



Variabilité spatio-temporelle et expérimentale de la valeur fonctionnelle de cinq plantes halophytes de Nouvelle-Calédonie, candidates à l'agriculture biosaline

Cassandre Mathilde Hélène Certain

► To cite this version:

Cassandre Mathilde Hélène Certain. Variabilité spatio-temporelle et expérimentale de la valeur fonctionnelle de cinq plantes halophytes de Nouvelle-Calédonie, candidates à l'agriculture biosaline. Botanique. Université de la Nouvelle-Calédonie, 2021. Français. NNT: 2021NCAL003 . tel-03663240

HAL Id: tel-03663240

<https://unc.hal.science/tel-03663240>

Submitted on 10 May 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ DE LA NOUVELLE-CALÉDONIE

ÉCOLE DOCTORALE DU PACIFIQUE

Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER)

Institut de sciences exactes et appliquées (ISEA)

DOCTORAT

En Biologie des organismes

CERTAIN CASSANDRE

VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE ET EXPERIMENTALE DE LA VALEUR FONCTIONNELLE DE CINQ PLANTES HALOPHYTES DE NOUVELLE-CALEDONIE, CANDIDATES A L'AGRICULTURE BIOSALINE

Thèse dirigée par :

LUC DELLA PATRONA et PEGGY GUNKEL-GRILLON

Soutenue le :

5 mai 2021

Jury :

Pr. Liliane BERTI	Université de Corse	Biochimie ; Biotechnologies
Pr. Arnould SAVOURE	Sorbonne Université	Biochimie ; Adaptation des plantes au stress
Pr. Alain BOUCHEREAU	Université de Rennes	Physiologie des plantes ; Métabolisme de l'azote
Pr. Cyril MARCHAND	Université de la Nouvelle-Calédonie	Géochimie ; Écosystèmes des mangroves
Dr. Valérie BURTET-SARRAMEGNA	Université de la Nouvelle-Calédonie	Biochimie ; Biologie moléculaire
Dr. Audrey LEOPOLD	Institut Agronomique néo-Calédonien	Géochimie ; Séquestration du carbone
Dr. Peggy GRUNKEL-GRILLON	Université de la Nouvelle-Calédonie	Géochimie ; Chimie de l'environnement
Dr. Luc DELLA PATRONA	IFREMER Nouvelle-Calédonie	Biologie des organismes ; Géochimie

Remerciements

J'adresse ma profonde gratitude au gouvernement et aux provinces de la Nouvelle-Calédonie pour le soutien apporté à mon travail, ainsi qu'à la municipalité du Mont Dore pour la mise à disposition de la serre expérimentale qui m'a permis de mener à bien ces recherches.

Je remercie très sincèrement M. Arnould Savouré, Mme Liliane Berti, M. Alain Bouchereau, Mme Valérie Burtet-Sarramegna et M. Cyril Marchand pour avoir accepté de lire, évaluer et enrichir ma thèse.

J'apporte mes plus profonds remerciements à mes co-directeurs de thèse M. Luc Della Patrona et Mme Peggy Gunkel-Grillon. Merci pour votre soutien et pour la transmission de vos connaissances dans vos domaines de recherches respectifs. Luc, merci d'avoir cru en moi avant même de me connaître et de remuer encore aujourd'hui ciel, terre et mer (et au sens propre, terre en bordure de mer) pour me soutenir dans mes projets. Je te suis très reconnaissante pour ces trois années d'aventure et les portes que celles-ci me permettront peut-être d'ouvrir à l'avenir. A toutes ces qualités s'ajoutent ton énergie et ta volonté d'aller toujours de l'avant. Merci également pour tes multiples apprentissages au sujet de la vie locale sur ce sublime territoire que je ne cesse de découvrir et aimer davantage de jour en jour. Pour toutes ces raisons et bien d'autres encore, merci ! Le container de macarons d'Amiens tant attendu ne va pas tarder à se retrouver sur ton bureau... ! Peggy, merci pour ton soutien à toute épreuve et pour avoir toujours eu les bons conseils, tant humains que scientifiques. Merci pour ta présence chaleureuse et toujours rassurante ainsi que pour la transmission de tes connaissances dans ton domaine de recherche qui ne m'était pas familier au départ. La transmission de tes expériences m'a également beaucoup apporté et me servira sans aucun doute à l'avenir. Tu m'as également été d'une aide immense pour le tri et l'organisation de mes idées et pour mener à bien cette rédaction.

J'apporte un grand merci également à mes deux co-encadrants de thèse Audrey Léopold et Philippe Soudant. Audrey, tu as également toujours été là pour moi, tes connaissances scientifiques et analytiques m'ont été très enrichissantes ainsi que tes conseils sur le monde de la recherche. Tu as su me booster, me soutenir lorsque nécessaire et me conseiller sur mes projets professionnels avec une vision franche et actuelle. Merci beaucoup pour tout cela. Philippe, merci pour tout le soutien que tu m'as apporté lors de ma venue chez vous. J'ai pu obtenir tous les repères nécessaires dans ce laboratoire, qui était nouveau pour moi et carrément xxl ! Cette atmosphère chaleureuse faisait presque oublier le froid environnant de ton pays tempétueux. Je n'oublie pas non plus l'énorme aide analytique de Fabienne Le Grand et Antoine Bideau que j'ai pu y trouver, merci !

Je remercie également toute l'équipe scientifique de l'IFREMER Nouvelle-Calédonie pour avoir porté le projet et notamment Emmanuel Tessier, Benoit Soulard, Dominique Pham, Loïc Le Dean pour nos échanges enrichissants lors de mes passages sur les sites de Nouméa ou de Saint Vincent. Merci également à Léocadie Jamet de l'IRD pour la grande aide analytique et logistique que tu m'as apporté durant ces 3 années. Je remercie également Laurent Demaret de l'Institut Agronomique Calédonien qui nous a aidé à équiper notre serre de Boulari de son système d'irrigation automatisé.

Je remercie également toute l'équipe scientifique et technique de l'ISEA, notamment mes copains en doctorat ou post-doctorat Marie Colette, Perrine Klein, Valentine Boudjema, Jannai Tokotoko, Cynthia Sinyeue, Pauline Fey, Pauline Bonaventure, Hugo Lassauce, Kevin Schneider et chercheurs Cyril Marchand, Bruno Fogliani, Nazha Selmaoui-Folcher, Linda Guentas, Nicolas Lebouvier, Thomas Quiniou, Arnaud Serres, France Pattier, Valérie Burtet-Sarramegna, Frédéric Flouvat, Christine Laporte-Magoni, Claire Goiran, pour les moments d'échange, de conseils, ou bien les rigolades que j'ai pu avoir avec vous.

Marie Colette, une petite mention spéciale pour toi ma copine, chouillasse et petite sœur, merci d'avoir toujours été là pour moi depuis notre rencontre, qui s'est faite par un coup du sort grâce à nos jolies halophytes. Merci d'avoir fait rayonner avec moi ces plantes du futur lors de nos pérégrinations tumultueuses auprès du monde calédonien. Merci pour nos fous rires, aventures, confidences ensemble. L'aventure aurait été bien différente sans toi, je te souhaite la meilleure réussite.

Merci également à Coline Drain-Martin de l'agence rurale, Solène Bertrand de la CPS, Bernard Suprin et Gabriel Levionnois pour les opportunités de communication que vous avez apporté au projet et les journées super chouettes que cela a entraîné

Ma dernière mention spéciale vient enfin à mes proches, à mes amis d'ici Marion, Jacques, Elisabeth, Valentin et Mathilde, à ceux du fenua Eileen, Pierre-Louis, Alice, Hinanui, Cedrik ou à mes irréductibles copains de Picardie, Pierre, Caroline, Irina, Justine, Emilie pour votre soutien et votre amitié sans faille. Merci enfin à ma superbe famille toujours près de moi, même à 17 000 km (voire plus pour les plus nordistes d'entre eux), mon incroyable maman Noëlle, mon papa Patrice, mon franfran, mes grands frères chérissés Elie, Camille et Axel, la meilleure grande sœur du monde Eve-Anne, mes presque grands frères et soeurs Céline, Adeline, Eva et Jean-Baptiste, mes neveux adorés Loïs, Valentine, Marceau et Apolline pour votre amour, votre soutien, votre fierté et pour avoir autant contribué à la personne que je suis aujourd'hui. Enfin merci aux deux numéros qui partagent ma vie ici, Jordan et son miniature poilu Corto, pour m'aimer, me soutenir et me faire rire chaque jour. Mauruuru roa à vous tous.

Sommaire

REMERCIEMENTS	2
LISTE DES FIGURES	8
LISTE DES TABLES	11
LISTE DES ABREVIATIONS.....	13
INTRODUCTION GENERALE.....	15
CHAPITRE 1.....	19
ÉTAT DE L'ART : PROBLEMATIQUES, CONTEXTE ET OBJECTIFS.....	19
1. PROBLEMATIQUE : LA SALINISATION DES SYSTEMES AGRICOLES	20
1.1. <i>L'expansion mondiale de la salinisation des systèmes agricoles.</i>	20
1.2. <i>Les conséquences de la salinisation des systèmes agricoles</i>	20
1.2.1. La réponse des cultures à la salinisation.....	20
1.2.2. Les effets physiologiques du stress salin chez les plantes	21
2. CONTEXTE DE L'ETUDE : LA TOLERANCE AU SEL CHEZ LES PLANTES ET L'UTILISATION DE CETTE CAPACITE EN AGRICULTURE.....	24
2.1. <i>Introduction sur la tolérance au sel.</i>	24
2.1.1. Les plantes halophytes	24
2.1.2. La diversité des mécanismes de tolérance au sel	24
2.2. <i>Les régulations ioniques associées à la tolérance au stress salin</i>	25
2.2.1. Les principales stratégies de régulations ioniques.....	25
2.2.2. Les mécanismes de transport ioniques intervenant dans ces régulations.....	26
2.3. <i>Les solutés compatibles organiques associés à la tolérance au(x) stress (salin).</i>	28
2.3.1. La diversité des solutés compatibles organiques	28
2.3.2. Le rôle des solutés compatibles organiques	29
2.3.3. La variabilité des solutés compatibles organiques.....	31
2.4. <i>Les modifications de la photosynthèse associées à la tolérance au stress salin</i>	32
2.5. <i>Les mécanismes antioxydants associés à la tolérance au stress salin</i>	33
2.6 <i>Les modifications des membranes associées à la tolérance au stress salin</i>	35
2.7. <i>Les modifications de la germination associées à la tolérance au stress salin</i>	36
2.9 <i>L'exploitation de l'aptitude de tolérance au sel des plantes halophytes</i>	37
2.9.1. Les systèmes biosalins pour l'alimentation humaine et animale	37
2.9.2. Les systèmes biosalins destinés à la production d'énergie	39
2.9.3. Les systèmes biosalins destinés à la restauration de milieux salinisés ou pollués	39
2.9.4. Les systèmes biosalins synergiques à l'aquaculture marine.....	40
2.9.5. Les déterminants nécessaires à la mise en place de systèmes biosalins.....	40
3. CONTEXTE DE L'ETUDE : LES ESPECES HALOPHYTES D'INTERET DANS LEUR MILIEU NATUREL.....	41
3.1. <i>Atriplex jubata</i>	42
3.2. <i>Sarcocornia quinqueflora</i>	43
3.3. <i>Suaeda maritima</i>	45
3.4. <i>Salsola australis</i>	46
3.5. <i>Enchyalaena tomentosa</i>	48
4. OBJECTIFS DE L'ETUDE	50
CHAPITRE 2.....	62
VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DE METABOLITES FONCTIONNELS CHEZ LES HALOPHYTES SUAEDA MARITIMA, SARCOCORNIA QUINQUEFLORA, ATRIPLEX JUBATA, SALSOLA AUSTRALIS ET ENCHYLAENA TOMENTOSA, EN LIEN AVEC CELLE DE LEUR HABITAT.....	62

PARTIE 1.....	64
NATURAL HABITATS OF HALOPHYTES SUAEDA MARITIMA, SARCOCORNIA QUINQUEFLORA, ENCHYLAENA TOMENTOSA, ATRIPLEX JUBATA AND SALSOLA AUSTRALIS : SPATIO-TEMPORAL VARIABILITY OF SOILS' PHYSICO-CHEMICAL PROPERTIES.....	
ABSTRACT.....	65
1. INTRODUCTION	66
2. MATERIALS AND METHODS	67
2.1. Soil collects and pre-treatments	67
2.2. Texture	68
2.3. Electrical conductivity	69
2.4. Assimilable Phosphorus and Nitrogen	69
2.5. Cation-exchange capacity	71
2.6. Bioavailable Na, K and Mg.....	72
2.7. Trace elements	72
2.8. Statistical analysis	73
3. RESULTS	73
3.1. Inter-site variability	73
3.1.1. Bioavailable Na, K, Mg and assimilable P and N.....	75
3.1.2. Trace elements.....	76
3.1.3. Other physico-chemical parameters	77
3.1.4. Texture.....	78
3.2. Inter-season variability.....	79
3.2.1. Bioavailable Na, K, Mg and assimilable P and N.....	81
3.2.2. Trace elements.....	82
3.2.3. Other physico-chemical parameters	83
3.2.4. Texture.....	84
4. DISCUSSION.....	84
4.1. Spatio-temporal variability in soils hosting <i>Suaeda maritima</i> and <i>Sarcocornia quinqueflora</i>	84
4.2. Spatio-temporal variability in soils hosting <i>Atriplex jubata</i> and <i>Salsola australis</i>	86
4.3. Spatio-temporal variability in soils hosting <i>Enchytraea tomentosa</i>	87
CONCLUSION	88
REFERENCES	89
PARTIE 2.....	93
VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DE LA COMPOSITION EN MINERAUX ET EN ACIDES GRAS CHEZ LES HALOPHYTES SUAEDA MARITIMA, SARCOCORNIA QUINQUEFLORA, ENCHYLAENA TOMENTOSA, ATRIPLEX JUBATA ET SALSOLA AUSTRALIS.....	
RESUME	93
1. INTRODUCTION	94
2. MATERIEL ET METHODE.....	95
2.1. Collecte des plantes et prétraitements	95
2.2. Determination des profils en éléments essentiels	95
2.3. Détermination des profils en acides gras	95
2.4. Analyses statistiques.....	96
3. RESULTATS.....	96
3.1. Moyennes générales des teneurs élémentaires et profils acides gras	96
3.2. Variabilité inter-site des teneurs élémentaires et profils en acides gras	97
3.2.1. Éléments majeurs.....	99
3.2.2. Oligo-éléments.....	101
3.2.3. Acides gras	102

3.3. Variabilité temporelle des teneurs élémentaires et des profils en acides gras	103
3.3.1. Éléments majeurs.....	106
3.3.2. Oligo-éléments.....	106
3.3.3. Acides gras.....	107
3.4. Relations entre les teneurs élémentaires ou les profils en acides gras et le milieu édaphique.....	108
3.4.1. Éléments majeurs et oligo-éléments.....	109
3.4.2. Acides gras.....	110
4. DISCUSSION.....	111
4.1. Valeur nutritionnelle en éléments essentiels et en acides gras.....	111
4.1.1. Éléments majeurs.....	111
4.1.2. Oligo-éléments.....	112
4.1.3. Acides gras.....	114
4.2. Variabilités des teneurs élémentaires et des profils en acides gras	114
4.2.1. Teneurs élémentaires.....	114
4.2.2. Acides gras.....	116
RÉFÉRENCES	118
CONCLUSION ET PERSPECTIVES DU CHAPITRE	122
CHAPITRE 3.....	125
VARIABILITE EXPERIMENTALE DE LA CROISSANCE ET DE METABOLITES FONCTIONNELS CHEZ LES HALOPHYTES <i>SUAEDA MARITIMA</i>, <i>SARCOCORNIA QUINQUEFLORA</i>, <i>ATRIPLEX JUBATA</i>, <i>SALSOLA AUSTRALIS</i> ET <i>ENCHYLAENA TOMENTOSA</i>, EN LIEN AVEC LA SALINITE ET LA FORME DE NUTRITION AZOTEE DANS LEUR IRRIGATION	
	125
PARTIE 1.....	127
EFFECT OF SALINITY AND NITROGEN FORM ON GROWTH AND FATTY ACIDS IN HALOPHYTES <i>ATRIPLEX JUBATA</i> AND <i>SARCOCORNIA QUINQUEFLORA</i> IN A PERSPECTIVE OF BIOSALINE AGRICULTURE	
	127
HIGHLIGHTS	127
ABSTRACT.....	128
GRAPHICAL ABSTRACT	129
1. INTRODUCTION	129
2. MATERIALS AND METHODS	131
2.1. Reagents	131
2.2. Seedling collect, plant cultivation and multiplication.....	131
2.3. Combined salinity and nitrogen ratio experiment	131
2.3.1. Experimental design.....	131
2.3.2. Experimental measurements.....	132
2.3.4. Harvest and sample preparation of edible tissues.....	132
2.4. Determination of fatty acid profiles.....	133
2.5. Statistical analysis	133
3. RESULTS	134
3.1. Mean growth, water content and functional values for fatty acids.....	134
3.2. Influence of salinity and NO_3^- -N: NH_4^+ -N ratio on growth and functional values for fatty acids	134
3.2.1. Atriplex jubata	135
3.2.2. Sarcocornia quinqueflora.....	137
4. DISCUSSION.....	139
4.1. Mean growth, water content and functional values for fatty acids.....	139
4.2. Influence of salinity and NO_3^- -N: NH_4^+ -N ratio on salt-tolerance and N-nutrition	139
4.2.1. Atriplex jubata	140
4.2.2. Sarcocornia quinqueflora.....	140
4.3. Recommendations for biosaline agriculture at high salinity.....	141

4.3.1. Atriplex jubata	142
4.3.2. Sarcocornia quinqueflora.....	142
CONCLUSION	142
REFERENCES	143
PARTIE 2.....	148
EFFECT OF SALINITY AND NITROGEN FORM IN IRRIGATION WATER ON GROWTH, ANTIOXIDANTS AND FATTY ACIDS PROFILES IN HALOPHYTES SALSOLA AUSTRALIS, SUAEDA MARITIMA, AND ENCHYLAENA TOMENTOSA FOR A PERSPECTIVE OF BIOSALINE AGRICULTURE..... 148	
ABSTRACT:.....	148
1. INTRODUCTION	149
2. MATERIALS AND METHODES	151
2.1. Reagents	151
2.2. Seedling Collect, Plant Cultivation and Multiplication.....	151
2.3. Combined Salinity and Nitrogen Ratio Experiment	151
2.3.1. Experimental design	151
2.3.2. Experimental measurements.....	152
2.3.3. Harvest and sample preparation of leaves	152
2.4. Determination of Radical Scavenging Activity and Total Phenolic Compound Contents.....	153
2.4.1. Extraction procedure	153
2.4.2. DPPH• free radical scavenging activity.....	153
2.4.3. Total phenolic compounds (TPC) content.....	154
2.5. Determination of Fatty Acid Profiles.....	154
2.6. Statistical Analysis	155
3. RESULTS	155
3.1. Mean Growth and Functional Values for Fatty Acids and Antioxidants	155
3.2. Influence of Salinity and NO ₃ ⁻ -N:NH ₄ ⁺ -N Ratio on Growth and Functional Values for Fatty Acids and Antioxydants.....	156
3.2.1. Salsola australis.....	160
3.2.2. Suaeda maritima	161
3.2.3. Enchyalaena tomentosa.....	161
4. DISCUSSION.....	162
4.1. Mean Growth and Functional Values for Antioxidants and Fatty Acids	162
4.2. Influence of Salinity and NO ₃ ⁻ -N:NH ₄ ⁺ -N Ratio on Salt-Tolerance and N-Nutrition	163
4.2.1. Salsola australis.....	163
4.2.2. Suaeda maritima	164
4.2.3. Enchyalaena tomentosa.....	165
5. CONCLUSIONS.....	166
CONCLUSION GENERALE.....	173
TABLES SUPPLEMENTAIRES	178
FIGURES SUPPLEMENTAIRES	188

Liste des Figures

Figure 1. Les différentes stratégies ioniques des plantes pour faire face à l'environnement salin (i) l'exclusion (chez toutes les plantes) (ii) la séquestration vacuolaire au sein de tissus succulents et (iii) la séquestration vacuolaire au sein de tissus spécialisés. Modifié d'après Shabala et al., 2014. **Chapitre 1**

Figure 2. Régulations tissu-spécifiques des flux de Na⁺ dans les cellules végétales. D'après Arbelet-Bonni et al. (2019). **Chapitre 1**

Figure 3. Rôles multiples des acides gras insaturés C18 lors d'un stress. D'après He and Ding, (2020). Des exemples non exhaustifs de dérivés correspondants sont présentés. «X» représente le groupe principal des acylglycérols. **Chapitre 1**

Figure 4. **a.** Photographie d'*Atriplex jubata* en milieu naturel (Bourake Ouest, Nouvelle-Calédonie). **b.** Photographie de ses rameaux végétatifs permettant d'observer ses feuilles opposées décussées bleu-argentées. **c.** Photographie de ses rameaux fertiles aux stades d'inflorescence ou de fructification faisant apparaître les épis de fleurs et/ou d'akènes enveloppés (par des bractées fusionnées) situés à l'extrémité des tiges. **d.** Photographie de l'une de ses feuilles, de forme hastée-obtuse. Photographies personnelles ou modifiées d'après Colette, (2019). **Chapitre 1**

Figure 5. **a.** Photographie de *Sarcocornia quinqueflora* en milieu naturel (Dumbéa, Nouvelle-Calédonie), à marée haute. **b.** Photographie de ses rameaux végétatifs (érigés ou décombants), permettant d'observer ses tiges succulentes à feuilles embrassantes. **c.** Photographie de ses rameaux fertiles faisant apparaître les épis de cymules situés à l'extrémité des tiges, et les écoussons floraux desquels sortent les étamines des fleurs réduites. **d.** Photographies de germinations spontanées sur les tiges de l'un de ses plants mère. Photographies personnelles ou modifiées d'après Colette, (2019). Dessins d'une fleur réduite et d'une graine pubescente d'après Jessop and Toelken, (1986). **Chapitre 1**

Figure 6. **a.** Photographie de *Suaeda maritima* en milieu naturel (Dumbéa, Nouvelle-Calédonie) à marée haute. **b.** Photographie de ses rameaux végétatifs permettant d'observer ses feuilles succulentes linéaires colorées. **c.** Photographie de l'un de ses rameaux fertiles au stade d'inflorescence faisant apparaître les groupements de fleurs subsessiles. **d.** Photographie de ses fruits (recouvert d'un périanthe) et graines. Photographies personnelles ou modifiées d'après Colette, (2019) ou modifiées d'après Western Australian Herbarium, (1998). **Chapitre 1**

Figure 7. **a.** Photographie de *Salsola australis* en milieu naturel (Uitoe, Nouvelle-Calédonie). **b.** Photographie de ses rameaux végétatifs permettant d'observer ses feuilles et sa tige striée de rouge. **c.** Photographie de l'un de ses rameaux fertiles au stade d'inflorescence faisant apparaître les groupements de fleurs à l'aisselle de bractées spiniformes. **d.** Photographie de l'un de ses rameaux fertiles au stade d'infructescence et de l'un de ses fruits (recouvert d'un périanthe et renfermant une graine). Photographies personnelles ou modifiées d'après Colette, (2019). **Chapitre 1**

Figure 8. **a.** Photographie d'*Enchytraea tomentosa* en milieu naturel (Ouano, Nouvelle-Calédonie). **b.** Photographie de ses rameaux végétatifs permettant d'observer ses feuilles succulentes groupées. **c.** Photographie de l'un de ses rameaux fertiles au stade d'infructescence faisant apparaître les fruits à différents stades de maturité. **d.** Photographie de l'un de ses fruits, mature, lobé, sur l'un de ses rameaux fertiles et radiographie de la graine qu'il renferme. Photographies personnelles ou modifiées d'après Colette, (2019). **Chapitre 1**

Figure 9. Sampling strategy by species showing subsamples of soils for each study. **Chapitre 2, partie 1**

Figure 10. DCA graphic of canonical discriminant analysis for the «Site» factor, for bioavailable Na, K, Mg and assimilable P and N in soils. There are 24 subgroups, where letters are sites («D» = Dumbea, «DI» = Ducos islet, «EB» = East Bourake, «F1» = Franko 1, «F2» = Franko 2, «FAO 1» = FAO 1, «FAO 2» = FAO 2, «FAO 3» = FAO 3, «LI» = Longue islet, «M» = Moindou, «MI» = Mathieu islet, «NB1» = North Bourake 1, «NB2» = North Bourake 2, «O1» = Ouano 1, «O2» = Ouano 2, «O3» = Ouano 3, «P» = Pindai, «PO1» = Port Ouenghi 1, «PO2» = Port Ouenghi 2, «PUI» = Puen islet, «SV» = St Vincent, «T» = Tontouta, «U» = Uitoe, «WB» = West Bourake). Centroids of each group are indicated by the «+» symbol. Habitat is surrounded by dotted lines (...) for *Enchytraea tomentosa*, by dashed lines (--) for *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora* and by dots and dashes (-.-) for *Atriplex jubata* and *Salsola australis*. **Chapitre 2, partie 1**

Figure 11. DCA graphic of canonical discriminant analysis for the «Site» factor, for trace elements in soils. There are 24 subgroups, where letters are sites. Centroids of each group are indicated by the «+» symbol. **Chapitre 2, partie 1**

Figure 12. DCA graphic of canonical discriminant analysis for the «Site» factor for a set of major physico-chemical parameters in natural soils of species. There are 24 subgroups, where letters are sites. Centroids of each group are indicated by the «+» symbol. Habitat is surrounded by dotted lines (...) for *Enchytraea tomentosa*, by dashed lines (--) for *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora* and by dots and dashes (-.-) for *Atriplex jubata* and *Salsola australis*. **Chapitre 2, partie 1**

Figure 13. DCA graphic of canonical discriminant analysis for the «Month*Location» factor, for bioavailable Na, K, Mg and assimilable P and N in soils. There are 12 subgroups, where «May», «July», «October» and «January» are months and «O1», «O2» and «O3» are Ouano 1, Ouano 2 and Ouano 3 locations respectively. Centroids of each group are indicated by the «+» symbol. **Chapitre 2, partie 1**

Figure 14. DCA graphic of canonical discriminant analysis for the «Month*Location» factor, for trace elements in soils. There are 12 subgroups, where «May», «July», «October» and «January» are months and «O1», «O2» and «O3» are Ouano 1, Ouano 2 and Ouano 3 locations respectively. Centroids of each group are indicated by the «+» symbol. **Chapitre 2, partie 1**

Figure 15. DCA graphic of canonical discriminant analysis for the «Month*Location» factor, for physico-chemical parameters in soils. There are 12 subgroups, where «May», «July», «October» and «January» are months and «O1», «O2» and «O3» are Ouano 1, Ouano 2 and Ouano 3 locations respectively. Centroids of each group are indicated by the «+» symbol. **Chapitre 2, partie 1**

Figure 16 Graphique DCA de l'analyse canonique discriminante sur le facteur « site*espèce », pour les teneurs en élément majeurs Ca, K, Mg, Na, P et S des tissus comestibles. Il y a 36 groupes identifiés par le site («D» = Dumbea, «DI» = îlot Ducos, «EB» = Bourake Est, «F1» = Franko 1, «F2» = Franko 2, «FAO 1» = FAO 1, «FAO 2» = FAO 2, «FAO 3» = FAO 3, «LI» = îlot Longue, «M» = Moindou, «MI» = îlot Mathieu, «NB1» = Bourake Nord 1, «NB2» = Bourake Nord 2, «O1» = Ouano 1, «O2» = Ouano 2, «O3» = Ouano 3, «P» = Pindai, «PO1» = Port Ouenghi 1, «PO2» = Port Ouenghi 2, «PUI» = îlot Puen, «SV» = St Vincent, «T» = Tontouta, «U» = Uitoe, «WB» = Bourake Ouest) et par l'espèce (« Sm » = *Suaeda maritima*, « Sq » = *Sarcocornia quinqueflora*, « Et » = *Enchytraea tomentosa*, « Aj » = *Atriplex jubata*, « Sa » = *Salsola australis*). Les centroïdes de chaque groupe sont indiqués par le symbole « + ». **Chapitre 2, partie 2**

Figure 17. Graphique DCA de l'analyse canonique discriminante sur le facteur « site*espèce », pour les teneurs en oligo-éléments Al, Fe, Mn et Ni des tissus comestibles. Il y a 36 groupes identifiés par le site («D» = Dumbea, «DI» = îlot Ducos, «EB» = Bourake Est, «F1» = Franko 1, «F2» = Franko 2, «FAO 1» = FAO 1, «FAO 2» = FAO 2, «FAO 3» = FAO 3, «LI» = îlot Longue, «M» = Moindou, «MI» = îlot Mathieu, «NB1» = Bourake Nord 1, «NB2» = Bourake Nord 2, «O1» = Ouano 1, «O2» = Ouano 2, «O3» = Ouano 3, «P» = Pindai, «PO1» = Port Ouenghi 1, «PO2» = Port Ouenghi 2, «PUI» = îlot Puen, «SV» = St Vincent, «T» = Tontouta, «U» = Uitoe, «WB» = Bourake Ouest) et par l'espèce (« Sm » = *Suaeda maritima*, « Sq » = *Sarcocornia quinqueflora*, « Et » = *Enchytraea tomentosa*, « Aj » = *Atriplex jubata*, « Sa » = *Salsola australis*). Les centroïdes de chaque groupe sont indiqués par le symbole « + ». **Chapitre 2, partie 2**

Figure 18. Graphique DCA de l'analyse canonique discriminante sur le facteur « site*espèce », pour les profils en acide gras des tissus comestibles. Il y a 36 groupes identifiés par le site («D» = Dumbea, «DI» = îlot Ducos, «EB» = Bourake Est, «F1» = Franko 1, «F2» = Franko 2, «FAO 1» = FAO 1, «FAO 2» = FAO 2, «FAO 3» = FAO 3, «LI» = îlot Longue, «M» = Moindou, «MI» = îlot Mathieu, «NB1» = Bourake Nord 1, «NB2» = Bourake Nord 2, «O1» = Ouano 1, «O2» = Ouano 2, «O3» = Ouano 3, «P» = Pindai, «PO1» = Port Ouenghi 1, «PO2» = Port Ouenghi 2, «PUI» = îlot Puen, «SV» = St Vincent, «T» = Tontouta, «U» = Uitoe, «WB» = Bourake Ouest) et par l'espèce (« Sm » = *Suaeda maritima*, « Sq » = *Sarcocornia quinqueflora*, « Et » = *Enchytraea tomentosa*, « Aj » = *Atriplex jubata*, « Sa » = *Salsola australis*). Les centroïdes de chaque groupe sont indiqués par le symbole « + ». **Chapitre 2, partie 2**

Figure 19. Graphique DCA de l'analyse canonique discriminante sur le facteur « mois*espèce », pour les teneurs en élément majeurs Ca, K, Mg, Na, P et S des tissus comestibles. Il y a 20 groupes identifiés par le « mois » («M» = Mai, «Ju» = Juillet, «O» = Octobre, «Ja» = Janvier) et par l'espèce (« Sm » = *Suaeda maritima*, « Sq » = *Sarcocornia quinqueflora*, « Et » = *Enchytraea tomentosa*, « Aj » = *Atriplex jubata*, « Sa » = *Salsola australis*). Les centroïdes de chaque groupe sont indiqués par le symbole « + ». **Chapitre 2, partie 2**

Figure 20. Graphique DCA de l'analyse canonique discriminante sur le facteur « mois*espèce », pour les teneurs en oligo-éléments Al, Fe, Mn et Ni des tissus comestibles. Il y a 20 groupes identifiés par le « mois » («M» = Mai, «Ju» = Juillet, «O» = Octobre, «Ja» = Janvier) et par l'espèce (« Sm » = *Suaeda maritima*, « Sq » = *Sarcocornia quinqueflora*, « Et » = *Enchytraea tomentosa*, « Aj » = *Atriplex jubata*, « Sa » = *Salsola australis*). Les centroïdes de chaque groupe sont indiqués par le symbole « + ». **Chapitre 2, partie 2**

Figure 21. Graphique DCA de l'analyse canonique discriminante sur le facteur « mois*espèce », pour les profils en acides gras des tissus comestibles. Il y a 20 groupes identifiés par le « mois » («M» = Mai, «Ju» = Juillet, «O» = Octobre, «Ja» = Janvier) et par l'espèce (« Sm » = *Suaeda maritima*, « Sq » = *Sarcocornia quinqueflora*, « Et » = *Enchytraea tomentosa*, « Aj » = *Atriplex jubata*, « Sa » = *Salsola australis*). Les centroïdes de chaque groupe sont indiqués par le symbole « + ». **Chapitre 2, partie 2**

Figure 22. Multiple comparisons of relative growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content (%WW), total fatty acid (TFA) content (mg gdw^{-1}), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Atriplex jubata*, between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. For each variable, values with the same letters are not significantly different between treatments (p-value < 0.05). Data are mean±SD (n=3). **Chapitre 3, partie 1**

Figure 23. Multiple comparisons of relative growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content (%WW), total fatty acid (TFA) content (mg gdw^{-1}), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Sarcocornia quinqueflora*, between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. For each variable, values with the same letters are not significantly different between treatments (p-value < 0.05). Data are mean±SD (n=3). **Chapitre 3, partie 1**

Figure 24. Multiple comparisons of relative growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content (%WW), antioxidant activity index (AAI), total phenolic compound (TPC) content (mg GAE gdw^{-1}), total fatty acid (TFA) content (mg gdw^{-1}), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Salsola australis*, between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. For each variable, values with the same letters are not significantly different between treatments (p-value < 0.05). Data are mean±SD (n=3). **Chapitre 3, partie 2**

Figure 25. Multiple comparisons of relative growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content (%WW), antioxidant activity index (AAI), total phenolic compound (TPC) content ($\text{mg}_{\text{GAE}} \text{ g}^{-1}$), total fatty acid (TFA) content (mg g^{-1}), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Suaeda maritima*, between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. For each variable, values with the same letters are not significantly different between treatments ($p\text{-value} < 0.05$). Data are mean \pm SD ($n=3$). **Chapitre 3, partie 2**

Figure 26. Multiple comparisons of relative growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content (%WW), antioxidant activity index (AAI), total phenolic compound (TPC) content ($\text{mg}_{\text{GAE}} \text{ g}^{-1}$), total fatty acid (TFA) content (mg g^{-1}), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Enchytraea tomentosa*, between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. For each variable, values with the same letters are not significantly different between treatments ($p\text{-value} < 0.05$). Data are mean \pm SD ($n=3$). **Chapitre 3, partie 2**

Figure S1. Satellite map of section of New Caledonia (© 2020 © Google), cross-referenced with the geographical coordinates of the sampling sites for the five species. **Chapitre 2**

Figure S2. Morpho-pedological map of New Caledonia at 1:200 000 by Podwojewski and Beaudou, (1987), according to the past French soil classification (CPCS, 1967), cross checked with the geographical coordinates for the five species.

Figure S3. Soil texture according to the 5 species (on all sites and all seasons). **Chapitre 2, partie 1**

Figure S4. Pair-wise correlation analysis for edaphic variable during site study. Red values highlight negative correlations and blue values highlight positive correlations. Color intensity highlight correlation strengths. Black values are p-values. **Chapitre 2, partie 1**.

Figure S5. Pair-wise correlation analysis for edaphic variable during seasonal study. Red values highlight negative correlations and blue values highlight positive correlations. Color intensity highlight correlation strengths. Black values are p-values. **Chapitre 2, partie 1**.

Figure S6. Experimental design of combined salinity and nitrogen ratio experiment on halophytes *Atriplex jubata* and *Sarcocornia quinqueflora*. **Chapitre 3, partie 1**

Figure S7. Experimental design of combined salinity and nitrogen ratio experiment on halophytes *Salsola australis*, *Suaeda maritima* and *Enchytraea tomentosa*. **Chapitre 3, partie 1**

Liste des Tables

Table 1. Soil bioavailable Na, K, Mg, Fe, Mn, Ni and Pb ($\text{cmol}^{(+)} \text{kg}^{-1}$), assimilable P and N (mg kg^{-1}), electrical conductivity EC (mS cm^{-1}), cation exchange capacity CEC ($\text{cmol}^{(+)} \text{kg}^{-1}$), humidity (%_{DW}), pH, redox potential (mV) and texture (%) for the 24 sites. **Chapitre 2, partie 1**

Table 2. One-way MANOVA with the «Site» factor on three groups of edaphic variables. **Chapitre 2, partie 1**

Table 3. Soil bioavailable Na, K, Mg, Fe, Mn, Ni, Pb ($\text{cmol}^{(+)} \text{kg}^{-1}$), assimilable P and N (mg kg^{-1}), electrical conductivity EC (mS cm^{-1}), cation exchange capacity CEC ($\text{cmol}^{(+)} \text{kg}^{-1}$), humidity (%_{DW}), pH, redox potential (mV) and texture (%) for months and locations. **Chapitre 2, partie 1**

Table 4. One-way MANOVA with the «Month*Location» factor on three groups of edaphic variables. **Chapitre 2, partie 1**

Table 5. Moyennes générales des teneurs élémentaires ($\text{mg g}_{\text{WW}}^{-1}$) dans les feuilles/tiges chaque espèce, tous suivis confondus. **Chapitre 2, partie 2**

Table 6. Moyennes générales des teneurs en acides gras majeurs et totaux ($\text{mg g}_{\text{WW}}^{-1}$) et des rapports PUFA:SFA et n-6:n-3 dans les feuilles/tiges de chaque espèce, tous suivis confondus. **Chapitre 2, partie 2**

Table 7. One-way MANOVA with the « site*espèce » factor on three groups of edaphic variables. **Chapitre 2, partie 2**

Table 8. Teneurs élémentaires ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$) des tissus comestibles des espèces selon les sites : élément majeurs (Ca, Mg, P, K, Na, S), et en oligo-éléments (Al, Fe, Mn, Ni). **Chapitre 2, partie 2**

Table 9. Profils en acides gras des tissus comestibles de chaque espèce selon les sites : teneurs ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$) en acide palmitique 16:0, acide stéarique 18:0, acide oléique 18:1n-9, acide linoléique 18:2n-6 et en acide α -linolénique 18:3n-3; teneurs en acides gras totaux TFA ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$ et $\text{mg g}_{\text{WW}}^{-1}$) et rapports PUFA:SFA et n-6:n-3. **Chapitre 2, partie 2**

Table 10. One-way MANOVA with the « mois*espèce » factor on three groups of edaphic variables. **Chapitre 2, partie 2**

Table 11. Teneurs élémentaires ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$) des tissus comestibles des espèces selon les mois : élément majeurs (Ca, Mg, P, K, Na, S), et en oligo-éléments (Al, Fe, Mn, Ni). **Chapitre 2, partie 2**

Table 12. Profils en acides gras des tissus comestibles de chaque espèce selon les mois : teneurs ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$) en acide palmitique 16:0, acide stéarique 18:0, acide oléique 18:1n-9, acide linoléique 18:2n-6 et en acide α -linolénique 18:3n-3; teneurs en acides gras totaux TFA ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$ et $\text{mg g}_{\text{WW}}^{-1}$) ; et rapports PUFA:SFA et n-6:n-3. **Chapitre 2, partie 2**

Table 13. Salinity and N-ratio (NO_3^- -N:NH₄⁺-N) used in combined treatments. **a.** Specific salinities (mM NaCl equivalent) for *Atriplex jubata* and *Sarcocornia quinqueflora*. **b.** Macronutrient compositions (mM) in the five N-ratio irrigations. **Chapitre 3, partie 1**

Table 14. Total fatty acid TFA content ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$) and proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3) and of fatty acids classes (saturated SFA, monounsaturated MUFA, polyunsaturated PUFA and unknown) in leaves of *Atriplex jubata* and *Sarcocornia quinqueflora*, on all treatments. **Chapitre 3, partie 1**

Table 15. Multiple comparisons of relative growth rate RGR ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content WC (%_{WW}), total fatty acid TFA content ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in **a.** *Atriplex jubata* and **b.** *Sarcocornia quinqueflora* according to salinities (control, moderate or high) and N-ratios (NO_3^- -N:NH₄⁺-N). **Chapitre 3, partie 1**

Table 16. Salinity and N-ratio (NO_3^- -N:NH₄⁺-N) used in combined treatments. **a.** Specific salinities (mM NaCl equivalent) for *Salsola australis*, *Suaeda maritima* and *Enchytraea tomentosa*. **b.** Macronutrient compositions (mM) in the five N-ratio irrigations. **Chapitre 3, partie 2**

Table 17. Mean total fatty acid (TFA) content ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$) and proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3) and of fatty acids classes (saturated SFA, monounsaturated MUFA, polyunsaturated PUFA and unknown) in leaves of *Salsola australis*, *Suaeda maritima* and *Enchytraea tomentosa*, on all treatments. **Chapitre 3, partie 2**

Table 18. Multiple comparisons of relative growth rate RGR ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content WC (%_{WW}), antioxidant activity index AAI, total phenolic compounds TPC content ($\text{mg}_{\text{GAE}} \text{ g}_{\text{DW}}^{-1}$), total fatty acid TFA content ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$), ratio of polyunsaturated on saturated fatty acids (PUFA:SFA) and ratio of omega 6 on omega 3 fatty acids (n-6:n-3) in **(a)** *Salsola australis*, **(b)** *Suaeda maritima* and **(c)** *Enchytraea tomentosa* according to salinities (control, moderate or high) and N-ratios (NO_3^- -N:NH₄⁺-N). **Chapitre 3, partie 2**

Table S1. Coefficients of total canonical structure of the first three canonical functions and variation explained by each vector variable for the «Site» factor for each group of variables. **Chapitre 2, partie 1.**

Table S2. Coefficients of total canonical structure of the first three canonical functions and variation explained by each vector variable for the «Month*Location» factor for each group of variables. **Chapitre 2, partie 1**

Table S3. Coefficients de la structure canonique totale des trois premières fonctions canoniques et variation expliquée par chaque variable vectorielle pour le facteur «site*espèce» et pour chaque groupe de variables. **Chapitre 2, partie 2**

Table S4. Coefficients de la structure canonique totale des trois premières fonctions canoniques et variation expliquée par chaque variable vectorielle pour le facteur «mois*espèce» et pour chaque groupe de variables. **Chapitre 2, partie 2**

Table S5. Mean proportions of all fatty acids and fatty acid classes (%TFA) in edibles tissues of *Atriplex jubata* and *Sarcocornia quinqueflora* after one-month experiment under different salinities (control, moderate, high) and N-ratios (NO_3^- :N:NH $_4^+$ -N) in irrigation. Data are mean \pm SD on all combined treatments, n=45. **Chapitre 3, partie 1**

Table S6. Two-way ANOVA on rank to determine significant variations of relative growth rate RGR (mg g day $^{-1}$), water content WC (%WW), total fatty acid TFA content (mg gdw $^{-1}$), proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3), double bond index DBI and PUFA:SFA ratio, in *Atriplex jubata* and *Sarcocornia quinqueflora*, according to salinity (control, moderate, high), N-ratio (NO_3^- :N:NH $_4^+$ -N) and Salinity:N-ratio interaction. **Chapitre 3, partie 1**

Table S7. Multiple comparisons of relative growth rate RGR (mg g day $^{-1}$), water content WC (%WW), total fatty acid (TFA) content (mg gdw $^{-1}$), proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Atriplex jubata* between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. **Chapitre 3, partie 1**

Table S8. Multiple comparisons of relative growth rate RGR (mg g day $^{-1}$), water content WC (%WW), total fatty acid (TFA) content (mg gdw $^{-1}$), proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Sarcocornia quinqueflora* between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. **Chapitre 3, partie 1**

Table S9. Mean proportions of all fatty acids and fatty acid classes (%TFA) in edibles tissues of *Salsola australis*, *Suaeda maritima* and *Enchylaena tomentosa* after one-month experiment under different salinities (control, moderate, high) and N-ratios (NO_3^- :N:NH $_4^+$ -N) in irrigation. Data are mean \pm SD on all combined treatments, n=45. **Chapitre 3, partie 2**

Table S10. Two-way ANOVA on rank to determine significant variations of relative growth rate RGR (mg g day $^{-1}$), water content WC (%WW), antioxidant activity index AAI, total phenolic compounds TPC content (mg_{GAE} gdw $^{-1}$), total fatty acid TFA content (mg gdw $^{-1}$), proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3), double bond index DBI and PUFA:SFA ratio, in *Salsola australis*, *Suaeda maritima* and *Enchylaena tomentosa*, according to salinity (control, moderate, high), N-ratio (NO_3^- :N:NH $_4^+$ -N) and Salinity:N-ratio interaction. **Chapitre 3, partie 2**

Table S11. Multiple comparisons of relative growth rate (mg g day $^{-1}$), water content (%ww), antioxidant activity index (AAI), total phenolic compound (TPC) content (mg_{GAE} gdw $^{-1}$), total fatty acid (TFA) content (mg gdw $^{-1}$), proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Salsola australis* between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. **Chapitre 3, partie 2**

Table S12. Multiple comparisons of relative growth rate (mg g day $^{-1}$), water content (%ww), antioxidant activity index (AAI), total phenolic compound (TPC) content (mg_{GAE} gdw $^{-1}$), total fatty acid (TFA) content (mg gdw $^{-1}$), proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Suaeda maritima* between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. **Chapitre 3, partie 2**

Table S13. Multiple comparisons of relative growth rate (mg g day $^{-1}$), water content (%ww), antioxidant activity index (AAI), total phenolic compound (TPC) content (mg_{GAE} gdw $^{-1}$), total fatty acid (TFA) content (mg gdw $^{-1}$), proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Enchylaena tomentosa* between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. **Chapitre 3, partie**

Liste des abréviations

- 2,2-diphényl-1-picrylhydrazyle **DPPH**
Acide γ aminobutyrique **GABA**
Acide gras polyinsaturé de type oméga 3, 6 et 9 **n-3, n-6 et n-9**
Acide palmitique **16:0**
Acide stéarique **18:0**
Acide oléique **18:1n-9**
Acide linoléique **18:2n-6**
Acide α -linolénique **18:3n-3**
Adequate intakes **AI**
Antioxidant activity index **AAI**
Ascorbate réduit/oxydé **ASC/DHA**
Cation exchange capacity **CEC**
Dietary Reference Intake **DRI**
Diméthylsulphoniopropionate **DMSP**
Discriminant Canonical Analysis **DCA**
Dose hebdomadaire tolérable **DHT**
Double bond index **DBI**
Dry/Wet weight **DW/WW**
Electrical conductivity **EC**
Epithelial bladder cells **EBC**
Residual humidity factor **Fh**
Fatty acids **FA**
Gallic acid equivalent **GAE**
Glutathion réduit/oxydé **GSH/GSSG**
 H^+ -ATP synthase plasmatische **H⁺-ATPase**
 H^+ -ATP synthase vacuolaire **V-ATPase**
Half maximal inhibitory concentration **IC50**
High-affinity K transporter **HKT**
Low-density lipoprotein-cholesterol **LDL-C**
Monounsaturated fatty acids **MUFA**
Multivariate analyze of variance **MANOVA**
Na⁺/H⁺ exchangers **NHX**
Nicotinamide adénine dinucléotide phosphate oxydé/réduit **NADP/NADPH**
Nonselective cation channels **NSCC**
Photosystèmes I et II **PSI et PSII**

Polyunsaturated fatty acids **PUFA**
Pyrophosphatase tonoplastique **V-PPiase**
Radical oxygen species **ROS**
Recommended Dietary Allowances **RDA**
Relative growth rate **RGR**
Saturated fatty acids **SFA**
Sélectivité $K^+ : Na^+$ **SK:Na net**
Salt overly sensitive **SOS**
Sodium absorption rate **SAR**
Sulfoquinovosyldiacylglycérol **SQDG**
Total fatty acid **TFA**
Total phenolic compound **TPC**
Very long chain fatty acids **VLCFA**
Upper Limit **UL**
Water content **WC**

Introduction Générale

La société contemporaine se positionne de plus en plus vers une demande de productions végétales alliant qualité, économie et écoresponsabilité. Dans ce contexte, la diminution globale des ressources en eau douce et en terre arables non salinisées à travers le monde, a conduit à l'essor mondial de cultures biosalines, à partir de plantes « halophytes » capables de réaliser l'intégralité de leur cycle de vie en conditions salines. En exploitant les sols et eaux salinisés, ces cultures halophytes permettent de réduire notre empreinte sur l'eau et les terres des territoires (Ventura et al., 2015). Ces systèmes proposent ainsi une offre de production végétale responsable, avec de nombreuses applications : agro-alimentaire, médecine, cosmétique, phytostabilisation, phytoremédiation, bioénergies, etc. (Abideen et al., 2012; Glenn et al., 2013; Karakaş et al., 2017). En agro-alimentaire, l'attrait pour l'agriculture biosaline réside également dans la qualité de ses productions. En effet, de nombreuses plantes halophytes sont connues pour avoir une haute valeur nutritionnelle et thérapeutique (« valeur fonctionnelle ») qui réside dans la combinaison de teneurs élevées en acides gras polyinsaturés oméga 3 (n-3) et oméga 6 (n-6), composés antioxydants, composés osmoprotecteurs et vitamines (Al-Tohamy et al., 2018; Ksouri et al., 2012; Meot-Duros et al., 2008; Petropoulos et al., 2018; Shahidi and Naczk, 1995; Ventura et al., 2011). La présence naturelle d'un important pool de métabolites chez les halophytes pourrait être liée à leurs conditions extrêmes de croissance (Boestfleisch et al., 2014; Nikalje et al., 2018). Le statut écophysiologique des plantes est toutefois un déterminant bien connu de leur croissance et de leur composition (Boestfleisch et al., 2014; Ivanova et al. 2006 ; Rozentsvet et al., 2014; Ventura et al., 2015). Si, le pool de métabolites lié aux multiples stress est généralement naturellement plus important chez les halophytes que chez la plupart des autres plantes, leur croissance dans des conditions non optimales peut entraîner des modifications quantitatives et/ou qualitatives en ces métabolites fonctionnels dans les tissus (Boestfleisch et al., 2014; Ksouri et al., 2012; Ventura et al., 2011).

L'agriculture biosaline est méconnue en Nouvelle-Calédonie. Ce territoire ultra-marin français dispose pourtant d'atouts considérables à la mise en place de cette activité, en termes de surfaces disponibles, climat et biodiversité mais également en termes de synergie possible avec les activités locales. Il dispose par exemple d'une activité crevetticole de qualité, ancrée et maîtrisée depuis plusieurs décennies, qui pourrait tirer bénéfice d'une coordination entre les deux activités (Costa et al., 2014; Ventura et al., 2015). L'ouverture de nouvelles perspectives pour les agriculteurs et aquaculteurs calédoniens et la création d'emplois conséquente serait encouragée par de tels développements. En outre, l'insularité du territoire en fait l'une des cibles premières des effets des changements climatiques. Les pénuries d'eau douce, les périodes de sécheresse et les pertes de surfaces arables liées à la montée des océans et à la salinisation des terrains de bord de mer sont vouées à s'y intensifier au cours des prochaines années. En raison du caractère économique et résilient des systèmes biosalins, ceux-ci constituent une solution prometteuse à apporter en Nouvelle-Calédonie pour l'augmentation de son autosuffisance alimentaire, la diminution de sa dépendance aux importations et l'amélioration de sa réponse aux changements futurs attendus.

Ce travail de thèse s'inscrit dans un projet général de recherche sous l'égide de l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la MER (IFREMER), de l'Institut de Sciences Exactes et Appliquées (ISEA) de l'Université de la Nouvelle-Calédonie (UNC), de l'Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC) et du laboratoire des sciences de l'environnement marin (LEMAR). Il a vocation à poser les bases de l'agriculture biosaline en Nouvelle-Calédonie à partir d'une flore native potentielle sélectionnée sur le territoire (Poupart et al., 2013). L'objectif spécifique de ce travail de thèse a été d'évaluer les variations quantitatives et qualitatives en métabolites fonctionnels d'intérêt dans les tissus comestibles de cinq de ces espèces à potentiel agro-alimentaire selon les modifications, naturelles ou contrôlées, de leur milieu de croissance: *Enchytraea tomentosa* R.Br. (APNI) ; *Salsola australis* R.Br. (APNI) ; *Suaeda maritima* (L.) Dumort (Munzinger et al., 2020) ; *Sarcocornia quinqueflora* (Bunge ex Ung.-Sternb.) A.J.Scott (APNI) et *Atriplex jubata* S. Moore (INPN), toutes appartenant à la famille des *Amaranthaceae*.

Dans le contexte particulier de l'environnement pédo-climatique néo-calédonien, nous ne disposons que de peu de connaissances sur l'écophysiologie de ces 5 espèces d'intérêt. L'amélioration de notre compréhension de leur croissance, nutrition et changements métaboliques, en lien avec leur environnement, sont les fondamentaux à acquérir pour définir leur potentiel agricole localement.

Ce travail a eu pour objectif principal, l'étude de la croissance et/ou de la valeur fonctionnelle en métabolites fonctionnels d'intérêt dans les tissus comestibles de ces plantes, en lien avec les modifications - naturelles ou contrôlées - de leur milieu de croissance.

Le premier chapitre dresse l'état de l'art concernant la capacité de résistance au sel chez les plantes halophytes, l'exploitation de cette capacité en agriculture biosaline et le potentiel des cinq espèces candidates de Nouvelle-Calédonie pour le développement de cette activité sur ce territoire.

Le second chapitre présente la variabilité en métabolites fonctionnels chez ces cinq espèces, en lien avec les variations physico-chimiques de leur habitat, à la fois spatiales (suivi inter-site) et temporelles (suivi saisonnier). Dans ce contexte, un focus est réalisé sur les compositions naturelles des espèces en éléments essentiels et en acides gras. La connaissance de ces écotypes *in situ* est vouée à être utilisée pour leur sélection agronomique. Celle de leur habitat permettra d'anticiper et d'ajuster au mieux les contraintes de culture au sein des futurs systèmes agricoles. A notre connaissance, il n'existe pas localement de tels indicateurs adaptés à ces milieux et à ces espèces.

L'anticipation de contraintes agronomiques requiert également la mise en œuvre d'études *ex situ*, pour appréhender certains besoins spécifiques des espèces. Celles-ci permettent de déterminer des traitements compromis pour optimiser la croissance et la qualité biochimique des espèces. Ceci a fait l'objet du troisième chapitre. Ce dernier aborde la variabilité expérimentale de la croissance et des composants fonctionnels chez ces espèces, à travers la modulation de la salinité et de la forme de nutriments azotés apportés à leur milieu. Dans ce contexte, un focus est réalisé sur les compositions des espèces en acides gras et en antioxydants.

Les retombées de ce travail sont tout d'abord scientifiques, puisqu'il permet d'améliorer les connaissances sur l'écophysiologie de ces espèces indigènes voire endémiques de Nouvelle-Calédonie, jusqu'à aujourd'hui méconnues. La conduite d'essais de domestication à plus large échelle, en amont du développement d'une filière d'agriculture biosaline en Nouvelle-Calédonie, ne saurait être envisagée sans ces connaissances. En particulier, leur réponse au facteur salinité et azote, qui est un élément déterminant pour leur implantation en parcelles à substratum salé. Plusieurs liens entre leur écophysiologie et leurs compositions en composés fonctionnels d'intérêt ont également pu être établis.

Les données fondamentales issues de ce travail permettront ainsi d'envisager les meilleurs compromis lors de leur mise en culture en matière de productivité de biomasse mais également de qualité biochimique.

Chapitre 1

État de l'art : problématiques, contexte et objectifs

1. Problématique : la salinisation des systèmes agricoles

1.1. L'expansion mondiale de la salinisation des systèmes agricoles

L'eau douce disponible pour les besoins humains représente moins de 1% de l'eau mondiale. Sa rareté est d'autant plus amplifiée en raison de la disparité entre sa répartition géographique et celle de la population humaine (Ventura et al., 2015). L'agriculture doit concurrencer les usages domestiques et industriels de cette eau douce et celle-ci, souhaitée de bonne qualité, devient rapidement une ressource limitée et coûteuse (Rozema and Flowers, 2008). En outre, l'utilisation inadéquate de cette ressource est à l'origine de l'expansion des sols salinisés en agriculture, un phénomène qui prend de l'ampleur à l'échelle mondiale ([FAO](#)). Plusieurs pratiques agricoles abusives sont mises en cause dans la naissance de ce phénomène comme la sur-irrigation, le mauvais drainage des sols ou encore l'utilisation de fertilisants ou d'amendements (Carillo et al., 2011; Nikalje et al., 2018; Ventura et al., 2015). La salinisation est un processus complexe impliquant le mouvement des sels et de l'eau dans les sols au cours de cycles saisonniers. Alors que l'irrigation, les dépôts éoliens, l'altération minérale et les sels stockés sont les sources de sels dans les sols, leur redistribution s'effectue par le mouvement des eaux de surface et souterraines (Rengasamy, 2006). Lorsqu'une eau d'irrigation s'évapore d'un sol, le calcium Ca et le magnésium Mg qu'elle contient précipitent souvent en carbonates, laissant le sodium Na dominant dans le sol (Carillo et al., 2011). Les équilibres hydriques et salins des sols peuvent également se retrouver modifiés dans les sols agricoles à la suite d'une déforestation en raison de la diminution de l'évapotranspiration et de remontées d'eaux souterraines salées en conséquence (Rengasamy, 2006). De plus, l'élévation continue du niveau de la mer dans un monde soumis au dérèglement climatique menace l'augmentation de la salinité des basses terres côtières (Rozema and Flowers, 2008).

La part des sols terrestres affectée par le sel, *i.e.*, dont la conductivité électrique (EC_{25°C}) est supérieure à 4 dS.m⁻¹, est estimée aujourd'hui à plus de 6% (800 millions d'hectares). Parmi les 230 millions d'hectares de terres irriguées dans le monde, près de 20% (45 millions d'hectares) sont déjà endommagés par une salinité excessive du sol (Munns and Tester, 2008; Nikalje et al., 2018; Rozema and Flowers, 2008). De plus, la salinisation des sols dans les régions arides est pratiquement irréversible car le lessivage des sels accumulés y est très faible (Rengasamy, 2006). Ce phénomène menace de s'aggraver à l'avenir, alors que nous faisons face au changement climatique et à ses conséquences, telles que l'augmentation en fréquence et intensité des périodes de sécheresse ou à l'intrusion d'eau salée dans les sols côtiers (Zhang and Shi, 2013; Duarte et al., 2014).

1.2. Les conséquences de la salinisation des systèmes agricoles

1.2.1. La réponse des cultures à la salinisation

Les concentrations en Na des sols salinisés dépassent souvent celles de la plupart des nutriments et génèrent un potentiel osmotique externe dont les conséquences s'apparentent à des conditions de sécheresse pour les plantes. De plus, la sodicité élevée d'un sol peut avoir des conséquences sur sa structure son infiltration et son aération, générant un certain degré d'hypoxie au sein de celui-ci (Carillo et al., 2011; Saidi et al., 2004, 2008). L'augmentation de la salinité du milieu peut également affecter la quantité et la forme d'éléments nutritifs biodisponibles pour les plantes. Par exemple, l'azote est généralement l'élément nutritif le plus limitant pour la croissance des plantes en zones humides côtières (Bai et al., 2012). La salinité influence sa minéralisation, rendant l'ammonium $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ plus abondant que le nitrate $\text{NO}_3^- \text{-N}$ dans les sols (Hessini et al., 2009; Lodhi et al., 2009; Pathak and Rao, 1998). Le $\text{NH}_4^+ \text{-N}$, seul, peut entraîner des symptômes de toxicité chez de nombreuses espèces végétales (Britto and Kronzucker, 2002). De plus, en milieu salin, les concentrations élevées de chlorure (Cl^-) peuvent causer une inhibition compétitive pour l'absorption du $\text{NO}_3^- \text{-N}$ (Hessini et al., 2009; Kudo and Fujiyama, 2010).

Bien que toutes les plantes aient de nombreuses voies biochimiques et biophysiques leur permettant de maintenir leurs processus vitaux en présence de sel, leur capacité à les activer varie selon les espèces et les environnements (Wang et al., 2003 ; Zhang et Shi, 2013). La plupart des cultures conventionnelles utilisent des espèces glycophytes à faible tolérance au sel. Lorsque le sel dépasse les seuils de tolérance d'une espèce, celui-ci induit une combinaison de stress au niveau cellulaire dont les effets peuvent aboutir à la diminution de la croissance et/ou de la reproduction ou être létaux (Carillo et al., 2011; Nikalje et al., 2018; Zhang and Shi, 2013). Ainsi, la salinité des sols compte parmi les plus importants facteurs environnementaux limitant les productions agricoles à l'échelle mondiale (Munns and Tester, 2008; Carillo et al., 2011; Nikalje et al., 2018). Parmi les 5.2 milliards d'ha de sols arides cultivés dans le monde, environ 69% ont déjà été impactés par l'érosion, la dégradation ou la salinisation (Duarte et al., 2014). L'amplification des phénomènes de salinisation à l'avenir, présage des difficultés à satisfaire les besoins agricoles mondiaux, dans un contexte de croissance démographique. Une évolution majeure de nos modes de productions vers des cultures tolérantes au sel est aujourd'hui déterminante (Shabala et al., 2014).

1.2.2. Les effets physiologiques du stress salin chez les plantes

Chez les plantes, une salinité excessive peut induire un stress par deux grands effets supposés distincts chronologiquement: une extraction plus difficile de l'eau par les racines (stress osmotique), une accumulation de concentrations toxiques en sels dans les tissus (stress ionique) (Munns and Tester, 2008). Les caractéristiques physiologiques et moléculaires du stress salin chez les végétaux et la complexité des réponses spécifiques apportées à celui-ci ont été largement étudiés au cours des trois dernières décennies (Carillo et al., 2011; Duarte et al., 2014; Parida and Das, 2005; Wang et al., 2003). Il s'agit d'une combinaison de stress pouvant induire des dommages notables tels que des désorganisations membranaires, des dénaturations de protéines, des toxicités ioniques ou encore des

perturbations redox (Wang et al., 2003), affectant tous les mécanismes vitaux majeurs tels que la rétention et l'acquisition de l'eau, l'homéostasie ionique, la photosynthèse et la croissance, la synthèse des protéines, l'absorption et l'assimilation des nutriments (Parida and Das, 2005; Carillo et al., 2011; Duarte et al., 2014).

Le stress osmotique

Les effets osmotiques d'un stress salin peuvent être observés rapidement suite à une exposition à un excès de sel et sont supposés être permanents sur la durée du stress (Munns and Tester, 2008). Quels que soient les ions salins présents dans le sol, une augmentation de leur concentration entraîne une perte d'eau temporaire des cellules, une réduction de l'absorption racinaire et une réduction de l'ouverture stomatique. Malgré le réajustement osmotique rapide du volume cellulaire, un ralentissement majeur du métabolisme primaire et une diminution des expansions et divisions cellulaires en résulte. À l'échelle d'une plante dans son intégralité, la réduction de la surface foliaire conséquente conduit à la diminution de son taux de photosynthèse global, bien qu'il soit toujours difficile de savoir si un taux réduit de photosynthèse est la cause d'une réduction de croissance ou bien son résultat (Carillo et al., 2011; Duarte et al., 2014; Munns and Tester, 2008). La croissance des racines est généralement moins affectée et plus résiliente au stress osmotique que celle des tissus aériens. À plus long terme, le stress osmotique peut avoir des effets sur le développement reproducteur, comme une floraison précoce ou un nombre réduit de fleurons (Carillo et al., 2011; Munns and Tester, 2008).

Le stress ionique

Après une exposition prolongée à un excès de sel, les effets ioniques du stress salin peuvent conduire à des lésions de toxicités au sein des tissus matures (Carillo et al., 2011; Munns and Tester, 2008; Slama et al., 2015). Comme toute accumulation excessive d'ions, une salinité excessive à l'intérieur des cellules végétales peut induire des déséquilibres redox et impacter de nombreux processus métaboliques, *via* l'inhibition d'activités enzymatiques, la réduction de la capacité photosynthétique ou encore l'altération des compositions lipidiques et protéiques des membranes et de leurs fonctions (Duarte et al., 2014; Munns and Tester, 2008). De plus, le remplacement du potassium K^+ cytoplasmique - un cofacteur important dans un certain nombre de processus enzymatiques - par le Na^+ peut avoir des conséquences notables sur l'inhibition de processus biochimiques critiques, comme la synthèse de certaines protéines. Lorsque le sel s'accumule à des concentrations toxiques dans les feuilles matures, celles-ci meurent, réduisant les capacités de la plante à répondre aux besoins en glucides des jeunes feuilles, avec des conséquences sur leur taux de croissance (Munns and Tester, 2008).

Le stress oxydatif

Il existe un paradoxe de l'oxygène chez les êtres vivants. Certaines réactions biologiques impliquant cet élément (pro-oxydatives) peuvent conduire à la production d'intermédiaires nocifs appelés espèces réactives de l'oxygène (ROS), tels que les radicaux superoxydes $O_2^{\bullet-}$ et hydroxyles OH^{\bullet} , le peroxyde d'hydrogène H_2O_2 , ou encore l'oxygène singulet 1O_2 . Les chaines de transport d'électrons cellulaires sont par exemple une source naturelle de ROS *via* les transferts partiels d'électrons qui s'y produisent. Ces ROS, susceptibles d'interagir avec les constituants cellulaires, peuvent se retrouver impliquées dans des dommages cumulatifs cellulaires générant des troubles métaboliques, des lésions ou des mutations (Blokhina et al., 2003; Pang and Wang, 2008; Sharma et al., 2012). De plus, les produits générés par ces attaques sont souvent eux-mêmes des espèces hautement réactives (Parida and Das, 2005). Par exemple, les dérivés hydroperoxydes d'acides gras polyinsaturés (PUFA) peuvent subir une dégradation produisant des radicaux et initiant des réactions de peroxydations lipidiques en chaîne (May et al., 1998; Blokhina et al., 2003). Lorsqu'un organisme est en situation d'homéostasie avec son milieu, les systèmes antioxydants - de défense contre les ROS ou de réparation des dégâts oxydatifs - sont équilibrés avec la production naturelle de ROS. L'arrivée d'un stress chez cet organisme, peut conduire à un déséquilibre entre les balances pro-oxydantes et antioxydantes en faveur de la production de ROS, que l'on appelle stress oxydatif (Blokhina et al., 2003; Ksouri et al., 2008; Sharma et al., 2012). En situation de stress salin, le déficit hydrique imposé peut conduire à l'augmentation de la formation de ROS (Parida and Das, 2005) ou affecter l'efficacité des mécanismes antioxydants à les éliminer rapidement (Carillo et al., 2011). Il a notamment été démontré qu'un excès de sel peut augmenter la peroxydation lipidique induit par le stress oxydatif (De Azevedo Neto et al., 2006; Demiral and Türkan, 2005). Les conséquences d'un stress oxydatif dépendent des tissus et des espèces et notamment de leur tolérance au(x) facteur(s) lié(s) à ce déséquilibre. Les espèces diffèrent notamment par leurs propriétés membranaires, leurs compositions endogènes en antioxydants et leurs capacités à induire une réponse antioxydante (Blokhina et al., 2003). Les effets spécifiques sur la photosynthèse

La diminution de l'activité photosynthétique est un fait largement rapporté en cas de stress salin. Les phases photochimiques et biochimiques de la photosynthèse sont impactées par le sel à travers la combinaison de déséquilibres (énergétiques, osmotiques et oxydatifs), toxicités ioniques, désorganisations membranaires ou modifications pigmentaires (Duarte et al., 2014; Parida and Das, 2005; Wang et al., 2003; Zhang and Shi, 2013).

L'impact sur les réactions de fixation du CO_2 a notamment pour conséquence de limiter la consommation d'énergie, d'étendre le processus de photo inhibition (Tyystjärvi, 2013) mais également d'inhiber la réparation des photosystèmes II (PSII) photo inhibés (Takahashi and Murata, 2008). En effet, lorsque le taux d'absorption de l'énergie lumineuse dépasse la capacité photochimique d'une plante, l'énergie excessive peut être transférée à l'oxygène omniprésent, générant des ROS (Asada, 2006; Rabhi et al., 2012). Ainsi l'épuisement des accepteurs d'électrons au niveau du photosystème I (PSI) (pouvoir réducteur $NADP^+$) ou au niveau des chlorophylles excitées (3Chl) des

centres réactionnels peut aboutir à la formation de radicaux $O_2^{\bullet-}$, OH^{\bullet} , H_2O_2 , ou 1O_2 (Asada, 2006; Pang and Wang, 2008; Takahashi and Murata, 2008).

2. Contexte de l'étude : La tolérance au sel chez les plantes et l'utilisation de cette capacité en agriculture

2.1. Introduction sur la tolérance au sel

2.1.1. Les plantes halophytes

Aujourd'hui, seulement 1% environ des espèces de plantes terrestres peuvent pousser et se développer sur des sols salins (Rozema and Flowers, 2008). Les halophytes sont définies comme des espèces capables de compléter leur cycle de vie dans des environnements où la concentration en sel est supérieure ou égale à une équivalence de 200 mM de NaCl (Flowers and Colmer, 2008; Duarte et al., 2014). Elles peuvent être annuelles ou vivaces, monocotylédones ou dicotylédones, ou encore à port herbacé, arbustif ou arborescent. On les retrouve à travers le monde au niveau des marais salants, littoraux, estuaires ou déserts salins (Parida and Das, 2005). De nombreuses classifications des halophytes existent (Flowers and Colmer, 2008). Les plus communes reposent sur leurs plages et stratégies de tolérance au sel. Selon leur affinité, on distingue les halophytes obligatoires ou « euhalophytes » qui montrent une croissance optimale en environnement salin des halophytes facultatives qui montrent une croissance optimale en environnement non salin mais également élevée en environnement salin. Plusieurs euhalophytes sont par exemple issues des genres *Salicornia* sp. et *Suaeda* sp., tandis que des espèces d'intérêt telles que *Mesembryanthemum crystallinum* et *Chenopodium quinoa* font partie des halophytes facultatives. Les halophytes facultatives ont généralement une diversité physiologique plus large que les halophytes obligatoires afin de pouvoir faire face aux conditions salines et non salines efficacement (Eisa et al., 2012; Parida and Das, 2005; Parida and Jha, 2010; Song and Wang, 2015).

2.1.2. La diversité des mécanismes de tolérance au sel

De nombreuses voies biochimiques et biophysiques permettent aux plantes de maintenir leurs processus vitaux en présence de sel (Carillo et al., 2011; Flowers and Colmer, 2008; Munns and Tester, 2008). Chez toutes les espèces, la tolérance au sel repose sur une régulation et une compartimentation cellulaire contrôlée des ions Na^+ , potassium K^+ et chlorure Cl^- , et sur la synthèse de métabolites fonctionnels permettant de contrer les déséquilibres ioniques osmotiques et oxydatifs (Duarte et al., 2014; Flowers and Colmer, 2008; Parida and Das, 2005). Il s'agit d'un caractère complexe, multigénique, et quantitatif (Wang et al., 2003). Tous ces systèmes sont supposés présenter une grande similitude entre les espèces glycophytes et halophytes. Ils fournissent cependant une tolérance au sel ou non en raison de leurs différences d'ampleurs et de vitesse de mise en œuvre (Tipirdamaz et al., 2006). Les espèces halophytes utilisent généralement leur capacité d'activation

rapide et efficace de ces voies pour surmonter les fortes salinités et en tirer un avantage compétitif en environnement salin (Carillo et al., 2011). Néanmoins, il est probable que la tolérance au sel chez les végétaux ait évolué à de nombreuses reprises et ne repose pas toujours sur les mêmes mécanismes (Flowers and Colmer, 2008). De plus, l'importance relative de ces différents processus est supposée varier selon le niveau et la durée d'exposition à la salinité mais aussi selon de nombreuses autres conditions environnementales (Carillo et al., 2011; Munns and Tester, 2008).

2.2. Les régulations ioniques associées à la tolérance au stress salin

2.2.1. Les principales stratégies de régulations ioniques

Dans le monde végétal, il existe une grande variété de mécanismes impliqués dans les régulations ioniques associées à la tolérance au sel (Duarte et al., 2014; Flowers and Colmer, 2008; Parida and Das, 2005; Zhang and Shi, 2013). Ceux-ci conditionnent les processus de sélection membranaire, d'absorption, d'exclusion, de transport et de compartimentation des ions. Qu'elle soit glycophyte ou halophyte, une plante ne peut tolérer de grandes quantités de sel dans le cytoplasme (Flowers and Colmer, 2008; Munns and Tester, 2008; Shabala et al., 2014). Il existe deux grandes stratégies de gestion des ions Na^+ et Cl^- cytosoliques chez les végétaux : l'exclusion, et la séquestration vacuolaire (Figure 1). Elles ont pour but de contrecarrer les effets cytotoxiques de ces ions en les isolant des parties métaboliquement actives (Shabala et al., 2014).

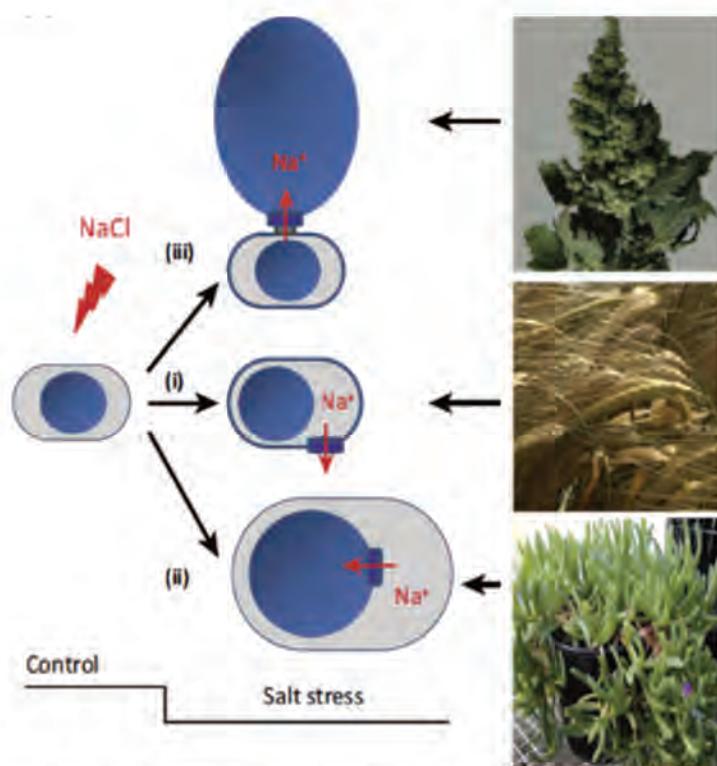


Figure 1. Les différentes stratégies ioniques des plantes pour faire face à l'environnement salin (i) l'exclusion (chez toutes les plantes) (ii) la séquestration vacuolaire au sein de tissus succulents et (iii) la séquestration vacuolaire au sein de tissus spécialisés. Modifié d'après Shabala et al., 2014.

Les stratégies d'exclusions sont adoptées par la majeure partie des espèces et consistent en un transport actif des ions Na^+ et Cl^- de l'intérieur de la plante vers l'extérieur. L'exclusion des sels est opérée soit au niveau des racines avant leur transport vers les feuilles soit par des structures spécialisées situées à la surface des feuilles, appelées glandes à sel. Une plante exclusive typique conserve généralement des quantités élevées de K^+ et de calcium Ca^{2+} à l'intérieur de ses cellules, ce qui lui permet de maintenir la sélectivité $\text{K}^+:\text{Na}^+$ (SK:Na net) de ses membranes cellulaire et son équilibre ionique intracellulaire (Duarte et al., 2014; Shabala et al., 2014).

Les stratégies de séquestration sont seulement adoptées par les espèces halophytes et consistent en la séquestration vacuolaire du sel au sein de tissus succulents, ou de structures épithéliales spécialisées telles que les « bladder cells » épithéliales (EBC) (Shabala et al., 2014). Cette dernière stratégie est développée chez de nombreuses halophytes, dont plusieurs représentantes appartiennent aux familles des *Aizoaceae* et des *Amaranthaceae* (incluant les anciennes *Chenopodiaceae*). Une séquestration vacuolaire efficace des ions repose non seulement sur leur transport à travers le tonoplaste, mais également sur leur rétention vacuolaire. Cette seconde propriété a été corrélée à la composition lipidique tonoplastique qui conditionne sa fluidité et les activités enzymatiques en son sein (Flowers and Colmer, 2008; Zarrouk and Cherif, 1983).

Les stratégies d'isolement des ions salins peuvent toutefois induire un déséquilibre osmotique en raison du mouvement thermodynamique de l'eau vers les parties enrichies en solutés. Ceci impose la nécessité de réaliser un ajustement osmotique en contrepartie *via* un ajustement ionique et/ou *via* la synthèse « de novo » de solutés organiques compatibles (Parida and Das, 2005; Shabala et al., 2014). Sous certaines conditions, on suppose que la présence d'un taux de Na^+ élevé dans les pousses peut être bénéfique, par sa contribution au maintien d'un gradient osmotique dans le xylème et à la conduction de l'eau et des nutriments vers les pousses (Arbelet-Bonnin et al., 2019; Flowers and Colmer, 2008; Munns and Tester, 2008). On suppose qu'un équilibre doit être trouvé entre l'utilisation des Na^+ et de Cl^- comme osmoticums et leur exclusion/séquestration pour éviter leur toxicité chimique (Arbelet-Bonnin et al., 2019; Munns and Tester, 2008). La combinaison de ces processus est couteuse d'un point de vue énergétique, ce qui impose au métabolisme énergétique de pouvoir répondre efficacement (Flowers and Colmer, 2008; Shabala et al., 2014).

2.2.2. Les mécanismes de transport ioniques intervenant dans ces régulations

Les régulations ioniques impliquées dans la tolérance au sel impliquent l'existence de mécanismes de signalisation et de transport des ions salins. Les H^+ -ATP synthases de la membrane plasmique (H^+ -ATPase) et du tonoplaste (V-ATPase) ainsi que la pyrophosphatase tonoplastique (V-PP_iase), sont connues pour avoir un rôle indispensable dans le transport hors cytoplasme de ces ions (Carillo et al., 2011; Flowers and Colmer, 2008). Une liste non-exhaustive de transporteurs en ions monovalents Na^+ , K^+ et Cl^- chez les végétaux, agissant de concert pour la tolérance au sel a été dressée par Flowers and Colmer (2008). Elle inclut notamment les familles NHX (échangeurs Na^+/H^+), SOS

(échangeurs Na^+/H^+ et protéines signal de la voie « Salt overly sensitive »), HKT (transporteurs à haute affinité Na^+/K^+ ou Na^+) ou encore CAx (antiport $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^+$ vacuolaire). Plusieurs gènes codants pour ces familles protéiques ainsi que pour les H^+ -ATPase, V-ATPase, V-PPase ont déjà été identifiés chez les plantes halophytes (Mishra and Tanna, 2017).

Le transport du Na^+

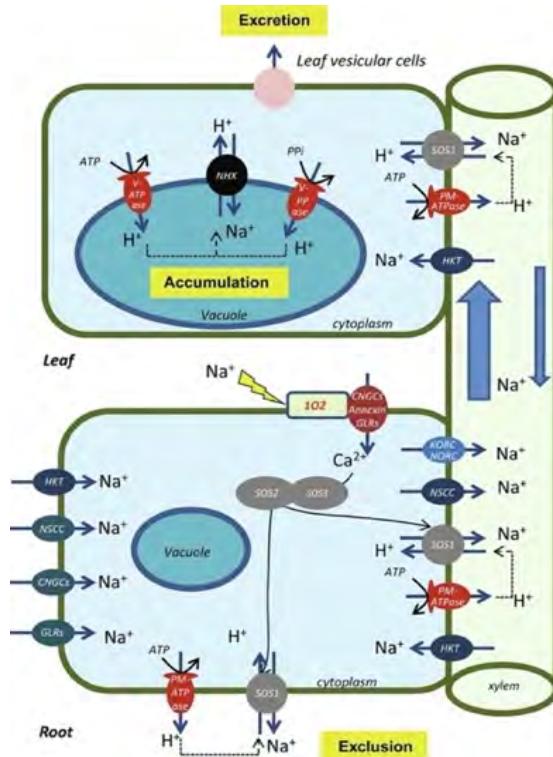


Figure 2. Régulations tissu-spécifiques des flux de Na^+ dans les cellules végétales. D'après Arbelet-Bonnin et al. (2019).

Les mécanismes de transport tissu-spécifique du Na^+ chez les végétaux ont été largement étudiés mais restent encore débattus ou concernent un nombre limité d'espèces (Figure 2) (Arbelet-Bonnin et al., 2019; Carillo et al., 2011; Duarte et al., 2014; Flowers and Colmer, 2008; Munns and Tester, 2008; Parida and Das, 2005).

Le Na^+ est supposé entrer dans les racines passivement, *via* des canaux cationiques non sélectifs (NSCC) ou *via* d'autres transporteurs de Na^+ (Arbelet-Bonnin et al., 2019; Munns and Tester, 2008). En retour, l'antiport Na^+/H^+ codé par SOS1 est connu pour participer à son efflux actif des cellules, grâce à une force proton-motrice générée par une H^+ -ATPase membranaire (Arbelet-Bonnin et al., 2019; Munns and Tester, 2008; Parida and Das, 2005). Certains transporteurs HKT auraient également un rôle dans l'efflux du Na^+ du xylème vers les parties aériennes (Arbelet-Bonnin et al., 2019; Munns and Tester, 2008).

Concernant la séquestration vacuolaire du Na^+ , l'échangeur membranaire Na^+/H^+ NHX1 aurait un rôle essentiel (Arbelet-Bonnin et al., 2019; Flowers and Colmer, 2008; Parida and Das, 2005). Sa surexpression a déjà été corrélée à l'augmentation de la tolérance au sel chez de nombreuses espèces

(Carillo et al., 2011), tout comme celle de la V-ATPase, qui est susceptible de fournir la force électrochimique nécessaire au transport actif *via* NHX1 (Arbelet-Bonnin et al., 2019; Duarte et al., 2014; Parida and Das, 2005; Shabala et al., 2014).

Le transport du Cl⁻

De nombreuses espèces peuvent accumuler et séquestrer le Cl⁻ en conditions salines, notamment en raison de ses effets protéotoxiques (Flowers and Colmer, 2008; Glenn et al., 1999; Munns and Tester, 2008; Shabala et al., 2014). À cet égard, il est probable que les ions Cl⁻ soient séquestrés de manière similaire au Na⁺ par les cellules racinaires au cours de leur passage du cortex à la stèle *via* le flux d'eau.

Son absorption se ferait *via* un symport actif Cl⁻:2H⁺ à faible salinité ou *via* un canal anionique passif à forte salinité, à condition que la concentration de Cl⁻ cytoplasmique soit maintenue faible et la membrane dépolarisée (Flowers and Colmer, 2008; Munns and Tester, 2008). Son transport vers le xylème serait également un mécanisme passif médié *via* des canaux anioniques. Il existe également des mécanismes de transport vésiculaires des ions Cl⁻ à l'intérieur des cellules végétale permettant leur isolement des constituants cellulaires (Glenn et al., 1999).

Le transport du K⁺

Plusieurs espèces halophytes sont capables d'exclure ou de séquestrer suffisamment les ions Na⁺ et Cl⁻, tout en étant capables d'absorber suffisamment de K⁺, essentiel à l'ajustement osmotique et à la nutrition, dans un environnement dominé par le Na⁺. Le maintien d'un rapport cytosolique K⁺/Na⁺ élevé est l'un des principaux déterminants de la tolérance au sel chez les plantes (Carillo et al., 2011; Munns and Tester, 2008; Slama et al., 2015). De plus, on suppose que l'efficacité d'utilisation du K⁺ est proportionnelle à la salinité externe chez certaines espèces et que cela compense une plus faible absorption de nutriments (Arbelet-Bonnin et al., 2019; Grattan and Grieve, 1992).

D'une manière générale, il existe une grande variabilité de sélectivité d'absorption du K⁺ par rapport à celle du Na⁺ (SK:Na net) chez les plantes, notamment halophytes. Les protéines NAX1 et NAX2 (membres de la famille HKT) auraient un rôle dans le transport sélectif du K⁺ et du Na⁺ vers les tissus aériens, résultant en un rapport K⁺/Na⁺ foliaire plus élevé (Carillo et al., 2011).

2.3. Les solutés compatibles organiques associés à la tolérance au(x) stress (salin)

Lors d'une exposition à un stress abiotique comme un stress salin, les plantes ont développé une stratégie intéressante pour maintenir leur vitalité : l'accumulation de solutés organiques à rôle protecteur dans les tissus, appelés solutés « compatibles » *i.e.*, c'est à dire qu'ils n'interfèrent pas avec les réactions métaboliques basales (Slama et al., 2015; Jawahar et al., 2019; Zulfiqar et al., 2020).

2.3.1. La diversité des solutés compatibles organiques

Ils sont représentés par diverses classes de molécules à coûts énergétiques distincts (Slama et al., 2015; Jawahar et al., 2019; Zulfiqar et al., 2020). Une classification repose sur leurs propriétés chimiques et inclue les familles suivantes : les acides aminés protéinogènes et non protéinogènes, les composés d'ammonium quaternaire (notamment les bétaïnes), les composés de sulfonium tertiaire, les polyamines, les sucres et les polyols.

Parmi les acides aminés, on connaît notamment la proline, la glycine, l'alanine et l'arginine (protéinogènes) mais aussi l'acide γ aminobutyrique (GABA), l'acide pipécolique, la citrulline et l'ornithine (non protéinogènes) (Zulfiqar et al., 2020). La proline est l'un des solutés compatibles le plus connu et répandu dans le monde végétal (Yoshiba et al., 1997; Slama et al., 2015; Jawahar et al., 2019; Zulfiqar et al., 2020). De plus en plus de preuves démontrent également l'importance du GABA (Bouché and Fromm, 2004). La biosynthèse cytoplasmique de ces 2 composés mobilise le glutamate, *via* sa réduction pour la proline et sa décarboxylation pour le GABA (Carillo, 2018; Zulfiqar et al., 2020).

Parmi les composés d'ammonium quaternaires, on retrouve les bétaïnes dont la plus connue et répandue est la glycine bétaïne. Elle est synthétisée dans le chloroplaste à partir de la choline ou bien par la N-méthylation de la glycine (Ashraf and Foolad, 2007; Rhodes and Hanson, 1993; Tipirdamaz et al., 2006). On retrouve également la β -alanine bétaïne, la pipecolate bétaïne, la proline bétaïne, l'hydroxyproline bétaïne, ou encore la choline O-sulphate (Ashraf and Foolad, 2007; Jawahar et al., 2019; Slama et al., 2015; Zulfiqar et al., 2020). On connaît également des bétaïnes dérivées de la proline comme la L-proline bétaïne (ou stachydrine) et l'hydroxyproline bétaïne (ou bétonicine) (Jawahar et al., 2019; Slama et al., 2015).

