectrophotomètre ont été utilisés comme standards.

Analyses statistiques : Pour tous les paramètres, les moyennes et erreurs standards ont été calculés avec trois (3) répétitions par traitement grâce au tableur Excel. Les résultats ont été soumis à l'analyse de la variance (ANOVA) à une (01) voie et les moyennes ont été comparées avec le Test de Tukey-Kramer. Les analyses ont été effectuées grâce au logiciel JMP Pro (JMP Pro SAS Institute, 2009).

RESULTATS

Effet des composés apportés sur la croissance des plants

Effet sur la croissance de la partie aérienne : Le stress salin a induit une réduction significative ($p=0,001$) de la croissance relative de la hauteur de la plante (CRH). L'apport des différents composés a induit une amélioration de la croissance en hauteur des plants uniquement pour les apports de CaSO_4 , CaCl_2 et KNO_3 de l'ordre de 39,18% ; 35,13% et 14,86% respectivement (fig. 1-A). Cependant, cette amélioration n'a été significative pour aucun de ces composés ; une légère diminution a été même observée avec l'apport de K_2SO_4 . Avec l'apport du calcium et du potassium à 60 mM (fig. 1-B), une tendance similaire a été observée comme pour l'apport

de 40 mM. La croissance relative de la matière fraîche de la partie aérienne (CRMFA) a subi une diminution significative ($p=0,001$) sous l'effet de la salinité mais l'apport du calcium et du potassium sous différentes formes à 40 mM a induit une amélioration de croissance significative ($p=0,001$) uniquement pour les apports de CaSO_4 (111,68%) ; CaCl_2 (61,69%) et KNO_3 (152,60%) (fig. 2-A). Avec l'apport du calcium et du potassium à 60 mM (fig. 2-B), une tendance similaire a été observée comme pour l'apport de 40 mM avec une amélioration significative de croissance ($p=0,001$) uniquement pour les apports de CaSO_4 et KNO_3 . Le stress salin a induit une diminution significative ($p=0,001$) de la croissance de la matière sèche mais l'apport du calcium et du potassium à 40 mM a

provoqué une amélioration de croissance significative ($p=0,001$) uniquement pour le KNO_3 (97,90%). Une légère diminution non significative (10,47%) de croissance a même été observée avec l'apport de K_2SO_4 (fig. 3-A). Avec l'apport du calcium et du

potassium à 60 mM (fig. 3-B), une tendance similaire a été observée comme pour l'apport de 40 mM caractérisée par une amélioration significative de croissance ($p=0,001$) uniquement pour les apports de CaCl_2 et KNO_3 .

Figure 1 : Effet d'un apport extérieur de calcium et de potassium sous différentes formes sur la croissance en hauteur des plants d'amarante cultivés sous stress salin après deux semaines ($n=4$; la barre verticale correspond à l'erreur standard). (A) : Apport de 40 mM des différents composés ; (B) : Apport de 60 mM des différents composés. Les moyennes portant des lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 1%.

Figure 2: Effet d'un apport extérieur de calcium et de potassium sous différentes formes sur la matière fraîche de la partie aérienne des plants d'amarante cultivés sous stress salin après deux semaines (n= 4 ; la barre verticale correspond à l'erreur standard). (A) : Apport de 40 mM des différents composés ; (B) : Apport de 60 mM des différents composés

Les moyennes portant des lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 1%.

Figure 3: Effet d'un apport extérieur de calcium et de potassium sous différentes formes sur la matière sèche de la partie aérienne des plants d'amarante cultivés sous stress salin après deux semaines (n= 4 ; la barre verticale correspond à l'erreur standard) : (A) : Apport de 40 mM des différents composés ; (B) : Apport de 60 mM des différents composés

Les moyennes portant des lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 1%.

Figure 4: Effet d'un apport extérieur de calcium et de potassium sous différentes formes sur la surface foliaire des plants d'amarante cultivés sous stress salin après deux semaines ($n = 4$; la barre verticale correspond à l'erreur standard) : (A) : Apport de 40 mM des différents composés ; (B) : Apport de 60 mM des différents composés. Les moyennes portant des lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 1%.

La salinité a provoqué une réduction significative ($p=0,001$) de la croissance de la surface foliaire (CRSF) des plantes mais l'apport du calcium et du potassium à 40 mM a induit une amélioration significative ($p=0,001$) de croissance uniquement avec les apports de CaSO_4 (123,46%) et de KNO_3 (55,55%). Une diminution non significative de croissance a même été observée avec l'apport de CaCl_2 (35,80%) et K_2SO_4 (3,71%) (fig. 4-A). Avec l'apport du calcium et du potassium à 60 mM (fig. 4-B), une tendance similaire a été observée comme pour l'apport de 40 mM caractérisée par une amélioration significative de croissance ($p=0,001$) uniquement pour les apports de CaSO_4 et CaCl_2 .

