THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ GRENOBLE ALPES

École doctorale : ISCE - Ingénierie pour la Santé la Cognition et l'Environnement
Spécialité : MBS - Modèles, méthodes et algorithmes en biologie, santé et environnement
Unité de recherche : Laboratoire d'ECologie Alpine

Ecophysiologie, plasticité et adaptation locale de Cardamine resedifolia : Impacts des pollutions issues des activités minières dans les Alpes

Ecophysiology, plasticity and local adaptation of Cardamine resedifolia: Impacts of pollution from mining activities in the Alps

Présentée par :

Marion DEVILLE CAVELLIN

Direction de thèse :

Muriel RAVETON PROFESSEURE DES UNIVERSITES, UNIVERSITE GRENOBLE ALPES	Directrice de thèse

Rapporteurs :

HELENE FREROT
MAITRESSE DE CONFERENCES HDR, UNIVERSITE DE LILLE
IVAN COUEE
PROFESSEUR DES UNIVERSITES EMERITE, UNIVERSITE DE RENNES

Thèse soutenue publiquement le **14 novembre 2025**, devant le jury composé de :

FRANÇOIS POMPANON, PROFESSEUR DES UNIVERSITES, UNIVERSITE GRENOBLE ALPES	Président
MURIEL RAVETON, PROFESSEURE DES UNIVERSITES, UNIVERSITE GRENOBLE ALPES	Directrice de thèse
HELENE FREROT, MAITRESSE DE CONFERENCES HDR, UNIVERSITE DE LILLE	Rapporteure
IVAN COUEE, PROFESSEUR DES UNIVERSITES EMERITE, UNIVERSITE DE RENNES	Rapporteur
CECILE BEN, MAITRESSE DE CONFERENCES, UNIVERSITE DE TOULOUSE	Examinatrice
JEAN-CHRISTOPHE CLEMENT, PROFESSEUR DES UNIVERSITES, UNIVERSITE DE CHAMBERY	Examinateur

Invités :

FLORIAN BOUCHER
MAITRE DE CONFERENCES, UNIVERSITE GRENOBLE ALPES
FLORIAN DELERUE
MAITRE DE CONFERENCES HDR, UNIVERSITE DE BORDEAUX

Ecophysiologie, plasticité et adaptation locale de *Cardamine resedifolia* : Impacts des pollutions issues des activités minières dans les Alpes



Marion Sarah DEVILLE-CAVELLIN

Manuscrit de thèse

Superviseurs :
Muriel RAVETON
Florian BOUCHER

Remerciements

C'est non sans une certaine émotion que j'écris ces mots. Cela va faire plus de trois ans et demi que je travaille sur ce projet (en comptant les innombrables stages), plus de huit ans que je suis à Grenoble, entouré.e des meilleures personnes qui puissent exister. Depuis ma licence, mon parcours a été rectiligne, et à aucun moment je n'ai relevé la tête pour regarder tout le chemin parcouru : désormais, j'arrive au bout, grâce à toutes les rencontres faites durant mon parcours professionnel et personnel.

Tout d'abord, je souhaite remercier mes directeurs de thèse, **Muriel RAVETON** et **Florian BOUCHER**. Vous avez tous les deux des visions différentes de la recherche, et sur un sujet comme celui-ci, ça a été fortement complémentaire. Vous avez fait preuve d'une très grande patience, et vous avez su m'accompagner et m'encourager dans les moments où je me décourageais face à la montagne de travail à faire (notamment face à la rédaction des articles). J'espère avoir été à la hauteur de vos attentes.

Merci, **Muriel**, de m'avoir accordé ta confiance dès mon master 1, puis pour le master 2, et enfin pour la thèse. Je t'avais contacté dès la licence pour te parler de mon envie de faire de l'écotoxicologie alpine sur des végétaux, 5 ans après me voilà ici, avec une thèse mi-écotoxicologie, mi-physiologie végétale, mi-évolution, mi-botanique, tout ça dans un contexte alpin. Merci d'avoir toujours été là, que ça soit dans les moments de craquage, de doutes ou de création intense de science. Merci d'avoir pris le temps de relire chaque détail de ma thèse et d'avoir relevé chaque petite imprécision que j'ai pu dire ou écrire avec une énorme rigueur. Tu m'as poussé à regarder toujours plus petit (de la population, à l'individu, aux organes, puis aux tissus, et *in fine* aux molécules), à creuser davantage dans tous les jeux de données -omiques, dans les diverses directions. Données dans lesquels j'ai eu l'impression de me noyer comme dans un verre d'eau d'ailleurs. J'espère qu'un jour je serai aussi rigoureuse que toi dans mes travaux de recherche, mais j'espère aussi que je ne vais plus jamais rater l'avion (visiblement, nous n'étions pas le meilleur des duos à l'aéroport !). Grâce à toi j'ai pu réaliser une thèse multidisciplinaire dans laquelle je me suis bien amusée !

Florian, merci à toi pour tout : pour cette confiance, pour toutes ces conversations autour de certaines définitions ("Au final c'est quoi, une espèce ?"). Tu as été d'une aide précieuse dans cette thèse, tu m'as poussé à regarder toujours plus large, de la population, à la métapopulation jusqu'à l'espèce. Tu m'as poussé à lever le nez de mes données, à toujours tout remettre en perspective, mais aussi et surtout à gagner en confiance et relativiser face à certains résultats chaotiques. Merci pour toutes les sorties annexes à la thèse : qu'il s'agisse de sorties ornithologiques, botaniques ou simplement festives qui m'ont permis de décrocher mais aussi, paradoxalement, de me raccrocher à la Science (bon, par contre soyons honnêtes, il y a une sortie que je vais continuer à détester : le tournoi interlabo de foot dans lequel tu as réussi à me convaincre de participer. Plus jamais.). Au début de ma thèse, je ne pensais pas que la génomique deviendrait la quasi-totalité de mon projet professionnel : tu as su me transmettre ta passion pour l'évolution, et plus particulièrement pour la génétique des pops. Comme quoi, dès la licence, on peut créer une ébauche de vocation avec une UE (à ce qu'il paraît, j'y avais un super prof). Durant cette thèse, j'ai gagné un super co-encadrant extrêmement exigeant, un super collègue, mais également un ami

sur qui on peut vraiment compter.

Je voudrais ensuite remercier le jury, qui évaluera ce travail. J'ai hâte de pouvoir échanger avec vous sur ce sujet. Merci à **Hélène FREROT** d'avoir accepté une seconde fois d'être rapportrice : la dernière fois qu'on a parlé cardamine ensemble, c'était pour mon stage de master 2. J'espère désormais que ce travail, nettement plus abouti, vous plaira. Merci à **Ivan COUEE** d'avoir aussi accepté le rôle de rapporteur. Merci aussi à **Jean-Christophe CLEMENT**, **Cécile BEN** et **François POMPANON** d'avoir accepté d'être membres du jury. Merci également à **Florian DELERUE** de bien vouloir participer à ma thèse en tant qu'invité. On s'est rencontrés grâce à Hélène, et ta bienveillance, que ce soit lors des CSI, à Bordeaux, ou même par échanges de mails, me confirme l'envie de continuer à partager des idées, des données, et des projets avec des collègues comme toi. Et peut-être qu'à l'avenir on pourra partager des projets de recherche sur la flore métallifère d'altitude (à ce qu'il paraît, les sols de serpentine alpins sont magnifiques !).