Parmi les composés compatibles de sulfonium tertiaire, le diméthylsulphoniopropionate (DMSP), présente des similitudes structurelles avec les bétaïnes (Jawahar et al., 2019). Il est synthétisé *via* des mécanismes de transamination de la méthionine, mais les voies de biosynthèse diffèrent selon les groupes de végétaux et les espèces (Jawahar et al., 2019; Slama et al., 2015).

Parmi les polyamines, les composés compatibles les plus connus et abondants sont la putrescine, la spermidine et la spermine (Zulfiqar et al., 2020).

Parmi les sucres, on retrouve des sucres simples (glucose, fructose, sucre) ou complexes (tréhalose, raffinose, fructane) (Jawahar et al., 2019; Slama et al., 2015). Leur métabolisme débute lors du cycle de Calvin, où le CO₂ fixé *via* l'activité carboxylase de la RuBisCO produit des trioses-phosphates, précurseurs des hexoses phosphorylés dans les chloroplastes, eux-mêmes précurseurs de di- ou poly- saccharides puis de sucres complexes ou de polyols (Jammer et al., 2015; Sellami Jallouli, 2019). Parmi les polyols et leurs dérivés, on connaît notamment le sorbitol, l'inositol, le mannitol, le glycérol, les inositols méthylés, ou encore l'o-méthyl-inositol (Jawahar et al., 2019; Slama et al., 2015; Zulfiqar et al., 2020).

2.3.2. Le rôle des solutés compatibles organiques

Le rôle osmorégulateur

La première grande fonction protectrice liée à l'accumulation de solutés compatibles organiques chez les plantes exposées à la salinité est la régulation du déséquilibre osmotique, nécessaire au maintien de la teneur en eau des tissus, à l'expansion foliaire et à la conductance stomatique. En effet, de fortes concentrations ioniques externes déterminent de faibles potentiels hydriques externes qui représentent une grave menace de déshydratation thermodynamique pour les tissus végétaux (Parida and Das, 2005; Flowers and Colmer, 2008; Munns and Tester, 2008; Carillo et al., 2011; Shabala et al., 2014). La fonction osmotique des solutés compatibles est notamment due à leur état chimique unique de zwitterion sous pH physiologique, qui les exempts de charge nette (Parida and Das, 2005; Jawahar et al., 2019; Zulfiqar et al., 2020). Leur synthèse permet d'équilibrer le potentiel osmotique entre le cytoplasme et l'apoplaste, d'une part, et entre le cytoplasme et la vacuole chargée en ions, d'autre part. Toutefois, il existe également très probablement un partage de solutés organiques entre la vacuole et le cytoplasme (Slama et al., 2015). Les espèces diffèrent par leur succulence - teneur en eau par unité de surface foliaire - et par le type de soluté accumulé (Flowers and Colmer, 2008).

Les rôles osmoprotecteurs

Ces composés ont également une double fonction protectrice des macromolécules et structures biologiques (Carillo et al., 2011; Jawahar et al., 2019; Slama et al., 2015; Zulfiqar et al., 2020). Certains sont hydrophiles et peuvent remplacer l'eau à la surface des protéines ou des membranes, agissant comme protéine chaperonne (Carillo et al., 2011). Cette protection générale contre les lésions de déshydratation leur attribue le nom d'« osmoprotecteurs » ou « osmolytes » (Slama et al., 2015; Jawahar et al., 2019; Zulfiqar et al., 2020). Ils interviennent dans la stabilisation des structures cellulaires et des enzymes, la signalisation cellulaire, le stockage des excès de carbone ou encore la protection contre les déséquilibres oxydatifs (Parida and Das, 2005; Carillo et al., 2011; Slama et al., 2015; Jawahar et al., 2019; Zulfiqar et al., 2020)(§2.5).

La proline est largement connue pour son rôle de stabilisateur moléculaire, protégeant l'intégrité et l'activité de nombreuses enzymes (Parida and Das, 2005; Carillo et al., 2011; Duarte et al., 2014; Slama et al., 2015; Zulfiqar et al., 2020). On la connaît notamment pour son rôle protecteur contre les déséquilibres oxydatifs induits par le stress, notamment au niveau des membranes thylakoïdiennes, où elle peut agir comme activateur et stabilisateur d'enzymes antioxydantes ou comme piégeur de ROS (Slama et al., 2015). Son rôle osmoprotecteur réside également dans la réduction de l'acidose cytoplasmique *via* sa participation au maintien du ratio NADP⁺/NADPH cellulaire (Carillo et al., 2011; Slama et al., 2015).

Le GABA agit comme molécule de signalisation contribuant à la régulation du statut redox, du pH et de la pression osmotique des cellules végétales (Zulfiqar et al., 2020). On le connaît également pour son activité antiradicalaire au niveau des chaînes photosynthétiques photo endommagées (§2.4), qui est supposée supérieure à celle de la proline et de la glycine bétaine à une même concentration.

De plus, son catabolisme aurait un effet anaplérotique général sur le cycle de Krebs (Carillo, 2018; Zulfiqar et al., 2020). Enfin, il est également impliqué dans la régulation de plusieurs enzymes clés du métabolisme de l'azote (Carillo, 2018).

La glycine bétaïne est connue pour sa protection contre les déséquilibres oxydatifs induits par le stress et pour ses rôles dans la stabilisation moléculaire des complexes protéiques du PSII et la modulation des propriétés thermodynamiques de la phophatidylcholine - un lipide structurel du chloroplaste (Parida and Das, 2005; Slama et al., 2015; Jawahar et al., 2019; Zulfiqar et al., 2020).

Parmi les autres bétaïnes, la choline-O-sulfate interviendrait, dans la détoxicification du sulfate chez les plantes, un anion majeur de l'eau de mer et inhibiteur à forte concentration (Slama et al., 2015).

Le DMSP, a des rôles antioxydants chez les plantes sous stress, mais également dans la détoxicification des excès de soufre (Jawahar et al., 2019; Slama et al., 2015).

Les sucres soutiennent plusieurs fonctions cruciales à maintenir en situation de stress, comme la croissance des tissus et la régulation de nombreuses voies métaboliques et cataboliques (Slama et al., 2015). Les sucres et les polyols interviennent également dans la stabilisation moléculaire en situation de déshydratation cellulaire via l'établissement de liaisons hydrogènes avec leurs groupes polaires. Les polyols comme le pinitol ou le mannitol soutiennent également la stabilisation du PSII, le contrôle redox et/ou le piégeage des ROS chez plusieurs halophytes (Parida and Das, 2005; Slama et al., 2015)

2.3.3. La variabilité des solutés compatibles organiques

La variabilité interspécifique

Les rapports d'utilisation des solutés organiques par rapport aux solutés inorganiques (ions) mais également l'utilisation de différents solutés organiques clés entre eux varient selon les espèces (Flowers and Colmer, 2008; Parida and Das, 2005). Les espèces halophytes sont une source intéressante de solutés compatibles organiques (Jawahar et al., 2019; Slama et al., 2015; Tipirdamaz et al., 2006). Elles accumulent généralement un soluté compatible majeur de façon dominante, comme la proline, la glycine bétaïne, le sorbitol, la β -alanine bétaïne, la choline-O-sulphate ou un sucre, mais peuvent parfois en accumuler plusieurs. Il a été démontré que les espèces accumulatrices de glycine bétaïne accumulaient peu de proline et vice versa, suggérant une régulation mutuelle entre ces deux composés (Tipirdamaz et al., 2006). À l'inverse de la proline que l'on retrouve chez de nombreuses espèces végétales glycophytes et halophytes, la glycine bétaïne domine la flore halophyte, notamment cultivée (Carillo, 2018). De nombreuses *Amaranthaceae* - famille végétale incluant les cinq genres étudiés - sont connues pour accumuler de la glycine bétaïne (Slama et al., 2015; Tipirdamaz et al., 2006). Un nombre restreint d'entre elles a néanmoins déjà montré une capacité à co-accumuler de la proline et de la glycine bétaïne (Yoshiba et al., 1997).

Les facteurs de variabilité

L'accumulation de solutés compatibles peut être constitutive ou induite par différents stress environnementaux. Toutefois, elle représente un coût énergétique significatif pour les individus et sa régulation concentration-dépendante constitue un déterminant important de leur adaptation à l'environnement (Flowers and Colmer, 2008; Jawahar et al., 2019; Munns and Tester, 2008; Slama et al., 2015).

En situation de stress hydrique ou salin, les plantes accumulent de la proline (Parida and Das, 2005; Carillo et al., 2011; Slama et al., 2015; Zulfiqar et al., 2020), du GABA (Mitsuya et al., 2015; Carillo, 2018; Zulfiqar et al., 2020), de la glycine bétaine (Carillo et al., 2008; Rhodes and Hanson, 1993; Zulfiqar et al., 2020) de la β -alanine bétaine, de la choline-O-sulfate (Hanson et al., 1991) de la proline bétaine (Slama et al., 2015) ; et, pour certaines espèces, du DMSP (Flowers and Colmer, 2008).

Leurs concentrations cellulaires peuvent varier en fonction de nombreux déterminants biologiques et environnementaux, en perpétuelle interaction (Jawahar et al., 2019; Slama et al., 2015; Zulfiqar et al., 2020). Récemment, Carillo, (2018) a par exemple suggéré que lorsque la synthèse et l'accumulation de glycine bétaine a lieu chez le blé dur *Triticum turgidum L. subsp. durum* sous stress salin, celle de GABA n'a pas lieu. Elle montre que ces synthèses dépendent également de l'intensité lumineuse et de la disponibilité en nitrate du milieu ainsi que des teneurs en Ca^{2+} et pH cytosoliques. Chez de nombreuses espèces, les niveaux intrinsèques de glycine bétaine sont supposés être régulés de manière ontogénétique à l'inverse de ceux de la proline (Carillo et al., 2008; Jawahar et al., 2019; Zulfiqar et al., 2020). D'autres auteurs suggèrent que les accumulations de glycine bétaine sont étroitement liées aux teneurs en acides aminés libres présentes dans les tissus (Tipirdamaz et al., 2006) ou au type de photosynthèse (Slama et al., 2015). De plus, sous conditions anoxiques salines - qui prévalent parfois dans les marais salants - la β -alanine bétaine serait une bétaine osmoprotectrice plus appropriée que la glycine bétaine car la première étape de sa biosynthèse ne nécessite pas d'oxygène moléculaire (Hanson et al., 1991). Le DMSP pourrait agir quant à lui comme un osmoticum organique constitutif, afin de contourner les éventuelles limitations en azote du milieu (Colmer et al., 1996; Rhodes and Hanson, 1993).

2.4. Les modifications de la photosynthèse associées à la tolérance au stress salin

Le maintien du métabolisme primaire est également un enjeu important de la tolérance au sel.

En raison des effets osmotiques du sel, l'un des enjeux est de pouvoir augmenter l'efficacité d'utilisation de l'eau (Parida and Das, 2005; Yousif et al., 2010), qui se fait notamment par le contrôle de l'ouverture stomatique. Ceci reflète parfois l'adoption de modes de photosynthèse particuliers, permettant de réduire les pertes d'eau *i.e.*, C4 ou CAM (Parida and Das, 2005; Slama et al., 2015; Yousif et al., 2010). Les conditions de transpiration ont également une influence majeure sur le transport des ions Na^+ (Munns and Tester, 2008; Rabhi et al., 2012). Chez l'halophyte *Suaeda salsa*, l'augmentation de la concentration en sel du milieu, induit une diminution du potentiel hydrique

foliaire et du taux de transpiration des feuilles sans effets sur leur teneur relative en eau (Parida and Das, 2005).

Pour faire face à la photo inhibition causée par un stress salin lors de la photosynthèse, les halophytes possèdent des mécanismes particuliers leur permettant de maintenir les processus de captation et de transfert de l'énergie et de dissipation du pouvoir réducteur excessif (Duarte et al., 2014). L'équilibre délicat entre ces deux processus est important pour les transports d'électrons et la production d'énergie à ce niveau. L'augmentation des complexes de collecte de la lumière au sein des centres réactionnels des photosystèmes ainsi que les mécanismes de dissipation thermique de l'énergie excessive *via* plusieurs voies métaboliques pigmentaires font partie de ces adaptations. Par exemple, la dé-époxidation de la violaxanthine en zéaxanthine tout au long du cycle des xanthophylles (caroténoïdes) est considérée comme un mécanisme de dissipation de l'énergie efficace chez les halophytes (Duarte et al., 2013; Rabhi et al., 2012). Néanmoins, chez certaines espèces, une inhibition de ce cycle et une excitation très faible des photosystèmes à haute salinité suggère l'existence de mécanismes alternatifs de dissipation d'énergie (comme le « water-water cycle ») ou une réorganisation de l'appareil photosynthétique (Asada, 2006; Rabhi et al., 2012).

Par ailleurs, l'amélioration du rendement photosynthétique s'accompagne de mécanismes de réparation des photo-dommages (Takahashi and Murata, 2008).

2.5. Les mécanismes antioxydants associés à la tolérance au stress salin

Une capacité antioxydante élevée a été associée à la tolérance au sel chez plusieurs espèces de plantes, glycophytes et halophytes (Agarwal and Pandey, 2004; Alhdad et al., 2013; Boestfleisch et al., 2014; Ksouri et al., 2007). Le système antioxydant est constitué de composés non-enzymatiques interagissant avec les ROS et d'enzymes impliquées dans la régénération des formes réduites de ces composés, ou interagissant directement avec les ROS (Blokhina et al., 2003). Les halophytes disposent généralement d'une batterie très efficace de mécanismes antioxydants, qui varient selon les espèces, les environnements, les tissus et les localisations subcellulaires (Alhdad et al., 2013; Ben Amor et al., 2006; Duarte et al., 2014; Ksouri et al., 2008; Parida and Jha, 2010).

La superoxyde dismutase, les peroxydases, les catalases, l'ascorbate peroxydase et la glutathion reductase sont des enzymes importantes de ce système. Il existe généralement une corrélation positive entre la tolérance au sel et l'augmentation de l'activité de ces enzymes chez les plantes (Parida and Das, 2005). La superoxyde dismutase est notamment un piégeur majeur d' $O_2^{•-}$ ce qui entraîne la formation d' H_2O_2 , qui peut lui-même être éliminé par les catalases, les peroxydases ou par le cycle ascorbate-glutathion. Ce dernier fait également intervenir l'ascorbate peroxydase et la glutathion reductase (Ben Amor et al., 2005; Parida et al., 2004; Shalata et al., 2001).

Parmi les composés antioxydants non-enzymatiques, on connaît les polyphénols, le glutathion, les terpénoïdes (caroténoïdes et huiles essentielles), les vitamines (ascorbate, α -tocophérol, etc.), les uréides ou encore les polyols (Ksouri et al., 2009; Parida and Das, 2005). Leur pouvoir antioxydant

est déterminé par leur potentiel de réduction, leur capacité à stabiliser et délocaliser des électrons non appariés, et leur réactivité (Rice-Evans et al., 1997).

De nombreux groupes de polyphénols végétaux tels que les anthocyanes, tanins ou flavonoïdes, ont une fonction antioxydante (Ksouri et al., 2009). Celle-ci est généralement liée à leur potentiel redox élevé. Ils agissent comme agents réducteurs, donneurs d'hydrogène, piégeurs de ROS ou encore chélateurs de métaux pro-oxydants (Ksouri et al., 2009). Structurellement, ce sont des substances possédant un cycle aromatique et portant plusieurs groupements hydroxyles (Ksouri et al., 2008; Macheix et al., 2018; Urquiaga and Leighton, 2000). Ils sont connus pour s'accumuler chez les halophytes en réponse à la salinité et pour jouer un rôle majeur dans l'adaptation à cette contrainte (Alhdad et al., 2013; Ksouri et al., 2007). Par exemple, une corrélation positive a été montrée entre la salinité, la concentration phénolique totale de *Suaeda maritima* et sa capacité à piéger les radicaux $O_2^{\bullet-}$ et 2,2-diphényl-1-picrylhydrazyle (DPPH \bullet) (Alhdad et al., 2013; Ksouri et al., 2007).

Le glutathion est également un antioxydant végétal pouvant être induit en réponse aux stress environnementaux, y compris la salinité (Alhdad et al., 2013; May et al., 1998; Parida and Jha, 2010). Sous sa forme réduite (GSH), il agit comme donneur d'électrons antiradicalaire pour inactiver les ROS, formant du disulfure de glutathion (GSSG). Ce dernier peut alors être recyclé en GSH par la glutathion réductase NADPH-dépendante, ce qui participe au maintien de la balance redox des cellules (Blokhina et al., 2003; May et al., 1998). Grâce à son potentiel réducteur élevé, le GSH participe au piégeage du H_2O_2 cytotoxique, mais est également capable de réagir avec d'autres ROS. Son rôle central est également dû à sa capacité à régénérer, l'ascorbate lors de la détoxicification de l' H_2O_2 , via le cycle ascorbate-glutathion. Les augmentations du rapport GSH/GSSG et de l'activité glutathion réductase avec l'augmentation de la salinité ont déjà été rapportées chez de nombreuses espèces (Alhdad et al., 2013; Ben Amor et al., 2006; Parida and Das, 2005; Parida and Jha, 2010) et corrélées à la tolérance au stress salin (Ben Amor et al., 2006; Parida and Jha, 2010; Shalata et al., 2001).

L'ascorbate est également l'un des antioxydants les plus actifs du monde végétal. Sa forme réduite (ASC) est utilisée comme substrat de l'ascorbate peroxydase pour la neutralisation de l' H_2O_2 , ce qui génère le déhydroascorbate (DHA) (Ben Amor et al., 2006; Blokhina et al., 2003; Shalata et al., 2001). Il est également connu pour agir dans l'élimination des radicaux $O_2^{\bullet-}$, OH^{\bullet} et 1O_2 (Blokhina et al., 2003). Il agit également comme cofacteur de la violaxanthine dé-époxydase dans le chloroplaste, soutenant la dissipation de l'énergie excessive en cas de photo-inhibition (Blokhina et al., 2003). Une augmentation de l'état redox de l'ascorbate a déjà été corrélée à l'augmentation de la tolérance au stress salin (Ben Amor et al., 2006; Shalata et al., 2001), comme par exemple chez une variété de l'halophyte *Cakile maritima*, où une teneur plus élevée en ASC participerait à la réduction de l' H_2O_2 à salinité optimale (Ben Amor et al., 2006).

De nombreux pigments végétaux ont également des rôles antiradicalaires, notamment en cas de photoinhibition. C'est le cas des zéaxanthines, qui peuvent participer à la limitation des réactions de

péroxydation lipidiques en chaîne (Duarte et al., 2014) ou encore des bétacyanines (pigments azotés de la famille des bétalaïnes) (Behr et al., 2017; Duarte et al., 2014; Jain and Gould, 2015; Parida and Das, 2005).

2.6 Les modifications des membranes associées à la tolérance au stress salin

Le métabolisme des lipides est également un déterminant important de la tolérance au sel chez les plantes (Ramani et al., 2004; Sui and Han, 2014; Tsydendambaev et al., 2013; Zarrouk and Cherif, 1983). Outre leur rôle dans le stockage de l'énergie, les lipides ont un rôle structurel important au sein des membranes cellulaires. À ce titre, ils gouvernent des fonctions importantes de transport membranaire et de signalisation cellulaire (Munns and Tester, 2008; Tsydendambaev et al., 2013; Zarrouk and Cherif, 1983) particulièrement importantes pour la tolérance au sel. La stabilisation des membranes en cas de déshydratation repose notamment sur les modifications de leur composition lipidique (Parida and Das, 2005). La formation du glycolipide sulfoquinovosyldiacylglycérol (SQDG) serait par exemple un aspect important de la tolérance au sel chez les halophytes, en particulier en raison de son rôle dans la stabilisation de complexes protéiques comme le PSII ou les ATPases (Minoda et al., 2002; Ramani et al., 2004) et la signalisation cellulaire (Ramani et al., 2004). Certains phospholipides membranaires comme la phosphatidylcholine ou la phosphatidylethanolamine pourraient, quant à eux, intervenir dans la synthèse de la glycine-bétaïne en réponse à la salinité (Zarrouk and Cherif, 1983).

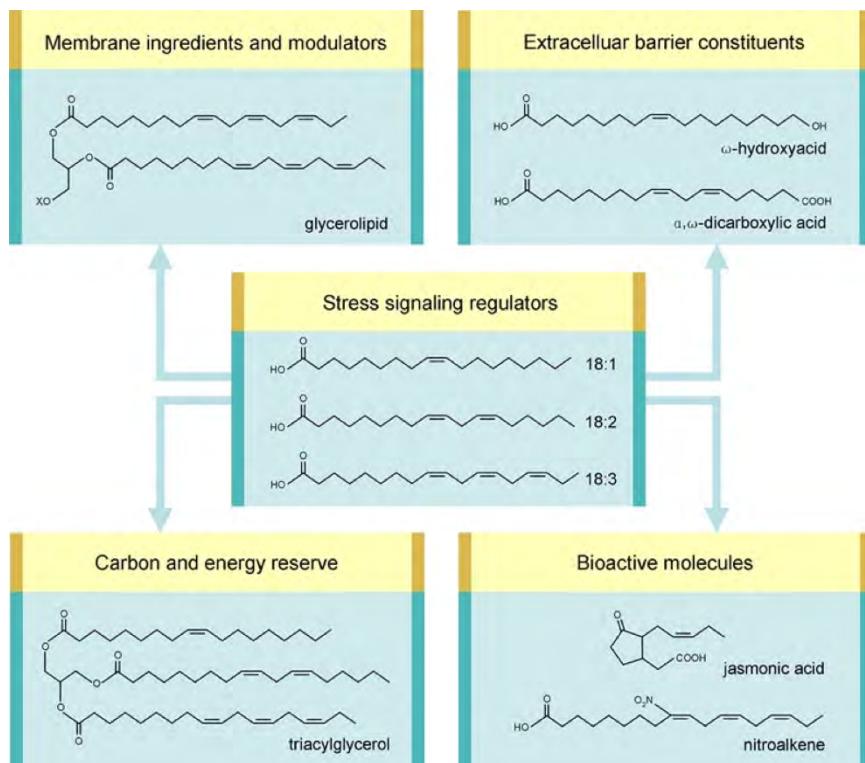


Figure 3. Rôles multiples des acides gras insaturés C18 lors d'un stress. D'après He and Ding, (2020). Des exemples non exhaustifs de dérivés correspondants sont présentés. «X» représente le groupe principal des acylglycérols.

La composition en acide gras de ces lipides structuraux est également particulièrement importante pour la tolérance à la salinité. Les plus communs d'entre eux chez les plantes supérieures sont les espèces à 18 carbones (C18) comme l'acide oléique (18 :1n-9), l'acide linoléique (18 :2n-6) ou l'acide α -linolénique (18:3n-3). Lors d'un stress, ces macromolécules agissent comme modulateurs des membranes cellulaires (au sein des acylglycérols), comme réserves d'énergie (dans les triglycérides) ou de constituants barrières extracellulaires, comme précurseurs de diverses molécules bioactives mais aussi comme régulateurs de réponse aux stress (Figure 3). Il est aujourd'hui clairement admis que la composition en acide gras des lipides membranaires a un rôle important dans la fluidité et la perméabilité sélective des membranes selon l'environnement salin (Ivanova et al., 2006; Sui et al., 2010; Sui and Han, 2014; Tsydendambaev et al., 2013; Zarrouk and Cherif, 1983). La diminution de ces dernières est associée à une augmentation du degré d'insaturation des acides gras, de leur chaîne hydrocarbonée et de la proportion d'acide linoléique par rapport à celle de l'acide α -linolénique (Ivanova et al., 2006; Sui and Han, 2014; Tsydendambaev et al., 2013). Toutes ces variations sont positivement corrélées au bon fonctionnement des transporteurs transmembranaires et de la machinerie photosynthétique (Sui and Han, 2014; Tsydendambaev et al., 2013).

2.7. *Les modifications de la germination associées à la tolérance au stress salin*

L'adaptation des graines à une présence excessive de sel dans le milieu est primordiale à l'établissement d'une espèce en environnement salin. En effet, les déséquilibres osmotiques et ioniques induits par le sel peuvent inhiber la germination de manière plus ou moins réversible (Kranner and Seal, 2013). Les halophytes ont généralement une capacité à germer sous une salinité plus élevée que les glycophytes (Gul et al., 2013; Huang et al., 2003; Kranner and Seal, 2013). Beaucoup d'entre elles ont néanmoins une germination optimale en conditions non salines (Gul et al., 2013; Khan et al., 2002) voire faiblement salines (Duan et al., 2007; Ungar, 1978). Les graines de certaines halophytes disposent de mécanismes d'osmorégulation *via* des phénomènes de séquestrations tégumentaires (Zhang et al., 2010). D'autres sont hétéromorphes présentant des capacités de dispersion, persistance, dormance et germination distincts, ce qui leur offre de meilleures opportunités d'établissement au sein de ces environnements changeants (Gul et al., 2013). Une petite proportion d'halophytes présente également une stratégie de viviparité (germination attachée à la plante mère) (Kranner and Seal, 2013). Néanmoins la majorité utilise des stratégies d'évitement du sel, impliquant une dormance secondaire pour retarder la germination à des conditions plus propices (Gul et al., 2013; Kranner and Seal, 2013; Ungar, 1978). Les graines se distinguent alors par leur capacité à rester viable et à germer lors de la recouvrance, même après une exposition prolongée à des conditions salines (Ungar, 1978). Chez certaines espèces, une pré exposition saline est même connue pour favoriser, l'uniformité et la vitesse de germination des graines lors de ce recouvrement (Huang et al., 2003; Keiffer and Ungar, 1997).

La tolérance des graines d'halophytes à la salinité est également sous la gouverne de nombreuses autres variables, environnementales et biologiques (Gul et al., 2013; Kranner and Seal, 2013; Ungar, 1978), comme la température, l'humidité et la lumière (Huang et al., 2003; Khan and Ungar, 1997). Par exemple, il est souvent rapporté que l'effet néfaste des hautes salinités sur la germination est atténué pour des températures optimales de germination mais amplifié dès lors que ces optima sont dépassés (El-Keblawy and Al-Shamsi, 2008; Khan and Ungar, 1997).

2.9 L'exploitation de l'aptitude de tolérance au sel des plantes halophytes

Le début de la section 2. présente un aperçu non exhaustif de la diversité des fonctions et des structures végétales mobilisées par l'aptitude de tolérance au sel chez les plantes et leur variabilité selon des critères héréditaires, ontogéniques et environnementaux. La meilleure compréhension de ces mécanismes, notamment chez les plantes cultivées, ouvre des voies prometteuses pour l'amélioration de leur résistance au sel. Toutefois, ces avancées progressent relativement lentement, en raison de l'hérédité polygénique des caractères de sensibilité ou de tolérance à la salinité ainsi que de la difficulté à identifier les régions génomiques les contrôlant (Flowers, 2004; Rozema and Flowers, 2008; Ventura et al., 2015; Zhu, 2002). Les phases les plus prometteuses de ces programmes consistent en la régulation de facteurs de transcription à réponse précoce. Pour exploiter la capacité de résistance au sel des plantes, la culture de plantes naturellement tolérantes s'impose aujourd'hui comme une alternative sérieuse au génie génétique (Nikalje et al., 2018; Panta et al., 2014; Rozema and Flowers, 2008).

2.9.1. Les systèmes biosalins pour l'alimentation humaine et animale

Outre leurs avantages écologiques les systèmes agricoles biosalins destinés à l'alimentation humaine et animale peuvent également présenter des avantages qualitatifs. En raison de leurs conditions de croissance, de nombreuses halophytes constituent en effet des sources prometteuses de composés bioactifs à propriétés médicinales : acides gras polyinsaturés, polyphénols, pigments, vitamines etc. (Al-Tohamy et al., 2018; Barreira et al., 2017; Benhammou et al., 2009; Bertin et al., 2014; Ksouri et al., 2012; Meot-Duros et al., 2008; Petropoulos et al., 2016; Shahidi and Naczk, 1995; Ventura et al., 2011). Nombre d'entre elles sont largement utilisées en tant qu'aliment fonctionnel ou médecine traditionnelle, à travers le monde *i.e.*, dont la prise alimentaire régulière et en quantité suffisante a des effets physiologiques bénéfiques sur le long terme (Ksouri et al., 2012; Petropoulos et al., 2018).

La haute valeur fonctionnelle des halophytes est souvent rapprochée de leurs teneurs élevées en acides gras polyinsaturés (PUFA) (Barreira et al., 2017; Ksouri et al., 2012; Petropoulos et al., 2016; Sui et al., 2010; Ventura et al., 2011), qui est généralement fonction de leur tolérance à la salinité (§2.6) (Allakhverdiev et al., 1999; Ivanova et al., 2009; Tsydendambaev et al., 2013). Il est aujourd'hui admis que la consommation de quantités relativement élevées en PUFA de type oméga 3

(n-3) et oméga 6 (n-6) via les légumes ou les huiles offre une protection significative contre de nombreuses maladies (Guil-Guerrero and Rodríguez-García, 1999; Simopoulos, 2004; Wijendran and Hayes, 2004). L'acide α -linolénique (18:3n-3), oméga 3, est souvent le PUFA majoritaire apporté par la consommation de végétaux. Il est connu pour jouer un rôle majeur dans la protection cardio-vasculaire, la protection contre l'asthme ou encore la prévention des ulcères gastriques (Guil-Guerrero and Rodríguez-García, 1999; Simopoulos, 2004; Ventura et al., 2011; Wijendran and Hayes, 2004). L'acide linoléique (18:2n-6), oméga 6, est également un PUFA diététique important, connu pour son rôle dans la réduction plasmatique des lipoprotéines de basse densité du cholestérol C (LDL-C) *i.e.*, un facteur d'apparition de la maladie coronarienne (Wijendran and Hayes, 2004). Chez l'Homme, il existe toutefois une compétition entre ces deux acides gras essentiels pour leur élongation en acides gras hautement insaturés (VLCFA), qui sont eux-mêmes bénéfiques pour la santé humaine (Guil-Guerrero and Rodríguez-García, 1999; Simopoulos, 2004).

En tant que source naturelle importante de nombreux antioxydants de type polyphénols, terpénoïdes (caroténoïdes et huiles essentielles), vitamines (ascorbate, α -tocophérol), uréides ou polyols, les halophytes constituent également de sérieuses candidates à la prévention de maladies oxydatives chroniques comme les cancers, l'athérosclérose ou les ulcères (Al-Tohamy et al., 2018; Barreira et al., 2017; Bertin et al., 2014; Boestfleisch et al., 2014; Ksouri et al., 2008; Meot-Duros et al., 2008). Les polyphénols d'origine végétale sont les antioxydants hydrophiles les plus abondants et les plus actifs du régime alimentaire (Dudonné et al., 2009; Popovici et al., 2009; Rice-Evans et al., 1997; Urquiaga and Leighton, 2000). Ils sont connus pour améliorer le statut de différents biomarqueurs de stress oxydatifs ou protéger directement contre certaines maladies cardio-vasculaires (Blokchina et al., 2003; Dudonné et al., 2009; Scalbert et al., 2005). On leur connaît plusieurs types d'effets de type anti-carcinogènes, anti-thrombotiques, vaso-dilatateurs et cardio-protecteurs ou encore antimicrobiens et anti-inflammatoires (Urquiaga and Leighton, 2000).

Les halophytes sont également sources de composés bioactifs à activités antimicrobiennes (Al-Tohamy et al., 2018; Meot-Duros et al., 2008) pouvant être utilisés dans les formulations médicamenteuses. Mondialement, l'usage de plantes médicinales à ce titre est promu par l'opportunité d'outrepasser le développement de pathogènes multi-résistants aux formulations de synthèse (Al-Tohamy et al., 2018). D'après l'OMS, 70 à 80% de la population mondiale dépendrait des plantes comme source de soins de santé primaires (Al-Tohamy et al., 2018).

La variabilité des compositions en constituants actifs des halophytes (Bertin et al., 2014; Ksouri et al., 2008; Ventura and Sagi, 2013) est toutefois un obstacle à la production d'aliments fonctionnels issus de leur biomasse. La diversité, la complexité et la variabilité considérable des polyphénols rend par exemple leur appréhension complexe, menant à l'identification d'activités biologiques, biodisponibilités et interactions différentes pour chacun d'entre eux (Scalbert et al., 2005; Urquiaga and Leighton, 2000). La connaissance de ces variabilités a généralement pour but la sélection d'écotypes pertinents pour l'agriculture biosaline.

2.9.2. Les systèmes biosalins destinés à la production d'énergie

Les applications de l'agriculture biosaline comprennent également les énergies renouvelables et les matières premières à usage industriel (Yamaguchi and Blumwald, 2005), dont le principal avantage est l'absence de concurrence envers les cultures conventionnelles (Rozema and Flowers, 2008). Les graines oléagineuses ou la biomasse ligno-cellulosique des halophytes peuvent être utilisées pour la production de biocarburants (Panta et al., 2014; Sharma et al., 2016). Plusieurs espèces ont été sélectionnées pour une production énergétique à grande échelle dans différentes parties du monde, incluant les genres *Salicornia* (salicornes ou « glassworts »), *Suaeda* (soudes ou « sea-blites ») et *Atriplex* (arroches ou « saltbushs ») (Abideen et al., 2012; Glenn et al., 1991; Panta et al., 2014; Sharma et al., 2016).

2.9.3. Les systèmes biosalins destinés à la restauration de milieux salinisés ou pollués

La capacité d'accumulation du sel de nombreuses halophytes (Flowers and Colmer, 2008; Glenn et al., 1999; Munns and Tester, 2008) peut également être utilisée pour réhabiliter la productivité des terres impactées par la salinisation (Graifenberg et al., 2003; Karakaş et al., 2017; Lokhande et al., 2013; Nikalje et al., 2018; Panta et al., 2014; Rabhi et al., 2009). Elle a été évaluée entre 1 et 6 tonnes d'équivalent NaCl ha⁻¹ an⁻¹ (Panta et al., 2014). Toutefois, elle est souvent supposée trop lente par rapport à la concentration initiale en sel des sols lorsqu'elle n'est pas combinée à une production élevée de biomasse (> 10 tonnes ha⁻¹) (Barrett-Lennard, 2002). Plusieurs végétalisations halophytes pérennes capables d'abaisser les nappes phréatiques salées se sont montrées encourageantes pour la restauration de la productivité de terres salines. Toutefois, leur efficacité dépend également de l'évolution à long terme des pressions hydriques et de la biophysique d'accumulation des sels dans le sol (Barrett-Lennard, 2002; Barrett-Lennard and Malcolm, 1999).

Les plantes de sols salés peuvent également altérer les propriétés physico-chimiques des sédiments au contact de leurs racines, influençant la spéciation et la mobilité des métaux qui s'y trouvent (Almeida et al., 2004; Cambrollé et al., 2011). Certaines d'entre elles sont ainsi largement préconisées à des fins de phytostabilisation ou de phytoextraction de ces milieux (Manousaki and Kalogerakis, 2011). Les études sur ce sujet, se concentrent sur des éléments tels que l'arsenic As, le cadmium Cd, le cuivre Cu, le mercure Hg, le plomb Pb et le zinc Zn, qui sont souvent accumulés dans les sols côtiers et dont le risque toxicologique est considéré comme le plus important (Ali et al., 2013; Cambrollé et al., 2011; Panta et al., 2014). En Nouvelle-Calédonie, l'activité minière peut favoriser la dispersion de métaux de transition comme le Ni, Fe, Cr, Co et Mn depuis dépôts ultramafiques latéritisés (Gunkel-Grillon et al., 2014), vers les mangroves (zones tampons d'accumulation) et le lagon (Marchand et al., 2012; Noël et al., 2015). L'étude de la capacité des plantes et arbres halophytes de mangrove ou de zone estuarienne à immobiliser ces métaux dans ces environnements soutient la mise en œuvre de stratégies pour la maîtrise de leur dispersion vers les environnements marins (Marchand et al., 2016).

D'autre part, il peut également intéresser de tirer parti d'une culture halophyte, pour ses aptitudes de séquestration du CO₂ atmosphérique. En effet, un accroissement de CO₂ a été montré bénéfique à l'aptitude de tolérance au stress osmotique et à la productivité de plusieurs d'entre elles (Geissler et al., 2009, 2013; Mateos-Naranjo et al., 2010; Pérez-Romero et al., 2018; Rozema et al., 1991). La plantation de cultures halophytes à des fins paysagères et ornementales pourrait ainsi être une façon économique et écologique de valoriser des sols salins (Ventura et al., 2015; Yensen, 2006).

2.9.4. Les systèmes biosalins synergiques à l'aquaculture marine

La culture des halophytes peut également être combinée avantageusement à l'aquaculture marine. Dans de tels agrosystèmes, les nutriments inorganiques provenant des bassins aquacoles sont utilisés pour favoriser la croissance et/ou la qualité des cultures halophytes (Brown et al., 1999). Cela offre une solution « win-win » permettant de combiner une culture biosaline à l'élimination d'effluents aquacoles salins enrichis en nutriments, qui sont un problème environnemental majeur. Au Brésil, une culture de *Sarcocornia ambigua*, à destinée agro-alimentaire ou bioénergétique, tire bénéfice d'effluents salins provenant de fermes crevetticoles (Costa et al., 2014; D'Oca et al., 2012). De la même façon le potentiel de l'halophyte *Distichlis spicata* a été étudié en Australie pour piéger les éléments nutritifs d'effluents d'aquaculture marine tout en fournissant une culture fourragère à valeur nutritionnelle ajoutée (Lymbery et al., 2013)

La Nouvelle-Calédonie est un territoire marqué par une activité crevetticole (*Litopenaeus stylirostris*), ancrée, et maîtrisée depuis plusieurs décennies (Della Patrona and Brun, 2009), qui pourrait tirer parti d'une telle synergie avec l'agriculture biosaline. Une culture expérimentale de plantes halophytes dans son contexte cherche à exploiter les capacités extractives des plantes halophytes pour réhabiliter les bassins impactés par une accumulation excessive de nutriments au-delà de la « carrying capacity » i.e., thèse en cours : Marie Colette, dir. Luc Della Patrona. L'amélioration de l'état nutritionnel des géniteurs figure également parmi les voies de progrès à explorer pour la crevetticulture calédonienne. Les retombées de la présente thèse permettront de sélectionner les espèces halophytes les plus nutritives en composés fonctionnels essentiels pour les crevettes ainsi que leurs écotypes, pour leur potentielle transformation en ingrédient de granulé d'élevage. La polyculture crevette/halophyte possède un large potentiel pour devenir un système aquacole multi trophique intégré très original au sein du paysage calédonien.

2.9.5. Les déterminants nécessaires à la mise en place de systèmes biosalins

À ce jour, la majeure partie de la littérature scientifique sur les cultures halophytes à potentiel commercial se concentre sur des questions de recherche fondamentales traitant d'expériences à petite échelle (Koyro et al., 2011; Ventura et al., 2015). Ces questions sont primordiales pour comprendre la relation de génotypes pertinents avec leur milieu de vie, connaître leurs besoins agronomiques et les sélectionner (Munns and Tester, 2008). Toutefois, les prochains leviers de recherche doivent se

concentrer sur la mise à l'échelle agro technique de ces espèces (Nikalje et al., 2018; Ventura et al., 2015). L'introduction d'espèces végétales halophytes non domestiquées en tant que cultures exige la mise en place de protocoles de culture à grande échelle sur une sélection pertinente d'un point de vue quantitatif, qualitatif et économique (Rozema and Flowers, 2008). Au-delà des incertitudes liées aux systèmes biologiques *i.e.*, germination variable, maladies, mise à l'échelle, les demandes du marché et les concurrences économiques sont également à prendre en compte (Rozema and Flowers, 2008).

Parmi les facteurs biologiques majeurs limitant la domestication des halophytes, la dormance (§ 2.7.), la maturation et la rétention des graines sont par exemple à anticiper (Brown et al., 2014). De plus, il existe des contraintes liées à l'utilisation d'eau hautement saline qui n'existent pas pour les cultures non salines. En effet, bien que de nombreuses espèces halophytes produisent des rendements compétitifs sous une irrigation complète à l'eau de mer, il existe souvent une « pénalité du sel » pour celles-ci, se manifestant comme un besoin supplémentaire en eau (Glenn et al., 1999). Cela peut être une pénalité pratique à payer dans les endroits où l'eau de mer est la seule source d'eau exploitable à grande échelle pour l'agriculture. Toutefois l'augmentation des fractions de lessivage et des profondeurs d'irrigation sont associées à des coûts de pompage plus élevé et à des rejets plus importants d'eau vers l'aquifère ou le système de drainage, ce qui implique la mise en place d'une gestion adéquate du système (Glenn et al., 1999). Lors d'essais aux champs, il est nécessaire d'évaluer les besoins minimums en eau d'une culture pour différents régimes de salinité, afin de déterminer la limite supérieure de salinité à pratiquer pour que le système reste écologiquement et économiquement viable.

Enfin l'évolution du système sur le long terme est également à anticiper, notamment en ce qui concerne les mouvements d'eau et de sel au sein des sols (Barrett-Lennard, 2002; Panta et al., 2014). L'infiltration excessive de Na peut par exemple conduire à la dégradation structurelle du sol. La mesure du taux d'adsorption du sodium (SAR) *i.e.*, $SAR = \frac{Na}{[Ca+Mg]}$, est la méthode la plus couramment utilisée pour évaluer ces problèmes (Glenn et al., 1999; Saidi et al., 2008).

3. Contexte de l'étude : Les espèces halophytes d'intérêt dans leur milieu naturel

Les cinq espèces objet de cette étude appartiennent à la famille des *Amaranthaceae*. Dans la classification phylogénétique, cette famille compte environ 174 genres et 2050 espèces *i.e.*, incluant les 1400 espèces des anciennes *Chenopodiaceae*. Nombreux de ses représentants sont des herbacées et arbustes succulents dicotylédones. Elle inclut le plus grand nombre d'espèces halophytes, dont la majeure partie est connue pour accumuler de la glycine bétaine, de grandes quantités d'ions Na^+ et/ou Cl^- pour l'ajustement osmotique et présenter des « bladder cells » EBC (Flowers and Colmer, 2008; Slama et al., 2015). De nombreuses espèces d'anciennes *Chenopodiaceae* ont montré une large gamme d'activités biologiques, suggérant leur potentiel pharmacologique et biotechnologique (Ksouri et al., 2012).

3.1. *Atriplex jubata*

L'espèce *Atriplex jubata* S. Moore est une arroche tidale pérenne endémique de la Nouvelle-Calédonie (Duke et al., 2010; Munzinger et al., 2020). Ses branches grises ramifiées forment des arbustes pouvant atteindre 1 m de haut (Figure 4.a) sur les plages (zone intertidale supérieure) de la côte Ouest et du Nord-Est de la grande terre. Cette espèce a été observée du col d'Arama (Nord-Est) à Nouméa (Sud), généralement au niveau de zones de faible pluviométrie (< 1200 mm annuels). Elle est supposée avoir une tolérance élevée à la sécheresse et une tolérance faible à l'engorgement (Duke et al., 2010). Ses tiges possèdent des feuilles opposées décussées de forme hastée-obtuse ayant des reflets argentés en raison de la présence de trichomes (Figures 4.b et 4.d). Ceux-ci aident probablement à la sécrétion de sel (Duke et al., 2010). Ses inflorescences se trouvent à l'extrémité de tiges fertiles sous forme de courts épis à fleurs unisexuées. Les fleurs sont sous-tendues par une paire de bractéoles libres à bords fusionnées qui grossissent et recouvrent le fruit (akène) à maturité (Figure 4.c).



Figure 4. a. Photographie d'*Atriplex jubata* en milieu naturel (Bourake Ouest, Nouvelle-Calédonie). b. Photographie de ses rameaux végétatifs permettant d'observer ses feuilles opposées décussées bleu-argentées. c. Photographie de ses rameaux fertiles aux stades d'inflorescence ou de fructification faisant apparaître les épis de fleurs et/ou de d'akènes enveloppés (par des bractées fusionnées) situés à l'extrémité des tiges. d. Photographie de l'une de ses feuilles, de forme hastée-obtuse. Photographies personnelles ou modifiées d'après Colette, (2019).

Parmi les *Atriplex sp.* cultivées à travers le monde, de nombreuses espèces ont la capacité de produire des rendements élevés, sous une irrigation complète à l'eau de mer (Glenn et al., 1999). Elles ont reçu le plus d'attention pour leur utilisation en tant que fourrage, en partie grâce à leur teneur élevée en protéines (allant généralement de 12 à 22% du poids frais) et à leur résistance à la sécheresse, constituant une solution de secours pour l'alimentation animale dans de nombreux pays arides et semi-arides (Carlsson and Clarke, 1983; Glenn et al., 1999; Norman et al., 2004; Panta et al., 2014; Pasternak et al., 1985). Elles ont également le potentiel pour être utilisées en alimentation humaine en tant que légume ou huile (Carlsson and Clarke, 1983; Weber et al., 1998) et sont consommées dans plusieurs pays tempérés (Lieth, 2000). Certaines *Atriplex sp.* sont connues pour produire des contenus importants de métabolites secondaires bioactifs à importance médicinale, notamment des polyphénols antioxydants et vitamines (Benhammou et al., 2009; Chikhi et al., 2014; Nikalje et al., 2018). En médecine traditionnelle, *Atriplex halimus* est par exemple utilisée pour améliorer le contrôle glycémique chez les patients diabétiques (Chikhi et al., 2014; Ksouri et al., 2012). Enfin, plusieurs *Atriplex sp.* ont également le potentiel pour restaurer la productivité des sols salinisé (Barrett-Lennard, 2002) ou recycler les eaux de drainage agricole (Glenn et al., 1998).

3.2. *Sarcocornia quinqueflora*



Figure 5. a. Photographie de *Sarcocornia quinqueflora* en milieu naturel (Dumbéa, Nouvelle-Calédonie), à marée haute. b. Photographie de ses rameaux végétatifs (érigés ou décombants), permettant d'observer ses tiges succulentes à feuilles

embrassantes. **c.** Photographie de ses rameaux fertiles faisant apparaître les épis de cymules situés à l'extrémité des tiges, et les écussons floraux desquels sortent les étamines des fleurs réduites. **d.** Photographies de germinations spontanées sur les tiges de l'un de ses plants mère. Photographies personnelles ou modifiées d'après Colette, (2019). Dessins d'une fleur réduite et d'une graine pubescente d'après Jessop and Toelken, (1986).

L'espèce *Sarcocornia quinqueflora* (*Bunge ex Ung.-Sternb.*) A.J.Scott ([APNI](#)) ou « salicorne perlée » est une halophyte pérenne exclusivement tidale (Duke et al., 2010), indigène de Nouvelle-Calédonie (Munzinger et al., 2020). Elle forme des tapis sur les arrières de mangrove de la côte Ouest (« tannes ») (Figure 5.a). Elle a été observée de Koné (Nord) à Dumbéa (Sud), généralement au niveau de zones où le cumul de pluie annuel ne dépasse pas 1300 mm (Duke et al., 2010). Ses tiges charnues en apparence dépourvues de feuilles sont érigées ou décombantes (Figure 5.b) et s'enracinent aux nœuds, formant une structure caespiteuse de 10 à 50 cm de hauteur. Ses feuilles, semblables à des écailles, sont réduites à des bractées fusionnées deux à deux et réunies en une gaine embrassante entourant chaque entre-nœud (Figures 5.b et 5.d). Ses inflorescences correspondent à des épis charnus bombés, de 2 à 5 cm de long, situés à l'extrémité des tiges et sur lesquels les fleurs réduites sont disposées en cymules à la base des nœuds, au nombre de 5-9 par rangée (Figure 5.c). Le périanthe de chaque fleur comprend trois à quatre pièces soudées, formant un écusson partiellement enfoncé dans l'axe, duquel sortent les étamines (Figure 5.c). Les fruits correspondent à des vessies membraneuses minces entourées d'écailles et contiennent chacune une graine circulaire couverte de poils (Figure 5.d)(Jessop and Toelken, 1986; State Herbarium of South Australia, 1998)

Les salicornes ou « glassworts » sont en général des plantes pionnières de littoral (Davy et al., 2006), capables de pousser sous des salinités proches de celles de l'eau de mer (Katschnig et al., 2013; Khan et al., 2001; Redondo-Gómez et al., 2006). Parmi les salicornes, les espèces du genre *Sarcocornia sp.* se distinguent de celles du genre *Salicornia sp.* par leur croissance pérenne (Davy et al., 2006) et par des différences d'arrangement floral (Kadereit et al., 2007). Les salicornes sont les halophytes les plus cultivées au monde, notamment pour l'alimentation humaine (Barreira et al., 2017; Lu et al., 2010; Panta et al., 2014; Price, 2007; Ventura et al., 2011) et l'alimentation animale (Arce et al., 2016; Glenn et al., 1996; Im et al., 2006). De nombreuses espèces montrent une richesse en macro- et oligo-éléments essentiels (magnésium, calcium, potassium, fer, etc.), en antioxydants (β -carotène, polyphénols, uréides, etc.), en vitamines et en acide gras polyinsaturés essentiels de type oméga 3 (Ksouri et al., 2012; Lu et al., 2010; Panta et al., 2014; Ventura et al., 2011), participant à leur haute valeur fonctionnelle (Bertin et al., 2014; Ferreira et al., 2018; Ksouri et al., 2012). Les extraits bioactifs de plusieurs d'entre elles ont notamment montré des propriétés antibactériennes, antidiabétiques, antioxydantes, antiprolifératives, immunitaires et protectrices de plusieurs fonctions du corps humains (Ksouri et al., 2012; Nikalje et al., 2018). À travers le monde, les salicornes sont également exploitées pour la production de bio-carburants (Panta et al., 2014; Sharma et al., 2016) et la désalinisation des sols (Sainty & Associates for AWI and CRC Salinity, 2006). L'espèce *Salicornia bigelovii* dont les graines sont oléagineuses (30% du poids sec) est par exemple cultivée sous un

système d'aqua-agriculture intégré au Mexique et représente une production de biodiesel estimée à 900 litres/ha (Sharma et al., 2016).

3.3. *Suaeda maritima*



Figure 6. a. Photographie de *Suaeda maritima* en milieu naturel (Dumbéa, Nouvelle-Calédonie) à marée haute. b. Photographie de ses rameaux végétatifs permettant d'observer ses feuilles succulentes linéaires colorées. c. Photographie de l'un de ses rameaux fertiles au stade d'inflorescence faisant apparaître les groupements de fleurs subsessiles. d. Photographie de ses fruits (recouverts d'un périanthe) et graines. Photographies personnelles ou modifiées d'après Colette, (2019) ou modifiées d'après Western Australian Herbarium, (1998).

L'espèce de *Suaeda sp.* retrouvée en Nouvelle-Calédonie a été répertoriée comme *Suaeda maritima* (L.) Dumort (Munzinger et al., 2020; Munzinger and Lebigre, 2007) mais il est probable que cette entité soit endémique de la Nouvelle-Calédonie (Duke et al., 2010). Son port est celui de *Suaeda maritima* (R.Br.) Moq., ([APNI](#)) tandis que la forme et la taille de ses feuilles sont celles de *Suaeda arbusculoides* L.S.Sm. ([APNI](#)) deux taxons indigènes d'Australie (Duke et al., 2010). L'espèce, exclusivement tidale (Duke et al., 2010), forme des arbustes pérennes d'environ 70 cm de haut au niveau des tannes et sur les plages le long de la côte ouest (Figure 6.a). Elle a été observée de Ouaco (Nord) à Dumbéa (Sud), sur des zones où le cumul annuel de précipitations ne dépasse pas

1200 mm (Duke et al., 2010). Ses tiges portent des petites feuilles grasses de forme linéaire, aiguës ou obtuses, affichant des couleurs tantôt vertes, orange, violet ou roses selon les conditions du milieu, notamment salines (Figure 6.b). Ses inflorescences forment des glomérules à fleurs bisexuées, parfois unisexuées, subsessiles et à périanthe lobé, groupées par 2 ou 3 (Figure 6.c). Le périanthe fructifère est légèrement succulent, déprimé-globuleux, d'environ 2 mm de diamètre (Figure 6.d). À maturité, l'endocarpe du fruit est lisse de couleur noir ou brun rougeâtre (Figure 6.d) (State Herbarium of South Australia, 1998; Walsh and Entwistle, 1996; Western Australian Herbarium, 1998).

Les soudes du genre *Suaeda sp.*, communément appelées « Sea-Blites » représentent un groupe d'arbuste halophyte littoral, dont les feuilles succulentes sont capables d'accumuler de grandes quantités d'ions salins (Flowers and Colmer, 2008; Koyro et al., 2011) Les jeunes pousses de « Sea-Blites » sont consommées traditionnellement à travers le monde (Nikalje et al., 2018; Song and Wang, 2015). Leurs teneurs en protéines, fibres brutes, caroténoïdes, acides aminés, vitamine C ont par exemple démontré la valeur nutritionnelle de *Suaeda salsa* (Song and Wang, 2015). Les graines de nombreuses espèces de *Suaeda sp.* ont également un potentiel agro-alimentaire reconnu, grâce à leur richesse en huile (> 20% du poids sec) et en acides gras polyinsaturés (Nikalje et al., 2018; Panta et al., 2014; Song and Wang, 2015). Plusieurs espèces de *Suaeda sp.* ont également montré une large gamme d'activités biologiques, et sont connues des traitements médicaux folkloriques (Al-Tohamy et al., 2018; Oueslati et al., 2012). Les extraits bioactifs de *Suaeda fruticosa* ont par exemple présenté des effets de baisse des taux de graisse et de sucre du sang, ainsi que des activités antioxydantes, antimicrobiennes et anticancéreuses (Ksouri et al., 2012; Oueslati et al., 2012). Plus de 90% d'activité antiradicalaire a également été obtenue sur les extraits bioactifs de *Suaeda vermiculata*, riches en composés phénoliques *i.e.*, 76.88 mg d'équivalent acide gallique par gramme de matière sèche (Al-Tohamy et al., 2018). Le potentiel des *Suaeda sp.* en alimentation animale est également reconnu (Brown and Glenn, 1999; Glenn et al., 1999; Panta et al., 2014; Temel et al., 2015). Ces espèces ont également montré un haut potentiel à la production de biocarburant (Abideen et al., 2012; Nikalje et al., 2018; Sharma et al., 2016). L'espèce *Suaeda fruticosa* possède par exemple des graines oléagineuses dont la composition en acides gras est comparable à celles de cultures utilisées pour la production de biodiesel (Abideen et al., 2012; Sharma et al., 2016). Enfin, l'utilité de ces espèces a également été démontrée pour la désalinisation (Abideen et al., 2012; Keiffer and Ungar, 1997; Nikalje et al., 2018). L'espèce *Suaeda salsa* plantée sur une densité de 15m² par plante⁻¹ a par exemple montré une capacité de désalinisation des sols entre 3000 et 4000 Na⁺ ha⁻¹ après récolte en fin de saison de croissance (Zhao, 1991).

3.4. *Salsola australis*

L'espèce *Salsola australis* R.Br. ([APNI](#)), communément appelée « soude de Ruthénie » ou « saltwort épineux » est une herbacée halophyte annuelle, indigène de Nouvelle-Calédonie (Munzinger et al., 2020). Auparavant connue sous le nom de *Salsola kali* L. ([APNI](#)) en Nouvelle-

Calédonie, sa classification fait aujourd’hui l’objet de discussions (Chinnock, 2010; Munzinger et al., 2020). Elle forme des buissons de 60-70 cm sur le haut des plages de la côte Ouest (Figure 7.a), et est fréquemment associée à l’espèce *Atriplex jubata*. Ces deux espèces ont une capacité d’engorgement limitée et occupent généralement la zone intertidale supérieure où les marées sont moins fréquentes. L’espèce *Salsola australis* a été observée le long de la côte Ouest de Poum (Nord) à Uitoe (Sud), généralement au niveau de zones ne dépassant pas un cumul de précipitations annuelles de 1200mm (Duke et al., 2010). Ses jeunes pousses sont tendres et charnues, tandis que ses rameaux matures sont ligneux, parfois laineux et striés de rouge et portant de fines feuilles linéaires de 1-3 cm, opposées sessiles, étreintes à la base et atténues en pointes épineuses (Figure 7.b). Ses inflorescences correspondent à des épis à fleurs bisexuées groupées par 2 ou 3 à l’aiselle de bractées spiniformes à périanthe à 5 sépales libres, 5 étamines et 2-3 stigmates (Figure 7.c). Le périanthe fructifère ligneux est entouré d’ailes transversales et contient une graine horizontale d’environ 2 mm (Figure 7.d)(Jessop and Toelken, 1986; State Herbarium of South Australia, 1998).

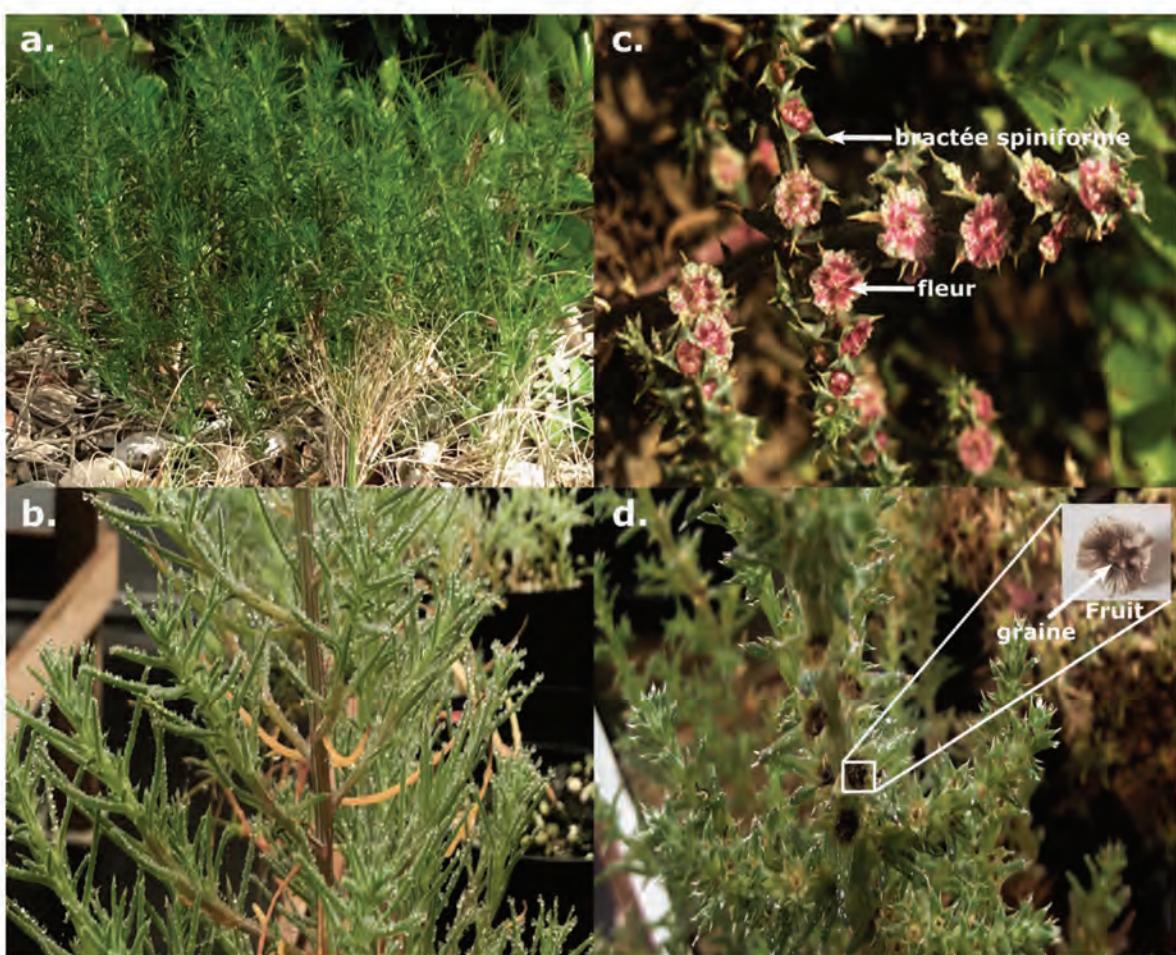


Figure 7. **a.** Photographie de *Salsola australis* en milieu naturel (Uitoe, Nouvelle-Calédonie). **b.** Photographie de ses rameaux végétatifs permettant d’observer ses feuilles et sa tige striée de rouge. **c.** Photographie de l’un de ses rameaux fertiles au stade d’inflorescence faisant apparaître les groupements de fleurs à l’aiselle de bractées spiniformes. **d.** Photographie de l’un de ses rameaux fertiles au stade d’infructescence et de l’un de ses fruits (recouvert d’un périanthe et renfermant une graine). Photographies personnelles ou modifiées d’après Colette, (2019).

De nombreuses espèces de *Salsola sp.* adoptent une photosynthèse de type C4 (Grigore et al., 2014; Manetas et al., 1986; Pyankov et al., 2010; Shomer-Ilan et al., 1981) et sont tolérantes à l'aridité et à la salinité (Heidari-Sharifabad and Mirzaie-Nodoushan, 2006; Karakaş et al., 2017; Ksouri et al., 2012). Plusieurs sont cultivées ou candidates à l'agriculture biosaline à travers le monde. Parmi les plus connues, on retrouve l'espèce *Salsola kali* (Falasca et al., 2016), dont la tolérance à la salinité a été positivement corrélée à la capacité à accumuler le Na⁺ (Glenn et al., 1999; Reimann and Breckle, 1995). Ses jeunes plants peuvent être utilisés comme fourrage grâce à leur composition (10-18% de protéines, 45-65% de fibres) et à leur digestibilité (50-70%). Sa biomasse lignocellulosique est également prometteuse pour la production de bioénergies (Falasca et al., 2016). On retrouve également des espèces de *Salsola sp.* utilisées pour l'alimentation humaine comme l'espèce *Salsola soda* (communément appelée « agretti »), cultivée en Italie pour la consommation gastronomique de ses jeunes pousses (Centofanti and Banuelos, 2015). Elles peuvent également être une source de nouveaux agents antioxydants et antimicrobiens appréciés des applications alimentaires et biomédicales (Al-Tohamy et al., 2018; Centofanti and Banuelos, 2015; Ksouri et al., 2012; Petropoulos et al., 2018). Leurs utilisations en médecine reposent sur leurs propriétés hypotensives, anti-constipations anti-inflammatoires ou soporifiques (Al-Tohamy et al., 2018; Ksouri et al., 2012; Petropoulos et al., 2018), que l'on attribue à la présence d'alcaloïdes (salsoline et la salsolidine). Des extraits d'alcaloïdes de *Salsola soda* ont par exemple été évalués pour le traitement de la maladie d'Alzheimer (Centofanti and Banuelos, 2015; Petropoulos et al., 2018). Plusieurs *Salsola sp.* ont enfin montré un potentiel pour la désalinisation des sols et la permaculture en condition saline. En tant que culture compagne de la tomate (*Lycopersicon esculentum Mill.*) sous conditions salines, l'espèce *Salsola soda* a par exemple déterminé une augmentation de 22% du rendement de cette dernière, sans effet sur sa composition en N, K et Mg (Graifenberg et al., 2003).

3.5. *Enchytraea tomentosa*

L'espèce *Enchytraea tomentosa R.Br. (APNI)* ou « arroche rubis » est une halophyte pérenne indigène de Nouvelle-Calédonie (Munzinger et al., 2020) formant des buissons de 70-90 cm de hauteur sur des terrains à faible relief de la zone intertidale supérieure des tannes ou des plages (Figure 8.a). Cette espèce, exclusivement tidale est généralement présente au niveau de zones à cumul de précipitations annuel < 1200 mm. Elle est supposée avoir une tolérance élevée à la sécheresse et faible à l'engorgement. Sa production de biomasse serait notamment facilitée par l'ombre (Jefferson and Pennacchio, 2005), notamment dans des conditions de limitations en eau (Prider and Facelli, 2004). Elle est néanmoins signalée pour avoir une large tolérance climatique, pédologique et topographique (Duke et al., 2010; Sainty & Associates for AWI and CRC Salinity, 2006). Elle a été observée de Voh (Nord) à Uitoe (Sud). L'identification de l'espèce *Enchytraea tomentosa* en Nouvelle-Calédonie, issue d'un genre précédemment décrit comme endémique d'Australie, appuie l'hypothèse d'une radiation évolutive des espèces de *Chenopodiaceae* au sein du Pacifique austral (Duke et al., 2010).

Ses tiges nombreuses sont érigées ou trainantes, pubescentes sur leur partie supérieure et peuvent atteindre 1m de haut. Ses feuilles sessiles succulentes d'environ 1.5-2 cm et de forme linéaire cylindrique sont également pubescentes et groupées sur la partie supérieure des tiges (Figure 8.b). Ses fleurs sont insignifiantes et solitaires et situées à l'aisselle des feuilles. Son fruit singulier distinctif correspond à une baie à 5 lobes de 4-6 mm se formant à la base des feuilles au niveau des tiges supérieures (Figure 8.c et 8.d). Il devient rouge ou jaune à maturité, renfermant une petite graine noire en forme de disque (Figure 8.d)(Jessop and Toelken, 1986; Sainty & Associates for AWI and CRC Salinity, 2006; State Herbarium of South Australia, 1998).

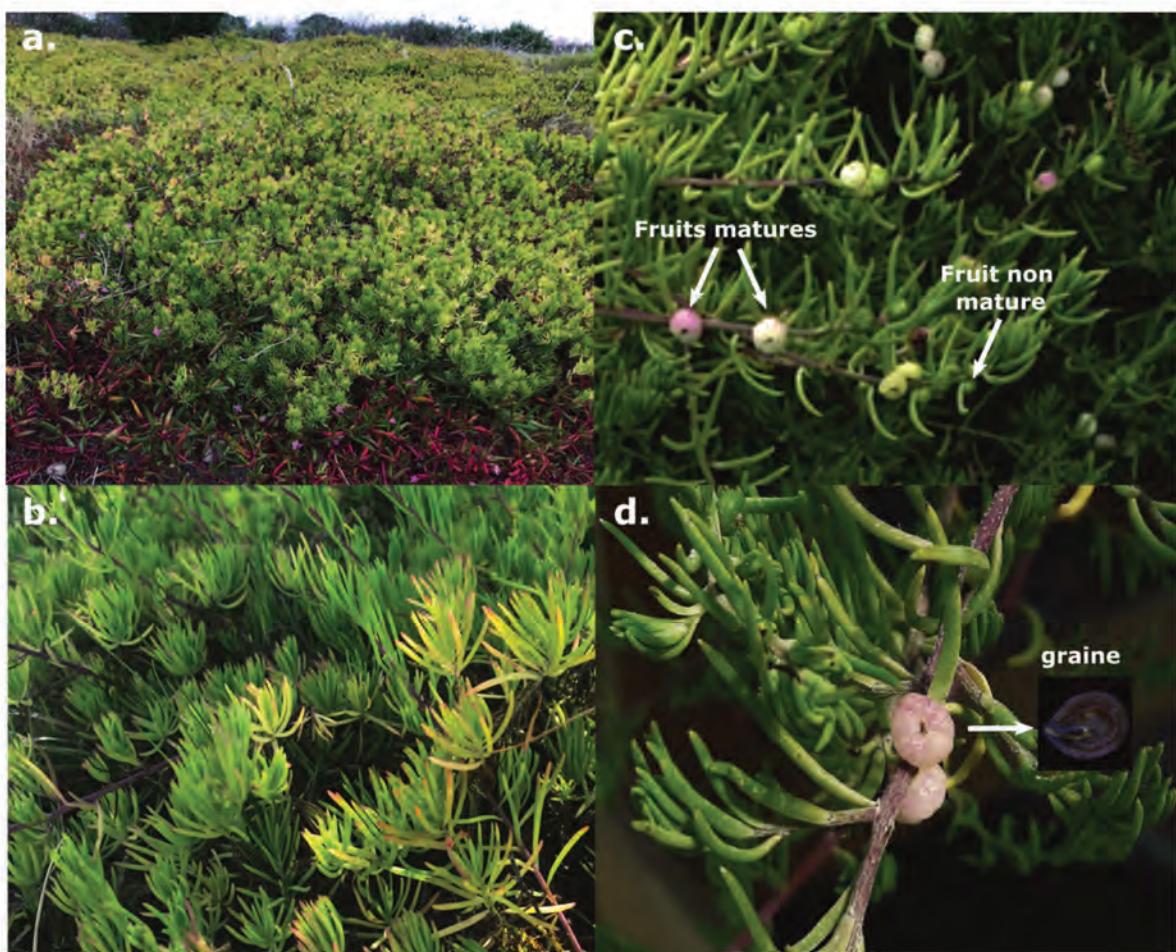


Figure 8. a. Photographie d'*Enchylaena tomentosa* en milieu naturel (Ouano, Nouvelle-Calédonie). b. Photographie de ses rameaux végétatifs permettant d'observer ses feuilles succulentes groupées. c. Photographie de l'un de ses rameaux fertiles au stade d'infructescence faisant apparaître les fruits à différents stades de maturité. d. Photographie de l'un de ses fruits, mature, lobé, sur l'un de ses rameaux fertiles et radiographie de la graine qu'il renferme. Photographies personnelles ou modifiées d'après Colette, (2019).

En Australie, l'espèce *Enchylaena tomentosa* est connue pour fournir une couverture stabilisatrice en zones salines ou arides, constituant une solution complémentaire à l'alimentation animale (Norman et al., 2019; Revell et al., 2013). Ses contenus en Ca, Mg, Cu, Fe et Zn seraient supérieurs ou équivalents aux besoins alimentaires des ruminants (Revell et al., 2013). Traditionnellement, les australiens autochtones consomment également les fruits de cette espèce, en

collation ou en tisane, et cuisinent ses feuilles comme un légume (Clarke, 1998). Cette espèce fait également partie de programmes de restauration écologique, en mixité avec d'autres arbustes pérennes d'Australie (Jellinek et al., 2020) et on lui connaît un rôle écosystémique envers la faune indigène (Brooker and Brooker, 2004). De plus, elle a démontré un potentiel de croissance sur les sites miniers (Naidu, 1997) ou encore les lagunes de collecte des « fly ashes » (le principal sous-produit de la combustion du charbon) (Jusaitis and Pillman, 1997), pour la restauration et la stabilisation de ces zones industrielles.

4. Objectifs de l'étude

L'objectif principal de ce travail a été de rechercher les variations de croissance et/ou de valeur en métabolites fonctionnels d'intérêt dans les tissus comestibles de ces plantes en lien avec les modifications - naturelles ou contrôlées - de leur milieu de croissance. Les questions de recherche suivantes ont été abordées :

1. Les feuilles/tiges comestibles des halophytes étudiées peuvent-elles être considérées comme des aliments fonctionnels avec une capacité élevée d'accumulation de composés favorisant la santé et/ou de prévention de maladies ? Dans chaque chapitre, nous avons basé cette évaluation sur la comparaison de moyennes générales en composés fonctionnels d'intérêt, avec plusieurs recommandations diététiques ou avec celles d'autres légumes-feuilles d'intérêt. Nous avons ciblé les valeurs fonctionnelles suivantes :
 - Plusieurs éléments essentiels (Ca, K, Mg, Na, P, S, Al, Fe, Mn, Cu, Mo, Zn, Ni),
 - Les proportions d'acides gras polyinsaturés totaux (PUFA) et oméga 3 (n-3), par rapport aux acides gras totaux (TFA), notamment en acide α -linolénique (18:3n-3)
 - Les teneurs en composés phénoliques totaux (TPC), connus pour leurs rôles antioxydants
 - L'activité antiradicalaire « totale » (AAI), à travers l'essai au radical DPPH•
2. Quelles sont les relations entre la croissance et/ou valeur fonctionnelle des espèces et les contraintes extérieures ? Deux études ont permis de subdiviser cette question générale en plusieurs points précis :
 - Une étude en milieu naturel :
 - 2.1.a. Quelles sont les niches écologiques physico-chimiques et spatio-temporelles de ces espèces en Nouvelle-Calédonie ? (Chapitre 2, partie 1)
 - 2.1.b. Quels sont leurs accomodats/ecotypes naturels pour la valeur fonctionnelle en acide gras et en minéraux ? (Chapitre 2, partie 2)
 - 2.1.c. Peut-on discriminer des habitats et accomodats/ecotypes naturels associés à une augmentation de cette valeur fonctionnelle ? (Chapitre 2, partie 2)

2.1.d. Existe-t-il un lien entre les paramètres physico-chimiques des habitats et ces accomodats/ecotypes ? Notamment, entre la salinité des habitats et la mise en place de mécanismes de tolérance impliquant des modulations biochimiques au sein des espèces ? (Chapitre 2)

- Une étude en culture expérimentale hors sol :

2.2.a. Quelles sont les variabilités expérimentales de la croissance et de la valeur fonctionnelle en acides gras chez deux de ces espèces, *Atriplex jubata* et *Sarcocornia quinqueflora*, vis-à-vis de la salinité et de la forme de nutriments azotés apportés au milieu ? (Chapitre 3, partie 1)

2.2.b. Quelles sont les variabilités expérimentales de la croissance et de la valeur fonctionnelle en acides gras et en antioxydants chez les trois autres espèces, *Salsola australis* et *Suaeda maritima* et *Enchyalaena tomentosa*, vis-à-vis de la salinité et de la forme de nutriments azotés apportés au milieu ? (Chapitre 3, partie 2)

2.2.c. Peut-on discriminer des conditions de cultures salines et azotées associées à une augmentation de la croissance et de la valeur fonctionnelle en acides gras et/ou en antioxydants des espèces ? (Chapitre 3)

2.2.d. Existe-t-il un lien entre ces « démonstrateurs de qualité agronomique » et la tolérance au sel et/ou le métabolisme de nutrition azotée des espèces ? (Chapitre 3)

Références

- Abideen, Z., Ansari, R., Gul, B., and Khan, M. A., 2012. The place of halophytes in Pakistan's biofuel industry. *Biofuels*, **3**(2), 211–220. DOI: 10.4155/BFS.11.158
- Agarwal, S., and Pandey, V., 2004. Antioxidant enzyme responses to NaCl stress in *Cassia angustifolia*. *Biologia Plantarum*, **48**(4), 555–560. DOI: 10.1023/B:BIOP.0000047152.07878.e7
- Al-Tohamy, R., Ali, S. S., Saad-Allah, K., Fareed, M., Ali, A., El-Badry, A., El-Zawawy, N. A., et al., 2018. Phytochemical analysis and assessment of antioxidant and antimicrobial activities of some medicinal plant species from Egyptian flora. *Journal of Applied Biomedicine*, **16**(4), 289–300. DOI: 10.1016/j.jab.2018.08.001
- Alhdad, G. M., Seal, C. E., Al-Azzawi, M. J., and Flowers, T. J., 2013. The effect of combined salinity and waterlogging on the halophyte *Suaeda maritima*: The role of antioxidants. *Environmental and Experimental Botany*, **87**, 120–125. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2012.10.010
- Ali, H., Khan, E., and Sajad, M. A., 2013. Phytoremediation of heavy metals-Concepts and applications. *Chemosphere*, **91**(7), 869–881. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2013.01.075
- Allakhverdiev, S. I., Nishiyama, Y., Suzuki, I., Tasaka, Y., and Murata, N., 1999. Genetic engineering of the unsaturation of fatty acids in membrane lipids alters the tolerance of *Synechocystis* to salt stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**(10), 5862–5867. DOI: 10.1073/pnas.96.10.5862
- Almeida, C. M. R., Mucha, A. P., and Vasconcelos, M. T. S. D., 2004. Influence of the sea rush *Juncus maritimus* on metal concentration and speciation in estuarine sediment colonized by the plant. *Environmental Science and Technology*, **38**(11), 3112–3118. DOI: 10.1021/es049932j
- Arbelet-Bonnin, D., Ben-Hamed-Louati, I., Laurenti, P., Abdelly, C., Ben-Hamed, K., and Bouteau, F., 2019. *Cakile maritima*, a promising model for halophyte studies and a putative cash crop for saline agriculture. *Advances in Agronomy*, **155**, 45–78. DOI: 10.1016/bs.agron.2019.01.003
- Arce, M. E., Bianciotto, O., Stronati, M. S., Yepes, M. S., Blessio, A. Y., and Aras, F. M., 2016. Agriculture and Sheep

Production on Patagonian Sabkahs with *Sarcocornia neei* Irrigated with Seawater (Chubut – Argentina). *Task for Vegetation Science*, **48**, 275–285. DOI: 10.1007/978-3-319-27093-7_15

Asada, K., 2006. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant Physiology*, **141**(2), 391–396. DOI: 10.1104/pp.106.082040

Ashraf, M., and Foolad, M. R., 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, **59**(2), 206–216. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2005.12.006

Bai, J., Gao, H., Xiao, R., Wang, J., and Huang, C., 2012. A Review of Soil Nitrogen Mineralization as Affected by Water and Salt in Coastal Wetlands: Issues and Methods. *Clean - Soil, Air, Water*, **40**(10), 1099–1105. DOI: 10.1002/clen.201200055

Bailly, C., 2004. Active oxygen species and antioxidants in seed biology. *Seed Science Research*, **14**(2), 93–107. DOI: 10.1079/ssr2004159

Barreira, L., Resek, E., Rodrigues, M. J., Rocha, M. I., Pereira, H., Bandarra, N., da Silva, M. M., et al., 2017. Halophytes: Gourmet food with nutritional health benefits? *Journal of Food Composition and Analysis*, **59**, 35–42. Academic Press. DOI: 10.1016/J.JFCA.2017.02.003

Barrett-Lennard, E. G., 2002. Restoration of saline land through revegetation. *Agricultural Water Management*, **53**(1–3), 213–226. DOI: 10.1016/S0378-3774(01)00166-4

Barrett-Lennard, E. G., and Malcolm, C. V., 1999. Increased concentrations of chloride beneath stands of saltbushes (*Atriplex* species) suggest substantial use of groundwater. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, **39**(8), 949–955. DOI: 10.1071/EA99068

Behr, J. H., Bouchereau, A., Berardocco, S., Seal, C. E., Flowers, T. J., and Zörb, C., 2017. Metabolic and physiological adjustment of *Suaeda maritima* to combined salinity and hypoxia. *Annals of Botany*, **119**(6), 965–976. DOI: 10.1093/aob/mcw282

Ben Amor, N., Ben Hamed, K., Debez, A., Grignon, C., and Abdelly, C., 2005. Physiological and antioxidant responses of the perennial halophyte *Crithmum maritimum* to salinity. *Plant Science*, **168**(4), 889–899. DOI: 10.1016/j.plantsci.2004.11.002

Ben Amor, N., Jiménez, A., Megdiche, W., Lundqvist, M., Sevilla, F., and Abdelly, C., 2006. Response of antioxidant systems to NaCl stress in the halophyte *Cakile maritima*. *Physiologia Plantarum*, **126**(3), 446–457. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2006.00620.x

Benhammou, N., Bekkara, F. A., and Kadifkova Panovska, T., 2009. Antioxidant activity of methanolic extracts and some bioactive compounds of *Atriplex halimus*. *Comptes Rendus Chimie*, **12**(12), 1259–1266. DOI: 10.1016/j.crci.2009.02.004

Bertin, R. L., Gonzaga, L. V., Borges, G. da S. C., Azevedo, Mô. S., Maltez, H. F., Heller, M., Micke, G. A., et al., 2014. Nutrient composition and, identification/quantification of major phenolic compounds in *Sarcocornia ambigua* (Amaranthaceae) using HPLC-ESI-MS/MS. *Food Research International*, **55**, 404–411. DOI: 10.1016/j.foodres.2013.11.036

Blokhina, O., Virolainen, E., and Fagerstedt, K. V., 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: A review. *Annals of Botany*, **91**(2), 179–194. DOI: 10.1093/aob/mcf118

Boestfleisch, C., Wagenseil, N. B., Buhmann, A. K., Seal, C. E., Wade, E. M., Muscolo, A., and Papenbrock, J., 2014. Manipulating the antioxidant capacity of halophytes to increase their cultural and economic value through saline cultivation. *AoB Plants*, **6**, 6–46. Oxford University Press. DOI: 10.1093/aobpla/plu046

Bouché, N., and Fromm, H., 2004. GABA in plants: just a metabolite? *Trends in Plant Science*, **9**(3), 110–115. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.01.006>

Britto, D. T., and Kronzucker, H. J., 2002. NH₄⁺ toxicity in higher plants : a critical review. *Journal of Plant Physiology*, **159**(6), 567–584.

Brooker, M., and Brooker, L., 2004. Yellow-plumed Honeyeaters *Lichenostomus ornatus* milking the Fruit of Ruby Saltbush *Enchylaena tomentosa*. *Australian Field Ornithology*, **21**(2), 81–82.

Brown, J. J., and Glenn, E. P., 1999. Reuse of highly saline aquaculture effluent to irrigate a potential forage halophyte, *Suaeda esteroa*. *Aquacultural Engineering*, **20**(2), 91–111. DOI: 10.1016/S0144-8609(99)00009-6

Brown, J. J., Glenn, E. P., Fitzsimmons, K. M., and Smith, S. E., 1999. Halophytes for the treatment of saline aquaculture

- effluent. *Aquaculture*, **175**(3–4), 255–268. DOI: 10.1016/S0044-8486(99)00084-8
- Brown, J. J., Glenn, E. P., and Smith, S. E., 2014. Feasibility of Halophyte Domestication for High-Salinity Agriculture. *Tasks for Vegetation Science*, **47**, 73–80. DOI: 10.1007/978-94-007-7411-7_5
- Cambrollé, J., Mateos-Naranjo, E., Redondo-Gómez, S., Luque, T., and Figueroa, M. E., 2011. The role of two *Spartina* species in phytostabilization and bioaccumulation of Co, Cr, and Ni in the Tinto-Odiel estuary (SW Spain). *Hydrobiologia*, **671**(1), 95–105. DOI: 10.1007/s10750-011-0706-4
- Carillo, P., 2018. GABA shunt in durum wheat. *Frontiers in Plant Science*, **9**, 100–109. DOI: 10.3389/fpls.2018.00100
- Carillo, P., Grazia, M., Pontecorvo, G., Fuggi, A., and Woodrow, P., 2011. Salinity Stress and Salt Tolerance. *Abiotic Stress in Plants - Mechanisms and Adaptations*. IntechOpen : London, United Kingdom. DOI: 10.5772/22331
- Carillo, P., Mastrolonardo, G., Nacca, F., Parisi, D., Verlotta, A., and Fuggi, A., 2008. Nitrogen metabolism in durum wheat under salinity: Accumulation of proline and glycine betaine. *Functional Plant Biology*, **35**(5), 412–426. DOI: 10.1071/FP08108
- Carlsson, R., and Clarke, E. M. W., 1983. *Atriplex hortensis* L. as a leafy vegetable, and as a leaf protein concentrate plant. *Qualitas Plantarum Plant Foods for Human Nutrition*, **33**(2–3), 127–133. DOI: 10.1007/BF01091298
- Centofanti, T., and Banuelos, G., 2015. Evaluation of the halophyte *Salsola soda* as an alternative crop for saline soils high in selenium and boron. *Journal of environmental management*, **157**, 96–102. DOI: 10.1016/j.jenvman.2015.04.005
- Chikhi, I., Allali, H., El Amine Dib, M., Medjdoub, H., and Tabti, B., 2014. Antidiabetic activity of aqueous leaf extract of *Atriplex halimus* L. (Chenopodiaceae) in streptozotocin-induced diabetic rats. *Asian Pacific Journal of Tropical Disease*, **4**(3), 181–184. DOI: 10.1016/S2222-1808(14)60501-6
- Chinnock, R. J., 2010. Some observations on *Salsola* L. (Chenopodiaceae) in Australia. *J. Adelaide Bot. Gard.*, **4**(3), 181–184.
- Clarke, P., 1998. Early Aboriginal plant foods in southern South Australia. *Proceedings of the Nutrition Society of Australia*.
- Colette, M., 2019. Caractéristiques germinatives des graines de 8 espèces d'halophytes candidates à l'agriculture biosaline en Nouvelle-Calédonie. Influence de la salinité et de la thermopériode sur la germination. Université de Nancy.
- Colmer, T. D., Teresa W-M., F., Läuchli, A., and Higashi, R. M., 1996. Interactive effects of salinity, nitrogen and sulphur on the organic solutes in *Spartina alterniflora* leaf blades. *Journal of Experimental Botany*, **47**(3), 369–375. DOI: 10.1093/jxb/47.3.369
- Costa, C. S. B., Vicenti, J. R. M., Morón-Villarreyes, J. A., Caldas, S., Cardoso, L. V., Freitas, R. F., and D’Oca, M. G. M., 2014. Extraction and characterization of lipids from *Sarcocornia ambigua* meal: A halophyte biomass produced with shrimp farm effluent irrigation. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, **86**(2), 935–943. DOI: 10.1590/0001-3765201420130022
- De Azevedo Neto, A. D., Prisco, J. T., Enéas-Filho, J., Abreu, C. E. B. De, and Gomes-Filho, E., 2006. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. *Environmental and Experimental Botany*, **56**(1), 87–94. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2005.01.008
- D’Oca, M. G. M., Morón-Villarreyes, J. A., Lemões, J. S., and Costa, C. S. B., 2012. Fatty acids composition in seeds of the south american glasswort *Sarcocornia ambigua*. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, **84**(3), 865–870. DOI: 10.1590/S0001-37652012005000044
- DAVAR, 2018. Forum H2O Nouvelle-Calédonie, Premiers résultats. Retrieved from <https://davar.gouv.nc/actualites/04-05-2018/forum-h2o-premiers-resultats>
- Davy, A. J., Bishop, G. F., Mossman, H., Redondo-Gómez, S., Castillo, J. M., Castellanos, E. M., Luque, T., et al., 2006. Biological Flora of the British Isles: *Sarcocornia perennis* (Miller) A.J. Scott. *Journal of Ecology*, **94**(5), 1035–1048. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2006.01156.x
- Demiral, T., and Türkan, I., 2005. Comparative lipid peroxidation, antioxidant defense systems and proline content in roots of two rice cultivars differing in salt tolerance. *Environmental and Experimental Botany*, **53**(3), 247–257. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2004.03.017
- Duan, D. Y., Li, W. Q., Liu, X. J., Ouyang, H., and An, P., 2007. Seed germination and seedling growth of *Suaeda salsa* under salt stress. *Annales Botanici Fennici*, **44**, 161–169.
- Duarte, B., Santos, D., Marques, J. C., and Caçador, I., 2013. Ecophysiological adaptations of two halophytes to salt stress:

Photosynthesis, PS II photochemistry and anti-oxidant feedback - Implications for resilience in climate change. *Plant Physiology and Biochemistry*, **67**, 178–188. DOI: 10.1016/j.plaphy.2013.03.004

Duarte, B., Sleimi, N., and Cagador, I., 2014. Biophysical and biochemical constraints imposed by salt stress: Learning from halophytes. *Frontiers in Plant Science*, **5**, 746–752. DOI: 10.3389/fpls.2014.00746

Dudonné, S., Vitrac, X., Coutière, P., Woillez, M., and Mérillon, J.-M., 2009. Comparative Study of Antioxidant Properties and Total Phenolic Content of 30 Plant Extracts of Industrial Interest Using DPPH, ABTS, FRAP, SOD, and ORAC Assays. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **57**(5), 1768–1774. DOI: 10.1021/jf803011r

Duke, N., Mackenzie, J., and Wood, A., 2010. Tidal Wetland Flora of New Caledonia. Uniquest project N°16059. Uniquest project N°16059.