Effet des composés apportés sur la croissance racinaire : Le tableau 1 présente l'effet d'un apport extérieur des quatre composés sur la croissance des racines des plantes d'amarante cultivées en présence de stress salin pendant deux semaines. Sous l'effet du NaCl, la croissance des racines a été significativement diminuée ($p=0,001$) quel que soit le paramètre de croissance considéré. L'apport des différents composés à 40 mM a provoqué une amélioration significative ($p = 0,05$) de la longueur de la racine uniquement pour le CaCl_2 (370,58%) et le KNO_3 (376,47%). Pour la masse fraîche des racines, l'augmentation de croissance induite par les apports de calcium et de potassium n'a été significative ($p=0,05$) que pour le KNO_3 (38,89%) et le K_2SO_4 (38,89%). En ce qui concerne la masse sèche

des racines, l'augmentation de croissance observée n'est significative ($p=0,001$) que pour le KNO_3 (110,28%). L'apport de 60 mM des composés n'a induit aucune amélioration par rapport à 40 mM. Le KNO_3 a ainsi été le seul composé à induire des améliorations significatives sur tous les paramètres de croissance racinaire pris en compte. Le K_2SO_4 et le CaCl_2 n'ont provoqué d'amélioration significative que sur un seul des trois paramètres considérés au niveau racinaire. Dans l'ensemble, l'apport de KNO_3 à 40 mM a eu un effet améliorateur significatif sur six des sept paramètres de la croissance pris en compte dont trois (03) des quatre (04) paramètres de la partie aérienne. Il a été suivi par le CaSO_4 qui a eu un effet améliorateur sur tous les paramètres de la croissance de la partie aérienne pris en compte avec un effet significatif sur deux des 4 paramètres. Le CaCl_2 quant à lui a eu un effet améliorateur sur trois des quatre paramètres pris en compte avec un effet significatif sur un seul des 4 paramètres. Le K_2SO_4 n'a eu aucun effet améliorateur sur la croissance de la partie aérienne des plantes sous stress salin. A 60 mM, la même tendance a été maintenue sauf que l'efficacité du KNO_3 et du K_2SO_4 a diminué au niveau racinaire et celle du KNO_3 a diminué au niveau de la partie aérienne ; celle du CaCl_2 a augmenté au niveau de la partie aérienne notamment pour la masse sèche de la partie aérienne et la surface foliaire.

Tableau 1 : Effet d'un apport extérieur de calcium et de potassium sous différentes formes sur la croissance racinaire des plants d'amarante cultivés sous stress pendant deux semaines. Les valeurs sont présentées sous forme de moyenne $\pm$ erreur standard (n= 4).

		L	MF	MS
	T	0,97 $\pm$ 0,12 ^a	2,62 $\pm$ 0,12 ^a	2,36 $\pm$ 0,20 ^a
	S	0,17 $\pm$ 0,06 ^d	1,44 $\pm$ 0,09 ^c	1,07 $\pm$ 0,16 ^c
CaSO₄	S+40	0,57 $\pm$ 0,10 ^{abcd}	1,57 $\pm$ 0,11 ^{bc}	1,40 $\pm$ 0,10 ^{bc}
	S+60	0,38 $\pm$ 0,04 ^{bcd}	1,51 $\pm$ 0,08 ^{bc}	1,48 $\pm$ 0,08 ^{bc}
CaCl₂	S+40	0,80 $\pm$ 0,12 ^{ab}	0,88 $\pm$ 0,12 ^d	1,06 $\pm$ 0,13 ^c
	S+60	0,66 $\pm$ 0,14 ^{abc}	0,48 $\pm$ 0,10 ^d	1,23 $\pm$ 0,11 ^c
KNO₃	S+40	0,81 $\pm$ 0,06 ^{ab}	2,00 $\pm$ 0,13 ^b	2,25 $\pm$ 0,083 ^{ab}
	S+60	0,74 $\pm$ 0,05 ^{ab}	1,48 $\pm$ 0,16 ^{bc}	2,26 $\pm$ 0,26 ^{ab}
K₂SO₄	S+40	0,23 $\pm$ 0,06 ^{cd}	2,00 $\pm$ 0,13 ^b	1,13 $\pm$ 0,31 ^c
	S+60	0,23 $\pm$ 0,04 ^{cd}	1,65 $\pm$ 0,11 ^{bc}	1,26 $\pm$ 0,14 ^c

Les moyennes avec des lettres différentes dans la même colonne sont significativement différentes au seuil de 1%.