Merci également à **Olivier LEROUXEL, Stéphane GUEDRON., Jean-Christophe CLEMENT**. d'avoir fait partie de mon comité de suivi individuel, et d'avoir pu échanger sur de nombreuses questions, informations, stratégies d'analyse et visions de la recherche. Ce sujet étant très diversifié sur les thématiques, vous avoir en soutien était nécessaire.

Merci à ma famille pour son soutien inconditionnel. J'espère qu'à l'issue de la soutenance, vous aurez une idée un peu plus claire de ce que j'ai pu faire durant ces trois années. Merci, **Océane**, ma jumelle, ma médecin préférée, mon soutien, mais également mon défouloir (c'est quand qu'on se fait pour de bon les 10km en blablarun le long des berges ?) : tes rôles ont été tellement multiples durant ces trois années que je ne saurais tous les citer ! Merci aux parents, à ma grand-mère, à ma tante, pour les nombreux paniers garnis, mais aussi d'avoir pris le temps d'écouter, de comprendre et de poser des questions sur mon monde qu'est devenu la recherche.

Bien évidemment, merci au bureau : **Clara, Louis, Matthias et Mathilda. Clara et Louis**, sans vous, le bureau aurait été bien calme et bien triste ! Entre moments de craquage et moments de révolution scientifique, après tout, vive la SCRAQUE (et le rouge).

Merci à tou.t.e.s les autres collègues du LECA :

Merci a **Stephane REYNAUD**, qui m'a pas mal aidé avec les données de transcripto.

Merci a la Darwinie, c'est-à-dire **Zoé** qui a fait preuve d'une compagnie réconfortante pendant les pauses café, le midi ou la pause de 15h (n'oublie pas qu'il te reste encore à cocher quelques oiseaux rares de l'arbo !). A **Baptiste**, toujours accompagné d'un morceau de mélèze et prêt à faire rire tout en renversant son café. Et comment remercier Baptiste sans remercier **Charlotte** ? Charlotte, merci pour ces moments d'une gentillesse extrême, où tu nous parlais avec passion de ta lecture de la veille (vive Chattame). Merci à **Lysandre**, **Flora** et **Océane**, qui ont apporté une superbe énergie dans le bureau du troisième, mais également dans le labo. Merci a **Matth** et **Lara** pour ces soirées jeux, ces discussions autour d'un super cocktails chocolaté. Merci a **Thibault** pour les différentes discussions scientifiques (je ne compte plus le nombre de fois où je t'ai embêté pour parler de pleiotropie, de maladaptation et de

futurs collègues) et les trails organisés !

Merci à la Wilfriedi : **Tammi** et **Wilfried**, avec qui j'ai officiellement découvert le métier de chercheur.e en écologie avec mon stage en 2021. C'est à la suite de ce stage là où j'ai su que je voulais faire ce métier en ayant une approche de terrain. Bien évidemment, merci pour ces moments partagés dans la vie du labo, au Lautaret ou ailleurs. Parmi la wilfriedi, j'inclus bien évidemment les différents doctorants et post-doctorants, **Romain** et **Joachim**, qui ont su mettre une bonne ambiance au labo ou dans la colloc. Je remercie également **Maya** et **Ju** pour leurs différentes aides et leurs divers délires (je garderai en tête Ju qui chante du Kyo la bouche pleine à la cafet).

Merci a **Laure**, **Steph B**. et **Arnaud** : la *dream team* avec qui passer un bon moment entre concerts, livre, discussion sur les théories du complot, et dégustation de whisky.

Merci à **Cindy**, **Fred** et **Delphine** pour toutes les aides fournies au cours de ma thèse. Cindy, promis je n'ai plus d'analyse à faire en urgence.

Bien évidemment, merci à tous les autres : **Seb, Keyvan, Naiara** avec qui j'ai pu partager des moments de craquage, des rires, des conversations sérieuses ou non.

Merci a **Marie-Christine BAILLY-MAITRE** pour ses différents livres, et ses conversations passionnantes au sujet des exploitations de Brandes.

Merci aux collègues du LRSV, **Guillaume MARTI** et **Amélie PERREZ**, sans qui je me serais d'autant plus arraché les cheveux face aux données métabo, merci aux collègues des géosciences. Notamment **Sylvain CAMPILLO, Stephane GUEDRON**, et **Sabine SENTENAC** qui ont réussi tant bien que mal à gérer les ICP (entre travaux, pannes et autres nombreux contretemps, cette dernière aura donné du fil à retordre). Mais également **Magali ROSSI**, et **Floriane GUILLEVIC** pour leurs aides sur le terrain ou au travers des données diverses de Peisey-Nancroix. Merci aussi à **David GATEUILLE** pour les différentes discussions autour des HAPs.

Merci également aux collègues du Jardin du Lautaret : **Lucie LIGER, Jérôme FORET, Jean-Gabriel VALLAY, Rolland DOUZET, Maxime ROME** et **Pascal SALZE** qui m'ont permis de (i) passer du très bon temps au jardin, que ce soit en 2019, en 2021 ou durant ma thèse, (ii) me faire découvrir le monde merveilleux de la bota : je garderai toujours en tête Roro et ses Asteraceae "non mais on va en faire une facile, celle-ci une petite Taraxacum !!", (iii) mais qui m'ont aussi permis de réaliser ma manip de transplantation réciproque grâce à un financement ANAEE que je n'aurais pas eu sans eux.

Merci également aux collègues du parc des Écrins, **Richard BONNET** et **Cédric DENTANT**, sans qui l'échantillonnage aurait été illégal, mais également sans qui je n'aurais pas eu l'occasion de découvrir les fameuses sorties "pâté vin rouge" de son nom officieux, mais "rencontre inter-universitaire" de son nom officiel.

Merci également aux collègues d'Innsbruck, avec qui j'ai passé deux semaines bien chargées d'émotions entre les scripts *dadi* et les sorties aux *Bogenfest* : **Philipp KIRSCHNER** et **Pau CARNICERO** vous êtes au top. Sans vous, je ne serais pas arrivé au bout des différents jeux de données.

Enfin, je tiens à remercier tou · t · e · s les stagiaires qui ont pu collaborer avec moi : **Clotilde DES-**

COMBES, Flore LATASSA, Madeleine CHEVALLIER, Malaurine BERGONZOLI, Noémie ESSER, Camille VACHER, Vinodhini SIVAPRAGASSAM et **Louise REGUIMBAL**. J'ai bien évidemment une énorme pensée pour toi, Noémie ; j'espère que tu es heureuse d'avoir pu te balader brièvement dans les Alpes avec nous, de là où tu es.