Eisa, S., Hussin, S., Geissler, N., and Koyro, H. W., 2012. Effect of NaCl salinity on water relations, photosynthesis and chemical composition of Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) as a potential cash crop halophyte. *Australian Journal of Crop Science*.

El-Keblawy, A., and Al-Shamsi, N., 2008. Salinity, temperature and light affect seed germination of *Haloxylon salicornicum*, a common perennial shrub of the Arabian deserts. *Seed Science and Technology*, **36**(3), 679–688. DOI: 10.15258/sst.2008.36.3.17

Falasca, S., Pitta-Alvarez, S., and Ulberich, A., 2016. Developing an agro-ecological zoning model for tumbleweed (*Salsola kali*), as energy crop in drylands of Argentina. *Environmental and Climate Technologies*, **18**(1), 17–32. DOI: 10.1515/rtect-2016-0010

Ferreira, D., Isca, V. M. S., Leal, P., Seca, A. M. L., Silva, H., de Lourdes Pereira, M., Silva, A. M. S., et al., 2018. *Salicornia ramosissima*: Secondary metabolites and protective effect against acute testicular toxicity. *Arabian Journal of Chemistry*, **11**(1), 70–80. DOI: 10.1016/j.arabjc.2016.04.012

Flowers, T. J., 2004. Improving crop salt tolerance. *Journal of Experimental Botany*, **55**(396), 307–319. Narnia. DOI: 10.1093/jxb/erh003

Flowers, T. J., and Colmer, T. D., 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist*, **179**(4), 945–963. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2008.02531.x

Geissler, N., Hussin, S., and Koyro, H.-W., 2009. Elevated atmospheric CO₂ concentration ameliorates effects of NaCl salinity on photosynthesis and leaf structure of *Aster tripolium* L. *Journal of Experimental Botany*, **60**(1), 137–151.

Geissler, N., Lieth, H., and Koyro, H. W., 2013. Cash crop halophytes: The ecologically and economically sustainable use of naturally salt-resistant plants in the context of global changes. *Physiological Mechanisms and Adaptation Strategies in Plants Under Changing Environment*, **1**, 145–162. DOI: 10.1007/978-1-4614-8591-9_7

Glenn, E. P., Anday, T., Chaturvedi, R., Martinez-Garcia, R., Pearlstein, S., Soliz, D., Nelson, S. G., et al., 2013. Three halophytes for saline-water agriculture: An oilseed, a forage and a grain crop. *Environmental and Experimental Botany*, **92**, 110–121. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2012.05.002

Glenn, E. P., Brown, J. J., and Blumwald, E., 1999. Salt tolerance and crop potential of halophytes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **18**(2), 227–255. DOI: 10.1016/S0735-2689(99)00388-3

Glenn, E. P., Hicks, N. G., Riley, J. J., Swingle, S., Choukrallah, R., Malcolm, C. V., and Hamdy, Atef, 1996. Seawater irrigation of halophytes for animal feed. In R. Chakour-Allah, C. V. Malcolm, and A. Hamdy (Eds.), *Halophytes and Biosaline Agriculture* (Marcel Dek., pp. 221–236). New York.

Glenn, E. P., O'Leary, J. W., Watson, M. C., Thompson, T. L., and Kuehl, R. O., 1991. *Salicornia bigelovii* Torr.: An oilseed halophyte for seawater irrigation. *Science*, **251**(4997), 1065–1067. DOI: 10.1126/science.251.4997.1065

Glenn, E., Tanner, R., Miyamoto, S., Fitzsimmons, K., and Boyer, J., 1998. Water use, productivity and forage quality of the halophyte *Atriplex nummularia* grown on saline waste water in a desert environment. *Journal of Arid Environments*, **38**(1), 45–62. DOI: 10.1006/jare.1997.0320

Graifenberg, A., Botrini, L., Giustiniani, L., Filippi, F., and Curadi, M., 2003. Tomato growing in saline conditions with biodesalinating plants: *Salsola soda* L., and *Portulaca oleracea* L. *Acta Horticultae*, **609**, 301–305. DOI: 10.17660/ActaHortic.2003.609.45

Grattan, S. R., and Grieve, C. M., 1992. Mineral element acquisition and growth response of plants grown in saline environments. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **38**(4), 275–300. DOI: [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(92\)90151-Z](https://doi.org/10.1016/0167-8809(92)90151-Z)

- Grigore, M. N., Ivanescu, L., and Toma, C., 2014. *Halophytes: An integrative anatomical study*. Springer International Publishin. DOI: 10.1007/978-3-319-05729-3
- Guil-Guerrero, J. L., and Rodríguez-García, I., 1999. Lipids classes, fatty acids and carotenes of the leaves of six edible wild plants. *European Food Research and Technology*, **209**(5), 313–316. DOI: 10.1007/s002170050501
- Gul, B., Ansari, R., Flowers, T. J., and Khan, M. A., 2013. Germination strategies of halophyte seeds under salinity. *Environmental and Experimental Botany*, **92**, 4–18. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2012.11.006
- Gunkel-Grillon, P., Laporte-Magoni, C., Lemestre, M., and Bazire, N., 2014. Toxic chromium release from nickel mining sediments in surface waters, New Caledonia. *Environmental Chemistry Letters*, **12**, 511–516. DOI: 10.1007/s10311-014-0475-1
- Hanson, A. D., Rathinasabapathi, B., Chamberlin, B., and Gage, D. A., 1991. Comparative physiological evidence that β -alanine betaine and choline-O-sulfate act as compatible osmolytes in halophytic Limonium species. *Plant Physiology*, **97**(3), 1199–1205. DOI: 10.1104/pp.97.3.1199
- He, M., and Ding, N.-Z., 2020. Plant Unsaturated Fatty Acids: Multiple Roles in Stress Response. *Frontiers in Plant Science*, **11**. DOI: 10.3389/fpls.2020.562785
- Heidari-Sharifabad, H., and Mirzaie-Nodoushan, H., 2006. Salinity-induced growth and some metabolic changes in three *Salsola* species. *Journal of Arid Environments*, **67**(4), 715–720. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2006.03.018
- Hessini, K., Gandour, M., Megdich, W., Soltani, A., and Abdely, C., 2009. How Does Ammonium Nutrition Influence Salt Tolerance in *Spartina alterniflora* Loisel? *Salinity and Water Stress, Tasks for Vegetation Sciences*. Springer: Dordrecht, Netherlands. DOI: 10.1007/978-1-4020-9065-3_10
- Hu, Y., Burucs, Z., von Tucher, S., and Schmidhalter, U., 2007. Short-term effects of drought and salinity on mineral nutrient distribution along growing leaves of maize seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, **60**(2), 268–275. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2006.11.003
- Huang, Z., Zhang, X., Zheng, G., and Guterman, Y., 2003. Influence of light, temperature, salinity and storage on seed germination of *Haloxylon ammodendron*. *Journal of Arid Environments*, **55**(3), 453–464. DOI: 10.1016/S0140-1963(02)00294-X
- Im, S. A., Kim, K., and Lee, C. K., 2006. Immunomodulatory activity of polysaccharides isolated from *Salicornia herbacea*. *International Immunopharmacology*, **6**(9), 1451–1458. DOI: 10.1016/j.intimp.2006.04.011
- Ivanova, A., Nechev, J., and Stefanov, K., 2006. Effect of soil salinity on the lipid composition of halophyte plants from the sand bar of Pomorie. *General and Applied Plant Physiology*, **33**, 125–130.
- Ivanova, T. V., Myasoedov, N. A., Pchelkin, V. P., Tsydendambaev, V. D., and Vereshchagin, A. G., 2009. Increased content of very-long-chain fatty acids in the lipids of halophyte vegetative organs. *Russian Journal of Plant Physiology*, **56**(6), 787–794. DOI: 10.1134/S1021443709060089
- Jain, G., and Gould, K. S., 2015. Functional significance of betalain biosynthesis in leaves of *Disphyma australe* under salinity stress. *Environmental and Experimental Botany*, **109**, 131–140. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2014.09.002
- Jammer, A., Gasperl, A., Luschin-Ebengreuth, N., Heyneke, E., Chu, H., Cantero-Navarro, E., Großkinsky, D. K., et al., 2015. Simple and robust determination of the activity signature of key carbohydrate metabolism enzymes for physiological phenotyping in model and crop plants. *Journal of Experimental Botany*, **66**(18), 5531–5542. DOI: 10.1093/jxb/erv228
- Jawahar, G., Rajasheker, G., Maheshwari, P., Punita, D. L., Jalaja, N., Kumari, P. H., Kumar, S. A., et al., 2019. Osmolyte diversity, distribution, and their biosynthetic pathways. *Plant Signaling Molecules: Role and Regulation under Stressful Environments* (pp. 449–458). DOI: 10.1016/B978-0-12-816451-8.00028-9
- Jefferson, L. V., and Pennacchio, M., 2005. The impact of shade on establishment of shrubs adapted to the high light irradiation of semi-arid environments. *Journal of Arid Environments*, **63**(4), 706–716. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2005.04.004
- Jellinek, S., Harrison, P. A., Tuck, J., and Te, T., 2020. Replanting agricultural landscapes: How well do plants survive after habitat restoration? *Restoration Ecology*, **28**(6), 1454–1463. DOI: 10.1111/rec.13242
- Jessop, J. P., and Toelken, H. R., 1986. *Flora of South Australia* (4th ed.). Adelaide: South Australian Government.
- Jusaitis, M., and Pillman, A., 1997. Revegetation of Waste Fly Ash Lagoons. I. Plant Selection and Surface Amelioration. *Waste Management & Research*, **15**(3), 307–321. DOI: 10.1177/0734242x9701500308

- Kadereit, G., Ball, P., Beer, S., Mucina, L., Sokoloff, D., Teege, P., Yaprak, A. E., et al., 2007. A taxonomic nightmare comes true: Phylogeny and biogeography of glassworts (Salicornia L., Chenopodiaceae). *Taxon*, **56**(4), 1143–1170. DOI: 10.2307/25065909
- Karakas, S., Cullu, M. A., and Dikilitas, M., 2017. Comparison of two halophyte species (*Salsola soda* and *Portulaca oleracea*) for salt removal potential under different soil salinity conditions. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, **41**(3), 183–190. DOI: 10.3906/tar-1611-82
- Katschnig, D., Broekman, R., and Rozema, J., 2013. Salt tolerance in the halophyte *salicornia dolichostachya* moss: Growth, morphology and physiology. *Environmental and Experimental Botany*, **92**, 32–42. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2012.04.002
- Keiffer, C. H., and Ungar, I. A., 1997. The effects of density and salinity on shoot biomass and ion accumulation in five inland halophytic species. *Canadian Journal of Botany*, **75**(1), 96–107. DOI: 10.1139/b97-012
- Khan, M. A., Gul, B., and Weber, D. J., 2001. Effect of salinity on the growth and ion content of *Salicornia rubra*. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **32**, 2965–2977. DOI: 10.1081/CSS-120000975
- Khan, M. A., Gul, B., and Weber, D. J., 2002. Seed germination in the Great Basin halophyte *Salsola iberica*. *Canadian Journal of Botany*, **80**(6), 650–655. DOI: 10.1139/b02-046
- Khan, M. A., and Ungar, I. A., 1997. Effects of light, salinity, and thermoperiod on the seed germination of halophytes. *Canadian Journal of Botany*, **75**(5), 835–841. DOI: 10.1139/b97-093
- Koyro, H. W., Khan, M. A., and Lieth, H., 2011. Halophytic crops: A resource for the future to reduce the water crisis? *Emirates Journal of Food and Agriculture*, **23**(1), 1–16. DOI: 10.9755/ejfa.v23i1.5308
- Kranner, I., and Seal, C. E., 2013. Salt stress, signalling and redox control in seeds. *Functional Plant Biology*, **40**(9), 848–859. DOI: 10.1071/FP13017
- Ksouri, R., Falleh, H., Megdiche, W., Trabelsi, N., Mhamdi, B., Chaieb, K., Bakrouf, A., et al., 2009. Antioxidant and antimicrobial activities of the edible medicinal halophyte *Tamarix gallica* L. and related polyphenolic constituents. *Food and Chemical Toxicology*, **47**(8), 2083–2091. DOI: 10.1016/j.fct.2009.05.040
- Ksouri, R., Ksouri, W. M., Jallali, I., Debez, A., Magné, C., Hiroko, I., and Abdelly, C., 2012. Medicinal halophytes: Potent source of health promoting biomolecules with medical, nutraceutical and food applications. *Critical Reviews in Biotechnology*, **32**(4), 289–326. DOI: 10.3109/07388551.2011.630647
- Ksouri, R., Megdiche, W., Debez, A., Falleh, H., Grignon, C., and Abdelly, C., 2007. Salinity effects on polyphenol content and antioxidant activities in leaves of the halophyte *Cakile maritima*. *Plant Physiology and Biochemistry*, **45**(3–4), 244–249. DOI: 10.1016/j.plaphy.2007.02.001
- Ksouri, R., Megdiche, W., Falleh, H., Trabelsi, N., Boulaaba, M., Smaoui, A., and Abdelly, C., 2008. Influence of biological, environmental and technical factors on phenolic content and antioxidant activities of Tunisian halophytes. *Comptes Rendus - Biologies*, **331**(11), 865–873. DOI: 10.1016/j.crvi.2008.07.024
- Kudo, N., and Fujiyama, H., 2010. Responses of Halophyte *Salicornia bigelovii* to Different Forms of Nitrogen Source. *Pedosphere*, **20**(3), 311–317. DOI: 10.1016/S1002-0160(10)60019-7
- Lieth, H., 2000. *Cash Crop Halophytes for Future Halophyte Growers*. Inst. für Umweltsystemforschung, Univ. Osnabrück. Retrieved from <https://books.google.com/books?id=ilVeAQAAQAAJ>
- Lodhi, A., Arshad, M., Azam, F., and Sajjad, M. H., 2009. Changes in mineral and mineralizable N of soil incubated at varying salinity, moisture and temperature regimes. *Pakistan Journal of Botany*, **41**(2), 967–980.
- Lokhande, V. H., Gor, B. K., Desai, N. S., Nikam, T. D., and Suprasanna, P., 2013. *Sesuvium portulacastrum*, a plant for drought, salt stress, sand fixation, food and phytoremediation. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **33**(2), 329–348. DOI: 10.1007/s13593-012-0113-x
- Lu, D., Zhang, M., Wang, S., Cai, J., Zhou, X., and Zhu, C., 2010. Nutritional characterization and changes in quality of *Salicornia bigelovii* Torr. during storage. *LWT - Food Science and Technology*, **43**(3), 519–524. DOI: 10.1016/j.lwt.2009.09.021
- Lymbery, A. J., Kay, G. D., Doupé, R. G., Partridge, G. J., and Norman, H. C., 2013. The potential of a salt-tolerant plant (*Distichlis spicata* cv. NyPa Forage) to treat effluent from inland saline aquaculture and provide livestock feed on salt-affected farmland. *Science of the Total Environment*, **445–446**, 192–201. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2012.12.058
- Macheix, J.-J., Fleuriel, A., Billot, J., Macheix, J.-J., Fleuriel, A., and Billot, J., 2018. Phenolic Compounds in Fruit

- Manetas, Y., Petropoulou, Y., and Karabouriotis, G., 1986. Compatible solutes and their effects on phosphoenolpyruvate carboxylase of C4-halophytes. *Plant, Cell & Environment*, **9**(2), 87–164. DOI: 10.1111/j.1365-3040.1986.tb01578.x
- Manousaki, E., and Kalogerakis, N., 2011. Halophytes present new opportunities in phytoremediation of heavy metals and saline soils. *Industrial and Engineering Chemistry Research*, **50**(2), 656–660. DOI: 10.1021/ie100270x
- Marchand, C., Fernandez, J. M., and Moreton, B., 2016. Trace metal geochemistry in mangrove sediments and their transfer to mangrove plants (New Caledonia). *Science of the Total Environment*, **562**(15), 216–227. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.03.206
- Marchand, C., Fernandez, J. M., Moreton, B., Landi, L., Lallier-Vergès, E., and Baltzer, F., 2012. The partitioning of transitional metals (Fe, Mn, Ni, Cr) in mangrove sediments downstream of a ferralitized ultramafic watershed (New Caledonia). *Chemical Geology*, **300–301**, 70–80. DOI: 10.1016/j.chemgeo.2012.01.018
- Mateos-Naranjo, E., Redondo-Gómez, S., Andrade-Moreno, L., and Davy, A. J., 2010. Growth and photosynthetic responses of the cordgrass *Spartina maritima* to CO₂ enrichment and salinity. *Chemosphere*, **81**(6), 725–731. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2010.07.047
- May, M. J., Vernoux, T., Leaver, C., Van Montagu, M., and Inzé, D., 1998. Glutathione homeostasis in plants: Implications for environmental sensing and plant development. *Journal of Experimental Botany*, **49**(321), 649–667. DOI: 10.1093/jxb/49.321.649
- Meot-Duros, L., Le Floch, G., and Magné, C., 2008. Radical scavenging, antioxidant and antimicrobial activities of halophytic species. *Journal of Ethnopharmacology*, **116**(2), 258–262. DOI: 10.1016/j.jep.2007.11.024
- Minoda, A., Sato, N., Nozaki, H., Okada, K., Takahashi, H., Sonoike, K., and Suzuki, M., 2002. Role of sulfoquinovosyl diacylglycerol for the maintenance of photosystem II in *Chlamydomonas reinhardtii*. *European Journal of Biochemistry*, **269**(9), 2353–2358. DOI: 10.1046/j.1432-1033.2002.02896.x
- Mishra, A., and Tanna, B., 2017. Halophytes: Potential resources for salt stress tolerance genes and promoters. *Frontiers in Plant Science*, **8**, 829–839. DOI: 10.3389/fpls.2017.00829
- Mitsuya, S., Tsuchiya, A., Kono-Ozaki, K., Fujiwara, T., Takabe, Teruhiro, and Takabe, Tetsuko, 2015. Functional and expression analyses of two kinds of betaine aldehyde dehydrogenases in a glycinebetaine-hyperaccumulating graminaceous halophyte, *Leymus chinensis*. *SpringerPlus*, **4**(202). DOI: 10.1186/s40064-015-0997-4
- Munns, R., and Tester, M., 2008. Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, **59**(1), 651–681. Annual Reviews. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911
- Munzinger, J., and Lebigre, J.-M., 2007. The flora of the Neo-Caledonian mangrove swamps. *Compendium of marine species from New Caledonia*. Nouméa: Institut de Recherche pour le Développement.
- Munzinger, J., Morat, P., Jaffré, T., Gâteblé, G., Pillon, Y., Rouhan, G., Bruy, D., et al., 2020. FLORICAL: Checklist of the vascular indigenous flora of New Caledonia. Retrieved from <http://publish.plantnet-project.org/project/florical>
- Naidu, B. P., 1997. Opportunities for landscape stabilisation and revegetating disturbed lands in stressful environments with exotic or native forages. *Tropical Grasslands*, **31**, 364–369.
- Nikalje, G. C., Srivastava, A. K., Pandey, G. K., and Suprasanna, P., 2018. Halophytes in biosaline agriculture: Mechanism, utilization, and value addition. *Land Degradation and Development*, **29**(4), 1081–1095. DOI: 10.1002/ldr.2819
- Noël, V., Morin, G., Juillot, F., Marchand, C., Brest, J., Bargar, J. R., Muñoz, M., et al., 2015. Ni cycling in mangrove sediments from New Caledonia. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **169**, 82–98. DOI: 10.1016/j.gca.2015.07.024
- Norman, H. C., Duncan, E. G., and Masters, D. G., 2019. Halophytic shrubs accumulate minerals associated with antioxidant pathways. *Grass and Forage Science*, **74**(3), 345–355. DOI: 10.1111/gfs.12434
- Norman, H., Freind, C., Masters, D., Rintoul, A., Dynes, R., and Williams, I., 2004. Variation within and between two saltbush species in plant composition and subsequent selection by sheep. *Australian Journal of Agricultural Research - AUST J AGR RES*, **55**(9), 999–1007. DOI: 10.1071/AR04031
- Oueslati, S., Ksouri, R., Falih, H., Pichette, A., Abdelly, C., and Legault, J., 2012. Phenolic content, antioxidant, anti-inflammatory and anticancer activities of the edible halophyte *Suaeda fruticosa* Forssk. *Food Chemistry*, **132**(2), 943–947. DOI: 10.1016/j.foodchem.2011.11.072
- Pang, C.-H., and Wang, B.-S., 2008. Oxidative Stress and Salt Tolerance in Plants. *Progress in Botany*. Springer Berlin

- Panta, S., Flowers, T., Lane, P., Doyle, R., Haros, G., and Shabala, S., 2014. Halophyte agriculture: Success stories. *Environmental and Experimental Botany*, **107**, 71–83. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.05.006>
- Parida, A. K., and Das, A. B., 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: A review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **60**(3), 324–349. DOI: [10.1016/j.ecoenv.2004.06.010](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2004.06.010)
- Parida, A. K., Das, A. B., and Mohanty, P., 2004. Investigations on the antioxidative defence responses to NaCl stress in a mangrove, *Bruguiera parviflora*: Differential regulations of isoforms of some antioxidative enzymes. *Plant Growth Regulation*, **42**(3), 213–226. DOI: [10.1023/B:GROW.0000026508.63288.39](https://doi.org/10.1023/B:GROW.0000026508.63288.39)
- Parida, A. K., and Jha, B., 2010. Antioxidative defense potential to salinity in the euhalophyte *Salicornia brachiata*. *Journal of Plant Growth Regulation*, **29**, 137–148. DOI: [10.1007/s00344-009-9129-0](https://doi.org/10.1007/s00344-009-9129-0)
- Pasternak, D., Danon, A., Aronson, J. A., and Benjamin, R. W., 1985. Developing the seawater agriculture concept. *Plant and Soil*, **89**, 337–348. DOI: [10.1007/BF02182252](https://doi.org/10.1007/BF02182252)
- Pathak, H., and Rao, D. L. N., 1998. Carbon and nitrogen mineralization from added organic matter in saline and alkali soils. *Soil Biology and Biochemistry*, **30**(6), 695–702. DOI: [10.1016/S0038-0717\(97\)00208-3](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00208-3)
- Della Patrona, L., and Brun, P., 2009. *Elevage de la Crevette Bleue en Nouvelle-Calédonie. Litopenaeus Stylirostris. Bases biologiques et zootechnie*. Nouméa: IFREMER. Retrieved from <https://archimer.ifremer.fr/doc/00251/36229/>
- Pérez-Romero, J. A., Idaszkin, Y. L., Barcia-Piedras, J. M., Duarte, B., Redondo-Gómez, S., Caçador, I., and Mateos-Naranjo, E., 2018. Disentangling the effect of atmospheric CO₂ enrichment on the halophyte *Salicornia ramosissima* J. Woods physiological performance under optimal and suboptimal saline conditions. *Plant Physiology and Biochemistry*, **127**, 617–629. DOI: [10.1016/j.plaphy.2018.04.041](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.04.041)
- Petropoulos, S. A., Karkanis, A., Martins, N., and Ferreira, I. C. F. R., 2018. Edible halophytes of the Mediterranean basin: Potential candidates for novel food products. *Trends in Food Science and Technology*, **74**, 69–84. DOI: [10.1016/j.tifs.2018.02.006](https://doi.org/10.1016/j.tifs.2018.02.006)
- Petropoulos, S., Karkanis, A., Martins, N., and Ferreira, I. C. F. R., 2016. Phytochemical composition and bioactive compounds of common purslane (*Portulaca oleracea* L.) as affected by crop management practices. *Trends in Food Science and Technology*, **55**, 1–10. DOI: [10.1016/j.tifs.2016.06.010](https://doi.org/10.1016/j.tifs.2016.06.010)
- Popovici, C., Saykova, I., and Tylkowski, B., 2009. Evaluation de l'activité antioxydant des composés phénoliques par la réactivité avec le radical libre DPPH. *Revue de Génie Industriel*, **4**, 25–39.
- Poupart, N., Della-Patrona, L., Poullain, C., Stiger-Pouvreau, V., Diouron, G., Le Brun, P., and Guerard, F., 2013. *HALOSUBNAT - Chimiodiversité au sein des plantes halophiles des tannes à salicornes de Nouvelle-Calédonie : sites échantillonnes en 2011 pour la caractérisation des communautés végétales herbacées des tannes de Nouvelle-Calédonie*. Nouméa: IFREMER. Retrieved from <https://sextant.ifremer.fr/record/79b85fde-7294-4651-90aab-aad32784dd1d/>
- Price, L. L., 2007. From pedestrian fare to gourmet trend: the case of *Salicornia europaea* L., a traditional gathered wild sea shore vegetable. *Sociology of Consumption and Households*, **5**, 201–212.
- Prider, J. N., and Facelli, J. M., 2004. Interactive effects of drought and shade on three arid zone chenopod shrubs with contrasting distributions in relation to tree canopies. *Functional Ecology*, **18**(1), 67–76. DOI: [10.1046/j.0269-8463.2004.00810.x](https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2004.00810.x)
- Pyankov, V. I., Ziegler, H., Akhani, H., Deigele, C., and Lüttge, U., 2010. European plants with C4 photosynthesis: Geographical and taxonomic distribution and relations to climate parameters. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **163**(3), 283–304. DOI: [10.1111/j.1095-8339.2010.01062.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01062.x)
- Rabhi, M., Castagna, A., Remorini, D., Scattino, C., Smaoui, A., Ranieri, A., and Abdelly, C., 2012. Photosynthetic responses to salinity in two obligate halophytes: *Sesuvium portulacastrum* and *Tecticornia indica*. *South African Journal of Botany*, **79**, 39–47. DOI: [10.1016/j.sajb.2011.11.007](https://doi.org/10.1016/j.sajb.2011.11.007)
- Rabhi, M., Hafsi, C., Lakhdar, A., Hajji, S., Barhoumi, Z., Hamrouni, M. H., Abdelly, C., et al., 2009. Evaluation of the capacity of three halophytes to desalinize their rhizosphere as grown on saline soils under nonleaching conditions. *African Journal of Ecology*, **47**(4), 463–468. DOI: [10.1111/j.1365-2028.2008.00989.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2008.00989.x)
- Ramani, B., Zorn, H., and Papenbrock, J., 2004. Quantification and fatty acid profiles of sulfolipids in two halophytes and a glycophyte grown under different salt concentrations. *Zeitschrift für Naturforschung - Section C Journal of*

Biosciences, **59**(11–12), 835–842. DOI: 10.1515/znc-2004-11-1212

- Redondo-Gómez, S., Wharmby, C., Castillo, J. M., Mateos-Naranjo, E., Luque, C. J., De Cires, A., Luque, T., et al., 2006. Growth and photosynthetic responses to salinity in an extreme halophyte, *Sarcocornia fruticosa*. *Physiologia Plantarum*, **128**(1), 116–124. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2006.00719.x
- Reimann, C., and Breckle, S.-W., 1995. Salt Tolerance and Ion Relations of *Salsola kali* L.: Differences between *Ssp. tragus* (L.) Nyman and *Ssp. ruthenica* (Iljin) Soo. *The New Phytologist*, **130**(1), 37–45. [Wiley, New Phytologist Trust]. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2558538>
- Rengasamy, P., 2006. World salinization with emphasis on Australia. *Journal of Experimental Botany*, **57**(5), 1017–1023. DOI: 10.1093/jxb/erj108
- Revell, D. K., Norman, H. C., Vercoe, P. E., Phillips, N., Toovey, A., Bickell, S., Hulm, E., et al., 2013. Australian perennial shrub species add value to the feed base of grazing livestock in low- to medium-rainfall zones. *Animal Production Science*, **53**(11), 1221–1230. DOI: 10.1071/AN13238
- Rhodes, D., and Hanson, A. D., 1993. Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **44**, 357–384. DOI: 10.1146/annurev.pp.44.060193.002041
- Rice-Evans, C. A., Miller, N. J., and Paganga, G., 1997. Antioxidant properties of phenolic compounds. *Trends in Plant Science*, **2**(4), 152–159. DOI: 10.1016/S1360-1385(97)01018-2
- Rozema, J., Dorel, F., Janissen, R., Lenssen, G., Broekman, R., Arp, W., and Drake, B. G., 1991. Effect of elevated atmospheric CO₂ on growth, photosynthesis and water relations of salt marsh grass species. *Aquatic Botany*, **39**(1–2), 45–55. DOI: 10.1016/0304-3770(91)90021-V
- Rozema, J., and Flowers, T., 2008. Ecology: Crops for a salinized world. *Science*, **322**(5907), 1478–1480. DOI: 10.1126/science.1168572
- Rozentsvet, O. A., Nesterov, V. N., and Bogdanova, E. S., 2014. Membrane-forming lipids of wild halophytes growing under the conditions of Prieltonie of South Russia. *Phytochemistry*, **105**, 37–42. DOI: 10.1016/j.phytochem.2014.05.007
- Saidi, D., Bissonnais, Y. Le, Duval, O., and Tessier, Y. D. D., 2008. Estimation et signification de la capacité d'échange cationique des sols salés du Cheliff (Algérie). *Etude et Gestion des Sols*, **15**(4), 241–253.
- Saidi, D., Le Bissonnais, Y., Duval, O., Youcef, D., and Halitim, A., 2004. Effet du Sodium échangeable et de la concentration saline sur les propriétés physiques des sols de la plaine de Cheliff (Algérie). *Etude et Gestion des Sols*, **11**(2), 137–148.
- Sainty & Associates for AWI and CRC Salinity, 2006. *SALTdeck*. Retrieved from <https://books.google.com/books?id=0UwHugEACAAJ>
- Scalbert, A., Johnson, I. T., and Saltmarsh, M., 2005. Polyphenols: antioxidants and beyond. *The American Journal of Clinical Nutrition*, **81**(1), 215S–217S. DOI: 10.1093/ajcn/81.1.215S
- Sellami Jallouli, S., 2019, December. *Study of the sugars homeostasis in response to high salinity in Arabidopsis thaliana : Impact on the anatomy of vascular tissues in the main stem and role in tolerance*. Université Paris-Saclay & Université de Soussa. Retrieved from <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02469254>
- Shabala, S., Bose, J., and Hedrich, R., 2014. Salt bladders: do they matter? *Trends in plant science*, **19**(11), 687–91. Elsevier. DOI: 10.1016/j.tplants.2014.09.001
- Shahidi, F., and Naczk, M., 1995. *Phenolics in food and nutraceuticals* (2nd ed.). CRC Press.
- Shalata, A., Mittova, V., Volokita, M., Guy, M., and Tal, M., 2001. Response of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii* to salt-dependent oxidative stress: The root antioxidative system. *Physiologia Plantarum*, **36**(2), 195–202. DOI: 10.1034/j.1399-3054.2001.1120405.x
- Sharma, P., Jha, A. B., Dubey, R. S., and Pessarakli, M., 2012. *Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions*. *Journal of Botany*. Springer International Publishing. DOI: 10.1155/2012/217037
- Sharma, R., Wungrampha, S., Singh, V., Pareek, A., and Sharma, M. K., 2016. Halophytes as bioenergy crops. *Frontiers in Plant Science*, **7**(1372). DOI: 10.3389/fpls.2016.01372
- Shomer-Ilan, A., Nissenbaum, A., and Waisel, Y., 1981. Photosynthetic pathways and the ecological distribution of the

- chenopodiaceae in Isreal. *Oecologia*, **48**, 244–248. DOI: 10.1007/BF00347970
- Simopoulos, A. P., 2004. Omega-3 fatty acids and antioxidants in edible wild plants. *Biological Research*, **37**(2), 263–277. DOI: 10.4067/S0716-97602004000200013
- Slama, I., Abdelly, C., Bouchereau, A., Flowers, T., and Savouré, A., 2015. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. *Annals of Botany*, **115**(3), 433–447. DOI: 10.1093/aob/mcu239
- Song, J., and Wang, B., 2015. Using euhalophytes to understand salt tolerance and to develop saline agriculture: *Suaeda salsa* As a promising model. *Annals of Botany*, **115**(3), 541–553. DOI: 10.1093/aob/mcu194
- State Herbarium of South Australia, 1998. eFloraSA - Electronic Flora of South Australia. *Department for Environment and Water*. Retrieved July 30, 2020, from www.flora.sa.gov.au
- Sui, N., and Han, G., 2014. Increases of Unsaturated Fatty Acids in Membrane Lipids Protects Photosystem II from Photoinhibition under Salinity in Different Halophytes. *Journal of Agricultural Science*, **48**, 623–629. DOI: 10.5539/jas.v6n12p251
- Sui, N., Li, M., Li, K., Song, J., and Wang, B. S., 2010. Increase in unsaturated fatty acids in membrane lipids of *Suaeda salsa* L. enhances protection of photosystem II under high salinity. *Photosynthetica*, **48**, 623–629. DOI: 10.1007/s11099-010-0080-x
- Takahashi, S., and Murata, N., 2008. How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends in Plant Science*, **13**(4), 178–182. DOI: 10.1016/j.tplants.2008.01.005
- Temel, S., Surmen, M., and Tan, M., 2015. Effects of growth stages on the nutritive value of specific halophyte species in saline grasslands. *Journal of Animal and Plant Sciences*, **25**(5), 1419–1428.
- Tipirdamaz, R., Gagneul, D., Duhamé, C., Aïnouche, A., Monnier, C., Özkan, D., and Larher, F., 2006. Clustering of halophytes from an inland salt marsh in Turkey according to their ability to accumulate sodium and nitrogenous osmolytes. *Environmental and Experimental Botany*, **57**(1–2), 139–153. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2005.05.007
- Tsydendambaev, V. D., Ivanova, T. V., Khalilova, L. A., Kurkova, E. B., Myasoedov, N. A., and Balnokin, Y. V., 2013. Fatty acid composition of lipids in vegetative organs of the halophyte *Suaeda altissima* under different levels of salinity. *Russian Journal of Plant Physiology*, **60**, 661–671. DOI: 10.1134/S1021443713050142
- Tyyystjärvi, E., 2013. Photoinhibition of Photosystem II. *International Review of Cell and Molecular Biology*, **300**, 243–303. DOI: 10.1016/B978-0-12-405210-9.00007-2
- Ungar, I. A., 1978. Halophyte seed germination. *The Botanical Review*, **44**, 233–264. DOI: 10.1007/BF02919080
- Urquiaga, I., and Leighton, F., 2000. Plant Polyphenol Antioxidants and Oxidative Stress. *Biological Research*, **33**(2), 55–64. DOI: 10.4067/S0716-97602000000200004
- Ventura, Y., Eshel, A., Pasternak, D., and Sagi, M., 2015. The development of halophyte-based agriculture: Past and present. *Annals of Botany*, **115**(3), 529–540. DOI: 10.1093/aob/mcu173
- Ventura, Y., and Sagi, M., 2013. Halophyte crop cultivation: The case for *salicornia* and *sarcocornia*. *Environmental and Experimental Botany*, **92**, 144–153. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2012.07.010
- Ventura, Y., Wuddineh, W. A., Myrzabayeva, M., Alikulov, Z., Khozin-Goldberg, I., Shpigel, M., Samocha, T. M., et al., 2011. Effect of seawater concentration on the productivity and nutritional value of annual *Salicornia* and perennial *Sarcocornia* halophytes as leafy vegetable crops. *Scientia Horticulturae*, **128**(3), 189–196. DOI: 10.1016/j.scienta.2011.02.001
- Walsh, N. G., and Entwistle, T. J., 1996. *Flora of Victoria. Vol.3, Dicotyledons: Winteraceae to Myrtaceae*. Melbourne : Inkata Press.
- Wang, W., Vinocur, B., and Altman, A., 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: Towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, **218**, 1–14. DOI: 10.1007/s00425-003-1105-5
- Weber, D., Gul, B., Khan, M., Williams, T., Williams, N., Wayman, P., and Warner, S., 1998. Composition of Vegetable Oil From Seeds of Native Halophytes. *Shrubland ecosystem genetics and biodiversity: proceedings*.
- Western Australian Herbarium, 1998. FloraBase - the Western Australian Flora. *Department of Biodiversity, Conservation and Attractions*. Retrieved July 30, 2020, from <https://florabase.dpaw.wa.gov.au/>
- Wijendran, V., and Hayes, K. C., 2004. Dietary n-6 and n-3 fatty acid balance and cardiovascular health. *Annual Review of*

Nutrition, **24**, 597–615. DOI: 10.1146/annurev.nutr.24.012003.132106

Yamaguchi, T., and Blumwald, E., 2005. Developing salt-tolerant crop plants: Challenges and opportunities. *Trends in Plant Science*, **10**(12), 615–620. DOI: 10.1016/j.tplants.2005.10.002

Yensen, N. P., 2006. Halophyte Uses For The Twenty-First Century. *Ecophysiology of High Salinity Tolerant Plants*. DOI: 10.1007/1-4020-4018-0_23

Yoshiba, Y., Kiyosue, T., Nakashima, K., Yamaguchi-Shinozaki, K., and Shinozaki, K., 1997. Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress. *Plant and Cell Physiology*, **38**(10), 1095–1102. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a029093

Yousif, B. S., Nguyen, N. T., Fukuda, Y., Hakata, H., Okamoto, Y., Masaoka, Y., and Saneoka, H., 2010. Effect of salinity on growth, mineral composition, photosynthesis and water relations of two vegetable crops; New Zealand spinach (*tetragonia tetragonoides*) and water spinach (*ipomoea aquatica*). *International Journal of Agriculture and Biology*, **12**(2), 211–216.

Zarrouk, M., and Cherif, A., 1983. Teneur en lipides de halophytes et resistance au sel Lipid Contents of Halophytic Plants and Salt-resistance. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, **112**(4), 373–380. DOI: 10.1016/s0044-328x(83)80054-3

Zhang, J. L., and Shi, H., 2013. Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance. *Photosynthesis Research*, **115**(1), 1–22. DOI: 10.1007/s11120-013-9813-6

Zhang, S., Song, J., Wang, H., and Feng, G., 2010. Effect of salinity on seed germination, ion content and photosynthesis of cotyledons in halophytes or xerophyte growing in Central Asia. *Journal of Plant Ecology*, **3**(4), 259–267. DOI: 10.1093/jpe/rtp005

Zhao, K.-F., 1991. Desalinization of saline soils by *Suaeda salsa*. *Plant and Soil*, **135**, 303–305. DOI: 10.1007/BF00010921

Zhu, J., 2002. Salt and Drought Stress Signal Transduction in Plants. *Annu Rev Plant Biol*, **53**, 247–273. DOI: 10.1146/annurev.arplant.53.091401.143329.Salt

Zulfiqar, F., Akram, N. A., and Ashraf, M., 2020. Osmoprotection in plants under abiotic stresses: new insights into a classical phenomenon. *Planta*, **251**, 3–20. DOI: 10.1007/s00425-019-03293-1

Chapitre 2

**Variabilité spatio-temporelle de métabolites fonctionnels
chez les halophytes *Suaeda maritima*, *Sarcocornia
quinqueflora*, *Atriplex jubata*, *Salsola australis* et
Enchytraea tomentosa, en lien avec celle de leur habitat**

Ce second chapitre présente la variabilité spatio-temporelle en métabolites fonctionnels chez cinq espèces halophytes d'intérêt pour l'agriculture biosaline en Nouvelle-Calédonie : *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Enchyalaena tomentosa*, *Atriplex jubata* and *Salsola australis*, en lien avec celle de leur habitat naturel. Dans une première partie, nous explorons les niches écologiques spatio-temporelles de ces espèces pour plusieurs variables physico-chimiques majeures de leur habitat (question 2.1.a). Cette partie est rédigée sous forme d'un article scientifique, destiné à une soumission prochaine auprès du journal *Estuaries and Coasts*. Dans une seconde partie, en français, nous proposons tout d'abord de définir la valeur fonctionnelle moyenne des parties comestibles de chacune des espèces en plusieurs éléments essentiels et en acides gras polyinsaturés (questions 1.1 et 1.2). Nous explorons ensuite les différents accomodats/ecotypes spatio-temporels de cette valeur fonctionnelle (question 2.1.b), puis nous discriminons ceux l'optimisant (question 2.1.c). Enfin, un recouplement avec la partie 1 nous permet d'apporter des éléments de réponses à ces variabilités, grâce à leur lien avec les paramètres physico-chimiques des habitats naturels (question 2.1.d).

Partie 1

Article

Natural habitats of halophytes *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Enchylaena tomentosa*, *Atriplex jubata* and *Salsola australis* : spatio-temporal variability of soils' physico-chemical properties

Cassandre Certain^{1,2}, Luc Della Patrona¹, Peggy Gunkel-Grillon², Audrey Léopold³,
Philippe Soudant⁴, Fabienne Le Grand⁴

¹ French Institute for Research in the Science of the Sea (IFREMER), Dept. Lagons Ecosyst & Sustainable Aquaculture, Ctr. Research and Development Institute (IRD), 101 Promenade Roger Laroque, BP 2059, 98 848 Noumea, New Caledonia, France; certaincassandra@gmail.com; luc.della.patrona@ifremer.fr

² Institute of exact and applied sciences (ISEA), University of New Caledonia, BPR4 98851 Noumea cedex, New Caledonia, France; peggy.GUNKEL-GRILLON@unc.nc

³ Institut Agronomique néo-Calédonien (IAC), SolVeg, 98 848 Noumea, New Caledonia, France. leopoldaudrey@gmail.com

⁴ Marine environmental science laboratory (LEMAR), UMR 6539 UBO/CNRS/IRD/IFREMER, European University Institute of the Sea (IUEM), Brest-Iroise Technopole, Dumont d'Urville street, 29280 Plouzané, France; soudant@univ-brest.fr; Fabienne.Legrand@univ-brest.fr

Corresponding author: Peggy Gunkel-Grillon; peggy.gunkel-grillon@unc.nc. Tel.: +687 290 227

Funding: The investment and the operation of this work were financed by «l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer»(IFREMER) [RESSAC 2017-2021] and by the government of New Caledonia (research grant). The APC was funded by IFREMER.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest. The funders had no role in the design of the study; in the collection, analyses, or interpretation of data; in the writing of the manuscript, or in the decision to publish the results.

Author Contributions: Conceptualization, L.D.P.; methodology, C.C., P.S. and F.L.G.; software, F.L.G.; validation, P.G.G., L.D.P., C.C., A.L. and P.S. ; formal analysis, C.C., A.L. and P.S. ; investigation, C.C. and L.D.P. ; resources, L.D.P. and P.G.G. ; data curation, P.G.G. and C.C. ; writing—original draft preparation, C.C. ; writing—review and editing, C.C., P.G.G., L.D.P., A.L. and P.S. ; visualization, C.C.; supervision, P.G.G. and L.D.P.; project administration, P.G.G. and L.D.P.; funding acquisition, L.D.P. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript

Acknowledgments: Thanks go to the US191 IMAGO ISO 9001:2015 platform (IRD), Noumea, New-Caledonia (France) (<https://imago.ird.fr/moyens-analytiques/noumea>). Thanks go to the technical team of ISEA laboratory for technical assistance (UNC), Noumea, New-Caledonia (France) (<https://isea.unc.nc>).

Abstract: *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Atriplex jubata*, *Salsola australis* and *Enchytraea tomentosa* are five promising halophytes for biosaline agriculture in New Caledonia. To determine sets of suitable physico-chemical properties in soil for viability of each species (“ecological niche” for these parameters), we explored their spatio-temporal variability in natural habitats *i.e.*, which are mostly saltpans for *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora* and mostly arenosols for *Atriplex jubata* and *Salsola australis*. Two factors, «Site» and «Month», were considered to evaluate the variability, through multivariate analysis of variance (MANOVA) followed by discriminant canonical analysis DCA *i.e.*, bioavailable Magnesium (Mg), Sodium (Na), Potassium (K), Iron (Fe), Manganese (Mn), Lead (Pb) and Nickel (Ni), assimilable Phosphorus (orthophosphate ions) and Nitrogen (NO_3^- -N and NH_4^+ -N), cation exchange capacity (CEC), electrical conductivity (EC), humidity, pH, redox potential and texture. The objectives are to establish whether edaphic variables are associated to each other respect to the two factors and then to define the best set of parameters in relation to the ecological niche of species. Results show no clear patterns for trace elements, pH and redox potential. But, EC, humidity, CEC, bioavailable Mg, Na and K, assimilable P and NH_4^+ -N, and proportion of fine texture (clay and silt) have overall higher values for saltpans than for arenosols. Conversely, arenosols have overall the relative highest assimilable NO_3^- -N contents and coarse textures (sand). Unlike other species, *Enchytraea tomentosa* occupies a large ecological niche for the majority of variables. Present results can be used for evaluation of saline irrigation and fertilization parameters in future field experiments.

Keywords: halophytes, natural habitats, soil, spatio-temporal variability.

1. Introduction

The study of halophytes for incorporation into agriculture is a major issue, due to the increase of salinization and droughts phenomena worldwide (Flowers and Colmer, 2008 ; Duarte et al., 2014). Ability of halophytes to use marginal soils and brackish saline waters allows to set up water efficient cropping, inapplicable for conventional crop production (Ventura et al., 2015). The correct choice of adequate and sustainable cultivation system is on the basis of halophyte incorporation (Nikalje et al., 2018; Ventura et al., 2015). Thus, field studies are of utmost importance, particularly to test economic feasibility of field sites (Koyro et al., 2011) and to select accommodations/ecotypes directed towards economic crop production (Ventura et al., 2015).

Several physical and climate drivers are recognized to influence coastal habitats and define their suitability for agricultural use. *i.e.*, water content, salinity, sodicity, chemical and biological fertility, acidity, redox potential etc. (Baize and Girard, 2008; Duke et al., 1998; Glenn et al., 1999; Saidi et al., 2008). For example, soil chemical characteristics and are supposed to modulate the solubility and bioavailability of chemical elements (Ezlit et al., 2010; Pathak and Rao, 1998; Rieuwerts, 2007; Saidi et al., 2008) and then determine soil fertility or toxicity. Under saline conditions, which are generally characterized by low nutrient-ion activities and extreme ratios of Na/Ca, Na/K, Mg/Ca and Cl/NO₃, nutritional disorders can further occur for plants (Grattan and Grieve, 1992). In addition, the climate can influence the vertical dynamics of soluble salts in saline soils, showing arid and semi-arid climates favorable to maintain salts in pedological covers (Baize and Girard, 2008; Bourgeois et al., 2019; Leopold et al., 2013).

In New Caledonia, five halophytes from *Amaranthaceae* family drew attention to test their saline crop potential: *Suaeda maritima* (L.) Dumort (Munzinger et al., 2020), *Sarcocornia quinqueflora* (Bunge ex Ung.-Sternb.) A.J.Scott (1977), *Atriplex jubata* S.Moore (1921) (*endemic from New Caledonia*), *Salsola australis* R.Br. ([APNI](#)) and *Enchytraea tomentosa* R.Br. ([APNI](#)). Agricultural crop potential of these genera include fields of salty functional vegetables for human consumption (Ksouri et al., 2012; Nikalje et al., 2018; Panta et al., 2014; Petropoulos et al., 2018; Ventura et al., 2015), animal feeds, ecological sustainability (Brown et al., 1999; Shpigel et al., 2013) or renewable energy (Panta et al., 2014; Rozema and Flowers, 2008; Sharma et al., 2016; Yamaguchi and Blumwald, 2005).

However, each species has tolerance limits and growth responses to the environmental, physical and biotic settings they might occupy (Duke et al., 1998). Highlight on ecological niche occupied by species is thus essential to find the hydrological and soil management practices for large-scale production tests (Rozema and Flowers, 2008). Here, we hypothesize that species sharing neighboring locations have a close ecological niche. We aim to define this niche for set of major physico-chemical drivers in soil. So, we studied their interrelationships and spatio-temporal variabilities according to different sites and months. We explored bioavailable Magnesium (Mg), Sodium (Na), Potassium (K) (exchangeable cations) Iron (Fe), Manganese (Mn), Lead (Pb) and Nickel (Ni) (trace elements),

assimilable Phosphorus (P) (orthophosphate ions), assimilable Nitrogen (NO_3^- -N and NH_4^+ -N), cation exchange capacity (CEC), electrical conductivity (EC), humidity, pH, redox potential and texture.

2. Materials and Methods

2.1. Soil collects and pre-treatments

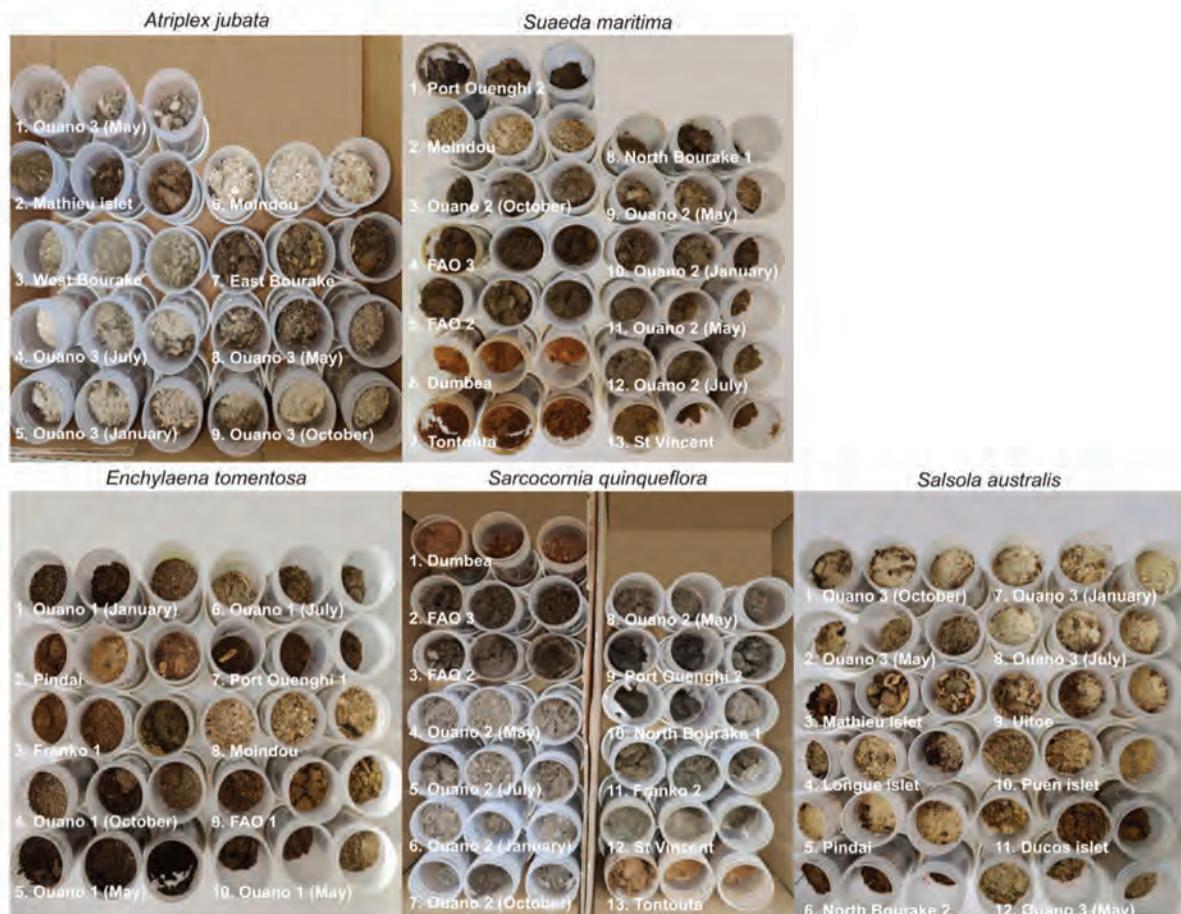


Figure 9. Sampling strategy by species showing subsamples of soils for each study

Surface layers of soils (0-20 cm deep) were collected on different sites located on the west coast of New Caledonia (Supporting Figure S1). First, we conducted site study during May month, on 24 sites representative of three habitats for species (*Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora* share the same habitat as well as *Atriplex jubata* and *Salsola australis*). Samples described 5-9 sites by species (Supporting Figure S1). Secondly, we conducted seasonal study at Ouano from May 2018 to January 2019 on four months (May, July, October, January) representative of four seasonal soil conditions (Météo France Nouvelle-Calédonie) :

1. January samples, at the end of dry season (before the first rains in 2019), showed soil «warm and dry»
2. May samples, at the end of rainy season, showed soil «moderately warm and humid»

3. July samples, at the beginning of fresh season, showed soil «moderately warm and moderately humid»
4. October samples, at the beginning of dry season, showed soil «moderately warm and moderately humid».

For seasonal study Ouano site was divided in three locations corresponding to each habitat. *Enchytraea tomentosa* grows at Ouano 1, *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora* grow at Ouano 2 and *Atriplex jubata* and *Salsola australis* grow at Ouano 3. Both studies are synthetized by species in Figure 9, showing subsamples of soils for each site and each season.

An initial crossing of geographical coordinates with the past French soil classification (CPCS, 1967; Podwojewski and Beaudou, 1987) inform on soil classification of each site (except for beach soils, not part of this past classification)(Supporting Figure S2).

We adopted standard ISO 10381-4 protocols adapted to soil material for the sampling, packaging and transport of samples to the laboratory (Barbaste et al., 2008). A sampling triplicate was made for each study (site, seasonal) and each species. Each triplicate was formed by a pool of 6 coring of soils. Before each sampling, pH, redox potential and temperature in soil were measured *in situ* (six measurements per sampling area) with a multimeter equipped with appropriate probes (SenTix® 41, SenTix® ORP). The reading was done at display stability.

Samples were then divided and prepared thanks to standardized pre-treatment protocols (Barbaste et al., 2008). The fresh edaphic samples were divided in 2 parts: (1) the one oven-dried at non-denaturing temperature (40°C) (2) the second frozen fresh at -20°C. Subdivisions of each parts were sieved (2 mm) and if needed crushed (0.01 mm), according to the requirements of consecutive analysis.

A known mass of each fresh sample (w_i)(g) was heat at 105°C for 24 hours. The weight after drying (w_{105})(g) was determined and soil humidity was calculated according to the following formula (1).

$$\text{Soil humidity (\%DW)} = \frac{w_i - w_{105}}{w_{105}} \times 100 \quad (1)$$

Other edaphic analyzes were carried out on soils dried at 40°C (up to constant weight), which is always assumed to carry residual humidity (due to clay, organic matter, salts contents). We applied a residual humidity factor (Fh) to normalize all results on a dry weight basis of 105°C following the equation (2)

$$\text{Residual humidity factor (Fh)} = \frac{w_i}{w_{105}} \quad (2)$$

2.2. Texture

The particle size distribution and textural classes (IUSS Working Group WRB, 2006) of soils were determined from dried (40°C) and sieved (2 mm) samples. Analysis was carried out by means of particle size analyzer (Mastersizer Hydro 2000S laser, Malvern Instrument®) using laser diffraction measurement (ISO 13320-1) to calculate the diameter of particles dispersed in ultrapure water, according to the Mie's theory (Mie, 1908). The optical mounting of apparatus allowed to target a 0.02 µm - 2000 µm range of particle sizes. The refractive index (standard particle = 1.54) and the absorption (standard particle = 0.0) were calibrated according to the major type of particles of each sample. Proportion of major textural classes (clay, silt, sand) were calculated according to the output cumulative frequency curves. Five analytical replicates were performed by sample.

2.3. Electrical conductivity

Absolute soil salinity corresponds to the ratio of mass of soluble salt on mass of soil solution (g kg⁻¹). This is not directly measurable and generally estimated by soil electrical conductivity (EC), defined as the reciprocal of the resistance of 1 mL of solution. It was determined according to standard ISO 11265 method (1995) by conductimetric measurement on aqueous soil extracts at 1:5 (m:V). Extracts were obtained after addition of 50 mL of ultrapure water to 10 g of soil dried (40°C) and sieved (2 mm). After magnetic stirring (30 min) and overnight decantation, conductimetric measurements were carried out by means of a multimeter (Cond 3320, WTW®) equipped with conductivity probe (SenTix®) and previously calibrated (0.01, 0.02 and 0.1 M potassium chloride buffers). Measurements were carried out at room temperature, with control of temperature of extracts. The reading was done at display stability.

2.4. Assimilable Phosphorus and Nitrogen

N assimilable forms (NO₃⁻-N and NH₄⁺-N) were extracted with 1 M potassium chloride solution (Kachurina et al., 2000; Saha et al., 2018) from fresh crude soil samples (ISO 14256-2; US191 IMAGO ISO 9001:2015). 10 g of soil were extracted with 25 mL of 1 M potassium chloride, mixed (1 h), centrifuged (10 min, 3000 g) and filtered (Whatman®, grade 40). Flow injection analyzes (AutoAnalyzer 3 HR, SEAL®) coupled with spectrophotometric detection has been used for the determination of NO₃⁻-N and NH₄⁺-N in soil extracts.

For NO₃⁻-N detection, the adapted Griess-Ilosvay method was used (ISO 14256-2; US191 IMAGO ISO 9001:2015). It was based on absorbance measurement (543 nm) of a red azo dye obtained by the reaction of nitrite (NO₂-N) with N-(1-naphthyl)ethylenediamine dihydrochloride and sulfanilamide (Griess reagent). Reduction of nitrate to nitrite takes place in a copperized cadmium column (Pasquali et al., 2010; Tovar et al., 2002). For the preparation of the cadmium column, cadmium (5 g) was washed with 2 M hydrochloric acid (50 mL) under shaking (2 washes) then with 0.08 M copper sulfate (50 mL) under shaking (2 washes) then with ultrapure water and finally with 10 g L⁻¹ ammonium chloride solution (storage in this reagent). This copperized cadmium was added to column (3 mm diameter) clogged with glass wool and the whole was equipped on analyzer. For

analysis, soil extracts/blank or standards were added in analyzer as well as reagent 1 (5 g sulfanilamide q.s. 1 L 0.05:1 chloridric acid:water with few drops of Brij®35), reagent 2 (0.5 g N-(1-naphthyl)ethylenediamine q.s. 1 L ultrapure water) and the ammonium chloride solution. After determination of the calibration function using standard solutions, NO_3^- -N concentration was calculated using the following formula (3) :

$$\text{NO}_3 - \text{N concentration (mg kg}^{-1}) = \frac{(C - B) \times Fh \times 0.025 \times \frac{14}{(14 + 16 \times 3)}}{(m \div 1000)} \quad (3)$$

Where C is NO_3^- -N concentration obtained with calibration function (mg L^{-1}); B is blank concentration (mg L^{-1}); Fh is humidity factor; 0.025 is KCl volume (L); $\frac{14}{(14+16\times3)}$ is N-ratio in NO_3^- -N and m is sample mass (g).

For NH_4^+ -N detection, the adapted Berthelot method was used (ISO 14256-2; US191 IMAGO ISO 9001:2015). It was based on absorbance measurement (660 nm) of a blue-green dye (indophenol) obtained by reaction of a phenol derivative (sodium salicylate) with ammonium and hypochlorite. For analysis, soil extracts/blank or standards were added in analyzer as well as reagent 1 (50 g sodium citrate, 150 g potassium sodium tartrate and 40 g sodium hydroxide q.s. 1 L ultrapure water), reagent 2 (60 g sodium salicylate, 1 g sodium nitroprusside q.s. 1 L ultrapure water) and reagent 3 (daily preparation, 0.1 g sodium dichloroisocyanurate q.s. 250 mL ultrapure water). Potassium sodium tartrate and sodium citrate allowed to avoid precipitation of calcium and magnesium hydroxides (interferences). After determination of the calibration function using standard solutions, NH_4^+ -N concentration was calculated using the following formula (4) :

$$\text{NH}_4 - \text{N concentration (mg kg}^{-1}) = \frac{(C - B) \times Fh \times 0.025 \times \frac{14}{(14 + 1 \times 4)}}{(m \div 1000)} \quad (4)$$

Where C is NH_4^+ -N concentration obtained with calibration function (mg L^{-1}); B is blank concentration (mg L^{-1}); Fh is humidity factor; 0.025 is KCl volume (L); $\frac{14}{(14+16\times3)}$ is N-ratio in NH_4^+ -N and m is sample mass (g).

P assimilable forms (orthophosphate ions) were extracted according to Olsen and Dabin method at pH 8.5 (Dabin, 1967) from dried (40°C) and sieved (0.1 mm) soil samples (US191 IMAGO ISO 9001:2015). P extracted by this method corresponds to the most biologically available forms of P, *i.e.* labile organic, inorganic forms and a fraction of microbial P (Pansu and Gautheyrou, 2006). It uses ammonium fluoride because it enhances P release from Al-bound P, which is common in tropical soils (Nobile et al., 2018).

1 g of soil were extracted with 25 mL of reagent (18.5 g sodium bicarbonate and 42 g ammonium fluoride q.s. 1 L ultrapure water; adjusted at pH 8.5 with 10 M sodium hydroxide) in polyethylene

recipes, shuffled back and forth (1 h), centrifuged (5 min, 4500 g). Then, supernatants (20 mL) were acidified dropwise with 50% sulfuric acid (1.5 mL), agitated and left to stand overnight. P concentration in soil extracts was determined by modified molybdate-ascorbic acid method (Murphy and Riley, 1962) and detection by flow injection analyzes (AutoAnalyzer 3 HR, SEAL®) coupled with spectrophotometric detection (US191 IMAGO ISO 9001:2015). It was based on absorbance measurement (660 nm) of a blue dye obtained by reaction of orthophosphates with molybdate anions consecutively reduced to molybdenum blue species by ascorbic acid. Reagent was prepared at each dosage by mixing solution 1 (50 mL 1 M sulfuric acid; 15 mL 40 g L⁻¹ ammonium heptamolybdate and 5 mL 3 g L⁻¹ antimony potassium tartrate q.s. 100 mL ultrapure water) and solution 2 (2 g ascorbic acid in 30 mL 25:5 ethyl alcohol:chloridric acid solution q.s. 100 mL ultrapure water). For analysis, soil extracts/blank or standards as well as reagent were added in analyzer. After determination of the calibration function using standard solutions, P concentration was calculated using the following formula (5):

$$P \text{ concentration (mg g}^{-1}) = \frac{(C - B) \times 0.025 \times Fh \times 0.436}{m} \quad (5)$$

Where C is P concentration from calibration function (mg L⁻¹); B is blank concentration (mg L⁻¹); Fh is humidity factor and m is sample mass (g).

2.5. Cation-exchange capacity

The total negative charge on soil or CEC is a good measure of the ability of a soil to retain and supply nutrients to plants. It can inform on soil ability to retain the major nutrient cations and to manage their mobility (Saidi et al., 2008). It depends on the nature of soil constituents and particularly on the existence electrical charges, either permanent (pH-independent) (Bigorre et al., 2000; Saidi et al., 2008), or no permanent trough mineral edges or organic matter (pH-dependent). Here, the CEC was determined using the ammonium acetate Metson's method at pH 7 (LAMA IRD, 2020, X 31-130, 1999). It informs on variabilities related only to the modifications of pH-independent permanent charges in soil. Method was performed from oven-dried (40°C) and sieved (0.1 mm) soil samples. Two successive percolations (5 mL) with an aqueous solution of 1M ammonium acetate pH 7 were performed to exchange the cations of soil samples (1 g) with ammonium ions in solution. After the reagent addition, tubes were vortexed and centrifuged (5 min, 3000 g) and pellets were collected. Then five successive percolations of ethyl alcohol (5 mL) were performed. After the ethyl alcohol addition, tubes were vortexed, shuffled back and forth (15 min), centrifuged (5 min, 3000 g) and filtered (Whatman®, grade 40). Then five successive percolations of 1 M potassium nitrate (5 mL) were performed. After the potassium nitrate addition, tubes were vortexed, shuffled back and forth (15 min), centrifuged (5 min, 3000 g) and filtered (Whatman®, grade 40). All supernatants were mixed in q.s. 100 mL ultrapure water. The CEC was determined by assaying the ammonium ions exchanged

in supernatants within 24h by flow injection analysis (AutoAnalyzer 3 HR, SEAL[®]) coupled with spectrophotometric detection. CEC was calculated using the following formula after determination of the calibration function using standard solutions (prepared with 0.25 M potassium nitrate) (6) :

$$CEC \text{ (cmol}^{(+)}\text{kg}^{-1}\text{)} = \frac{(C - B) \times Fh \times 10}{18.038 \times m} \quad (6)$$

Where C is NH₄⁺-N concentration from calibration function (mg L⁻¹); B is blank concentration (mg L⁻¹); Fh is humidity factor; 18.038 is M(NH₄⁺-N)(g mol⁻¹) and m is sample mass (g).

2.6. Bioavailable Na, K and Mg

Bioavailable contents of K, Mg and Na were determined by inductively coupled plasma optical emission spectrometry ICP-OES (730ES VARIAN[®], 2010) after 0.01 M calcium chloride (CaCl₂) extraction adapted from the standard NEN 5704, 1996 method (Houba et al., 1990). Such method allows to extract the fastest available forms (soluble and weakly adsorbed) of soil cations (Houba et al., 1990, 1996). Method uses an unbuffered saline solution, allowing to maintain the natural pH conditions of the soils during analysis (Houba et al., 1996). Extraction was carried out at room temperature from 5 g of dried (40 °C) and sieved (2 mm) soil in 50 mL of 0.01 M CaCl₂ solution. After back and forth mix (2h) and decantation, pH was measured and soil extracts were centrifuged (10 min, 3000 g) and filtered with Büchner equipment. Then, the extracts were acidified with nitric acid and stored at 4 °C in polyethylene recipes until ICP-OES analysis. Bioavailable contents were obtained after comparative treatments between output spectra and calibration spectra obtained with standard solutions of each element.

2.7. Trace elements

Trace elements were determined by inductively coupled plasma optical emission spectrometry ICP-OES (730ES VARIAN[®], 2010) after 0.005 M diethylenetriaminepentaacetic acid (DTPA) extraction (Lindsay and Norvell, 1978) according to the standard NF ISO 14870 method. Principle is based on the chelating power of DTPA on soluble ions, reducing their activity and causing dissolution of metal ions from the labile solid phases of soil (Lindsay and Norvell, 1978; O'Connor, 1988). DTPA is among the most effective ligand to extract all four trace elements (Lindsay and Norvell, 1978; Norvell, 1984). Method use buffered solution at pH 7.3 and contains CaCl₂ to preclude the dissolution of soil CaCO₃ and the release of naturally occluded trace elements that are never bioavailable to plants. Extraction was carried out at room temperature from 10g of dried (40 °C) and sieved (2 mm) soil in 20 mL of reagent solution (1.967 g DTPA, 14.92 g triethanolamine, and 1.470 g CaCl₂ q.s. 1 L ultrapure water adjusted at pH 7.3 with 6M chloridric acid). After back and forth mix (2h), extracts were centrifuged (10 min, 3000 g) and filtered with Büchner equipment. Then, extracts were acidified with nitric acid and stored at room temperature in polyethylene recipes until ICP-OES analysis.

Concentrations of trace elements were obtained after comparative treatments between output spectra and calibration spectra obtained with standard solutions of each element.

2.8. Statistical analysis

A pairwise correlation analysis by Pearson method (Pearson, 1895) was performed to explore the strength of the relation between each pair of edaphic variables, after the pre-requisite variable transformations. Due to the interrelation of the majority of variables, multivariate statistical techniques were used, both for site and seasonal studies. For each set of independent variables, one-way multivariate analyzes of variance (MANOVA) with the Site or «Month*Location» factors were carried out followed by Discriminant Canonical Analyzes (DCA) to interpret the MANOVA. Such analysis allowed studying the interrelationships of variables among the 24 sites at a given time (May 2018) and among the 4 months at Ouano 1, Ouano 2 or Ouano 3. Due to the interdependence of texture datas (in percentages), they have not been compared with each other. All statistical analyzes were performed under R software (R Core Team., 2004). The R package «candisc» (Friendly and Fox, 2015) was used to apply the DCA procedure.

3. Results

3.1. Inter-site variability

CEC	Humidity	pH	Redox potential	Clay	Silt	Sand
28.34±1.92	62.13±0.20	7.81±0.15	274.51±2.14	12.10±0.04	73.46±1.72	14.44±1.71
13.20±1.93	12.33±4.08	7.12±0.25	400.93±7.01	2.15±0.42	17.06±0.28	80.79±0.14
23.54±2.88	19.06±4.81	7.24±0.24	364.64±18.37	7.16±0.15	43.45±1.12	49.39±1.04
43.39±0.93	18.31±0.07	6.60±0.04	358.15±15.35	3.07±0.25	33.39±0.85	63.53±0.97
42.41±1.01	42.04±1.11	7.08±0.17	356.20±1.24	9.34±1.69	78.07±0.92	12.59±1.41
34.12±1.19	17.12±0.98	7.23±0.02	411.88±13.59	7.72±0.95	39.41±1.31	52.87±1.24
31.13±1.98	39.05±6.00	7.66±0.15	378.16±2.62	14.34±1.17	75.27±0.69	10.39±1.47
36.98±0.39	51.57±1.67	7.81±0.07	389.61±11.59	21.65±0.21	62.00±1.03	16.35±1.04
3.44±0.34	6.81±2.86	7.98±0.40	439.05±2.97	0.07±0.10	3.50±0.67	96.44±0.58
2.57±1.69	10.57±4.91	7.37±0.37	315.47±2.30	0.13±0.18	5.07±1.26	94.79±1.16
12.31±1.63	9.26±1.14	7.24±0.29	460.76±3.70	0.03±0.01	10.42±0.32	89.55±0.32
22.28±0.40	37.32±8.52	6.85±0.20	346.83±13.73	14.02±0.89	57.46±0.77	28.52±0.91
22.77±0.29	24.44±0.41	7.18±0.20	355.50±24.15	2.18±0.27	42.25±0.68	55.57±0.61
9.74±0.34	26.50±0.29	8.78±0.21	255.98±23.22	2.55±0.59	37.25±1.09	60.20±0.57
7.45±0.49	51.56±1.10	8.29±0.03	273.51±16.90	2.20±0.34	33.14±0.86	64.67±0.93
2.56±0.94	12.71±0.38	7.87±0.03	268.93±23.11	0.11±0.15	3.72±1.53	96.18±1.65
4.84±0.32	10.78±0.61	7.69±0.22	358.53±2.63	0.89±0.98	14.43±6.88	84.68±7.86
25.95±0.84	16.99±1.40	6.34±0.48	397.40±19.86	4.31±0.67	50.2±1.30	45.49±1.90
33.13±6.31	42.67±0.42	6.83±0.18	341.28±20.39	13.14±3.86	63.14±7.91	23.72±11.75
2.71±1.02	3.79±0.88	6.67±0.26	372.17±2.30	0.34±0.21	9.28±0.53	90.38±0.55
21.60±8.75	52.51±8.02	7.22±0.02	371.78±20.54	17.66±5.69	53.40±5.79	28.94±11.46
49.18±1.04	58.22±0.94	8.48±0.14	336.35±6.85	7.90±1.27	70.70±0.85	21.40±0.59
2.04±0.75	1.84±0.48	7.15±0.23	377.17±32.38	0.02±0.04	2.94±0.38	97.03±0.39
17.43±1.35	9.05±1.30	7.22±0.14	374.37±7.89	8.64±0.68	48.08±0.98	43.27±0.33

dots and dashes (- . - -) for *Atriplex jubata* and *Salsola australis*

Table 1 Soil bioavailable Na, K, Mg, Fe, Mn, Ni and Pb ($\text{cmol}^{(+)} \text{kg}^{-1}$), assimilable P and N (mg kg^{-1}), electrical conductivity EC (mS cm^{-1}), cation exchange capacity CEC ($\text{cmol}^{(+)} \text{kg}^{-1}$)

	Na	K	Mg	P	NO_3^- -N	NH_4^+ -N	NO_3^- -N: NH_4^+ -N	Fe ($\text{E}+02$)	Mn ($\text{E}+01$)	Ni ($\text{E}+03$)	Pb ($\text{E}+04$)	EC
<u>Dumbrea</u>	7.37±0.15	1.98±0.14	10.61±0.56	28.60±1.35	0.37±0.06	4.95±1.14	0.08±0.01	9.57±1.27	1.93±0.15	107.99±12.11	6.15±4.98	5.22±1.56
<u>Ducos islet</u>	4.68±0.29	0.90±0.05	2.23±0.33	11.53±1.39	1.48±0.06	1.50±0.25	1.01±0.20	11.34±0.3	1.57±0.03	0.67±0.01	1.57±0.40	0.20±0.05
<u>East Bourake</u>	5.29±0.41	1.38±0.27	3.82±0.27	44.97±1.04	14.01±1.10	3.75±0.43	3.79±0.67	2.70±1.74	1.15±0.02	5.90±0.07	2.83±1.82	1.03±0.89
<u>Franko 1</u>	4.45±1.10	0.63±0.09	4.98±0.81	61.85±0.49	14.96±0.80	24.79±0.37	0.60±0.03	8.35±0.16	3.79±0.08	20.21±4.28	0.90±0.62	0.53±0.42
<u>Franko 2</u>	4.70±0.26	3.71±0.65	12.13±0.79	15.89±1.71	0.15±0.08	8.47±1.01	0.02±0.01	1.33±0.75	0.45±0.04	4.56±1.18	2.33±0.85	7.40±1.25
<u>FAO 1</u>	4.90±0.40	0.63±0.06	4.47±0.53	53.12±15.77	17.96±1.12	3.73±0.07	4.82±0.39	5.91±0.08	1.01±0.13	9.99±1.25	1.90±0.44	0.46±0.05
<u>FAO 2</u>	4.52±0.30	2.51±0.31	7.75±1.97	47.62±18.06	0.52±0.03	5.49±1.93	0.11±0.04	2.14±0.01	1.10±0.28	4.50±0.07	2.35±1.10	9.55±1.00
<u>FAO 3</u>	5.06±0.43	2.92±0.43	8.24±2.04	32.45±7.18	0.72±0.31	2.32±0.92	0.32±0.07	7.31±0.11	0.88±0.20	23.28±0.46	3.35±0.69	8.98±3.24
<u>Longue islet</u>	0.93±0.30	0.13±0.05	1.91±0.53	21.10±7.16	24.99±1.05	2.76±0.32	9.18±1.53	0.27±0.07	0.09±0.00	0.69±0.01	0.53±0.42	0.59±0.14
<u>Moindou</u>	3.42±1.63	0.46±0.27	3.25±1.30	16.97±1.18	6.44±0.58	5.08±0.03	1.27±0.11	0.5±0.00	0.2±0.00	0.2±0.13	0.81±0.39	1.40±1.45
<u>Mathieu islet</u>	5.48±0.23	2.77±0.17	11.18±0.82	62.97±0.99	41.34±1.69	8.45±0.55	4.90±0.31	0.84±0.34	0.26±0.03	27.33±0.69	1.00±0.36	0.16±0.04
<u>North Bourake 1</u>	4.48±0.37	2.26±1.55	3.02±0.11	14.80±3.89	0.90±0.25	3.45±0.44	0.26±0.05	2.78±1.45	0.57±0.04	11.35±10.71	3.90±1.55	3.93±1.18
<u>North Bourake 2</u>	N.D	N.D	N.D	17.00±3.21	0.83±0.36	2.67±0.54	0.33±0.18	3.47±1.12	0.54±0.03	11.44±2.54	1.30±0.56	0.20±0.00
<u>Quano 1</u>	5.88±0.34	0.75±0.23	4.27±1.29	31.46±3.20	2.29±0.99	11.78±0.41	0.20±0.09	0.58±0.09	0.74±0.01	0.91±0.61	1.48±1.75	1.35±0.24
<u>Quano 2</u>	4.83±0.53	2.21±0.96	10.63±3.80	23.23±0.58	0.77±0.48	9.15±1.57	0.09±0.05	1.16±0.61	0.01±0.01	1.43±0.95	3.47±2.80	15.22±0.48
<u>Quano 3</u>	1.50±0.02	0.21±0.09	1.99±0.34	20.34±0.94	20.64±1.29	5.27±0.04	3.91±0.23	0.14±0.03	0.07±0.01	0.13±0.06	0.31±0.38	0.73±0.29
<u>Pindai</u>	3.21±1.81	0.52±0.51	2.65±1.45	15.16±7.60	56.49±1.03	21.84±0.59	2.59±0.09	0.65±0.00	0.29±0.08	2.52±0.01	0.68±0.69	0.80±0.46
<u>Port Quenghi 1</u>	5.20±0.32	1.26±0.24	5.22±0.84	37.43±6.78	3.80±0.81	4.97±1.09	0.80±0.32	18.23±0.39	3.53±0.01	79.73±0.32	3.03±0.68	1.40±1.25
<u>Port Quenghi 2</u>	4.85±0.46	3.75±1.61	16.90±0.67	79.32±4.70	2.40±0.12	11.42±0.74	0.21±0.01	8.29±0.76	0.35±0.03	31.76±5.35	3.65±2.46	12.77±5.51
<u>Puen islet</u>	1.15±0.28	0.19±0.03	1.62±0.66	23.80±2.48	14.21±1.53	3.23±0.38	4.42±0.46	0.33±0.20	0.08±0.03	0.22±0.17	0.80±0.30	0.24±0.04
<u>St Vincent</u>	5.59±0.82	3.90±2.55	15.81±7.59	66.59±40.68	0.31±0.12	5.16±0.47	0.06±0.02	5.13±0.45	0.61±0.00	24.04±3.33	6.63±4.21	8.49±3.93
<u>Tontouta</u>	2.88±0.58	1.17±0.30	12.47±3.81	65.36±1.85	6.43±0.71	28.29±2.15	0.23±0.01	20.45±1.25	2.98±0.12	28.53±10.14	4.65±2.17	7.07±1.07
<u>Uitee</u>	0.24±0.07	0.08±0.02	0.93±0.21	10.53±2.16	20.80±0.59	1.41±0.14	14.85±1.02	0.24±0.09	0.07±0.01	0.38±0.11	0.87±0.40	0.36±0.14
<u>West Bourake</u>	4.53±0.36	1.10±0.30	3.85±1.10	14.85±0.44	0.29±0.23	0.99±0.10	0.28±0.21	0.81±0.16	0.39±0.09	0.52±0.11	4.60±1.40	0.93±0.50

Data are mean±SD (n=3). N.D = no data. Habitat is underlined by dotted lines (...) for *Enchytraea tomentosa*, by dashed lines (- - -) for *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora* and by

Table 1 shows spatial variability among the 24 sites for soil bioavailable Na, K, Mg, Fe, Mn, Ni and Pb ($\text{cmol}^{(+)} \text{kg}^{-1}$), assimilable P and N (mg kg^{-1}), electrical conductivity EC (mS cm^{-1}), cation exchange capacity CEC ($\text{cmol}^{(+)} \text{kg}^{-1}$), pH, redox potential (mV) and texture (%). One-way MANOVA shows that the «Site» factor

is statistically significant ($p\text{-value} < 2.2\text{e-}16$) for three sets of these variables (Table 2). DCA allow discriminating the different sites each other according to each set of variables (Figures 10-12), sometimes highlighting the three habitats.

Table 2. One-way MANOVA with the «Site» factor on three groups of edaphic variables

One-way MANOVA: Pillai test statistic					
	df	Pillai	~ F	[df1, df2]	p-value
Bioavailable Na, K, Mg and assimilable P and N					
Site	22	4.7708	15.9	[132, 540]	< 2.2e-16
Residual	90				
Trace elements					
Site	23	3.1049	13.7	[92, 364]	< 2.2e-16
Residual	91				
Physico-chemical parameters					
Site	23	4.2945	27.0	[115, 510]	< 2.2e-16
Residual	102				

df1 is the numerator degrees of freedom, df2 is the denominator degrees of freedom, Pillai is the value of the statistic, ~ F is the approximate value of the F statistic, and p-value is the probability

3.1.1. Bioavailable Na, K, Mg and assimilable P and N

DCA realized for the «Site» factor is mainly influenced by NO_3^- -N, NH_4^+ -N, Na and K, which have greater meaningful weights in the discrimination among the 24 sites (Figure 10 and Table S1). Two canonical dimensions explain a total of 83.1% of the variation, which is sufficient for a correct two-dimensional interpretation. The distribution of groups on the two canonical axes indicates that the two linear combinations discriminate the majority of sites. Overlapping among some sites are yet observed, this means that there are no significant differences between these groups respect to dependent variables. Regarding the relationships among the dependent variables (Figures 10 and S3), Na, K, Mg are positively correlated among themselves, as are P and NH_4^+ -N. In addition, NO_3^- -N shows an opposite contribution to that of Na, K, Mg.

Table 1 supports the discriminations of sites. Bioavailable Na, K, Mg have greater effects on the majority of sites hosting *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora* (Na ranging from 2.88 ± 0.58 to $7.37 \pm 0.15 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$; K ranging from 1.17 ± 0.30 to $3.90 \pm 2.55 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$; Mg ranging from 3.02 ± 0.11 to $16.90 \pm 0.67 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$) indicating their relative higher bioavailabilities in soil. Alike, bioavailable Na, K, Mg are intermediate in *Enchytraea tomentosa* sites (Na ranging from 3.42 ± 1.63 to $5.88 \pm 0.34 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$; K ranging from 0.46 ± 0.27 to $1.26 \pm 0.24 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$; Mg ranging from 2.65 ± 1.45 to $5.22 \pm 0.84 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$) and are the lowest in *Atriplex jubata* and/or *Salsola australis* sites with exception of Mathieu islet (Na ranging from 0.24 ± 0.07 to $5.48 \pm 0.23 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$; K ranging from 0.08 ± 0.02 to $1.38 \pm 0.27 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$; Mg ranging from 0.93 ± 0.21 to $3.85 \pm 1.10 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$). Assimilable P and NH_4^+ -N are the highest at Franko 1, Port Ouenghi 2 and Tontouta hosting *Enchytraea tomentosa*, *Suaeda maritima* and/or *Sarcocornia quinqueflora* as well as at Mathieu islet hosting *Atriplex jubata* and *Salsola australis* (P ranging from 61.85 ± 0.49 to $79.32 \pm 4.70 \text{ mg kg}^{-1}$; NH_4^+ -N ranging from 8.45 ± 0.55 to $28.29 \pm 2.15 \text{ mg kg}^{-1}$). Conversely, assimilable P and NH_4^+ -N are

the lowest at West Bourake, Ducos islet and Uitoe, hosting *Atriplex jubata* and/or *Salsola australis* (P ranging from 10.53 ± 2.16 to 14.85 ± 0.44 mg kg $^{-1}$; NH $_4^+$ -N ranging from 0.99 ± 0.10 to 1.50 ± 0.25 mg kg $^{-1}$). Assimilable NO $_3^-$ -N are the highest at Pindai, Ouano 3, Puen islet, Longue islet, Uitoe, East Bourake, FAO 1, Moindou, and Mathieu islet hosting *Enchytraea tomentosa*, *Atriplex jubata* and/or *Salsola australis* (ranging from 14.01 ± 1.10 to 54.49 ± 1.03 mg kg $^{-1}$). Conversely, assimilable NO $_3^-$ -N are the lowest at St Vincent, Franko 2, Dumbea, FAO 2, FAO 3, Ouano 2 and Port Ouenghi hosting *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora* as well as at West Bourake and Ducos islet hosting *Atriplex jubata* and/or *Salsola australis* (ranging from 0.15 ± 0.08 to 2.40 ± 0.12 mg kg $^{-1}$).

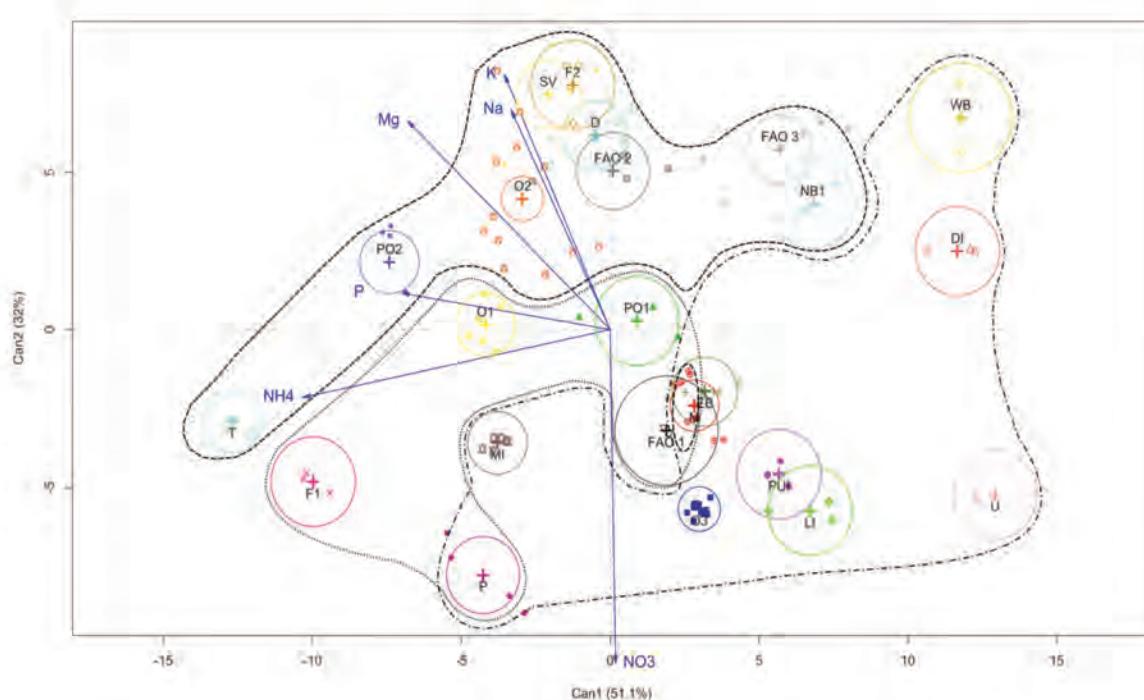


Figure 10. DCA graphic of canonical discriminant analysis for the «Site» factor, for bioavailable Na, K, Mg and assimilable P and N in soils. There are 24 subgroups, where letters are sites («D» = Dumbea, «DI» = Ducos islet, «EB» = East Bourake, «F1» = Franko 1, «F2» = Franko 2, «FAO 1» = FAO 1, «FAO 2» = FAO 2, «FAO 3» = FAO 3, «LI» = Longue islet, «M» = Moindou, «MI» = Mathieu islet, «NB1» = North Bourake 1, «NB2» = North Bourake 2, «O1» = Ouano 1, «O2» = Ouano 2, «O3» = Ouano 3, «P» = Pindai, «PO1» = Port Ouenghi 1, «PO2» = Port Ouenghi 2, «PUI» = Puen islet, «SV» = St Vincent, «T» = Tontouta, «U» = Uitoe, «WB» = West Bourake). Centroids of each group are indicated by the «+» symbol. Habitat is surrounded by dotted lines (...) for *Enchytraea tomentosa*, by dashed lines (---) for *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora* and by dots and dashes (-.-.) for *Atriplex jubata* and *Salsola australis*.