L : Longueur ; MF : Masse fraîche ; MS : Masse sèche

Effet du NaCl et des composés apportés sur la teneur en ions des plantes : Le tableau 2 présente l'effet d'un apport extérieur des quatre composés sur les teneurs en sodium et en potassium des feuilles et des racines des plantes d'amarante cultivées en présence de stress salin pendant deux semaines. Sous l'effet du NaCl, la teneur en sodium des feuilles a subi une augmentation significative ($p=0,001$). Avec les composés apportés, cette teneur a subi une diminution de 47,51% ; 14,97% ; 24,55% et 2,40% par rapport aux plantes stressées respectivement pour les apports de CaSO₄, CaCl₂, KNO₃ et K₂SO₄. Toutefois, les diminutions observées ne sont significatives ($p = 0,05$) que pour les apports de CaSO₄ ; de CaCl₂ et de KNO₃. Ainsi, seul l'apport de K₂SO₄ n'a pas induit une diminution significative de la teneur en Na⁺ des feuilles. Dans les racines, la teneur en sodium a subi une augmentation significative ($p=0,001$) sous l'effet du NaCl. Avec les composés apportés, cette teneur a connu une diminution de 32,43% ; 28,28% ; 43,61% et 27% respectivement pour les apports de CaSO₄, CaCl₂, KNO₃ et K₂SO₄. Les diminutions observées sont significatives ($p = 0,05$) pour tous les composés apportés. Sous l'effet du NaCl, la teneur en potassium des feuilles a subi une diminution significative ($p=0,001$). Avec les composés apportés à 40 mM, cette teneur a connu une augmentation de 845,25% ; 141,10% ; 220,56% et 141,10% par rapport aux plantes stressées respectivement pour les apports de CaSO₄, CaCl₂, KNO₃ et K₂SO₄. Les augmentations observées sont significatives ($p=0,05$) uniquement pour le CaSO₄ et le KNO₃. Dans les racines, la teneur en potassium a subi une diminution significative ($p=0,001$). Avec les composés apportés, cette teneur a connu une

augmentation significative ($p = 0,05$) de 61,49% ; 114,94% et 68,96% par rapport aux plantes stressées respectivement pour les apports de CaSO₄, KNO₃ et K₂SO₄, et une diminution de 17,24% pour l'apport de CaCl₂. Avec l'apport de 60 mM de composés, seul le CaCl₂ a induit une amélioration de l'absorption du potassium meilleure que l'apport de 40 mM au niveau des feuilles. Dans l'ensemble, les apports de CaSO₄ et de KNO₃ ont eu les meilleurs effets améliorateurs sur la nutrition minérale des plantes au niveau de la partie aérienne (diminution de Na⁺ et augmentation de K⁺ par rapport aux plants stressés), mais aussi au niveau de l'alimentation en Na⁺ des racines (diminution). Au niveau racinaire, les apports de KNO₃ et de K₂SO₄ ont induit la meilleure alimentation en K⁺ (augmentation). Cependant, seul l'apport de K₂SO₄ n'a pas induit une diminution significative de la teneur en Na⁺ des feuilles. Par ailleurs, seul l'apport de CaSO₄ au niveau des feuilles a donné une teneur de Na⁺ inférieure à celle du témoin ; et une teneur de K⁺ supérieure à celle du témoin. De même, seul l'apport de KNO₃ au niveau des racines a donné une teneur de Na⁺ inférieure à celle du témoin. Sous l'effet du NaCl, le rapport K/Na des feuilles a subi une diminution significative ($p=0,001$). Avec les composés apportés à 40 mM, ce rapport a connu une augmentation significative ($p = 0,001$) de 1692,36% ; 183,71% ; 324,93% et 147,82% respectivement pour les apports de CaSO₄, CaCl₂, KNO₃ et K₂SO₄. Dans les racines, sous l'effet du NaCl, le rapport K/Na des feuilles a subi une diminution significative ($p=0,001$). Avec les composés apportés, ce rapport a connu une augmentation de 138,83 ; 15,19% ; 280,38% et 131,02% par rapport aux plantes stressées respectivement pour les apports de CaSO₄,

CaCl₂, KNO₃ et K₂SO₄. Cependant, l'augmentation observée n'est significative que pour les apports de CaSO₄, KNO₃ et K₂SO₄. Avec l'apport de 60 mM de composés, seul le CaCl₂ a induit une amélioration du rapport K/Na meilleure que l'apport de 40 mM et significative au niveau des feuilles.

Tableau 2 : Effet d'un apport extérieur de potassium et de calcium sous différentes formes sur la teneur en ions sodium et potassium des feuilles et des racines de plants d'amarante cultivés sous stress salin. Les valeurs sont présentées sous forme de moyenne $\pm$ erreur standard (n= 4).

		Feuilles		Racines	
		Na	K	Na	K
	T	3,24 $\pm$ 0,07e	337,38 $\pm$ 9,73b	4,20 $\pm$ 0,07c	1201,08 $\pm$ 22,09a
	S	5,01 $\pm$ 0,02a	98,51 $\pm$ 1,34c	6,26 $\pm$ 0,10a	469,64 $\pm$ 9,35d
CaSO ₄	S+40	2,63 $\pm$ 0,05f	931,17 $\pm$ 93,38a	4,23 $\pm$ 0,07c	758,43 $\pm$ 15,02c
	S+60	2,60 $\pm$ 0,13f	831,30 $\pm$ 26,58a	4,20 $\pm$ 0,07c	836,71 $\pm$ 31,12c
CaCl ₂	S+40	4,26 $\pm$ 0,10b	237,51 $\pm$ 7,14bc	4,49 $\pm$ 0,10bc	388,66 $\pm$ 14,02d
	S+60	4,00 $\pm$ 0,08bc	306,34 $\pm$ 11,04b	4,86 $\pm$ 0,07b	391,36 $\pm$ 7,14d
KNO ₃	S+40	3,78 $\pm$ 0,02cd	315,78 $\pm$ 4,67b	3,53 $\pm$ 0,00d	1009,45 $\pm$ 37,78b
	S+60	3,59 $\pm$ 0,07de	326,58 $\pm$ 4,67b	3,47 $\pm$ 0,13d	1063,43 $\pm$ 33,16b
K ₂ SO ₄	S+40	4,89 $\pm$ 0,12a	237,51 $\pm$ 7,14bc	4,57 $\pm$ 0,12bc	793,52 $\pm$ 4,67c
	S+60	4,95 $\pm$ 0,05a	202,42 $\pm$ 4,67bc	6,08 $\pm$ 0,05a	777,33 $\pm$ 4,67c