Merci à tou.te.s mes ami · e · s, que ce soit les Cookies : **Judith, Florence** et **Violette** qui ont été les meilleures pompom girl depuis la licence. J'ai hâte de vous revoir et de refaire le cri du chevreuil, tout en faisant du crochet à Tours. Bien sûr, ma petite **Lecoq** alias Luluuuuuuuuuu, j'espère que ma thèse te paraîtra beaucoup plus fun que les maths de term ! Merci aussi à **Barberousse** (alias le deuxième meilleur binôme de master) mais aussi à la *team* des Issambres pour tous ces moments partagés.

Et bien évidemment, je garde le meilleur pour la fin (Stephane R si tu lis ceci, la réponse est non, je ne vais pas le surnommer le rouge-gorge). Merci à toi, **Camille**, de m'avoir supporté durant toutes ces années. Merci pour ces moments de voyages à vélo, de discussions vives autour de définitions du stress, des espèces, ou des sous-espèces, des différents concepts biologiques et physio (mon dieu, tu as été si patient face à moi, qui t'explique en détail ce qu'est un transporteur membranaire, un verre à la main à minuit passé). Merci pour ta bonne humeur, pour ces blagues ("on fait mouette-mouette ?"), pour ces nombreuses hypothèses foireuses ou non, mais aussi ces moments de sorties naturalistes toutes plus improbables les unes que les autres ("y'a un lynx derrière toi Camille !.."). Lors de notre rencontre, j'étais à des années-lumière d'imaginer que tu serais le meilleur binôme de master, binôme de thèse, mais également de tous les jours que je pouvais avoir.

Avant-propos

Financements et collaborations

Cette thèse déposée à l'école doctorale Ingénierie pour la santé, la Cognition et l'Environnement (EDISCE) de l'Université Grenoble Alpes, au sein du Laboratoire d'Ecologie Alpine (LECA) à été financé par l'Observatoire des Sciences de l'Univers de Grenoble (Labex OSUG@2020, ANR10 LABX56), par le programme national français EC2CO (Ecosphère Continentale et Côtière), le programme ANR (ANR LandMine, ANR-24-CE34-1261), le programme MITI (Défi-Adaptation du vivant à son environnement 2020) du CNRS, l'AnaEE-France (plateforme Percolatron pour l'expérience de transplantation réciproque, site du Lautaret) et le stage FRB-M2 français (Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité). Le Parc national des Écrins nous a autorisés à prélever des échantillons de plantes et de sols sur le site de l'AVA. Cette recherche a été soutenue par le Jardin de Lautaret-UAR 3370 (CNRS, Univ. Grenoble Alpes, 38000 Grenoble, France), membre de l'AnaEE-France (ANR-11-INBS- 0001AnaEE-Services, cadre Investissements d'Avenir) et du réseau eLTER Europe (Univ. Grenoble Alpes, CNRS, LTSER Zone Atelier Alpes, 38000 Grenoble, France).

De plus, ce travail a été réalisé en collaboration avec les laboratoires suivant : Institut des sciences de la Terre (ISTERRE), Environnements, dynamiques et territoire de montagne (EDYTEM), le Jardin botanique de l'université d'Innsbruck, le laboratoire de recherche en sciences végétales (LRSV), mais également la société Helixio (Clermont-Ferrand, France).

Conférences

Ma thèse m'a également permis la présentation d'un poster de recherche lors de l'atelier polluants organisé par l'OSUG en 2023, portant sur le chapitre 1 de ce manuscrit.

Une présentation lors d'un congrès scientifique francophone lors du VIIIeme colloque du Réseau

Ecotox à La Rochelle organisé par l'INRAE en novembre 2023 a également été réalisée avec pour titre : *Phenotypic and genetic differentiation between populations of Cardamine resedifolia in response to mining pollution in the Alps.*

Un échange international de 2 semaines avec le département de botanique d'Innsbruck (Autriche) avec l'équipe de Pau CARNICERO afin de développer les méthodes d'inférence démographique applicables à mes données a également été réalisé en 2023.

En automne 2024, un échange d'un mois a été réalisé avec la plateforme MetaToul basée à Toulouse afin de traiter statistiquement les résultats métabolomiques et transcriptomiques.

Enfin, en novembre 2023, j'ai participé à l'organisation de l'école d'automne *Biodiversité d'hier, d'aujourd'hui et de demain.* Cette école, organisée par les doctorants, a permis de proposer une semaine entière de conférences animées par des chercheurs internationaux invités, à destination des doctorants, postdoctorants et chercheurs.

Activités d'enseignement et vulgarisation scientifique

En plus du contrat doctoral, un contrat de vacataire en tant qu'enseignante à l'université de Grenoble mais également à l'université Savoie Mont Blanc a également été réalisé sur mes deux premières années.

En L1 Chimie-Biochimie, j'ai dispensé 12 heures de TD sur la thématique de l'eau et de l'environnement, en créant un TD spécifique sur la pollution de l'eau au lindane.

En L2 Biologie, j'ai assuré 18h30 de TD d'écologie, avec la création d'un TD portant sur l'impact du DDT sur les populations d'oiseaux. J'ai également encadré 10h30 de TP en biologie végétale pour un groupe de L2.

En Licence professionnelle Qualité, Hygiène, Sécurité, Santé, Environnement (L3), j'ai assuré 2 heures de CM sur les polluants et leurs conséquences environnementales.

Enfin, en Master 1 Ingénierie de la Santé, j'ai dispensé 2 heures de CM sur le même thème, en lien avec les problématiques environnementales et sanitaires. Parallèlement, à l'Université Savoie Mont Blanc (USMB), j'ai assuré un enseignement en L3 SVT, comprenant 1h30 de CM et 1h30 de TD, pour lesquels j'ai conçu les supports pédagogiques en lien direct avec mon sujet de thèse.

En 2024, j'ai réalisé une conférence pour les *Lundi de la Galerie*, des conférences tout public données au Jardin alpin du col du Lautaret (https ://www.jardindulautaret.com/).

De plus, j'ai également participé à *Pint of Science* (https ://pintofscience.com/) en 2025, un évènement international qui a pour but de vulgariser des thématiques scientifiques pour le grand public.

Résumé général

Français

Les activités minières dans les Alpes ont joué un rôle économique et social très important pour les populations locales depuis l'Antiquité, voire même avant. Cependant, ces activités ont généré d'importantes quantités de déchets miniers encore présents aujourd'hui sur les zones d'extraction et de traitement. Certaines sont situées dans l'étage alpin de végétation, une zone particulièrement sensible aux modifications anthropiques. Ces déchets constituent une source persistante de contaminants tels que les éléments traces métalliques (ETMs) et les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAPs), connus pour leur forte toxicité. Pourtant, malgré la richesse et le fort taux d'endémisme de la flore alpine, l'impact de ces polluants sur celle-ci n'a jamais été étudié.