3.1.2. Trace elements

DCA performed for the «Site» factor is mainly influenced by Mn, Fe and Ni, which have greater meaningful weights in the discrimination among the 24 sites (Figure 11 and Table S1). Two canonical dimensions explain a total of 95.3% of the variation. They discriminate the majority of sites, but show also some no significant differences between sites. The three habitats of species overlap on DCA. Regarding the relationships among the dependent variables (Figures 11 and S3), all trace elements are positively correlated apart Pb and Mn between them.

Table 1 supports the discriminations of sites. Bioavailable Mn is the highest at Dumbea, Ducos islet, Est Bourake, Franko 1, FAO 1, FAO 2, Port Ouenghi 1 and Tontouta (ranging from 1.01 ± 0.13 E-01 to 3.79 ± 0.08 E-01 cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹). Bioavailable Fe is the highest at Dumbea, Ducos islet, Franko 1, Port Ouenghi 1, Port Ouenghi 2 and Tontouta (ranging from 8.29 ± 0.76 E-02 to 20.45 ± 1.25 E-02 cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹). Bioavailable Ni is the highest at Port Ouenghi 1, Port Ouenghi 2, St Vincent, Mathieu islet, FAO 3 and Dumbea (ranging from 23.28 ± 0.46 E-03 to 107.99 ± 12.11 E-03 cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹) as well as bioavailable Pb except at Mathieu islet (ranging from 3.03 ± 0.68 E-04 to 6.63 ± 4.21 E-04 cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹). Bioavailable contents of Mn, Fe and Ni are the lowest at Longue islet, Moindou, Ouano 2, Ouano 3, Puen islet, Uitoe, Franko 2, Mathieu islet, Pindai and West Bourake apart Ni at Mathieu islet (Mn ranging from 0.01 ± 0.01 E-01 to 0.45 ± 0.04 E-01 cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹; Fe ranging from 0.14 ± 0.03 E-02 to 1.33 ± 0.75 E-02 cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹; Ni ranging from 0.13 ± 0.06 E-03 to 4.56 ± 1.18 E-03 cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹). The lowest bioavailable contents of Pb (ranging from 0.31 ± 0.38 E-04 to 1.00 ± 0.36 E-04 cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹) are found at Franko 1, Longue islet, Moindou, Mathieu islet, Ouano 3, Pindai, Puen islet and Uitoe.

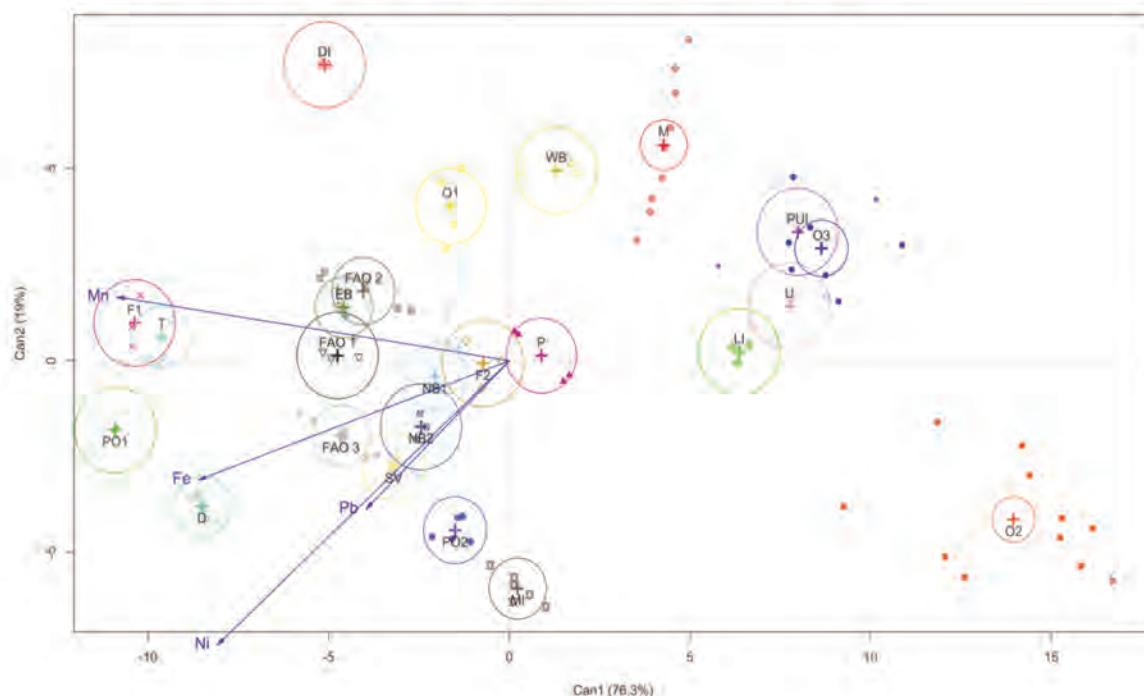


Figure 11. DCA graphic of canonical discriminant analysis for the «Site» factor, for trace elements in soils. There are 24 subgroups, where letters are sites. Centroids of each group are indicated by the «+» symbol

3.1.3. Other physico-chemical parameters

DCA performed for the «Site» factor shows that two canonical dimensions explain a total of 86.8% of the variation (Figure 12 and Table S1). They discriminate the majority of sites, but shows also some no significant differences between sites. Regarding the relationships among the dependent variables (Figures 12 and S3), CEC, EC and humidity are positively correlated on the first canonical axe. pH is negatively correlated on the second canonical axe and shows an opposite contribution to that of redox potential.

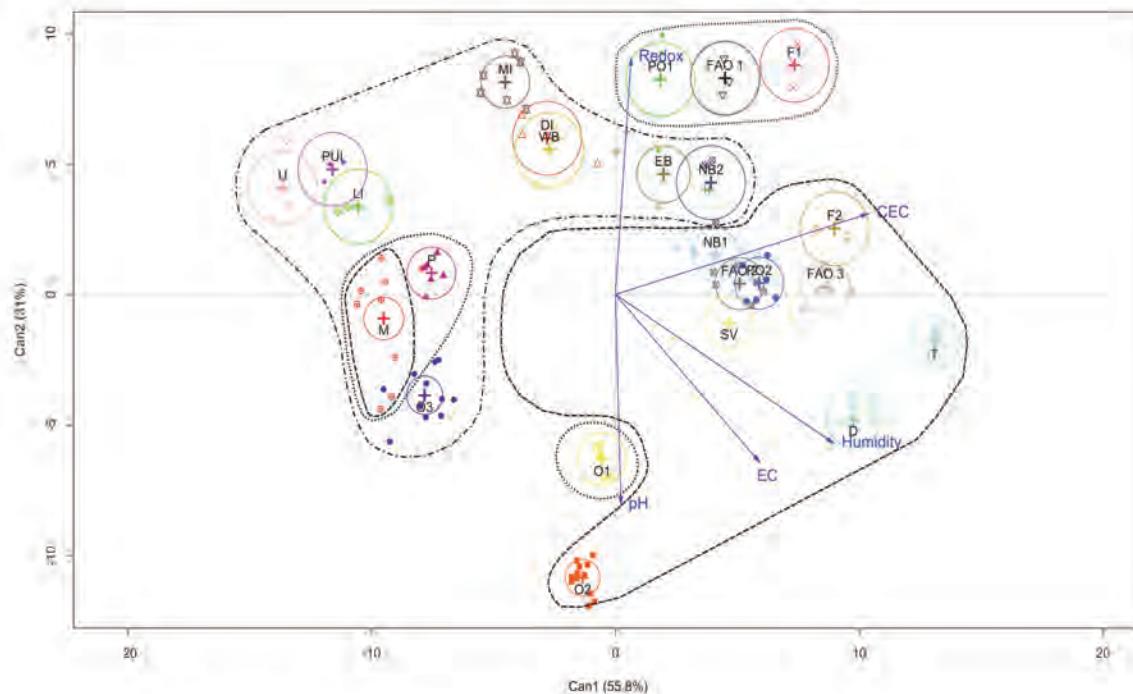


Figure 12. DCA graphic of canonical discriminant analysis for the «Site» factor for a set of major physico-chemical parameters in natural soils of species. There are 24 subgroups, where letters are sites. Centroids of each group are indicated by the «+» symbol. Habitat is surrounded by dotted lines (...) for *Enchytraea tomentosa*, by dashed lines (---) for *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora* and by dots and dashes (-,-,-) for *Atriplex jubata* and *Salsola australis*

Table 1 supports the discriminations of sites. Electrical conductivity and humidity are the highest in all sites hosting *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora* (EC ranging from 3.93 ± 1.18 to 15.22 ± 0.48 mS cm $^{-1}$; humidity ranging from 37.32 ± 8.52 to 62.13 ± 0.20 %DW) versus in other sites (EC ranging from 0.16 ± 0.04 to 1.40 ± 1.45 mS cm $^{-1}$; humidity ranging from 1.84 ± 0.48 to 26.50 ± 0.29 %DW). CEC is the highest at Dumbea, Franko 1, Franko 2, FAO 1, FAO 2, FAO 3, Port Ouenghi 1, Port Ouenghi 2 and Tontouta, hosting *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora* and/or *Enchytraea tomentosa* (ranging from 25.95 ± 0.84 to 49.18 ± 1.04 cmol $^{(+)}$ kg $^{-1}$) versus in other sites (ranging from 2.04 ± 0.75 to 23.54 ± 2.88 cmol $^{(+)}$ kg $^{-1}$). No sites can be discriminated from pH and redox potential variations. Both values are respectively the highest and the lowest at Ouano 1, Ouano 2, Ouano 3, Tontouta and Dumbea (pH ranging from 7.81 ± 0.15 to 8.78 ± 0.21 ; redox potential ranging from 255.98 ± 23.22 to 336.35 ± 6.85 mV). and show the opposite variations at Port Ouenghi 1, FAO 1, Franko 1, Mathieu islet, Ducos islet, West Bourake, East Bourake and North Bourake 2 (pH ranging from 6.34 ± 0.48 to 7.24 ± 0.29 ; redox potential ranging from 355.50 ± 24.15 to 460.76 ± 3.70 mV).

3.1.4. Texture

Clay and silt proportions are the highest in all sites hosting *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora* except clay at Ouano 2 (clay ranging from 7.90 ± 1.27 to 21.65 ± 0.21 %; silt ranging from 33.14 ± 0.86 to 78.07 ± 0.92 %). Among these sites, a first group including FAO 3, St Vincent and North Bourake 1 has the relative highest proportions of clay (ranging from 14.02 ± 0.89 to 21.65 ± 0.21 %).

whereas a second group including Port Ouenghi 2, FAO 2, Dumbea, Tontouta and Franko 2 has the relative highest proportions of silt (ranging from 63.14 ± 7.91 to 78.07 ± 0.92 %). Sand proportion are the highest in sites hosting *Atriplex jubata* and/or *Salsola australis* except East Bourake, North Bourake 2 and West Bourake (ranging from 80.79 ± 7.91 to 97.03 ± 0.39). Latest are texture proportions close to those reported at FAO 1 and Port Ouenghi 1 hosting *Enchytraea tomentosa* (clay ranging from 2.18 ± 0.27 to 8.64 ± 0.68 %; silt ranging from 39.41 ± 1.31 to 50.20 ± 1.30 %; sand ranging from 43.27 ± 0.33 to 55.57 ± 0.61 %). No site can be discriminated inside the habitat of *Enchytraea tomentosa* (Table 1). Supporting Figure S3 supports these insights according to the 5 species. Regarding, the relationships between texture variables and other variables (Figure S4), clay and silt are positively correlated with all cations, CEC, assimilable P, EC, humidity and negatively correlated with NO_3^- -N and sand shows inverse trends.

3.2. Inter-season variability

Table 3 shows seasonal variability at Ouano 1 Ouano 2 and Ouano 3 among the 4 sampling for all edaphic variables. One-way MANOVA shows that the «Month*Location» factor is statistically significant (p -values $< 2.2\text{e-}16$) for three sets of these variables (Table 4). For the three locations, DCA allows to discriminate the different month each other according to each set of variables (Figures 13-15 and Table S2), sometimes highlighting seasonal groupings according to temperature or precipitation.

humidity (% _{dw}), pH, redox potential (mV) and texture (%) for months and locations						
CEC	Humidity	pH	Redox potential	Clay	Silt	Sand
9.77±0.53	26.86±1.99	7.78±0.23	255.98±25.96	2.92±0.68	43.75±2.68	53.33±2.69
7.96±0.52	24.66±1.08	7.71±0.14	347.12±11.63	1.17±0.07	16.92±1.66	81.91±1.65
8.84±0.91	22.26±0.79	7.57±0.22	314.55±16.91	2.20±0.32	30.37±0.50	67.43±0.79
8.89±1.14	19.87±1.22	7.41±0.06	303.40±9.61	3.11±0.10	33.47±2.42	63.41±2.38
10.62±1.81	59.43±11.24	7.46±0.23	273.51±21.75	2.11±0.10	36.91±1.67	60.97±1.67
12.59±1.81	75.28±4.97	7.13±0.26	311.56±37.06	2.54±0.30	43.82±2.12	53.64±2.08
15.64±0.66	66.44±4.47	7.18±0.15	293.58±22.82	2.55±0.17	40.82±2.03	56.64±2.07
12.25±0.73	26.52±6.52	7.24±0.21	311.28±17.18	3.35±0.27	46.12±1.59	50.53±1.51
3.36±0.38	12.93±3.86	6.87±0.14	268.93±24.23	0.12±0.02	3.65±0.38	96.24±0.39
1.28±0.08	5.10±0.42	7.80±0.38	346.67±4.77	0.02±0.00	2.63±0.46	97.36±0.46
1.77±0.24	3.28±0.38	7.22±0.25	315.49±15.41	0.04±0.00	2.85±0.07	97.11±0.07
1.47±0.14	1.03±0.27	6.53±0.21	314.53±17.27	0.02±0.00	3.22±0.12	96.76±0.12

Table 3. Soil bioavailable Na, K, Mg, Fe, Mn, Ni, Pb ($\text{cmol}^{(+)} \text{kg}^{-1}$), assimilable P and N (mg kg^{-1}), electrical conductivity EC (mS cm^{-1}), cation exchange capacity CEC ($\text{cmol}^{(+)} \text{kg}^{-1}$).

	Na	K	Mg	P	NO_3^--N	NH_4^+-N	NO_3^--N: NH_4^+-N	Fe (E+02)	Mn (E+02)	Ni (E+03)	Pb (E+04)	EC
Ouano 1												
May	5.98±0.25	0.80±0.06	5.20±0.06	32.39±3.52	2.60±0.11	15.80±0.55	0.16±0.01	0.58±0.05	5.21±0.95	0.49±0.08	0.12±0.02	1.37±0.15
July	4.89±0.79	0.71±0.02	4.40±0.96	23.21±2.49	1.38±0.04	6.26±0.79	0.22±0.02	0.36±0.06	8.41±1.36	0.40±0.04	0.13±0.03	1.25±0.18
October	6.37±0.11	1.61±0.11	7.66±0.37	33.68±2.25	1.91±0.01	13.40±0.76	0.14±0.01	0.72±0.03	14.49±0.7	0.99±0.07	1.10±0.10	2.90±0.18
January	9.17±0.98	1.60±0.19	9.86±0.31	10.37±0.34	1.10±0.06	7.46±0.32	0.15±0.01	0.8±0.02	12.57±1.34	0.71±0.10	0.67±0.06	16.46±0.61
Ouano 2												
May	4.80±0.54	2.39±0.22	11.65±3.01	21.36±4.09	0.64±0.08	8.80±1.24	0.07±0.02	1.33±0.32	0.10±0.03	2.16±0.30	14.9±1.38	15.2±2.70
July	6.42±1.11	3.11±0.37	14.14±2.95	18.18±3.95	0.85±0.09	14.17±1.64	0.06±0.01	2.77±0.38	0.98±0.16	4.39±0.46	14.57±1.35	6.82±1.14
October	8.82±0.63	4.72±0.40	22.45±2.10	33.87±2.51	1.56±0.30	16.41±0.71	0.09±0.02	0.83±0.09	0.94±0.06	2.91±0.30	11.25±0.94	14.04±2.04
January	8.35±0.66	4.35±0.43	24.08±1.55	20.22±1.64	0.15±0.05	6.09±0.34	0.02±0.01	0.36±0.07	0.73±0.07	1.99±0.17	6.07±0.83	33.80±1.31
Ouano 3												
May	1.30±0.31	0.19±0.07	2.12±0.28	21.22±6.02	15.18±2.20	6.58±0.65	2.31±0.26	0.16±0.02	0.72±0.16	0.15±0.01	0.45±0.08	0.73±0.08
July	0.50±0.07	0.11±0.03	1.12±0.26	10.40±1.31	6.32±0.57	5.38±0.49	1.18±0.16	0.20±0.04	0.76±0.10	0.14±0.02	0.33±0.08	1.14±0.14
October	0.58±0.04	0.10±0.01	1.22±0.31	8.34±0.67	6.20±0.64	3.62±0.32	1.72±0.17	0.22±0.05	0.63±0.08	0.14±0.02	0.25±0.05	0.26±0.04
January	0.98±0.13	0.18±0.03	1.47±0.29	6.07±0.10	6.24±0.95	2.25±0.20	2.80±0.58	0.23±0.02	0.90±0.07	0.16±0.02	0.30±0.06	0.82±0.18

Data are mean±SD (n=3). N.D = no data

Table 4. One-way MANOVA with the «Month*Location» factor on three groups of edaphic variables

One-way MANOVA: Pillai test statistic					
	df	Pillai	~ F	[df1, df2]	p-value
Bioavailable Na, K, Mg and assimilable P					
Month*Location	11	4.7323	16.3	[66, 288]	< 2.2e-16
Residual	48				
Trace elements					
Month*Location	11	3.3264	22	[44, 192]	< 2.2e-16
Residual	48				
Physico-chemical parameters					
Month*Location	11	3.9522	16.5	[55, 240]	< 2.2e-16
Residual	48				

df1 is the numerator degrees of freedom, df2 is the denominator df, Pillai is the value of the statistic, ~ F is the approximate value of the F statistic, and p-value is the probability

3.2.1. Bioavailable Na, K, Mg and assimilable P and N

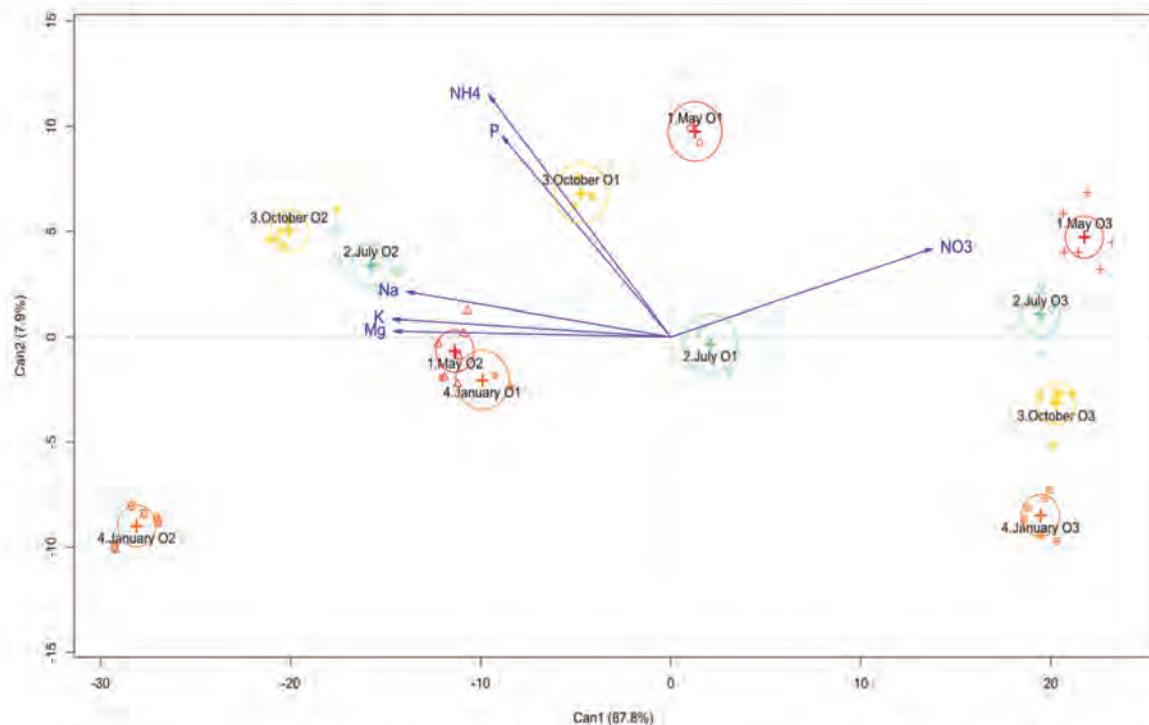


Figure 13. DCA graphic of canonical discriminant analysis for the «Month*Location» factor, for bioavailable Na, K, Mg and assimilable P and N in soils. There are 12 subgroups, where «May», «July», «October» and «January» are months and «O1», «O2» and «O3» are Ouano 1, Ouano 2 and Ouano 3 locations respectively. Centroids of each group are indicated by the «+» symbol.

DCA performed for the «Month*Location» factor is mainly influenced by NO_3^- -N, NH_4^+ -N, Na and K, which have greater meaningful weights in the discrimination among the 12 groups (Figure 13 and Table S2). Two canonical dimensions explain a total of 98.7% of the variation and discriminate the most of months for each location. Regarding relationships among dependent variables (Figures 13 and S5), Na, K, and Mg are positively correlated among themselves as are assimilable P and NH_4^+ -N. In addition, NO_3^- -N shows an opposite contribution to that of Na, K, and Mg.

Table 3 supports the discriminations of groups. At Ouano 1, bioavailable Na, K, Mg are the highest in October and January (Na ranging from 6.37 ± 0.11 to 9.17 ± 0.98 cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹; K ranging from 1.60 ± 0.19 to 1.61 ± 0.11 cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹; Mg ranging from 7.66 ± 0.37 to 9.86 ± 0.31 cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹). Assimilable P and NH₄⁺-N are the highest in October and May (P ranging from 32.39 ± 3.52 to 33.68 ± 2.25 mg kg⁻¹; NH₄⁺-N ranging from 13.40 ± 0.76 to 15.80 ± 0.55 mg kg⁻¹). At Ouano 2, bioavailable Na, K, Mg are the highest in October and January (Na ranging from 8.35 ± 0.66 to 8.82 ± 0.63 cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹; K ranging from 4.35 ± 0.43 to 4.72 ± 0.40 cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹; Mg ranging from 22.45 ± 2.10 to 24.08 ± 1.55 cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹), and assimilable P and NH₄⁺-N are the highest in October (P = 33.87 ± 2.51 mg kg⁻¹; NH₄⁺-N = 16.41 ± 0.71 mg kg⁻¹). No clear seasonal patterns for assimilable NO₃⁻-N at Ouano 1 or Ouano 2 emerge from results. At Ouano 3, assimilable P, NH₄⁺-N and NO₃⁻-N are the highest in May (P = 21.22 ± 6.02 mg kg⁻¹; NH₄⁺-N = 6.58 ± 0.65 mg kg⁻¹; NO₃⁻-N = 15.18 ± 2.20 mg kg⁻¹).

3.2.2. Trace elements

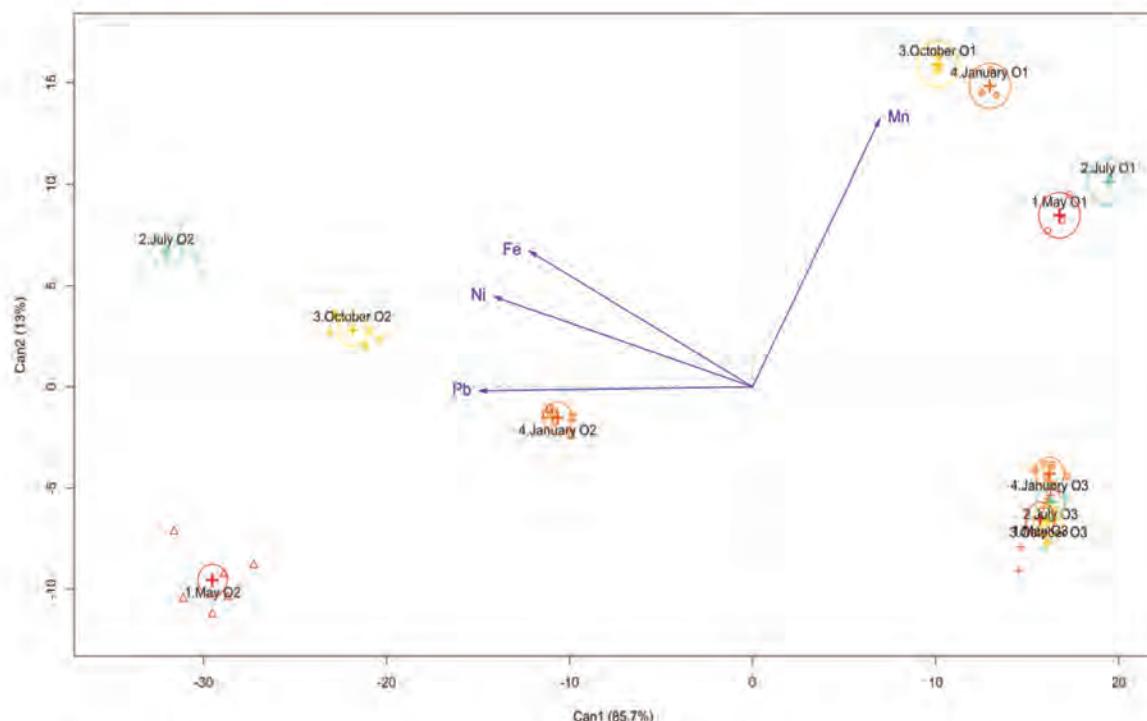


Figure 14. DCA graphic of canonical discriminant analysis for the «Month*Location» factor, for trace elements in soils. There are 12 subgroups, where «May», «July», «October» and «January» are months and «O1», «O2» and «O3» are Ouano 1, Ouano 2 and Ouano 3 locations respectively. Centroids of each group are indicated by the «+» symbol.

DCA performed for the «Month*Location» factor shows that two canonical dimensions explain a total of 98.7% of the variation and discriminate all the months at Ouano 1 and Ouano 2 but no months at Ouano 3 (Figure 14 and Table S2). Regarding relationships among dependent variables (Figures 14 and S5), Fe, Ni and Pb are positively correlated on the first canonical axe.

Table 3 supports the discriminations of groups. At Ouano 1, bioavailable Mn, Fe and Ni are the highest in October and January (Mn ranging from $12.57 \pm 1.34_{E-02}$ to $14.49 \pm 0.70_{E-02}$ cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹; Fe ranging from $0.72 \pm 0.03_{E-02}$ to $0.80 \pm 0.02_{E-02}$ cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹; Ni ranging from $0.71 \pm 0.10_{E-03}$ to $0.99 \pm 0.07_{E-03}$ cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹). No clear seasonal pattern for Pb at Ouano 1 emerges from results. At Ouano 2, bioavailable Fe and Pb are the highest in May and July (Fe ranging from $1.33 \pm 0.32_{E-02}$ to $2.77 \pm 0.38_{E-02}$ cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹; Pb ranging from $14.57 \pm 1.35_{E-04}$ to $14.90 \pm 1.38_{E-04}$ cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹). At Ouano 3 no clear seasonal patterns for trace elements emerge from results.

3.2.3. Other physico-chemical parameters

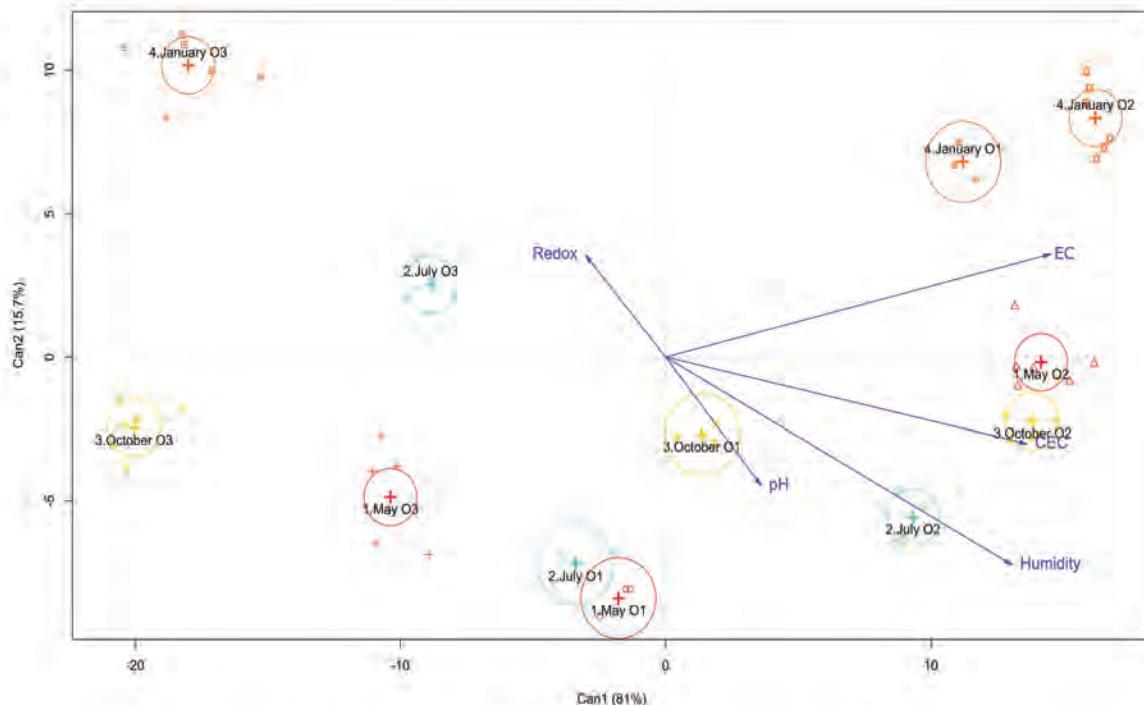


Figure 15. DCA graphic of canonical discriminant analysis for the «Month*Location» factor, for physico-chemical parameters in soils. There are 12 subgroups, where «May», «July», «October» and «January» are months and «O1», «O2» and «O3» are Ouano 1, Ouano 2 and Ouano 3 locations respectively. Centroids of each group are indicated by the «+» symbol.

DCA performed for the «Month*Location» factor is mainly influenced by EC, humidity and CEC, which have greater meaningful weights in the discrimination among the 12 groups (Figure 15 and Table S2). Two canonical dimensions explain a total of 95.4% of the variation and discriminate the majority of months for each location. Regarding relationships among dependent variables (Figures 15 and S5), CEC, EC and humidity are positively correlated on the first canonical axe.

Table 3 supports the discriminations of groups. Electrical conductivity and humidity have respectively the highest and the lowest values in January at Ouano 1 (EC = 16.46 ± 0.61 mS cm⁻¹; humidity = $19.87 \pm 1.22\ %_{DW}$) as well as at Ouano 2 (EC = 33.80 ± 1.31 mS cm⁻¹; humidity = $26.52 \pm 6.52\ %_{DW}$). At Ouano 2, CEC is the highest in October (= 15.64 ± 0.66 cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹). At Ouano 3, EC is the highest in July (1.14 ± 0.14 mS cm⁻¹), humidity is the highest in July and May (ranging

from 5.10 ± 0.42 to $12.93 \pm 3.86\text{ %}_{\text{DW}}$) and CEC is the highest in May ($3.36 \pm 0.38\text{ cmol}^{(+)}\text{ kg}^{-1}$). No clear seasonal patterns for pH or redox potential emerge from results at Ouano 1, Ouano 2 and Ouano 3.

3.2.4. Texture

Apart at Ouano 1, no clear seasonal patterns for texture variables emerge from results. At Ouano 1, sand proportion is the lowest in May ($53.33 \pm 2.69\text{ %}$) and the highest in July ($810.91 \pm 1.65\text{ %}$) showing an opposite trend to silt proportion (Table 3).

Regarding, relationships between texture variables and other variables (Figure S5), clay and silt proportions are perfectly positively correlated ($R^2=0.98$) and they are positively correlated with all cations apart Mn, with assimilable P and $\text{NH}_4^+ \text{-N}$, and with EC and humidity. They are negatively correlated with $\text{NO}_3^- \text{-N}$. Sand proportion shows opposite correlations with these parameters.

4. Discussion

4.1. Spatio-temporal variability in soils hosting *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora*

At Dumbea, Tontouta, Port Ouenghi 2, North Bourake 1, FAO 2, FAO 3, St Vincent, Ouano 2 and Franko 2, *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora* grow on «saltfans» located at the landside of mangrove forests, *i.e.* in the highest location along the topographic intertidal gradient (Leopold et al., 2013). At these sites, our results highlight soils having fine texture (dominated by silt fraction), moderately reducing conditions (when not flooded), neutral (6.5-7.5) to basic (7.5-8.7) pH and electrical conductivity ranging from moderately salty, *i.e.* $\text{EC} = 2$ to 4 dS m^{-1} (25°C) to extremely salty, *i.e.* $\text{EC} \geq 15\text{ dS m}^{-1}$ (25°C) (Baize and Girard, 2008; IUSS Working Group WRB, 2006). In New Caledonia, these habitats are known to be immersed by the highest spring tides (Duke et al., 2010) and to have elevated risks of inundation (Podwojewski and Beaudou, 1987), what we confirmed by our observations in field. In New Caledonia, previous authors showed that salinity in mangroves increased from the seaside to the landside (saltfans) due to difference in frequency and length of immersion of tidal flooding and of evaporation, *i.e.*, related to semi-arid climate of the New Caledonia's west coast (Léopold et al. 2013; Marchand et al. 2011a, 2011b). Thus, high localization along the intertidal gradient can explain extreme salinities recorded in all *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora* stands. Moreover, seasonal phenomenon of salinization at Ouano 2 occurs during the dry season, with observation of maximum EC in January 2019, *i.e.*, before the begin of the rainy season in 2019 (Météo France Nouvelle-Calédonie). Evaporation and capillary rise of water table during the dry season would imply in the soil salinization, as showed by Marchand et al. (2012) who reported a salinity increase in 50 cm-depth core from a New Caledonian saltfan (Marchand et al., 2012). All these reports could be characteristics of saline «fluvisols» (IUSS Working Group WRB, 2006) originated from marine and/or fluvial deposit (syn. saline «sulfatosols»)(Baize and Girard, 2008).

Bioavailable Mg, Na, and K measured in saltpans are among the highest of all sites. In addition, at Ouano 2, bioavailable Mg, Na, and K are higher in October and January, i.e. during the driest months. Bioavailable cations in saltpan increase in the following sequence: Mg>Na>K, apart at North Bourake 1 where Na>Mg. In the same way, Bourgeois et al. (2019) showed higher concentrations of these ions in the inland part of New Caledonia mangroves, due to inputs through seawater flooding coupling with low tidal immersion and high evaporation rates in the higher location of the intertidal gradient. CEC also exhibit higher values for saltpan sites. However, it should be noted that CEC might likely be overestimated using Metson's method. Indeed, the sum of bioavailable Mg, Na, and K, is higher than the CEC value probably suggesting salt solubilization (Saidi et al., 2008). This phenomenon has probably also overestimated measure of Mg and Na for other sites, considering the no-evaluated part of Ca in sum of exchangeable cations. So, we can't qualify them as sodic or magnesian even if Na/CEC is lower than 15 % and Mg dominate Na in majority (Baize and Girard, 2008; IUSS Working Group WRB, 2006). Besides, a higher CEC in saltpans relative to other sites can be explained by fine texture, suggesting higher possibilities for cation fixation (Havlin, 2005; Saidi et al., 2008). Elementary chemical forms in soil are also generally determined by thermodynamic stability (Pourbaix, 1947) and by redox potential kinetics (Chadwick and Chorover, 2001). Mg, Na and K are notably known to be more leachable inside pH range of saltpans (Jones and Olson-Rutz, 2017). At Ouano 2, no seasonal variation of texture, pH or redox potential support such influence. Moreover, our methodology informs only on variations of CEC normalized at pH=7. Further investigations are necessary to explain possible variabilities of CEC related to pH-dependent variable charges in soil *i.e.*, as characterization of organic matter content and CEC at soil pH (Havlin, 2005; Saidi et al., 2008). Regarding assimilable P and N, all saltpan soils have higher NH₄⁺-N than NO₃⁻-N, with NO₃⁻-N:NH₄⁺-N ratio << 25:75. This is also observed at Ouano 2 regardless of the month. It could be explained by high salty conditions, as suggested by the highly significant and positive relationship between these two parameters during the seasonal study ($R^2 = 0.54$, p-value = 8.23_{E-06}). Indeed, soil salty conditions are known to influence mineralization of soil organic nitrogen increasing ammonification process and decreasing nitrification process (Pathak and Rao, 1998; Lodhi et al., 2009; Hessini et al., 2013). Both processes are also known to be positively correlated with soil humidity (Havlin, 2005; Horneck et al., 2011) as NH₄⁺-N in our seasonal study ($R^2 = 0.89$, p-value = 1.39_{E-21}).

At Ouano 2, in October, assimilable P and NH₄⁺-N are higher than in other months, and soil humidity was close to that of May and July although the three months are preceded by different precipitation rates. January and October are both months preceded by the lowest precipitation rates. The highest annual temperature in January could yet have intensified dryness relative to October by the increase of evaporation rates and cause difference in nutrient bioavailability. Further investigations on microbial activity will be necessary because N mineralization processes are also

known to be correlated with temperatures and soil organic matter content (Fardeau, 2015; Havlin, 2005; Horneck et al., 2011).

Regarding trace elements, no ecological niches are differentiated for *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora*. However, we highlighted higher bioavailabilities for all soil trace elements at Dumbea and Tontouta compared with the majority of other sites. These sites are located at Dumbea's and Tontouta's river mouths where there are a greater influence of alluvium deposits. Especially, nickel bioavailability was particularly high, *i.e.*, ranging from $28.53 \pm 10.14_{\text{E}-03}$ to $107.99 \pm 12.11_{\text{E}-03} \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$, suggesting inputs from upstream nickel mining.

4.2. Spatio-temporal variability in soils hosting *Atriplex jubata* and *Salsola australis*

At Ouano 3, Pindai, Moindou, Uitoe, Puen islet, Longue islet, Mathieu islet and Ducos islet, *Salsola australis* and/or *Atriplex jubata* grow on beach fringes, where soil is mainly constituted of sand ($\geq 95\%$). This allow to classify them as «arenosols» (Baize and Girard, 2008; IUSS Working Group WRB, 2006). Apart at Mathieu islet and Ducos islet, all these soils have the lowest CEC and Mg, Na, and K bioavailabilities, which is related to high proportions of coarser soil fractions (sand) reducing CEC (Saidi et al., 2008) ($R^2 = -0.86$ and -0.93 , p -values $= 5.07_{\text{E}-38}$ and $2.68_{\text{E}-26}$ between sand and CEC during site and seasonal studies respectively). In all arenosols, assimilable NO_3^- -N and NO_3^- -N: NH_4^+ -N ratio are among the highest of all sites (between 25:75 and 75:25). Such results could be related to co-occurring reasons: higher redox potential and/or lower Na availability, leading to higher nitrification but also possible NH_4^+ -N loss by volatilization, which is generally higher in coarse-textured soils (Havlin, 2005). Surface of these arenosols is generally covered by holorganic or hemiorganic horizons which could support such activities. These higher assimilable NO_3^- -N could also be due to higher proportions of NO_3^- -N form in seawater (Tovar et al., 2002), which has an influence on such sites (infrequent tide immersions). In addition, at Ouano 3, CEC, humidity and assimilable P and N (NO_3^- -N and NH_4^+ -N) are higher in May relative to other months, while NO_3^- -N: NH_4^+ -N ratio showed seasonal stability. An increase of humidity in May could explain the increase of mineralization processes for both N-forms (Havlin, 2005; Horneck et al., 2011). But, these processes also depend on the interaction with many other factors, as organic matter (Fardeau, 2015; Horneck et al., 2011), pH or redox potential (Havlin, 2005; Husson, 2013; Jones and Olson-Rutz, 2017). Further investigations are necessary because we report no seasonal variations of pH or redox potential.

Inside habitat hosting *Atriplex jubata* and/or *Salsola australis*, two special sites concern Mathieu islet and Ducos islet where CEC, and bioavailable K, Mg and Na are higher than in other arenosols. Mathieu islet soil has also higher assimilable P and N. Both sites have also probably high quantity of sodium precipitated as suggested by comparison between Na and CEC, although methodology overestimate it. Such properties may correspond to arenosols with characters of the «haplic solonetz» (Baize and Girard, 2008; IUSS Working Group WRB, 2006) that we can found at proximity

(Podwojewski and Beaudou, 1987, U14)(Supporting Figure S2, U14). In both sites, the sand color (brown) allows to suggest a possible influence of sandy alluvium deposits.

Special sites concern also West Bourake, East Bourake and North Bourake 2 where soils are constituted of approximately 50% of sand and higher proportions of fine material than in other sites hosting both species. Proximity of such site with saltpans (Podwojewski and Beaudou, 1987, U19 and personal observations)(Supporting Figure S2, U19), allows to suggest intermediate soil characteristics. This hypothesis is supported by report of higher CEC and bioavailable K, Mg and Na at West Bourake and East Bourake than in other sites of both species. However, at West Bourake and Ducos islet soils have low assimilable P and N relative to other sites, suggesting lower mineralization process. A sodic degradation could also explain this, but here Na shows low positive correlations with CEC, $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ and P.

Regarding the trace elements, no ecological niches are differentiated for *Atriplex jubata* and *Salsola australis* but bioavailable Ni at Mathieu islet is among the highest of all sites ($2.73 \pm 0.07_{\text{E-02}}$ cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹) as are bioavailable Fe and Mn at Ducos islet ($11.3 \pm 0.29_{\text{E-02}}$ cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹ for Fe, $15.7 \pm 0.33_{\text{E-02}}$ cmol⁽⁺⁾ kg⁻¹ for Mn). As for macronutrients (K, Mg, Na, P and N) the sand type (alluvium deposit) could be related to these relative highest bioavailabilities.

Regarding the other physico-chemical properties, all sites hosting both species have moderately reducing to oxidizing conditions (when not flooded), neutral to basic pH and EC ranging from no salty EC ≤ 0.75 dS m⁻¹ (25°C) to slightly salty EC ≥ 0.75 to 2 dS m⁻¹ (25°C)(Baize and Girard, 2008; IUSS Working Group WRB, 2006). Humidity and EC of these soils are among the lowest of all sites. High drainage related to sandy soil could explain this. Besides, at Ouano 3, EC is slightly higher in May, July and January than in October. This could be explained by tide immersion shortly before sampling of May, July and January.

*4.3. Spatio-temporal variability in soils hosting *Enchytraea tomentosa**

Enchytraea tomentosa has a whole ecological niche among all our sets of edaphic variables. Indeed, this species is found on the edge of saltpans hosting *Suaeda maritima* and *Sarcocornia quinqueflora* (Ouano 1, Port Ouenghi 1, Fanko 1, FAO 1) but also in association with *Atriplex jubata* and *Salsola australis* on some sandy soils (Pindai, Moindou). All sites hosting *Enchytraea tomentosa* have moderately reducing to oxidizing condition (when not flooded) and EC ranging from no salty EC ≤ 0.75 dS m⁻¹ (25°C) to moderately salty EC ≥ 2 to 4 dS m⁻¹ (25°C)(Baize and Girard, 2008; IUSS Working Group WRB, 2006). Apart at Port Ouenghi and Franko 1 (slightly acids) all soils exhibit neutral to basic pH. At Franko 1, FAO 1, Port Ouenghi 1 and Ouano 1, soils have higher proportion of sand than that of the nearby saltpans (Franko 2, FAO 2, FAO 3, Port Ouenghi 2 and Ouano 2) and higher proportions of fine materials than that of arenosols. They exhibit also intermediate salinity and humidity between arenosols and saltpans. The higher foreshore position of these sites compared to saltpans can lead to lesser frequent immersions by tide. In addition, higher sand proportion can lead

to higher drainage and both factors could explain low salinities. Even so, at Ouano 1, seasonal study shows phenomenon of salinization in dry season (October to January), with observation of maximum salinities in January (before the beginning of the rainy season). As for saltpans, this could be explained by evaporation and capillary rise of saline water table during dry season.

At Franko 1, FAO 1 and Port Ouenghi, soils have bioavailable Mg, Na, and K lower than nearby saltpans and higher than arenosols. They have also same CEC than nearby saltpans. So, these two observations suggest a higher fixation capacity in these sites. In addition, CEC is among the highest of all sites and pH among the lowest. Further investigations are necessary because we report no correlation between bioavailable nutrients and pH measurement in these sites. Besides, NO_3^- -N: NH_4^+ -N ratios are higher at Franko 1, FAO 1, Port Ouenghi 1 and Ouano 1 than in nearby saltpans (from $\leq 25:75$ to $50:50$) i.e., due to higher assimilable NO_3^- -N. So it's likely that nitrification processes in soils of *Enchytraea tomentosa* is higher than in saltpans, possibly due to lower electrical conductivity, as suggested by strong and negative relationship between NO_3^- -N and electrical conductivity during site ($R^2 = -0.66$, p-values = 1.89_{E-16}) and seasonal studies ($R^2 = -0.87$, p-values = 2.51_{E-19}).

Interestingly, three species with three distinct habitats (*Suaeda maritima*, *Enchytraea tomentosa*, *Atriplex jubata*) intersect in Moindou (beach), where arenosol has among the lowest assimilable P and N, humidity, EC, CEC and bioavailable K, Mg and Na. This suggest than *Suaeda maritima* is not subservient to saltpans and has a whole ecological niche among all the sets of edaphic variables studied, as *Enchytraea tomentosa*.

Conclusion

This work highlights spatio-temporal variability and interrelationships of physico-chemical parameters in natural soils of five halophyte plants from New Caledonia: *Sarcocornia quinqueflora*, *Suaeda maritima*, *Atriplex jubata*, *Salsola australis* and *Enchytraea tomentosa*. This provides a basis to define the ecological niche of species for sets of major physico-chemical drivers in soils. In our knowledges, there is locally no such indicators adapted to studied soils and species. *Sarcocornia quinqueflora* grows on saltpan soils which have important fine fraction, high EC, high water retention capacity, $\text{CEC} \geq 15 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$, very low NO_3^- -N: NH_4^+ -N ratios ($\leq 25:75$) and $\sim 30-75$ ppm assimilable P contents. *Suaeda maritima* has mostly the same ecological niche but it can also be found on the typical arenosols hosting *Atriplex jubata* and *Salsola australis*. Both later species grow mostly on arenosols which have important coarse fraction, low EC, dryness conditions, high NO_3^- -N: NH_4^+ -N ratios ($\geq 50:50$) and ~ 15 ppm assimilable P contents. Both species tolerate also intermediate soil characteristic between arenosols and saltpans as well as «brown arenosols». *Enchytraea tomentosa* grows in the surrounding of saltpans which have important fine fraction, moderate EC, moderate water retention capacity, $\text{CEC} \geq 15 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$, low NO_3^- -N: NH_4^+ -N ratios ($25:75 - 50:50$) $\sim 15-60$ ppm assimilable P contents. It can also be found on typical arenosols hosting *Salsola australis* and

Atriplex jubata. Such results could be used for future field tests of biosaline agriculture. Such perspective could allow the valuation of unusual lands compared to conventional freshwater cultures.

References

- Baize, D., and Girard, M.-C., 2008. *Référentiel pédologique* (Quae.). Paris: Association française pour l'étude du sol.
- Barbaste, M., Caria, G., Ciesielski, H., N., P., and Trolard, F., 2008. Prélèvement, préservation et prétraitement des échantillons. *Les cahiers des techniques de l'INRA*, **63**.
- Bigorre, F., Tessier, D., and Pédro, G., 2000. Contribution des argiles et des matières organiques à la rétention de l'eau dans les sols. Signification et rôle fondamental de la capacité d'échange en cations. *Comptes Rendus de l'Academie de Sciences - Serie IIa: Sciences de la Terre et des Planètes*. DOI: 10.1016/S1251-8050(00)00136-1
- Bourgeois, C., Alfaro, A. C., Leopold, A., Andréoli, R., Bisson, E., Desnues, A., Duprey, J. L., et al., 2019. Sedimentary and elemental dynamics as a function of the elevation profile in a semi-arid mangrove toposequence. *Catena*. DOI: 10.1016/j.catena.2018.10.025
- Brown, J. J., Glenn, E. P., Fitzsimmons, K. M., and Smith, S. E., 1999. Halophytes for the treatment of saline aquaculture effluent. *Aquaculture*, **175**(3–4), 255–268. DOI: 10.1016/S0044-8486(99)00084-8
- Chadwick, O. A., and Chorover, J., 2001. The chemistry of pedogenic thresholds. *Geoderma*, **100**(3–4), 321–353. DOI: 10.1016/S0016-7061(01)00027-1
- CPCS, 1967. *Classification des sols*. Commission de Pédologie et de Cartographie des sols. Retrieved from https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/divers16-03/12186.pdf
- Dabin, B., 1967. (3^e partie) – 3. Analyse du phosphore assimilable dans les sols tropicaux. *Application des dosages automatiques à l'analyse des sols*. Cah. ORSTOM Ser. Pédol.
- Duarte, B., Sleimi, N., and Cagador, I., 2014. Biophysical and biochemical constraints imposed by salt stress: Learning from halophytes. *Frontiers in Plant Science*, **5**, 746–752. DOI: 10.3389/fpls.2014.00746
- Duke, N. C., Ball, M. C., and Ellison, J. C., 1998. Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **7**(1), 22–47. DOI: 10.2307/2997695
- Duke, N., Mackenzie, J., and Wood, A., 2010. *Tidal Wetland Flora of New Caledonia*. Unique project N°16059. Nouméa.
- Ezlit, Y., Smith, R., and Raine, S., 2010. A Review of Salinity and Sodicity in Irrigation. *Irrigation Matters*, Cooperative Research Centre for Irrigation Futures, **1**(10). Retrieved from <https://www.irrigationaustralia.com.au/documents/item/276>
- Fardeau, J.-C., 2015. Des indicateurs de la fertilité des sols. *Étude et Gestion des Sols*, **22**, 77–100. Retrieved from http://www.afes.fr/wp-content/uploads/2017/09/EGS_22_1_2206_77_100_Fardeau.pdf
- Flowers, T. J., and Colmer, T. D., 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist*, **179**(4), 945–963. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2008.02531.x
- Friendly, M., and Fox, J., 2015. Package *candisc*.
- García, C., Hernández, T., and Costa, F., 1990. The influence of composting and maturation processes on the heavy-metal extractability from some organic wastes. *Biological Wastes*, **31**(4), 291–301. DOI: [https://doi.org/10.1016/0269-7483\(90\)90086-8](https://doi.org/10.1016/0269-7483(90)90086-8)
- Glenn, E. P., Brown, J. J., and Blumwald, E., 1999. Salt tolerance and crop potential of halophytes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **18**(2), 227–255. DOI: 10.1016/S0735-2689(99)00388-3
- Grattan, S. R., and Grieve, C. M., 1992. Mineral element acquisition and growth response of plants grown in saline environments. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **38**(4), 275–300. DOI: [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(92\)90151-Z](https://doi.org/10.1016/0167-8809(92)90151-Z)
- Havlin, J. L., 2005. Fertility. *Encyclopedia of Soils in the Environment*. DOI: 10.1016/B0-12-348530-4/00228-9
- Hessini, K., Hamed, K. Ben, Gandour, M., Mejri, M., Abdelly, C., and Cruz, C., 2013. Ammonium nutrition in the halophyte *Spartina alterniflora* under salt stress: Evidence for a priming effect of ammonium? *Plant and Soil*, **370**(1–2), 163–173. DOI: 10.1007/s11104-013-1616-1

- Hooda, P. S., and Alloway, B. J., 1994. The plant availability and DTPA extractability of trace metals in sludge-amended soils. *Science of The Total Environment*, **149**(1), 39–51. DOI: [https://doi.org/10.1016/0048-9697\(94\)90003-5](https://doi.org/10.1016/0048-9697(94)90003-5)
- Horneck, D., Sullivan, D., Owen Jr, J., and Hart, J., 2011. *Soil Test Interpretation Guide*. Oregon State University.
- Houba, V. J. G., Lexmond, T. M., Novozamsky, I., and Van Der Lee, J. J., 1996. State of the art and future developments in soil analysis for bioavailability assessment. *Science of the Total Environment*, **178**(1–3), 21–28. DOI: [10.1016/0048-9697\(95\)04793-X](https://doi.org/10.1016/0048-9697(95)04793-X)
- Houba, V. J. G., Novozamsky, I., Lexmond, T. M., and Jvnn Der, L., 1990. Applicability Of 0.01 M CaCl₂ As a Single Extraction Solution for the Assessment of the Nutrient Status of Soils and Other Diagnostic Purposes. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **21**(19–20), 2281–2290. DOI: [10.1080/00103629009368380](https://doi.org/10.1080/00103629009368380)
- Husson, O., 2013. Redox potential (Eh) and pH as drivers of soil/plant/microorganism systems: A transdisciplinary overview pointing to integrative opportunities for agronomy. *Plant and Soil*, **362**(1–2), 389–417. DOI: [10.1007/s11104-012-1429-7](https://doi.org/10.1007/s11104-012-1429-7)
- IUSS Working Group WRB, 2006. *World reference base for soil resources 2006: a framework for international classification, correlation and communication*. *World Soil Resources Reports*, 103. Rome. DOI: ISSN 0532-0488
- Jones, C., and Olson-Rutz, K., 2017. *Plant Nutrition and Soil Fertility*. Montana State University.
- Kachurina, O. M., Zhang, H., Raun, W. R., and Krenzer, E. G., 2000. Simultaneous determination of soil aluminum, ammonium- and nitrate-nitrogen using 1 M potassium chloride extraction. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **31**(7–8), 893–903. Taylor & Francis. DOI: [10.1080/00103620009370485](https://doi.org/10.1080/00103620009370485)
- Koyro, H. W., Khan, M. A., and Lieth, H., 2011. Halophytic crops: A resource for the future to reduce the water crisis? *Emirates Journal of Food and Agriculture*, **23**(1), 1–16. DOI: [10.9755/ejfa.v23i1.5308](https://doi.org/10.9755/ejfa.v23i1.5308)
- Ksouri, R., Ksouri, W. M., Jallali, I., Debez, A., Magné, C., Hiroko, I., and Abdelly, C., 2012. Medicinal halophytes: Potent source of health promoting biomolecules with medical, nutraceutical and food applications. *Critical Reviews in Biotechnology*, **32**(4), 289–326. DOI: [10.3109/07388551.2011.630647](https://doi.org/10.3109/07388551.2011.630647)
- Leopold, A., Marchand, C., Deborde, J., Chaduteau, C., and Allenbach, M., 2013. Influence of mangrove zonation on CO₂ fluxes at the sediment-air interface (New Caledonia). *Geoderma*. DOI: [10.1016/j.geoderma.2013.03.008](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.03.008)
- Lindsay, W. L., and Norvell, W. A., 1978. Development of a DTPA Soil Test for Zinc, Iron, Manganese, and Copper. *Soil Science Society of America Journal*, **42**(3), 421–428. DOI: [10.2136/sssaj1978.03615995004200030009x](https://doi.org/10.2136/sssaj1978.03615995004200030009x)
- Lodhi, A., Arshad, M., Azam, F., and Sajjad, M. H., 2009. Changes in mineral and mineralizable N of soil incubated at varying salinity, moisture and temperature regimes. *Pakistan Journal of Botany*, **41**(2), 967–980.
- Marchand, C., Allenbach, M., and Lallier-Vergès, E., 2011a. Relationships between heavy metals distribution and organic matter cycling in mangrove sediments (Conception Bay, New Caledonia). *Geoderma*, **160**(3–4), 444–456. DOI: [10.1016/j.geoderma.2010.10.015](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.10.015)
- Marchand, C., Fernandez, J. M., Moreton, B., Landi, L., Lallier-Vergès, E., and Baltzer, F., 2012. The partitioning of transitional metals (Fe, Mn, Ni, Cr) in mangrove sediments downstream of a ferralitized ultramafic watershed (New Caledonia). *Chemical Geology*, **300–301**, 70–80. DOI: [10.1016/j.chemgeo.2012.01.018](https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2012.01.018)
- Marchand, C., Lallier-Vergès, E., and Allenbach, M., 2011b. Redox conditions and heavy metals distribution in mangrove forests receiving effluents from shrimp farms (Teremba Bay, New Caledonia). *Journal of Soils and Sediments*, **11**, 529–541. DOI: [10.1007/s11368-010-0330-3](https://doi.org/10.1007/s11368-010-0330-3)
- Météo France Nouvelle-Calédonie, (n.d.). Retrieved November 12, 2020, from <http://www.meteo.nc>
- Mie, G., 1908. Beiträge zur Optik trüber Medien, speziell kolloidaler Metallösungen. *Annalen der Physik*, **330**(3), 377–445. John Wiley & Sons, Ltd. DOI: [10.1002/andp.19083300302](https://doi.org/10.1002/andp.19083300302)
- Munzinger, J., Morat, P., Jaffré, T., Gâteblé, G., Pillon, Y., Rouhan, G., Bruy, D., et al., 2020. FLORICAL: Checklist of the vascular indigenous flora of New Caledonia. Retrieved from <http://publish.plantnet-project.org/project/florical>
- Murphy, J., and Riley, J. P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*, **27**, 31–36. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0003-2670\(00\)88444-5](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(00)88444-5)
- Nikalje, G. C., Srivastava, A. K., Pandey, G. K., and Suprasanna, P., 2018. Halophytes in biosaline agriculture: Mechanism, utilization, and value addition. *Land Degradation and Development*, **29**(4), 1081–1095. DOI: [10.1002/ldr.2819](https://doi.org/10.1002/ldr.2819)
- Nobile, C. M., Bravin, M. N., Tillard, E., Becquer, T., and Paillat, J.-M., 2018. Phosphorus sorption capacity and availability

- along a toposequence of agricultural soils: effects of soil type and a decade of fertilizer applications. *Soil Use and Management*, **34**(4), 461–471. DOI: <https://doi.org/10.1111/sum.12457>
- Norvell, W. A., 1984. Comparison of Chelating Agents as Extractants for Metals in Diverse Soil Materials. *Soil Science Society of America Journal*, **48**(6), 1285–1292. John Wiley & Sons, Ltd. DOI: <https://doi.org/10.2136/sssaj1984.03615995004800060017x>
- O'Connor, G. A., 1988. Use and Misuse of the DTPA Soil Test. *Journal of Environmental Quality*, **17**(4), 715–718. DOI: [10.2134/jeq1988.00472425001700040033x](https://doi.org/10.2134/jeq1988.00472425001700040033x)
- Pansu, M., and Gautheyrou, J., 2006. *Handbook of Soil Analysis*. Springer-Verlag Berlin and Heidelberg GmbH & Co. K. DOI: [10.1007/978-3-540-31211-6](https://doi.org/10.1007/978-3-540-31211-6)
- Panta, S., Flowers, T., Lane, P., Doyle, R., Haros, G., and Shabala, S., 2014. Halophyte agriculture: Success stories. *Environmental and Experimental Botany*, **107**, 71–83. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.05.006>
- Pasquali, C. E. L., Gallego-Picó, A., Hernando, P. F., Velasco, M., and Alegría, J. S. D., 2010. Two rapid and sensitive automated methods for the determination of nitrite and nitrate in soil samples. *Microchemical Journal*, **94**(1), 79–82. DOI: [10.1016/j.microc.2009.09.005](https://doi.org/10.1016/j.microc.2009.09.005)
- Pathak, H., and Rao, D. L. N., 1998. Carbon and nitrogen mineralization from added organic matter in saline and alkali soils. *Soil Biology and Biochemistry*, **30**(6), 695–702. DOI: [10.1016/S0038-0717\(97\)00208-3](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00208-3)
- Pearson, K., 1895. Note on Regression and Inheritance in the Case of Two Parents. *Proceedings of the Royal Society of London Series I*, **58**, 240–242.
- Petropoulos, S. A., Karkanis, A., Martins, N., and Ferreira, I. C. F. R., 2018. Edible halophytes of the Mediterranean basin: Potential candidates for novel food products. *Trends in Food Science and Technology*, **74**, 69–84. DOI: [10.1016/j.tifs.2018.02.006](https://doi.org/10.1016/j.tifs.2018.02.006)
- Podwojewski, P., and Beaudou, A. G., 1987. *Carte morpho-pédologique de la Nouvelle-Calédonie au 1 : 200000 : 1) avant-propos et présentation générale, 2) légende de la carte, 3) possibilités d'utilisation du milieu* (ORSTOM.). Retrieved from <http://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:24663>
- Pourbaix, M. J. N., 1947. *Thermodynamique des solutions aqueuses diluées : représentation graphique du rôle du pH et du potentiel*. PhD Thesis. Technische Hoogeschool. Retrieved from <http://resolver.tudelft.nl/uuid:f9d12d09-ee82-4f03-8c03-7871a58eae8b>
- R Core Team., 2004. *R: a Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <http://www.r-project.org/>
- Rieuwerts, J. S., 2007. The mobility and bioavailability of trace metals in tropical soils: A review. *Chemical Speciation and Bioavailability*, **19**(2), 75–85. DOI: [10.3184/095422907X211918](https://doi.org/10.3184/095422907X211918)
- Rozema, J., and Flowers, T., 2008. Ecology: Crops for a salinized world. *Science*, **322**(5907), 1478–1480. DOI: [10.1126/science.1168572](https://doi.org/10.1126/science.1168572)
- Saha, U. K., Sonon, L., and Biswas, B. K., 2018. A Comparison of Diffusion-Conductimetric and Distillation-Titration Methods in Analyzing Ammonium- and Nitrate-Nitrogen in the KCl-Extracts of Georgia Soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **49**(1), 63–75. DOI: [10.1080/00103624.2017.1421647](https://doi.org/10.1080/00103624.2017.1421647)
- Saidi, D., Bissonnais, Y. Le, Duval, O., and Tessier, Y. D. D., 2008. Estimation et signification de la capacité d'échange cationique des sols salés du Cheliff (Algérie). *Etude et Gestion des Sols*, **15**(4), 241–253.
- Sharma, R., Wungrampha, S., Singh, V., Pareek, A., and Sharma, M. K., 2016. Halophytes as bioenergy crops. *Frontiers in Plant Science*, **7**(1372). DOI: [10.3389/fpls.2016.01372](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01372)
- Shpigel, M., Ben-Ezra, D., Shauli, L., Sagi, M., Ventura, Y., Samocha, T., and Lee, J. J., 2013. Constructed wetland with Salicornia as a biofilter for mariculture effluents. *Aquaculture*, **412–413**, 52–63. DOI: [10.1016/j.aquaculture.2013.06.038](https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.06.038)
- Tovar, A., Moreno, C., Mánuel-Vez, M. P., and García-Vargas, M., 2002. A simple automated method for the speciation of dissolved inorganic nitrogen in seawater. *Analytica Chimica Acta*, **469**(2), 235–242. DOI: [10.1016/S0003-2670\(02\)00752-3](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(02)00752-3)
- Ventura, Y., Eshel, A., Pasternak, D., and Sagi, M., 2015. The development of halophyte-based agriculture: Past and present. *Annals of Botany*, **115**(3), 529–540. DOI: [10.1093/aob/mcu173](https://doi.org/10.1093/aob/mcu173)

Yamaguchi, T., and Blumwald, E., 2005. Developing salt-tolerant crop plants: Challenges and opportunities. *Trends in Plant Science*, **10**(12), 615–620. DOI: 10.1016/j.tplants.2005.10.002

Partie 2

Variabilité spatio-temporelle de la composition en minéraux et en acides gras chez les halophytes *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Enchylaena tomentosa*, *Atriplex jubata* et *Salsola australis*.

Résumé: Cette partie explore le potentiel nutritionnel naturel des cinq espèces halophytes d'intérêt en termes de composition biochimique élémentaire et de profils en acides gras. Elle s'intéresse : aux teneurs élémentaires végétales en élément majeurs (Ca, K, Mg, Na) et oligo-éléments (Al, Fe, Mn, Ni) essentiels ; aux teneurs en 5 acides gras (FA) majoritaires (l'acide palmitique 16:0, l'acide stéarique 18:0, l'acide oléique 18:1n-9, l'acide linoléique 18:2n-6 et l'acide α -linolénique 18:3n-3) ; aux teneurs en acides gras totaux (TFA) sur un rapport de poids sec (DW) et de poids frais (WW), et enfin aux rapports nutritionnels des acides gras polyinsaturés sur les acides gras saturés (PUFA:SFA) et des oméga 6 sur les oméga 3 (n-6:n-3). Deux facteurs environnementaux indépendants, le « site » et le « mois » de l'année ont été considérés selon les mêmes modalités que celles de la précédente partie pour étudier la variabilité de ces profils. La discrimination de ces variables biologiques selon les sites et les mois de l'année a été réalisée. Ensuite, des relations ont été recherchées entre ces variables et les variables édaphiques du milieu, apportées par nos précédents résultats (Chapitre 2, partie 1). Les variables édaphiques les mieux associées à la variabilité biochimique de nos espèces, en termes de minéraux et d'acides gras, ont ainsi été définies.

Mots clés : halophytes, acides gras, composition élémentaire, écotypes.

1. Introduction

Les espèces *Sarcocornia quinqueflora*, *Suaeda maritima*, *Atriplex jubata*, *Salsola australis* and *Enchytraea tomentosa* sont de potentiels légumes fonctionnels (Al-Tohamy et al., 2018; Centofanti and Banuelos, 2015; Ksouri et al., 2012; Panta et al., 2014; Petropoulos et al., 2018; Song and Wang, 2015) ou fourrages (Norman et al., 2019; Panta et al., 2014; Revell et al., 2013). Dans cette partie nous avons donc choisi de nous intéresser à la qualité nutritionnelle naturelle de leurs parties comestibles (feuilles ou tiges charnues) et à sa variabilité. Les propriétés fonctionnelles des légumes sont notamment associées à leur qualité en éléments essentiels et en acide gras.

Chaque espèce possède des réponses biologiques (et donc qualitatives) face aux variations des paramètres environnementaux, physiques et biotiques de son milieu (Duke et al., 1998). La précédente partie nous a notamment permis d'apprécier les indices physico-chimiques du sol permettant de satisfaire les besoins de cinq espèces candidates à l'agriculture biosaline en Nouvelle-Calédonie. Localement, nous avons confirmé que leur distribution est largement dépendante de leur limite de tolérance à la salinité et à l'humidité du sol, comme déjà supposé par Duke et al., (2010). Les cinq espèces sont retrouvées dans des zones recevant moins de 1200 mm de pluie par an, ce qui les restreint à la côte Est de la grande terre. Elles occupent la zone intertidale supérieure des côtes et reçoivent ainsi les marées de manière infréquente (Duke et al., 2010). Nous avons montré que *Suaeda maritima* et *Sarcocornia quinqueflora* occupent le plus souvent le même habitat constitué des tannes (« saltpans »), où les salinités sont élevées à extrêmes tout au long de l'année et les risques d'inondation élevés, tandis qu'*Enchytraea tomentosa* est fréquemment retrouvée sous les arbres en bordure de tanne où les salinités peuvent être élevées selon la saison. *Atriplex jubata* et *Salsola australis* vivent, quant à elles, le plus fréquemment en association au niveau de la zone supérieure des plages sur des « arénosols » très faiblement salins à haut drainage. Dans un objectif de valorisation agro-alimentaire, il apparaît essentiel de pouvoir anticiper l'influence de telles variations environnementales sur les compositions quantitatives et qualitatives d'intérêt (Rozema and Flowers, 2008).

Le premier objectif de cette partie a été d'évaluer le potentiel nutritionnel naturel des cinq espèces d'intérêt, à travers un recouplement de leurs compositions naturelles moyennes en éléments essentiels et en acides gras avec les prises diététiques journalières DRI (« Adequate intakes » AI ou « Recommended Dietary Allowances » RDA) et/ou les prises maximales journalières (« Upper Level » UL) recommandées par la « National Academy of Medicine » (NAM, 2001, 2005a, 2005b). Le second objectif de cette partie a été de rechercher l'influence des facteurs environnementaux sur ces compositions fonctionnelles. Ceci a été réalisé par la recherche de relations avec nos précédents résultats sur les variations édaphiques du milieu (Chapitre 2, partie 1). Les facteurs de variabilité spatio-temporelle (« site » et « mois ») ont été considérés selon les mêmes modalités entre les 2 études.

2. Matériel et Méthode

2.1. Collecte des plantes et prétraitements

Les biomasses aériennes des cinq espèces ont été collectées sur différents sites situés sur la côte ouest de la Nouvelle-Calédonie. Des protocoles adaptés ont été suivis pour l'échantillonnage, le conditionnement et le transport des échantillons de plantes vers le laboratoire (AUREA agrosciences®). Un triplicata d'échantillonnage a été réalisé pour chaque étude (site, mois) et chaque espèce, constitué d'un individu par échantillon. Premièrement, l'échantillonnage des plantes sur plusieurs sites a été mené au cours du mois de mai 2018, en parallèle de l'échantillonnage de leur sol sous-jacent traité en partie I du présent chapitre. Les plantes étaient ainsi sous couvert de l'une des 24 conditions édaphiques décrites au moment de leur collecte. Ces conditions définissent en partie les trois niches écologiques des espèces (Chapitre 2, Partie 1, §2.1). Pour l'étude temporelle, les collectes de plantes et de leurs sols sous-jacents ont également été simultanées et réalisées en mai, juillet, octobre ou janvier au niveau des 3 locations de Ouano. Les plantes étaient donc sous couvert de l'une des conditions édaphiques saisonnière décrites au moment de leur collecte (Chapitre 2, Partie 1, §2.1).

Au laboratoire, l'ensemble de ces échantillons a été préparé selon les protocoles de prétraitement adéquat à chacune des analyses consécutives prévues (Kovács et al., 1996; Ryckebosch et al., 2011). Les échantillons frais ont été congelés à -20°C puis lyophilisés. L'analyse a porté seulement sur les parties comestibles de chaque échantillon correspondant aux feuilles pour *Suaeda maritima*, *Enchyalaena tomentosa*, *Atriplex jubata* et *Salsola australis* et aux tiges charnues pour *Sarcocornia quinqueflora*.

2.2. Détermination des profils en éléments essentiels

Les contenus élémentaires des tissus végétaux ont été déterminés par spectrométrie d'émission atomique par torche à plasma ICP-OES (730ES VARIAN®, 2010) après une extraction à l'acide nitrique HNO₃ à 69% additionné de fluorure d'ammonium NH₄F à 1% suivant un protocole adapté des recommandations de Kovács et al., (1996). La méthode a consisté à extraire 0.1 g de feuille/tige lyophilisée dans 1mL de HNO₃ 69%/NH₄F 1% sans agitation. Après incubation toute une nuit, les extraits ont été chauffés sous hotte (100°C, 120 min) puis additionnés de 0.5mL d'H₂O₂ une fois refroidis. Après une nouvelle incubation (23°C, 30 min), les extraits ont à nouveau été chauffés sous hotte (100°C, 120 min). Après leur refroidissement, 10 mL d'eau milliQ y ont été ajoutés. Les extraits ont ensuite été homogénéisés, centrifugés (3000 g, 5min) et stockés à 4°C jusqu'à leur dosage à l'ICP-OES sous 2 semaines. Les concentrations en éléments ont été obtenues après un traitement comparatif entre les spectres de sortie et des spectres de calibration obtenus grâce à des solutions standards de chaque élément.

2.3. Détermination des profils en acides gras

Les lipides ont été extraits selon la méthode modifiée de Folch et al. (1957) à partir de 50 mg de feuilles ou de tige charnue lyophilisées, par addition de 6 ml d'un mélange chloroforme:méthanol (2:1, v:v). Après agitation et centrifugation (15 min, T ° C ambiante, 3000 tr/min) de cet extrait, 1 ml de surnageant (fraction lipidique totale : neutres + polaires) a été ajoutée à 20 µL de standard interne C23:0 (0,115 µg µL⁻¹). La notation C:Xn-Y a été adoptée pour les acides gras, C étant le nombre de carbones, X le nombre de doubles liaisons et n-Y la position de la première double liaison du groupe méthyle terminal. Les lipides totaux ont ensuite été séchés sous vide sous N₂ (2h), puis directement transestérifiés avec 800 µl d'un mélange d'acide sulfurique:méthanol (3,4% v:v)(10 min, 100 ° C). Après refroidissement, les méthyl esters d'acides gras ont été extraits par ajout de 800 µl d'hexane. Cette fraction organique a été lavée trois fois avec 1,5 ml d'eau saturée d'hexane. Elle a ensuite été récupérée puis analysée par chromatographie en phase gazeuse (CP8400, VARIAN®) équipé d'un détecteur à ionisation de flamme (GC-FID CP-3800, VARIAN®). Deux colonnes capillaires, une polaire et une non polaire, programmées à 220 ° C ont été utilisées afin de contrôler en sortie la présence des composés co-élusés (Le Grand, 2010). L'hydrogène a été utilisé comme gaz vecteur. Les intégrations de pics et les calculs ont été réalisés avec le logiciel Galaxie 1.9.3.2 (VARIAN®). Les méthyl esters d'acide gras ont été identifiés par comparaison de leur temps de rétention avec ceux de standards de calibration et ont été quantifiés par comparaison de leurs aires de pic à l'aire de pic de l'étalon interne C23:0. Les prises d'essai ont ensuite été rapportées au calcul afin de déterminer les quantités d'acides gras. L'indice de double liaison des acides gras (DBI) a été calculé selon l'équation suivante (7) (Sui et al., 2010; Yepes et al., 2018).

$$\text{Double bond index DBI} = 1 \times (\%) \text{ oleic acid} + 2 \times (\%) \text{ linoleic acid} + 3 \times (\%) \alpha \text{ linolenic acid} \quad (7)$$

2.4. Analyses statistiques

La discrimination des variables biologiques selon les sites et les mois de l'année a été réalisée à travers une analyse de variance multivariée (MANOVA) à un facteur, suivie d'une analyse canonique discriminante (DCA). Des relations ont ensuite été recherchées entre les variations biologiques et les variations édaphiques obtenues grâce à nos précédents résultats (Chapitre 2, partie 1), à travers une analyse de corrélation de Pearson (au seuil de p-value < 0.05). Les variables édaphiques les mieux associées à la variabilité biochimique de nos espèces, en termes de minéraux et d'acides gras, ont ainsi été définies.

3. Résultats

3.1. Moyennes générales des teneurs élémentaires et profils acides gras

La Table 5 affiche les valeurs moyennes des teneurs fraîches (mg g_{WW}⁻¹) des cinq espèces en élément majeurs Ca, K, Mg, Na, P, S et oligo-éléments Al, Fe, Mn, Ni, Zn, Mo, tous suivis confondus.

Table 5. Moyennes générales des teneurs élémentaires (mg gww^{-1}) dans les feuilles/tiges chaque espèce, tous suivis confondus

	Ca	K	Mg	Na	P	S	Al (E+02)	Fe (E+02)	Mn (E+02)	Cu (E+04)	Mo (E+04)	Zn (E+02)	Ni (E+02)
<i>S. maritima</i>	2.70±1.83	7.79±4.13	2.26±0.78	4.92±1.06	0.44±0.28	1.53±0.47	0.53±0.88	1.21±2.05	0.40±0.45	1.35±1.04	0.35±0.19	0.79±0.46	0.35±0.72
<i>S. quinqueflora</i>	2.28±1.11	7.64±4.14	1.70±0.50	4.83±0.91	0.45±0.29	1.38±0.65	0.33±0.35	0.50±0.63	0.34±0.29	1.20±0.87	0.29±0.15	0.59±0.34	0.20±0.35
<i>E. tomentosa</i>	1.98±1.57	5.54±2.44	1.17±0.53	4.01±1.24	0.24±0.10	0.67±0.28	0.13±0.16	0.17±0.28	0.21±0.13	1.03±0.79	2.47±7.14	0.36±0.26	0.03±0.04
<i>A. jubata</i>	3.35±2.12	7.06±3.97	1.91±1.77	5.49±2.26	0.41±0.22	1.32±0.93	0.35±0.64	0.54±1.02	0.38±0.37	2.19±3.37	0.34±0.30	0.72±0.29	0.17±0.32
<i>S. australis</i>	3.34±2.06	7.42±3.92	1.65±1.39	4.98±2.39	0.38±0.24	1.02±0.70	0.48±0.91	0.55±1.07	0.25±0.20	1.11±1.81	0.37±0.36	0.66±0.41	0.09±0.13

Table 6. Moyennes générales des teneurs en acides gras majeurs et totaux (mg gww^{-1}) et des rapports PUFA :SFA et n-6:n-3 dans les feuilles/tiges de chaque espèce, tous suivis confondus

	16:0 (E+01)	18:0 (E+01)	18:1n-9 (E+01)	18:2n-6 (E+01)	18:3n-3	TFA	n-6:n-3	PUFA:SFA
<i>S. maritima</i>	5.83±1.45	1.60±0.53	2.06±1.18	5.30±1.71	0.77±0.34	2.57±0.70	0.79±0.34	1.51±0.41
<i>S. quinqueflora</i>	3.30±0.96	0.49±0.25	1.35±0.69	2.09±0.84	0.20±0.11	1.15±0.34	1.30±0.61	0.92±0.40
<i>E. tomentosa</i>	3.28±0.78	0.64±0.12	2.23±0.76	2.64±0.63	0.52±0.18	1.63±0.38	0.54±0.12	1.63±0.44
<i>A. jubata</i>	5.68±1.66	0.66±0.22	1.30±0.54	5.37±2.25	0.87±0.56	2.62±1.04	0.77±0.29	1.90±0.82
<i>S. australis</i>	5.39±1.89	0.88±0.26	3.63±3.14	7.32±2.72	1.09±0.72	3.19±1.14	0.97±0.77	2.37±0.52

La Table 6 affiche les moyennes des teneurs fraîches (mg gww^{-1}) des cinq espèces en acide palmitique (16:0), acide stéarique (18:0), acide oléique (18:1n-9), acide linoléique (18:2n-6) et acide α -linolénique (18:3n-3), acides gras totaux, rapport des acides gras polyinsaturés sur les acides gras saturés (PUFA:SFA) et rapport des omégas 6 sur les omégas 3 (n-6:n-3), tous suivis confondus.

3.2. Variabilité inter-site des teneurs élémentaires et profils en acides gras

Table 7. One-way MANOVA with the « site*espèce » factor on three groups of edaphic variables

One-way MANOVA: Pillai test statistic					
	df	Pillai	$\sim F$	[df1, df2]	p-value
Éléments majeurs Ca, Mg, P, K, Na, S					
site*espèce	36	4.9852	10.5	[216, 462]	< 2.2e-16
Résidus	77				
Oligo-éléments Al, Fe, Mn, Ni					
site*espèce	36	3.2532	9.3	[144, 308]	< 2.2e-16
Résidus	77				
Profils en acides gras					
site*espèce	36	5.9485	6.0	[288, 600]	< 2.2e-16
Résidus	75				

df1 is the numerator degrees of freedom, df2 is the denominator degrees of freedom, Pillai is the value of the statistic, $\sim F$ is the approximate value of the F statistic, and p-value is the probability

La Table 8 affiche la variabilité entre les sites des teneurs (mg gDW^{-1}) en élément majeurs Ca, K, Mg, Na, P, S, et en oligo-éléments Al, Fe, Mn, Ni des cinq espèces. La Table 9 affiche la variabilité entre les sites de leurs profils en acides gras. L'analyse MANOVA à un facteur montre que le facteur « site*espèce » est statistiquement significatif (valeur $p < 2,2\text{e-}16$) pour trois ensembles de ces variables (Table 7). Les analyses DCA permettent de discriminer certains sites les uns des autres en fonction de certains de ensembles de variables (Figures 16-18).

Table 8. Teneurs élémentaires (mg g^{-1}) des tissus comestibles des espèces selon les sites : élément majeurs (Ca, Mg, P, K, Na, S), et en oligo-éléments (Al, Fe, Mn, Ni)

	Ca	K	Mg	Na	P	S	Al (E+02)	Fe (E+02)	Mn (E+02)	Ni (E+02)
Dumbéa	4.47±0.99	13.11±2.39	8.22±1.02	15.11±1.49	0.46±0.11	5.10±0.40	1.67±0.69	16.93±4.70	3.91±0.33	6.61±0.45
FAO 2	4.76±0.71	14.50±3.57	9.10±0.42	15.49±0.69	0.74±0.04	6.13±0.67	0.91±0.21	4.67±0.36	0.89±0.19	1.73±0.33
FAO 3	5.37±0.98	18.43±4.74	4.17±0.76	12.76±1.79	1.01±0.02	3.47±0.71	0.46±0.02	1.27±0.11	0.46±0.09	0.44±0.05
Moindou	3.83±0.30	11.62±2.32	5.71±0.33	9.30±0.88	1.17±0.09	5.36±0.94	N.D	0.09±0.02	0.37±0.05	0.22±0.02
Bourake Nord 1	3.49±0.27	12.66±1.87	6.09±0.68	15.54±1.33	0.44±0.04	3.05±0.30	8.84±1.83	10.26±2.37	3.24±0.70	1.31±0.32
Ouano 2	13.46±0.68	28.71±2.79	8.48±0.31	15.00±1.08	1.84±0.37	4.40±0.81	N.D	0.23±0.05	0.47±0.08	0.03±0.01
Port Ouenghi 2	5.36±0.77	18.19±5.16	3.93±0.34	9.10±1.29	1.24±0.29	2.75±0.84	0.95±0.19	1.32±0.23	0.82±0.11	0.11±0.03
St Vincent	7.06±0.09	45.00±4.75	4.11±0.65	15.02±0.59	2.97±0.07	3.38±0.13	0.89±0.13	0.54±0.13	0.74±0.18	0.01±0.00
Tontouta	4.79±1.09	17.97±4.28	7.91±2.33	14.99±2.00	0.96±0.06	5.05±1.28	3.78±0.23	5.28±0.70	1.37±0.26	0.96±0.12
Dumbéa	6.42±2.74	20.08±4.27	8.83±2.39	15.77±0.76	1.43±0.21	5.36±1.59	1.38±0.25	3.07±0.71	0.81±0.16	0.87±0.04
Franko 2	9.15±1.85	20.06±5.78	4.23±0.35	15.69±0.85	1.25±0.11	4.14±0.72	0.36±0.11	0.36±0.04	0.37±0.05	0.04±0.00
FAO 2	3.33±0.80	3.68±1.33	3.24±0.31	15.71±1.98	3.36±0.52	9.09±0.24	0.40±0.09	0.35±0.06	3.28±0.46	3.32±0.34
FAO 3	4.45±0.89	17.15±0.70	7.69±1.59	13.80±0.55	0.63±0.04	5.42±0.93	0.80±0.05	6.09±0.74	1.26±0.29	2.16±0.20
Bourake Nord 1	4.97±0.76	21.70±3.15	4.70±0.89	15.43±0.31	1.07±0.03	2.33±0.55	0.47±0.10	0.76±0.13	0.56±0.12	0.12±0.01
Ouano 2	7.98±1.24	30.11±0.33	4.38±0.65	14.93±0.26	0.86±0.13	3.37±0.68	0.86±0.07	0.92±0.05	0.77±0.21	0.13±0.02
Port Ouenghi 2	4.42±0.42	19.53±3.49	5.37±0.10	13.74±0.32	1.12±0.07	3.28±0.61	3.90±0.20	3.36±0.85	1.95±0.19	0.23±0.03
St Vincent	8.02±1.61	27.37±4.40	4.98±1.14	14.75±1.48	1.51±0.11	2.68±0.66	0.26±0.05	0.17±0.04	0.76±0.09	0.02±0.00
Tontouta	11.88±2.13	34.01±1.59	4.73±0.60	15.93±1.64	1.36±0.16	3.53±0.22	2.31±0.36	2.83±0.43	1.25±0.19	0.49±0.06
Franko 1	11.78±0.21	25.60±3.52	6.14±1.68	16.41±2.04	0.76±0.12	4.25±0.51	1.41±0.27	2.72±0.39	1.35±0.12	0.39±0.04
FAO 1	2.97±0.43	13.04±2.92	3.85±0.37	15.36±0.99	0.59±0.16	2.89±0.40	1.85±0.15	2.59±0.52	0.72±0.08	0.32±0.05
Moindou	5.54±1.00	22.34±4.37	6.07±1.61	15.10±1.03	1.33±0.11	3.96±0.59	N.D	0.07±0.01	0.31±0.06	0.03±0.01
Ouano 1	7.70±0.79	23.70±0.60	5.09±0.43	13.83±0.58	1.16±0.38	2.38±0.56	N.D	0.14±0.03	1.06±0.23	0.03±0.01
Pindai	4.62±0.40	10.18±1.18	2.04±0.46	16.43±0.80	0.77±0.06	1.11±0.09	0.20±0.03	0.34±0.07	0.48±0.03	0.04±0.00
Port Ouenghi 1	2.07±0.16	14.92±1.97	4.38±0.59	8.52±0.51	0.83±0.15	2.80±0.21	0.28±0.08	0.19±0.02	0.10±0.02	0.06±0.01
Bourake Est 1	4.74±1.99	16.19±6.94	3.02±1.27	14.83±1.85	1.30±0.34	1.84±0.84	N.D	0.30±0.14	2.28±1.66	1.73±1.91
Moindou	11.04±0.65	18.50±4.96	3.87±0.13	17.33±0.57	1.28±0.09	4.26±0.20	N.D	0.07±0.00	0.18±0.01	0.04±0.00
Îlot Mathieu	13.60±0.45	51.69±1.28	23.04±1.93	38.51±3.76	3.44±0.30	10.04±1.23	6.01±0.87	9.48±2.15	2.27±0.30	1.36±0.12
Ouano 3	18.85±4.31	33.36±5.04	4.26±0.41	16.61±1.38	1.43±0.41	3.48±0.16	N.D	0.19±0.05	0.70±0.05	0.04±0.00
Pindai	6.82±1.34	14.52±1.81	7.56±1.79	14.84±1.92	0.59±0.10	3.77±0.47	5.40±0.74	8.66±0.80	3.44±0.42	1.07±0.20
Bourake Ouest	6.46±0.49	12.01±3.15	3.63±0.42	15.50±0.30	1.38±0.12	4.16±0.32	N.D	0.42±0.09	0.52±0.03	0.05±0.00
Îlot Ducos	7.85±0.38	23.17±3.62	4.57±1.16	15.74±1.29	1.08±0.07	3.71±0.81	0.40±0.11	0.37±0.01	0.55±0.10	0.06±0.00
Îlot Longue	3.48±0.84	14.73±1.70	3.37±0.76	14.22±0.35	0.91±0.17	3.65±0.70	0.36±0.08	0.41±0.10	0.35±0.05	0.05±0.01
Îlot Mathieu	13.26±1.09	51.89±1.46	22.29±1.33	39.41±3.68	3.54±0.26	9.72±0.93	6.34±1.78	9.76±1.46	2.47±0.47	1.24±0.12
Bourake Nord 2	4.55±1.33	14.22±0.45	7.11±0.58	14.35±0.60	1.04±0.09	3.12±0.40	8.72±3.32	8.65±1.42	1.63±0.51	0.76±0.04
Ouano 3	19.52±5.49	30.69±9.80	2.20±0.35	11.26±0.67	1.16±0.06	1.49±0.44	N.D	0.09±0.01	0.50±0.02	0.02±0.00
Îlot Puen	5.70±0.57	15.49±0.90	3.41±0.35	13.95±0.88	0.75±0.18	2.56±0.19	0.24±0.02	0.22±0.05	1.16±0.10	0.87±0.10
Uitoe	5.27±1.20	25.86±5.59	8.09±0.71	15.53±1.14	1.51±0.16	6.08±0.65	0.65±0.11	0.68±0.09	0.65±0.06	0.06±0.00

Data are mean±SD (n=3). N.D = no data. Les couleurs correspondent aux espèces (*Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Enchyala tomentosa*, *Atriplex jubata*, *Salsola australis*).