Les moyennes avec des lettres différentes dans la même colonne sont significativement différentes au seuil de 5%.

T= 0 mM NaCl ; S= 120 mM NaCl ; S + 40 mM et S + 60 mM de CaCl₂, de CaSO₄, de KNO₃ et de K₂SO₄

Tableau 3 : Effet d'un apport extérieur de calcium et de potassium sous différentes formes sur le rapport K/Na dans les feuilles et dans les racines des plants d'amarante cultivés sous stress salin.

		Feuilles	Racines
	T	104,09 $\pm$ 4,50 ^b	285,79 $\pm$ 2,60 ^a
	S	19,65 $\pm$ 0,38 ^e	75,09 $\pm$ 2,69 ^d
CaSO ₄	S+40	352,20 $\pm$ 30,00 ^a	179,34 $\pm$ 4,96 ^b
	S+60	319,26 $\pm$ 5,86 ^a	199,42 $\pm$ 10,61 ^b
CaCl ₂	S+40	55,75 $\pm$ 1,29 ^{bcd}	86,50 $\pm$ 2,20 ^d
	S+60	76,73 $\pm$ 4,03 ^{bcd}	80,41 $\pm$ 2,29 ^d
KNO ₃	S+40	83,50 $\pm$ 1,59 ^{bcd}	285,63 $\pm$ 11,06 ^a
	S+60	90,95 $\pm$ 2,16 ^{bc}	305,90 $\pm$ 2,71 ^a
K ₂ SO ₄	S+40	48,55 $\pm$ 2,18 ^{cde}	173,47 $\pm$ 3,81 ^b
	S+60	40,84 $\pm$ 0,81 ^{de}	127,70 $\pm$ 0,28 ^c
		Feuilles	Racines
	T	104,09 $\pm$ 4,50 ^b	285,79 $\pm$ 2,60 ^a
	S	19,65 $\pm$ 0,38 ^e	75,09 $\pm$ 2,69 ^d
CaSO ₄	S+40	352,20 $\pm$ 30,00 ^a	179,34 $\pm$ 4,96 ^b
	S+60	319,26 $\pm$ 5,86 ^a	199,42 $\pm$ 10,61 ^b
CaCl ₂	S+40	55,75 $\pm$ 1,29 ^{bcd}	86,50 $\pm$ 2,20 ^d
	S+60	76,73 $\pm$ 4,03 ^{bcd}	80,41 $\pm$ 2,29 ^d
KNO ₃	S+40	83,50 $\pm$ 1,59 ^{bcd}	285,63 $\pm$ 11,06 ^a
	S+60	90,95 $\pm$ 2,16 ^{bc}	305,90 $\pm$ 2,71 ^a
K ₂ SO ₄	S+40	48,55 $\pm$ 2,18 ^{cde}	173,47 $\pm$ 3,81 ^b
	S+60	40,84 $\pm$ 0,81 ^{de}	127,70 $\pm$ 0,28 ^c

Les moyennes avec des lettres différentes dans la même colonne sont significativement différentes au seuil de 1%.

T= 0 mM NaCl ; S= 120 mM NaCl ; S + 40 mM et S + 60 mM de CaCl₂, de CaSO₄, de KNO₃ et de K₂SO₄

Dans l'ensemble, tous les apports ont amélioré de façon notable le rapport K/Na des feuilles avec les meilleures améliorations pour les apports de CaSO_4 et de KNO_3 . Au niveau racinaire, seul l'apport de CaCl_2 n'a pas eu un effet améliorateur significatif sur le

rapport K/Na. Cependant, seul l'apport de CaSO_4 au niveau des feuilles et de KNO_3 au niveau des racines ont donné des valeurs de K/Na supérieures ou égales à celle du témoin.