Ma thèse vise à combler cette lacune en évaluant les effets de ces contaminants sur une plante modèle, *Cardamine resedifolia* L., une Brassicaceae hypertolérante et hyperaccumulatrice. Cette espèce pousse naturellement dans les éboulis de haute altitude des Alpes mais elle est également souvent retrouvée sur les déchets d'anciennes mines.

Dans un premier temps, une méthodologie de mesure de traits facilement utilisable pouvant intégrer différents processus physiologiques et dont l'utilisation (transport, poids, temps d'utilisation) est adaptée aux conditions difficiles d'accès à ces anciennes mines d'altitude a été mise au point. Dans un second temps, différentes exploitations minières ont été étudiées dans les Alpes françaises. La caractérisation de l'exposome des communautés végétales présentes sur ces anciennes mines, et plus particulièrement de *C. resedifolia*, a révélé une contamination très localisée mais encore extrêmement forte et biodisponible notamment en ETMs, ceci allant jusqu'à plusieurs siècles après la fin de l'activité. Ces résultats permettent de mettre en évidence une pression environnementale toujours bien présente.

Face à ce constat, je me suis posée deux grandes questions : comment *C. resedifolia* tolère-t-elle cette pollution ? Et pourquoi *C. resedifolia* est-elle tolérante ; autrement dit, quels sont les mécanismes évolutifs mis en jeu dans cette tolérance ? L'exploration des mécanismes de tolérance à partir des données transcriptomiques, métabolomiques et des traits fonctionnels foliaires a révélé que les différentes populations recourent à des stratégies distinctes. Celles-ci impliquent l'expression différentielle de gènes variés, souvent localisés dans les mêmes voies métaboliques, et conduisent *in fine* à une tolérance aux polluants. Les principaux mécanismes mis en jeu dans cette tolérance ont un lien avec les mécanismes de gestion du stress oxydant, ainsi que la détoxication des ETMs et des HAPs via leurs stockage ou leurs fonctionnalisation. Par ailleurs, en combinant des données génomiques et expérimentales, j'ai pu montrer que si toutes les populations tolèrent la contamination grâce à la plasticité phénotypique, dans certaines d'entre elles, une adaptation locale très rapide avait eu lieu sur des échelles spatio-temporelles encore jamais décrites.

Mon travail intégrant ces différentes approches permet une étude allant de l'échelle cellulaire à celle des populations. Cette intégration permet ainsi de mettre en évidence à la fois des stratégies physiologiques de tolérance, mais également les dynamiques évolutives possibles de réponse à la polluante minière sur le long

terme d'une espèce alpine, *C. resedifolia*. Ma thèse permet de mettre en avant l'importance d'étudier les conséquences de l'exposition aux contaminants selon différentes échelles, particulièrement dans le contexte alpin, où les impacts des activités humaines sur la flore, et plus largement sur l'écosystème restent encore très peu connus.

English

Mining activities in the Alps have played a very important economic and social role for local populations since Antiquity, and possibly even earlier. However, these activities have generated large quantities of mining waste, still present today in extraction and processing areas. Some of these sites are located within the alpine vegetation belt, a zone particularly sensitive to anthropogenic changes. This waste represents a persistent source of contaminants such as trace metal elements (TMEs) and polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs), both known for their high toxicity. Yet, despite the richness and high endemism of alpine flora, the impact of these pollutants on it has never been studied.

My PhD thesis aims to fill this gap by assessing the effects of these contaminants on a model plant, Cardamine resedifolia L., a hyper-tolerant and hyperaccumulating Brassicaceae. This species naturally grows in high-altitude scree environments in the Alps, but it is also frequently found on waste from former mining sites.

First, a methodology for measuring traits was developed—easily applicable, capable of integrating various physiological processes, and suitable for the challenging conditions of accessing these high-altitude former mines in terms of transport, weight, and time required for use. Second, several former mining sites in the French Alps were studied. Characterization of the exposome of the plant communities found on these former mines, particularly that of C. resedifolia, revealed very localized but still extremely high and bioavailable contamination levels, especially in TMEs—even several centuries after mining activities ceased. These results highlight a persistent environmental pressure.

In light of this, I asked myself two key questions : How does C. resedifolia tolerate this pollution ? And why is C. resedifolia tolerant—in other words, what evolutionary mechanisms are involved in this tolerance ? Exploring tolerance mechanisms using transcriptomic, metabolomic, and foliar functional trait data revealed that different populations employ distinct strategies. These involve the differential expression of various genes, often within the same metabolic pathways, ultimately leading to pollutant tolerance. The main mechanisms involved are linked to oxidative stress management, as well as the detoxification of TMEs and PAHs through their storage or functionalization. Furthermore, by combining genomic and experimental data, I demonstrated that although all populations tolerate contamination through phenotypic plasticity, in some of them, very rapid local adaptation has occurred over spatial and temporal scales previously undescribed.

By integrating these different approaches, my work enables a study that spans from the cellular to the population scale. This integration allows us to highlight both physiological strategies of tolerance and potential evolutionary dynamics in response to long-term mining pollution in an alpine species, C. resedifolia. My thesis underscores the importance of studying the consequences of contaminant exposure at multiple scales, particularly in the alpine context, where the impacts of human activities on flora—and more broadly on the ecosystem—remain largely unknown.

Liste des abbréviations

ABA	Acide Abscissique
ABC	ATP-Binding Cassette transporter
ACP	Analyse en Composante Principale
AG	α-glucosidase
Ag	Argent
AL	Adaptation Locale
Al	Aluminium
Ant	Anthracene
APX	Ascorbate peroxidase
As	Arsenic
AtMT1c	*Arabidopsis thaliana* Metallothioneine 1c
Au	Or
AVA	Mine de l'Alpe Villar d'Arène
B	Bore
Ba	Baryum
BaA	Benzo(a)anthracene
BaP	Benzo(a)pyrene
BbF	Benzo(b)fluoranthene
BCF	Bioconcentration Factor
BG	β-1,4-glucosidase
BghiP	Benzo(g,h,i)perylene
BkF	Benzo(k)fluoranthene
BP	Biological Process
BR	Brassinostéroïdes
Br	Brome
BRGM	Bureau de Recherches Géologiques et Minières
Ca	Calcium
CaCA	Ca^{2+}/Cation Antiporter
CAT	Catalase
CAX	Cation/H^+ Exchanger
CB	β-D-cellobiosidase
CBNA	Conservatoire botanique national alpin
CC	Mine de Combe Charbonnière
Cd	Cadmium
CDF	Cation Diffusion Facilitator
CHAR	Mine du Chardonnet
Chl/Phenols	Rapport chlorophylles / phénols
Chla	Chlorophylle a
Chlb	Chlorophylle b
Chr	Chrysene
CKs	cytokinines
Co	Cobalt
COPT	Copper Transport Protein
Cr	Chrome
Cu	Cuivre
CYP450	Cytochrome P450
DBahA	Dibenz(a,h)anthracene
ddrad seq	Double digest restriction-site associated DNA
DPSM	Département Prévention et Sécurité Minière
DREAL	Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement
DW	Dry Weight
EEC	activité enzymatique extracellulaire liée aux substrats carbonés