Table 9. Profils en acides gras des tissus comestibles de chaque espèce selon les sites : teneurs ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$) en acide palmitique 16:0, acide stéarique 18:0, acide oléique 18:1n-9, acide linoléique 18:2n-6 et en acide α -linolénique 18:3n-3; teneurs en acides gras totaux TFA ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$ et $\text{mg g}_{\text{WW}}^{-1}$) et rapports PUFA:SFA et n-6:n-3

	16:0	18:0	18:1n-9	18:2n-6	18:3n-3 (DW)	18:3n-3 (WW)	TFA (DW)	TFA (WW)	PUFA:SFA	n-6 :n-3
Dumbéa	1.36±0.08	0.38±0.02	0.56±0.04	1.70±0.16	2.14±0.14	0.88±0.09	6.95±0.45	2.86±0.29	1.83±0.11	0.81±0.04
FAO 2	1.72±0.28	0.70±0.21	1.24±0.38	1.98±0.42	1.25±0.34	0.47±0.13	7.69±1.63	2.88±0.60	1.18±0.07	1.63±0.16
FAO 3	1.40±0.40	0.48±0.16	0.6±0.34	1.08±0.55	1.25±0.87	0.46±0.32	5.74±2.24	2.12±0.83	1.02±0.41	0.99±0.24
Moindou	2.16±0.06	0.39±0.03	0.70±0.08	1.42±0.22	2.18±0.53	0.80±0.18	7.79±0.76	2.85±0.21	1.27±0.24	0.67±0.09
Bourake Nord 1	1.55±0.08	0.39±0.04	0.38±0.07	1.38±0.21	1.73±0.36	0.61±0.12	6.35±0.81	2.24±0.23	1.39±0.18	0.83±0.08
Ouano 2	1.81±0.04	0.45±0.03	0.47±0.13	1.81±0.24	2.82±0.18	1.05±0.07	8.20±0.30	3.05±0.10	1.80±0.16	0.65±0.07
Port Ouenghi 2	1.79±0.13	0.43±0.08	0.52±0.09	1.34±0.09	2.47±0.59	0.94±0.25	7.45±0.82	2.83±0.37	1.52±0.23	0.57±0.13
St Vincent	1.29±0.17	0.44±0.08	0.23±0.08	1.18±0.20	2.22±0.92	0.83±0.34	6.39±1.37	2.38±0.51	1.63±0.36	0.58±0.12
Tontouta	1.37±0.11	0.47±0.03	0.53±0.16	1.24±0.28	1.17±0.55	0.42±0.19	5.49±0.74	1.98±0.22	1.14±0.35	1.20±0.35
Dumbéa	1.06±0.12	0.11±0.01	0.29±0.06	1.27±0.33	1.27±0.32	0.37±0.06	4.70±0.90	1.37±0.19	1.78±0.29	1.01±0.04
Franko 2	0.81±0.25	0.17±0.13	0.35±0.20	0.34±0.06	0.29±0.13	0.10±0.04	2.49±0.68	0.84±0.25	0.61±0.23	1.50±1.00
FAO 2	1.48±0.39	0.26±0.17	0.76±0.51	0.84±0.30	1.06±0.24	0.37±0.08	5.17±1.33	1.80±0.47	1.01±0.23	0.88±0.54
FAO 3	0.95±0.33	0.15±0.05	0.44±0.18	0.63±0.24	0.81±0.40	0.28±0.14	3.54±1.30	1.23±0.43	1.09±0.19	0.83±0.13
Bourake Nord 1	0.95±0.16	0.13±0.03	0.35±0.10	0.38±0.09	0.36±0.11	0.13±0.04	2.78±0.53	0.97±0.18	0.62±0.12	1.13±0.21
Ouano 2	0.66±0.09	0.10±0.03	0.35±0.13	0.44±0.14	0.18±0.02	0.06±0.01	2.36±0.49	0.82±0.18	0.66±0.10	2.46±0.57
Port Ouenghi 2	1.05±0.17	0.20±0.02	0.40±0.11	0.48±0.15	0.36±0.07	0.12±0.03	3.24±0.72	1.09±0.32	0.61±0.08	1.34±0.16
St Vincent	1.01±0.14	0.16±0.04	0.46±0.13	0.78±0.26	0.49±0.24	0.15±0.08	3.60±0.70	1.07±0.21	0.92±0.25	1.90±1.07
Tontouta	0.79±0.14	0.10±0.02	0.30±0.06	0.55±0.12	0.58±0.16	0.21±0.06	2.97±0.53	1.08±0.19	1.06±0.11	0.98±0.11
Franko 1	1.30±0.09	0.22±0.00	0.90±0.09	1.08±0.07	2.53±0.44	0.72±0.16	6.97±0.70	1.98±0.29	1.87±0.17	0.44±0.07
FAO 1	1.17±0.31	0.23±0.04	0.95±0.27	0.86±0.20	1.17±0.37	0.29±0.09	5.20±1.26	1.30±0.32	1.15±0.06	0.76±0.09
Moindou	1.20±0.43	0.25±0.08	0.81±0.34	1.13±0.48	2.68±0.94	0.49±0.14	6.86±2.48	1.26±0.38	2.14±0.12	0.42±0.04
Ouano 1	1.18±0.05	0.28±0.01	0.86±0.08	1.26±0.07	2.24±0.25	0.48±0.06	6.58±0.42	1.39±0.10	1.97±0.09	0.57±0.06
Pindai	1.26±0.16	0.27±0.04	0.96±0.22	1.08±0.18	2.80±0.59	0.71±0.13	7.20±1.05	1.84±0.19	2.04±0.03	0.40±0.13
Port Ouenghi 1	1.24±0.15	0.20±0.02	0.67±0.12	0.94±0.19	1.73±0.59	0.54±0.19	5.69±1.17	1.76±0.37	1.49±0.22	0.57±0.07
Bourake Est 1	2.02±0.16	0.23±0.02	0.48±0.10	1.87±0.19	2.60±0.58	0.79±0.19	8.99±1.16	2.73±0.40	1.74±0.21	0.81±0.14
Moindou	1.46±0.15	0.16±0.02	0.25±0.04	1.31±0.23	1.57±0.36	0.46±0.11	5.85±0.85	1.71±0.27	1.50±0.26	0.89±0.06
Îlot Mathieu	2.51±0.12	0.33±0.02	0.81±0.05	3.33±0.12	7.47±0.31	2.39±0.12	14.08±3.71	4.89±0.24	3.78±0.25	0.45±0.02
Ouano 3	1.71±0.29	0.20±0.04	0.37±0.07	1.39±0.28	2.42±0.50	0.70±0.15	7.24±1.35	2.07±0.37	1.80±0.16	0.61±0.04
Pindai	1.64±0.32	0.19±0.03	0.40±0.10	1.35±0.27	2.59±0.57	0.73±0.14	7.38±1.40	2.07±0.33	1.87±0.08	0.55±0.02
Bourake Ouest	1.44±0.15	0.18±0.02	0.32±0.04	1.08±0.40	1.17±0.65	0.34±0.19	5.58±1.45	1.60±0.44	1.16±0.47	1.16±0.42
Îlot Ducos	2.49±0.20	0.30±0.02	0.56±0.11	2.59±0.52	5.86±1.17	1.78±0.47	13.11±2.12	3.98±0.90	2.59±0.26	0.45±0.01
Îlot Longue	2.52±0.56	0.33±0.02	1.24±0.11	3.02±0.39	6.08±1.37	1.37±0.72	14.72±2.52	3.29±1.61	2.68±0.10	0.51±0.06
Îlot Mathieu	2.82±0.12	0.30±0.01	0.49±0.03	3.13±0.19	8.00±0.44	2.39±0.12	16.18±1.10	4.90±0.24	3.03±0.04	0.39±0.00
Bourake Nord 2	1.22±0.04	0.22±0.01	1.06±0.21	1.96±0.09	1.80±0.10	0.53±0.04	7.23±0.35	2.14±0.03	2.06±0.06	1.10±0.08
Ouano 3	1.45±0.07	0.32±0.03	1.56±0.27	2.52±0.39	2.12±0.66	0.66±0.20	10.32±1.53	3.25±0.54	2.22±0.23	1.12±0.25
Îlot Puen	1.98±0.25	0.28±0.02	0.63±0.11	2.43±0.42	4.83±0.96	1.45±0.38	11.28±1.55	3.39±0.67	2.70±0.15	0.51±0.13
Uitoe	1.60±0.17	0.26±0.03	0.54±0.14	1.78±0.10	4.51±1.47	0.97±0.52	9.63±1.71	2.06±0.87	2.8±0.41	0.42±0.12

Data are mean±SD (n=3). N.D = no data. Les couleurs correspondent aux espèces (*Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Enchyalaena tomentosa*, *Atriplex jubata*, *Salsola australis*)

3.2.1. Éléments majeurs

L'analyse DCA réalisée sur le facteur « site*espèce » (Figure 16 et Table supplémentaire S3)

montre que deux dimensions canoniques sont suffisantes pour expliquer 75,6% de la variation des éléments majeurs Ca, K, Mg, Na, P et S. La 3e dimension (données non montrées) explique 15,2% de variation supplémentaire. La distribution des groupes sur les deux axes canoniques indique que les

deux premières combinaisons linéaires discriminent quelques sites pour chacune des espèces. De nombreux chevauchements sont toutefois observés, ce qui signifie qu'il n'y a pas de différence significative entre les groupes formés par ces deux dimensions au regard des variables considérées.

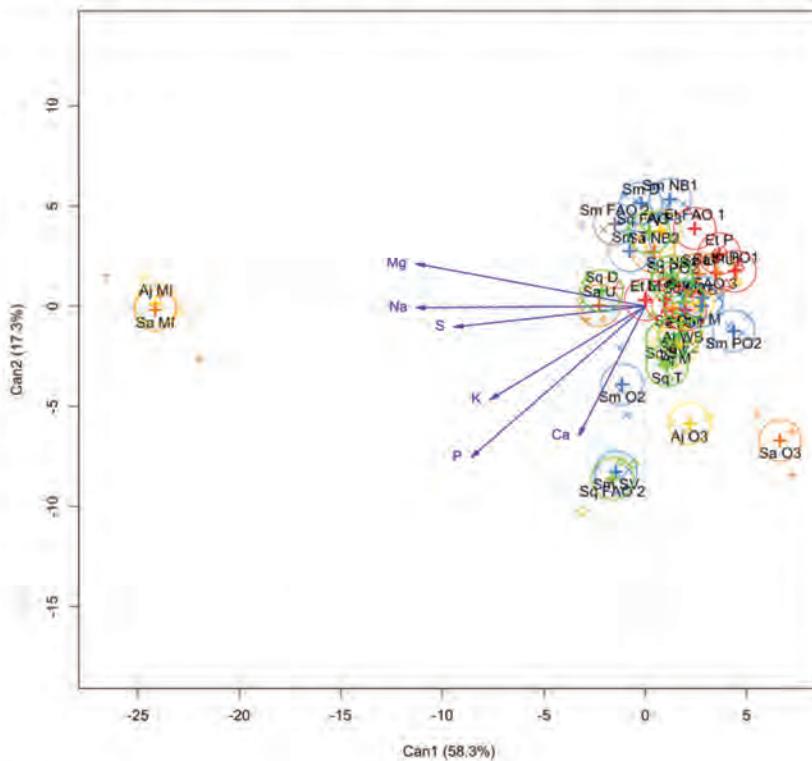


Figure 16 Graphique DCA de l'analyse canonique discriminante sur le facteur « site*espèce », pour les teneurs en élément majeurs Ca, K, Mg, Na, P et S des tissus comestibles. Il y a 36 groupes identifiés par le site («D» = Dumbea, «DI» = îlot Ducos, «EB» = Bourake Est, «F1» = Franko 1, «F2» = Franko 2, «FAO 1» = FAO 1, «FAO 2» = FAO 2, «FAO 3» = FAO 3, «LI» = îlot Longue, «M» = Moindou, «MI» = îlot Mathieu, «NB1» = Bourake Nord 1, «NB2» = Bourake Nord 2, «O1» = Ouano 1, «O2» = Ouano 2, «O3» = Ouano 3, «P» = Pindai, «PO1» = Port Ouenghi 1, «PO2» = Port Ouenghi 2, «PUI» = îlot Puen, «SV» = St Vincent, «T» = Tontouta, «U» = Uitoe, «WB» = Bourake Ouest) et par l'espèce («Sm» = *Suaeda maritima*, «Sq» = *Sarcocornia quinqueflora*, «Et» = *Enchytraea tomentosa*, «Al» = *Atriplex jubata*, «Sa» = *Salsola australis*). Les centroïdes de chaque groupe sont indiqués par le symbole « + »

Pour *Suaeda maritima*, l'analyse DCA sur les 2 premières dimensions permet de discriminer les sites de Ouano 2 et St Vincent des autres sites par de plus hautes teneurs en Ca, K et P. Elle permet également de discriminer le site de Moindou, Port Ouenghi 2 et FAO 3 des autres sites par de plus faibles teneurs en Mg, S, et Na. Pour *Sarcocornia quinqueflora*, l'analyse DCA sur les 2 premières dimensions permet de discriminer le site de FAO 2 par de plus hautes teneurs en P. Toutefois, la dimension 3 de la DCA permet de discriminer ce site également par de plus hautes teneurs en S et par de plus faibles teneurs en Ca et K. Cette 3e dimension permet également de discriminer le site de Tontouta par de plus hautes teneurs en Ca et K. Pour *Enchytraea tomentosa*, l'analyse DCA sur les 2 premières dimensions permet de discriminer les sites de Moindou, Franko 1 et Ouano 1 des autres sites par de plus hautes teneurs en Ca, K et P. Pour *Atriplex jubata* et *Salsola australis*, l'analyse DCA sur les 2 premières dimensions permet de discriminer le site de l'îlot Mathieu des autres sites par de

plus hautes teneurs en Ca, K, Mg, P et S. Elle permet également de discriminer le site de Ouano 3 des autres sites par de plus hautes teneurs en Ca, K et P.

3.2.2. Oligo-éléments

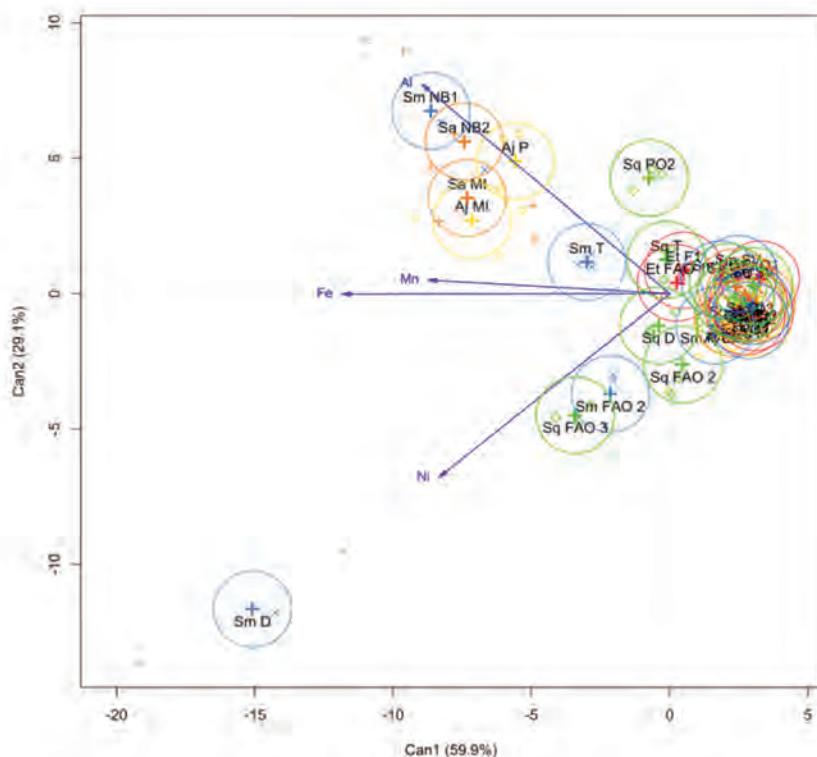


Figure 17. Graphique DCA de l'analyse canonique discriminante sur le facteur « site*espèce », pour les teneurs en oligo-éléments Al, Fe, Mn et Ni des tissus comestibles. Il y a 36 groupes identifiés par le site («D» = Dumbéa, «DI» = îlot Ducos, «EB» = Bourake Est, «FI» = Franko 1, «F2» = Franko 2, «FAO 1» = FAO 1, «FAO 2» = FAO 2, «FAO 3» = FAO 3, «LI» = îlot Longue, «M» = Moindou, «MI» = îlot Mathieu, «NB1» = Bourake Nord 1, «NB2» = Bourake Nord 2, «O1» = Ouano 1, «O2» = Ouano 2, «O3» = Ouano 3, «P» = Pindai, «PO1» = Port Ouenghi 1, «PO2» = Port Ouenghi 2, «PUI» = îlot Puen, «SV» = St Vincent, «T» = Tontouta, «U» = Uitoe, «WB» = Bourake Ouest) et par l'espèce (« Sm » = *Suaeda maritima*, « Sq » = *Sarcocornia quinqueflora*, « Et » = *Enchyliena tomentosa*, « Al » = *Atriplex halimus*, « Sa » = *Salsola australis*). Les centroides de chaque groupe sont indiqués par le symbole « + »

L'analyse DCA réalisée sur le facteur « site*espèce » (Figure 17 et Table supplémentaire S3) montre que deux dimensions canoniques sont suffisantes pour expliquer 89% de la variation des oligo-éléments Al, Fe, Mn et Ni. La 3^e dimension (données non montrées) explique 7.7% de variation supplémentaire. La distribution des groupes sur les deux axes canoniques indique que les deux premières combinaisons linéaires ne discriminent que quelques sites pour chacune des espèces (nombreux chevauchements).

Pour *Suaeda maritima*, l'analyse DCA sur les 2 premières dimensions permet de discriminer les sites de Dumbéa, Bourake Nord 1 et Tontouta des autres sites par de plus hautes teneurs en Al et Fe. Le site de FAO 2 est également discriminé des autres par des teneurs plus élevées en Fe. Enfin, le site de Dumbéa est discriminé des autres par des teneurs plus élevées en Ni. Pour *Sarcocornia quinqueflora*, l'analyse DCA sur ces 2 dimensions permet de discriminer les sites de Dumbéa, Port

Ouenghi 2 et Tontouta des autres sites par de plus hautes teneurs en Al et Fe. Le site de FAO 3 est également discriminé des autres par des teneurs plus élevées en Fe. Pour *Enchytraea tomentosa*, l'analyse DCA sur les 3 premières dimensions ne permet pas de discriminer clairement de sites par rapport aux teneurs en Al, Fe, Mn et Ni. Pour *Atriplex jubata*, l'analyse DCA sur les 2 premières dimensions permet de discriminer les sites de l'îlot Mathieu et de Pindai des autres sites par de plus hautes teneurs en Al, Fe et Mn. Pour *Salsola australis*, l'analyse DCA sur ces 2 dimensions permet de discriminer les sites de l'îlot Mathieu et de Bourake Nord 2 des autres sites par de plus hautes teneurs en Al, Fe et Mn.

3.2.3. Acides gras

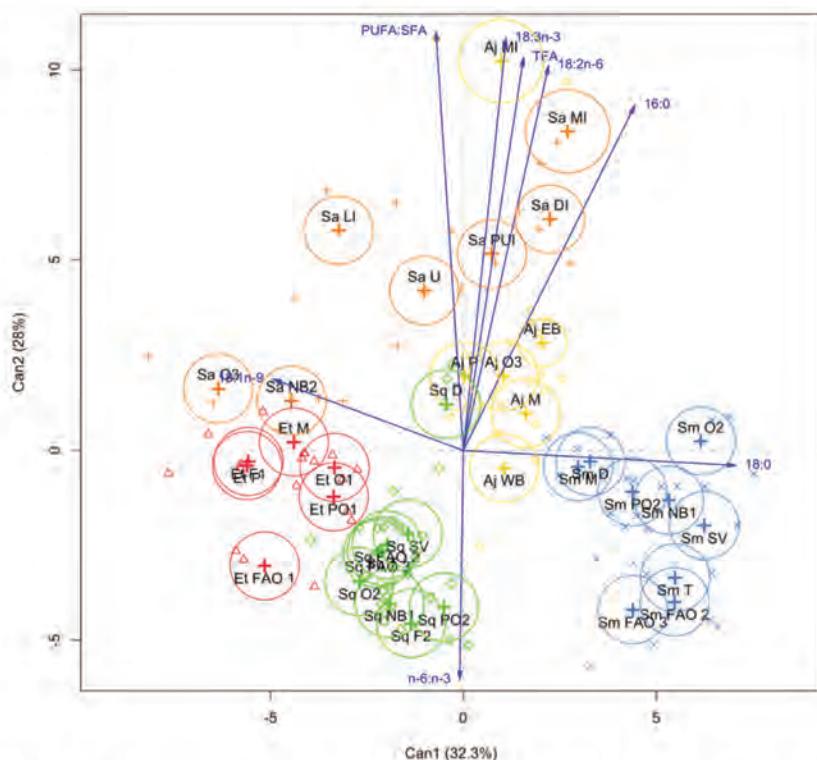


Figure 18. Graphique DCA de l'analyse canonique discriminante sur le facteur « site*espèce », pour les profils en acide gras des tissus comestibles. Il y a 36 groupes identifiés par le site («D» = Dumbea, «DI» = îlot Ducos, «EB» = Bourake Est, «F1» = Franko 1, «F2» = Franko 2, «FAO 1» = FAO 1, «FAO 2» = FAO 2, «FAO 3» = FAO 3, «LI» = îlot Longue, «M» = Moindou, «MI» = îlot Mathieu, «NB1» = Bourake Nord 1, «NB2» = Bourake Nord 2, «O1» = Ouano 1, «O2» = Ouano 2, «O3» = Ouano 3, «P» = Pindai, «PO1» = Port Ouenghi 1, «PO2» = Port Ouenghi 2, «PUI» = îlot Puen, «SV» = St Vincent, «T» = Tontouta, «U» = Uitoe, «WB» = Bourake Ouest) et par l'espèce («Sm» = *Suaeda maritima*, «Sq» = *Sarcocornia quinqueflora*, «Et» = *Enchytraea tomentosa*, «Aj» = *Atriplex jubata*, «Sa» = *Salsola australis*). Les centroïdes de chaque groupe sont indiqués par le symbole «+».

L'analyse DCA réalisée sur le facteur « site*espèce » (Figure 18 et Table supplémentaire S3) montre que deux dimensions canoniques sont suffisantes pour expliquer 60.3% de la variation des profils en acides gras. La 3e dimension (données non montrées) explique 15.0% de variation supplémentaire. La distribution des groupes sur les deux axes canoniques indique que les deux

premières combinaisons linéaires discriminent quelques sites pour chacune des espèces mais également les cinq espèces les unes des autres.

Pour *Suaeda maritima*, l'analyse DCA sur les 2 premières dimensions permet de discriminer les sites de FAO 2, FAO 3 et Tontouta des autres sites par de plus faibles teneurs en acide α -linolénique (18:3n-3) et en TFA, de plus faibles rapports PUFA:SFA et de plus hauts rapports n-6:n-3. Pour *Sarcocornia quinqueflora*, l'analyse DCA sur les 2 premières dimensions permet de discriminer le site de Dumbéa, des autres sites par de plus hautes teneurs en linoleic acid (18:2n-6), α -linolenic acid (18:3n-3), TFA et rapports PUFA:SFA. Pour *Enchytraea tomentosa*, l'analyse DCA sur les 2 premières dimensions permet de discriminer les sites de FAO 1 et Port Ouenghi 1 par de plus faibles teneurs en linoleic acid (18:2n-6), α -linolenic acid (18:3n-3), TFA et rapports PUFA:SFA versus de plus hauts rapports n-6:n-3. Pour *Atriplex jubata* comme pour *Salsola australis*, l'analyse DCA sur les 2 premières dimensions permet de discriminer le site de l'îlot Mathieu des autres sites par de plus hautes teneurs en acide palmitique (16:0), linoleic acid (18:2n-6), α -linolenic acid (18:3n-3), TFA et rapports PUFA:SFA versus de plus faibles teneurs en acide oléique (18:1n-9) et rapport n-6:n-3. Pour *Salsola australis*, l'analyse DCA sur ces 2 dimensions permet également de discriminer les sites de l'îlot Ducos et de l'îlot Puen des autres sites par leur proximité plus grande à l'îlot Mathieu. L'analyse de la 3e dimension n'apporte pas de discrimination supplémentaire, quel que soit l'espèce considérée.

3.3. Variabilité temporelle des teneurs élémentaires et des profils en acides gras

Table 10. One-way MANOVA with the « mois*espèce » factor on three groups of edaphic variables

	One-way MANOVA: Pillai test statistic				
	df	Pillai	$\sim F$	[df1, df2]	p-value
Éléments majeurs Ca, Mg, P, K, Na, S					
mois*espèce	19	4.2350	5.1	[114, 240]	< 2.2e-16
Résidus	40				
Oligo-éléments Al, Fe, Mn, Ni					
mois*espèce	19	2.5315	11.4	[57, 120]	< 2.2e-16
Résidus	40				
Profils en acides gras					
mois*espèce	19	6.051	6.5	[152, 320]	< 2.2e-16
Résidus	40				

df1 is the numerator degrees of freedom, df2 is the denominator degrees of freedom, Pillai is the value of the statistic, $\sim F$ is the approximate value of the F statistic, and p-value is the probability

La Table 11 affiche la variabilité entre les mois des teneurs (mg gDW^{-1}) en élément majeurs Ca, K, Mg, Na, P, S et en oligo-éléments Al, Fe, Mn, Ni des cinq espèces. La Table 12 affiche la variabilité entre les mois de leurs profils en acides gras. L'analyse MANOVA à un facteur montre que le facteur « mois*espèce » est statistiquement significatif (valeur $p < 2,2\text{e-}16$) pour trois ensembles de ces variables (Table 10). L'analyse DCA permet de discriminer certains mois les uns des autres en fonction de ces ensembles de variables (Figures 19-21).

Table 11. Teneurs élémentaires (mg g^{-1}) des tissus comestibles des espèces selon les mois : élément majeurs (Ca, Mg, P, K, Na, S), et en oligo-éléments (Al, Fe, Mn, Ni)

	Ca	K	Mg	Na	P	S	Al (E+02)	Fe (E+02)	Mn (E+02)	Ni (E+02)
Mai	11.49±1.07	23.63±4.15	4.67±1.04	14.59±1.39	0.84±0.24	4.02±0.13	0.44±0.06	0.21±0.03	0.38±0.09	0.01±0.00
Juillet	6.26±1.40	21.7±4.15	7.60±2.15	13.72±1.03	1.15±0.20	5.43±0.91	0.26±0.01	0.05±0.01	0.38±0.02	0.01±0.00
Octobre	27.73±2.93	41.47±4.08	5.49±0.69	15.66±1.66	2.34±0.46	2.45±0.23	0.49±0.07	0.37±0.10	0.78±0.08	0.03±0.01
Janvier	8.42±0.47	18.34±3.06	7.91±1.73	14.65±1.13	0.95±0.11	6.34±0.60	0.30±0.01	0.07±0.01	0.25±0.05	0.03±0.01
Mai	6.08±0.32	24.71±5.78	4.90±0.05	14.39±0.73	0.76±0.04	2.84±0.09	0.30±0.03	0.23±0.04	0.55±0.06	0.1±0.00
Juillet	5.57±1.16	15.06±2.44	5.66±0.36	13.67±1.15	0.95±0.20	4.86±0.53	0.56±0.08	0.29±0.04	0.39±0.08	0.02±0.00
Octobre	12.38±2.16	49.51±1.11	4.28±1.10	15.64±0.85	2.67±0.50	2.70±0.03	0.77±0.15	0.65±0.06	0.90±0.17	0.05±0.02
Janvier	5.92±0.23	16.75±2.22	6.07±0.42	13.33±1.43	0.77±0.17	6.51±1.22	0.42±0.03	0.19±0.04	0.20±0.03	0.02±0.00
Mai	6.03±0.97	12.24±2.25	1.02±0.02	15.10±0.63	0.39±0.08	1.00±0.03	0.17±0.02	0.03±0.01	0.27±0.06	0.01±0.00
Juillet	5.27±1.78	19.02±1.33	4.09±0.18	13.12±0.33	0.71±0.11	1.58±0.44	0.25±0.01	0.12±0.03	1.41±0.20	0.03±0.01
Octobre	5.96±0.50	30.47±2.14	5.31±0.39	15.60±0.60	1.81±0.21	3.22±0.22	0.32±0.07	0.24±0.05	1.31±0.06	0.03±0.00
Janvier	15.32±1.99	28.09±2.03	5.34±1.18	13.58±1.33	0.78±0.10	1.89±0.34	0.28±0.01	0.05±0.01	0.75±0.09	0.01±0.00
Mai	6.33±0.93	17.79±4.77	7.38±0.27	16.9±0.69	0.98±0.20	7.03±1.77	0.20±0.01	0.17±0.03	0.31±0.01	0.05±0.01
Juillet	11.13±2.85	19.21±3.51	4.66±0.37	15.55±2.27	1.27±0.24	3.77±0.23	0.68±0.08	0.39±0.04	0.35±0.04	0.02±0.00
Octobre	28.37±4.68	37.91±5.14	3.49±0.83	16.12±0.72	1.19±0.28	2.17±0.12	0.35±0.02	0.28±0.04	1.17±0.14	0.07±0.02
Janvier	9.56±1.52	15.82±2.80	3.88±0.15	15.65±1.95	0.86±0.17	3.83±0.56	0.32±0.07	0.17±0.02	0.46±0.10	0.05±0.01
Mai	15.31±3.43	26.99±4.5	4.19±0.25	13.81±1.28	0.87±0.02	3.06±0.37	0.15±0.03	0.14±0.01	0.61±0.04	0.10±0.01
Juillet	12.97±3.06	28.12±7.01	2.79±0.29	15.35±1.81	1.11±0.08	2.48±0.16	0.27±0.05	0.07±0.02	0.46±0.07	0.01±0.00
Octobre	18.36±1.92	17.58±4.29	1.41±0.16	16.94±0.83	0.89±0.1	1.21±0.23	0.32±0.07	0.13±0.03	0.4±0.07	0.03±0.01
Janvier	13.46±0.94	24.91±4.87	3.36±0.23	17.04±0.36	1.54±0.24	2.29±0.3	0.35±0.09	0.11±0.02	0.43±0.09	0.01±0.00

Data are mean±SD (n=3). N.D = no data. Les couleurs correspondent aux espèces (*Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Enchyalaena tomentosa*, *Atriplex jubata*, *Salsola australis*)

Table 12. Profils en acides gras des tissus comestibles de chaque espèce selon les mois : teneurs (mg g_{DW}⁻¹) en acide palmitique 16:0, acide stéarique 18:0, acide oléique 18:1n-9, acide linoléique 18:2n-6 et en acide α -linolénique 18:3n-3; teneurs en acides gras totaux TFA (mg g_{DW}⁻¹ et mg g_{WW}⁻¹) et rapports PUFA:SFA et n-6:n-3

	16:0	18:0	18:1n-9	18:2n-6	18:3n-3 (DW)	18:3n-3 (WW)	TFA (DW)	TFA (WW)	PUFA:SFA	n-6 :n-3
Mai	1.81±0.43	0.45±0.17	0.76±0.47	1.42±0.16	2.24±0.18	0.73±0.07	7.66±1.44	2.52±0.59	1.42±0.22	0.62±0.02
Juillet	1.89±0.46	0.42±0.17	0.63±0.42	2.00±0.51	3.70±0.11	0.99±0.21	9.63±1.81	2.63±1.02	2.19±0.30	0.54±0.13
Octobre	1.94±0.35	0.50±0.11	0.49±0.11	1.89±0.39	3.93±0.67	1.47±0.24	9.77±1.73	3.65±0.63	2.04±0.03	0.48±0.02
Janvier	1.30±0.26	0.30±0.07	0.38±0.21	0.95±0.29	1.41±0.43	0.39±0.16	5.12±1.31	1.43±0.57	1.21±0.20	0.66±0.04
Mai	1.14±0.07	0.16±0.01	0.54±0.03	0.59±0.03	0.33±0.01	0.11±0.02	3.75±0.19	1.26±0.25	0.55±0.01	1.65±0.05
Juillet	1.15±0.10	0.15±0.02	0.38±0.09	1.07±0.05	1.24±0.11	0.26±0.04	4.71±0.25	0.98±0.12	1.48±0.10	0.88±0.08
Octobre	1.18±0.08	0.16±0.00	0.42±0.05	0.83±0.08	0.84±0.05	0.29±0.02	4.12±0.31	1.43±0.10	1.06±0.05	1.00±0.04
Janvier	1.04±0.07	0.13±0.01	0.32±0.05	0.46±0.07	0.34±0.08	0.10±0.01	3.12±0.33	0.95±0.13	0.53±0.06	1.30±0.16
Mai	1.05±0.02	0.19±0.00	0.93±0.04	0.81±0.02	1.47±0.02	0.63±0.05	5.18±0.11	2.23±0.19	1.48±0.02	0.54±0.01
Juillet	1.23±0.15	0.25±0.02	0.69±0.09	1.21±0.19	2.48±0.46	0.60±0.10	6.75±0.93	1.65±0.35	1.97±0.14	0.49±0.02
Octobre	1.22±0.02	0.27±0.02	0.79±0.04	0.99±0.19	1.59±0.39	0.40±0.11	5.76±0.74	1.46±0.21	1.38±0.28	0.64±0.05
Janvier	0.99±0.03	0.19±0.00	0.49±0.02	0.46±0.03	0.80±0.09	0.31±0.03	3.77±0.18	1.46±0.13	0.82±0.06	0.57±0.03
Mai	1.59±0.47	0.20±0.04	0.46±0.03	1.23±0.61	1.09±0.69	0.51±0.45	5.80±2.05	2.61±1.78	1.02±0.42	1.25±0.38
Juillet	2.07±0.28	0.20±0.01	0.40±0.03	2.63±0.39	5.30±0.93	1.53±0.03	12.25±1.91	3.54±0.14	3.08±0.15	0.53±0.01
Octobre	2.22±0.20	0.26±0.03	0.47±0.06	1.87±0.37	2.89±0.82	0.86±0.24	9.30±1.35	2.76±0.38	1.68±0.35	0.70±0.11
Janvier	1.60±0.08	0.16±0.01	0.25±0.04	1.32±0.14	1.91±0.33	0.63±0.14	6.61±0.55	2.18±0.33	1.55±0.18	0.67±0.05
Mai	1.39±0.13	0.27±0.03	1.50±0.30	1.98±0.14	1.33±0.30	0.44±0.07	7.41±0.41	2.51±0.35	1.57±0.15	1.53±0.40
Juillet	1.87±0.18	0.32±0.02	0.87±0.22	2.33±0.29	4.93±0.37	1.59±0.65	11.34±1.07	3.64±1.38	2.79±0.02	0.47±0.04
Octobre	1.70±0.21	0.43±0.07	3.90±0.88	4.15±0.64	1.40±0.08	0.43±0.03	12.84±1.94	3.99±0.62	2.11±0.23	2.97±0.33
Janvier	1.32±0.07	0.26±0.03	1.06±0.45	1.61±0.43	1.35±0.08	0.41±0.04	6.48±1.11	1.95±0.26	1.51±0.11	1.17±0.29

Data are mean±SD (n=3). N.D = no data. Les couleurs correspondent aux espèces (*Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Enchyalaena tomentosa*, *Atriplex jubata*, *Salsola australis*)

3.3.1. Éléments majeurs

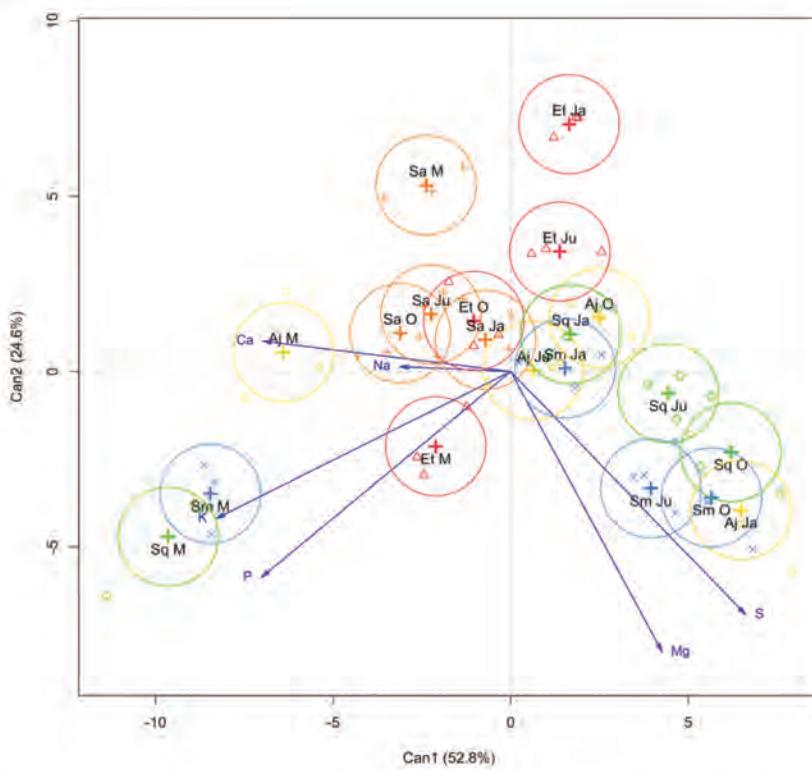


Figure 19. Graphique DCA de l'analyse canonique discriminante sur le facteur « mois*espèce », pour les teneurs en élément majeurs Ca, K, Mg, Na, P et S des tissus comestibles. Il y a 20 groupes identifiés par le « mois » («M» = Mai, «Ju» = Juillet, «O» = Octobre, «Ja» = Janvier) et par l'espèce (« Sm » = *Suaeda maritima*, « Sq » = *Sarcocornia quinqueflora*, « Et » = *Enchylaena tomentosa*, « Al » = *Atriplex jubata*, « Sa » = *Salsola australis*). Les centroïdes de chaque groupe sont indiqués par le symbole « + »

L'analyse DCA réalisée sur le facteur « mois*espèce » (Figure 19 et Table supplémentaire S4) montre que deux dimensions canoniques sont suffisantes pour expliquer 77.4% de la variation des éléments majeurs Ca, K, Mg, Na, P et S. La 3^e dimension (données non montrées) explique 16.0% de variation supplémentaire. La distribution des groupes sur les deux axes canoniques indique que les deux premières combinaisons linéaires discriminent la plupart des mois pour chacune des espèces.

Pour *Suaeda maritima* et *Sarcocornia quinqueflora* l'analyse DCA sur les 2 premières dimensions permet de discriminer le mois de mai des autres mois par de plus hautes teneurs en Ca, K et P. Elle permet également de discriminer les mois d'octobre et juillet par de plus hautes teneurs en P et S. Pour *Enchylaena tomentosa*, l'analyse permet également de discriminer le mois de mai des autres mois par de plus hautes teneurs en Ca et K. Elle permet également de discriminer le mois d'octobre par de plus hautes teneurs en calcium. Pour *Atriplex jubata* l'analyse permet de discriminer le mois de mai des autres mois par de plus hautes teneurs en Ca ainsi que le mois de Janvier par de plus hautes teneurs en Mg et S. Pour *Salsola australis* l'analyse permet de discriminer le mois de mai des autres mois par de plus faibles teneurs en K, P, Mg et S.

3.3.2. Oligo-éléments

L'analyse DCA réalisée sur le facteur « mois*espèce » (Figure 20 et Table supplémentaire S4) montre que deux dimensions canoniques sont suffisantes pour expliquer 73.7% de la variation des oligo-éléments Al, Fe, Mn et Ni. La 3^e dimension (données non montrées) explique 25.5% de variation supplémentaire. La distribution des groupes sur les deux axes canoniques indique que les deux premières combinaisons linéaires discriminent la plupart des mois pour chacune des espèces.

Pour *Suaeda maritima* et *Sarcocornia quinqueflora* l'analyse DCA sur les 2 premières dimensions permet de discriminer le mois de mai des autres mois par de plus hautes teneurs en Al, Fe, Mn et Ni. Pour *Sarcocornia quinqueflora*, elle permet également de discriminer le mois de janvier également par de plus hautes teneurs en Ni. Pour *Enchytraea tomentosa*, l'analyse permet de discriminer les mois de mai et de juillet des deux autres mois par de plus hautes teneurs en Al, Fe et Mn. Pour *Atriplex jubata* l'analyse permet de discriminer le mois de juillet des autres mois par de plus hautes teneurs en Al, Fe et Mn et de plus faibles teneurs en Ni. Pour *Salsola australis* l'analyse permet de discriminer le mois de janvier des autres mois par de plus hautes teneurs en Ni.

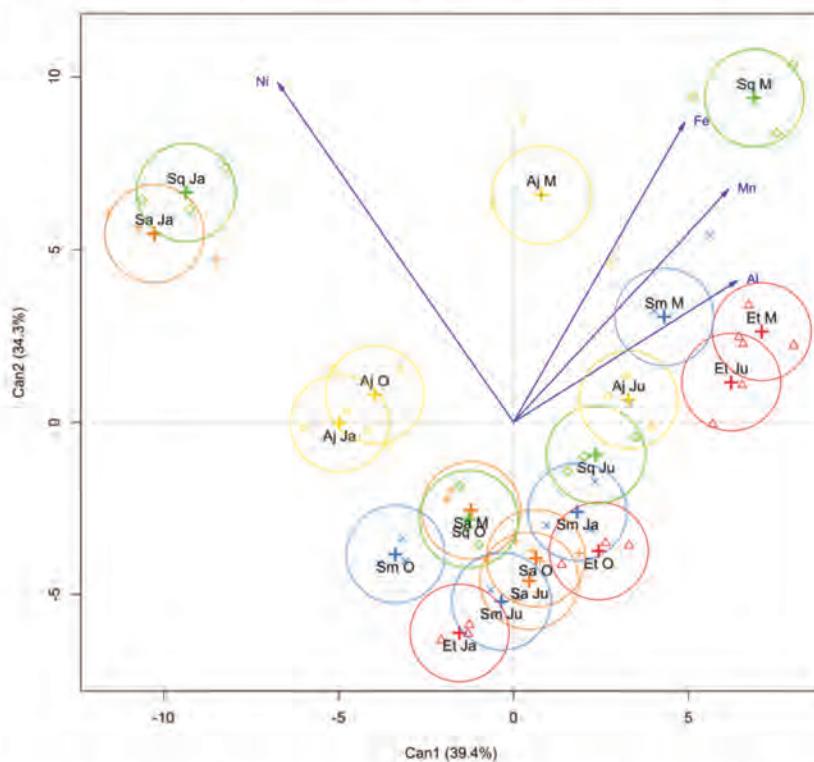


Figure 20. Graphique DCA de l'analyse canonique discriminante sur le facteur « mois*espèce », pour les teneurs en oligo-éléments Al, Fe, Mn et Ni des tissus comestibles. Il y a 20 groupes identifiés par le « mois » (« M » = Mai, « Ju » = Juillet, « O » = Octobre, « Ja » = Janvier) et par l'espèce (Sm = *Suaeda maritima*, Sq = *Sarcocornia quinqueflora*, Et = *Enchytraea tomentosa*, Aj = *Atriplex jubata*, Sa = *Salsola australis*). Les centroïdes de chaque groupe sont indiqués par le symbole « + »

3.3.3. Acides gras

L'analyse DCA réalisée sur le facteur « mois*espèce » (Figure 21 et Table supplémentaire S4) montre que deux dimensions canoniques sont suffisantes pour expliquer 63.0% de la variation des profils en acides gras. La 3^e dimension (données non montrées) explique 20.8% de variation

supplémentaire. La distribution des groupes sur les deux axes canoniques indique que les deux premières combinaisons linéaires discriminent la plupart des mois pour chacune des espèces.

Pour *Suaeda maritima* et *Sarcocornia quinqueflora* l'analyse DCA sur les 2 premières dimensions permet de discriminer les mois de mai et de juillet des deux autres mois par de plus hautes teneurs en acide linoléique, acide α -linolénique et en TFA, ainsi que de plus hauts rapports PUFA:SFA. Pour *Sarcocornia quinqueflora*, le mois de janvier est également discriminé des autres par des rapports n-6:n-3 plus élevés. Pour *Enchytraea tomentosa*, l'analyse permet de discriminer le mois d'octobre des autres mois par de plus faibles valeurs en toutes ces variables acides gras. Pour *Atriplex jubata* et *Salsola australis* l'analyse permet de discriminer le mois de juillet des autres mois par de plus hautes teneurs en tous ces paramètres. Pour *Salsola australis* elle permet également de discriminer le mois de mai des autres mois par de plus hautes teneurs en acide oléique et de plus hauts rapports n-6:n-3. Le mois de mai est également discriminé des mois de janvier et octobre par des teneurs en acide linoléique et en TFA proches de celles de juillet.

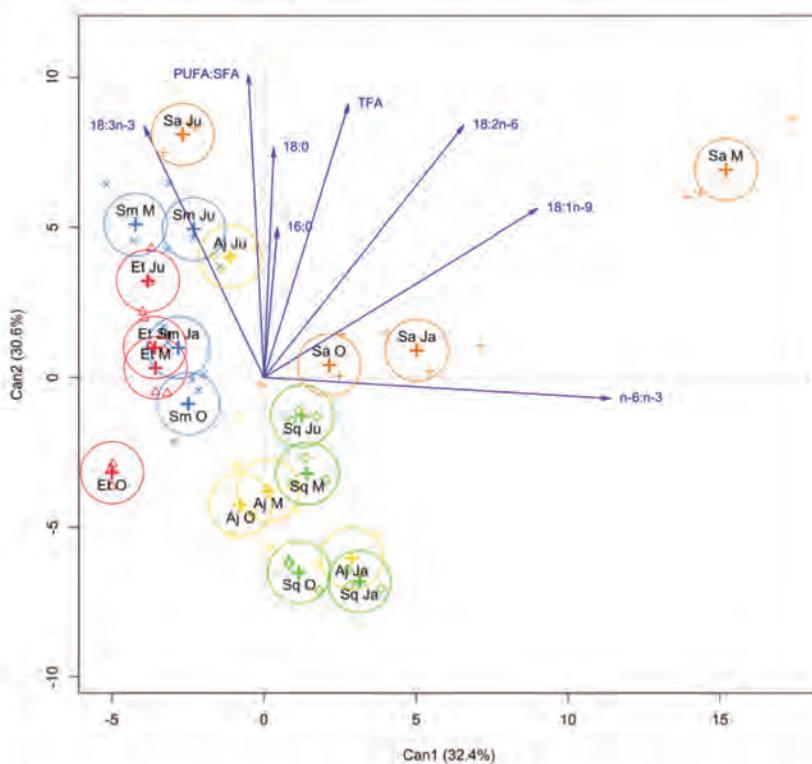


Figure 21. Graphique DCA de l'analyse canonique discriminante sur le facteur « mois*espèce », pour les profils en acides gras des tissus comestibles. Il y a 20 groupes identifiés par le « mois » (« M » = Mai, « Ju » = Juillet, « O » = Octobre, « Ja » = Janvier) et par l'espèce (« Sm » = *Suaeda maritima*, « Sq » = *Sarcocornia quinqueflora*, « Et » = *Enchytraea tomentosa*, « Aj » = *Atriplex jubata*, « Sa » = *Salsola australis*). Les centroïdes de chaque groupe sont indiqués par le symbole « + »

3.4. Relations entre les teneurs élémentaires ou les profils en acides gras et le milieu édaphique

L'analyse de corrélation montre que de nombreuses propriétés édaphiques des habitats peuvent influencer les teneurs élémentaires et les profils en acides gras des espèces : comme la salinité, la texture, l'humidité ou encore le rapport $\text{NO}_3^-:\text{N}:\text{NH}_4^+:\text{N}$ su sol.

3.4.1. Éléments majeurs et oligo-éléments

Chez *Salsola australis*, les teneurs en éléments Mg, S, Al, Fe, Mn, Ni sont négativement corrélées à la salinité édaphique lors du suivi inter-site ($R^2 = -0.46$ à -0.57 ; p-values = 6.73_{E-03} à 0.046), bien qu'elles ne le soient pas lors du suivi temporel à Ouano 3. Toutefois, les variations temporelles de salinité à Ouano 3 sont beaucoup moins prononcées que les variations spatiales de l'habitat de *Salsola australis* (Chapitre 2, Partie 1, §3). À l'inverse, chez *Enchylaena tomentosa*, aucun élément ne montre de relation négative avec la salinité édaphique, lors du suivi inter-site (où les variations de salinité sont moindres) tandis que les éléments K, Mg, S, P, Al, Fe, Mn et Ni sont négativement corrélés à la salinité édaphique lors du suivi temporel à Ouano 1 (où les variations de salinité sont importantes) ($R^2 = -0.59$ à -0.90 ; p-values = 2.36_{E-04} à 0.045). Chez *Suaeda maritima* seules les teneurs en Mn sont négativement corrélées à la salinité ($R^2 = -0.44$; p-value = 0.021), tandis que ce sont les teneurs en Zn chez *Sarcocornia quinqueflora* et *Atriplex jubata* ($R^2 = -0.43$; p-value = 0.026 et $R^2 = -0.44$; p-value = 0.033 respectivement). Chez ces trois dernières espèces, nous ne montrons aucune relation négative entre la salinité et les teneurs élémentaires lors du suivi temporel.

La texture du sol est très peu variable d'un mois à l'autre à Ouano (Chapitre 2, Partie 1, §3.2). Nous mettons donc principalement en avant son influence sur la nutrition des plantes à travers ses variabilités inter-sites. Chez *Suaeda maritima*, les teneurs en Na, Fe, Mn et Ni (mg g^{-1}) sont positivement corrélées aux limons ($R^2 = 0.45$ à 0.52 ; p-values = 5.08_{E-03} à 0.019) et négativement corrélées aux sables ($R^2 = -0.41$ à -0.48 ; p-values = 0.011 à 0.032) lors de ce suivi. Chez *Sarcocornia quinqueflora*, les teneurs en P et S sont positivement corrélées aux limons ($R^2 = 0.41$ à 0.42 ; p-values = 0.028 à 0.032). Chez *Enchylaena tomentosa* les teneurs en P sont négativement corrélées aux argiles ($R^2 = -0.66$; p-value = 2.99_{E-03}) à l'inverse des teneurs en Al, Fe et Ni ($R^2 = 0.57$ à 0.77 ; p-values = 2.00_{E-04} à 0.013). De plus, les teneurs en Na et P sont négativement corrélées aux limons ($R^2 = -0.48$ à -0.57 ; p-values = 0.015 à 0.043) et positivement corrélées aux sables ($R^2 = 0.53$ à 0.54 ; p-values = 0.024 à 0.025). Chez *Atriplex jubata*, les teneurs en Ca, K, Mg, Al et Fe sont négativement corrélées aux argiles ($R^2 = -0.46$ à -0.66 ; p-values = 1.08_{E-03} à 0.034) et/ou limons ($R^2 = -0.45$ à -0.70 ; p-values = 3.87_{E-04} à 0.043) et positivement corrélées aux sables ($R^2 = 0.46$ à 0.70 ; p-values = 4.53_{E-04} à 0.037). Chez *Salsola australis*, les teneurs en Al et Fe sont positivement corrélées aux limons ($R^2 = 0.61$ à 0.74 ; p-values = 1.32_{E-04} à 3.48_{E-03}) et négativement corrélées aux sables ($R^2 = -0.59$ à -0.72 ; p-values = 2.32_{E-04} à 5.06_{E-03}).

La rapport $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+:\text{N}$ du sol est très peu variable au sein de chaque habitat (Chapitre 2, Partie 1, §3.2). Nous lui trouvons néanmoins quelques relations avec les teneurs élémentaires des espèces. Les teneurs en Na chez *Suaeda maritima* ($R^2 = -0.59$; p-value = 2.16_{E-03}), les teneurs en P chez *Sarcocornia quinqueflora* ($R^2 = -0.43$; p-value = 0.024) et les teneurs en K et P chez *Enchylaena tomentosa* ($R^2 = -0.50$ à -0.69 ; p-values = 2.83_{E-03} à 0.046) sont négativement corrélées à ce rapport

lors du suivi inter-site. Chez *Atriplex jubata*, les teneurs en K, Mg, Na et P lors du suivi inter-site ($R^2 = 0.50$ à 0.67 ; p-values = 1.75_{E-03} - 0.029) et les teneurs en Ni lors du suivi temporel ($R^2 = 0.60$; p-value = 0.041) sont positivement corrélées à ce rapport. Chez *Salsola australis*, seules teneurs en Ni et Fe lors du suivi temporel sont positivement corrélées à ce rapport ($R^2 = 0.6$ à 0.84 , p-value = 7.21_{E-04} - 0.039).

3.4.2. Acides gras

La salinité édaphique influence le profil en acides gras de *Sarcocornia quinqueflora* par ses variations spatiales et temporelles ainsi que celui de *Salsola australis* par ses variations temporelles. Chez *Sarcocornia quinqueflora*, la « qualité » en omégas 3 apparaît négativement corrélée à la salinité édaphique tandis que la « qualité » en acide gras polyinsaturés (totaux et/ou oméga 3) apparaît positivement corrélée à l'humidité édaphique. Chez *Sarcocornia quinqueflora* le rapport n-6:n-3 montre une corrélation positive avec la salinité à l'inverse des teneurs ($\text{mg g}_{\text{WW}}^{-1}$ et $\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$) en acide α -linolénique lors des suivis inter-sites ($R^2 = 0.46$; p-value = 0.015 et $R^2 = -0.40$; p-value = 0.041 respectivement) et temporel ($R^2 = 0.85$; p-value = 5.39_{E-04} et $R^2 = -0.69$; p-value = 0.013 respectivement). Le rapport PUFA:SFA et le DBI montrent également une corrélation positive avec l'humidité lors des suivis inter-sites ($R^2 = 0.40$; p-value = 2.04_{E-04} et $R^2 = 0.66$; p-value = 0.036 respectivement) et temporel ($R^2 = 0.67$; p-value = 0.016 et $R^2 = 0.016$; p-value = 0.011 respectivement). À l'inverse, chez *Salsola australis*, la « qualité » en acide gras polyinsaturés (totaux et/ou oméga 3) apparaissent positivement corrélées à la salinité de sol et négativement corrélées à son humidité. Le rapport PUFA:SFA ($R^2 = 0.78$, p-value = 2.69_{E-03}), le DBI ($R^2 = 0.68$, p-value = 0.016) et les teneurs ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$ et $\text{mg g}_{\text{WW}}^{-1}$) en acide α -linolénique ($R^2 = 0.59$ - 0.71 , p-values = 9.26_{E-03} - 0.045) montrent une relation positive avec la salinité, tandis que le rapport n-6:n-3 montre une relation positive avec l'humidité édaphique ($R^2 = 0.72$, p-value = 8.17_{E-03}).

Par ailleurs, nous montrons une relation négative entre la « qualité » en acides gras polyinsaturés (totaux et/ou omégas 3) chez *Suaeda maritima*, *Enchylaena tomentosa*, *Atriplex jubata* et *Salsola australis* et la texture fine du sol (argile ou limon), à l'inverse d'une relation positive entre la « qualité » en omégas 3 et la texture fine du sol chez *Sarcocornia quinqueflora*. Chez *Suaeda maritima* le rapport n-6:n-3 est positivement corrélé aux limons ($R^2 = 0.55$, p-value = 3.18_{E-03}), tandis que le DBI ($R^2 = -0.41$, p-value = 0.035 pour l'argile) et les teneurs en acide α -linolénique ($\text{mg g}_{\text{WW}}^{-1}$ et $\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$) sont négativement corrélées aux limons et/ou argiles ($R^2 = -0.40$ à -0.45 ; p-values = 0.019 à 0.041 et $R^2 = -0.42$ à -0.44 ; p-values = 0.020 à 0.030 respectivement). Chez *Enchylaena tomentosa*, le rapport PUFA:SFA ($R^2 = 0.73$; p-value = 5.63_{E-04}), le DBI ($R^2 = 0.55$; p-value = 0.019) et les teneurs ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$) en acide α -linolénique ($R^2 = 0.59$, p-value = 9.50_{E-03}) sont positivement corrélées aux sables, à l'inverse du rapport n-6:n-3 ($R^2 = -0.62$; p-value = 6.36_{E-03}). Chez *Atriplex jubata*, le rapport n-6:n-3 est négativement corrélé aux sables ($R^2 = -0.57$; p-value = 7.51_{E-03}), tandis que le rapport PUFA:SFA est négativement corrélé aux argiles ($R^2 = 0.62$; p-value = 9.32_{E-03}). Chez

Salsola australis, le rapport PUFA:SFA ($R^2 = -0.47$; p-value = 0.030 et $R^2 = -0.51$; p-value = 0.019 respectivement) et l'indice DBI ($R^2 = -0.44$; p-value = 0.047 pour le limon) sont négativement corrélés aux argile et/ou limons. Chez *Sarcocornia quinqueflora*, le DBI ($R^2 = 0.40$; p-value = 0.041) et les teneurs ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$) en acide α -linolénique ($R^2 = 0.44$; p-value = 0.022) sont positivement corrélés aux limons, à l'inverse du rapport n-6:n-3 ($R^2 = -0.53$; p-value = $4.14_{\text{E}-03}$).

Nous trouvons également quelques relations entre le rapport NO_3^- -N: NH_4^+ -N du sol et certaines variables acides gras des espèces. Nous montrons lors du suivi inter-sites, que celui-ci est négativement corrélé à la « qualité » en acide gras polyinsaturés (totaux et omégas 3) chez *Enchylaena tomentosa*, tandis qu'il y est positivement corrélé chez *Atriplex jubata* et *Salsola australis*. Chez *Enchylaena tomentosa*, le rapport PUFA:SFA ($R^2 = -0.52$; p-value = 0.041) est négativement corrélé au rapport NO_3^- -N: NH_4^+ -N du sol à l'inverse du rapport n-6:n-3 ($R^2 = 0.52$; p-value = 0.040). Chez *Atriplex jubata* et *Salsola australis*, le rapport PUFA:SFA ($R^2 = 0.67$; p-value = $1.66_{\text{E}-03}$ et $R^2 = 0.45$; p-value = 0.039 respectivement) est positivement corrélé au rapport NO_3^- -N: NH_4^+ -N du sol. Chez *Atriplex jubata* le rapport n-6:n-3 est également négativement corrélé au rapport NO_3^- -N: NH_4^+ -N du sol ($R^2 = -0.65$; p-value = $2.60_{\text{E}-03}$).

4. Discussion

4.1. Valeur nutritionnelle en éléments essentiels et en acides gras

4.1.1. Éléments majeurs

Les niveaux moyens en éléments majeurs Ca (1.98 ± 1.57 à $3.35 \pm 2.12 \text{ mg g}_{\text{ww}}^{-1}$), K (5.54 ± 2.44 à $7.79 \pm 4.13 \text{ mg g}_{\text{ww}}^{-1}$) et Mg (1.17 ± 0.53 à $2.26 \pm 0.78 \text{ mg g}_{\text{ww}}^{-1}$), dans les feuilles des cinq espèces sont comparables à ceux retrouvés dans plusieurs légumes feuilles consommés dans le Pacifique Sud comme l'amaranthe (*Amaranthus viridis*), le manioc (*Manihot esculenta*), le moringa (*Moringa oleifera*), l'hibiscus (*Abelmoschus manihot*), la citrouille (*Cucurbita pepo*), le noni (*Morinda citrifolia*), le taro (*Colocasia esculenta*), ou encore l'arbre halophyte côtier *Pisonia grandis* (CPS, 2006; Dignan et al., 2004; Lyons, 2018) et considérés comme de bonnes sources nutritionnelles en minéraux (Dignan et al., 2004; NHMRC, 1991). Le Ca, le K et le Mg ont des prises diététiques journalières (DRI) recommandées par la National Academy of Medicine US (AI ou RDA) fixées entre 700 (enfants) et 1300 (adultes), entre 2000 et 3400 et entre 80 et 420 mg day^{-1} respectivement. Les prises maximales journalières recommandées (UL) en Ca sont fixées entre 2500 (enfants) et 3000 (adultes), tandis que celles du K et du Mg ne sont pas déterminables en raison d'un manque de preuves sur ses effets néfastes (NAM, 1997, 2019). La prise de 100 g de feuilles/tiges fraîches de chacune des espèces candidates apparait en adéquation avec ces recommandations. Une caractéristique distinctive des espèces étudiées est toutefois la teneur de leurs feuilles en Na (4.01 ± 1.24 à $5.49 \pm 2.26 \text{ mg g}_{\text{ww}}^{-1}$), plus élevée que celle de tous ces végétaux feuilles, hormis *Pisonia grandis*, avec lequel elles sont comparables (Dignan et al., 2004). Ces valeurs sont néanmoins légèrement plus faibles que celles

retrouvées dans les algues comestibles *Ceratophyllum demersum* et *Caulerpa sp.* (Dignan et al., 2004). Bien que le Na soit un nutriment essentiel à l'Homme, sa consommation en excès est liée à plusieurs pathologies cardiovasculaires (Kotchen et al., 2013). Ses prises diététiques journalières recommandées (AI) sont fixées entre 1 (enfants) et 1.5 (adultes) g day⁻¹. Ses prises maximales journalières recommandées sont fixées entre 1.5 et 2 g day⁻¹ (NAM, 2005a). Sur cette base, la prise de 100 g de feuilles/tiges fraîches de *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Enchyalaena tomentosa*, *Atriplex jubata* et *Salsola australis* représente des apports moyens respectifs de 491.8±106.1, 483.3±90.7, 400.6±124.5, 549.3±226.1 et 497.9±238.9 mg de Na. Par ailleurs, nous montrons que les espèces avec le même habitat partagent des niveaux relatifs similaires en minéraux Ca, K, Mg et Na. En comparaison avec d'autres espèces halophytes, ces niveaux sont comparables à ceux retrouvés chez *Atriplex patula L.* ou *Chenopodium murale L.* pour *Enchyalaena tomentosa* ; à ceux retrouvés chez *Atriplex lentiformis (Torr.) Wats* pour *Atriplex jubata* et *Salsola australis* et à ceux retrouvés chez *Sarcobatus vermiculatus (Hook.) Torr.* pour *Suaeda maritima* et *Sarcocornia quinqueflora* (Glenn and O'Leary, 1984).

Concernant le P, les prises diététiques journalières recommandées sont fixées entre 460 (enfants) et 700 (adultes) mg day⁻¹. Sur cette base, les prises de 100 g de feuilles/tiges fraîches de *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Enchyalaena tomentosa*, *Atriplex jubata* et *Salsola australis* représentent respectivement des apports moyens en P de 44.1±28.2, 45.0±28.9, 24.1±9.5, 41.5±22.0 et 38.2±23.5 mg (NAM, 1997).

Enfin, le S compte également parmi les éléments essentiels à l'organisme humain. Toutefois, il n'existe pas de prises diététiques, ni de prises maximales journalières recommandées pour cet élément, ni pour le sulfate. Les recommandations en acides aminés soufrés étant considérées comme suffisantes pour ces deux apports (NAM, 2005a).

4.1.2. Oligo-éléments

Parmi les oligo-éléments essentiel et à risques de carence pour l'Homme, on retrouve le Fe, le Zn, le Cu ou le Mo. Toutefois, l'une de leurs particularités est qu'ils peuvent provoquer des désordres importants lorsqu'ils sont apportés à des taux trop élevés dans l'alimentation humaine (NAM, 2001).

Les teneurs moyennes des feuilles des espèces en Fe (1.72±2.77 à 12.14±20.49 µg gww⁻¹), apparaissent comparables à celles retrouvées dans la plupart des légumes feuilles traditionnellement consommés dans le Pacifique (Dignan et al., 2004), et montrent que les prises de 100 g de feuilles/tiges fraîches ne dépassent pas les prises maximales journalières recommandées (UL) en cet élément, fixées entre 40 (enfants) et 45 (adultes) mg day⁻¹ (NAM, 2001). Toutefois, en plus de la grande variabilité inter-espèce, il existe une grande variabilité inter-site, et seulement certains individus de certains sites montrent des teneurs supérieures à 1 mg 100 gww⁻¹ : les *Suaeda maritima* de Bourake Nord 1 et de Tontouta, les *Sarcocornia quinqueflora* de Port Ouenghi 2, les *Atriplex*

jubata de l'îlot Mathieu et de Pindai et enfin les *Salsola australis* de Bourake Nord 2 et de l'îlot Mathieu.

Les teneurs moyennes des feuilles des espèces en Zn (3.57 ± 2.60 à $7.91\pm4.58 \mu\text{g g}^{-1}$) apparaissent comparables à celles retrouvées dans les légumes feuilles précédemment cités (Dignan et al., 2004). Les prises diététiques journalières en Zn recommandées (RDA) sont fixées entre 3 (enfants) et 11 (adultes) mg day^{-1} (NAM, 2001). Sur cette base, les prises de 100 g de feuilles/tiges fraîches de *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Enchyalaena tomentosa*, *Atriplex jubata* et *Salsola australis* représentent respectivement des apports moyens respectifs en Zn de 0.79 ± 0.46 , 0.60 ± 0.34 , 0.36 ± 0.26 , 0.71 ± 0.29 et $0.66\pm0.41 \text{ mg}$.

Le Cu et le Mo ont, quant à eux, des prises diététiques journalières recommandées (AI ou RDA) fixées entre 340 (enfants) et 900 (adultes), et 17 et 45 $\mu\text{g day}^{-1}$ respectivement. Leurs prises maximales journalières recommandées (UL) respectives sont fixées entre 1000 (enfants) et 10000 (adultes), et entre 300 et 2000 $\mu\text{g day}^{-1}$ (NAM, 2001). Nous montrons que les prises de 100 g de feuilles/tiges fraîches des espèces représentent des apports en Cu et Mo qui ne dépassent pas ces UL : teneurs moyennes en Cu de 0.10 ± 0.08 à $0.22\pm0.34 \mu\text{g g}^{-1}$, et en Mo de 0.03 ± 0.02 à $0.25\pm0.71 \mu\text{g g}^{-1}$. Toutefois, la teneur en Mo d'*Enchyalaena tomentosa* est bien plus élevée que celle retrouvée dans les quatre autres espèces, ce qui suggère l'importance de cet oligo-élément pour cette espèce.

Parmi les oligo-éléments essentiels pour l'Homme, on retrouve également ceux dont le risque de carence n'a pas été démontré comme le Mn ou le Ni (NAM, 2001). Le Mn a des prises diététiques journalières recommandées (AI) fixées entre 1.2 (enfants) et 2.3 (adultes) mg day^{-1} tandis que celles du Ni n'existent pas. Leurs prises maximales journalières recommandées (UL) respectives sont fixées entre 2 (enfants) et 11 (adultes) et entre 0.2 et 1 mg day^{-1} . Nous montrons que les prises de 100 g de feuilles/tiges fraîches de ces espèces représentent des apports en Ni (0.25 ± 0.36 à $3.46\pm7.23 \mu\text{g g}^{-1}$) pouvant dépasser ces UL pour les enfants. Toutefois, là encore nous observons une grande variabilité inter-site et seulement certains sites sont responsables de ces moyennes hautes : les *Suaeda maritima* de Bourake Nord 1, Dumbéa, FAO 2 et Tontouta; les *Sarcocornia quinqueflora* de Dumbéa, FAO 2, FAO 3 ; les *Atriplex jubata* de Bourake Est, de l'îlot Mathieu et Pindai et enfin les *Salsola australis* de Bourake Nord 2 et des îlots Mathieu et Puen. Une portion de 100 g montre des teneurs en Ni adéquates aux recommandations journalières pour tous les autres individus.

Enfin, nous montrons chez les cinq espèces des concentrations moyennes en Al (1.32 ± 1.59 à $4.78\pm9.12 \mu\text{g g}^{-1}$) proches de la moyenne dans les légumes verts fixée par la dernière UK Total Diet Study (Rose et al., 2010). A titre d'exemple ces valeurs sont comparables avec celles mesurées dans les algues *Laminaria japonica* et *Undaria pinnatifida* (wakame) pour *Suaeda maritima* et *Salsola australis*, ou dans plusieurs laitues ou choux pour *Enchyalaena tomentosa*, *Atriplex jubata* et *Salsola australis* (Müller et al., 1998; Pennington, 1988). L'Al n'a pas de fonction biologique essentielle identifiée à l'intérieur du corps humain, tandis que ses rôles toxiques sont bien connus (Ghasemidehkordi et al., 2018; Hardisson et al., 2017; Rose et al., 2010). Une prise maximale

hebdomadaire tolérable (DHT) d'Al d'1 mg kg de poids corporel a été fixée par l'European Food Safety Authority (EFSA, 2008), ce qui correspond à environ 8.57 mg day^{-1} pour un adulte de 60 kg. Sur cette base, nos résultats montrent que les prises de 100 g de feuilles/tiges fraîches des espèces représentent des apports respectifs en Al qui ne dépassent pas cette DHT.

4.1.3. Acides gras

Chez l'Homme, un apport alimentaire favorisant les acides gras polyinsaturés essentiels de type oméga 3, 6 ou 9 à l'inverse des acides gras saturés est connu pour fournir une protection contre de nombreux troubles de la santé (Guil-Guerrero and Rodríguez-García, 1999; Simopoulos, 2004; Wijendran and Hayes, 2004). Il existe plusieurs recommandations diététiques pour les différentes classes d'acides gras visant à prévenir ces troubles (FAO-WHO., 2010; Gebauer et al., 2006; NAM, 2005b). En raison de la compétition fonctionnelle connue entre les omégas 6 et les omégas 3, l'augmentation de la prise en omégas 3 sur le long terme est supposée bénéfique. En effet, elle permettrait de mitiger le déséquilibre en faveur des omégas 6 qui persiste dans les diètes de nombreuses sociétés contemporaines *i.e.*, causé principalement par l'industrialisation de l'élevage (Simopoulos, 2004). Le « rang de distribution acceptable » (AMDR) en acides gras omégas 3, recommandé par l'OMS a été fixé entre 0.5 et 2% de l'énergie totale (FAO-WHO., 2010). La prise diététique journalière recommandée (AI) en acide α -linolénique (principal oméga 3 d'origine végétale) est, elle, fixée entre 0.7 (enfants) et 1.6 g day^{-1} (adultes) (0.3-0.5% de l'énergie totale) (NAM, 2005b).

Nos résultats montrent que les acides gras omégas 3 totaux et l' α -linolénique sont majoritaires au sein de la biomasse sauvage des cinq espèces candidates, ce qui les positionne comme de possibles aliments fonctionnels pour remplir ces précédentes recommandations. À titre d'exemple, une prise alimentaire de 100 g journalier de feuilles/tiges fraîches de *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Enchyalaena tomentosa*, *Atriplex jubata* et *Salsola australis* contribuerait à 4.8-7.0%, 1.2-1.8%, 3.2-4.7%, 5.5 à 8.0% et 6.8 à 9.9% de cet (AI) pour l'acide α -linolénique respectivement (NAM, 2005b). Les cinq espèce ont, de plus, montré des niveaux plus importants ou similaires à ceux retrouvés dans les légumes parmi les plus riches en omégas 3 tels que les épinards, la laitue ou encore la moutarde (Simopoulos, 2004).

4.2. Variabilités des teneurs élémentaires et des profils en acides gras

Au-delà de ces moyennes générales, nos résultats montrent d'importantes variabilités spatio-temporelles des teneurs élémentaires et des profils en acides gras pour chacune des espèces.

4.2.1. Teneurs élémentaires

Les variabilités des teneurs élémentaires dans les plantes et dans les sols sont en étroite relation et dépendent de nombreux facteurs (COMIFER, 1995; Jones and Olson-Rutz, 2017). L'ajustement osmotique inorganique est par exemple un déterminant important de la tolérance au sel chez les

plantes, notamment à travers le maintien d'un rapport K/Na cytosolique élevé (Arbelet-Bonnin et al., 2019; Flowers and Colmer, 2008) (Chapitre 1, §2.2). Nous démontrons d'importantes variabilités spatio-temporelles de ces teneurs élémentaires (mg g^{-1}) au sein de chacune des espèces, qui permettent de suggérer la variabilité spatio-temporelle de leurs biodisponibilités dans le sol (mg g^{-1}). Néanmoins, nos résultats montrent peu de relations entre ces deux groupes de variables, quel que soit l'élément ou l'espèce considérée. Il est donc possible de suggérer que les formes biodisponibles mises en avant *via* notre méthodologie (échangeables et organiquement complexées) (Bell et al., 1991) ne reflètent pas l'entièreté des formes biodisponibles et/ou absorbées des éléments par les plantes. Les teneurs rapportées en Fe, Mn et Ni au sein du tanne de Dumbéa sont par exemple bien moindre que celles précédemment rapportées sur ce même tanne (à la même période de l'année) après une méthodologie de partitionnement des métaux (Marchand et al., 2012).

Nous montrons que de nombreuses autres propriétés édaphiques des habitats, liées entre elles (Grattan and Grieve, 1992; Hessini et al., 2013; Saidi et al., 2004), peuvent influencer les profils en minéraux des espèces : comme la salinité, la texture, l'humidité ou encore le rapport $\text{NO}_3^-:\text{N}:\text{NH}_4^+:\text{N}$.

Une augmentation de la salinité édaphique des sols peut impacter la nutrition minérale des plantes par une augmentation de la force ionique du substrat et/ou par compétition entre les principaux ions nutritionnels et les ions salins (Grattan and Grieve, 1992). Nous suggérons de tels impacts chez *Salsola australis* et *Enchytraea tomentosa*. En effet, nous montrons que les teneurs en plusieurs éléments sont négativement corrélées à la salinité édaphique lors des suivi inter-site ou saisonniers. En revanche, nous montrons peu d'influence de la salinité sur la nutrition minérale de *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora* et *Atriplex jubata*. Ceci suggère que ces trois espèces sont bien adaptées à une nutrition en environnements salins et variables, à l'instar de nombreuses halophytes (Grattan and Grieve, 1992). De plus, chez *Enchytraea tomentosa*, *Sarcocornia quinqueflora* et *Atriplex jubata*, une relation positive entre certaines teneurs élémentaires et l'humidité du sol, suggère un impact positif de l'humidification du substrat sur leur nutrition minérale. Ceci peut avoir lieu lors de phénomènes d'immersions par les marées ou bien lors de pluies (dont les variations saisonnières sont importantes), qui pourraient respectivement soit saler soit dessaler le substrat, en plus de l'humidifier et d'y apporter des nutriments.

La texture du sol est également d'une importance capitale pour la nutrition des plantes, par son influence sur les caractéristiques salines et hydriques des sols (Ventura et al., 2015), mais également sur ses caractéristiques de fertilité comme la capacité d'échange cationique (CEC) ou la biodisponibilité des éléments nutritifs (COMIFER, 1995; Jones and Olson-Rutz, 2017; Pathak and Rao, 1998; Saidi et al., 2008). Nous avons précédemment montré que la majorité des tannes et des sites à *Enchytraea tomentosa*, dont la texture est fine (dominance de limon, puis d'argile) ont une CEC supérieure à $15 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$ (à l'exception de toutes les locations situées à FAO, Franko ou Ouano). Au-dessus de ce seuil, les sols ont généralement une capacité élevée à contenir et délivrer les

cations nutritifs (Jones and Olson-Rutz, 2017). À l'inverse la majorité des arénosols à *Atriplex jubata* et *Salsola australis*, à texture grossière (dominance de sable) ont des CEC inférieures à ce seuil (Chapitre 2, Partie 1, §3). Ceci suggère des exigences nutritionnelles différentes entre les espèces. Toutefois les importantes variabilités démontrées par nos résultats, suggèrent également la plasticité des espèces à ces propriétés édaphiques. Ils informent également sur les variations de texture déterminant certaines de leurs « qualités » élémentaires.

Le rapport NO_3^- -N: NH_4^+ -N du sol est une autre caractéristique distinctive des différents habitats. Celui-ci montre des valeurs croissantes selon la séquence suivante : tannes < abords de tannes (Franko 1, FAO 1, Port Ouenghi 1, Ouano 1, Bourake Ouest, Bourake Est, Bourake Nord 2) < arénosols (îlot Mathieu et îlot Ducos). Ainsi, nous avons suggéré l'existence d'une nutrition azotée principalement sous forme d' NH_4^+ -N chez *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora* et *Enchyalaena tomentosa*, et principalement sous forme d' NO_3^- -N chez *Atriplex jubata* et *Salsola australis* (Chapitre 2, Partie 1, §4). Dans cette partie nous montrons que ses quelques variabilités peuvent influencer la nutrition minérale des espèces. Nous pouvons suggérer un possible impact nutritionnel sur les espèces dès lors que ce rapport tend à s'éloigner des rapports moyens respectifs de leur niche écologique (et donc supposés préférentiels). La baisse des teneurs en Na dans les tissus de *Suaeda maritima*, et *Sarcocornia quinqueflora* avec l'augmentation du rapport NO_3^- -N: NH_4^+ -N pourrait par exemple refléter l'importance de la forme de nutrition azotée sur leur stratégie de séquestration de sel, puisque nous savons qu'il s'agit du principal moyen d'ajustement osmotique des espèces halophytes au sein de leur famille végétale (Flowers and Colmer, 2008; Glenn and O'Leary, 1984; Ventura and Sagi, 2013).

4.2.2. Acides gras

Les profils en acide gras des espèces dépendent eux aussi de nombreux facteurs spécifiques des environnements et des espèces. Leurs variations peuvent renseigner sur la variabilité de l'adaptation physiologique des espèces à l'environnement, mais aussi sur la variabilité de leur « qualité » nutritionnelle. Nous montrons l'influence de la salinité, de la texture, de l'humidité et du rapport NO_3^- -N: NH_4^+ -N des habitats sur ces variations ainsi que celle du stade phénologique des individus.

Le métabolisme des acides gras structuraux est par exemple un déterminant important de la tolérance au sel chez les plantes, par son influence sur la fluidité et la perméabilité sélective des membranes cellulaires. La diminution de ces dernières est associée à une augmentation du degré d'insaturation des acides gras (augmentation « qualité » en acides gras polyinsaturés totaux) et à une augmentation de la proportion d'acide linoléique (18:2n-6) par rapport à celle de l'acide α -linolénique (18:3n-3) (diminution de la « qualité » en acides gras polyinsaturés oméga 3) (Ivanova et al., 2006; Sui and Han, 2014; Tsydendambaev et al., 2013 ; Zarrouk and Cherif, 1983). Ces modulations salinité-dépendantes (Ivanova et al., 2006) sont largement connues pour participer à la valeur nutritionnelle des tissus halophytes, notamment au sein des genres *Atriplex* (Yepes et al., 2018)

Suaeda (Sui and Han, 2014; Tsydendambaev et al., 2013) et *Salicornia / Sarcocornia* (Ventura et al., 2011)(Chapitre 1, §2.6). Nous montrons ici que la salinité du sol peut influencer le profil en acides gras de *Sarcocornia quinqueflora* par ses variations spatiales et temporelles et celui de *Salsola australis* par ses variations temporelles. En effet il semble exister une relation négative entre la salinité du sol et la « qualité » en omégas 3 chez *Sarcocornia quinqueflora*, lors des deux suivis. Nous montrons également une relation positive entre l'humidité du sol et sa « qualité » en acide gras polyinsaturés (totaux et oméga 3) lors des deux suivis. À l'inverse, chez *Salsola australis*, nous montrons une relation positive entre la salinité et les « qualités » en acide gras polyinsaturés (totaux et/ou oméga 3) lors du suivi temporel, à l'inverse de l'humidité. Ces résultats informent sur les variations de salinité édaphique déterminant certaines « qualités » en acides gras, chez ces espèces. Toutefois, ils ne nous permettent pas de suggérer une capacité d'adaptation de leurs acides gras à la salinité. En effet, ils ne permettent pas de définir de lien entre la salinité et leur effet sur la fluidité/perméabilité membranaire. De plus, nous ne connaissons pas la part d'acides gras structuraux concernée par de telles variations.

Par ailleurs, nous suggérons une influence de la texture du sol sur les profils en acides gras des espèces. Celle-ci pourrait être liée à son influence sur les propriétés de rétention d'eau du sol (en lien direct avec plusieurs paramètres comme la salinité ou la fertilité). Nous mettons principalement en avant cette influence à travers les variabilités spatiales de texture, puisque celle-ci est très peu variable d'un mois à l'autre à Ouano. Nous montrons une diminution des « qualités » en acides gras polyinsaturés et/ou en oméga 3 chez *Suaeda maritima*, *Enchytraea tomentosa*, *Atriplex jubata* et *Salsola australis*, avec l'augmentation de la texture fine du sol, à l'inverse de l'augmentation de la qualité en oméga 3 chez *Sarcocornia quinqueflora* avec l'augmentation de la texture fine du sol. Ces résultats informent sur les variations de texture édaphique déterminant certaines « qualités » en acides gras chez ces espèces. Ils permettent également de suggérer que les deux groupes d'espèces possèdent différentes stratégies d'adaptation des acides gras aux textures/propriétés hydriques de leur sol. Contrairement à *Sarcocornia quinqueflora* qui est strictement inféodée aux tannes, les quatre autres espèces peuvent se retrouver occasionnellement (*Enchytraea tomentosa* et *Suaeda maritima*) ou strictement (*Atriplex jubata* et *Salsola australis*) sur des substrats beaucoup plus sableux (bordures de tannes plus sableux et/ou arénosols) (Chapitre 2, Partie 1, §4). La capacité d'acclimatation/d'adaptation à de plus grandes proportions de sable dans le sol (et donc à sa rétention d'eau plus faible) pourrait donc être plus large chez *Suaeda maritima*, *Enchytraea tomentosa*, *Atriplex jubata* et *Salsola australis* que chez *Sarcocornia quinqueflora*.

Concernant le rapport $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+:\text{N}$ du sol, nous montrons lors du suivi inter-sites, qu'il est négativement corrélé à la qualité en acide gras polyinsaturés et oméga 3 chez *Enchytraea tomentosa*, tandis qu'il y est positivement corrélé chez *Atriplex jubata* et *Salsola australis*. Ces résultats informent sur les variations de forme azotée déterminant certaines « qualités » en acides gras chez ces espèces. Toutefois, ils ne nous permettent pas de suggérer de lien entre le métabolisme azoté et

profils en acides gras. Des études complémentaires ciblant les variations d'absorption et d'assimilation des formes NO_3^- -N et NH_4^+ -N sont nécessaires. Nous savons néanmoins que la nutrition azotée chez les halophytes peut avoir une influence sur certaines stratégies de tolérance au sel (Hessini et al., 2009; Hessini et al., 2013; Song et al., 2006; Ushakova et al., 2006) et peut agir de pair avec les modulations salinité-dépendantes des acides gras structuraux.

Par ailleurs, les variabilités temporelles des profils en acides gras des espèces peuvent également dépendre des réserves allouées aux différents tissus selon leurs différents stades phénologiques. Ceci est suggéré chez *Suaeda maritima*, puisque les prélèvements de mai et de juillet, discriminés des 2 autres mois par les profils en acides gras (plus hauts rapports PUFA:SFA), ont concerné des individus au stade végétatif tandis que ceux d'octobre et de janvier correspondaient à des individus au stade de fructification. Chez *Sarcocornia quinqueflora* les prélèvements de mai et de juillet ont également concerné des individus au stade végétatif, tout comme celui d'octobre, tandis que celui de janvier correspondait à des individus au stade de fructification. Ce dernier prélèvement se distingue des autres par l'observation de plus hauts rapports n-6:n-3, qui peuvent s'expliquer par la persistance de graines sur les tiges que nous avons analysées (celles-ci sont plus riches en acide linoléique oméga 6 selon nos données support). Chez *Enchylaena tomentosa*, notre étude temporelle ne permet pas de discriminer de stade phénologique par rapport aux profils en acides gras des individus puisque la période de fructification de l'espèce s'étale de début mars à fin avril. Chez *Atriplex jubata*, il est également difficile de discriminer de stade phénologique par rapport aux profils en acides gras puisque nos observations montrent que cette espèce fructifie tout au long de l'année. Enfin, chez *Salsola australis* cette discrimination est également difficile car les prélèvements n'ont concerné que de jeunes plants non matures (seul stade comestible) de l'espèce.