DISCUSSION

Effet de la salinité sur la croissance des plantes : Le stress salin a provoqué une inhibition évidente de la croissance de tous les paramètres de la partie aérienne et de la partie racinaire des plantes d'amarante. Il s'agit d'une tendance générale chez toutes les plantes cultivées comme rapporté chez de nombreuses espèces incluant le riz (Prodjinto et al., 2018), la canne à sucre (Gandonou et al., 2012 ; Gandonou et Skali-Senhaji, 2015), la tomate (Ould Mohamdi et al., 2011) et le piment (R'him et al., 2013 ; Kpinkoun et al., 2018). Chez l'amarante, plusieurs auteurs ont signalé que le stress salin a réduit la croissance de différents génotypes (Qin et al., 2013 ; Ratnakar et Rai, 2013 ; Amukali et al., 2015 ; Lavini et al., 2016 ; Wouyou et al., 2017 ; Gandonou et al., 2018). Les réductions de croissance observées dans notre étude sont significatives pour tous les paramètres de croissance. Selon Odjegba et Chukwunwike (2012), la réduction de la croissance des plantes sous stress salin, en particulier dans l'accumulation de la biomasse, pourrait être la conséquence d'un stress hydrique résultant d'une diminution du potentiel osmotique externe et/ou de l'accumulation d'ions devenant toxiques.

Effet des différents composés apportés sur la croissance des plantes : Au niveau de la partie aérienne, aussi bien à 40 mM qu'à 60 mM, le KNO_3 a été le plus efficace quant à sa capacité à atténuer les effets néfastes du NaCl sur la croissance des plantes, suivi par le CaSO_4 puis le CaCl_2 . Le K_2SO_4 quant à lui n'a eu aucun effet améliorateur sur la croissance de la partie aérienne des plantes. A 60 mM, seul l'efficacité du CaCl_2 a été améliorée ; celle des autres composés a même baissé à travers la diminution du nombre de paramètres dont la croissance a été significativement améliorée. Au niveau racinaire, les apports de 40 mM de KNO_3 a été le plus efficace dans sa capacité à atténuer les effets négatifs du NaCl sur la croissance, suivi par le CaCl_2 et le K_2SO_4 . De plus aucune amélioration de croissance n'a été observée pour aucun des composés avec l'apport de 60 mM au niveau racinaire en termes de nombre de paramètres. Ainsi, le CaSO_4 qui a été l'un des composés les plus efficaces pour l'atténuation des effets négatifs de la salinité au niveau de la partie aérienne apparaît comme le plus

inefficace au niveau racinaire. Ce résultat indique que l'effet améliorateur des différents composés dépend à la fois de l'organe pris en compte mais aussi de la dose considérée. Cependant, le K_2SO_4 qui n'a eu aucun effet améliorateur sur la croissance des plantes au niveau de la partie aérienne, n'a également eu que trop peu d'effet améliorateur sur la croissance de la partie racinaire. Ce résultat indique que ce composé n'est pas adapté pour atténuer les effets négatifs de la salinité sur les plantes d'amarante. De même, le KNO_3 a confirmé sa grande capacité à atténuer les effets du NaCl sur la croissance de l'amarante quel que soit l'organe pris en compte et quelle que soit la dose utilisée avec la meilleure efficacité pour la dose de 40 mM. Il apparaît de ce fait comme le meilleur candidat à l'atténuation des effets de la salinité chez l'amarante, suivi par le CaSO_4 . Chez d'autres génotypes d'amarante, Omami et Hammes (2006) montré que le calcium apporté sous forme de CaSO_4 avait réduit les effets négatifs induits par la concentration élevée de NaCl sur la croissance des plants ; mais cette réduction a été plus importante avec l'apport de calcium sous forme de CaSO_4 comparativement au CaCl_2 . Ces auteurs ont justifié cette différence par l'apport supplémentaire de Cl^- par le CaCl_2 qui est lui-même toxique pour les plantes. Ces données corroborent nos résultats et suggèrent que la faible efficacité du CaCl_2 à atténuer les effets dépressifs du NaCl sur la croissance des plantes en comparaison avec le CaSO_4 serait due à la toxicité liée à l'apport supplémentaire de Cl^- . Cependant, l'effet améliorateur du CaCl_2 a été meilleur avec une dose de 60 mM donc supérieure à 40 mM. Ceci semble indiquer que la toxicité du Cl^- seul ne suffit pas expliquer la faible efficacité de ce composé à 40 mM. Cette amélioration de croissance à 60 mM a été associée également à une amélioration de l'absorption du potassium dans les feuilles sans un changement au niveau de l'absorption du sodium. On pourrait donc supposer qu'une augmentation des teneurs en ions Ca^{++} au-dessus d'un certain seuil en présence de 60 mM de CaCl_2 aurait favorisé l'absorption du potassium, ce qui expliquerait l'amélioration de l'efficacité du CaCl_2 observée. Des effets améliorateurs d'un apport extérieur de calcium ont été également rapportés chez