EEN	activité enzymatique extracellulaire liée aux substrats azotés
EEP	activité enzymatique extracellulaire liée aux substrats phosphorés
ET	éthylène
ETMs	Éléments Traces Métalliques et Métalloïdes
Fe	Fer
Fla	Fluoranthene
Flu	Fluorene
FST	Fixation Index
FW	Fresh Weight
GA	Acide Gibbérélique
GEODERIS	Groupe d'Études et d'Observation sur les DEformations liées aux RISques miniers
GO	Gene Ontology
GR	Glutathione reductase
Growth stage	Stade de développement de la plante
GSTs	Glutathion S-transférases
GxE	Interaction Genotype x Environnement
H2O2	Peroxyde d'hydrogène
HAPs	Hydrocarbures Aromatiques Polycycliques
Heavy PAH	Somme des HAP lourds (Fla + Pyr + BaA + Chr + BbF + BkF + BaP + BghiP + DBahA + IP)
Hg	Mercure
HMA	Heavy Metal ATPase
HPLC	Chromatographie en phase liquide à haute performance
HSP	Heat shock protein
IAA	acide indole-3-acétique; auxine
IBR	Integrated Biomarker Response
ICP-AES	Inductively coupled plasma atomic emission spectroscopy
ICP-MS	Inductively coupled plasma mass spectrometry
IP	Indeno(1,2,3-cd)pyrene
IREG	Iron-regulated efflux transporter
IRT1	Iron-Regulated Transporter 1
JA	Acide Jasmonique
K	Potassium
KEGG	Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes
KW	Kruskall-Wallis
LAP	leucine aminopeptidase
LB	Mine du Lac Blanc
LD	Linkage Desequilibrum
LDMC	Leaf Dry Matter Content
Li	Lithium
Light PAH	Somme des HAP légers (Ace + Flu + Phe + Ant)
LQ	Limite de quantification
LRSV	Labortoire de Recherche en Sciences Végétales
M	Mine
MAC	Minor Allele Count
MAF	Minor Allele Frequency
MAPK	Mitogen-Activated Protein Kinase (kinase activée par des mitogènes)

MAPKK	MAPK Kinase
MAPKKK	MAPK Kinase Kinase
MATE	Multidrug And Toxic Compound Extrusion
MF	masse fraîche
Mg	Magnésium
MHX	Mg^{2+}/H^{+} Exchanger
Mn	Manganèse
Mo	Molybdène
MPI	Metal Pollution Index
MS	masse sèche
MT	Métallothioneines
MTP	Metal Tolerance Protein
N	Naphthalene
N	Azote
NA	Nicotianamine
Na	Sodium
NAG	β-1,4-N-acétylglucosaminidase
NBI	Nitrogen Balance Index
Ni	Nickel
NIP	Nodulin-26-like Intrinsic Protein
NRAMP	Natural resistance-associated macrophage
O	Oxygène
$O_2^{\bullet}$	Superoxide Anion
$OH^{\bullet}$	Hydroxyl Radical
OPT	Oligopeptide transporter
P	Phosphore
Pb	Plomb
Pb-Ag	Pomb-Argentifère
PCs	Phytochélatines
PDC	Mine du Plan Des Cavalles
Phe	Phenanthrene
PHOS	phosphomonoestérase
PI	Pollution Index
PLI	Pollution Load Index
PN	Peisey-Nancroix
PNM	Potential nitrogen mineralization
POD	Peroxidase
PSI	Photosystème I
PSII	Photosystème II
Pyr	Pyrene
QTL	Quantitative trait locus
ROS	espèces réactives de l'oxygène (Reactive Oxygen Species)
S	Sulphate transporter
SA	Acide Salycilique
SAR	Mine des Sarrasins
Sb	Antimoine
Se	Sélénium
SFS	Site-Frequency Spectrum
Si	Silicium
SLA	Specific Leaf Area
Sn	Étain
SNPs	single nucleotide polymorphism
SOD	Superoxide dismutase
Ta	Thallium

TEI	Total Enzyme activity Index
TF	Translocation Factor
TMM	Trace Metals and Metalloids
U	Uranium
UGA	Université Grenoble Alpes
UGTs	UDP-glucosyltransférases
V	Vanadium
Vi	Indice de photosynthèse : fluorescence relative au temps i
W	Wild
XYL	β-xylosidase
YSL	Yellow Stripe-Like transporter
ZIP	Zrt/Irt like protein
Zn	Zinc

Table des matières

Liste des abbréviations **1**

Introduction générale – Biodiversité, activités anthropiques et zone alpine : contexte scientifique **11**

1 Biodiversité et activité humaines : enjeux et contamination **13**

1.1 Biodiversité à l'ère de l'anthropocène 13

1.2 La biodiversité alpienne et alpine 15

2 Exploitation minière dans les Alpes : contexte géologique, historique, économique, social et politique **19**

2.1 Contexte géologique 19

2.2 Histoire minière des Alpes françaises 19

2.3 Techniques d'extraction et de traitement des minerais : contamination en zone alpine . . . 23

2.4 Contamination minière : caractéristiques et origines des ETMs et des HAPs 24

3 Écosystèmes métallifères et flore métallophyte **28**

3.1 Caractéristiques des substrats 28

3.1.1 Les sols de serpentines : homologues métallifères naturels des sols miniers 28

3.1.2 Sols métallifères anthropogènes : les sols miniers 29

3.2 Flore des sols métallifères anthropogènes et naturels 31

3.2.1 Espèces métallophytes 31

3.2.2 Hypertolérance et exclusion : mécanismes de tolérance de la flore métallophyte . . 32

4 Impacts phytotoxique des ETMs et des HAPS **35**

4.1 Mécanismes moléculaires et cellulaires de la phytotoxicité des HAPs et des ETMs 36

4.2 Mécanismes de détection et de transduction du signal 37

4.3 Réponses possibles liées au stress : exemple des réponses induites par les phytohormones . 39

5 Phytotolérance : quels sont les mécanismes physiologiques pour résister aux pressions polluantes ? **40**

5.1 Absorption et transport des polluants 40

5.1.1 ETMs 40

5.1.2 HAPs 42

5.2 Chélation, séquestration et détoxication dans les tissus 43

5.2.1 ETMs 43

5.2.2 HAPs 45

5.3 Défense contre le stress oxydant 46

6 Mécanismes évolutifs : adaptation locale et plasticité **51**

6.1 Théorie générale de l'adaptation locale et de la plasticité phénotypique 51

6.1.1 Plasticité phénotypique et adaptation locale : définitions 51

6.1.2 Moteurs et freins à l'adaptation locale : importance des forces évolutives et des échelles spatio-temporelles 53

6.1.3 Neutralité conditionnelle et pléiotropie antagoniste : deux modèles d'adaptation locale 55

6.1.4 Allèles à fort et à faible effet 56

6.2 Freins à la détection de l'adaptation locale 57

6.3 Cas concrets : adaptation en milieux métallifères naturels et anthropogènes 59

6.3.1 Sols de serpentines 59

6.3.2 Sols miniers 60

6.3.3 Milieux métallifères en zone alpine 61

7 Problématique **62**

Chapitre I – Écophysiologie de plantes sensibles exposées aux déchets miniers, mise au point d'une méthodologie adaptée aux conditions de terrain sur le site de Peisey-Nancroix **65**