Références

- Al-Tohamy, R., Ali, S. S., Saad-Allah, K., Fareed, M., Ali, A., El-Badry, A., El-Zawawy, N. A., et al., 2018. Phytochemical analysis and assessment of antioxidant and antimicrobial activities of some medicinal plant species from Egyptian flora. *Journal of Applied Biomedicine*, **16**(4), 289–300. DOI: 10.1016/j.jab.2018.08.001
- Arbelet-Bonnin, D., Ben-Hamed-Louati, I., Laurenti, P., Abdelly, C., Ben-Hamed, K., and Bouteau, F., 2019. *Cakile maritima*, a promising model for halophyte studies and a putative cash crop for saline agriculture. *Advances in Agronomy*, **155**, 45–78. DOI: 10.1016/bs.agron.2019.01.003
- Centofanti, T., and Banuelos, G., 2015. Evaluation of the halophyte *Salsola soda* as an alternative crop for saline soils high in selenium and boron. *Journal of environmental management*, **157**, 96–102. DOI: 10.1016/j.jenvman.2015.04.005
- COMIFER, 1995. *Aide au diagnostic et à la prescription de la fertilisation phosphatée et potassique des grandes cultures*. France Agricole. Retrieved from <https://comifer.asso.fr/fr/publications.html>
- CPS, 2006. *Pacific Islands food leaflets*. Noumea: Secretariat of the Pacific Community. Retrieved from http://www.spc.int/DigitalLibrary/Doc/PHD/NCD/Risk_Factor/Nutrition/Nutrition_for_General_Public/37138_200_6_Pacific_Islands_food_leaflets.pdf
- Dignan, C., Burlingame, B., Kumar, S., and Aalbersberg, W., 2004. *The Pacific Islands food composition tables* (2nd ed.). Rome: FAO Publication. Retrieved from <http://www.fao.org/3/y5432e/y5432e00.htm>
- Duke, N. C., Ball, M. C., and Ellison, J. C., 1998. Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **7**(1), 22–47. DOI: 10.2307/2997695

- Duke, N., Mackenzie, J., and Wood, A., 2010. *Tidal Wetland Flora of New Caledonia*. Uniques project N°16059. Nouméa.
- EFSA, 2008. Safety of aluminium from dietary intake - Scientific Opinion of the Panel on Food Additives, Flavourings, Processing Aids and Food Contact Materials (AFC). *EFSA Journal*, **6**(7), 754. John Wiley & Sons, Ltd. DOI: <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2008.754>
- FAO-WHO., 2010. *Fats and fatty acids in human nutrition. Report of an expert consultation*. Joint FAO/WHO expert consultation, Geneva, Switzerland, 10-14 november 2008. World Health Organization: Geneva, Switzerland. E-ISBN: ISBN 978-92-5-106733-8
- Flowers, T. J., and Colmer, T. D., 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist*, **179**(4), 945–963. DOI: [10.1111/j.1469-8137.2008.02531.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02531.x)
- Folch, J., Lees, M., and Sloane Stanley, G. H., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *The Journal of biological chemistry*, **226**(1), 497–509. DOI: [10.3989/scimar.2005.69n187](https://doi.org/10.3989/scimar.2005.69n187)
- Gebauer, S. K., Psota, T. L., Harris, W. S., and Kris-Etherton, P. M., 2006. n-3 Fatty acid dietary recommendations and food sources to achieve essentiality and cardiovascular benefits. *American Journal of Clinical Nutrition*, **83**(6), 1526–1535. DOI: [10.1093/ajcn/83.6.1526s](https://doi.org/10.1093/ajcn/83.6.1526s)
- Ghasemidehkordi, B., Nazem, H., Malekirad, A. A., Fazilati, M., Salavati, H., and Rezaei, M., 2018. Human health risk assessment of aluminium via consumption of contaminated vegetables. *Quality Assurance and Safety of Crops and Foods*, **10**(2), 115–123. DOI: [10.3920/QAS2017.1101](https://doi.org/10.3920/QAS2017.1101)
- Glenn, E. P., and O’Leary, J. W., 1984. Relationship between salt accumulation and water content of dicotyledonous halophytes. *Plant, Cell & Environment*, **7**(4), 253–261. DOI: [10.1111/1365-3040.ep11589448](https://doi.org/10.1111/1365-3040.ep11589448)
- Le Grand, F., 2010, May. *Study of the relationships between membrane lipid compositions and cell functions: Case of hemocytes of bivalves affected by disseminated neoplasia*. Université de Bretagne occidentale. Retrieved from <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00684750>
- Grattan, S. R., and Grieve, C. M., 1992. Mineral element acquisition and growth response of plants grown in saline environments. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **38**(4), 275–300. DOI: [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(92\)90151-Z](https://doi.org/10.1016/0167-8809(92)90151-Z)
- Guil-Guerrero, J. L., and Rodríguez-García, I., 1999. Lipids classes, fatty acids and carotenes of the leaves of six edible wild plants. *European Food Research and Technology*, **209**(5), 313–316. DOI: [10.1007/s002170050501](https://doi.org/10.1007/s002170050501)
- Hardisson, A., Revert, C., González-Weller, D., Gutiérrez, A., Paz, S., and Rubio, C., 2017. Aluminium Exposure Through the Diet. *HSAO Journal of Food Science and Nutrition*, **3**, 1–10. DOI: [10.24966/FSN-0176/100019](https://doi.org/10.24966/FSN-0176/100019)
- Hessini, K., Gandour, M., Megdich, W., Soltani, A., and Abdely, C., 2009. How Does Ammonium Nutrition Influence Salt Tolerance in Spartina alterniflora Loisel? *Salinity and Water Stress, Tasks for Vegetation Sciences*. Springer: Dordrecht, Netherlands. DOI: [10.1007/978-1-4020-9065-3_10](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9065-3_10)
- Hessini, K., Hamed, K. Ben, Gandour, M., Mejri, M., Abdelly, C., and Cruz, C., 2013. Ammonium nutrition in the halophyte Spartina alterniflora under salt stress: Evidence for a priming effect of ammonium? *Plant and Soil*, **370**(1–2), 163–173. DOI: [10.1007/s11104-013-1616-1](https://doi.org/10.1007/s11104-013-1616-1)
- Ivanova, A., Nechev, J., and Stefanov, K., 2006. Effect of soil salinity on the lipid composition of halophyte plants from the sand bar of Pomorie. *General and Applied Plant Physiology*, **33**, 125–130.
- Jones, C., and Olson-Rutz, K., 2017. *Plant Nutrition and Soil Fertility*. Montana State University.
- Kotchen, T. A., Cowley, A. W., and Frohlich, E. D., 2013. Salt in Health and Disease - A Delicate Balance. *New England Journal of Medicine*, **368**(13), 1229–1237. DOI: [10.1056/nejmra1212606](https://doi.org/10.1056/nejmra1212606)
- Kovács, B., Gyôri, Z., Prokisch, J., Loch, J., and Dániel, P., 1996. A study of plant sample preparation and inductively coupled plasma emission spectrometry parameters. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **27**(5–8), 1177–1198. Taylor & Francis. DOI: [10.1080/00103629609369625](https://doi.org/10.1080/00103629609369625)
- Ksouri, R., Ksouri, W. M., Jallali, I., Debez, A., Magné, C., Hiroko, I., and Abdelly, C., 2012. Medicinal halophytes: Potent source of health promoting biomolecules with medical, nutraceutical and food applications. *Critical Reviews in Biotechnology*, **32**(4), 289–326. DOI: [10.3109/07388551.2011.630647](https://doi.org/10.3109/07388551.2011.630647)
- Lyons, G., 2018. *Tackling NCDs from the ground up: Nutritious leafy vegetables to improve nutrition security on Pacific atolls*. University of Adelaide. DOI: [10.13140/RG.2.2.30021.29928](https://doi.org/10.13140/RG.2.2.30021.29928)

- Marchand, C., Fernandez, J. M., Moreton, B., Landi, L., Lallier-Vergès, E., and Baltzer, F., 2012. The partitioning of transitional metals (Fe, Mn, Ni, Cr) in mangrove sediments downstream of a ferralitized ultramafic watershed (New Caledonia). *Chemical Geology*, **300–301**, 70–80. DOI: 10.1016/j.chemgeo.2012.01.018
- Müller, M., Anke, M., and Illing-Günther, H., 1998. Aluminium in foodstuffs. *Food Chemistry*, **61**(4), 419–428. DOI: 10.1016/S0308-8146(97)00085-X
- NAM, 1997. *Dietary Reference Intakes for Calcium, Phosphorus, Magnesium, Vitamin D, and Fluoride*. Washington, DC: The National Academies Press. DOI: 10.17226/5776
- NAM, 2001. *Dietary Reference Intakes for Vitamin A, Vitamin K, Arsenic, Boron, Chromium, Copper, Iodine, Iron, Manganese, Molybdenum, Nickel, Silicon, Vanadium, and Zinc*. Washington, DC: The National Academies Press. DOI: 10.17226/10026
- NAM, 2005a. *Dietary Reference Intakes for Water, Potassium, Sodium, Chloride, and Sulfate*. Washington, DC: The National Academies Press. DOI: 10.17226/10925
- NAM, 2005b. *Dietary Reference Intakes for Energy, Carbohydrate, Fiber, Fat, Fatty Acids, Cholesterol, Protein, and Amino Acids*. Washington, DC: The National Academies Press. DOI: 10.17226/10490
- NAM, 2019. *Dietary Reference Intakes for Sodium and Potassium*. Washington, DC: The National Academies Press. DOI: 10.17226/25353
- NHMRC, 1991. *Recommended dietary intakes for use in Australia / National Health and Medical Research Council*. Canberra: Australian Government Publishing Service.
- Norman, H. C., Duncan, E. G., and Masters, D. G., 2019. Halophytic shrubs accumulate minerals associated with antioxidant pathways. *Grass and Forage Science*, **74**(3), 345–355. DOI: 10.1111/gfs.12434
- Panta, S., Flowers, T., Lane, P., Doyle, R., Haros, G., and Shabala, S., 2014. Halophyte agriculture: Success stories. *Environmental and Experimental Botany*, **107**, 71–83. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.05.006>
- Pathak, H., and Rao, D. L. N., 1998. Carbon and nitrogen mineralization from added organic matter in saline and alkali soils. *Soil Biology and Biochemistry*, **30**(6), 695–702. DOI: 10.1016/S0038-0717(97)00208-3
- Pennington, J. A. T., 1988. Aluminium Content of Foods and Diets. *Food Additives and Contaminants*, **5**(2), 161–232. DOI: 10.1080/02652038809373696
- Petropoulos, S. A., Karkanis, A., Martins, N., and Ferreira, I. C. F. R., 2018. Edible halophytes of the Mediterranean basin: Potential candidates for novel food products. *Trends in Food Science and Technology*, **74**, 69–84. DOI: 10.1016/j.tifs.2018.02.006
- Revell, D. K., Norman, H. C., Vercoe, P. E., Phillips, N., Toovey, A., Bickell, S., Hulm, E., et al., 2013. Australian perennial shrub species add value to the feed base of grazing livestock in low- to medium-rainfall zones. *Animal Production Science*, **53**(11), 1221–1230. DOI: 10.1071/AN13238
- Rose, M., Baxter, M., Brereton, N., and Baskaran, C., 2010. Dietary exposure to metals and other elements in the 2006 UK total diet study and some trends over the last 30 years. *Food Additives and Contaminants - Part A Chemistry, Analysis, Control, Exposure and Risk Assessment*, **27**(10), 1380–1404. DOI: 10.1080/19440049.2010.496794
- Rozema, J., and Flowers, T., 2008. Ecology: Crops for a salinized world. *Science*, **322**(5907), 1478–1480. DOI: 10.1126/science.1168572
- Ryckebosch, E., Muylaert, K., Eeckhout, M., Ruyssen, T., and Fouquet, I., 2011. Influence of drying and storage on lipid and carotenoid stability of the Microalga *Phaeodactylum tricornutum*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **59**(20), 11063–11069. DOI: 10.1021/jf2025456
- Saidi, D., Bissonnais, Y. Le, Duval, O., and Tessier, Y. D. D., 2008. Estimation et signification de la capacité d'échange cationique des sols salés du Cheliff (Algérie). *Etude et Gestion des Sols*, **15**(4), 241–253.
- Saidi, D., Le Bissonnais, Y., Duval, O., Youcef, D., and Halitim, A., 2004. Effet du Sodium échangeable et de la concentration saline sur les propriétés physiques des sols de la plaine de Cheliff (Algérie). *Etude et Gestion des Sols*, **11**(2), 137–148.
- Simopoulos, A. P., 2004. Omega-3 fatty acids and antioxidants in edible wild plants. *Biological Research*, **37**(2), 263–277. DOI: 10.4067/S0716-97602004000200013
- Song, J., Ding, X., Feng, G., and Zhang, F., 2006. Nutritional and osmotic roles of nitrate in a euhalophyte and a xerophyte

- in saline conditions. *New Phytologist*, **171**(2), 357–366. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01748.x
- Song, J., and Wang, B., 2015. Using euhalophytes to understand salt tolerance and to develop saline agriculture: *Suaeda salsa* As a promising model. *Annals of Botany*, **115**(3), 541–553. DOI: 10.1093/aob/mcu194
- Sui, N., and Han, G., 2014. Increases of Unsaturated Fatty Acids in Membrane Lipids Protects Photosystem II from Photoinhibition under Salinity in Different Halophytes. *Journal of Agricultural Science*, **48**, 623–629. DOI: 10.5539/jas.v6n12p251
- Sui, N., Li, M., Li, K., Song, J., and Wang, B. S., 2010. Increase in unsaturated fatty acids in membrane lipids of *Suaeda salsa* L. enhances protection of photosystem II under high salinity. *Photosynthetica*, **48**, 623–629. DOI: 10.1007/s11099-010-0080-x
- Tsydendambaev, V. D., Ivanova, T. V., Khalilova, L. A., Kurkova, E. B., Myasoedov, N. A., and Balnokin, Y. V., 2013. Fatty acid composition of lipids in vegetative organs of the halophyte *Suaeda altissima* under different levels of salinity. *Russian Journal of Plant Physiology*, **60**, 661–671. DOI: 10.1134/S1021443713050142
- Ushakova, S. A., Kovaleva, N. P., Tikhomirova, N. A., Gribovskaya, I. V., and Kolmakova, A. A., 2006. Effect of photosynthetically active radiation, salinization, and type of nitrogen nutrition on growth of *Salicornia europaea* plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, **53**, 785–792. DOI: 10.1134/S1021443706060094
- Ventura, Y., Eshel, A., Pasternak, D., and Sagi, M., 2015. The development of halophyte-based agriculture: Past and present. *Annals of Botany*, **115**(3), 529–540. DOI: 10.1093/aob/mcu173
- Ventura, Y., and Sagi, M., 2013. Halophyte crop cultivation: The case for salicornia and sarcocornia. *Environmental and Experimental Botany*, **92**, 144–153. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2012.07.010
- Ventura, Y., Wuddineh, W. A., Myrzabayeva, M., Alikulov, Z., Khozin-Goldberg, I., Shpigel, M., Samocha, T. M., et al., 2011. Effect of seawater concentration on the productivity and nutritional value of annual *Salicornia* and perennial *Sarcocornia* halophytes as leafy vegetable crops. *Scientia Horticulturae*, **128**(3), 189–196. DOI: 10.1016/j.scienta.2011.02.001
- Wijendran, V., and Hayes, K. C., 2004. Dietary n-6 and n-3 fatty acid balance and cardiovascular health. *Annual Review of Nutrition*, **24**, 597–615. DOI: 10.1146/annurev.nutr.24.012003.132106
- Yepes, L., Chelbi, N., Vivo, J. M., Franco, M., Agudelo, A., Carvajal, M., and Martínez-Ballesta, M. del C., 2018. Analysis of physiological traits in the response of Chenopodiaceae, Amaranthaceae, and Brassicaceae plants to salinity stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, **132**, 145–155. DOI: 10.1016/j.plaphy.2018.08.040
- Zarrouk, M., and Cherif, A., 1983. Teneur en lipides de halophytes et resistance au sel Lipid Contents of Halophytic Plants and Salt-resistance. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, **112**(4), 373–380. DOI: 10.1016/s0044-328x(83)80054-3
- Zhang, J. L., and Shi, H., 2013. Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance. *Photosynthesis Research*, **115**(1), 1–22. DOI: 10.1007/s11120-013-9813-6

Conclusion et perspectives du chapitre

Partie 1

Le présent chapitre a mis en lumière différentes relations spatio-temporelles entre les caractéristiques édaphiques du milieu et la composition de cinq plantes halophytes candidates à l'agriculture biosaline en Nouvelle-Calédonie : *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Enchytraea tomentosa*, *Atriplex jubata* et *Salsola australis*. Ceci a permis de souligner les niches écologiques de chacune de ces espèces, mais également les caractéristiques à privilégier pour assurer leur qualité nutritionnelle en éléments et acides gras essentiels pour l'Homme.

Dans la première partie, nous avons apprécié les variabilités spatio-temporelles de plusieurs ensembles de facteurs édaphiques, influençant la fertilité du milieu pour les espèces. Nous expliquons comment la position sur l'estran, les marées, ou encore la température, sécheresses et pluies saisonnières peuvent influencer ces caractéristiques par des phénomènes de salinisation, humidification, évaporation ou lixiviation dans le sol qui varient notamment selon sa texture. Il ressort globalement de ces résultats que *Suaeda maritima* et *Sarcocornia quinqueflora* ont une niche écologique proche, puisque nous les retrouvons le plus fréquemment sur des sols typiques de tannes qui ont une fraction fine importante, une salinité modérée à extrême ($EC_{25^\circ C} = \sim 4-16 \text{ dS m}^{-1}$), une capacité de rétention en eau élevée, une CEC supérieure ou égale à $\sim 15 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$, un rapport $\text{NO}_3^- \text{-N} : \text{NH}_4^+ \text{-N}$ très bas ($\leq 25:75$) et un contenu en P allant de $\sim 30-75 \text{ ppm}$. *Suaeda maritima* a néanmoins une niche écologique plus large puisque nous la retrouvons également sur des substrats plus sableux, plus secs et moins salins, comme les arénosols typiques hébergeant *Atriplex jubata* et *Salsola australis* tel que le démontre le site de Moindou. Ces deux dernières espèces sont retrouvées principalement sur ces sols de plage qui ont une fraction grossière importante ($\geq 95\%$), une faible salinité ($EC_{25^\circ C} = \sim 0.2-1 \text{ dS m}^{-1}$), une faible capacité de rétention en eau, une faible CEC (CEC = $\sim 2-4 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$), un rapport $\text{NO}_3^- \text{-N} : \text{NH}_4^+ \text{-N}$ élevé ($\geq 50:50$) et des teneurs en P inférieures à $\sim 15 \text{ ppm}$. Elles tolèrent également des caractéristiques de sol intermédiaires entre les arénosols et les tannes comme le démontrent tous les sites de Bourake, plus riches en fraction fine et dont la CEC est bien plus importante (CEC = $\sim 18-25 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$). Elles sont également retrouvées sur des « arénosols bruns » comme le démontrent les sites des îlots Ducos et Mathieu, qui sont également bien plus riches en cations nutritifs (CEC = $\sim 13-15 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$). *Enchytraea tomentosa* est, quant à elle, retrouvée principalement aux abords des tannes, qui ont une fraction fine importante mais plus de sable que les tannes, une salinité faible à modérée ($EC_{25^\circ C} = \sim 0.5-2.8 \text{ dS m}^{-1}$), une capacité de rétention en eau modérée, une CEC $\geq \sim 15 \text{ cmol}^{(+)} \text{ kg}^{-1}$, un faible rapport $\text{NO}_3^- \text{-N} : \text{NH}_4^+ \text{-N}$ ($25:75 - 50:50$) et un contenu en P allant de $\sim 15-60 \text{ ppm}$. Malgré tout, à l'instar de *Suaeda maritima*, nous la retrouvons également sur les arénosols typiques à *Salsola australis* et *Atriplex jubata*, comme le démontre le site de Moindou. De tels résultats ont vocation à être utilisés pour de futurs essais expérimentaux

d'agriculture biosaline *in situ*, puisqu'ils nous informent sur les différents types de sol associées à la viabilité de chaque espèce.

Partie 2

Dans une seconde partie, nous nous sommes intéressés à la relation entre ces variabilités environnementales et les compositions des espèces en minéraux et en acides gras. Ainsi, les différents types de sol de la première partie ont également pu être associées à ces « qualités » biochimiques. Globalement, ces résultats montrent peu de relations entre les teneurs élémentaires des plantes d'intérêt et la biodisponibilité relative des éléments dans leur sol. Toutefois, nous suggérons la possibilité d'une relation négative entre la salinité et la teneur en minéraux de *Salsola australis* et *Enchytraea tomentosa*. À l'inverse, la salinité ne semble avoir que peu d'influence sur la nutrition minérale de *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora* et *Atriplex jubata*. Nous suggérons également que l'humidification du sol peut faciliter la nutrition minérale de *Sarcocornia quinqueflora* et *Atriplex jubata*, par un enrichissement nutritionnel apporté par les marées ou les pluies. Nous suggérons que la texture du sol a également une influence majeure sur la nutrition de ces plantes, puisque qu'elle est un déterminant des caractéristiques physico-chimiques du sol. À ce titre, nous montrons que les teneurs élémentaires de *Sarcocornia quinqueflora*, *Suaeda maritima* et *Salsola australis* peuvent être corrélées positivement aux proportions de texture fine du sol (argile ou limon) et négativement aux proportions de sables à l'inverse de celles d'*Enchytraea tomentosa* et *Atriplex jubata*. Enfin, nous montrons que le rapport NO_3^- -N: NH_4^+ -N du sol est également important pour la nutrition minérale des espèces. Nous suggérons que la nutrition minérale des espèces peut être impactée dès lors que ce rapport tend à s'éloigner des rapports moyens respectifs de leur niche écologique.

Par ailleurs, nous montrons que les profils en acides gras des espèces peuvent également être influencés par plusieurs déterminants environnementaux comme la salinité/humidité, la texture ou le rapport NO_3^- -N: NH_4^+ -N du sol, mais aussi par des déterminants biologiques, comme le stade phénologique des espèces. À ce titre nous montrons qu'il existe une relation négative entre la salinité du sol et la « qualité » en acides gras polyinsaturés (totaux et/ou oméga 3) chez *Sarcocornia quinqueflora*, tandis qu'une relation inverse existe chez *Salsola australis*. Concernant la texture, nous suggérons que les espèces possèdent différentes stratégies d'adaptation des acides gras aux textures/propriétés hydriques de leur sol. Nous montrons une diminution des « qualités » en acides gras polyinsaturés (totaux et/ou en oméga 3) chez *Suaeda maritima*, *Enchytraea tomentosa*, *Atriplex jubata* et *Salsola australis*, avec l'augmentation de la texture fine du sol. À l'inverse nous montrons une augmentation de la qualité en oméga 3 chez *Sarcocornia quinqueflora* avec l'augmentation de la texture fine du sol. Concernant le rapport NO_3^- -N: NH_4^+ -N du sol, nous montrons, sa corrélation négative avec la qualité en acide gras polyinsaturés (totaux et oméga 3) chez *Enchytraea tomentosa*, tandis qu'une relation inverse existe chez *Atriplex jubata* et *Salsola australis*. Concernant les stades

phénologiques, nous montrons qu'ils peuvent être un déterminant des profils en acides gras chez *Suaeda maritima* et *Sarcocornia quinqueflora*. Ces 2 espèces montrent de plus hautes « qualités » en acides gras polyinsaturés totaux lorsqu'elles sont au stade végétatif, tandis que *Sarcocornia quinqueflora* montre une diminution de sa qualité en oméga 3 lors de son stade de fructification (en raison de la persistance des graines sur les tiges).

Enfin dans cette seconde partie nous avons également comparé compositions moyennes en minéraux et en acides gras de chacune des espèces avec celles de différents légumes feuilles consommés. Nous les avons également comparées avec les prises diététiques journalières (AI ou RDA) et les prises maximales journalières (UL) recommandées par la National Academy of Medicine des États-Unis. Nous montrons que les feuilles ou tiges des cinq espèces ont une composition en éléments essentiels majeurs (Ca, K, Mg) comparable à celle retrouvée dans plusieurs légumes-feuilles riches en minéraux du Pacifique Sud. Pour toutes les espèces, nous montrons également qu'une prise fraîche de 100 g peut participer de façon intéressante aux AI ou RDA recommandés pour plusieurs éléments essentiels (Ca, K, Mg, Na, P, Fe, Zn, Cu et Mo). Nous montrons également que selon le site de collecte, les teneurs en Ni des espèces peuvent dépasser certaines UL. Par ailleurs, nous montrons que les feuilles ou tiges des cinq espèces ont une teneur en oméga 3 comparable (voire supérieure) à celle retrouvée dans plusieurs légumes-feuilles considérés comme riches en oméga 3. Pour toutes les espèces, nous montrons enfin qu'une prise fraîche de 100 g peut participer de façon intéressante aux AI recommandés pour l'acide α -linolénique. Ces espèces sont ainsi de potentiels légumes-feuilles à préconiser pour leur valeur fonctionnelle en oméga 3.

Perspectives

Ces résultats suggèrent que les cinq espèces ont des réponses écophysiologiques bien différentes à leur milieu de vie. Dans une perspective agronomique, ils pourront être utilisés pour la sélection de niches écologiques et d'écotypes, mais également pour l'anticipation de contraintes présentes au sein de futurs agrosystèmes potentiels. Toutefois ces sélections requierent également de mieux connaître les besoins fonctionnels de ces espèces, par la mise en place d'études *ex situ*. Dans cet objectif, nous explorons ci-après, la réponse écophysiologique des espèces à deux influences majeures de leur milieu de vie, la salinité et la forme de nutrition azotée. Nous présentons les résultats d'une expérimentation en serre, faisant varier ces facteurs à travers l'eau d'irrigation apportée aux espèces. Nous y sélectionnons plusieurs traitements combinés permettant de trouver un compromis entre leur croissance et composition fonctionnelle en termes d'acides gras et d'antioxydants.

Chapitre 3

Variabilité expérimentale de la croissance et de métabolites fonctionnels chez les halophytes *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Atriplex jubata*, *Salsola australis* et *Enchylaena tomentosa*, en lien avec la salinité et la forme de nutrition azotée dans leur irrigation

Ce troisième chapitre présente la variabilité expérimentale de la croissance et de la composition en métabolites fonctionnels chez cinq espèces halophytes d'intérêt pour l'agriculture biosaline en Nouvelle-Calédonie : *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Enchyalaena tomentosa*, *Atriplex jubata* and *Salsola australis*, en lien avec la salinité et la nutrition azotée apportée à leur milieu. Nous traitons cette question chez *Atriplex jubata* et *Sarcocornia quinqueflora* dans une première partie (question 2.2.a.) puis chez *Salsola australis*, *Suaeda maritima* et *Enchyalaena tomentosa*, dans une seconde partie (question 2.2.b). Cette séparation repose sur l'exploration d'une valeur fonctionnelle supplémentaire (antioxydante) au sein des 3 dernières espèces. Les deux parties sont rédigées sous forme d'articles scientifiques. Le premier est soumis auprès du journal *Scientia Horticulturae*, le second est publié au sein du journal *Agronomy*. Dans chacun nous explorons ces variabilités expérimentales (question 2.2.b) puis nous discriminons celles associées à leur optimisation (question 2.2.c). Enfin, nous apportons des éléments de réponses à ces variabilités, grâce à leur lien physiologique avec les paramètres modulés expérimentalement (question 2.1.d). Dans chaque partie et pour chacune des espèces, nous définissons, par ailleurs, la croissance et la valeur fonctionnelle moyenne de leurs parties comestibles en acides gras polyinsaturés et/ou en antioxydants (questions 1.2, 1.3 et 1.4).

Partie 1

Article

Effect of salinity and nitrogen form on growth and fatty acids in halophytes *Atriplex jubata* and *Sarcocornia quinqueflora* in a perspective of biosaline agriculture

Cassandre Certain^{1,2}, Luc Della Patrona¹, Peggy Gunkel-Grillon², Audrey Léopold³, Philippe Soudant⁴, Fabienne Le Grand⁴

¹ French Institute for Research in the Science of the Sea (IFREMER), Dept. Lagons Ecosyst & Sustainable Aquaculture, Ctr. Research and Development Institute (IRD), 101 Promenade Roger Laroque, BP 2059, 98 848 Noumea, New Caledonia, France; certaincassandra@gmail.com; luc.della.patrona@ifremer.fr

² Institute of exact and applied sciences (ISEA), University of New Caledonia, BPR4 98851 Noumea cedex, New Caledonia, France; peggy.GUNKEL-GRILLON@unc.nc

³ New Caledonian institute for agriculture research (IAC), 98 848 Noumea, New Caledonia, France.; leopold@iac.nc

⁴ Marine environmental science laboratory (LEMAR), UMR 6539 UBO/CNRS/IRD/IFREMER, European University Institute of the Sea (IUEM), Brest-Iroise Technopole, Dumont d'Urville street, 29280 Plouzané, France; soudant@univ-brest.fr; Fabienne.Legrand@univ-brest.fr

Corresponding author: Peggy Gunkel-Grillon peggy.gunkel-grillon@unc.nc, Tel.: +687 290 227

Funding: The investment and the operation of this work were financed by « l’Institut Français de Recherche pour l’Exploitation de la Mer »(IFREMER) [RESSAC 2017-2021] and by the government of New Caledonia (research grant). The APC was funded by IFREMER.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest. The funders had no role in the design of the study; in the collection, analyses, or interpretation of data; in the writing of the manuscript, or in the decision to publish the results.

Author Contributions: Conceptualization, L.D.P.; methodology, C.C., P.S. and F.L.G.; software, F.L.G.; validation, P.G.G., L.D.P., C.C., A.L. and P.S. ; formal analysis, C.C., A.L. and P.S. ; investigation, C.C. and L.D.P. ; resources, L.D.P. and P.G.G. ; data curation, P.G.G. and C.C. ; writing—original draft preparation, C.C. ; writing—review and editing, C.C., P.G.G., L.D.P., A.L. and P.S. ; visualization, C.C.; supervision, P.G.G. and L.D.P.; project administration, P.G.G. and L.D.P.; funding acquisition, L.D.P. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript

Acknowledgments: The authors thank M. Bideau Antoine for his technical assistance in the fatty acid evaluation in LIPIDOCEAN platform (UBO-CNRS-IRD-IFREMER), Brest, France (<https://www-iuem.univ-brest.fr/lemar/les-poles/lipidocean>). Thanks go to Ms. Jamet Léocadie for her technical assistance in the sample conditioning in ISO9001LAMA Plateforme (IRD), Noumea, New-Caledonia (France) (<https://imago.ird.fr/moyens-analytiques/noumea>). Thanks go to the municipality of Mont Dore, New Caledonia for the long-term provision of the experimental greenhouse in environment house of Mont Dore.

Highlights

Relative growth rate of *Atriplex jubata* can decrease at high salinity

Relative growth rate of *Sarcocornia quinqueflora* can increase at high salinity

At high salinity, fatty acid profile of *Sarcocornia quinqueflora* depends on N-nutrition

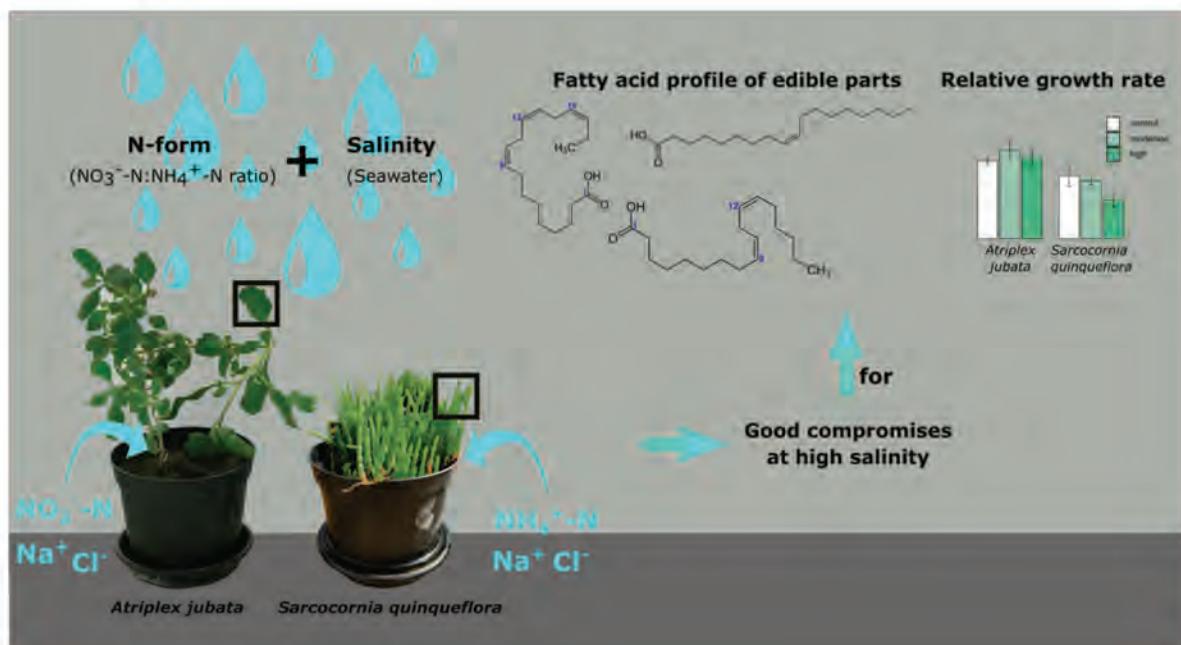
At high salinity, ammonium nutrition is recommended for *Sarcocornia quinqueflora*

At high salinity, nitrate nutrition is recommended for *Atriplex jubata*

Abstract : The global decrease of freshwaters and non-salinized lands around the world led to the development of saline crops worldwide. In New-Caledonia, two halophytes are candidates for saline crops, *Atriplex jubata* and *Sarcocornia quinqueflora*. Their success and quality depend yet on availabilities of salinity and essential nutrients in agrosystems. So, we investigated effects of three salinities *i.e.*, control moderate and high, and five nitrogen ratios *i.e.*, 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 or 0:100 NO_3^- -N: NH_4^+ -N ratio on their growth and functional value for fatty acids, trough relative growth rate (RGR), total fatty acid (TFA) content and fatty acid (FA) proportions. Results show that the growth and the leaf fatty acid profiles of species, emphasize their good potential to become functional saline crop products, based on comparison with other functional plants, dietetic recommendation, or functional indices. However, we report also that this depend on salinity, nitrogen supply or a combination of both. *Atriplex jubata* tolerates moderate salinity (60 mM NaCl equivalent) and high salinity (449 mM NaCl equivalent) combined with 100:0 N-ratio but its relative growth rate decreases at high salinity with 75:25 or 50:50 N-ratios. It uses then nitrate to maintain its relative growth rate at high salinity. *Sarcocornia quinqueflora* tolerates moderate (250 mM NaCl equivalent) and high (600 mM NaCl equivalent) salinities and its relative growth rate can increase with salinity depending on nutrition, confirming its true halophyte behavior. In addition, at high salinity, 0:100 N-ratio can increase the levels of unsaturated (PUFA) and omega 3 (n-3) fatty acids in leaves of *Sarcocornia quinqueflora*, which is beneficial for functional value. Its fatty acid quality tends then to be improved with ammonium nutrition. But, when ammonium is not predominant, a decrease of total fatty acids content and fatty acid quality can be observed at moderate or at high salinity. The absence of relationship between the relative growth rate of species and fatty acid composition demonstrates that salt-tolerance processes are not related to changes in structural fatty acid in both species. In a perspective of biosaline agriculture maximizing freshwater savings *i.e.*, at high salinity, we recommend a rich-nitrate nutrition for *Atriplex jubata* and a rich-ammonium nutrition for *Sarcocornia quinqueflora*.

Keywords: *Atriplex jubata*, *Sarcocornia quinqueflora*, halophytes, salt tolerance, nitrogen form, fatty acids.

Graphical abstract



1. Introduction

Salinization of land is a serious environmental problem limiting productivity and sustainability of crops worldwide (Carillo et al., 2011; Munns and Tester, 2008; Nikalje et al., 2018). Halophytes are cosmopolitan plants capable of ensuring their complete life cycle on soils where salinity reaches 200 mM NaCl or more (Flowers and Colmer, 2008 ; Duarte et al., 2014). To overcome salt and take advantage of it, they use complex and multigene salt tolerance process (Carillo et al., 2011; Flowers, 2004; Parida and Das, 2005; Zhang and Shi, 2013). Thus, promoting biosaline agriculture by cultivating halophytes appears as a judicious opportunity to valorize salted soils, save freshwater, and diversify food production.

Based on intra-genera potentials, two halophytes from *Amaranthaceae* family drew attention to test their saline crop potential in New Caledonia: *Atriplex jubata* S.Moore (1921) (endemic from New Caledonia) as saltbush forage and *Sarcocornia quinqueflora* (Bunge ex Ung.-Sternb.) A.J.Scott (1977) as vegetable. In fact, leaves of several *Sarcocornia* and *Salicornia* species or “samphires” can be used as an alternative source of omega-3 polyunsaturated fatty acids or of antioxidants for human consumption and are notably being grown for the USA and European fresh produce markets (Panta et al., 2014; Ventura et al., 2011). Besides, *Atriplex* species or “saltbushes” are have been the subject of numerous large-scale trials or commercial productions as forages to face to seasonal feed shortages limiting animal production in many parts of the world (Panta et al., 2014).

The domestication of wild halophytic plant species into viable crop have yet to be undertaken with studies on their biological variations *i.e.*, according to biological factors as genotype, organ and ontogeny and environmental factors as soil, salinity, water availability, temperature, or light intensity (Ivanova et al., 2009; Kim et al., 2009; Ksouri et al., 2012; Liu et al., 2002; Rozema and Flowers,

2008; Ventura et al., 2011). The primary reason for the changes in the biochemical composition of halophyte tissues is to combat salt stress, and results often to the qualitative improvement of the leafy vegetable product (Allakhverdiev et al., 1999; Ivanova et al., 2009; Maggio et al., 2011; Tsydendambaev et al., 2013). Notably, it is widely accepted that the modulation of fatty acid (FA) unsaturation level and of balance between linoleic acid (18:2n-6) and α -linolenic acid (18:3n-3) proportions in cell membranes participate to salt resistance in halophytes (Ivanova et al., 2006; Sui and Han, 2014; Tsydendambaev et al., 2013). Such changes interfere with ion uptake and sequestration, participate to prevention of photosynthetic damage and hinder loss of water, nutrient or osmolytes. Beyond salinity, the nutrition with an appropriate Nitrogen form is beneficial for halophyte plant growth and biochemical composition (Camalle et al., 2020; Fontana et al., 2006; Kudo and Fujiyama, 2010; Szalai et al., 2010). In high saline environments (≥ 500 mM NaCl equivalent), photosynthate biosynthesis is reduced, thus the type of transportable nitrogen compounds is critical for achievement of energetic demand in plants (Hessini et al., 2009, 2013; Kudo and Fujiyama, 2010; Ventura et al., 2010).

Given this, we hypothesize that the crop potential of our two candidate species can be also modulated by main cultural parameters as salinity and nitrogen form in irrigation. But, few information is available on the effects of both factors, individual or combinative, on growth or biochemical composition of aerial tissues belonging to the two genera. We know that *Atriplex* species exhibit a broad range of optimal salinity for growth : from freshwater to high salinities (> 500 mM NaCl equivalent) (Glenn et al., 2012; Nedjimi, 2014; Redondo-Gómez et al., 2007). To cope with salinity, *Atriplex* species are known as salt includers at low salinities and as salt-excluders at high ones (Bajji et al., 1998). They do not show a strict relationship with salinity and are often classified as “reversible halophytes” (Grigore and Constantin, 2010). The level of soil salinity in relation to N-nutrition (N-amount and N-form) was shown to influence their growth (Al Daini et al., 2013; Hussin et al., 2013), but little information is available on variations of FA profiles in response to both factors. Yepes et al., (2018) have shown that 100-300 mM NaCl salinities increased growth and changed proportions of unsaturated fatty acids in *Atriplex halimus* plants with a maintain of double bond index, reflecting a maintain of quality in term of unsaturated fatty acids (Sui et al., 2010; Yepes et al., 2018). Regarding the “samphires” (*Salicornia* and *Sarcocornia* species), their growth performances are known to be unaffected or increased by moderate and/or high salinities (up to 600 mM NaCl equivalent) (Katschnig et al., 2013; Khan et al., 2001; Ventura et al., 2011) although it is variable (Aghaleh et al., 2009; Redondo-Gómez et al., 2006). *Salicornia* species are often classified of “true halophytes” growing best at high salinity (Grigore and Constantin, 2010). In our knowledges, few information is available on variations of their FA profiles in response to salinity. Ventura et al., (2011) have yet shown that 600 mM NaCl equivalent salinity reduced total fatty acid (TFA) and omega 3 contents in *Sarcocornia fruticosa*. They also have shown that 150-600 mM NaCl equivalent

salinities increased the biomass production and the shoot:root ratio. However, the interactive effect of salinity and N-ratio on FA profile is unknown in samphires.

Face to agronomic aim, it thus appears critical to determine demonstrators of crop potential in the two candidate species as well as their specific relationships with external constraints. So, the aim of study was first to determine a part of these demonstrator trough evaluation of growth and specific functional values of edible tissues *i.e.*, for fatty acids. Secondly, it was to evaluate the effects of two main irrigation parameters, salinity and nitrogen ratio in irrigation, on these demonstrators. Based on salt tolerance and nitrogen nutrition, this allows to recommend treatments to maintain or optimize the growth and functional quality of leaves in the two species.

2. Materials and Methods

2.1. Reagents

Magnesium sulfate, potassium nitrate, ammonium dihydrogen phosphate, calcium nitrate, potassium dihydrogen phosphate, potassium chloride, ammonium chloride, calcium chloride and ethanol, methanol, chloroform and sulfuric acid, were purchased from Sigma-Aldrich® and were of analytical grade.

2.2. Seedling collect, plant cultivation and multiplication

Mother plants were collected on west coast of New Caledonia in June 2018. *Atriplex jubata* (S21°52'12.0" E165°49'39.5"; altitude = 9.14 m) was collected in St-Sauveur beach in Ouano and *Sarcocornia quinqueflora* (S21°51'00.3"E165°48'43.8"; altitude = 3.96 m) was collected on a saltpan in Ouano. They were potted and grown with a substrate containing natural soil, sand, potting soil, vermiculite and perlite 30:25:25:10:10 (v:v:v:v:v). They were kept in a greenhouse equipped with a shade house, with thrice-daily freshwater irrigation completed with bi-weekly saline irrigation *i.e.*, 200-400 mL of 50% seawater and bi-monthly 1.5% (m:v) Welgro® fertilization *i.e.*, 17:30:15 N:P:K added of Fe, Mn, Zn, B, Bo microelements. Multiplication by germination were conducted in seeding cup filled with a 1:1 (v:v) mixture of sand and potting soil. Daughter seedlings were conditioned under same condition as adult plants during 4 months. For experiments, 45 seedlings were randomly selected from a same generation and irrigated exclusively with freshwater nebulization to standardize conditions (Figure S6).

2.3. Combined salinity and nitrogen ratio experiment

2.3.1. Experimental design

Preliminary tests were conducted on mother plants to determine the best growth rates in response to a salt gradient for the three species. According to these results, specific values (in mM NaCl equivalent) of "moderate" and "high" salinities to apply to each species were chosen (Table 13a). For experiment, 5-months old seedlings were watered with saline irrigation according to these salinities

i.e., made by dilutions of seawater, and five nitrogen ratios (N-ratio) of nitrate to ammonium (NO_3^- -N:NH $_4^+$ -N) i.e., 0:100, 25:75, 50:50, 75:25 and 100:0 (Table 13b). Then, fifteen conditions were tested for each species on three individuals. Irrigations were carried out over a month, three times a week with a volume corresponding to 50% of substrate retention capacity (182.1 mL) (Zidane Djerroudi, 2017) (Figure S6).

Table 13. Salinity and N-ratio (NO_3^- -N:NH $_4^+$ -N) used in combined treatments. **a.** Specific salinities (mM NaCl equivalent) for *Atriplex jubata* and *Sarcocornia quinqueflora*. **b.** Macronutrient compositions (mM) in the five N-ratio irrigations

	a. Salinity			
	Control	Moderate	High	
<i>A. jubata</i>	0	60	449	
<i>S. quinqueflora</i>	0	250	600	
b. NO_3^--N:NH$_4^+$-N				
	0:100	25:75	50:50	75:25
Ca(NO₃)₂	0.0	1.8	3.6	2.7
KNO₃	0.0	0.0	0.0	5.4
MgSO₄	2.0	2.0	2.0	2.0
NH₄H₂PO₄	1.0	1.0	1.0	1.0
KH₂PO₄	0.0	0.0	0.0	0.0
KCl	7.7	7.7	7.7	2.3
NH₄Cl	13.0	9.7	6.1	2.5
CaCl₂	4.3	2.4	0.7	1.5
				0.0

2.3.2. Experimental measurements

Experiment was conducted between June and July 2019 i.e., during austral winter. Atmospheric parameters were recorded every ten minutes by a HOBO 0664 H21-USB weather station equipped with two external sensors of temperature and relative humidity (HOBO0338 S-THB-M002) and two external sensors of photosynthetic active radiations (HOBO0042 S-LIA-M00). The mean parameters during nighttime and daytime were respectively: temperature $18.6 \pm 2.1^\circ\text{C}$ and $26.1 \pm 5.9^\circ\text{C}$, relative humidity $91.3 \pm 5.7\%$ and $69.4 \pm 18.4\%$. The mean photosynthetic active radiation between 11 am and 1 pm was $639.6 \pm 314.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ day. Salinity of each nitrogen solution was verified by a refractometer. Percolation water salinity were evaluated weekly thanks to the refractometer.

Five secondary (*Atriplex jubata*) or primary (*Sarcocornia quinqueflora*) shoots of each individual were harvested (from the node), dried and weighed at the beginning (t_1) and at the end (t_2) of the experiment. Relative growth rates (RGR) were determined on a dry mass basis according to following formula (8) (Hunt, 1990).

$$\text{Relative growth rate} = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1} \quad (8)$$

Where W_1 and W_2 are means of five shoot dry weight at times t_1 and t_2 respectively.

2.3.4. Harvest and sample preparation of edible tissues

After experimentation, plants were harvested, frozen at -20°C and lyophilized (lyophilizer alpha 1-2 LDplus, CHRIST MARTINTM). Dried edible tissues i.e., leaves for *Atriplex jubata* or leafless

shoots for *Sarcocornia quinqueflora*, were milled using rotor laboratory mill for biochemicals analyzes. Plant wet weights (WW) and dry weights (DW) were determined before and after lyophilization to calculate plant water content. It allows to express biochemical parameters on a fresh weight basis.

2.4. Determination of fatty acid profiles

Lipids were extracted according to Folch et al. (1957) modified method from 50 mg of dried leaves or leafless shoots, by addition of 6mL of chloroform:methanol mixture (2:1,v:v). After agitation and centrifugation (15 min, ambient T°C, 3000 g), 1ml of supernatant corresponding to total lipid fraction (neutral and polar lipids) was added to a known amount (20 μ L) of C23:0 (0.115 μ g μ L⁻¹) used as an internal standard for quantitative determinations. The C:Xn-Y notation was adopted for FA notation where C was the number of carbons, X the number of double bonds and n-Y the position of first double bond from the terminal methyl group. Total lipids were then vacuum dried under N₂ for 2 hours and then directly trans esterified with 800 μ L of sulfuric acid:methanol (3.4% v:v) for 10 min at 100 °C. After cooling, fatty acid methyl esters were extracted by addition of 800 μ L of hexane. This organic fraction was washed three times with 1,5mL of hexane saturated water. Then, it was recovered and analyzed in a Varian CP 8400 gas chromatograph equipped with a flame ionization detector (GC-FID CP-3800 VARIAN®). Fatty acid methyl esters were analyzed using both polar and no-polar capillary columns, temperature programmed at 220°C with hydrogen as the carrier gas. A check on outputs of both columns helps to identify co-eluted compounds (Le Grand, 2010). Peak integrations and calculations of fatty acid methyl esters were done with the software program Galaxie 1.9.3.2 (VARIAN®). Fatty acid methyl esters were identified by comparison of their retention time with those of standards and they were quantified by comparison of their peak areas to peak area of internal standard C23:0.

The intakes of fresh leaves or shoots (g day^{-1}) necessary to achieve the adequate intake (AI) indexes for men and women (NAM, 2005) of α -linolenic acid were estimated by the conversion of α -linolenic acid proportion on a quantitative wet basis (thanks to TFA and water contents) and their ratio with the reference AI indexes. The productivities in TFA and α -linolenic acid were also estimated thanks to factor of TFA or α -linolenic acid wet contents ($\text{mg g}_{\text{ww}}^{-1}$) by the relative growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$).

2.5. Statistical analysis

Nonparametric statistics were used due to low number of data per condition. All statistical analyzes were performed under R software (R Core Team., 2004). Significance levels were set at p-value < 0.05. For comparison between treatments, nonparametric statistics were used due to low number of data per condition. First, a two-way ANOVA on rank [50] was performed to investigate significant variations of biological variables according to salinity, N-ratio and the interaction of salinity and N-ratio. Next, a one-way Kruskal-Wallis Rank Sum Test (Hollander et al., 2014) and

multiple comparisons *via* post-hoc Dunn tests (Dunn, 1964), with Holm p-value adjustment (Holm, 1979) were performed on individual factors showing significant effects. A multiple comparison with the same one-way statistical approach was also carried out on the variable corresponding to the combined treatments. We focus description on effect of salinities versus control for each N-ratio and then on the effects of N-ratio at high salinity.

3. Results

3.1. Mean growth, water content and functional values for fatty acids

Mean RGR is 38.5 ± 16.6 mg g⁻¹ day⁻¹ (ranging 10.7 ± 2.5 - 68.6 ± 11.7) in *Atriplex jubata* and 19.8 ± 7.5 mg g⁻¹ day⁻¹ (ranging 9.3 ± 2.1 - 31.3 ± 2.8) in *Sarcocornia quinqueflora*. Mean water contents are 65.1 ± 9.5 % of wet weight (%WW) in *Atriplex jubata*, and 64.6 ± 16.0 %WW in *Sarcocornia quinqueflora*. These values are useful for expressing nutritional parameters on a wet weight basis. Up to 36 FA were identified including common wide-spread FA *i.e.*, with a number of carbon atoms in FA chain ≤ 18 and “unusual” FA ($n=17$) in low proportions representing very long chain fatty acids (VLCFA) *i.e.*, with a number of carbon atoms in FA chain ≥ 18 and a higher retention time of their esters (Supporting Table S5). A focus is made on common FA whose sum represent more than 80% of TFA content *i.e.*, palmitic acid (16:0), stearic acid (18:0), oleic acid (18:1n-9), linoleic acid (18:2n-6) and α -linolenic acid (18:3n-3). Main classes of FA are polyunsaturated fatty acids (PUFA), including linoleic acid and α -linolenic acid, mono unsaturated fatty acids (MUFA) including oleic acid and saturated fatty acids (SFA) including palmitic acid stearic acid. Mean TFA content and proportion of common fatty acids and fatty acid classes in leaves are listed in Table 14. Mean TFA contents converted on a wet weight basis, are of 5.6 ± 1.3 mg g_{ww}⁻¹ (ranging 3.5-9.0 mg g_{ww}⁻¹) in *Atriplex jubata* and 3.5 ± 1.9 mg g_{ww}⁻¹ (ranging 0.8-9.6 mg g_{ww}⁻¹) in *Sarcocornia quinqueflora*. Mean amounts of omega 3 are of 2.3 ± 0.5 mg g_{ww}⁻¹ (ranging 1.3-3.4 mg g_{ww}⁻¹) in *Atriplex jubata* and 1.4 ± 0.7 mg g_{ww}⁻¹ (ranging 0.2-4.0 mg g_{ww}⁻¹) in *Sarcocornia quinqueflora*.

Table 14. Total fatty acid TFA content (mg g_{dw}⁻¹) and proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3) and of fatty acids classes (saturated SFA, monounsaturated MUFA, polyunsaturated PUFA and unknown) in leaves of *Atriplex jubata* and *Sarcocornia quinqueflora*, on all treatments

	16:0	18:0	18:1n-9	18:2n-6	18:3n-3	SFA	MUFA	PUFA	UnknownTFA
<i>A. jubata</i>	16.1 ± 0.7	1.4 ± 0.1	3.6 ± 0.3	23.6 ± 1.2	40.9 ± 2.1	21.3 ± 1.0	6.5 ± 0.4	68.0 ± 1.4	4.3 ± 0.7
<i>S. quinqueflora</i>	15.9 ± 1.0	4.6 ± 2.3	11.8 ± 1.2	17.2 ± 1.4	38.3 ± 3.6	26.3 ± 3.2	14.9 ± 1.4	56.0 ± 4.0	2.7 ± 0.4

Data are mean \pm SD (n=45)

3.2. Influence of salinity and NO_3^- -N: NH_4^+ -N ratio on growth and functional values for fatty acids

The Table 15 show multiple comparisons of biological variables (part of demonstrators of agronomical value), between individual treatments, *i.e.*, salinities (control, moderate or high) or N-ratios (NO_3^- -N: NH_4^+ -N).

Table 15. Multiple comparisons of relative growth rate RGR ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content WC (%_{WW}), total fatty acid TFA content (mg g^{-1}), ratio of polyunsaturated on saturated fatty acids (PUFA:SFA) and ratio of omega 6 on omega 3 fatty acids (n-6:n-3) in **a.** *Atriplex jubata* and **b.** *Sarcocornia quinqueflora* according to salinities (control, moderate or high) and N-ratios (NO_3^- -N:NH $_4^+$ -N).

a. Atriplex jubata								
	Salinity factor			N-ratio factor				
	control	moderate	high	100:0	75:25	50:50	25:75	0:100
RGR	44.8±14.8 ^a	46.9±13.9 ^a	23.8±10.1 ^b	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S
WC	69.1±5.8 ^a	69.4±6.5 ^a	56.8±9.8 ^b	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S
TFA	17.7±1.5 ^a	17.3±2.1 ^a	14.5±2.2 ^b	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S
PUFA:SFA	3.2±0.1 ^a	3.3±0.2 ^a	3.1±0.2 ^b	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S
n-6:n-3	0.55±0.05 ^a	0.56±0.05 ^a	0.61±0.06 ^b	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S

b. Sarcocornia quinqueflora								
	Salinity factor			N-ratio factor				
	control	moderate	high	100:0	75:25	50:50	25:75	0:100
RGR	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S
WC	N.S	N.S	N.S	63.4±9.1 ^a	61.2±10.4 ^a	84.0±10.4 ^b	53.2±17.2 ^a	59.7±15.2 ^a
TFA	10.7±1.1 ^a	10.2±1.3 ^a	8.7±1.0 ^b	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S
PUFA:SFA	N.S	N.S	N.S	2.2±0.3 ^{ab}	2.4±0.1 ^a	1.9±0.4 ^b	2.2±0.2 ^{ab}	2.27±0.4 ^a
n-6:n-3	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S

Data are mean±SD **a.** n=15, **b.** n=9. For each variable, values with the same letters are not significantly different between treatments (p-value < 0.05). N.S = non-significant effect of factor. N.D = no data

In *Atriplex jubata* and *Sarcocornia quinqueflora* respectively, the Figures 22 and 23 as well as the corresponding Tables S7 and S8 specify such individual effects with regard to the combined treatments and allow further to highlight specific effects of some combined treatments.

3.2.1. *Atriplex jubata*

The two-way analysis (Supporting Table S6), shows that salinity is a controlling factor for RGR (p-value < 0.001), for water content (p-value < 0.001), for TFA content (p-value < 0.001), for PUFA:SFA ratio (p-value < 0.05) and for n-6:n-3 ratio (p-value < 0.05) regardless of N-ratio. It support also that salinity:N-ratio interaction is controlling factor for RGR (p-value < 0.05)

Multiple comparison between saline treatments (Table 15.a), shows that high salinity reduces significantly the RGR relative to control or to moderate salinity and reduces the water content relative to control. It shows also that high salinity reduces significantly the TFA content and the PUFA:SFA ratio but increases significantly the n-6:n-3 ratio relative to control or to moderate salinity.

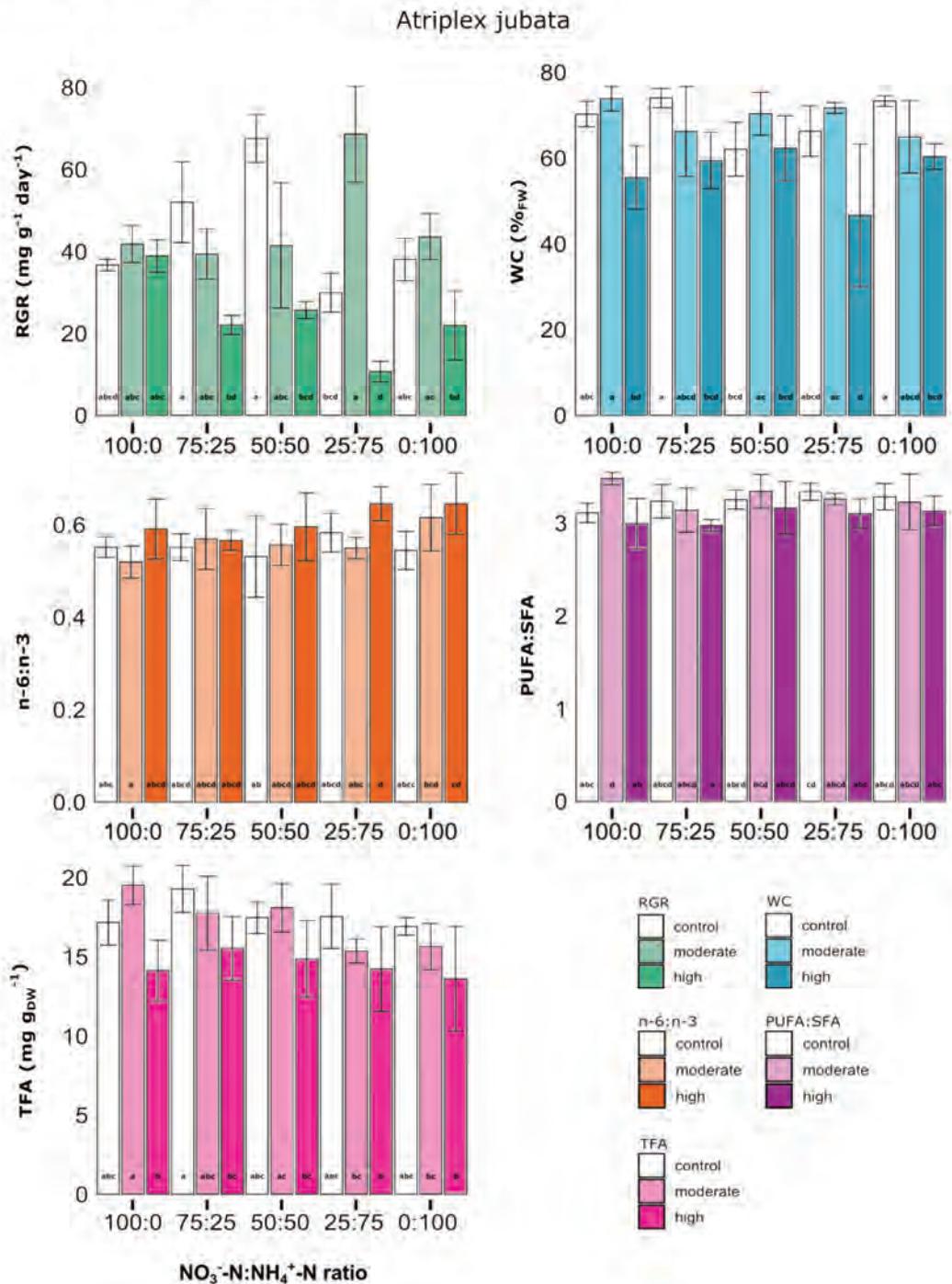


Figure 22. Multiple comparisons of relative growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content (%ww), total fatty acid (TFA) content (mg gdw^{-1}), ratio of polyunsaturated on saturated fatty acids (PUFA:SFA) and ratio of omega 6 on omega 3 fatty acids (n-6:n-3) in *Atriplex jubata*, between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. For each variable, values with the same letters are not significantly different between treatments ($p < 0.05$). Data are mean \pm SD ($n=3$).

Multiple comparison between combined treatments (Figure 22 and Supporting Table S7) specifies the variations:

- moderate salinity combined with 25:75 N-ratio increases the RGR of ~130.2% relative to control (68.6 ± 28.6 against $29.9\pm4.8 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$, p -value < 0.05). High salinity combined with 75:25 or 50:50 N-ratios reduces the RGR relative to control. Reductions are respectively of ~57.7%

(22.1 ± 2.3 against $52.0\pm9.8 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$, p-value < 0.01) or ~62.1% (25.7 ± 2.1 against $67.5\pm25.7 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$, p-value < 0.01). Any saline treatment decreases the RGR when combined with 100:0 N-ratio.

- high salinity combined with 100:0 N-ratio increases the RGR of ~263.5% relative to 25:75 N-ratio (38.9 ± 3.9 against $10.7\pm2.5 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$, p-value < 0.05).

- high salinity combined with 75:25 or 0:100 N-ratios tends to decrease the water content relative to control; reductions are respectively of ~19.7% (59.4 ± 6.5 against $74.0\pm2.2 \%WW$) or ~17.7% (60.3 ± 3.0 against $73.3\pm1.2 \%WW$).

- moderate salinity has no effect on TFA content relative to control, but high salinity combined with 75:25 N-ratio tends to reduce the TFA content of ~20% (15.5 ± 2.0 against $19.3\pm1.5 \text{ mg gdw}^{-1}$). No change of PUFA:SFA ratio between control and both saline treatments is noted.

3.2.2. *Sarcocornia quinqueflora*

The two-way analysis (Supporting Table S6), shows that salinity is a controlling factor for TFA content (p-value < 0.001) regardless of N-ratio and that N-ratio is a controlling factor for water content (p-value < 0.01) and PUFA:SFA ratio (p-value < 0.05) regardless of salinity. It shows also that interaction is a controlling factor for RGR (p-value < 0.01) and for n-6:n-3 ratio (p-value < 0.05).

Multiple comparison between saline treatments (Table 15.b) shows that high salinity reduces significantly the TFA content relative to control or to moderate salinity. Multiple comparison between N-ratio treatments (Table 15.b) shows that 50:50 N-ratio significantly increases the water content relative to all other N-ratios and that 0:100 and 75:25 N-ratios increases the PUFA:SFA ratio relative to 50:50 N-ratio.

Multiple comparison between combined treatments (Figure 23 and Supporting Table S8) specifies the variations:

- high salinity combined with 25:75 N-ratio increases the RGR of ~240.0% relative to control (31.3 ± 2.8 against $9.3\pm2.1 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$, p-value < 0.001), and, when combined with 50:50 or 25:75 N-ratios it increases the RGR relative to 100:0, 75:25 or 0:100 N-ratios. Increases range from ~80.8% to 178.5% for 50:50 N-ratio (27.3 ± 7.7 against 9.8 ± 2.0 ; 12.8 ± 3.1 and $15.1\pm2.6 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ in 100:0, 75:25 or 0:100 respectively, p-values < 0.01, 0.05 and 0.05 respectively). Increases range from ~107.3% to 219.4% for 25:75 N-ratio (31.3 ± 2.8 against 9.8 ± 2.0 , 12.8 ± 3.1 , and $15.1\pm2.6 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ in 100:0, 75:25 or 0:100 respectively, p-values < 0.001, 0.01 and 0.05 respectively).

- high salinity combined with 50:50 N-ratio trends to increase the water content of ~56.5% relative to 25:75 N-ratio (78.9 ± 4.6 against $50.4\pm12.8 \%WW$).

- moderate salinity combined with 100:0 N-ratio tends to reduce the TFA content of ~25% relative to control (8.7 ± 1.5 against $11.6\pm0.4 \text{ mg gdw}^{-1}$). High salinity combined with 100:0, 75:25, 50:50 or 25:75 N-ratios tends to reduce the TFA content relative to control of ~25% (8.7 ± 0.6 against

$11.6 \pm 0.4 \text{ mg g}^{-1}$, ~23% (8.9 ± 0.2 against $11.6 \pm 1.5 \text{ mg g}^{-1}$), ~24% (7.9 ± 0.3 against $10.4 \pm 1.2 \text{ mg g}^{-1}$) and ~19% (7.8 ± 1.1 against $9.6 \pm 0.1 \text{ mg g}^{-1}$) respectively.

- High salinity combined with 0:100 N-ratio tends to increase the PUFA:SFA ratio of ~23.8% (2.6 ± 0.1 against 2.1 ± 0.1) relative to 50:50 N-ratio.

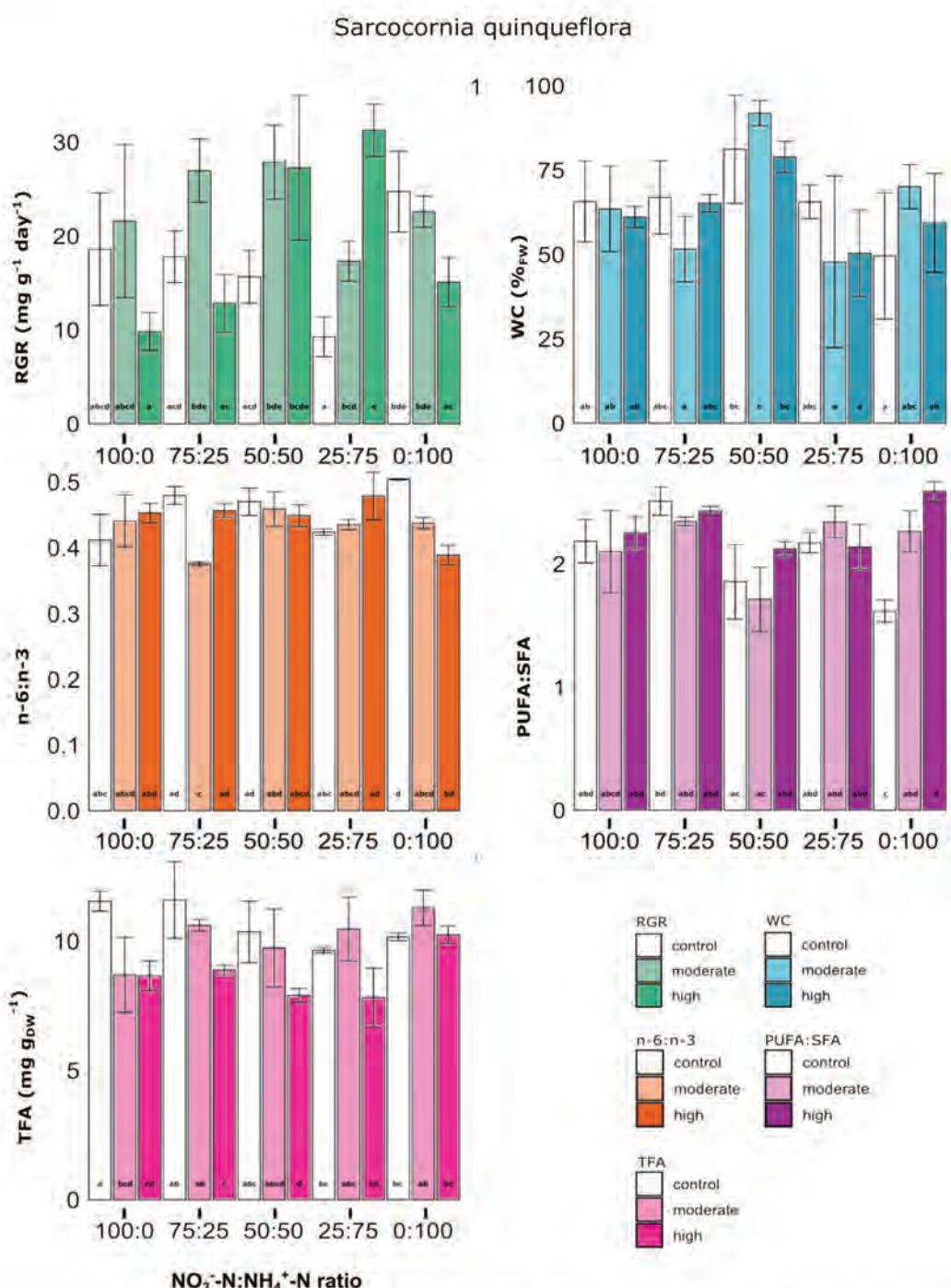


Figure 23. Multiple comparisons of relative growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content (%ww), total fatty acid (TFA) content (mg g^{-1}), ratio of polyunsaturated on saturated fatty acids (PUFA:SFA) and ratio of omega 6 on omega 3 fatty acids (n-6:n-3) in *Sarcocornia quinqueflora*, between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. For each variable, values with the same letters are not significantly different between treatments ($p < 0.05$). Data are mean \pm SD ($n=3$).

4. Discussion

4.1. Mean growth, water content and functional values for fatty acids

Mean RGR of both species are in agreement with those measured respectively in *Atriplex nummularia* (Al Daini et al., 2013) or *Atriplex portulacoides* (Redondo-Gómez et al., 2007) and in *Sarcocornia ambigua* (Herrera et al., 2014) or *Sarcocornia perennis* (Gibilisco et al., 2020) used as versatile commercial crops. Experiment was conducted during austral winter corresponding to the phenological stage of vegetative growth of species (in greenhouse as in the natural environment) and probably corresponding to the maximum annual growth rates of the species (personal observations of the last three years). Higher RGR for *Atriplex jubata* than for *Sarcocornia quinqueflora* can be explained by the different heights to which plants grow in natural environment *i.e.*, shrub layer for *Atriplex jubata* and herbaceous layer for *Sarcocornia quinqueflora*.

Besides, the mean TFA contents and FA compositions in both species are in agreement with those found in edible wild plants (Guil et al., 1996; Liu et al., 2002; Prakash et al., 1993; Vidrih et al., 2009). In addition, the predominant amounts of dietary essential polyunsaturated acids *i.e.*, PUFA:SFA ratio > 1 , are above that found in other commonly eaten leafy vegetables like spinach, buttercrunch lettuce, red leaf lettuce, and mustard greens, and slightly below the quantities found in purslane (Simopoulos, 2004). These predominant amounts suggest high functional value for species due to well-known protective role of such fatty acids against cardiac disorders (Guil-Guerrero and Rodríguez-García, 1999; Simopoulos, 2004; Wijendran and Hayes, 2004). Further, the predominant amounts of omega 3 *i.e.*, n-6:n-3 ratios < 1 , indicate functional values able to mitigate, through long-term consumption, the persistent imbalance in favor of omega 6 characterizing the diet of many modern societies *i.e.*, mostly due to the industrial production of animal feeds rich in grains containing abundant proportion of omega 6 (Simopoulos, 2004). Dietary recommendations for amount and proportions of FA (FAO-WHO, 2010; Gebauer et al., 2006; NAM, 2005) were set in order to achieve a nutrient adequacy to prevent deficiency and health troubles. The acceptable macronutrient distribution range in dietary intake was set from 20 to 35% of total energy (%E) for total fat, from 6 to 11 %E for PUFA, from 2.5 to 9 %E for omega 6 and from 0.5 to 2 %E for omega 3 (FAO-WHO, 2010). The intake of 100 g of leafy vegetable from both species could achieve the adequate daily intake for α -linolenic acid (NAM, 2005), up to 13.8(men)-20.0(women)% for *Atriplex jubata* and up to 7.9-11.4% for *Sarcocornia quinqueflora*. The productivity in TFA and α -linolenic acid on a wet weight basis is estimated at 210.8 ± 92.7 and 87.0 ± 40.3 $\mu\text{g g}^{-1}$ day $^{-1}$ for *Atriplex jubata* and at 67.2 ± 39.3 and 26.1 ± 15.6 $\mu\text{g g}^{-1}$ day $^{-1}$ for *Sarcocornia quinqueflora*.

4.2. Influence of salinity and NO_3^- -N: NH_4^+ -N ratio on salt-tolerance and N-nutrition

Changes in RGR and biochemical composition of plant leaves between combined treatments provide information on the metabolism used by species to combat salt stress.

4.2.1. *Atriplex jubata*

Results show that only high salinity can decrease the RGR relative to control depending on N-ratio. This suggests tolerance to moderate salinity, although literature show often a priming effect of such salt level on growth in *Atriplex* species (Belkheiri and Mulas, 2013; Hussin et al., 2013; Yepes et al., 2018). In addition, the water content also decreases at high salinity relative to control regardless of N-ratio, suggesting possible failure of osmoregulation processes. Previous studies reported a higher capacity to maintain water influx in *Atriplex* species in similar saline conditions (Glenn et al., 1998; Hussin et al., 2013) but they show different water use strategies (Glenn et al., 1998) that can also be influenced by the duration of salt exposure (Khan et al., 2000). In saline condition, plant growth firstly depends on osmotic adjustment (Carillo et al., 2011; Duarte et al., 2014; Munns and Tester, 2008), which is partly at the expense of the nutritional anions *i.e.*, nitrate, phosphate, sulfate (Hussin et al., 2013). Under 100:0 N-ratio no decrease of the RGR with salinity is observed in *Atriplex jubata*. Moreover, when combined to high salinity, 100:0 N-ratio exhibits better RGR than other N-ratios. Both results suggest that *Atriplex jubata* can use effectively NO_3^- -N for tolerance to high salinity. The required ionic osmotic adjustment in *Atriplex* species is known to be largely achieved by Na^+ and Cl^- ions, especially in bladder cells (Aslam et al., 1986; Freitas and Breckle, 1992). Moreover, although they may be promoted by NO_3^- -N-nutrition (Al Daini et al., 2013; Richardson and McKell, 1982) saltbushes are not known to accumulate nitrate at optimal salt concentration (Al Daini et al., 2013; Freitas and Breckle, 1992; Hussin et al., 2013) suggesting a total reduction of this nutrient. Oxalate synthesis is supposed to be a coordinate response to NO_3^- -N reduction in saltbushes whose role is to balance the high level of cation accumulation (Al Daini et al., 2013; Freitas and Breckle, 1992; Karimi and Ungar, 1986; Osmond, 1963). Further investigation are needed to study water relations in saline condition in *Atriplex jubata* under N-ratio supplied, with determination of key functional trait of drought tolerance as turgor loss point Ψ_{tlp} (Farrell et al., 2017), ionic osmolyte contents and accumulation of nitrogen compounds as oxalate. Moreover, due to the possible adverse effect of oxalate from forages on calcium status of ruminants, the control of oxalate concentration for forage purposes should be controlled (Al Daini et al., 2013; Masters et al., 2010; Norman et al., 2013).

Results suggest moreover that salt-tolerance processes are not related to changes in structural FA (Ivanova et al., 2009; Sui and Han, 2014; Tsydendambaev et al., 2013) since ratios of n-6:n-3 and of PUFA:SFA are stable between salinities and control, regardless of N-ratio. The TFA contents tends further to decrease at high salinity for all N-ratios suggesting a possible salt-stress damage. This hypothesis is supported by concomitant decrease of growth and water retention at high salinity.

4.2.2. *Sarcocornia quinqueflora*

Results show that the RGR does not decrease at moderate or high salinities regardless of the N-ratio. Its wide salt-tolerance range is in agreement with previous report for *Sarcocornia/Salicornia* species (Khan et al., 2001; Katschnig et al., 2013; Ventura et al., 2011). The maintain of water content

regardless of treatment suggests that this species can use effectively both N-ratios to perform osmoregulation process in saline condition. In addition, a better RGR when high salinity is combined with 50:50 and 25:75 nutritions, suggests that NH_4^+ -N is effectively used for salt tolerance. The salt priming effect on RGR under these nutritions suggests a true halophyte behavior as often reported in samphires species (García-Caparrós et al., 2017; Yepes et al., 2018). In NH_4^+ -N tolerant plants, growth advantage in saline conditions may be explained by the limited bioavailability of NO_3^- -N in Cl^- -rich-soil (Kudo and Fujiyama, 2010) and/or by the economic modifications of C and N metabolisms (Hessini et al., 2013; Kant et al., 2007) and/or by the increase of salt-tolerance capacity directly get by NH_4^+ -N tolerance and utilization (Hessini et al., 2009; Ushakova et al., 2006). Many studies assume that NH_4^+ -N uptake have a major contribution on the response of samphire species to increasing salinity although they did not quantify the contribution of each N-ratio on growth performances in saline condition. In *Salicornia europaea*, Quintā (2013) has measured an increase of NH_4^+ -N and NO_3^- -N uptake rates in response to salinity with a decrease of NO_3^- -N uptake relative to NH_4^+ -N uptake. Further, Ushakova et al., (2006) have shown in this species that reduced nitrogen (NH_2 -N, NH_3 -N and NH_4^+ -N) contents decreased in response to salinity. They explain this by the increase of its assimilation by the synthesis of glutamic acid over proline to perform osmoprotective function. Under high salinity and fertilization with NH_4^+ -N, *Salicornia europaea* plants are also known to accumulate ureides. These compounds have a dual function in salt-tolerance by saving energy through economic N transport and by supporting the antioxidant system *via* their ROS scavenging capacity (Ventura et al., 2010; Ventura and Sagi, 2013). Greater salt-response capacity with NH_4^+ -N-nutrition in *Sarcocornia quinqueflora* may also be explained by its adaptation to the possible high content of sulfate present in its natural habitat (“saltpans”) in New Caledonia. In fact, high concentration of sulphate was shown to reduce the availability of molybdenum (Mo) which is essential for the functioning of the nitrate reductase, a molybdo-enzyme implicated in NO_3^- -N assimilation and whose activity was correlated with shoot biomass enhancement in *Salicornia* species (Ventura et al., 2010). Further analyses on the NH_4^+ -N and NO_3^- -N contents, on the specific N-assimilation pathways and on their major products (glutamines, asparagines and ureides) in roots and shoots of *Sarcocornia quinqueflora* plants will highlight these hypotheses.

Results also highlight trends to the decrease of TFA content apart with 0:100 N-ratio and trends to the decrease on n-6:n-3 with this ratio. This suggest no impairment of FA quantity and increase of polyunsaturated FA quality under this rich NH_4^+ -N nutrition. However, considering no effect of salinities on RGR, water content and n-6:n-3 ratio under the nutritions containing NO_3^- -N relative to control, we assume that this species does not use FA changes in cell membranes to perform salt tolerance processes, regardless of N-ratio.

4.3. Recommendations for biosaline agriculture at high salinity

Recommendations are provided in a perspective of biosaline agriculture maximizing freshwater savings *i.e.*, at high salinity. The physiological changes of the plant also define the quality of the saline plant product and indicate the best compromise to jointly optimize the RGR and FA profiles in the plants *i.e.* high RGR, high TFA content, high proportions of 'unsaturated fatty acids, especially α -linolenic acid.

4.3.1. *Atriplex jubata*

Results demonstrate that growth at high salinity is maintained with adequate nutrition, *i.e.*, 100:0 N-ratio. Salinity effects on water content and on FA profiles was not significant between high salinity and control under this exclusive nitrate nutrition. We then recommend exclusive nitrate nutrition since it offers good compromise between RGR ($38.9 \pm 3.9 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), TFA content ($14.1 \pm 1.9 \text{ mg g}_{\text{DW}}^{-1}$) and proportion of α -linolenic acid ($40.0 \pm 2.2 \% \text{TFA}$).

4.3.2. *Sarcocornia quinqueflora*

Results demonstrate that RGR and water content do not decrease at moderate or high salinities regardless of the N-ratio supply. When high salinity was combined with 0:100 N-ratio, α -linolenic acid over linoleic acid proportions, double bond index and unsaturation level in shoots tends to be improved. We recommend then an exclusive ammonium nutrition *i.e.*, 0:100 N-ratio since it offers good compromise between RGR ($15.1 \pm 2.7 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), TFA content ($10.3 \pm 0.3 \text{ mg g}_{\text{DW}}^{-1}$) and proportion α -linolenic acid ($42.4 \pm 0.9 \% \text{TFA}$).

Conclusion

With regard to growth and fatty acid profiles, this work demonstrates that *Atriplex jubata* and *Sarcocornia quinqueflora*, two halophyte plants from New Caledonia, are good candidates for biosaline agriculture. However, we report that these demonstrators can depends on salinity, nitrogen supply or a combination of the two. Growth can decrease at high salinity for *Atriplex jubata* and increase for *Sarcocornia quinqueflora* depending on nutrition. At high salinity, no clear N-ratio effect on FA profiles can be underlined for *Atriplex jubata*, but ammonium shows priming effect for *Sarcocornia quinqueflora*. We assume then that N-ratio supply can influence growth of species under saline condition by modulation of salt-tolerance. But, changes in fatty acids appears not related to salt-tolerance regardless of N-ratio supply. Further studies are needed to identify N-biochemical pathway mobilized by salt-tolerance processes in these unknown species, whose one is endemic of New Caledonia (*Atriplex jubata*).

Based on salt tolerance and nitrogen nutrition, we recommend then adequate treatments to jointly optimize agronomical their growth and functional value for fatty acids. At high salinity, ammonium nutrition is recommended for *Sarcocornia quinqueflora* and nitrate nutrition is recommended for *Atriplex jubata*. Such results have the potential to be used for future field experiments of biosaline

agriculture with high salinity in irrigation water. This is particularly important in order to develop solutions for reducing our footprint on freshwaters and lands of territories.