d'autres plantes (Kaya *et al.*, 2002 ; Ebert *et al.*, 2002) exposés au stress salin. Cependant, il a été rapporté chez le tournesol que l'apport supplémentaire de calcium n'a pas été capable d'améliorer les dommages causés par le NaCl (Sohan *et al.*, 1999). Ce résultat indique que l'effet améliorateur du calcium sur les dommages causés par le NaCl dépend non seulement de la forme sous laquelle il est apporté mais aussi de l'espèce végétale concernée. L'effet améliorateur d'un apport extérieur de potassium sur les effets négatifs induits par la salinité a été rapporté par plusieurs auteurs (Hussain *et al.*, 2013 ; Manaa *et al.*, 2014 ; Chakraborty *et al.*, 2016). Notre étude révèle que c'est seulement sous forme de KNO₃ que le potassium améliore la croissance de la partie aérienne des plantes. Ceci indique que l'effet améliorateur du potassium sur la croissance de la partie aérienne des plantes dépend de la forme sous laquelle il est apporté comme c'est le cas pour le calcium. Une augmentation de la dose des composés a induit une réduction de l'efficacité pour le KNO₃, le CaSO₄ et le K₂SO₄ indiquant que cette dose de 60 mM est excessive pour ces trois composés. Dans l'ensemble, le KNO₃ apparaît comme le meilleur candidat à l'atténuation des effets de la salinité chez l'amarante, suivi par le CaSO₄.

Relation entre l'amélioration de la croissance par les composés apportés et la nutrition minérale de la plante : L'effet améliorateur d'un apport extérieur de calcium ou de potassium sur les dommages induits par la salinité a généralement été associé au maintien d'un rapport K⁺/Na⁺ optimal et à une homéostasie dans le cytosol en relation avec une inhibition de l'influx de Na⁺, de l'efflux de K⁺ ou la promotion de l'efflux de Na⁺ (sortie de la cellule) et l'influx de K⁺ (entrée dans la cellule) à travers la membrane plasmique (Elphick *et al.*, 2001; Demidchik et Tester, 2002; Shabala *et al.*, 2006 ; Hussain *et al.*, 2013; Chakraborty *et al.*, 2016). Nos résultats ont révélé que les apports de CaSO₄ et de KNO₃ ont eu les meilleurs effets améliorateurs sur la nutrition minérale des plants au niveau de la partie aérienne (diminution de Na⁺ et augmentation de K⁺ par rapport aux plants stressés), mais aussi au niveau de l'alimentation en Na⁺ des racines (diminution par rapport aux plants stressés). Au niveau racinaire, les apports de KNO₃ et de K₂SO₄ ont induit la meilleure alimentation en K⁺ (augmentation par rapport aux plants stressés). Ces résultats indiquent que l'efficacité du KNO₃ et du CaSO₄ à atténuer les effets négatifs de la salinité notamment au niveau de la partie aérienne est associée soit à une inhibition de l'influx de Na⁺, de l'efflux de K⁺ ou la promotion de l'efflux de Na⁺ (sortie

de la cellule) et l'influx de K⁺ (entrée dans la cellule) à travers la membrane plasmique. Le CaCl₂ qui n'a eu qu'un effet améliorateur modéré sur la croissance des plantes notamment au niveau de la partie aérienne n'a amélioré que la teneur en sodium des feuilles à 40 mM indiquant que l'amélioration de ce paramètre seul ne peut atténuer efficacement les effets négatifs de la salinité. Cette idée est confirmée par le fait que l'apport de 60 mM de CaCl₂ qui a provoqué une amélioration importante de la croissance a également amélioré de manière significative aussi bien la teneur en sodium des feuilles que leur teneur en potassium et le rapport K/Na. Ainsi, la combinaison entre la réduction de la teneur en sodium et l'augmentation de la teneur en potassium est nécessaire pour avoir un meilleur effet améliorateur sur la croissance des plantes d'amarante. Cependant, nos résultats ont également montré que seul l'apport de CaSO₄ au niveau des feuilles a donné une teneur de Na⁺ inférieure à celle du témoin ; et une teneur de K⁺ supérieure à celle du témoin. Ces résultats semblent indiquer que l'efficacité du CaSO₄ à atténuer les effets négatifs de la salinité au niveau de la partie aérienne est associée principalement à la promotion de l'efflux de Na⁺ (sortie de la cellule) et l'influx de K⁺ (entrée dans la cellule) à travers la membrane plasmique. De même, l'efficacité du KNO₃ à atténuer les effets négatifs de la salinité au niveau de la partie racinaire est associée à la promotion de l'efflux de Na⁺ (sortie de la cellule) à travers la membrane plasmique puisqu'il a induit une teneur de Na⁺ inférieure à celle du témoin au niveau racinaire. Nos résultats montrent l'évidence que le seul composé dont l'apport extérieur n'a pas eu d'effet améliorateur sur la croissance de la partie aérienne des plantes est aussi le seul à ne pas induire une diminution significative de la teneur en Na⁺ des feuilles, en l'occurrence le K₂SO₄. Il semble donc logique de dire que le premier mode d'action des composés apportés sur les plantes est la réduction de la teneur en Na⁺ des feuilles indiquant que la toxicité du sodium (en l'absence du dosage du Cl⁻) est le principal facteur d'inhibition de la croissance par le NaCl chez le cultivar d'amarante utilisé dans cette étude. Cette tendance ne semble pas confirmée au niveau racinaire puisque le CaSO₄ bien que n'ayant pas provoqué d'amélioration significative de la croissance racinaire a eu tout de même un effet améliorateur significatif sur la teneur en sodium, la teneur en potassium et le rapport K/Na des racines. Avec l'apport de 60 mM, une tendance similaire a été observée pour l'ensemble des composés à l'exception du CaCl₂ qui a induit une accumulation plus importante

(une plus faible diminution) de K^+ et un meilleur rapport K/Na dans les feuilles comparativement à un apport de 40 mM bien corrélés avec l'amélioration de la croissance de la partie aérienne. Le K_2SO_4 quant à lui a

induit une diminution plus importante de la teneur en K^+ des feuilles par rapport à l'apport de 40 mM, ce qui explique une inefficacité plus accrue.