1 Avant-propos **67**

2 Introduction **67**

2.1 Présentation de la mine de Peisey-Nancroix 67

2.2 Objectifs et méthodologie 68

3 Article **72**

4 Conclusions générales et perspectives **88**

Chapitre II – *Cardamine resedifolia* : réponses physiologiques et évolutives à la contamination minière à l'étage alpin **91**

1 Introduction **92**

1.1 Présentation des sites miniers 92

1.1.1 Les extractions de cuivre dans les Alpes 92

1.1.2 Les extractions de plomb-argentifère dans les Alpes 96

1.1.3 Le charbon : extraction d'anthracite et de graphite 99

1.2 Communautés végétales sur les haldes 103

1.2.1 Diversité végétale de couvert des déchets miniers alpins 103

1.2.2 Espèce modèle : *Cardamine resedifolia*, entre hypertolérance et hyperaccumulation 104

1.3 Objectifs d'étude de la tolérance de *C. resedifolia* aux contaminations minières en milieu alpin . . . 107

2 Caractérisation de la contamination 109

2.1 Matériels et méthodes . . . 109

2.1.1 Prélèvements des échantillons . . . 109

2.1.2 Caractérisation physico-chimique des sols et des plantes . . . 110

2.1.3 Évaluation du transfert de la contamination . . . 111

2.1.4 Tests statistiques . . . 111

2.2 Résultats . . . 112

2.2.1 Différences physico-chimiques entre sols . . . 112

2.2.2 Transfert de la contamination du sol vers les parties racinaires, aériennes et des graines de *C. resedifolia* . . . 114

2.3 Discussion . . . 117

2.3.1 Zones localisées de forte contamination minière dans les sols alpins . . . 117

2.3.2 Biodisponibilité des contaminants et contamination de *C. resedifolia* . . . 118

2.3.3 Conclusion et perspectives . . . 119

3 Ecophysiologie d'une plante alpine exposée à des pollutions minières : Comment *Cardamine resedifolia* tolère la pression polluante ? 122

3.1 Avant propos . . . 122

3.2 Introduction . . . 122

3.3 Matériels et méthodes . . . 124

3.3.1 Mesures des traits phénotypiques . . . 124

3.3.2 Analyse du métabolome de *Caradamine resedifolia* . . . 126

3.3.3 Analyse du transcriptome de *C. resedifolia* . . . 127

3.3.4 Analyses statistiques . . . 129

3.4 Résultats . . . 129

3.4.1 Forte différenciation des transcriptomes et des métabolomes entre les populations W et M . . . 129

3.4.2 Diversité des réponses -omiques entre les six sites miniers . . . 132

3.4.3 Mécanismes de la tolérance des populations minières de *Cardamine resedifolia* . . . 133

3.5 Discussion . . . 156

3.5.1 Populations cuprifères . . . 156

3.5.2 Populations minières de plomb-argentifère . . . 156

3.5.3 Populations des mines de charbon . . . 157

3.5.4 Les réponses de *Cardamine resedifolia* : un large éventail de réponses possibles . . . 157

3.6 Conclusion et perspectives . . . 158

4 Histoire démographique et mécanismes évolutifs : de la plasticité à l'adaptation locale 161

4.1 Avant-propos . . . 161
4.2 Article . . . 163
4.2.1 Summary . . . 164
4.2.2 Key words . . . 164
4.2.3 Introduction . . . 165
4.2.4 Materials and methods . . . 167
4.2.5 Results . . . 173
4.2.6 Discussion . . . 178
4.2.7 Acknowledgements . . . 183
4.2.8 Competing interests . . . 183
4.2.9 Author contribution . . . 183
4.2.10 Data availability . . . 184
4.3 Etudes supplémentaires à cet article . . . 185
4.3.1 Origine démographique : effet fondateur et flux de gène ? . . . 185
4.3.2 Traits fonctionnels des génotypes en conditions croisées . . . 186
4.3.3 Gènes sous sélection et réponses transcriptomiques : intégration des résultats . . . 186
4.4 Conclusion et perspectives . . . 187

Chapitre III – Discussion générale 190

1 Résultats de la thèse 191

1.1 Réponses de *Cardamine resedifolia* à la pollution sur d'anciens sols de mines : quatre trajectoires possibles . . . 194
1.1.1 Faibles réponses phénotypiques, aucune adaptation locale mais forte différenciation génétique : cas du site CC . . . 194
1.1.2 Faibles réponses transcriptomiques et métabolomiques mais fortes réponses fonctionnelles et adaptation locale : cas des sites AVA et PDC . . . 195
1.1.3 Fortes réponses transcriptomiques et métabolomiques mais aucun signal d'adaptation locale : cas du site SAR . . . 198
1.1.4 Fortes réponses phénotypiques et adaptation locale modérée : cas des sites LB et CHAR . . . 199
1.2 Les bases moléculaires et fonctionnelles de la tolérance . . . 200
1.2.1 Redondance génétique : quand différents gènes induisent la même voie métabolique 200
1.2.2 La plasticité comme réponse à un stress . . . 200
1.2.3 Quand la plasticité ne suffit plus : l'adaptation, un processus possible grâce à la diversité génétique déjà présente . . . 201
1.2.4 Limitations du flux de gènes . . . 203

1.2.5 Du micro jusqu'au macro : relier -omique et phénotype 203

2 Limites et perspectives de recherches de ma thèse 204

2.1 Caractérisation de la contamination en HAPs et en ETMs dans l'écosystème alpin 204

2.1.1 ETMs et HAPs en zone alpine : pertinence de l'étude de ces polluants 204

2.1.2 Caractérisation de la contamination dans les sols et les tissus végétaux 205

2.2 Expérimentation et analyses des données -omiques 206

2.2.1 La transplantation réciproque, limites de l'expérimentation 206

2.2.2 Traitement et analyse des données -omiques 207

2.3 *Cardamine resedifolia* comme modèle d'étude 209

2.3.1 Difficultés rencontrées avec la biologie de cette espèce 209

2.3.2 Tolérance de *Cardamine resedifolia* et tissus étudiés 210

2.3.3 Interactions biotiques dans la rhizosphère : rôles potentiels des organismes du sol . 211

2.3.4 Ce modèle d'étude est-il généralisable aux autres espèces alpines ? 212

3 Perspectives personnelles de recherche : liens entre tolérance aux ETMs dans la flore alpine et préadaptation ? 213

Supplementary data A : Chapitre I, Ecophysiologie de plantes sensibles exposées aux déchets miniers 253