References

- Aghaleh, M., Niknam, V., Ebrahimzadeh, H., and Razavi, K., 2009. Salt stress effects on growth, pigments, proteins and lipid peroxidation in *Salicornia persica* and *S. europaea*. *Biologia Plantarum*, **53**, 243–248. DOI: 10.1007/s10535-009-0046-7
- Allakhverdiev, S. I., Nishiyama, Y., Suzuki, I., Tasaka, Y., and Murata, N., 1999. Genetic engineering of the unsaturation of fatty acids in membrane lipids alters the tolerance of *Synechocystis* to salt stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**(10), 5862–5867. DOI: 10.1073/pnas.96.10.5862
- Aslam, Z., Jeschke, W. D., Barrett-Lennard, E. G., Setter, T. L., Watkin, E., and Greenway, H., 1986. Effects of external NaCl on the growth of *Atriplex amnicola* and the ion relations and carbohydrate status of the leaves. *Plant, Cell & Environment*, **9**(7), 571–580. DOI: 10.1111/1365-3040.ep11616320
- Bajji, M., Kinet, J. M., and Lutts, S., 1998. Salt stress effects on roots and leaves of *Atriplex halimus* L. and their corresponding callus cultures. *Plant Science*, **137**(2), 131–142. DOI: 10.1016/S0168-9452(98)00116-2
- Belkheiri, O., and Mulas, M., 2013. The effects of salt stress on growth, water relations and ion accumulation in two halophyte *Atriplex* species. *Environmental and Experimental Botany*, **86**, 17–28. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2011.07.001
- Camalle, M., Standing, D., Jitan, M., Muñoz, R., Bader, N., Bsoul, M., Ventura, Y., et al., 2020. Effect of Salinity and Nitrogen Sources on Leaf Quality, Biomass, and Metabolic Responses of Two Ecotypes of *Portulaca oleracea*. *Agronomy*, **10**(5), 656–681. Preprints. DOI: 10.20944/PREPRINTS202004.0044.V1
- Carillo, P., Grazia, M., Pontecorvo, G., Fuggi, A., and Woodrow, P., 2011. Salinity Stress and Salt Tolerance. *Abiotic Stress in Plants - Mechanisms and Adaptations*. IntechOpen : London, United Kingdom. DOI: 10.5772/22331
- Al Daini, H., Norman, H. C., Young, P., and Barrett-Lennard, E. G., 2013. The source of nitrogen (NH₄⁺ or NO₃⁻) affects the concentration of oxalate in the shoots and the growth of *Atriplex nummularia* (oldman saltbush). *Functional Plant Biology*, **40**(10), 1057. DOI: 10.1071/FP13060
- Duarte, B., Sleimi, N., and Cagador, I., 2014. Biophysical and biochemical constraints imposed by salt stress: Learning from halophytes. *Frontiers in Plant Science*, **5**, 746–752. DOI: 10.3389/fpls.2014.00746
- Dunn, O. J., 1964. Multiple Comparisons Using Rank Sums. *Technometrics*, **6**(3), 241–252. DOI: 10.1080/00401706.1964.10490181
- FAO-WHO., 2010. Fats and fatty acids in human nutrition. Report of an expert consultation. Joint FAO/WHO expert consultation, Geneva, Switzerland, 10-14 November 2008. World Health Organization: Geneva, Switzerland. E-ISBN: ISBN 978-92-5-106733-8
- Farrell, C., Szota, C., and Arndt, S. K., 2017. Does the turgor loss point characterize drought response in dryland plants? *Plant Cell and Environment*, **40**(8), 1500–1511. DOI: 10.1111/pce.12948
- Flowers, T. J., 2004. Improving crop salt tolerance. *Journal of Experimental Botany*, **55**(396), 307–319. Narnia. DOI: 10.1093/jxb/erh003
- Flowers, T. J., and Colmer, T. D., 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist*, **179**(4), 945–963. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2008.02531.x
- Folch, J., Lees, M., and Sloane Stanley, G. H., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *The Journal of biological chemistry*, **226**(1), 497–509. DOI: 10.3989/scimar.2005.69n187
- Fontana, E., Hoeberechts, J., Nicola, S., Cros, V., Battista Palmegiano, G., and Giorgio Peiretti, P., 2006. Nitrogen concentration and nitrate/ammonium ratio affect yield and change the oxalic acid concentration and fatty acid profile of purslane (*Portulaca oleracea* L.) grown in a soilless culture system. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **86**(14), 2417–2424. DOI: 10.1002/jsfa.2633
- Freitas, H., and Breckle, S.-W., 1992. Importance of Bladder Hairs for Salt Tolerance of Field-Grown *Atriplex* Species from a Portuguese Salt Marsh. *Flora*, **187**(1992–1993), 283–297. DOI: 10.1016/s0367-2530(17)32233-8

- García-Caparrós, P., Llandleral, A., Pestana, M., Correia, P. J., and Lao, M. T., 2017. Nutritional and physiological responses of the dicotyledonous halophyte *Sarcocornia fruticosa* to salinity. *Australian Journal of Botany*, **65**(7), 573–581. DOI: 10.1071/BT17100
- Gebauer, S. K., Psota, T. L., Harris, W. S., and Kris-Etherton, P. M., 2006. n-3 Fatty acid dietary recommendations and food sources to achieve essentiality and cardiovascular benefits. *American Journal of Clinical Nutrition*, **83**(6), 1526–1535. DOI: 10.1093/ajcn/83.6.1526s
- Gibilisco, P. E., Lancelotti, J. L., Negrin, V. L., and Idaszkin, Y. L., 2020. Composting of seaweed waste: Evaluation on the growth of *Sarcocornia perennis*. *Journal of Environmental Management*, **274**, 111193. DOI: 10.1016/j.jenvman.2020.111193
- Glenn, E. P., Nelson, S. G., Ambrose, B., Martinez, R., Soliz, D., Pabendinskas, V., and Hultine, K., 2012. Comparison of salinity tolerance of three *Atriplex* spp. in well-watered and drying soils. *Environmental and Experimental Botany*, **83**, 62–72. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2012.04.010
- Glenn, E., Tanner, R., Miyamoto, S., Fitzsimmons, K., and Boyer, J., 1998. Water use, productivity and forage quality of the halophyte *Atriplex nummularia* grown on saline waste water in a desert environment. *Journal of Arid Environments*, **38**(1), 45–62. DOI: 10.1006/jare.1997.0320
- Le Grand, F., 2010, May. *Study of the relationships between membrane lipid compositions and cell functions: Case of hemocytes of bivalves affected by disseminated neoplasia*. Université de Bretagne occidentale. Retrieved from <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00684750>
- Grigore, M.-N., and Constantin, T., 2010. a Proposal for a New Halophytes Classification, Based on Integrative Anatomy Observations. *Oltenia. Studii și comunicări. Științele Naturii*, **26**, 1.
- Guil-Guerrero, J. L., and Rodríguez-García, I., 1999. Lipids classes, fatty acids and carotenes of the leaves of six edible wild plants. *European Food Research and Technology*, **209**(5), 313–316. DOI: 10.1007/s002170050501
- Guil, J. L., Torija, M. E., Giménez, J. J., and Rodríguez, I., 1996. Identification of fatty acids in edible wild plants by gas chromatography. *Journal of Chromatography A*, **719**(1), 229–235. Elsevier B.V. DOI: 10.1016/0021-9673(95)00414-9
- Herrera, O. B., Costa, C. S. B., Lucas, D. S., and Alves, P. R., 2014. Farming of Halophyte *Sarcocornia ambigua* (MICHX.) with Brackish Water in the Semiarid Region of Northeastern Brazil. *II Inovagri international meeting*. DOI: 10.12702/ii.inovagri.2014-a699
- Hessini, K., Gandour, M., Megdich, W., Soltani, A., and Abdely, C., 2009. How Does Ammonium Nutrition Influence Salt Tolerance in *Spartina alterniflora* Loisel? *Salinity and Water Stress, Tasks for Vegetation Sciences*. Springer: Dordrecht, Netherlands. DOI: 10.1007/978-1-4020-9065-3_10
- Hessini, K., Hamed, K. Ben, Gandour, M., Mejri, M., Abdelly, C., and Cruz, C., 2013. Ammonium nutrition in the halophyte *Spartina alterniflora* under salt stress: Evidence for a priming effect of ammonium? *Plant and Soil*, **370**(1–2), 163–173. DOI: 10.1007/s11104-013-1616-1
- Hollander, M., Wolfe, D., and Chicken, E., 2014. *Nonparametric Statistical Methods. Technometrics*. John Wiley & Sons Inc.: Hoboken, New Jersey, USA. DOI: 10.2307/1271371
- Holm, S., 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian journal of statistics*, **6**(2), 65–70. DOI: 10.2307/4615733
- Hunt, R., 1990. Relative growth rates BT - Basic Growth Analysis: Plant growth analysis for beginners. *Basic Growth Analysis*. Springer, Dordrecht. DOI: 10.1007/978-94-010-9117-6_3
- Hussin, S., Geissler, N., and Koyro, H. W., 2013. Effect of NaCl salinity on *Atriplex nummularia* (L.) with special emphasis on carbon and nitrogen metabolism. *Acta Physiologiae Plantarum*, **35**(4), 1025–1038. DOI: 10.1007/s11738-012-1141-5
- Iman, R. L., 1974. A power study of a rank transform for the two-way classification model when interaction may be present. *Canadian Journal of Statistics*, **2**(2), 227–239. DOI: 10.2307/3314695
- Ivanova, A., Nechev, J., and Stefanov, K., 2006. Effect of soil salinity on the lipid composition of halophyte plants from the sand bar of Pomorie. *General and Applied Plant Physiology*, **33**, 125–130.
- Ivanova, T. V., Myasoedov, N. A., Pchelkin, V. P., Tsydendambaev, V. D., and Vereshchagin, A. G., 2009. Increased content of very-long-chain fatty acids in the lipids of halophyte vegetative organs. *Russian Journal of Plant*

- Physiology*, **56**(6), 787–794. DOI: 10.1134/S1021443709060089
- Kant, S., Kant, P., Lips, H., and Barak, S., 2007. Partial substitution of NO₃- by NH₄⁺ fertilization increases ammonium assimilating enzyme activities and reduces the deleterious effects of salinity on the growth of barley. *Journal of Plant Physiology*, **164**(3), 303–311. DOI: 10.1016/j.jplph.2005.12.011
- Karimi, S. H., and Ungar, I. A., 1986. Oxalate and Inorganic Ion Concentrations in *Atriplex triangularis* Willd. Organs in Response to Salinity, Light Level, and Aeration. *Botanical Gazette*, **147**(1), 65–70. DOI: 10.1086/337569
- Katschnig, D., Broekman, R., and Rozema, J., 2013. Salt tolerance in the halophyte *salicornia dolichostachya* moss: Growth, morphology and physiology. *Environmental and Experimental Botany*, **92**, 32–42. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2012.04.002
- Khan, M. A., Gul, B., and Weber, D. J., 2001. Effect of salinity on the growth and ion content of *Salicornia rubra*. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **32**, 2965–2977. DOI: 10.1081/CSS-120000975
- Khan, M. A., Ungar, I. A., and Showalter, A. M., 2000. Effects of salinity on growth, water relations and ion accumulation of the subtropical perennial halophyte, *Atriplex griffithii* var. stocksii. *Annals of Botany*, **85**(2), 225–232. DOI: 10.1006/anbo.1999.1022
- Kim, Y.-A., Um, Y.-R., Lee, J.-I., Kim, H.-J., Lim, S.-Y., Nam, T.-J., and Seo, Y.-W., 2009. Comparative Studies on the Fatty Acid Compositions of the Korean Salt Marsh Plants in the West Sea. *KSBB Journal*, **24**(6), 521–536. Retrieved from <http://agsr.fao.org/agris-search/search.do?recordID=KR2010002612>
- Ksouri, R., Ksouri, W. M., Jallali, I., Debez, A., Magné, C., Hiroko, I., and Abdelly, C., 2012. Medicinal halophytes: Potent source of health promoting biomolecules with medical, nutraceutical and food applications. *Critical Reviews in Biotechnology*, **32**(4), 289–326. DOI: 10.3109/07388551.2011.630647
- Kudo, N., and Fujiyama, H., 2010. Responses of Halophyte *Salicornia bigelovii* to Different Forms of Nitrogen Source. *Pedosphere*, **20**(3), 311–317. DOI: 10.1016/S1002-0160(10)60019-7
- Liu, L., Howe, P., Zhou, Y. F., Hocart, C., and Zhang, R., 2002. Fatty acid profiles of leaves of nine edible wild plants: An Australian study. *Journal of Food Lipids*, **9**(1), 65–71. DOI: 10.1111/j.1745-4522.2002.tb00209.x
- Maggio, A., de Pascale, S., Fagnano, M., and Barbieri, G., 2011. Saline agriculture in mediterranean environments. *Italian Journal of Agronomy*, **6**(1), 7. DOI: 10.4081/ija.2011.e7
- Masters, D., Tiong, M., Vercoe, P., and Norman, H., 2010. The nutritive value of river saltbush (*Atriplex amnicola*) when grown in different concentrations of sodium chloride irrigation solution. *Small Ruminant Research*, **91**(1), 56–62. DOI: 10.1016/j.smallrumres.2009.10.019
- Munns, R., and Tester, M., 2008. Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, **59**(1), 651–681. Annual Reviews. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911
- NAM, 2005. *Dietary Reference Intakes for Energy, Carbohydrate, Fiber, Fat, Fatty Acids, Cholesterol, Protein, and Amino Acids*. Washington, DC: The National Academies Press. DOI: 10.17226/10490
- Nedjimi, B., 2014. Effects of salinity on growth, membrane permeability and root hydraulic conductivity in three saltbush species. *Biochemical Systematics and Ecology*, **52**, 4–13. DOI: 10.1016/j.bse.2013.10.007
- Nikalje, G. C., Srivastava, A. K., Pandey, G. K., and Suprasanna, P., 2018. Halophytes in biosaline agriculture: Mechanism, utilization, and value addition. *Land Degradation and Development*, **29**(4), 1081–1095. DOI: 10.1002/lrd.2819
- Norman, H. C., Masters, D. G., and Barrett-Lennard, E. G., 2013. Halophytes as forages in saline landscapes: Interactions between plant genotype and environment change their feeding value to ruminants. *Environmental and Experimental Botany*, **92**, 96–109. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2012.07.003
- Osmond, B., 1963. Oxalates and ionic equilibria in Australian saltbushes (*Atriplex*). *Nature*, **198**, 503–504. DOI: 10.1038/198503a0
- Panta, S., Flowers, T., Lane, P., Doyle, R., Haros, G., and Shabala, S., 2014. Halophyte agriculture: Success stories. *Environmental and Experimental Botany*, **107**, 71–83. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.05.006>
- Parida, A. K., and Das, A. B., 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and environmental safety*, **60**(3), 324–349. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2004.06.010
- Prakash, D., Nath, P., and Pal, M., 1993. Composition, variation of nutritional contents in leaves, seed protein, fat and fatty acid profile of chenopodium species. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **62**(2), 203–205. John Wiley &

- Sons, Ltd. DOI: 10.1002/jsfa.2740620214
- Quintā, R., 2013. *Effectiveness of halophytic plants in the treatment of marine aquaculture wastewater*. Bangor University.
- R Core Team., 2004. *R: a Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <http://www.r-project.org/>
- Redondo-Gómez, S., Mateos-Naranjo, E., Davy, A. J., Fernández-Muñoz, F., Castellanos, E. M., Luque, T., and Figueroa, M. E., 2007. Growth and photosynthetic responses to salinity of the salt-marsh shrub *Atriplex portulacoides*. *Annals of Botany*, **100**(3), 555–563. DOI: 10.1093/aob/mcm119
- Redondo-Gómez, S., Wharmby, C., Castillo, J. M., Mateos-Naranjo, E., Luque, C. J., De Cires, A., Luque, T., et al., 2006. Growth and photosynthetic responses to salinity in an extreme halophyte, *Sarcocornia fruticosa*. *Physiologia Plantarum*, **128**(1), 116–124. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2006.00719.x
- Richardson, S. G., and McKell, C. M., 1982. Growth Response of Two Saltbush Species to Nitrate, Ammonium and Urea Nitrogen Added to Processed Oil Shale. *Journal of Range Management*, **35**(1), 124–125. DOI: 10.2307/3898538
- Rozema, J., and Flowers, T., 2008. Ecology: Crops for a salinized world. *Science*, **322**(5907), 1478–1480. DOI: 10.1126/science.1168572
- Simopoulos, A. P., 2004. Omega-3 fatty acids and antioxidants in edible wild plants. *Biological Research*, **37**(2), 263–277. DOI: 10.4067/S0716-97602004000200013
- Sui, N., and Han, G., 2014. Increases of Unsaturated Fatty Acids in Membrane Lipids Protects Photosystem II from Photoinhibition under Salinity in Different Halophytes. *Journal of Agricultural Science*, **48**, 623–629. DOI: 10.5539/jas.v6n12p251
- Sui, N., Li, M., Li, K., Song, J., and Wang, B. S., 2010. Increase in unsaturated fatty acids in membrane lipids of *Suaeda salsa* L. enhances protection of photosystem II under high salinity. *Photosynthetica*, **48**, 623–629. DOI: 10.1007/s11099-010-0080-x
- Szalai, G., Dai, N., Danin, A., Dudai, N., and Barazani, O., 2010. Effect of nitrogen source in the fertilizing solution on nutritional quality of three members of the *Portulaca oleracea* aggregate. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **90**(12), 2039–2045. DOI: 10.1002/jsfa.4049
- Tsydendambaev, V. D., Ivanova, T. V., Khalilova, L. A., Kurkova, E. B., Myasoedov, N. A., and Balnokin, Y. V., 2013. Fatty acid composition of lipids in vegetative organs of the halophyte *Suaeda altissima* under different levels of salinity. *Russian Journal of Plant Physiology*, **60**, 661–671. DOI: 10.1134/S1021443713050142
- Ushakova, S. A., Kovaleva, N. P., Tikhomirova, N. A., Gribovskaya, I. V., and Kolmakova, A. A., 2006. Effect of photosynthetically active radiation, salinization, and type of nitrogen nutrition on growth of *Salicornia europaea* plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, **53**, 785–792. DOI: 10.1134/S1021443706060094
- Ventura, Y., and Sagi, M., 2013. Halophyte crop cultivation: The case for *salicornia* and *sarcocornia*. *Environmental and Experimental Botany*, **92**, 144–153. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2012.07.010
- Ventura, Y., Wuddineh, W. A., Ephrath, Y., Shpigel, M., and Sagi, M., 2010. Molybdenum as an essential element for improving total yield in seawater-grown *Salicornia europaea* L. *Scientia Horticulturae*, **126**(3), 395–401. DOI: 10.1016/j.scienta.2010.07.015
- Ventura, Y., Wuddineh, W. A., Myrzabayeva, M., Alikulov, Z., Khozin-Goldberg, I., Shpigel, M., Samocha, T. M., et al., 2011. Effect of seawater concentration on the productivity and nutritional value of annual *Salicornia* and perennial *Sarcocornia* halophytes as leafy vegetable crops. *Scientia Horticulturae*, **128**(3), 189–196. DOI: 10.1016/j.scienta.2011.02.001
- Vidrih, R., Filip, S., and Hribar, J., 2009. Content of higher fatty acids in green vegetables. *Czech Journal of Food Sciences*, **27**, 125–129. DOI: 10.17221/621-cjfs
- Wijendran, V., and Hayes, K. C., 2004. Dietary n-6 and n-3 fatty acid balance and cardiovascular health. *Annual Review of Nutrition*, **24**, 597–615. DOI: 10.1146/annurev.nutr.24.012003.132106
- Yepes, L., Chelbi, N., Vivo, J. M., Franco, M., Agudelo, A., Carvajal, M., and Martínez-Ballesta, M. del C., 2018. Analysis of physiological traits in the response of Chenopodiaceae, Amaranthaceae, and Brassicaceae plants to salinity stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, **132**, 145–155. DOI: 10.1016/j.plaphy.2018.08.040
- Zhang, J.-L., and Shi, H., 2013. Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance. *Photosynthesis Research*, **115**(1), 1–22. DOI: 10.1007/s11120-013-9813-6

Zidane Djerroudi, O., 2017. *Caractérisation morpho- physiologique d'une halophyte, atriplex, aux conditions arides.*
Université d'Oran.

Partie 2

Article

Effect of Salinity and Nitrogen Form in Irrigation Water on Growth, Antioxidants and Fatty Acids Profiles in Halophytes *Salsola australis*, *Suaeda maritima*, and *Enchytraea tomentosa* for a Perspective of Biosaline Agriculture

Cassandre Certain ^{1,2,*}, Luc Della Patrona ^{1,*}, Peggy Gunkel-Grillon ^{2,*}, Audrey Léopold ³, Philippe Soudant ⁴ and Fabienne Le Grand ⁴

¹ French Institute for Research in the Science of the Sea (IFREMER), Dept. Lagons Ecosyst & Sustainable Aquaculture, Ctr. Research and Development Institute (IRD), 101 Promenade Roger Laroque, BP 2059, 98848 Noumea, France

² Institute of Exact and Applied Sciences (ISEA), University of New Caledonia, BPR4, 98851 Noumea CEDEX, France

³ New Caledonian institute for agriculture research (IAC), Equipe SolVeg, 98848 Noumea, France;

⁴ Marine environmental science laboratory (LEMAR), UMR 6539, UBO/CNRS/IRD/IFREMER, European University Institute of the Sea (IUEM), Brest Iroise Technopole, Dumont d'Urville street, 29280 Plouzané, France;

* Correspondence: peggy.gunkel-grillon@unc.nc; +687-290-227 (P.G.-G.);

Citation: Certain, C.; Della Patrona, L.; Gunkel-Grillon, P.; Léopold, A.; Soudant, P.; Le Grand, F. Effect of Salinity and Nitrogen Form in Irrigation Water on Growth, Antioxidants and Fatty Acids Profiles in Halophytes *Salsola australis*, *Suaeda maritima*, and *Enchytraea tomentosa* for a Perspective of Biosaline Agriculture. *Agronomy* **2021**, *11*, 449. <https://doi.org/10.3390/agronomy11030449>

Academic Editor:

Received: 30 December 2020

Accepted: 12 February 2021

Published: 28 February 2021

Publisher's Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

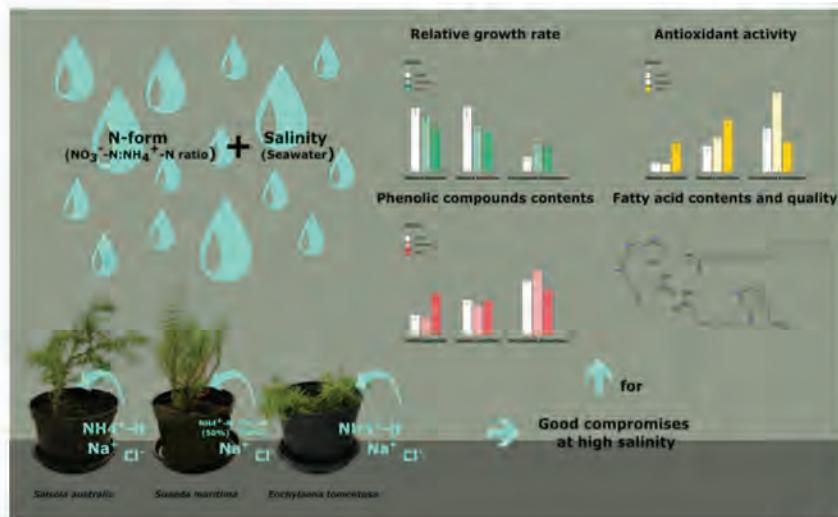


Copyright: © 2021 by the authors. Submitted for possible open access publication under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

Abstract: Cultivation of salt-tolerant crops help to face to irreversible global salinization of freshwater and soils. In New-Caledonia, three halophytes are candidates for saline crops, *Salsola australis* R.Br., *Suaeda maritima* (L.) Dumort and *Enchytraea tomentosa* R.Br. Their success and quality depend yet on availabilities of salinity and essential nutrients in agrosystems. So, we investigated effects of three salinities, i.e., control moderate and high, and five nitrogen ratios, i.e., 100:0, 75:25, 50:50, 25:75 or 0:100 NO₃⁻-N:NH₄⁺-N ratio on their growth and functional value for fatty acids and antioxidants. Results show that the leaf fatty acid and antioxidant profiles of species, emphasize their good potential to become functional crop products, based on comparison with other functional plants, dietetic recommendation, or functional indices. However, their total phenolic compounds (TPC) content can be influenced by N-ratio (*Suaeda maritima* and *Enchytraea tomentosa*) and their antioxidant activity index (AAI) can be influenced by salinity (*Suaeda maritima*), N-ratio (*Salsola australis*) or both (*Enchytraea tomentosa*). Their quantitative and/or qualitative fatty acid profiles can also be influenced by salinity (*Enchytraea tomentosa*), N-ratio (*Suaeda maritima*), or both (*Salsola australis*). Regarding these variations, involving salt tolerance and nitrogen nutrition mechanisms, we recommend suitable treatments to maintain or optimize the growth and the functional quality of leaves in the three species.

Keywords: halophyte; *Salsola australis*; *Suaeda maritima*; *Enchytraea tomentosa*; salt tolerance; nitrogen form; fatty acid; phenolic compounds; antioxidant activity

Graphical abstract:



1. Introduction

The salinization of land is a serious environmental problem limiting productivity and sustainability of crops worldwide [1,2]. Halophytes are cosmopolitan plants capable of ensuring their complete life cycle under salinity of 200 mM NaCl or more. To overcome salt and take advantage of it, they use complex and multigene salt tolerance process [1,3]. Thus, promoting biosaline agriculture by cultivating halophytes appears as a judicious opportunity to valorize salted soils and sustainably diversify food production.

Based on intra-genera potentials, three halophytes from *Amaranthaceae* family drew attention to test their saline crop potential in New Caledonia: *Salsola australis* R.Br. (APNI), *Suaeda maritima* (L.) Dumort and *Enchyliena tomentosa* R.Br. (APNI). In fact, the leaf extracts of *Salsola* and *Suaeda* sp. are promising source of antioxidant and antimicrobial agents [4–6]. Many *Suaeda* sp., are also promising oilseed crops with high polyunsaturated fatty acids contents [7]. Forage and seed products from *Suaeda* sp. and *Enchyliena tomentosa* have also demonstrated potential to replace traditional ingredients in domestic animal diets [7,8]. Moreover, the salty taste and fleshy texture of species' leaves (for *Salsola* species, this is the case only for the young leaves) adds also food value to them for human consumption. *Salsola soda* species is notably cultivated in Italy as a functional vegetable [9] and young shoots of *Suaeda* species are widely consumed worldwide [10].

The domestication of wild halophytic plant species into viable crop has yet to be undertaken with studies on their biological variations according to biological factors as genotype, organ and ontogeny and environmental factors as salinity, nutrient and water availability, temperature or light intensity [2,6]. The primary reason for changes in biochemical composition of halophytes' tissues is to combat salt stress and result often in a qualitative improvement of functional value [11–13]. As salinity is perceived as oxidative stress in many plants [1,3], halophytes have generally very effective antioxidant systems to counteract this [3,6,14]. So, there is an increasing interest to identify among halophyte species those with high antioxidant content for their

use in the agri-food industry and/or pharmaceutical and cosmetic applications. Among natural antioxidants extracted from plants, phenolic compounds, which are widely distributed, exhibit a broad spectrum of antioxidant activity and medicinal properties and are used in many applications [6,15,16]. In addition, it is widely accepted that the increase of fatty acid (FA) unsaturation level and balance between linoleic acid (18:2n – 6) and α -linolenic acid (18:3n – 3) proportions in cell membranes participate to salt resistance in halophytes [12,13,17]. Such changes interfere with ion uptake and sequestration, participate in the prevention of photosynthetic damage and hinder the loss of water, nutrient or osmolytes. Besides, the use of an appropriate nitrogen form is generally beneficial for halophyte plant growth and functional value [18–21]. In high saline environments, i.e., 300–500 mM NaCl, photosynthate biosynthesis is reduced, thus the type of transportable nitrogen compounds is critical for the achievement of energetic demand in plants [20,22–24].

Given this, we hypothesize that the crop potential of our three candidate species can be also modulated by main cultural parameters as salinity and nitrogen form in irrigation. However, hardly any information is available on the effects of both factors, individual or combinative, on the growth or biochemical composition of aerial tissues belonging to the three genera. We know that *Salsola* species are drought shrubs with optimum growth at low or moderate salinities (70–150 mM NaCl) [25,26], adopting frequently C4 photosynthesis [27], which we suppose be an adaptation to reduce water loss in dry or saline lands. Salinity is further known to influence growth and water relation and induce antioxidant activity in *Salsola crassa* [28]. Regarding *Suaeda* species, we know that they are coastal halophyte shrubs, whose succulent leaves accumulate large amounts of ions, showing typical Cl⁻ excluders or salt-includers [29]. Their growths are often reported as not affected or stimulated by high salinities (300–500 mM NaCl equivalent) [30] but also influenced by NO₃⁻-N amount in media [31,32]. A significant positive correlation is further known between salinity, total phenolic compound content and capacity of *Suaeda maritima* to scavenge 2,2-diphenyl-1-picrylhydrazyle (DPPH•) and O₂•-radicals [14]. In addition, salinity is also known to influence FA profiles of *Suaeda* species [13,17] as in *Suaeda salsa* where saline irrigation at 300 mM NaCl increased plant growth and unsaturation degree in major leaf membrane lipids. Finally, *Enchytraea tomentosa* is a drought-hardy shrub reported to tolerate low to moderate salinities (equivalent 25 to 300 mM NaCl) [33,34].

Face to agronomic aim, it thus appears critical to determine demonstrators of crop potential in the three candidate species as well as their specific relationships with external constraints. So, the aim of the study was first to determine a part of this demonstrator through evaluation of growth and specific functional values of edible tissues, i.e., for fatty acids and antioxidants. Secondly, it was to evaluate the effects of two main irrigation parameters, salinity and nitrogen ratio in irrigation, on these demonstrators. Based on salt tolerance and nitrogen nutrition, this allows recommending experimental treatments to maintain or optimize the growth and functional quality of leaves in the three species.

2. Materials and Methods

2.1. Reagents

All chemicals used were of analytical grade. Magnesium sulfate, potassium nitrate, ammonium dihydrogen phosphate, calcium nitrate, potassium dihydrogen phosphate, potassium chloride, ammonium chloride, calcium chloride used for the preparation of nutrient saline solutions were purchased from Merck KGaA® (Darmstadt, Germany). 2,2-Diphenyl-1-picrylhydrazyl (DPPH•) and standard solutions of gallic acid and ascorbic acid used in DPPH• free radical scavenging activity for evaluation of antioxidant activity were purchased from Merck KGaA®. Standard solution of 6-hydroxy-2,5,7,8-tetramethylchroman-2-carboxylic acid (trolox) used in the same essay was purchased from Thermo Fisher Scientific® (Waltham, Massachusetts, USA). Solvents used for extraction of hydrophilic antioxidants (ethanol) or fatty acids (chloroform and methanol) as well as sulfuric acid used for esterification of fatty acids were purchased from Merck KGaA®. Sodium carbonate used in the Folin–Ciocalteu essay for the dosage of total phenolic compounds (TPC) was purchased from Merck KGaA®.

2.2. Seedling Collect, Plant Cultivation and Multiplication

Mother plants were collected on west coast of New Caledonia in June 2018. *Salsola australis* (S21°52'12.0" E165°49'39.5"; altitude = 9.14 m) was collected in St-Sauveur beach in Ouano. *Suaeda maritima* (S21°51'00.3" E165°48'43.8"; altitude = 3.96 m) and *Enchytraea tomentosa* (S21°51'00.6" E165°48'42.9"; altitude = 4.26 m) were collected on a “tanne” (saltpan back to the mangrove) in Ouano. They were potted and grown with a substrate containing natural soil, sand, potting soil, vermiculite and perlite 30:25:25:10:10 (*v:v:v:v:v*). They were kept in a greenhouse equipped with a shade house, with thrice-daily freshwater irrigation completed with bi-weekly saline irrigation, i.e., 200–400 mL of 50% seawater and bi-monthly 1.5% (*m:v*) Welgro® fertilization, i.e., 17:30:15 N:P:K added of Fe, Mn, Zn, B, Bo microelements. Multiplication by germination was conducted in a seeding cup filled with a 1:1 (*v:v*) mixture of sand and potting soil. Daughter seedlings were conditioned under the same condition as adult plants for 4 months. For experiments, 45 seedlings were randomly selected from the same generation and irrigated exclusively with freshwater nebulization to standardize conditions, Figure S7.

2.3. Combined Salinity and Nitrogen Ratio Experiment

2.3.1. Experimental design

Preliminary tests were conducted on mother plants to determine the best growth rates in response to a salt gradient for the three species. According to these results, specific values (in mM NaCl equivalent) of “moderate” and “high” salinities to apply to each species were chosen, Table 16a. For the experiment, 5-months old seedlings were watered with saline irrigation according to these salinities, i.e., made by dilutions of seawater, and five nitrogen ratios (N-ratio) of nitrate to ammonium NO₃⁻-N:NH₄⁺-N, i.e., 0:100, 25:75, 50:50, 75:25 and 100:0,

Table 16b. Then, fifteen conditions were tested for each species on three individuals, Figure S7. Irrigations were carried out over a month, three times a week with a volume corresponding to 50% (*Salsola australis* and *Enchytraea tomentosa*) or 75% (*Suaeda maritima*) of substrate retention capacity (182.1 mL) [35].

Table 16. Salinity and NO_3^- -N:NH $_4^+$ -N ratio used in combined irrigations (a) Specific salinities (mM NaCl equivalent) for *Salsola australis*, *Suaeda maritima* and *Enchytraea tomentosa*. (b) Macronutrient compositions (mM) in the five N-ratios (NO_3^- -N:NH $_4^+$ -N).

	(a) Salinity			
	Control	Moderate	High	
<i>S. australis</i>	0	60	449	
<i>S. maritima</i>	0	150	500	
<i>E. tomentosa</i>	0	35	300	
(b) NO_3^- -N:NH $_4^+$ -N				
	0:100	25:75	50:50	75:25
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0.0	1.8	3.6	2.7
KNO_3	0.0	0.0	0.0	5.4
MgSO_4	2.0	2.0	2.0	2.0
$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$	1.0	1.0	1.0	1.0
KH_2PO_4	0.0	0.0	0.0	0.0
KCl	7.7	7.7	7.7	2.3
NH_4Cl	13.0	9.7	6.1	2.5
CaCl_2	4.3	2.4	0.7	1.5
				100:0

2.3.2. Experimental measurements

Experiments were conducted between June and July 2019, i.e., during austral winter. Atmospheric parameters were recorded every ten minutes by a weather station (HOBO 0664 H21-USB, ONSET®, Cape Cod, Massachusetts, USA) equipped with two external sensors of temperature and relative humidity (HOBO0338 S-THB-M002) and two external sensors of photosynthetic active radiations (HOBO0042 S-LIA-M00). The mean daily temperature was 18.6 ± 2.1 °C during nighttime and 26.1 ± 5.9 °C during the daytime, the mean relative humidity was $91.3 \pm 5.7\%$ and $69.4 \pm 18.4\%$ during nighttime and daytime, respectively, and the mean photosynthetic active radiation between 11 am and 1 pm was $639.6 \pm 314.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ day. The salinity of nitrogen solutions was checked by a refractometer (TM Hand Held Refractometer, ATAGO CO., LTD., Tokyo, Japan®) and the salinity of the percolation water was evaluated weekly using the refractometer.

Growth evaluation. Five secondary shoots of each individual were harvested (from the node), dried and weighed at the beginning (t1) and at the end (t2) of the experiment. Relative growth rates (RGR) were determined on a dry mass basis (1) [36].

$$\text{Relative growth rate} = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1} \quad (1)$$

where W_1 and W_2 are means of five shoots dry weight at times t_1 and t_2 respectively.

2.3.3. Harvest and sample preparation of leaves

After experimentation, leaves, i.e., edible tissues were harvested, frozen at -20 °C and lyophilized (lyophilizer alpha 1-2 LDplus, Martin Christ Gefriertrocknungsanlagen®, Osterode am Harz, Deutschland). Leaves were then milled using a rotor laboratory mill for biochemicals

analyzes. Plant fresh weights (FW) and dry weights (DW) were determined before and after lyophilization to assess the plant water content. It allows for expressing biochemical parameters on a fresh weight basis.

2.4. Determination of Radical Scavenging Activity and Total Phenolic Compound Contents

2.4.1. Extraction procedure

Hydrophilic antioxidants were extracted from 500 mg of dried leaves according to adapted method from [37] by addition of 6.25mL of water:ethanol mixture (1:1, v:v) in a dark recipe (50 mL), taking into account that ethanol and water are food grade and environmentally friendly solvents [38,39] showing molecular affinity and good mass transfer for phenolic compounds [38,40]. After agitation (1 h, 40 °C) and centrifugation (15 min, 40 °C, 3000× g), the supernatant was filtered using cellulose nitrate filters (Merck KGaA®). Three cycles of pellet exhaustion were carried out in this way. Three filtrates were mixed in a 50 mL dark balloon previously weighed. Then, ethanol was removed in a rotary evaporator (Hei-VAP Core HL, Heidolph Instruments®, Kelheim, Deutschland) at 35 °C, with regular weightings until that mass reached less than 4.5g, i.e., total evaporation of ethanol. The crude aqueous extract obtained was aliquoted in wrapped Eppendorf® (Hamburg, Deutschland) tubes, frozen and lyophilized (lyophilizer alpha 1-2 LDplus, Martin Christ Gefriertrocknungsanlagen®). Powder extracts were weighted to determine extraction yields and were used to evaluate antioxidant activities and phenolic compound content. For each sample, a triplicate of extraction was carried out.

2.4.2. DPPH• free radical scavenging activity

It was evaluated by spectrophotometric measurement of their ability to scavenge DPPH• free radicals [41,42] following a method adapted from [37]. Despite the many modes of action of antioxidants, the determination of free DPPH• radical scavenging activity was often recommended for samples containing compounds with SH-, NH- and OH- chemical groups [42] as phenolic compounds [39]. Our assay was done on 96-well-plates (Greiner bio-one®, Kremsmünster, Austria) from powder extracts solubilized in distilled water to form a 1.2 g L⁻¹ stock solution. Eight aqueous dilutions of stock solution (9.4–1200 mg L⁻¹) were made in triplicate in microplate with a final volume of 100 µL. Eight dilutions (2.1–400 mg L⁻¹) of three standard solutions of gallic acid, ascorbic acid and trolox were made in the same way. The 100 µM DPPH• solutions (3.94 mg of DPPH• radical (Merck KGaA®) in 100 mL of ethanol), were made daily as well as the control of their stability and linearity ranges. Tests were performed by addition of 80 µL of the DPPH• solution to the 100 µL of the sample (stock solution, positive standard or aqueous blank), incubation (dark, 60 min, 23 °C) and reading of absorbance at 515 nm (MultiskanMS, Thermo Fisher Scientific®, Waltham, Massachusetts, USA). For each sample, radical scavenging activity was expressed as the percent of inhibition (2).

$$\text{Percent of inhibition} = \left[\frac{(A_0 - A_t)}{A_0} \right] \times 100 \quad (2)$$

where A_0 and A_t are the absorbance values in the absence (blank) or presence (extract or standard) of antioxidants, respectively. The antioxidant concentration necessary to decrease initial DPPH• concentration by 50% (IC₅₀) was calculated graphically using a calibration curve in the linear range plotting the I% against the sample concentration. Antioxidant activity was expressed as antioxidant activity index (AAI), to overcome methodology variability related to the concentrations of DPPH• and samples used (3) [43].

$$\text{Antioxidant activity index} = \frac{\text{final concentration of DPPH} \cdot (\text{mg L}^{-1})}{\text{IC}_{50} (\text{mg L}^{-1})} \quad (3)$$

2.4.3. Total phenolic compounds (TPC) content

It was determined according to the Folin-Ciocalteu method [44] adapted from [37] using gallic acid as a standard. Five dilutions of standard (10–500 mg L⁻¹) were made in triplicate in microplate from 500 mg L⁻¹ stock solution and with a final volume of 20 µL. Tests were performed by addition of 130 µL of distilled water, 10 µL of Folin-Ciocalteu reagent, and 40 µL of sodium carbonate solution (200 g L⁻¹) to 20 µL of the sample (stock solution, positive standard or aqueous blank), incubation (dark, 10 min, 70 °C), cooling (ice) and reading of absorbance at 765 nm (MultiskanMS, Thermo Fisher Scientific®, Waltham, Massachusetts, USA). Total phenolic compound content was determined using a standard curve and expressed in milligram of gallic acid equivalent (GAE) per gram of dry weight thanks to extraction yields. The productivities of the three species in TPC were estimated thanks to the factor of TPC fresh contents (mg_{GAE} g_{FW}⁻¹) by relative growth rate (mg g⁻¹ day⁻¹).

2.5. Determination of Fatty Acid Profiles

Lipids were extracted according to Folch et al.'s (1957) modified method [45] from 50 mg of dried leaves or leafless shoots, by addition of 6mL of chloroform:methanol mixture (2:1, v:v). After agitation and centrifugation (15 min, ambient T°C, 3000× g), 1ml of supernatant corresponding to total lipid fraction (neutral and polar lipids) was added to a known amount (20 µL) of C23:0 (0.115 µg µL⁻¹) used as an internal standard for quantitative determinations. The C:Xn-Y notation was adopted for FA notation where C was the number of carbons, X the number of double bonds and n-Y the position of the first double bond from the terminal methyl group. Total lipids were then vacuum dried under N₂ for 2 h and then directly trans esterified with 800 µL of sulfuric acid:methanol (3.4% v:v) for 10 min at 100 °C. After cooling, fatty acid methyl esters were extracted by the addition of 800 µL of hexane. This organic fraction was washed three times with 1.5mL of hexane saturated water. Then, it was recovered and analyzed in a gas chromatograph (CP 8400, VARIAN®) equipped with a flame ionization detector (GC-FID CP-3800, Agilent Technologies, Inc., Santa Clara, California, USA). Fatty acid methyl esters were analyzed using polar and non-polar capillary columns, temperature-programmed at 220 °C with hydrogen as the carrier gas. A check on outputs of two columns helps to identify co-eluted compounds [46]. Peak integrations and calculations of Fatty acid methyl esters were done with the software program Galaxie 1.9.3.2 (Agilent Technologies, Inc., Santa Clara, California, USA). They were identified by comparison of their retention

time with those of standards and they were quantified by comparison of their peak areas to the peak area of internal standard C23:0. Contents were added to determine the total fatty acid (TFA) content.

The intakes of fresh leaves (g day^{-1}) necessary to achieve the adequate intake indexes for men and women [47] of α -linolenic acid were estimated by the conversion of α -linolenic acid proportion on a quantitative fresh basis (thanks to TFA and water contents) and their ratio with the reference adequate intake indexes. The productivities in TFA and α -linolenic acid were also estimated thanks to a factor of TFA or α -linolenic acid fresh contents ($\text{mg g}_{\text{FW}}^{-1}$) by the relative growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$).

2.6. Statistical Analysis

All statistical analyzes were performed with R software [48]. Significance levels were set at $p < 0.05$. A regression analysis was performed after verification of prerequisites to explore the relation between AAI and TPC content. Then, a correlation analysis by Pearson's method [49] was performed to evaluate the strength of this relation. For comparison between treatments, nonparametric statistics were used due to a low amount of data per condition. First, a two-way ANOVA on rank [50] was performed to investigate significant variations of biological variables according to salinity, N-ratio and the interaction of salinity and N-ratio. The five N-ratios were compared for fatty acid variables and three N-ratios (100:0, 50:50 and 0:100) were compared for antioxidant variables. Next, a one-way Kruskal-Wallis Rank Sum Test [51] and multiple comparisons *via* post hoc Dunn tests [52], with adjustment of Holm p -value [53] were performed on individual factors showing significant effects. A multiple comparison with the same one-way statistical approach was also carried out on the variable corresponding to the combined treatments. We focus description on the effect of salinities versus control for each N-ratio and then on the effects of N-ratio at high salinity.

3. Results

3.1. Mean Growth and Functional Values for Fatty Acids and Antioxidants

Table 17. Mean total fatty acid (TFA) content ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$) and proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n – 9, linoleic acid 18:2n – 6 and α -linolenic acid 18:3n – 3) and of fatty acids classes (saturated SFA, monounsaturated MUFA, polyunsaturated PUFA and unknown) in leaves of the three species, on all treatments.

	16:0	18:0	18:1n – 9	18:2n – 6	18:3n – 3	SFA	MUFA	PUFA	Unknown	TFA
<i>S. australis</i>	14.8 ± 1.9	2.8 ± 0.5	11.0 ± 5.5	26.0 ± 3.1	34.9 ± 7.8	21.8 ± 2.0	14.1 ± 5.6	61.8 ± 4.6	2.4 ± 0.8	13.0 ± 2.5
<i>S. maritima</i>	14.6 ± 0.7	4.2 ± 0.6	4.8 ± 1.0	21.2 ± 2.3	45.9 ± 2.8	22.9 ± 0.9	6.9 ± 1.0	67.8 ± 1.3	2.4 ± 0.6	16.0 ± 2.5
<i>E. tomentosa</i>	17.0 ± 1.4	3.0 ± 0.3	9.4 ± 0.9	18.3 ± 1.4	37.3 ± 4.4	27.9 ± 3.8	12.3 ± 0.9	56.1 ± 4.4	3.6 ± 0.8	8.6 ± 2.1

Data are mean \pm SD, $n = 45$.

Mean RGR is $21.7 \pm 10.2 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ (ranging from 3.4 ± 1.6 to $36.0 \pm 5.4 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$) for *Salsola australis*, $21.3 \pm 7.1 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ (ranging from 9.2 ± 1.8 to $33.4 \pm 6.4 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$) for *Suaeda maritima* and $10.1 \pm 3.9 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ (ranging from 5.6 ± 2.7 to $18.3 \pm 2.8 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$) for *Enchytraea tomentosa*.

Mean water contents are $65.4 \pm 13.3\%$ of fresh weight (%_{FW}) in *Salsola australis*, $72.4 \pm 8.1\%$ _{FW} in *Suaeda maritima* and $40.6 \pm 13.1\%$ _{FW} in *Enchytraea tomentosa*.

Mean AAI are 0.23 ± 0.13 in *Salsola australis*, 0.66 ± 0.32 in *Suaeda maritima* and 0.62 ± 0.34 in *Enchytraea tomentosa*. All antioxidant activities are lower than for the positive controls that are gallic acid ($\text{AAI} = 23.8 \pm 1.1$), ascorbic acid ($\text{AAI} = 18.5 \pm 0.7$) and trolox ($\text{AAI} = 16.4 \pm 0.3$). Mean TPC contents are $41.1 \pm 12.6 \text{ mg}_{\text{GAE}} \text{ g}_{\text{DW}}^{-1}$ in *Salsola australis*, $57.8 \pm 9.1 \text{ mg}_{\text{GAE}} \text{ g}_{\text{DW}}^{-1}$ in *Suaeda maritima* and $69.0 \pm 22.6 \text{ mg}_{\text{GAE}} \text{ g}_{\text{DW}}^{-1}$ in *Enchytraea tomentosa*. Regression-correlation analysis finds significant linear dependence between AAI and TPC content in *Salsola australis* ($R^2 = 0.54$, $p < 0.01$, $y = 53.2x + 28.9$), *Enchytraea tomentosa* ($R^2 = 0.72$, $p < 0.001$, $y = 47.7x + 39.5$) and in *Suaeda maritima* ($R^2 = 0.39$, $p < 0.05$, $y = 11x + 50.6$).

Up to 36 FA are identified including common wide-spread FA, i.e., with a number of carbon atoms in FA chain ≤ 18 and “unusual” FA ($n = 17$) in low proportions representing very long-chain fatty acids, i.e., with a number of carbon atoms in FA chain ≥ 18 and a higher retention time of their esters, Table S9. A focus is made on common FA whose sum represent more than 80% of TFA content (%TFA), i.e., palmitic acid (16:0), stearic acid (18:0), oleic acid (18:1n – 9), linoleic acid (18:2n – 6) and α -linolenic acid (18:3n – 3), Table 17. The main classes of FA are polyunsaturated fatty acids (PUFA) including linoleic acid and α -linolenic acid, mono unsaturated fatty acids (MUFA) including oleic acid and saturated fatty acids (SFA) including palmitic acid stearic acid. The predominant PUFA class represent 56.1 ± 4.4 to $67.8 \pm 1.3\%$ of TFA, and contain mainly linoleic acid and α -linolenic acid. Mean PUFA:SFA ratios are 2.84 ± 0.26 in *Salsola australis*, 2.97 ± 0.16 in *Suaeda maritima* and 2.07 ± 0.42 in *Enchytraea tomentosa* and mean n – 6:n – 3 ratios are 0.78 ± 0.29 in *Salsola australis*, 0.46 ± 0.08 in *Suaeda maritima* and 0.50 ± 0.08 in *Enchytraea tomentosa*.

3.2. Influence of Salinity and NO_3^- – NH_4^+ –N Ratio on Growth and Functional Values for Fatty Acids and Antioxidants

Table 18. Multiple comparisons of relative growth rate (RGR) ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content (WC) (%FW), antioxidant activity index (AAI), total phenolic compounds (TPC) content ($\text{mg}_{\text{GAE}} \text{ g}_{\text{DW}}^{-1}$), total fatty acid (TFA) content ($\text{mg g}_{\text{DW}}^{-1}$), ratio of polyunsaturated on saturated fatty acids (PUFA:SFA) and ratio of omega 6 on omega 3 fatty acids (n – 6:n – 3) in (a) *Salsola australis*, (b) *Suaeda maritima* and (c) *Enchytraea tomentosa* according to salinities (control, moderate or high) and N-ratios (NO_3^- – NH_4^+ –N).

(a) <i>Salsola australis</i>							
Salinity Factor				N-Ratio Factor			
Control	Moderate	High	100:0	75:25	50:50	25:75	0:100
RGR	$31.1 \pm 5.1^{\text{a}}$	$21.8 \pm 6.7^{\text{b}}$	$10.6 \pm 6.4^{\text{c}}$	N.S	N.S	N.S	N.S
WC	$70.6 \pm 11.1^{\text{a}}$	$68.8 \pm 13.6^{\text{a}}$	$57.1 \pm 11.6^{\text{b}}$	N.S	N.S	N.S	N.S
AAI	N.S	N.S	N.S	$0.26 \pm 0.08^{\text{a}}$	N.D	$0.15 \pm 0.05^{\text{b}}$	$0.30 \pm 0.18^{\text{a,b}}$
TPC	N.S	N.S	N.S	N.S	N.D	N.D	N.S
TFA	$14.0 \pm 2.3^{\text{a}}$	$13.7 \pm 2.3^{\text{a}}$	$11.3 \pm 1.9^{\text{b}}$	$15.2 \pm 1.5^{\text{a}}$	$13.5 \pm 2.6^{\text{a,b}}$	$13.4 \pm 1.9^{\text{a,b}}$	$11.5 \pm 2.9^{\text{b,c}}$
PUFA:SFA	$2.93 \pm 0.15^{\text{a}}$	$2.94 \pm 0.31^{\text{a}}$	$2.65 \pm 0.18^{\text{b}}$	N.S	N.S	N.S	N.S
n – 6:n – 3	$0.65 \pm 0.19^{\text{a}}$	$0.70 \pm 0.29^{\text{a}}$	$1.02 \pm 0.26^{\text{b}}$	N.S	N.S	N.S	N.S

(b) <i>Suaeda maritima</i>							
Salinity Factor				N-Ratio Factor			
Control	Moderate	High	100:0	75:25	50:50	25:75	0:100
RGR	$25.3 \pm 9.2^{\text{a}}$	$20.8 \pm 5.8^{\text{a,b}}$	$18.1 \pm 3.7^{\text{b}}$	$19.9 \pm 4.5^{\text{a}}$	$22.0 \pm 3.9^{\text{a}}$	$26.0 \pm 6.6^{\text{a}}$	$25.3 \pm 6.8^{\text{a}}$
WC	$73.7 \pm 11.9^{\text{a}}$	$73.2 \pm 5.8^{\text{a,b}}$	$70.3 \pm 5.0^{\text{b}}$	N.S	N.S	N.S	N.S
AAI	$0.33 \pm 0.18^{\text{a}}$	$0.71 \pm 0.25^{\text{b}}$	$0.92 \pm 0.2^{\text{b}}$	N.S	N.D	N.S	N.S
TPC	N.S	N.S	N.S	$62.7 \pm 7.9^{\text{a}}$	N.D	$52.4 \pm 6.8^{\text{b}}$	N.D
TFA	N.S	N.S	N.S	$13.5 \pm 1.5^{\text{a}}$	$14.8 \pm 2.1^{\text{a,b}}$	$17.9 \pm 1.2^{\text{c}}$	$17.7 \pm 2.4^{\text{c}}$
PUFA:SFA	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S
n – 6:n – 3	N.S	N.S	N.S	$0.46 \pm 0.03^{\text{a,b}}$	$0.45 \pm 0.09^{\text{a,c}}$	$0.41 \pm 0.04^{\text{c}}$	$0.44 \pm 0.05^{\text{a,c}}$
							$0.54 \pm 0.09^{\text{b}}$

(c) <i>Enchyalaena tomentosa</i>								
Salinity Factor								
	Control	Moderate	High	100:0	75:25	50:50	25:75	0:100
RGR	N.S	N.S	N.S	7.0 ± 2.5 ^a	8.3 ± 2.4 ^{a,b}	11.3 ± 3.2 ^{b,c}	13.1 ± 4.7 ^c	11.5 ± 3.7 ^{b,c}
WC	N.S	N.S	N.S	44.9 ± 15.5 ^a	26.6 ± 15.5 ^b	44.0 ± 9.4 ^a	42.4 ± 8.8 ^a	45.1 ± 2.4 ^a
AAI	0.55 ± 0.26 ^{a,b}	0.89 ± 0.39 ^b	0.42 ± 0.14 ^a	0.34 ± 0.13 ^a	N.D	0.64 ± 0.17 ^b	N.D	0.88 ± 0.39 ^b
TPC	N.S	N.S	N.S	53.0 ± 16.2 ^a	N.D	65.9 ± 14.0 ^a	N.D	87.8 ± 21.6 ^b
TFA	10.3 ± 1.9 ^a	8.9 ± 1.7 ^a	6.6 ± 0.7 ^b	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S
PUFA:SFA	2.21 ± 0.48 ^a	2.23 ± 0.34 ^a	1.77 ± 0.27 ^b	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S
n - 6:n - 3	0.45 ± 0.05 ^a	0.47 ± 0.04 ^a	0.57 ± 0.07 ^b	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S

Data are mean ± SD a, n = 15, b, n = 9. For each variable, values with the same letters are not significantly different between treatments ($p < 0.05$). N.S = non-significant effect of factor. N.D = no data

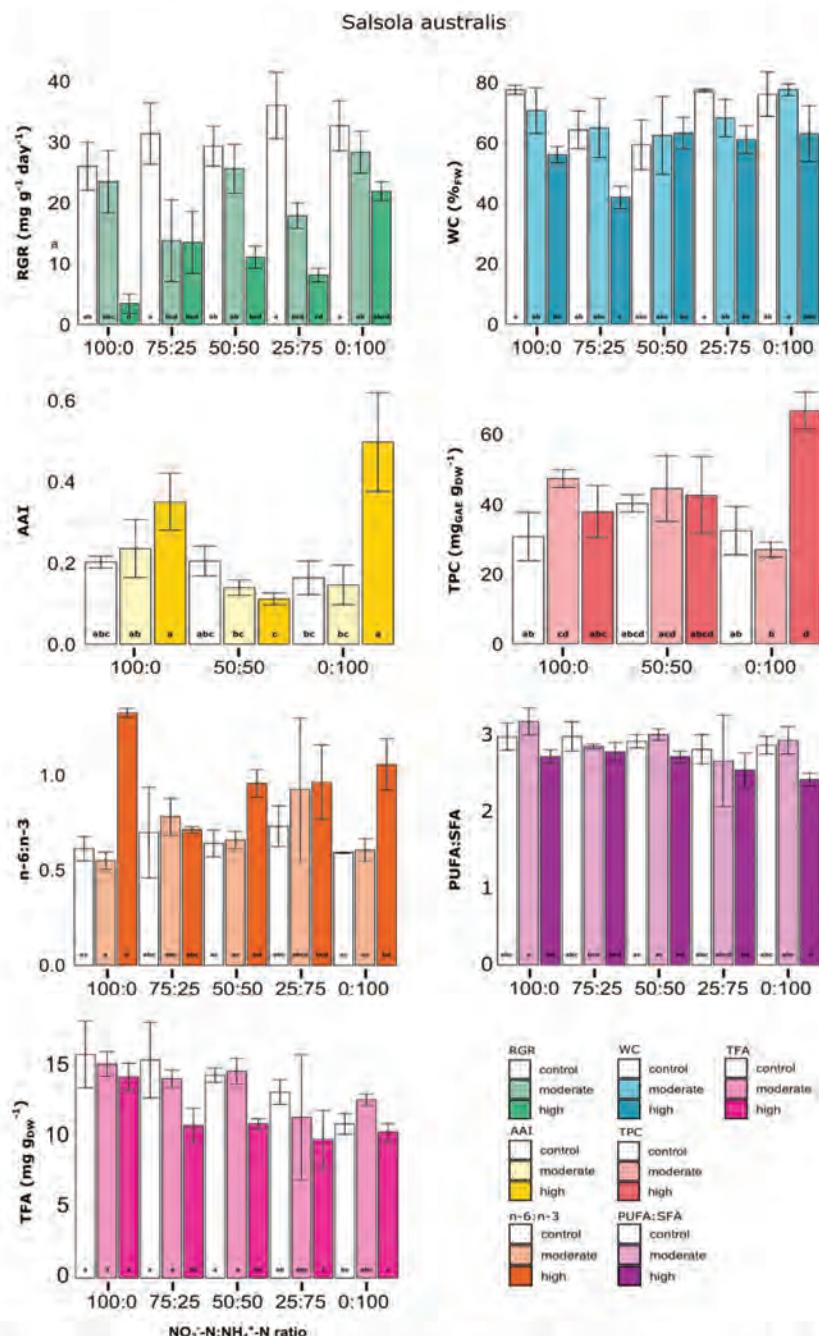


Figure 24. Multiple comparisons of relative growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content (%FW), antioxidant activity index (AAI), total phenolic compound (TPC) content ($\text{mg GAE g}^{-1} \text{ DW}$), total fatty acid (TFA) content ($\text{mg g}^{-1} \text{ DW}$), ratio of

polyunsaturated on saturated fatty acids (PUFA:SFA) and ratio of omega 6 on omega 3 fatty acids ($n - 6:n - 3$) in *Salsola australis*, between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. For each variable, values with the same letters are not significantly different between treatments ($p < 0.05$). Data are mean \pm SD ($n = 3$).

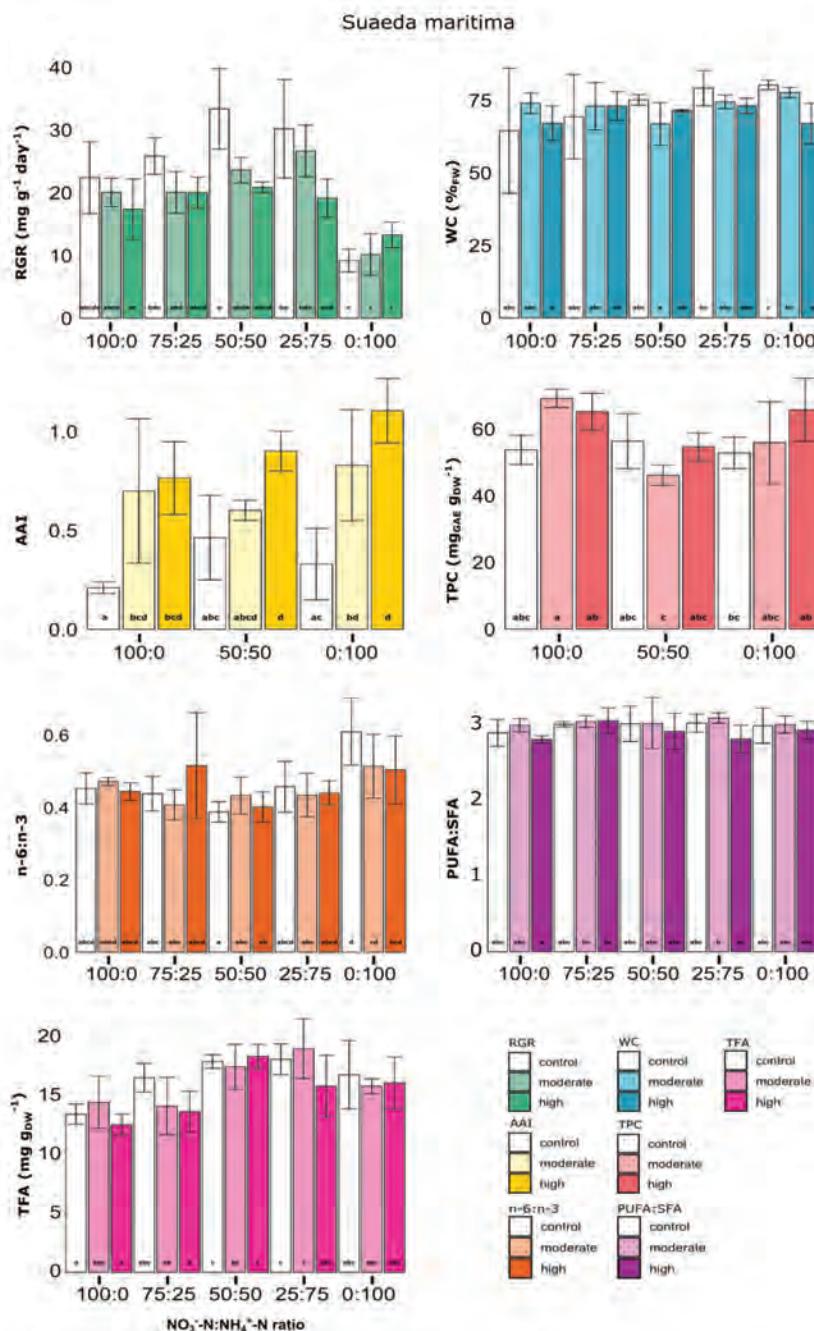


Figure 25. Multiple comparisons of relative growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content (%FW), antioxidant activity index (AAI), total phenolic compound (TPC) content ($\text{mg GAE g}^{-1} \text{ DW}$), total fatty acid (TFA) content ($\text{mg g}^{-1} \text{ DW}$), ratio of polyunsaturated on saturated fatty acids (PUFA:SFA) and ratio of omega 6 on omega 3 fatty acids ($n - 6:n - 3$) in *Suaeda maritima*, between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. For each variable, values with the same letters are not significantly different between treatments ($p < 0.05$). Data are mean \pm SD ($n = 3$).

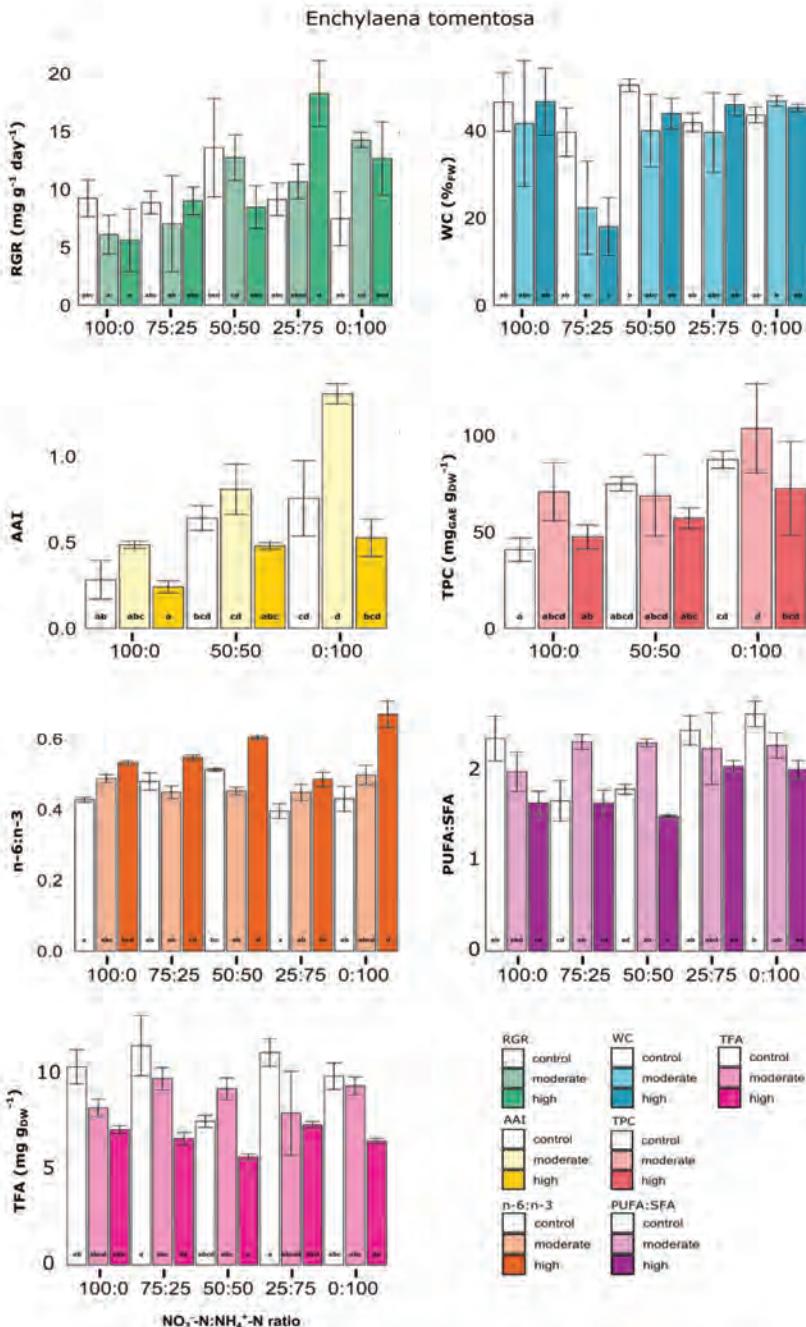


Figure 26. Multiple comparisons of relative growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content (%fw), antioxidant activity index (AAI), total phenolic compound (TPC) content (mg GAE gdw^{-1}), total fatty acid (TFA) content (mg gdw^{-1}), ratio of polyunsaturated on saturated fatty acids (PUFA:SFA) and ratio of omega 6 on omega 3 fatty acids (n – 6:n – 3) in *Enchylaena tomentosa* between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. For each variable, values with the same letters are not significantly different between treatments ($p < 0.05$). Data are mean \pm SD ($n = 3$).

Table 18 shows multiple comparisons of biological variables (part of demonstrators of agronomical value), between individual treatments, i.e., salinities (control, moderate or high) or N-ratios ($\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+:\text{N}$).

In *Salsola australis*, *Suaeda maritima* and *Enchylaena tomentosa* respectively, the Figures 1–3 as well as the corresponding Tables S3–S5

specify such individual effects with regard to the combined treatments and allow further to highlight specific effects of some combined treatments.

3.2.1. *Salsola australis*

The two-way analysis, Table S10, confirms that salinity is a controlling factor for RGR ($p < 0.001$), for water content ($p < 0.01$), for TFA content ($p < 0.01$), for PUFA:SFA ratio ($p < 0.001$) and for n – 6:n – 3 ratio ($p < 0.001$) regardless of the N-ratio. It confirms besides that the N-ratio is a controlling factor for AAI ($p < 0.05$) and for TFA content ($p < 0.01$) regardless of the salinity. Finally, the interaction is a controlling factor for AAI ($p < 0.05$) and for TPC content ($p < 0.05$).

Moderate or high salinities decrease significantly the RGR versus control and high salinity decreases significantly the RGR versus moderate salinity. High salinity decreases also significantly the water content, versus control or versus moderate salinity. In addition high salinity decreases significantly the TFA content and the PUFA:SFA ratio but increases significantly the n – 6:n – 3 ratio versus control or versus moderate salinity, Table 18a.

Besides, 0:100 N-ratio decreases significantly the TFA content versus 100:0, 75:25 or 50:50 N-ratio as does 25:75 N-ratio versus 100:0 N-ratio. 50:50 N-ratio decreases significantly the AAI versus 100:0 or 0:100 N-ratio, Table 18a.

The Figure 24 and the Table S11 specify that:

- moderate salinity combined with 75:25 or 25:75 N-ratio and high salinity combined with all rich NO_3^- -N ratios tends to decrease the RGR versus control (ranging from ~57.0% to ~86.9%).
 - high salinity combined with 100:0, 75:25 or 25:75 tends to decrease the water content versus control (of ~27.7%, ~34.8% or ~21.1% respectively).
 - high salinity combined with 0:100 N-ratio increases significantly the AAI (of ~212.5%; $p < 0.05$) and the TPC content (of ~105.2%; $p < 0.01$) versus control. This combined treatment increases also significantly the AAI versus 50:50 N-ratio (of ~354.0%; $p < 0.001$) and the TPC content versus 100:0 N-ratio (of ~76.0%; $p < 0.05$). Further, high salinity combined with 100:0 N-ratio increases also significantly the AAI versus 50:50 N-ratio (of ~218.2%; $p < 0.01$). In addition, moderate salinity combined with 100:0 N-ratio increases significantly the TPC content versus control (of ~53.2%; $p < 0.05$).
 - high salinity combined with 100:0, 50:50 or 0:100 N-ratio tends to increase the n – 6:n – 3 ratio versus 75:25 N-ratio (of ~86.3%, ~34.2% or ~48.2% respectively).
 - high salinity combined with 50:50 or 0:100 N-ratio tends to decrease the PUFA:SFA ratio versus control (of 6.9% or ~15.7% respectively).
 - high salinity combined with 75:25, 50:50 or 25:75 N-ratio tends to decreases the TFA content versus control (of ~30.1%, ~23.9% or ~25.4% respectively) and when combined with 100:0 N-ratio, it tends to increase the TFA content versus all other ratios (ranging from ~30.3% to ~45.2%).
-

3.2.2. *Suaeda maritima*

The two-way analysis, Table S10, confirms that salinity is a controlling factor for RGR ($p < 0.05$), for water content ($p < 0.05$) and for AAI ($p < 0.001$) regardless of the N-ratio. It confirms besides that the N-ratio is a controlling factor for RGR ($p < 0.001$), for TPC content ($p < 0.05$), for TFA content ($p < 0.001$) and for n – 6:n – 3 ratio ($p < 0.01$) regardless of the salinity.

High salinity decreases significantly the RGR and the water content versus control. Moderate and high salinities significantly increase the AAI versus control, Table 18b.

Besides, 0:100 N-ratio significantly decreases the RGR versus all other N-ratios. 50:50 N-ratio significantly decreases the TPC content versus 100:0 N-ratio. 100:0 N-ratio decreases the TFA content versus 50:50, 25:75 or 0:100 N-ratio as does 75:25 N-ratio versus 50:50 or 25:75 N-ratio. 75:25, 50:50 or 25:75 N-ratio increases the n – 6:n – 3 ratio versus 0:100 N-ratio, Table 18b.

Figure 25 and Table S12 specify that:

- high salinity combined with 50:50 or 25:75 N-ratio tends to decrease the RGR versus control (of ~37.4% and ~36.7% respectively). In addition, control and moderate salinities combined with 0:100 N-ratio tends to decrease the RGR versus 100:0, 75:25, 50:50 or 25:75 N-ratio (ranging from ~58.9% to ~72.4% at control salinity from ~49.4% to ~61.9% at moderate salinity and from ~23.6% to ~36.4% at high salinity).
- high salinity combined with 0:100 N-ratio tends to decrease the water content versus control (of ~16.6%).
- moderate salinity combined with 100:0 or 0:100 N-ratio as well as high salinity combined with all N-ratios tend to increase the AAI versus control (ranging from ~94.4% to ~262.6%).

3.2.3. *Enchylaena tomentosa*

The two-way analysis, Table S10, confirms that salinity is a controlling factor for AAI ($p < 0.05$), for TFA content ($p < 0.001$), for PUFA:SFA ratio ($p < 0.001$) and for n – 6:n – 3 ratio ($p < 0.001$) regardless of the N-ratio. It confirms besides that the N-ratio is a controlling factor for RGR ($p < 0.01$), for water content ($p < 0.05$), for AAI ($p < 0.001$) and for TPC content ($p < 0.01$) regardless of the salinity.

No salinities have an effect on the AAI versus control but moderate salinity increases significantly the AAI versus high salinity. High salinity significantly decreases the TFA content, the PUFA:SFA ratio and significantly increases the n – 6:n – 3 ratio versus control or versus moderate salinity, Table 18c.

Besides, 25:75 N-ratio significantly increases the RGR versus 100:0 or 75:25 N-ratio and 50:50 or 0:100 N-ratio significantly increase the RGR versus 100:0 N-ratio. 75:25 N-ratio significantly decreases the water content versus all other N-ratios. 50:50 or 0:100 N-ratio increase significantly the AAI with 50:50 or 0:100 N-ratio versus 100:0 N-ratio. 0:100 N-ratio significantly increase the TPC content versus 50:50 or 100:0 N-ratio, Table 18c.

Figure 26 and Table S13 specify that:

- moderate salinity combined with 0:100 N-ratio tends to increase the RGR of ~91.1% versus control and that high salinity combined

with 25:75 N-ratio tends to increase the RGR of ~100.0% versus control. Further, high salinity combined with 25:75 N-ratio tends to increase the RGR versus 100:0 ratio (of ~226.2%), versus 75:25 ratio (of ~102.9%) or versus 50:50 N-ratio (of~115.7%).

- high salinity combined with 75:25 N-ratio tends to decrease the water content versus control (of ~54.6%) and versus 100:0, 50:50, 25:75 or 0:100 N-ratio (ranging from ~59.0% to ~61.4%).
- all salinities combined with 0:100 N-ratio tend to increase the AAI versus 100:0 N-ratio (ranging from ~118.3% to ~180.6%).
- high salinity combined with all N-ratios tends to increase the n – 6:n – 3 ratio versus control (ranging from ~14.2% to ~55.7%).
- high salinity combined with 100:0, 50:50 or 0:100 N-ratio tends to decrease the PUFA:SFA ratio versus control (ranging from ~16.3% to ~30.4%). Further, moderate salinity combined with 75:25 or 50:50 N-ratio tends to increase the PUFA:SFA ratio versus control (of ~39.5% or ~28.7% respectively)
- high salinity combined with all N-ratios tends to decrease the TFA content versus control (ranging from ~24.8% to ~42.3%).

4. Discussion

4.1. Mean Growth and Functional Values for Antioxidants and Fatty Acids

Mean RGR of our 5–6 months old *Salsola australis* is lower than the previous report in 1–2 months old *Salsola kali* [54], 2–3 month old *Salsola ikonnikovii* [55] or 2–3 month-old *Salsola crassa* [28] but higher than the previous report in 2–14 month old *Salsola oppositifolia* [56], all potential alternatives crops for the rehabilitation of arid or saline soils, medicine, companion crop, fodder or biofuel [55,57]. Mean RGR of our 5–6 months old *Suaeda maritima* is also lower than the previous report in 2–3 months old *Suaeda salsa* [58], 2–3 months old *Suaeda fruticosa* [59], or 0–4 months old *Suaeda splendens* [60], all three being potential oilseed or forage crops [10]. The difference in developmental stage can explain the different growth performances between our species and species of related genera. For *Enchytraea tomentosa*, growth results are in accordance with the highest growths of seedlings (same age) reported in the field [61].

Besides, the antioxidant activity of plant extracts is considered as poor when AAI < 0.5, moderate when 0.5 < AAI < 1.0, and strong when 1.0 < AAI < 2.0 [43]. So, hydroethanolic extracts of leaves indicate moderate to high antioxidant activities for *Suaeda maritima* and *Enchytraea tomentosa* and poor to moderate antioxidant activity for *Salsola australis*. In addition, the three hydroethanolic presented also high [4,37] mean phenolic contents, positively correlated with the AAI. Such correlation has been often reported in other halophytes [6,14]. These results suggest the presence of an interesting pool of natural antioxidants in *Suaeda maritima* and *Enchytraea tomentosa* leaves and require further investigation of specific compounds, such as polyphenols, but also glutathione, terpenoids, vitamins, ureides or polyols as in many other halophytes [4,6,62]. There is increasing interest in identifying plants with high activity or antioxidant content for use in industry [6,15]. Notably, several epidemiological studies in

humans demonstrate the protective effects of the consumption of plant polyphenols against oxidative diseases. They are notably known to have anti-carcinogenic, anti-thrombotic, cardio-protective or even antimicrobial and anti-inflammatory effects [63]. However, due to the varied chemical nature of antioxidants and the complexity of oxidation processes, there is no one-size-fits-all method for measuring the antioxidant capacity of a biological sample [39,42]. In addition, each methodology indicates variations at different stages (extraction, quantification, identification) which lead to differences in sensitivity and reproducibility [64].

Besides, the mean TFA contents and FA compositions in the three species are in agreement with those found in edible wild plants [65–67]. In addition, the predominant amounts of dietary essential polyunsaturated acids, i.e., PUFA:SFA ratio > 1, are above that found in other commonly eaten leafy vegetables like spinach, buttercrunch lettuce, red leaf lettuce, and mustard greens, and slightly below the quantities found in purslane [68]. These predominant amounts suggest a high functional value for species due to the well-known protective role of such fatty acids against cardiac disorders [68,69]. Further, the predominant amounts of omega 3, i.e., n – 6:n – 3 ratios < 1, indicate functional values able to mitigate, through long-term consumption, the persistent imbalance in favor of omega 6 characterizing the diet of many modern societies [68]. An intake of 100 mg of leaves contributes to 8.2(men)–11.9(women)%, 11.6–16.8% and 10.4–15.1% of the dietary daily recommendation for α -linolenic acid omega 3 [47] for *Salsola australis*, *Suaeda maritima* and *Enchyalaena tomentosa* respectively. However, beyond global indices, it is also essential to have population-based and food-based dietary recommendations [70].

All these observations suggest that the three species studied have a great potential to become functional plant products. Mean productivities for TFA and α -linolenic acid, on a fresh weight basis, are estimated at 97.0 ± 75.7 and 35.9 ± 30.0 $\mu\text{g g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ for *Salsola australis*, 97.0 ± 48.1 and 45.3 ± 23.5 $\mu\text{g g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ for *Suaeda maritima* and 49.7 ± 20.3 and 18.8 ± 8.6 $\mu\text{g g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ for *Enchyalaena tomentosa*. The mean productivities for TPC, on a fresh weight basis, are estimated at 309.2 ± 255.5 $\mu\text{g g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ for *Salsola australis*, 334.0 ± 166.1 $\mu\text{g g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ for *Suaeda maritima* and 382.6 ± 219.7 $\mu\text{g g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ for *Enchyalaena tomentosa*.

4.2. Influence of Salinity and NO_3^- -N: NH_4^+ -N Ratio on Salt-Tolerance and N-Nutrition

Physiological changes in plants between combined treatments inform on metabolism used by species to face salt under different N-nutritios.

4.2.1. *Salsola australis*

Results show that moderate and high salinities can decrease the RGR regardless of N-ratio. However, they do not show any significant effect of the N-ratio or of a specific combined treatment (interaction) on the RGR. Under saline conditions, plant growth depends firstly on osmotic adjustment [1,3]. Although the interaction is not statistically significant, the lowest growth performances when both salinities are combined with rich- NO_3^- -N irrigation waters, suggest yet that NO_3^- -N is not used for this purpose. This function could instead be assigned to

other ions or to compatible solutes [3,29,71]. In addition, the plants subjected to the exclusive NH₄⁺-N treatment (0:100 ratio) tend to better maintain the RGR and the water efficiently at moderate and high salinity. This suggests that this species is tolerant to NH₄⁺-N and efficiently utilizes NH₄⁺-N uptake products to perform osmoprotective function and/or other salt tolerance processes.

Salt-tolerance and osmoregulation in plants also depend on the ability to increase the FA unsaturation level and the linoleic acid on α -linolenic acid ratio in cell membranes (the PUFA:SFA ratio and, in our species, the n – 6:n – 3 ratio) what reduces their fluidity and permeability [12,13,17]. Results show such positive variations at high salinity for the n – 6:n – 3 ratio. So, it can be interpreted as the establishment of salt tolerance mechanisms. However, the lower growth performances at high salinity under 100:0, 75:25, 50:50 and 25:75 N-ratios indicate that these FA changes are not sufficient to deal with salt.

Besides, the antioxidant defense is also a well-known salt tolerance mechanism in halophytes [3,6,14]. The results show an increase of the AAI and the TPC content under high salinity when combined with 0:100 N-ratio. This supports the hypothesis of the advantage of NH₄⁺-N tolerance under high saline conditions. The priming effect of NH₄⁺-N nutrient on stimulation of salt-tolerance by antioxidant capacity has previously been reported in *Spartina alterniflora* [24]. However, the low mean AAI in *Salsola australis* raises the question of the antioxidant role attributed to the phenolic compounds, i.e., little involved in ROS scavenging or involved in ROS scavenging but with an additional mode of action than that shown by DPPH test.

4.2.2. *Suaeda maritima*

Results show that the RGR depends on the salinity and the N-ratio in water irrigation. However, they do not show any significant effect of a specific combined treatment (interaction) on the RGR. So, lower growth performances are related to a 0:100 N-ratio regardless of salinity, with a more attenuated decrease under high salinity. This suggests that this species prefers NO₃⁻-N nutrient under all salinities but can better use NH₄⁺-N nutrient when salinity increase. It was shown for *Suaeda maritima* var. *macrocarpa* that uptake and assimilation of NO₃⁻-N and NH₄⁺-N (with 66:33 ratio) is affected by salinity and that yields of NH₄⁺-N nutrient could increase with salinity [72]. However, here, the results also show that plants conserve effectively water relative to control under all saline treatments except when the high salinity is combined with 0:100 N-ratio. This suggests that the increase of NH₄⁺-N relative to NO₃⁻-N trends to lower the osmoprotective function at high salinity. Previous reports have shown that the osmotic potential of *Suaeda physophora* at 300 mM NaCl mainly depends on NO₃⁻-N [73], on proline and sugars [71].

In addition, the results demonstrate that the TFA content and the quality of fatty acids are not affected by moderate or high salinity relative to control regardless of the N-ratio. We suggest that this species does not need to increase the proportion of unsaturated fatty acids or of linoleic acid to tolerate an increase of salinity, unlike other *Suaeda* species [13,17]. However, the plants subject to a 0:100 ratio (with the lowest RGR) tend to have the lowest linoleic acid proportions (the

highest n – 6:n – 3 ratio) regardless of salinity, although the interaction is not statistically significant.

Besides, the results do not show any effects of salinity on TPC content, but highlight an increase of AAI with salinity. This supports the hypothesis on the induction of antioxidant processes for salt-tolerance in this species as previously demonstrated for *Suaeda* species [74,75], but with the mobilization of additional antioxidant mechanisms that the activity of phenolic compounds. In fact, the high level of phenolic compounds regardless of salinity may indicate their constitutive antioxidant role [4,37]. In particular, it has been shown for *Suaeda salsa* and for *Suaeda maritima* that the trapping of ROS during salt stress involves the dismutation of superoxide. For *Suaeda salsa*, this could also involve catalase pathway, glutathione peroxidase pathway, peroxiredoxin reductase pathway and ascorbic acid—glutathione cycle.

4.2.3. *Enchytraea tomentosa*

While RGR and the water content depend on N-ratio in water irrigation, the results cannot show any significant effect of salinity or of a specific combined treatment (interaction) on these parameters. Even so, the RGR trends to be favored by moderate or high salinity when combined with the two rich-ammonia ratios, i.e., 25:75 or 0:100 ratios. The level of salt tolerance reported agrees with the previous report for this species [33,34]. However, to our better knowledge, nothing is known about nitrogen nutrition for this species. So, our results provide new insights and suggest that this species is NH₄⁺-N tolerant and can take advantage of this nutrient at moderate or high salinity as many other saline land species [20,22–24]. This advantage was explained in other species by the limited bioavailability of NO₃⁻-N in Cl⁻-rich-soil [20] and/or by the economic changes of carbon and nitrogen metabolisms [22,76] and/or by the increase in salt tolerance capacity obtained directly by the use of NH₄⁺-N [23,24].

Besides, the increase of n – 6:n – 3 ratio under high salinity and in particular with 0:100 N-ratio, support the latter hypothesis. This can be interpreted as the establishment of salt tolerance mechanisms involving changes inside polyunsaturated FA. However, the lowest PUFA:SFA ratios at high salinity regardless of the N-ratio suggests that the proportion of polyunsaturated FA is not modulated for this purpose. So, further works will be needed to investigate the possible contribution of structural FA to osmoregulatory processes in saline conditions.

The beneficial effect of NH₄⁺-N nutrient is also supported by the increase of the AAI and the TPC content in plants when NH₄⁺-N proportion increases in irrigation water. For the AAI this increase concerns all salinities and for the TPC content, it concerns only control salinity. However, the decrease of the AAI at high salinity relative to moderate salinity could indicate an overtaking of antioxidant capacity face to salt stress. Even so, constant levels of TPC regardless of salinity may further indicate a constitutive role of phenolic compounds. A fundamental role of polyphenols in the protection of the photosynthetic apparatus under salt stress has notably been demonstrated [77], showing photosynthetic tissues as the main sites of flavonoid accumulation. So, further studies have to explore whether the N-

modulation of growth and TPC content are correlated with differences in carbon uptake in this species.

5. Conclusions

Regarding functional values for antioxidants and fatty acids, our work demonstrates the good potential for biosaline agriculture of *Salsola australis*, *Suaeda maritima* and *Enchylyena tomentosa*, three halophytes from New Caledonia. However, we report that the quality in terms of antioxidants fatty acids of the leafy product from these species depends on salinity, nitrogen supply or a combination of the two. Based on salt tolerance and nitrogen nutrition, we thus recommend treatments to jointly optimize their growth and functional values for antioxidants and fatty acids. That is to say, the treatments showing a high RGR, a high AAI, a high TPC content, a high TFA content and a high proportion of unsaturated fatty acids (high PUFA:SFA ratio), in particular α -linolenic acid (low n – 6:n – 3 ratio). For these recommendations, we focus on the highest salinity studied for each species, because such a perspective of irrigation maximizes water savings. For *Salsola australis*, we recommend a combination of a 0:100 N-ratio with high salinity to reach a good compromise between RGR ($21.9 \pm 1.5 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content ($63.1 \pm 16.0\%_{\text{FW}}$), functional value for antioxidants (AAI: 0.49 ± 0.12 and TPC content: $66.7 \pm 5.3 \text{ mg}_{\text{GAE}} \text{ g}_{\text{DW}}^{-1}$), and functional value for fatty acids (n – 6:n – 3 ratio: 1.06 ± 0.19 , PUFA:SFA ratio: 2.43 ± 0.09 and TFA content: $10.4 \pm 0.6 \text{ mg g}_{\text{DW}}^{-1}$). For *Suaeda maritima*, we recommend a combination of a 50:50 N-ratio with high salinity to reach a good compromise between RGR ($20.9 \pm 0.8 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content ($71.4 \pm 0.4\%_{\text{FW}}$), functional value for antioxidants (AAI: 0.90 ± 0.99 and TPC content: $54.7 \pm 4.1 \text{ mg}_{\text{GAE}} \text{ g}_{\text{DW}}^{-1}$) and functional value for fatty acids (n – 6:n – 3 ratio: 0.40 ± 0.04 , PUFA:SFA ratio: 2.91 ± 0.24 and TFA content: $18.4 \pm 1.0 \text{ mg g}_{\text{DW}}^{-1}$). For *Enchylyena tomentosa*, we recommend a combination of a 25:75 ratio with high salinity to show a good compromise between RGR ($18.3 \pm 2.9 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content ($45.9 \pm 4.2\%_{\text{FW}}$) and functional value for fatty acids (n – 6:n – 3 ratios: 0.49 ± 0.04 , PUFA:SFA ratio: 2.05 ± 0.11 and TFA content: $7.4 \pm 0.3 \text{ mg g}_{\text{DW}}^{-1}$). We recommend also a combination of a 0:100 ratio with high salinity to reach a good compromise for previous variables, but also the best functional values for antioxidants among the high salinity treatments (AAI: 0.53 ± 0.11 and TPC content: $72.5 \pm 24.2 \text{ mg}_{\text{GAE}} \text{ g}_{\text{DW}}^{-1}$).

Such results have the potential to be used for future field experiments of biosaline agriculture with high salinity in irrigation water. This is particularly important in order to develop solutions for reducing our footprint on freshwaters and lands of territories.

Supplementary Materials: The following are available online at www.mdpi.com/xxx/s1. Table S9: Mean proportions of all fatty acids and fatty acid classes (%TFA) in halophytes *Salsola australis*, *Suaeda maritima* and *Enchylyena tomentosa* after one-month irrigation under different salinities and $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+:\text{N}$ ratios. Data are mean \pm SD on all combined treatments ($n = 45$), Table S10: Two-way analysis of the variance on ranks studying the significant variations of the RGR, the water content and the profiles of antioxidants and fatty acids of halophytes *Salsola australis*, *Suaeda maritima* and *Enchylyena tomentosa* as a function of salinity, N-ratio or interaction of salinity and N-ratio, Table S11–S13: Multiple comparisons of relative growth rate (mg g day^{-1}), water content ($\%_{\text{FW}}$), antioxidant activity index (AAI), total phenolic compound (TPC)

content (mgGAE gDW^{-1}), total fatty acid (TFA) content (mg gDW^{-1}), ratio of polyunsaturated on saturated fatty acids (PUFA:SFA) and ratio of omega 6 sur omega 3 fatty acids (n – 6:n – 3) in *Salsola australis*, *Suaeda maritima* or *Enchytraea tomentosa* between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. Figure S7: Experimental design of combined salinity and nitrogen ratio experiment on halophytes *Salsola australis*, *Suaeda maritima* and *Enchytraea tomentosa*.

Author Contributions: Conceptualization, L.D.P.; methodology, C.C., P.S. and F.L.G.; software, F.L.G.; validation, P.G.-G., L.D.P., C.C., A.L. and P.S.; formal analysis, C.C., A.L. and P.S.; investigation, C.C. and L.D.P.; resources, L.D.P. and P.G.-G.; data curation, P.G.-G. and C.C.; writing—original draft preparation, C.C.; writing—review and editing, C.C., P.G.-G., L.D.P., A.L. and P.S.; visualization, C.C.; supervision, P.G.-G. and L.D.P.; project administration, P.G.-G. and L.D.P.; funding acquisition, L.D.P. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: The investment and the operation of this work were financed by “l’Institut Français de Recherche pour l’Exploitation de la Mer” (IFREMER) [RESSAC 2017–2021] and by the government of New Caledonia (research grant). The APC was funded by IFREMER.

Data Availability Statement: Research data were purchased in accordance with MDPI Research Data Policies.

Acknowledgments: The authors thank M. BIDEAU Antoine for his technical assistance in the fatty acid evaluation in LIPIDOCEAN platform (UBO-CNRS-IRD-IFREMER), Brest, France (<https://www-iuem.univ-brest.fr/lemar/les-poles/lipidocean/>). Thanks go to Ms. JAMET Léocadie for her technical assistance in the sample conditioning in ISO9001LAMA Plateforme (IRD), Noumea, New-Caledonia (France) (<https://imago.ird.fr/moyens-analytiques/noumea>). Thanks go to the municipality of Mont Dore, New Caledonia for the long-term provision of the experimental greenhouse in environment house of Mont Dore.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest. The funders had no role in the design of the study; in the collection, analyses, or interpretation of data; in the writing of the manuscript, or in the decision to publish the results.