CONCLUSION

Les résultats de cette étude ont révélé que la salinité a induit une réduction significative de la croissance des plants d'amarante après deux semaines d'exposition et que l'effet améliorateur du potassium et du calcium sur la croissance des plants dépend non seulement de la forme sous laquelle ils sont apportés et de la dose apportée mais aussi des organes de la plante pris en compte. Le KNO_3 et le $CaSO_4$ présentent leur meilleure

efficacité à 40 mM tandis que le $CaCl_2$ présente sa meilleure efficacité à 60 mM. Le KNO_3 apparaît comme le meilleur candidat à l'atténuation des effets de la salinité chez l'amarante, suivi par le $CaSO_4$. Cet effet améliorateur est dû principalement à une meilleure exclusion du Na^+ des feuilles associée à une meilleure accumulation de K^+ et au maintien d'un meilleur rapport K/Na.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient le Projet d'Appui au Développement du Maraîchage au Bénin (PADMAR/ProCaR) pour le financement partiel des travaux.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adorgloh-Hessou R, 2006. Guide pour le développement de l'entreprise de production et de commercialisation de légumes de qualité dans les régions urbaines et périurbaines du Sud-Bénin. Rapport de consultation, IITA - Bénin, 86p.
- Allemann J, Van Den Heever E, Viljoen J, 1996. Evaluation of *Amaranthus* as a possible vegetable crop. Appl. Plant Sci. 10: 1-4.
- Amukali O, Obadoni BO, Mensah JK, 2015. Effects of different NaCl concentrations on germination and seedlings growth of *Amaranthus hybridus* and *Celosia argentea*. Afr. J. Env. Sci. Technol. 9(4):301-306.
- Bhattacharjee S, 2008. Triadimef on pretreatment protects newly assembled membrane system and causes up-regulation of stress proteins in salinity stressed *Amaranthus lividus* L. during early germination. Journal of Environmental Biology 29 (5): 805- 810.
- Chakraborty K, Bhaduri D, Meena HN, Kalariya K, 2016. External potassium (K^+) application improves salinity tolerance by promoting Na^+ -exclusion, K^+ - accumulation and osmotic adjustment in contrasting peanut cultivars. Plant Physiology and Biochemistry 103:143-153. DOI: 10.1016/j.plaphy.2016.02.039
- Cunningham AB, Dejager PJ, Hansen LCB, 1992. The indigenous plant use programme. Foundation for Research Development, Pretoria, ISBN 1-874916-03-9.
- Demidchik V, Tester M, 2002. Sodium fluxes through nonselective cation channels in the plasma membrane of protoplasts from *Arabidopsis* root. Plant physiology 128: 379-387.
- Ebert G, Eberle J, Ali-Dinar H, Ludders P, 2002. Ameliorating effects of $Ca(NO_3)_2$ on growth, mineral uptake and photosynthesis of NaCl-stressed guava seedlings (*Psidium guajava* L.). Sci. Hort. 93: 125-135.
- Elphick CH, Sanders D, Maathuis FJM, 2001. Critical role of divalent cations and Na^+ efflux in *Arabidopsis thaliana* salt tolerance. Plant, Cell and Environment 24:733-740.
- Gandonou CB, Skali Senhaji N, 2015. Sugarcane (*Saccharum* sp.) salt tolerance at various developmental levels. In: Chakraborty U, Chakraborty B, Editors. Abiotic Stresses in Crop Plants, CABI Publishing, United Kingdom, ISBN-13: 978-1-78064-373-1.
- Gandonou CB, Abou Y, 2018. Evaluation de la qualité de l'eau, de la dynamique saline de référence et des effets visibles de la salinité sur les cultures sensibles dans la zone d'intervention du projet : Saison pluvieuse, Rapport d'activité, Projet PADMAR-Bénin. ; 35.
- Gandonou CB, Gnancadja SL, Abrini J, Skali Senhaji N, 2012. Salinity tolerance of some sugarcane (*Saccharum* sp.) cultivars in hydroponic medium. International Sugar Journal 114 (1359): 190-196.