Supplementary data B : Chapitre II, Introduction 271

Supplementary data C : Chapitre II, Caractérisation de la contamination 277

Supplementary data D : Chapitre II, Ecophysiologie d'une plante alpine hypertolérante exposée à des pollutions minières : Comment Cardamine resedifolia tolère la pression polluante ? 298

Supplementary data E : Chapitre II, Histoire démographique et mécanismes évolutifs : de la plasticité à l'adaptation locale 379

Introduction générale

Biodiversité, activités anthropiques et zone alpine : contexte scientifique



Mine du Plan des Cavalles, Alpe d'Huez. Photographie : DEVILLE CAVELLIN Marion

1 Biodiversité et activité humaines : enjeux et contamination

1.1 Biodiversité à l'ère de l'anthropocène

L'Histoire de la biodiversité sur Terre a été rythmée par de nombreuses crises, parmi lesquelles on distingue cinq extinctions de masse : l'extinction à la fin de l'Ordovicien-Silurien, celle du Dévonien, la crise du Permien-Trias, celle du Trias-Jurassique, ainsi que la crise du Crétacé-Paléogène. Toutes ces crises de la biodiversité sont le résultat de combinaisons lentes et complexes de changements environnementaux. Désormais, nous pouvons ajouter une autre crise à cette liste : l'extinction de l'Holocène dont le responsable est une seule espèce : *Homo sapiens* (Barnosky et al., 2011; Pievani, 2014). À l'ère du Capitalocène (Moore, 2014) marquée par les activités humaines, plus de 47 000 espèces sont inscrites sur la liste rouge de l'IUCN (IUCN). Parmi ces espèces, 41% des amphibiens, 12% des oiseaux et 27% des mammifères sont menacés d'extinction au niveau mondial, tandis qu'en France métropolitaine, ce sont 14% des mammifères, 24% des reptiles, 23% des amphibiens et 32% des oiseaux nicheurs qui sont menacés de disparition du territoire, ainsi que 60% des taxons végétaux présents dans les Alpes. À titre d'exemple, près d'une espèce sur trois est menacée en Auvergne-Rhône-Alpes (source : CBNA & IUCN). Cinq grands *drivers* de cette perte de biodiversité ont été identifiés par ordre d'importance : (i) le changement d'utilisation des terres, (ii) la surexploitation des ressources, (iii) la pollution, (iv) le changement climatique, ainsi que (v) les espèces invasives.

Le changement de l'utilisation des terres comprend la conversion de terres, telles que les forêts, les zones humides et d'autres habitats naturels, à des fins agricoles, urbaines ou parfois touristiques (Haines-Young, 2009). Par exemple, au niveau des Alpes européennes auxquelles ce travail de thèse s'est intéressé, les changements d'utilisation des terres peuvent correspondre à l'abandon progressif des pâturages (Chemini and Rizzoli, 2003), ou encore à l'artificialisation des sols ou l'occupation d'espaces naturels pour les convertir en terres agricoles (Figure 1.1).

La surexploitation des ressources naturelles (exploitation du bois, pêche, chasse, etc.) augmenterait de 1 000 à 10 000 fois la vitesse d'extinction attendue (Rosser and Mainka, 2002). Un exemple de surexploitation des ressources dans les Alpes est le surpâturage de prairies ou pelouses d'altitude, qui modifie drastiquement les communautés végétales *in situ* (Wu et al., 2024)(Figure 1.1).

Le changement climatique est le *driver* de perte de biodiversité le plus marquant de par sa prise de conscience globale depuis les années 1980, période durant laquelle les émissions de gaz à effet de serre ont doublé, entraînant une hausse des températures moyennes (Bajoria et al., 2024). Le changement climatique affecte déjà les espèces et les écosystèmes du monde entier, en particulier les écosystèmes les plus vulnérables tels que les récifs coralliens, les zones alpines et les écosystèmes polaires. Dans les Alpes, ce facteur entraîne une fonte accélérée des glaciers ainsi qu'un recul des limites de végétation, provoquant une montée en altitude des espèces pour suivre leurs limites thermiques (Wang et al., 2021). Les anomalies de température associées pourraient atteindre jusqu'à 7°C en altitude selon des modèles climatiques d'ici 2100 (Žebre et al., 2021), ce qui pourrait entraîner des modifications importantes des

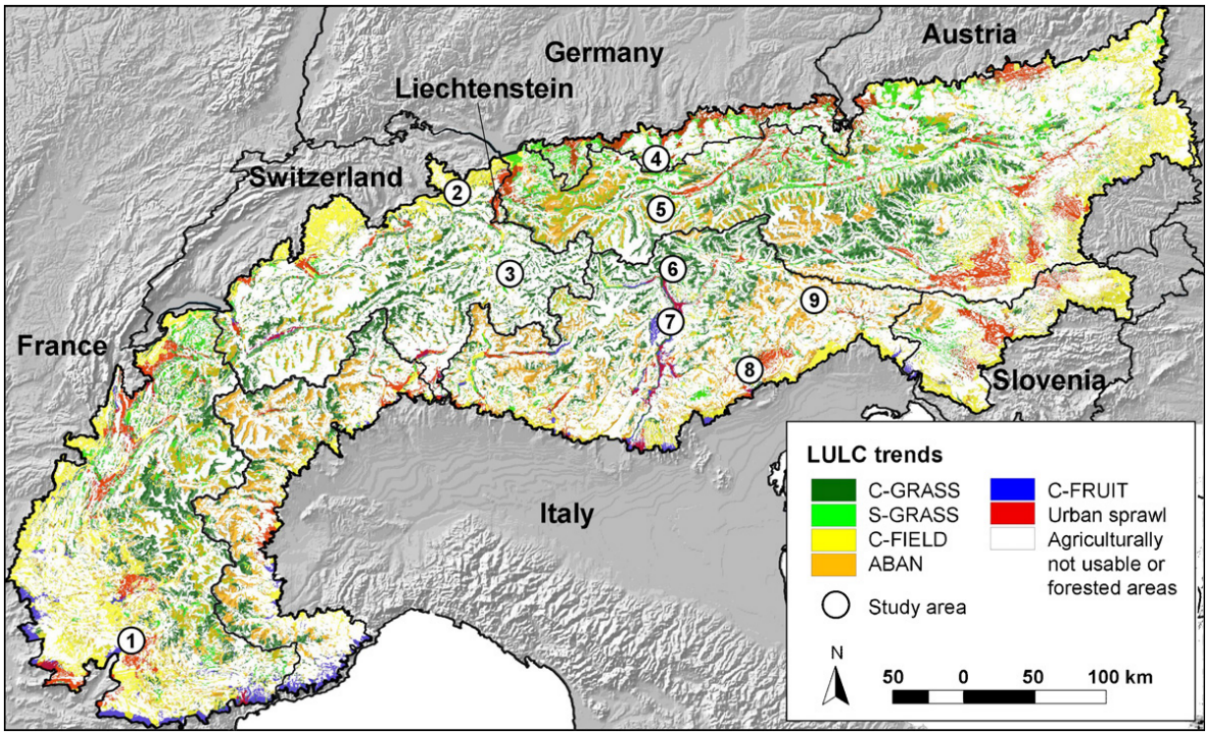


Figure 1.1 – Répartition spatiale des occupations du sol dans les Alpes européennes. C-GRASS : agriculture continue en prairie, S-GRASS : spécialisation dans l'agriculture en prairie, C-FIELD : champs cultivés de manière continue, ABAN, C-FRUIT : spécialisation dans la vigne et les fruits. Les zones urbaines sont représentées en rouge. Cette carte permet de mettre en évidence la large portion des terres impactées par les activités humaines dans les Alpes européennes, bien que les zones impactés par le tourisme ne sont pas représentée ce qui pourrait largement augmenter la surface impactées par les activités anthropiques. D'après (Zimmermann et al., 2010)