References

- Carillo, P.; Grazia, M.; Pontecorvo, G.; Fuggi, A.; Woodrow, P. Salinity stress and salt tolerance. In *Abiotic Stress in Plants—Mechanisms and Adaptations*; IntechOpen: London, United Kingdom, 2011.
- Rozema, J.; Flowers, T. Ecology. Crops for a salinized world. *Science* **2008**, *322*, 1478–1480, doi:10.1126/science.1168572.
- Parida, A.K.; Das, A.B. Salt tolerance and salinity effects on plants: A review. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* **2005**, *60*, 324–349, doi:10.1016/j.ecoenv.2004.06.010.
- Al-Tohamy, R.; Ali, S.S.; Saad-Allah, K.; Fareed, M.; Ali, A.; El-Badry, A.; El-Zawawy, N.A.; Wu, J.; Sun, J.; Mao, G.-H.; et al. Phytochemical analysis and assessment of antioxidant and antimicrobial activities of some medicinal plant species from Egyptian flora. *J. Appl. Biomed.* **2018**, *16*, 289–300, doi:10.1016/j.jab.2018.08.001.
- Oueslati, S.; Ksouri, R.; Falleh, H.; Pichette, A.; Abdelly, C.; Legault, J. Phenolic content, antioxidant, anti-inflammatory and anticancer activities of the edible halophyte *Suaeda fruticosa* Forssk. *Food Chem.* **2012**, *132*, 943–947, doi:10.1016/j.foodchem.2011.11.072.
- Ksouri, R.; Ksouri, W.M.; Jallali, I.; Debez, A.; Magné, C.; Hiroko, I.; Abdelly, C. Medicinal halophytes: Potent source of health promoting

biomolecules with medical, nutraceutical and food applications. *Crit. Rev. Biotechnol.* **2011**, *32*, 289–326, doi:10.3109/07388551.2011.630647.

7. Panta, S.; Flowers, T.; Lane, P.; Doyle, R.; Haros, G.; Shabala, S. Halophyte agriculture: Success stories. *Environ. Exp. Bot.* **2014**, *107*, 71–83, doi:10.1016/j.envexpbot.2014.05.006.
8. Revell, D.K.; Norman, H.C.; Vercoe, P.E.; Phillips, N.; Toovey, A.; Bickell, S.; Hulm, E.; Hughes, S.; Emms, J. Australian perennial shrub species add value to the feed base of grazing livestock in low- to medium-rainfall zones. *Anim. Prod. Sci.* **2013**, *53*, 1221–1230, doi:10.1071/an13238.
9. Centofanti, T.; Bañuelos, G. Evaluation of the halophyte *Salsola soda* as an alternative crop for saline soils high in selenium and boron. *J. Environ. Manag.* **2015**, *157*, 96–102, doi:10.1016/j.jenvman.2015.04.005.
10. Song, J.; Wang, B. Using euhalophytes to understand salt tolerance and to develop saline agriculture: *Suaeda salsa* as a promising model. *Ann. Bot.* **2014**, *115*, 541–553, doi:10.1093/aob/mcu194.
11. Allakhverdiev, S.I.; Nishiyama, Y.; Suzuki, I.; Tasaka, Y.; Murata, N. Genetic engineering of the unsaturation of fatty acids in membrane lipids alters the tolerance of *Synechocystis* to salt stress. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **1999**, *96*, 5862–5867, doi:10.1073/pnas.96.10.5862.
12. Ivanova, T.V.; Myasoedov, N.A.; Pchelkin, V.P.; Tsydendambaev, V.D.; Vereshchagin, A.G. Increased content of very-long-chain fatty acids in the lipids of halophyte vegetative organs. *Russ. J. Plant Physiol.* **2009**, *56*, 787–794, doi:10.1134/s1021443709060089.
13. Tsydendambaev, V.D.; Ivanova, T.V.; Khalilova, L.A.; Kurkova, E.B.; Myasoedov, N.A.; Balnokin, Y.V. Fatty acid composition of lipids in vegetative organs of the halophyte *Suaeda altissima* under different levels of salinity. *Russ. J. Plant Physiol.* **2013**, *60*, 661–671, doi:10.1134/s1021443713050142.
14. Alhdad, G.M.; Seal, C.E.; Al-Azzawi, M.J.; Flowers, T.J. The effect of combined salinity and waterlogging on the halophyte *Suaeda maritima*: The role of antioxidants. *Environ. Exp. Bot.* **2013**, *87*, 120–125, doi:10.1016/j.envexpbot.2012.10.010.
15. Gourguillon, L.; Destandau, É.; Lobstein, A.; Lesellier, É. Comparaison de différentes méthodes d'extraction d'acides dicaféoylquiniques à partir d'une plante halophile. *Comptes Rendus Chim.* **2016**, *19*, 1133–1141, doi:10.1016/j.crci.2016.03.009.
16. Slama, I.; M'Rabet, R.; Ksouri, R.; Talbi, O.; Debez, A.; Abdelly, C. Effects of salt treatment on growth, lipid membrane peroxidation, polyphenol content, and antioxidant activities in leaves of *Sesuvium portulacastrum* L. *Arid Land Res. Manag.* **2017**, *31*, 404–417, doi:10.1080/15324982.2017.1329759.
17. Sui, N.; Han, G. Increases of unsaturated fatty acids in membrane lipids protects photosystem II from photoinhibition under salinity in different halophytes. *J. Agric. Sci.* **2014**, *6*, 623–629, doi:10.5539/jas.v6n12p251.
18. Camalle, M.; Standing, D.; Jitan, M.; Muhsisen, R.; Bader, N.; Bsoul, M.; Ventura, Y.; Soltabayeva, A.; Sagi, M. Effect of salinity and nitrogen sources on the leaf quality, biomass, and metabolic responses of two ecotypes of *Portulaca oleracea*. *Agronomy* **2020**, *10*, 656, doi:10.3390/agronomy10050656.
19. Fontana, E.; Hoeberechts, J.; Nicola, S.; Cros, V.; Palmegiano, G.B.; Peiretti, P.G. Nitrogen concentration and nitrate/ammonium ratio affect yield and change the oxalic acid concentration and fatty acid profile of purslane (*Portulaca oleracea* L.) grown in a soilless culture system. *J. Sci. Food Agric.* **2006**, *86*, 2417–2424, doi:10.1002/jsfa.2633.

20. Kudo, N.; Fujiyama, H. Responses of halophyte *Salicornia bigelowii* to different forms of nitrogen source. *Pedosphere* **2010**, *20*, 311–317, doi:10.1016/s1002-0160(10)60019-7.
21. Szalai, G.; Dai, N.; Danin, A.; Dudai, N.; Barazani, O. Effect of nitrogen source in the fertilizing solution on nutritional quality of three members of the *Portulaca oleracea* aggregate. *J. Sci. Food Agric.* **2010**, *90*, 2039–2045, doi:10.1002/jsfa.4049.
22. Hessini, K.; Ben Hamed, K.; Gandour, M.; Mejri, M.; Abdelly, C.; Cruz, C. Ammonium nutrition in the halophyte *Spartina alterniflora* under salt stress: Evidence for a priming effect of ammonium? *Plant Soil* **2013**, *370*, 163–173, doi:10.1007/s11104-013-1616-1.
23. Ushakova, S.A.; Kovaleva, N.P.; Tikhomirova, N.A.; Gribovskaya, I.V.; Kolmakova, A.A. Effect of photosynthetically active radiation, salinization, and type of nitrogen nutrition on growth of *Salicornia europaea* plants. *Russ. J. Plant Physiol.* **2006**, *53*, 785–792, doi:10.1134/s1021443706060094.
24. Hessini, K.; Gandour, M.; Megdich, W.; Soltani, A.; Abdely, C. How does ammonium nutrition influence salt tolerance in *Spartina alterniflora* loisel? In: Ashraf M., Ozturk M., Athar H. (eds) *Salinity and Water Stress. Tasks for Vegetation Sciences*, vol 44. Springer: Dordrecht, Netherlands, 2009doi:10.1007/978-1-4020-9065-3_10.
25. Karakaş, S.; Çullu, M.A.; Dikilitaş, M. Comparison of two halophyte species (*Salsola soda* and *Portulaca oleracea*) for salt removal potential under different soil salinity conditions. *Turk. J. Agric. For.* **2017**, *41*, 183–190, doi:10.3906/tar-1611-82.
26. Heidari-Sharifabad, H.; Mirzaie-Nodoushan, H. Salinity-induced growth and some metabolic changes in three *Salsola* species. *J. Arid Environ.* **2006**, *67*, 715–720, doi:10.1016/j.jaridenv.2006.03.018.
27. Pyankov, V.I.; Ziegler, H.; Akhani, H.; Deigele, C.; Lüttge, U. European plants with C₄ photosynthesis: Geographical and taxonomic distribution and relations to climate parameters. *Bot. J. Linn. Soc.* **2010**, *163*, 283–304, doi:10.1111/j.1095-8339.2010.01062.x.
28. Yildiztugay, E.; Ozfidan-Konakci, C.; Kucukoduk, M. The role of antioxidant responses on the tolerance range of extreme halophyte *Salsola crassa* grown under toxic salt concentrations. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* **2014**, *110*, 21–30, doi:10.1016/j.ecoenv.2014.08.013.
29. Flowers, T.J.; Colmer, T.D. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytol.* **2008**, *179*, 945–963, doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02531.x.
30. Zakery-Asl, M.A.; Bolandnazar, S.; Oustan, S. Effect of salinity and nitrogen on growth, sodium, potassium accumulation, and osmotic adjustment of halophyte *Suaeda aegyptiaca* (Hasselq.) Zoh. *Arch. Agron. Soil Sci.* **2014**, *60*, 785–792, doi:10.1080/03650340.2013.841889.
31. Liu, X.; Yang, Y.; Li, W.; Li, C.; Duan, D.; Tadano, T. Interactive effects of sodium chloride and nitrogen on growth and ion accumulation of a halophyte. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* **2005**, *35*, 2111–2123, doi:10.1081/lcss-200028936.
32. Yuan, J.-F.; Feng, G.; Ma, H.-Y.; Tian, C.-Y. Effect of nitrate on root development and nitrogen uptake of *Suaeda physophora* Under NaCl salinity. *Pedosphere* **2010**, *20*, 536–544, doi:10.1016/s1002-0160(10)60043-4.
33. Jefferson, L. The Biology and Ecology of Species of *Maireana* and *Enchytraea*: Intra- and Inter-Specific Competition in Plant Communities in the Eastern Goldfields of Western Australia. Ph.D. Thesis, Curtin University, Bentley, Australia, 2001.

34. Porcel, R.; Aroca, R.; Ruiz-Lozano, J.M. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agron. Sustain. Dev.* **2012**, *32*, 181–200, doi:10.1007/s13593-011-0029-x.
35. Zidane Djerroudi, O. Caractérisation Morpho-Physiologique d'une Halophyte, *Atriplex*, aux Conditions Arides. Ph.D. Thesis, Université d'Oran, Oran, Algeria, 2017.
36. Hunt, R. Relative growth rates BT—Basic growth analysis: Plant growth analysis for beginners. In *Basic Growth Analysis*; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 1990; ISBN 978-94-010-9117-6.
37. Surget, G.; Roberto, V.P.; Le Lann, K.; Mira, S.; Guérard, F.; Laizé, V.; Poupart, N.; Cancela, M.L.; Stiger-Pouvreau, V. Marine green macroalgae: A source of natural compounds with mineralogenic and antioxidant activities. *J. Appl. Phycol.* **2016**, *29*, 575–584, doi:10.1007/s10811-016-0968-3.
38. Azabou, S.; Sebii, H.; Ben Taheur, F.; Abid, Y.; Jridi, M.; Nasri, M. Phytochemical profile and antioxidant properties of tomato by-products as affected by extraction solvents and potential application in refined olive oils. *Food Biosci.* **2020**, *36*, 100664, doi:10.1016/j.fbio.2020.100664.
39. Dudonné, S.; Vitrac, X.; Coutière, P.; Woillez, M.; Mérillon, J.M. Comparative study of antioxidant properties and total phenolic content of 30 plant extracts of industrial interest using DPPH, ABTS, FRAP, SOD, and ORAC assays. *J. Agric. Food Chem.* **2009**, *57*, 1768–1774.
40. Azmir, J.; Zaidul, I.; Rahman, M.; Sharif, K.; Mohamed, A.; Sahena, F.; Jahurul, M.; Ghafoor, K.; Norulaini, N.; Omar, A. Techniques for extraction of bioactive compounds from plant materials: A review. *J. Food Eng.* **2013**, *117*, 426–436, doi:10.1016/j.jfoodeng.2013.01.014.
41. Brand-Williams, W.; Cuvelier, M.; Berset, C. Use of a free radical method to evaluate antioxidant activity. *LWT* **1995**, *28*, 25–30, doi:10.1016/s0023-6438(95)80008-5.
42. Popovici, C.; Saykova, I. Evaluation de l'activité antioxydant des composés phénoliques par la réactivité avec le radical libre DPPH. *Génie Ind.* **2009**, *4*, 25–39.
43. Scherer, R.; Godoy, H.T. Antioxidant activity index (AAI) by the 2,2-diphenyl-1-picrylhydrazyl method. *Food Chem.* **2009**, *112*, 654–658, doi:10.1016/j.foodchem.2008.06.026.
44. Singleton, V.L.; Rossi, J.A.J. Colorimetry to total phenolics with phosphomolybdic acid reagents. *Am. J. Enol. Vinic.* **1965**, *16*, 144–158.
45. Camacho, A.P.; Delgado, M. Histological study of the gonadal development of *Ruditapes decussatus* (L.) (Mollusca: Bivalvia) and its relationship with available food. *Sci. Mar.* **2005**, *69*, 87–97, doi:10.3989/scimar.2005.69n187.
46. Le Grand, F. Study of The Relationships between Membrane Lipid Compositions and Cell Functions: Case of Hemocytes of Bivalves Affected by Disseminated Neoplasia. Ph.D. Thesis, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France, 2010.
47. National Academy of Medicine. *Dietary Reference Intakes for Energy, Carbohydrate, Fiber, Fat, Fatty Acids, Cholesterol, Protein, and Amino Acids*; The National Academies Press: Washington, DC, USA, 2005; ISBN 978-0-309-08525-0. doi:10.17226/10490.
48. R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria, 2013; ISBN 3-900051-07-01.

49. Pearson, K. Note on regression and inheritance in the case of two parents. *Proc. R. Soc. Lond.* **1895**, *58*, 240–242.
50. Iman, R.L. A power study of a rank transform for the two-way classification model when interaction may be present. *Can. J. Stat.* **1974**, *2*, 227–239, doi:10.2307/3314695.
51. Hollander, M.; Wolfe, D.; Chicken, E. *Nonparametric Statistical Methods*; John Wiley & Sons Inc.: Hoboken, New Jersey, USA, 2014; ISBN 978-0-470-38737-5.
52. Dunn, O.J. Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics* **1964**, *6*, 241–252, doi:10.1080/00401706.1964.10490181.
53. Holm, S. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scand. J. Stat.* **1979**, *6*, 65–70, doi:10.2307/4615733.
54. Ben Rejeb, K.; Ghnaya, T.; Zaier, H.; Benzarti, M.; Baioui, R.; Ghabriche, R.; Wali, M.; Lutts, S.; Abdelly, C. Evaluation of the Cd²⁺ phytoextraction potential in the xerohalophyte *Salsola kali* L. and the impact of EDTA on this process. *Ecol. Eng.* **2013**, *60*, 309–315, doi:10.1016/j.ecoleng.2013.07.026.
55. Xing, J.; Cai, M.; Chen, S.; Chen, L.; Lan, H. Seed germination, plant growth and physiological responses of *Salsola ikonnikovii* to short-term NaCl stress. *Plant Biosyst. Int. J. Deal. All Asp. Plant Biol.* **2013**, *147*, 285–297, doi:10.1080/11263504.2012.731017.
56. Padilla, F.M.; Miranda, J.D.; Jorquera, M.J.; Pugnaire, F.I. Variability in amount and frequency of water supply affects roots but not growth of arid shrubs. *Plant Ecol.* **2009**, *204*, 261–270, doi:10.1007/s11258-009-9589-0.
57. Hanif, Z.; Ali, H.; Rasool, G.; Tanveer, A.; Chauhan, B.S. Genus *Salsola*: Its benefits, uses, environmental perspectives and future aspects—A review. *J. Rangel. Sci.* **2018**, *8*, 315–328.
58. Song, J.; Chen, M.; Feng, G.; Jia, Y.; Wang, B.; Zhang, F. Effect of salinity on growth, ion accumulation and the roles of ions in osmotic adjustment of two populations of *Suaeda salsa*. *Plant Soil* **2008**, *314*, 133–141, doi:10.1007/s11104-008-9712-3.
59. Bankaji, I.; Caçador, I.; Sleimi, N. Physiological and biochemical responses of *Suaeda fruticosa* to cadmium and copper stresses: Growth, nutrient uptake, antioxidant enzymes, phytochelatin, and glutathione levels. *Environ. Sci. Pollut. Res.* **2015**, *22*, 13058–13069, doi:10.1007/s11356-015-4414-x.
60. Redondo-Gómez, S.; Mateos-Naranjo, E.; Cambrollé, J.; Luque, T.; Figueroa, M.E.; Davy, A.J. Carry-over of differential salt tolerance in plants grown from dimorphic seeds of *Suaeda splendens*. *Ann. Bot.* **2008**, *102*, 103–112, doi:10.1093/aob/mcn069.
61. Hastwell, G.T.; Facelli, J.M. Differing effects of shade-induced facilitation on growth and survival during the establishment of a chenopod shrub. *J. Ecol.* **2003**, *91*, 941–950, doi:10.1046/j.1365-2745.2003.00832.x.
62. Meot-Duros, L.; Le Floch, G.; Magné, C. Radical scavenging, antioxidant and antimicrobial activities of halophytic species. *J. Ethnopharmacol.* **2008**, *116*, 258–262, doi:10.1016/j.jep.2007.11.024.
63. Urquiaga, I.; Leighton, F. Plant polyphenol antioxidants and oxidative stress. *Biol. Res.* **2000**, *33*, 55–64, doi:10.4067/s0716-97602000000200004.
64. Pyrzynska, K.; Pękal, A. Application of free radical diphenylpicrylhydrazyl (DPPH) to estimate the antioxidant capacity of food samples. *Anal. Methods* **2013**, *5*, 4288–4295, doi:10.1039/c3ay40367j.

65. Liu, L.; Howe, P.; Zhou, Y.-F.; Hocart, C.; Zhang, R. Fatty acid profiles of leaves of nine edible wild plants: An Australian study. *J. Food Lipids* **2002**, *9*, 65–71, doi:10.1111/j.1745-4522.2002.tb00209.x.
66. Prakash, D.; Nath, P.; Pal, M. Composition, variation of nutritional contents in leaves, seed protein, fat and fatty acid profile of chenopodium species. *J. Sci. Food Agric.* **1993**, *62*, 203–205, doi:10.1002/jsfa.2740620214.
67. Vidrih, R.; Filip, S.; Hribar, J. Content of higher fatty acids in green vegetables. *Czech J. Food Sci.* **2009**, *27*, S125–S129, doi:10.17221/621-cjfs.
68. Simopoulos, A.P. Omega-3 fatty acids and antioxidants in edible wild plants. *Biol. Res.* **2004**, *37*, 263–277, doi:10.4067/s0716-97602004000200013.
69. Wijendran, V.; Hayes, K. Dietary n-6 and n-3 fatty acid balance and cardiovascular health. *Annu. Rev. Nutr.* **2004**, *24*, 597–615, doi:10.1146/annurev.nutr.24.012003.132106.
70. FAO-WHO. Fats and Fatty Acids in Human Nutrition—Report of an Expert Consultation, Joint FAO/WHO expert consultation, Geneva, Switzerland, 10–14 November 2008; World Health Organization: Geneva, Switzerland, 2010. E-ISBN: ISBN 978-92-5-106733-8
71. Slama, I.; Abdelly, C.; Bouchereau, A.; Flowers, T.; Savouré, A. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. *Ann. Bot.* **2015**, *115*, 433–447, doi:10.1093/aob/mcu239.
72. Boucaud, J.; Billard, J.P. Nitrogen nutrition in the estuarine zone: The case of *Suaeda maritima* var. *macrocarpa*. *Ecol. Coast. Veg.* **1985**, *62*, 303–308, doi:10.1007/978-94-009-5524-0_34.
73. Song, J.; Ding, X.; Feng, G.; Zhang, F. Nutritional and osmotic roles of nitrate in a euhalophyte and a xerophyte in saline conditions. *New Phytol.* **2006**, *171*, 357–366, doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01748.x.
74. Li, H.; Wang, H.; Wen, W.; Yang, G. The antioxidant system in *Suaeda salsa* under salt stress. *Plant Signal. Behav.* **2020**, *15*, 1771939, doi:10.1080/15592324.2020.1771939.
75. Mallik, S.; Nayak, M.; Sahu, B.B.; Panigrahi, A.K.; Shaw, B.P. Response of antioxidant enzymes to high NaCl concentration in different salt-tolerant plants. *Biol. Plant.* **2011**, *55*, 191–195, doi:10.1007/s10535-011-0029-3.
76. Kant, S.; Kant, P.; Lips, H.; Barak, S. Partial substitution of NO³⁻ by NH⁴⁺ fertilization increases ammonium assimilating enzyme activities and reduces the deleterious effects of salinity on the growth of barley. *J. Plant Physiol.* **2007**, *164*, 303–311, doi:10.1016/j.jplph.2005.12.011.
77. Reginato, M.A.; Castagna, A.; Furlán, A.; Castro, S.; Ranieri, A.; Luna, V. Physiological responses of a halophytic shrub to salt stress by Na₂SO₄ and NaCl: Oxidative damage and the role of polyphenols in antioxidant protection. *AoB PLANTS* **2014**, *6*, plu042, doi:10.1093/aobpla/plu042.

Conclusion Générale

Les travaux présentés dans cette thèse ont porté sur l'écophysiologie de cinq espèces halophytes de Nouvelle-Calédonie d'intérêt pour l'agriculture biosaline à des fins agro-alimentaires. Le potentiel d'une telle activité, largement acceptée comme innovante et durable à travers le monde, n'avait jamais été exploré auparavant en Nouvelle-Calédonie, à grande comme à petite échelle. Ces travaux sont une approche de la croissance, de la nutrition et des changements métaboliques intervenants au sein de ces espèces, en lien avec leur environnement naturel ou expérimental. Ils constituent des connaissances fondamentales à leur utilisation comme cultures salines. Certains changements écophysiologiques, comme les « qualités » en acides gras polyinsaturés de type omégas 3, en antioxydants ou en minéraux essentiels ont pu être observés à la fois à travers une étude en milieu naturel et à travers une étude en serre expérimentale. Pour chacune des études et chacune des espèces, nous comparons les moyennes de ces compositions à plusieurs normes diététiques ou légumes fonctionnels. Nous exposons ensuite leurs variabilités et proposons des éléments de réponse sur ces dernières.

Valeurs fonctionnelles moyennes

Les compositions moyennes en minéraux, antioxydants et acides gras des feuilles/tiges comestibles ont été comparées avec celles de plusieurs légumes feuilles, mais aussi avec les prises diététiques (AI ou RDA) et/ou maximales (UL) journalières recommandées en ces nutriments par la « National Academy of Medicine » (USA).

Pour toutes les espèces, les teneurs en minéraux sont comparables voire supérieures à celles retrouvées dans plusieurs légumes-feuilles du Pacifique Sud riches en minéraux. Une prise fraîche de 100 g de leurs feuilles/tiges contribue de façon intéressante aux AI ou RDA recommandés pour plusieurs éléments essentiels (Ca, K, Mg, Na, P, Fe, Zn, Cu et Mo).

Pour *Suaeda maritima*, *Enchytraea tomentosa*, et *Salsola australis*, les « qualités » moyennes en antioxydants (évaluées en serre) apparaissent également intéressantes d'un point de vue nutritionnel. En effet, *Suaeda maritima* et *Enchytraea tomentosa* présentent des indices d'activité antioxydante (AAI) moyens à élevés, tandis que *Salsola australis* présente un AAI faible à modéré. Les 3 espèces présentent également des teneurs moyennes en composés phénoliques totaux (TPC) comparables ou supérieures à celles d'autres plantes étudiées pour leur intérêt antioxydant (algues vertes marines ou plantes médicinales).

De plus, pour chacune des études et chacune des espèces, les teneurs moyennes en acides gras omégas 3 apparaissent comparables voire supérieures à celles retrouvées dans plusieurs légumes-feuilles riches en omégas 3. Une prise fraîche de 100 g de leurs feuilles/tiges contribue de façon intéressante aux AI recommandés pour l'acide α -linolénique. Toutefois, les « qualités » moyennes en acides gras apparaissent plus faibles chez les individus du milieu naturel que chez les individus cultivés en serre (au regard des teneurs TFA (DW), et rapports PUFA:SFA et n-6 :n-3). Ceci suggère un effet positif de la culture en serre et/ou de notre expérimentation sur la « qualité » nutritionnelle en acides gras des espèces.

Une comparaison inter-spécifique des individus du milieu naturel montre également que les « qualités » moyennes en acides gras polyinsaturés (totaux et omégas 3) sont les plus élevées chez *Salsola australis* et les plus faibles chez *Sarcocornia quinqueflora*. En serre, cette comparaison montre que les « qualités » moyennes en omégas 3 sont les plus élevées chez *Suaeda maritima* et *Sarcocornia quinqueflora* et que les « qualités » moyennes en acides gras polyinsaturés totaux sont les plus élevées chez *Suaeda maritima* et *Atriplex jubata*.

Étude en milieu naturel

L'étude en milieu naturel a permis de mettre en lumière différentes relations spatio-temporelles entre les caractéristiques édaphiques et la composition des espèces en minéraux et en acides gras. Les niches écologiques de chacune ont pu être définies, mais également les propriétés édaphiques à privilégier pour assurer leur « qualité » nutritionnelle pour l'Homme.

Ainsi, les niches écologiques de *Suaeda maritima* et *Sarcocornia quinqueflora* sont proches l'une de l'autre et représentées majoritairement par les tannes de la côte Ouest. Ces milieux présentent une salinité modérée à extrême, une haute capacité de rétention d'eau, une texture fine, une CEC favorable à la rétention des éléments nutritifs, une fertilité en azote dominée par la forme ammoniacale et une fertilité en P comprise entre 30-75 ppm. Parmi ces milieux, les individus de *Suaeda maritima* provenant de Ouano 2 et de St Vincent se caractérisent par des teneurs en Ca, K et P plus élevées et des teneurs en Fe et Ni plus faibles. Les individus de *Sarcocornia quinqueflora* provenant de FAO 2 se caractérisent par des teneurs en P plus élevées et ceux provenant de Tontouta, par des teneurs en Ca, K, Al et Fe plus élevées. Les individus de *Suaeda maritima* provenant de FAO 2, FAO 3 et de Tontouta présentent des « qualités » nutritionnelles moindres en acides gras polyinsaturés (totaux et omégas 3), tandis que les individus de *Sarcocornia quinqueflora* provenant de Dumbéa présentent des « qualités » plus élevées en ces acides gras. *Suaeda maritima* présente toutefois une niche écologique plus large que *Sarcocornia quinqueflora*, puisqu'elle est également retrouvée sur des substrats plus sableux, moins humides et moins salins que les tannes, comme l'arénosol du site de Moindou. Sur ce site, les individus se distinguent par des teneurs en Ca, K, Na, Fe, Mn et Ni relativement faibles par rapport aux autres sites. Au regard des variabilités temporelles à Ouano, les individus de *Sarcocornia quinqueflora* et de *Suaeda maritima* du mois de mai, au stade végétatif, présentent des teneurs en Ca, K, P, Al, Fe et Mn et des « qualités » en acides gras polyinsaturés totaux plus élevées. Enfin, les individus de *Sarcocornia quinqueflora* du mois de janvier se caractérisent par des « qualités » en acides gras omégas 3 plus faibles.

Les niches écologiques d'*Atriplex jubata* et de *Salsola australis* sont représentées majoritairement par les arénosols typiques des plages de la côte Ouest et des îlots de la baie de St Vincent. Ces milieux présentent une texture grossière, une capacité de rétention d'eau faible, une salinité faible, une CEC faible, une fertilité azotée dominée par la forme nitrate et une fertilité en P inférieure à 15 ppm. Certains d'entre eux sont également des arénosols « bruns » à CEC élevée comme observé sur les îlots Mathieu et Ducos. Parmi ces milieux, les individus d'*Atriplex jubata* et

de *Salsola australis* provenant de l'îlot Mathieu présentent des teneurs en Ca, K, Mg, P, S, Al, Fe, et Mn plus élevées et ceux provenant de Ouano 3 présentent des teneurs en Ca, K et P plus élevées. Pour les deux espèces, les individus provenant de l'îlot Mathieu présentent des « qualités » en acides gras polyinsaturés (totaux et omégas 3) plus élevées. La niche écologique des deux espèces comprend également des milieux intermédiaires entre les arénosols et les tannes comme les sites de Bourake. Parmi ces sites, nous discriminons les individus de *Salsola australis* provenant de Bourake Nord 2 par des teneurs en Al, Fe, et Mn plus élevées. Au regard des variabilités temporelles à Ouano, les individus des mois de mai et de juillet sont discriminés chez les deux espèces, sans pouvoir définir leur stade phénologique. En mai, les individus d'*Atriplex jubata* présentent des teneurs en Ca plus élevées et ceux de *Salsola australis* des teneurs en K, P Mg et S plus élevées. En juillet, les individus des deux espèces présentent des « qualités » en acides gras polyinsaturés totaux plus élevées.

La niche écologique d'*Enchytraea tomentosa* est, quant à elle, représentée principalement par les abords des tannes à *Sarcocornia quinqueflora* et *Suaeda maritima*. Ces milieux sont souvent ombragés, et présentent une fraction fine importante mais plus de sable que les tannes, une salinité faible à modérée, une capacité de rétention d'eau moyenne, une CEC élevée, une fertilité en azote dominée par la forme ammoniacale et une fertilité en P comprise entre 15-60 ppm. Parmi ces milieux, les individus provenant de Franko 1 et Ouano 1 présentent des teneurs en Ca, K et P plus élevées et ceux provenant de FAO 1 et Port Ouenghi 1 présentent des « qualités » en acides gras polyinsaturés (totaux et omégas 3) plus faibles. À l'instar de *Suaeda maritima*, l'espèce *Enchytraea tomentosa* est également retrouvée sur l'arénosol de Moindou. Sur ce site, les individus se distinguent par des teneurs en Ca, K et P et des « qualités » en acides gras polyinsaturés (totaux et omégas 3) plus élevées. Au regard des variabilités temporelles à Ouano, les individus des mois de mai et d'octobre sont discriminés, sans pouvoir définir leur stade phénologique. En mai, ils présentent des teneurs en Ca, K, Al, Fe et Mn plus élevées. En octobre, ils présentent des « qualités » en acides gras polyinsaturés (totaux et omégas 3) plus faibles.

De tels résultats ont vocation à être utilisés pour de futurs essais expérimentaux d'agriculture biosaline *in situ*, puisqu'ils nous informent sur les différents types de sols associés à la viabilité et à la « qualité » nutritionnelle de chaque espèce en minéraux et en acides gras. Parmi les influences édaphiques, celles de la salinité et de l'humidité, dont les fluctuations sont dictées par les marées et/ou les pluies saisonnières, se sont révélées significatives. L'influence de la texture, qui est déterminante de plusieurs propriétés physico-chimiques, est également montrée significative. L'influence du rapport $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+:\text{N}$, qui est déterminant de la fertilité chimique, est également montrée significative. Enfin, l'influence de déterminants biologiques est suggérée, tels que le stade phénologique des espèces, mais aussi leur métabolisme de nutrition azotée ou de tolérance au stress salin face à ces conditions.

Étude en serre expérimentale

L'étude en serre expérimentale a permis de préciser certaines relations entre les caractéristiques édaphiques et la composition des espèces en acides gras et en antioxydants. Les besoins de chacune en termes de sel et de nutrition azotée ont été définis, mais également les traitements à privilégier pour optimiser leur croissance et leur « qualité » nutritionnelle pour l'Homme.

Plusieurs recommandations azotées (rapport NO_3^- -N: NH_4^+ -N) dans une eau à haute salinité (spécifique) ont ainsi été établies : un rapport 50:50 pour *Suaeda maritima*, un rapport 0:100 pour *Sarcocornia quinqueflora*, *Enchytraea tomentosa* et *Salsola australis* et un rapport 100:0 pour *Atriplex jubata*. Sous ces traitements, de meilleurs maintiens (*Enchytraea tomentosa*, *Salsola australis*, *Atriplex jubata*) ou des augmentations (*Sarcocornia quinqueflora*) de la croissance à haute salinité ont été montrés. Des augmentations de la valeur antioxydante au regard de l'indice d'activité antioxydante (AAI) (*Salsola australis*, *Enchytraea tomentosa*) ou du contenu en composés phénoliques (TPC) (*Salsola australis*, *Enchytraea tomentosa*) à haute salinité ont également été montrés. Enfin, des augmentations de la « qualité » nutritionnelle en omégas 3 (*Sarcocornia quinqueflora* et *Enchytraea tomentosa*) à haute salinité ont été montrées. Le test à plus grande échelle de ces recommandations sera particulièrement important en vue de définir un système agricole biosalin réduisant au mieux notre empreinte sur la ressource en eau douce (à haute salinité).

Nos résultats positionnent les espèces *Suaeda maritima*, *Sarcocornia quinqueflora*, *Enchytraea tomentosa*, *Atriplex jubata* et *Salsola australis* comme de possibles aliments fonctionnels à préconiser pour combler, compléter ou équilibrer les apports en minéraux essentiels, acides gras et/ou antioxydants des diètes modernes. De plus, ils apportent des éléments de réponse sur la variabilité naturelle ou expérimentale de ces espèces, qui sont fondamentaux à connaître pour leur culture. Ils renseignent ainsi sur les intérêts qualitatifs et écologiques qui pourront être apportés par de telles cultures biosalines en Nouvelle-Calédonie.

Tables supplémentaires

Table S1. Coefficients of total canonical structure of the first three canonical functions and variation explained by each vector variable for the «Site» factor for each group of variables. **Chapitre 2, partie 1**

Canonical structure			
	Can1	Can2	Can3
Bioavailable macroelements			
Na	-0.303	0.635	0.101
K	-0.323	0.737	0.244
Mg	-0.619	0.603	0.321
P	-0.637	0.105	0.649
NO₃-N	0.016	-0.962	0.182
NH₄⁺-N	-0.940	-0.197	-0.265
Trace elements			
Fe	-0.782	-0.283	0.555
Mn	-0.987	0.150	-0.044
Ni	-0.735	-0.674	0.056
Pb	-0.361	-0.352	0.441
Physico-chemical parameters			
EC	0.539	-0.586	-0.537
CEC	0.946	0.282	-0.038
Humidity	0.814	-0.519	-0.235
pH	0.021	-0.732	0.212
Redox potential	0.059	0.825	-0.469

Table S2. Coefficients of total canonical structure of the first three canonical functions and variation explained by each vector variable for the «Month*Location» factor for each group of variables. **Chapitre 2, partie 1**

Canonical structure			
	Can1	Can2	Can3
Bioavailable macroelements			
Na	-0.928	0.142	-0.036
K	-0.978	0.057	-0.169
Mg	-0.972	0.018	-0.159
P	-0.592	0.635	0.131
NO₃-N	0.918	0.279	-0.266
NH₄⁺-N	-0.639	0.766	-0.001
Trace elements			
Fe	-0.815	0.448	0.352
Mn	0.465	0.882	-0.071
Ni	-0.944	0.298	-0.113
Pb	-0.997	-0.013	-0.015
Physico-chemical parameters			
EC	0.969	0.240	-0.040
CEC	0.909	-0.201	-0.334
Humidity	0.872	-0.482	-0.004
pH	0.241	-0.298	0.651
Redox potential	-0.201	0.237	0.226

Table S3. Coefficients de la structure canonique totale des trois premières fonctions canoniques et variation expliquée par chaque variable vectorielle pour le facteur «site*espèce» et pour chaque groupe de variables. **Chapitre 2, partie 2**

Canonical structure			
	Can1	Can2	Can3
Teneurs en éléments majeurs			
Ca	-0.273	-0.540	-0.675
K	-0.638	-0.389	-0.542
Mg	-0.943	0.177	-0.097
Na	-0.940	-0.007	-0.139
P	-0.715	-0.630	0.228
S	-0.786	-0.087	0.402
Teneurs en oligo-éléments			
Al	-0.748	0.645	0.107
Fe	-0.989	-0.001	0.013
Mn	-0.729	0.041	-0.625
Ni	-0.696	-0.566	-0.309
Profils en acides gras			
acide palmitique 16:0	0.371	0.757	-0.047
acide stéarique 18:0	0.590	-0.033	0.582
acide oléique 18:1n-9	-0.412	0.156	0.557
acide linoléique 18:2n-6	0.185	0.844	0.332
acide α-linolénique 18:3n-3	0.093	0.903	0.167
acides gras totaux TFA	0.130	0.861	0.221
PUFA:SFA	-0.059	0.918	0.340
n-6:n-3	-0.008	-0.504	-0.027

Table S4. Coefficients de la structure canonique totale des trois premières fonctions canoniques et variation expliquée par chaque variable vectorielle pour le facteur «mois*espèce» et pour chaque groupe de variables. **Chapitre 2, partie 2**

Canonical structure			
	Can1	Can2	Can3
Teneurs en éléments majeurs			
Ca	-0.698	0.086	-0.697
K	-0.830	-0.420	0.027
Mg	0.427	-0.801	-0.050
Na	-0.313	0.014	-0.244
P	-0.702	-0.588	0.204
S	0.662	-0.694	-0.153
Teneurs en oligo-éléments			
Al	0.534	0.343	-0.711
Fe	0.408	0.724	-0.545
Mn	0.512	0.562	0.642
Ni	-0.562	0.819	0.092
Profils en acides gras			
acide palmitique 16:0	0.037	0.415	-0.677
acide stéarique 18:0	0.027	0.637	0.009
acide oléique 18:1n-9	0.750	0.467	0.296
acide linoléique 18:2n-6	0.548	0.670	-0.307
acide α-linolénique 18:3n-3	-0.329	0.697	-0.612
acides gras totaux TFA	0.232	0.759	-0.471
PUFA:SFA	-0.043	0.839	-0.455
n-6:n-3	0.951	-0.059	0.159

Table S5. Mean proportions of all fatty acids and fatty acid classes (%TFA) in edibles tissues of *Atriplex jubata* and *Sarcocornia quinqueflora* after one-month experiment under different salinities (control, moderate, high) and N-ratios (NO_3^- -N: NH_4^+ -N) in irrigation. Data are mean \pm SD on all combined treatments, n=45. **Chapitre 3, partie 1**

	<i>A. jubata</i>	<i>S. quinqueflora</i>
14:0	1.54 \pm 0.26	2.32 \pm 1.04
15:0	0.04 \pm 0.02	0.13 \pm 0.06
16:0	16.12 \pm 0.69	15.94 \pm 1.01
16:1n-13t	1.25 \pm 0.15	1.35 \pm 0.16
16:1n-7	0.22 \pm 0.03	0.36 \pm 0.16
16:1n-9	0.63 \pm 0.12	0.33 \pm 0.08
16:2n-6	1.16 \pm 0.14	0.02 \pm 0.02
16:3n-3	1.75 \pm 0.23	0.13 \pm 0.03
16:4n-1	0.06 \pm 0.07	0.01 \pm 0.01
16:4n-3	0.48 \pm 0.07	0.25 \pm 0.05
17:0	0.12 \pm 0.02	0.32 \pm 0.03
18:0	1.39 \pm 0.13	4.57 \pm 2.33
18:1n-7	0.53 \pm 0.12	0.76 \pm 0.20
18:1n-9	3.59 \pm 0.35	11.84 \pm 1.23
18:2n-6	23.57 \pm 1.22	17.22 \pm 1.40
18:3n-3	40.93 \pm 2.12	38.34 \pm 3.63
20:0	0.48 \pm 0.08	0.46 \pm 0.09
20:1n-9	0.08 \pm 0.02	0.16 \pm 0.02
20:3n-3	0.06 \pm 0.02	0.06 \pm 0.01
21:0	0.04 \pm 0.02	0.06 \pm 0.02
22:0	0.68 \pm 0.12	0.93 \pm 0.16
22:1n-7	0.12 \pm 0.03	0.05 \pm 0.02
22:1n-9	0.05 \pm 0.04	0.08 \pm 0.07
24:0	0.87 \pm 0.15	1.54 \pm 0.31
Unknow 1	0.37 \pm 0.04	0.26 \pm 0.02
Unknow 2	0.11 \pm 0.07	0.06 \pm 0.02
Unknow 3	0.42 \pm 0.07	0.03 \pm 0.01
Unknow 4	0.43 \pm 0.11	0.26 \pm 0.05
Unknow 5	0.03 \pm 0.01	0.05 \pm 0.01
Unknow 6	1.04 \pm 0.17	0.03 \pm 0.02
Unknow 7	0.29 \pm 0.08	0.32 \pm 0.11
Unknow 8	0.09 \pm 0.03	0.93 \pm 0.35
Unknow 9	1.01 \pm 0.66	0.22 \pm 0.11
Unknow 10	0.11 \pm 0.10	0.33 \pm 0.11
Unknow 11	0.08 \pm 0.02	0.03 \pm 0.01
Unknow 12	0.27 \pm 0.06	0.23 \pm 0.02
Total MUFA	6.47 \pm 0.36	14.94 \pm 1.45
Total PUFA	68 \pm 1.40	56.04 \pm 3.99
Total SFA	21.28 \pm 0.95	26.28 \pm 3.24
Total Unknow	4.25 \pm 0.72	2.75 \pm 0.37

Table S6. Two-way ANOVA on rank to determine significant variations of relative growth rate RGR (mg g day⁻¹), water content WC (%WW), total fatty acid TFA content (mg g⁻¹), proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio according to salinity (control, moderate, high), N-form (NO_3^- -N:NH 4^+ -N ratio) and Salinity:N-form interaction in *Atriplex jubata* and *Sarcocornia quinqueflora*, according to salinity (control, moderate, high), N-ratio (NO_3^- -N:NH 4^+ -N) and Salinity:N-ratio interaction. **Chapitre 3, partie 1**

		<i>A. jubata</i>		<i>S. quinqueflora</i>	
		H	p-value	H	p-value
RGR	Salinity	20.6987	0.0000	4.5086	0.1049
	N-ratio	1.6309	0.8032	4.7639	0.3123
	Interaction	15.5757	0.0488	25.6782	0.0011
WC	Salinity	16.4052	0.0002	0.2390	0.8873
	N-ratio	1.5314	0.8210	14.4222	0.0060
	Interaction	10.4914	0.2322	9.3532	0.3133
TFA	Salinity	14.5121	0.0007	16.8402	0.0002
	N-ratio	5.1633	0.2709	6.2287	0.1827
	Interaction	6.8290	0.5551	11.2654	0.1871
16:0	Salinity	6.0748	0.0479	20.1979	0.0000
	N-ratio	10.0229	0.0400	3.8403	0.4280
	Interaction	6.7671	0.5619	5.1406	0.7424
18:0	Salinity	4.4674	0.1071	13.1988	0.0013
	N-ratio	11.0522	0.0259	8.2821	0.0817
	Interaction	9.8958	0.2724	6.7200	0.5671
18:1n-9	Salinity	2.8684	0.2383	1.0597	0.5886
	N-ratio	5.0045	0.2868	6.7839	0.1477
	Interaction	8.1938	0.4147	9.1342	0.3311
18:2n-6	Salinity	2.6875	0.2608	1.9532	0.3765
	N-ratio	3.6921	0.4492	1.3771	0.8481
	Interaction	9.2107	0.3248	16.6812	0.0336
18:3n-3	Salinity	7.8632	0.0196	2.6814	0.2616
	N-ratio	3.7823	0.4362	10.8702	0.0280
	Interaction	4.0569	0.8519	10.7847	0.2142
PUFA:SFA	Salinity	9.0953	0.0105	1.3851	0.5002
	N-ratio	2.4142	0.6600	12.7987	0.0123
	Interaction	7.6596	0.4674	4.2625	0.8326
n-6 :n-3	Salinity	7.1985	0.0273	3.0701	0.2154
	N-form	4.3543	0.3602	1.6374	0.8021
	Interaction	5.3284	0.7220	19.5824	0.0120

Table S7. Multiple comparisons of relative growth rate RGR (mg g day⁻¹), water content WC (%WW), total fatty acid (TFA) content (mg g_{DW}⁻¹), proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Atriplex jubata* between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. **Chapitre 3, partie 1**

	RGR	WC	TFA	16:0	18:0	18:1n-9	18:2n-6	18:3n-3	n-6:n-3	PUFA:SFA
100:0 control	36.7±1.4	70.2±2.9	17.2±1.4	16.3±0.4	1.5±0.0	3.6±0.2	23.2±0.8	41.4 ± 0.7	0.55±0.02	3.11±0.11
100:0 moderate	41.8±4.5	73.8±2.9	19.5±1.2	15.3±0.4	1.3±0.1	3.2±0.1	22.7±1.0	43.2 ± 1.0	0.52±0.03	3.48±0.07
100:0 high	38.9±3.9	55.4±7.4	14.1±1.9	16.7±1.0	1.6±0.2	3.4±0.4	23.6±1.5	40.0 ± 2.2	0.59±0.06	3.00±0.27
75:25 control	52.0±9.9	74.0±2.2	19.3±1.5	16.3±0.6	1.4±0.0	3.5±0.2	23.4±0.4	41.9 ± 1.5	0.55±0.03	3.24±0.18
75:25 moderate	39.4±6.1	66.2±10.5	17.7±2.3	16.8±0.7	1.5±0.1	3.7±0.4	23.6±1.4	41.2 ± 3.0	0.57±0.07	3.14±0.24
75:25 high	22.1±2.3	59.4±6.5	15.5±2.0	17.2±0.2	1.5±0.1	3.8±0.6	22.8±0.6	40.3±0.7	0.57±0.02	2.97±0.07
50:50 control	67.5±5.9	62.0±6.3	17.5±1.0	16.1±0.7	1.4±0.0	3.5±0.4	22.8±2.3	42.8±3.0	0.53±0.09	3.25±0.10
50:50 moderate	41.5±15.3	70.3±5.0	18.1±1.5	15.8±0.8	1.3±0.1	3.4±0.1	23.5±1.0	41.9±1.8	0.56±0.04	3.34±0.18
50:50 high	25.7±2.0	62.3±7.6	14.9±2.4	16.1±0.8	1.4±0.2	3.8±0.6	23.9±1.4	40.2±2.8	0.60±0.07	3.16±0.28
25:75 control	29.9±4.8	66.2±5.9	17.5±2.0	15.5±0.1	1.3±0.1	3.3±0.3	24.1±1.0	40.8±1.2	0.42±0.00	3.34±0.09
25:75 moderate	68.6±11.7	71.7±1.2	15.4±0.8	15.7±0.2	1.3±0.1	3.5±0.1	22.9±0.5	41.4±0.9	0.44±0.01	3.26±0.06
25:75 high	10.7±2.5	46.6±16.6	14.2±2.7	16.3±0.4	1.4±0.1	3.9±0.2	25.0±0.6	38.6±1.7	0.48±0.04	3.10±0.16
0:100 control	38.0±5.2	73.3±1.2	16.9±0.5	15.6±0.6	1.3±0.1	3.6±0.1	22.8±1.0	41.7±1.5	0.50±0.00	3.28±0.14
0:100 moderate	43.5±5.6	64.9±8.4	15.6±1.5	15.9±0.8	1.3±0.1	3.8±0.6	24.6±1.2	39.6±3.3	0.44±0.01	3.23±0.30
0:100 high	21.9±8.5	60.3±3.0	13.6±3.3	16.2±0.2	1.3±0.0	3.7±0.1	24.8±1.3	38.8±2.1	0.39±0.01	3.13±0.16

Data are mean±SD, n=3. **Beneficial** or **harmful** trends related to saline irrigations for each N-form are highlighted.

Table S8. Multiple comparisons of relative growth rate RGR (mg g day⁻¹), water content WC (%WW), total fatty acid (TFA) content (mg g_{DW}⁻¹), proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Sarcocornia quinqueflora* between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. **Chapitre 3, partie 1**

	RGR	WC	TFA	16:0	18:0	18:1n-9	18:2n-6	18:3n-3	n-6:n-3	PUFA:SFA
100:0 control	18.6±6.0	65.7±12.0	11.6±0.4	14.7±0.7	5.7±1.6	11.6±1.2	16.5±1.9	40.0±3.1	0.41±0.04	2.19±0.18
100:0 moderate	21.6±8.2	63.5±12.6	8.7±1.5	15.3±0.3	5.9±3.5	11.8±1.0	16.6±0.4	37.8±5.3	0.44±0.04	2.10±0.33
100:0 high	9.8±2.0	61.1±3.2	8.7±0.6	16.6±0.5	4.2±1.4	10.2±0.7	18.1±0.9	39.6±1.5	0.45±0.01	2.26±0.13
75:25 control	17.8±2.8	66.9±10.9	11.6±1.5	16±0.6	3.1±0.6	11.0±0.9	19.4±1.4	40.2±1.0	0.48±0.00	2.51±0.12
75:25 moderate	27.0±3.4	51.6±9.7	10.6±0.2	15.5±0.1	3.4±0.5	12.3±0.1	15.6±0.3	41.1±0.2	0.38±0.01	2.35±0.04
75:25 high	12.8±3.1	65.2±2.6	8.9±0.2	17.1±0.2	2.6±0.4	11.2±0.3	18.4±0.4	39.9±0.6	0.46±0.01	2.43±0.04
50:50 control	15.7±2.8	81.2±16.0	10.4±1.2	15.1±0.9	7.0±4.5	11.6±1.6	16.9±2.9	35.4±3.8	0.47±0.02	1.86±0.30
50:50 moderate	27.9±3.9	91.9±3.7	9.7±1.5	15.8±1	7.3±2.8	12.1±1.8	17.2±2.0	33.5±6.9	0.46±0.03	1.71±0.26
50:50 high	27.3±7.7	78.9±4.6	7.9±0.3	18.0±0.8	2.7±0.2	12.2±2.6	17.1±1.4	37.5±1.0	0.45±0.02	2.12±0.06
25:75 control	9.3±2.1	65.6±5.0	9.6±0.1	15.3±0.3	4.6±1.0	12.9±0.2	16.5±0.3	38.6±0.9	0.42±0.00	2.17±0.08
25:75 moderate	17.3±2.2	47.8±25.4	10.5±1.2	16.1±0.2	3.6±1.1	11.8±0.4	17.6±0.2	40.0±1.8	0.44±0.01	2.34±0.13
25:75 high	31.3±2.8	50.4±12.8	7.8±1.1	16.9±1.3	3.4±0.7	12.8±1.4	17.6±1.0	36.7±3.9	0.48±0.04	2.14±0.18
0:100 control	24.8±4.3	49.6±18.7	10.2±0.1	15.3±0.2	7.9±1.0	12.6±0.2	16.8±0.3	32.8±0.7	0.50±0.00	1.62±0.09
0:100 moderate	22.6±1.7	70.1±6.6	11.3±0.7	15.6±0.7	4.6±1.6	11.7±2.1	17.5±1.2	39.6±2.3	0.44±0.01	2.26±0.17
0:100 high	15.1±2.6	59.4±14.7	10.3±0.3	15.8±0.2	2.7±0.8	11.8±0.5	16.6±0.8	42.4±0.9	0.39±0.01	2.59±0.08

Data are mean±SD, n=3. **Beneficial** or **harmful** trends related to saline irrigations for each N-form are highlighted.

Table S9. Mean proportions of all fatty acids and fatty acid classes (%TFA) in edibles tissues of *Salsola australis*, *Suaeda maritima* and *Enchytraea tomentosa* after one-month experiment under different salinities (control, moderate, high) and N-ratios (NO_3^- -N:NH $_4^+$ -N) in irrigation. Data are mean \pm SD on all combined treatments, n=45. **Chapitre 3, partie 2**

	<i>S. australis</i>	<i>S. maritima</i>	<i>E. tomentosa</i>
14:0	1.32 \pm 0.30	1.46 \pm 0.22	3.16 \pm 2.02
15:0	0.03 \pm 0.02	0.02 \pm 0.01	0.03 \pm 0.02
16:0	14.76 \pm 1.89	14.56 \pm 0.71	16.99 \pm 1.45
16:1n-13t	1.54 \pm 0.31	1.02 \pm 0.11	1.16 \pm 0.17
16:1n-7	0.15 \pm 0.06	0.17 \pm 0.04	0.50 \pm 0.24
16:1n-9	0.39 \pm 0.09	0.36 \pm 0.10	0.28 \pm 0.05
16:2n-6	0.03 \pm 0.01	0.02 \pm 0.01	0.05 \pm 0.02
16:3n-3	0.06 \pm 0.04	0.05 \pm 0.02	0.08 \pm 0.05
16:4n-1	0.01 \pm 0.01	0.04 \pm 0.09	0.05 \pm 0.07
16:4n-3	0.31 \pm 0.07	0.38 \pm 0.06	0.26 \pm 0.06
17:0	0.18 \pm 0.07	0.20 \pm 0.05	0.30 \pm 0.08
18:0	2.78 \pm 0.48	4.19 \pm 0.65	3.03 \pm 0.33
18:1n-7	0.85 \pm 0.26	0.46 \pm 0.10	0.67 \pm 0.27
18:1n-9	11.02 \pm 5.54	4.80 \pm 1.05	9.36 \pm 0.94
18:2n-6	26.03 \pm 3.13	21.24 \pm 2.27	18.31 \pm 1.39
18:3n-3	34.95 \pm 7.77	45.96 \pm 2.81	37.33 \pm 4.46
20:0	1.01 \pm 0.17	0.72 \pm 0.09	1.10 \pm 0.20
20:1n-9	0.12 \pm 0.06	0.10 \pm 0.03	0.26 \pm 0.07
20:3n-3	0.02 \pm 0.01	0.12 \pm 0.02	0.10 \pm 0.12
21:0	0.08 \pm 0.03	0.11 \pm 0.02	0.10 \pm 0.06
22:0	0.97 \pm 0.21	0.74 \pm 0.12	1.46 \pm 0.36
22:1n-7	0.02 \pm 0.01	0.02 \pm 0.03	0.03 \pm 0.03
22:1n-9	0.05 \pm 0.04	0.02 \pm 0.01	0.03 \pm 0.11
24:0	0.87 \pm 0.17	0.88 \pm 0.14	1.71 \pm 0.43
Unknow 1	0.31 \pm 0.07	0.37 \pm 0.04	0.25 \pm 0.06
Unknow 2	0.07 \pm 0.02	0.18 \pm 0.22	0.05 \pm 0.02
Unknow 3	0.05 \pm 0.02	0.10 \pm 0.05	0.07 \pm 0.07
Unknow 4	0.33 \pm 0.10	0.38 \pm 0.10	0.26 \pm 0.06
Unknow 5	0.03 \pm 0.01	0.04 \pm 0.06	0.04 \pm 0.01
Unknow 6	0.16 \pm 0.09	0.05 \pm 0.09	0.05 \pm 0.05
Unknow 7	0.10 \pm 0.07	0.34 \pm 0.20	0.84 \pm 0.30
Unknow 8	0.08 \pm 0.04	0.07 \pm 0.06	0.16 \pm 0.05
Unknow 9	0.98 \pm 0.58	0.24 \pm 0.14	0.46 \pm 0.24
Unknow 10	0.12 \pm 0.07	0.43 \pm 0.28	0.98 \pm 0.36
Unknow 11	0.02 \pm 0.01	0.08 \pm 0.02	0.08 \pm 0.01
Unknow 12	0.17 \pm 0.08	0.10 \pm 0.02	0.39 \pm 0.06
Total MUFA	22.01 \pm 2.65	22.88 \pm 0.94	27.89 \pm 3.83
Total PUFA	14.14 \pm 5.59	6.95 \pm 1.05	12.30 \pm 0.87
Total SFA	61.42 \pm 4.99	67.81 \pm 1.34	56.19 \pm 4.43
Total Unknow	2.43 \pm 0.83	2.37 \pm 0.59	3.63 \pm 0.77

Table S10. Two-way ANOVA on rank to determine significant variations of relative growth rate RGR (mg g day⁻¹), water content WC (%WW), antioxidant activity index AAI, total phenolic compounds TPC content (mg_{GAE} g_{DW}⁻¹), total fatty acid TFA content (mg g_{DW}⁻¹), proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Salsola australis*, *Suaeda maritima* and *Enchyalaena tomentosa*, according to salinity (control, moderate, high), N-ratio (NO₃⁻-N:NH₄⁺-N) and Salinity:N-ratio interaction. **Chapitre 3, partie 2**

		<i>S. australis</i>		<i>S. maritima</i>		<i>E. tomentosa</i>	
		H	p-value	H	p-value	H	p-value
RGR	Salinity	18.5300	0.0001	10.9109	0.0043	0.0048	0.9976
	N-ratio	6.1665	0.1870	10.1060	0.0387	16.5031	0.0024
	Interaction	8.3778	0.3975	2.4208	0.9653	14.0042	0.0817
WC	Salinity	11.3985	0.0033	9.17932	0.0102	0.8912	0.6404
	N-ratio	7.9282	0.0942	4.5130	0.3410	10.1668	0.0377
	Interaction	3.8328	0.8719	7.4274	0.4913	6.2328	0.6212
AAI	Salinity	3.5026	0.1735	16.0988	0.0003	7.2381	0.0268
	N-ratio	7.3686	0.0251	1.6332	0.4419	14.0670	0.0009
	Interaction	10.7478	0.0295	1.9506	0.7448	1.4039	0.8435
TPC	Salinity	5.2310	0.0731	2.6490	0.2660	2.8078	0.2456
	N-ratio	0.8360	0.6584	6.9876	0.0304	10.6808	0.0048
	Interaction	13.1711	0.0105	6.4374	0.1688	4.0247	0.4027
TFA	Salinity	12.7050	0.0017	1.6286	0.4429	26.8545	0.0000
	N-ratio	15.4860	0.0038	21.6953	0.0002	1.4969	0.8272
	Interaction	4.2690	0.8321	4.2200	0.8367	2.7867	0.9470
16:0	Salinity	0.7335	0.6930	5.0790	0.0789	13.8110	0.0010
	N-ratio	12.3517	0.0149	5.0229	0.2850	8.4522	0.0763
	Interaction	12.7003	0.1226	10.6559	0.2220	9.0296	0.3398
18:0	Salinity	7.9034	0.0192	9.3519	0.0093	2.6875	0.2609
	N-ratio	6.7800	0.1480	3.6032	0.4624	12.7704	0.0124
	Interaction	5.7687	0.6731	6.3608	0.6069	11.7575	0.1623
18:1n-9	Salinity	4.0912	0.1293	2.7260	0.2559	7.1196	0.0284
	N-ratio	5.3630	0.2520	11.0058	0.0265	7.8003	0.0992
	Interaction	11.0328	0.1998	7.7030	0.4630	15.1709	0.0559
18:2n-6	Salinity	20.0510	0.0000	0.0703	0.9654	4.7693	0.0921
	N-ratio	0.3710	0.9848	12.8953	0.0118	11.4821	0.0216
	Interaction	4.2388	0.8349	5.5309	0.6996	4.6153	0.7978
18:3n-3	Salinity	14.8784	0.0006	0.6330	0.7287	20.0263	0.0000
	N-ratio	0.7330	0.9472	11.7385	0.0194	4.1649	0.3841
	Interaction	8.3306	0.4019	5.4024	0.7138	7.7354	0.4597
PUFA:SFA	Salinity	19.2858	0.0001	5.5845	0.0613	13.5722	0.0011
	N-ratio	4.4341	0.3504	3.5298	0.4734	5.7417	0.2193
	Interaction	3.3873	0.9078	3.5852	0.8925	6.9238	0.5449
n-6:n-3	Salinity	18.6597	0.0001	0.0649	0.9681	15.4118	0.0005
	N-form	0.4006	0.9824	13.4232	0.0094	3.9923	0.4071
	Interaction	4.9049	0.7677	4.8433	0.7742	9.0674	0.3366

Table S11. Multiple comparisons of relative growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content (%ww), antioxidant activity index (AAI), total phenolic compound (TPC) content (mg GAE gdw^{-1}), total fatty acid (TFA) content (mg gdw^{-1}), proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Salsola australis* between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. **Chapitre 3, partie 2**

<i>Salsola australis</i>	100:0 control	100:0 moderate	100:0 high	75:25 control	75:25 moderate	75:25 high	50:50 control	50:50 moderate	50:50 high	25:75 control	25:75 moderate	25:75 high	0:100 control	0:100 moderate	0:100 high
RGR	26.0±3.9	23.5±5.1	3.4±1.6	31.4±5.1	13.8±6.7	13.5±5.1	29.3±3.3	25.6±4.0	11.1±1.8	36.0±5.5	17.9±2.1	8.1±1.1	32.7±4.1	28.3±3.5	21.9±1.6
Water content	77.6±1.4	70.7±7.6	56.1±2.7	64.4±6.2	64.9±9.8	42.0±3.7	59.4±8.2	62.5±12.9	63.2±5.3	77.4±0.5	68.2±6.2	61.1±4.6	76.1±7.3	77.6±2.0	63.1±9.2
AAI	0.20±0.01	0.24±0.07	0.35±0.07	N.D	N.D	N.D	0.21±0.04	0.14±0.02	0.11±0.01	N.D	N.D	N.D	0.16±0.04	0.15±0.05	0.50±0.12
TPC content	30.8±6.9	47.2±2.6	37.9±7.3	N.D	N.D	N.D	40.3±2.5	44.5±9.3	42.6±10.9	N.D	N.D	N.D	32.5±6.9	27.0±2.1	66.7±5.3
TFA content	15.9±2.4	15.3±0.9	14.4±1.0	15.5±2.7	14.2±0.6	10.9±1.2	14.5±0.5	14.8±0.9	11.0±0.3	13.3±0.9	11.5±4.4	9.9±2.1	11.0±0.7	12.7±0.4	10.4±0.6
Palmitic acid 16:0	14.3±0.9	14.4±0.2	12.4±0.3	14.4±2	13.9±0.9	15.3±0.4	14.5±0.5	13.7±0.2	14.5±0.4	13.9±0.8	16.2±2.1	15.1±2.3	15.5±0.7	14.8±0.7	18.4±4.7
Stearic acid 18:0	2.6±0.3	2.4±0.1	2.8±0.1	2.6±0	2.7±0.1	2.6±0.1	2.6±0.1	2.7±0.1	2.9±0	2.7±0.2	2.8±0.8	3±0.3	2.8±0.3	2.7±0.3	3.9±1.2
Oleic acid 18:1n-9	10.8±5.2	6.8±2.2	23.0±0.3	9.3±10.2	13.5±3.8	9.4±1.2	10.9±3.6	11.8±1.0	12.7±2.9	13.3±5.5	7.4±1.8	12.7±8.5	5.8±1.1	7.6±4.1	10.2±4.7
Linoleic acid 18:2n-6	23.7±1.6	23.6±1.5	30.1±0.2	24.3±5.1	26.0±2.2	26.2±0.7	24.2±1.8	24.6±1.3	29.2±1.0	24.7±2.1	27.2±6.6	27.7±2.2	24.5±0.4	24.1±1.7	30.4±0.9
α-linolenic acid 18:3n-3	38.9±4.8	43.0±3.6	22.4±0.6	39.5±12.6	33.6±4.7	35.7±1.5	38.1±4.9	37.2±2.4	30.5±3.0	34.7±7.1	34.9±12.6	30.1±7.1	41.0±0.4	40.0±4.6	24.6±7.5
n-6:n-3	0.61±0.06	0.55±0.05	1.33±0.02	0.70±0.24	0.78±0.10	0.71±0.02	0.64±0.07	0.66±0.05	0.96±0.07	0.73±0.11	0.92±0.37	0.96±0.20	0.59±0.01	0.60±0.06	1.06±0.13
PUFA:SFA	3.00±0.18	3.20±0.18	2.74±0.09	3.00±0.19	2.87±0.03	2.80±0.12	2.94±0.09	3.03±0.08	2.74±0.07	2.83±0.19	2.68±0.60	2.56±0.23	2.89±0.12	2.95±0.18	2.43±0.09

Data are mean±SD (n=3). N.D = no data

Table S12. Multiple comparisons of relative growth rate (mg g day^{-1}), water content (%ww), antioxidant activity index (AAI), total phenolic compound (TPC) content (mg GAE g^{-1}), total fatty acid (TFA) content (mg g^{-1}), proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3), PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Suaeda maritima* between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. **Chapitre 3, partie 2**

<i>Suaeda maritima</i>	100:0 control	100:0 moderate	100:0 high	75:25 control	75:25 moderate	75:25 high	50:50 control	50:50 moderate	50:50 high	25:75 control	25:75 moderate	25:75 high	0:100 control	0:100 moderate	0:100 high
RGR	22.4 \pm 5.7	20.1 \pm 2.2	17.4 \pm 4.8	25.9 \pm 2.9	20.1 \pm 3.3	20.0 \pm 2.5	33.4 \pm 6.4	23.6 \pm 2.0	20.9 \pm 0.8	30.2 \pm 7.9	26.7 \pm 4.1	19.1 \pm 3.1	9.2 \pm 1.8	10.2 \pm 3.3	13.3 \pm 2.0
Water content	64.5 \pm 21.6	74.0 \pm 3.6	67.1 \pm 6.0	69.3 \pm 14.5	73.0 \pm 8.1	73.0 \pm 5.0	75.2 \pm 1.8	66.8 \pm 7.4	71.4 \pm 0.4	79.2 \pm 6.0	74.5 \pm 2.3	73.1 \pm 2.6	80.3 \pm 1.6	77.7 \pm 1.7	67.0 \pm 7.0
AAI	0.21 \pm 0.03	0.70 \pm 0.36	0.77 \pm 0.18	N.D	N.D	N.D	0.46 \pm 0.21	0.60 \pm 0.05	0.90 \pm 0.10	N.D	N.D	N.D	0.33 \pm 0.18	0.83 \pm 0.28	1.11 \pm 0.16
TPC content	53.8 \pm 4.4	69.2 \pm 2.8	65.3 \pm 5.5	N.D	N.D	N.D	56.4 \pm 8.2	46.2 \pm 3.0	54.7 \pm 4.1	N.D	N.D	N.D	52.8 \pm 4.7	55.9 \pm 12.3	65.8 \pm 9.5
TFA content	13.5 \pm 0.9	14.5 \pm 2.2	12.6 \pm 0.9	16.6 \pm 1.2	14.2 \pm 2.4	13.7 \pm 1.8	17.9 \pm 0.6	17.5 \pm 1.9	18.4 \pm 1.0	18.2 \pm 1.3	19.0 \pm 2.5	15.8 \pm 2.6	16.8 \pm 2.9	15.8 \pm 0.6	16.1 \pm 2.2
16:0	15.0 \pm 0.6	14.2 \pm 0.5	15.0 \pm 0.3	14.1 \pm 0.6	14.3 \pm 0.3	14.3 \pm 0.7	15.1 \pm 0.8	14.5 \pm 1.5	15.1 \pm 0.6	13.9 \pm 0.5	14.3 \pm 0.6	15.5 \pm 0.1	14.8 \pm 0.7	14.1 \pm 0.6	14.1 \pm 0.3
18:0	3.4 \pm 0.3	4.1 \pm 0.9	4.8 \pm 0.1	4.2 \pm 0.3	3.9 \pm 0.6	4.3 \pm 0.6	3.7 \pm 0.4	4.0 \pm 0.5	4.4 \pm 1.0	4.3 \pm 0.9	3.7 \pm 0.7	4.6 \pm 0.7	4.1 \pm 0.7	4.6 \pm 0.2	4.9 \pm 0.3
18:1n-9	6.0 \pm 0.6	5.5 \pm 1.1	4.7 \pm 0.4	5.7 \pm 1.8	4.9 \pm 0.5	5.2 \pm 0.1	4.0 \pm 0.8	3.8 \pm 0.5	4.7 \pm 0.7	5.7 \pm 1.8	4.7 \pm 0.6	3.9 \pm 0.7	5.1 \pm 1.0	4.1 \pm 0.1	4.0 \pm 1.3
18:2n-6	20.5 \pm 1.1	21.6 \pm 0.4	20.7 \pm 0.8	20.6 \pm 1.3	19.8 \pm 1.4	22.9 \pm 4.2	19.2 \pm 1.0	20.6 \pm 1.4	19.4 \pm 0.9	21.2 \pm 2.1	20.8 \pm 1.9	20.3 \pm 0.3	25.3 \pm 2.7	23.1 \pm 3.0	22.7 \pm 2.4
18:3n-3	44.9 \pm 1.9	45.2 \pm 0.8	46.0 \pm 0.7	46.6 \pm 2.2	48.1 \pm 1.5	44.7 \pm 4.7	48.8 \pm 1.6	47.2 \pm 3.0	47.8 \pm 2.8	46.1 \pm 3.1	47.6 \pm 2.3	45.6 \pm 2.9	41.2 \pm 1.9	44.7 \pm 2.0	45.0 \pm 4.1
n-6:n-3	0.45 \pm 0.04	0.47 \pm 0.01	0.44 \pm 0.02	0.44 \pm 0.05	0.41 \pm 0.04	0.52 \pm 0.15	0.39 \pm 0.03	0.43 \pm 0.05	0.40 \pm 0.04	0.46 \pm 0.07	0.43 \pm 0.06	0.44 \pm 0.03	0.61 \pm 0.09	0.51 \pm 0.09	0.50 \pm 0.09
PUFA:SFA	2.89 \pm 0.18	2.99 \pm 0.09	2.80 \pm 0.05	3.00 \pm 0.04	3.04 \pm 0.08	3.05 \pm 0.17	3.01 \pm 0.23	3.02 \pm 0.33	2.91 \pm 0.24	3.02 \pm 0.12	3.09 \pm 0.07	2.81 \pm 0.18	2.99 \pm 0.23	3.00 \pm 0.11	2.93 \pm 0.12

Data are mean \pm SD (n=3). N.D = no data

Figures supplémentaires

Table S13. Multiple comparisons of relative growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), water content (%ww), antioxidant activity index (AAI), total phenolic compound (TPC) content ($\text{mg GAE g}^{-1} \text{ DW}$), total fatty acid (TFA) content ($\text{mg g}^{-1} \text{ DW}$), proportions (%TFA) of major fatty acids (palmitic acid 16:0, stearic acid 18:0, oleic acid 18:1n-9, linoleic acid 18:2n-6 and α -linolenic acid 18:3n-3, PUFA:SFA ratio and n-6:n-3 ratio in *Enchylaena tomentosa* between combined treatments of salinity and N-ratio in irrigation water. **Chapitre 3, partie 2**

<i>Enchylaena tomentosa</i>	100:0 control	100:0 moderate	100:0 high	75:25 control	75:25 moderate	75:25 high	50:50 control	50:50 moderate	50:50 high	25:75 control	25:75 moderate	25:75 high	0:100 control	0:100 moderate	0:100 high
RGR	9.2±1.6	6.1±1.7	5.6±2.7	8.9±1.0	7.0±4.2	9.0±1.2	13.6±4.2	12.7±2.0	8.5±1.9	9.1±1.4	10.7±1.5	18.3±2.9	7.5±2.3	14.3±0.7	12.7±3.2
Water content	46.5±11.5	41.6±25.0	46.6±13.3	39.6±9.6	22.3±18.5	18.0±11.4	50.4±2.1	40.0±14.3	43.9±6.1	41.8±3.8	39.6±15.7	45.9±4.2	43.6±3.1	46.7±2.0	45.2±1.4
AAI	0.28±0.11	0.49±0.02	0.24±0.04	N.D	N.D	N.D	0.64±0.07	0.81±0.15	0.48±0.02	N.D	N.D	N.D	0.76±0.22	1.36±0.06	0.53±0.11
TPC content	40.8±6.1	70.7±15.1	47.5±6.2	N.D	N.D	N.D	74.8±3.7	68.7±21.1	57.1±5.3	N.D	N.D	N.D	87.4±4.4	103.6±23.1	72.5±24.3
TFA content	10.4±1.6	8.3±0.8	7.1±0.4	11.5±2.7	9.8±1.0	6.6±0.5	7.5±0.4	9.2±1.0	5.7±0.3	11.1±1.3	8.0±3.8	7.4±0.3	9.9±1.2	9.4±0.8	6.5±0.2
Palmitic acid 16:0	16.0±1.1	16.3±1.3	18.3±0.5	17.9±1.0	15.7±0.5	19.0±1.2	17.6±0.5	16.7±0.3	19.4±0.1	14.9±0.5	16.7±1.8	16.9±0.3	15.8±0.8	16.6±0.7	17.6±0.9
Stearic acid 18:0	2.9±0.3	3.4±0.1	3.1±0.3	3.2±0.3	3.0±0.2	3.2±0.0	3.4±0.2	2.8±0.1	3.5±0.0	2.8±0.2	3.0±0.6	3.0±0.0	2.6±0.2	2.7±0.2	2.9±0.0
Oleic acid 18:1n-9	8.8±0.3	9.3±0.3	9.0±0.8	9.6±0.1	8.5±0.3	8.4±0.5	8.4±0.4	9.1±0.1	9.6±0.1	9.7±0.4	8.8±0.0	10.8±0.8	9.4±0.4	9.0±0.1	11.7±0.8
Linoleic acid 18:2n-6	17.5±0.8	18.1±1.6	18.0±1.2	16.8±1.5	18.3±0.4	18.2±0.9	18.3±0.4	18.2±0.3	18.5±0.3	17.0±0.1	17.9±1.2	18.2±1.0	18.4±1.4	19.6±0.8	21.7±0.9
α-linolenic acid 18:3n-3	40.7±2.5	36.8±2.0	33.4±2.1	34.9±3.4	40.6±1.9	32.9±1.9	35.4±0.5	39.9±1.3	30.2±0.2	43.0±2.1	39.8±6.2	37.3±0.9	42.8±2.8	39.3±2.5	32.3±2.0
n-6:n-3	0.43±0.01	0.49±0.02	0.53±0.01	0.48±0.04	0.45±0.03	0.55±0.01	0.51±0.01	0.45±0.02	0.60±0.01	0.40±0.03	0.45±0.04	0.49±0.04	0.43±0.06	0.50±0.05	0.67±0.06
PUFA:SFA	2.36±0.43	1.99±0.38	1.64±0.23	1.67±0.39	2.32±0.14	1.64±0.24	1.80±0.08	2.31±0.08	1.50±0.02	2.45±0.28	2.25±0.69	2.05±0.11	2.63±0.25	2.28±0.24	2.02±0.17

Data are mean±SD (n=3). N.D = no data

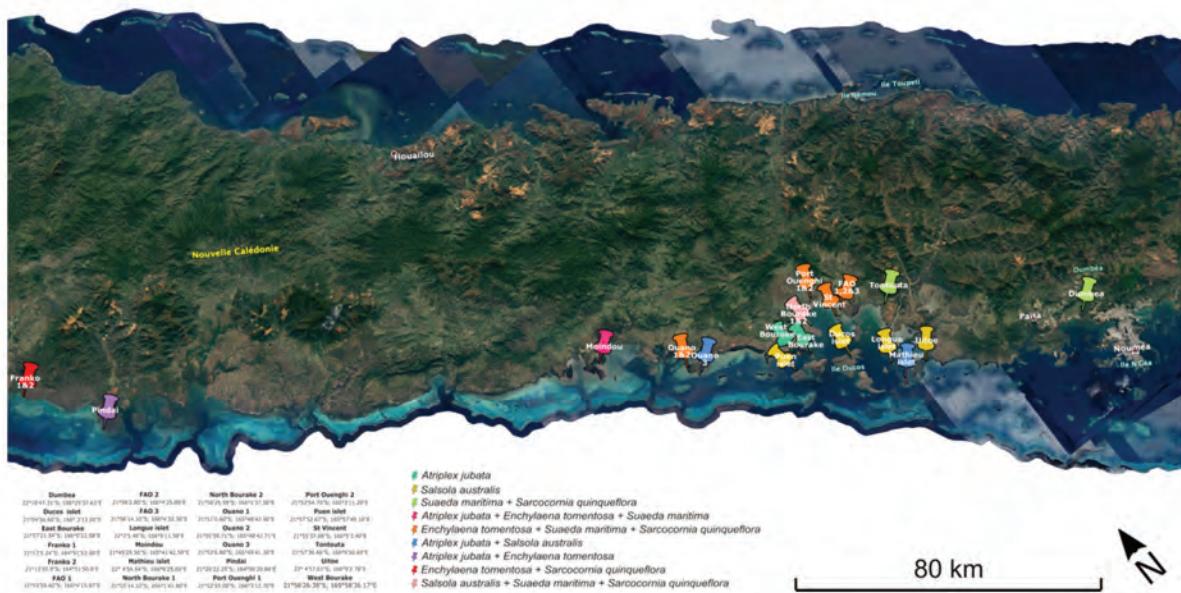


Figure S1. Satellite map of section of New Caledonia (© 2020 CNES / Airbus © Google), cross-referenced with the geographical coordinates of the sampling sites for the five species. **Chapitre 2**

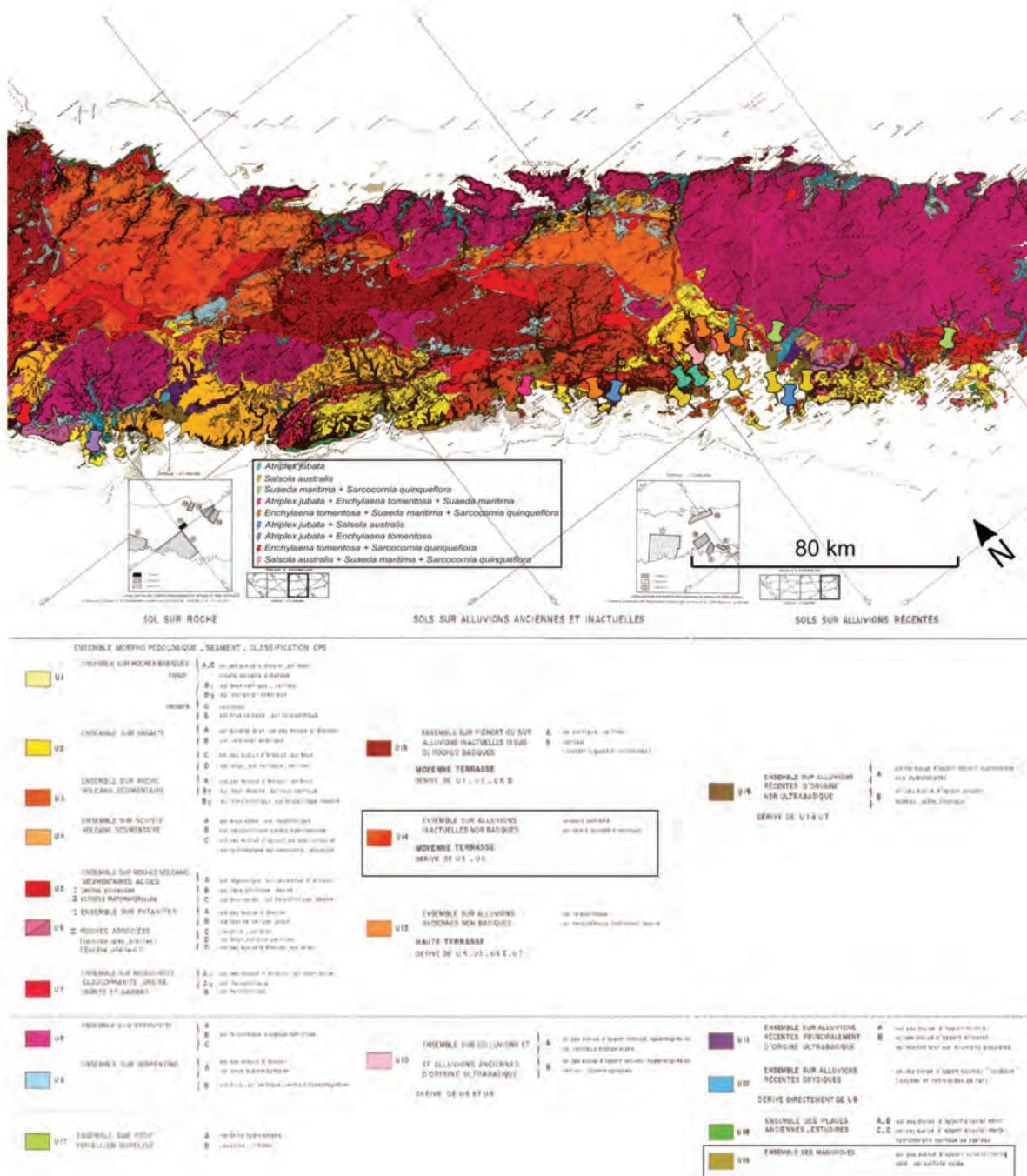


Figure S2. Morpho-pedological map of New Caledonia at 1: 200 000 by Podwojewski and Beaudou, (1987) according to the past French soil classification (CPCS, 1967), cross-checked with the geographical coordinates for the five species. **Chapitre 2, partie 1**

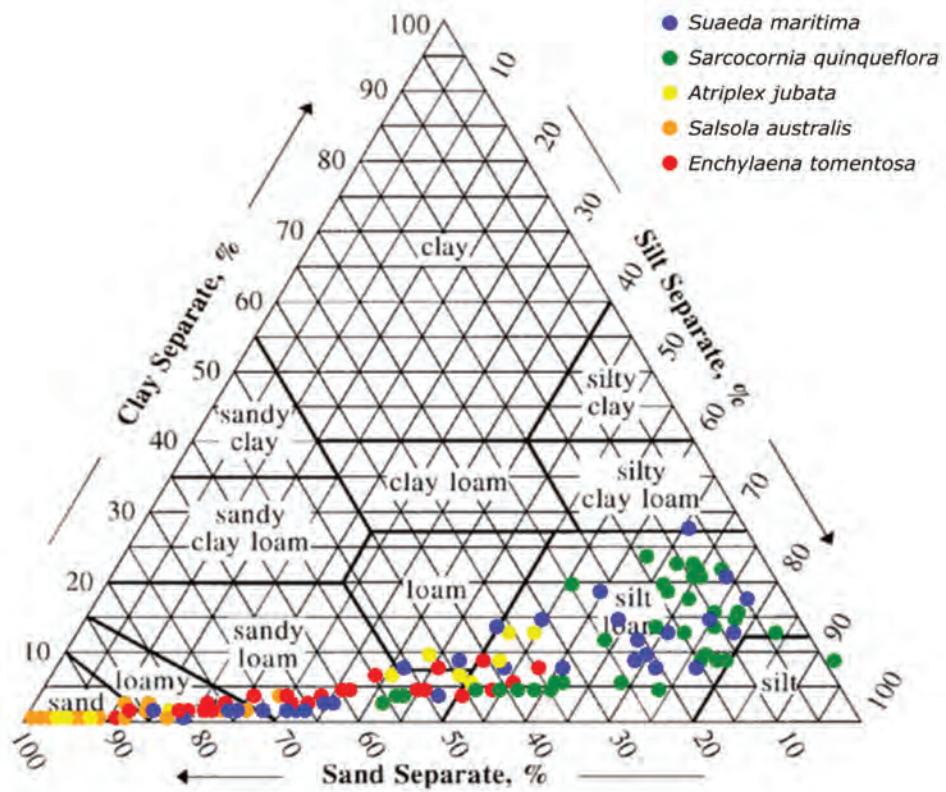


Figure S3. Soil texture according to the 5 species (on all sites and all seasons). Chapitre 2, partie 1



Figure S4. Pair-wise correlation analysis for edaphic variable during site study. Red values highlight negative correlations and blue values highlight positive correlations. Color intensity highlight correlation strengths. **Chapitre 2, partie 1**



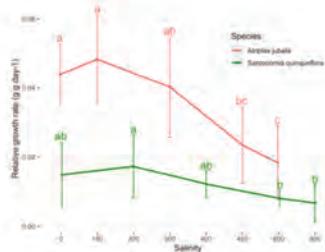
Figure S5. Pair-wise correlation analysis for edaphic variable during seasonal study. Red values highlight negative correlations and blue values highlight positive correlations. Color intensity highlight correlation strengths



Collect and cultivation of mother plants

June 2018 - today

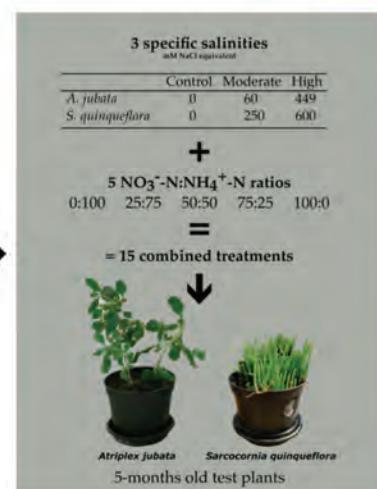
- Freshwater nebulization 3 time/day
- Saline irrigation 2 time/week
- NPK fertilization 2 time/month



Preliminary test on mother plants

July-August 2018

- Irrigation according to salt gradients (1 month)
- Relative growth rate measurements
- Selection of "moderate" or "high" thresholds of saline application for future tests



Experiment
July-August 2019 (1 month)

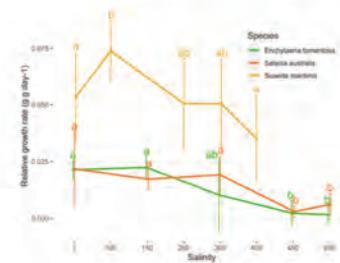
Figure S6. Experimental design of combined salinity and nitrogen ratio experiment on halophytes *Atriplex jubata* and *Sarcocornia quinqueflora*. **Chapitre 3, partie 1**



Collect and cultivation of mother plants

June 2018 - today

- Freshwater nebulization 3 time / day
- Saline irrigation 2 time / week
- NPK fertilization 2 time / month



Preliminary test on mother plants

July-august 2018

- Irrigation according to salt gradients (1 month)
- Relative growth rate measurements
- selection of "moderate" or "high" thresholds of saline application for future tests



Multiplication by germination

February 2019

- 4 months of cultivation under same design as mother plants
- Followed by 1 month of standardization of conditions (exclusive freshwater) for the 45 test seedlings /species.

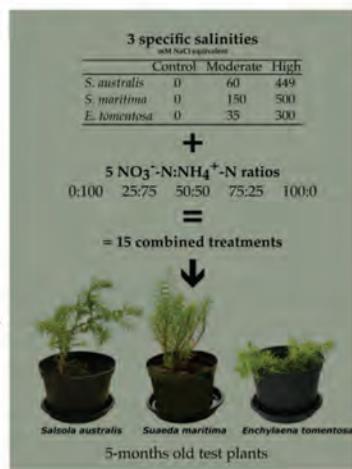


Figure S7. Experimental design of combined salinity and nitrogen ratio experiment on halophytes *Salsola australis*, *Suaeda maritima* and *Enchyliena tomentosa*. **Chapitre 3, partie 2**