- International Journal of Plant and Soil Science 14(3): 1-11. DOI: 10.9734/IJPSS/2017/31611.
- Gandonou CB, Prodjinoto H, Zanklan SA, Wouyou AD, Lutts S, Montcho DH, Assogba Komlan F, Mensah ACG. 2018. Effects of salinity stress on growth in relation to gas exchanges parameters and water status in amaranth (*Amaranthus cruentus*). International Journal of Plant Physiology and Biochemistry 10(3): 19-27.
- Jiang Y, Huang B, 2001. Effet of calcium on antioxidant activities and water relations associated with heat tolerance in two cool seasons grasses. Journal of Experimental Botany 52: 341-349.
- Hussain Z, Khattak RA, Irshad M, Eneji AE, 2013. Ameliorative effect of potassium sulphate on the growth and chemical composition of wheat (*Triticum aestivum* L.) in salt-affected soils, J. Soil Sci. Plant Nutr. 13 (2):401-415. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162013005000032>.
- JMP Pro SAS Institute, 2009. JMP® 8. User Guide, Second Edition. Cary, NC: SAS Institute Inc. Cary, NC, USA.
- Kaya C, Kirnak H, Higgs D, Saltali K, 2002. Supplementary calcium enhances plant growth and fruit yield in strawberry cultivars grown at high (NaCl) salinity. Sci. Hort. 93: 65-74.
- Khan MN, Siddiqui M, Mohammad F, Naeem M, Khan MM, 2010. Calcium chloride and gibberellic acid protect linseed (*Linum usitatissimum* L.) from NaCl stress by inducing antioxidative defence system and osmoprotectant accumulation. Acta Physiologiae Plantarum 32: 121-132.
- Lavini A, Pulvento C, d'Andria R, Riccardi M, 2016. Effects of saline irrigation on yield and qualitative characterization of seed of an amaranth accession grown under Mediterranean conditions. J. Agric. Sci. 154(5):858-869.
- Makus DJ, 2003. Salinity and nitrogen level affect agronomic performance, leaf color and leaf mineral nutrients of vegetable amaranth. Subtropical Plant Sci. 55: 1-6.
- Manaa A, Gharbi E, Mimouni H, Wasti S., Aschi-Smiti A, Lutts S, Ben A, 2014. Simultaneous application of salicylic acid and calcium improves salt tolerance in two contrasting tomato (*Solanum lycopersicum*) cultivars. South African Journal of Botany 95: 32-39.
- Munns R, Tester M, 2008. Mechanism of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology 59: 651-681. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911
- Negrão S, Schmöckel SM, Tester M, 2017. Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. Annals of Botany 119: 1-11.
- Odjegba VJ, Chukwunwike IC, 2012. Physiological responses of *Amaranthus hybridus* L. under salinity stress. Indian Journal of Innovations and Developments 1 (10): 742-748.
- Omami EN, 2005. Response of Amaranth to salinity stress, Ph. D Thesis, University of Pretoria, South Africa. 235 p.
- Omami EN, Hammes PS, 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. DOI: 10.1080/02571862.2006.10634754
- Ould Mohamdi M, Bouya D, Ould Mohamed Salem A, 2011. Etude de l'effet du stress salin (NaCl) chez deux variétés de tomate (Campbell 33 et Mongal). International Journal of Biological and Chemical Sciences 5(3): 860-900.
- Qin L, Guo S, Ai W, Tang Y, Cheng Q, Chen G, 2013. Effect of salt stress on growth and physiology in amaranth and lettuce: Implications for bioregenerative life support system. Adv. Space Res. 51:476- 482.
- R'him T, Tlili I, Hnan I, Ilahy R, Benali A, Jebari H, 2013. Effet du stress salin sur le comportement physiologique et métabolique de trois variétés de piment (*Capsicum annum* L.). Journal of Applied BioSciences 66: 5060 - 5069.
- Ratnakar A, Rai A, 2013. Effect of NaCl salinity on β -carotene, thiamine, riboflavin and ascorbic acid contents in the leaves of *Amaranthus polygamous* L. var. Pusa Kirti. Octa Journal of Environmental Research 1(3):211-216.
- Shalaba S, Demidchik V, Shalaba L, Cuin TA, Smith SJ, Miller AJ, Davies JM, Newman IA, 2006. Extracellular Ca^{2+} ameliorates NaCl- induced K^{+} loss from Arabidopsis root and leaf cells by controlling plasma membrane K^{+} - permeable channels. Plant Physiology 141: 1653- 1665.
- Sohan D, Jasoni R, Zajicek J, 1999. Plant-water relations of NaCl and calcium-treated sunflower plants. Environ. Exp. Bot. 42: 105-111.

- Song JY, Rose JH, 2008. The role and regulation of Trxl, a cytosolic thioredoxin in *Schizosaccharomyces pombe*. The Journal of Microbiology 46: 408-414.
- Wouyou A, Gandonou CB, Assogba Komlan F, Montcho D, Zanklan SA, Lutts S, Gnancadja SL, 2017. Salinity Resistance of Five Amaranth (*Amaranthus cruentus*) Cultivars at Young Plants Stage, International Journal of Plant and Soil Science 14(3): 1-13.
- Wouyou A, Prodjimoto H, Zanklan AS, Vanpee B, Lutts S, Gandonou CB, 2019. Implication of ions and organic solutes accumulation in amaranth (*Amaranthus cruentus* L.) salinity resistance, American Journal of Plant Sciences 10 : 2335-2353..