communautés végétales. Ce *driver* est devenu si médiatisé qu'il a incité la communauté internationale à adopter des mécanismes de régulation, comme l'Accord de Paris visant à limiter l'augmentation des températures mondiales en dessous de 2°C afin d'atténuer ses impacts sur la biodiversité. Plus localement, une *Convention alpine* internationale signée par tous les pays de la chaîne alpine a été mise en place depuis 1991 afin de surveiller, protéger, préserver et adapter les territoires et leur gestion face aux changements climatiques (alpine).

Pour ce qui est des espèces invasives (animaux, plantes, champignons ou micro-organismes qui ont pénétré et se sont établis dans l'environnement en dehors de leur habitat naturel), leurs conséquences sur les écosystèmes locaux sont diverses, mais un déclin voire une extinction rapide des espèces natives a été documenté (Gallardo et al., 2024). Leurs aires de répartition ont tendance à augmenter à la suite du changement climatique, induisant une pression supplémentaire pour les plantes de montagne, notamment sur leurs limites de distribution basses (Geppert et al., 2023).

Le troisième *driver* de perte de biodiversité non abordé jusque-là est la pollution (Jaureguiberry et al., 2022). La pollution est définie comme la destruction ou la dégradation d'un écosystème ou de la biosphère par l'introduction, généralement d'origine anthropique, d'entités physiques, chimiques ou biologiques, ou de radiations altérant le fonctionnement de cet écosystème. La prise de conscience des répercussions de la pollution environnementale a débuté à la suite de la Seconde Guerre mondiale, période pendant

laquelle l'utilisation de composés chimiques de synthèse a été accélérée à des fins militaires. Dans les années 1960, un livre emblématique intitulé *Le printemps silencieux* (Rachel Carson) a intensifié la prise de conscience publique des effets de la pollution sur la biodiversité, contribuant à la structuration du mouvement écologiste dans le monde occidental. La pollution, au sens large, est présente partout sur la surface du globe, avec plus d'une vingtaine de catégories de polluants ayant tous des mobilités différentes, des caractéristiques allant de lipophiles à hydrophobes, ainsi que des temps de demi-vie allant de quelques jours à plusieurs années. Cette contamination est présente au niveau des Alpes à la suite de dépôts directs, atmosphériques, ou par des mécanismes de transfert à longue distance tels que la volatilisation et la re-condensation favorisées par les conditions de haute altitude. Nous pouvons ainsi citer la contamination aux métaux lourds (Figure 1.2, Legrand et al. (2022); Tóth et al. (2016)), ou aux PCBs (Polychlorobiphényle) due aux activités industrielles (Camarero et al., 2009; Tremolada et al., 2015), aux microplastiques dus au tourisme (Parolini et al., 2021), ou encore aux pesticides dus aux activités agricoles (Brühl et al., 2024). Les Alpes, en tant que réservoir de biodiversité, sont particulièrement sensibles à ce type de pollution, ce qui pourrait représenter un risque écologique non négligeable.

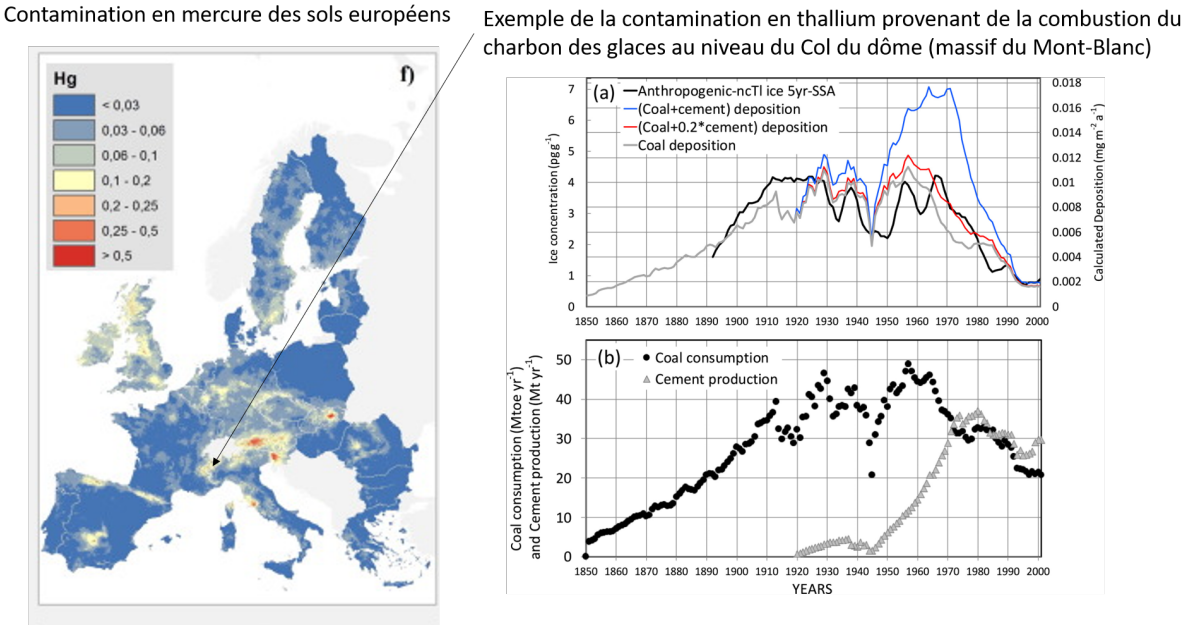


Figure 1.2 – Exemple de la contamination des sols européens en mercure ou en thallium via des dépôts atmosphériques de charbon. Ces graphiques permettent d'illustrer une contamination en métaux lourds très présente dans les sols, avec une forte concentration au niveau des Alpes, mais également dans la neige présente en altitude (ici : col du Dôme dans le massif du Mont-Blanc. Gauche : Tóth et al. (2016), Droite : Legrand et al. (2022)).

1.2 La biodiversité alpienne et alpine

Les Alpes abritent une biodiversité particulièrement vulnérable dans le contexte de la sixième extinction de masse (Dagnino et al., 2020). Pour cette raison, environ 30% de leur surface est aujourd'hui classée en zone protégée afin de préserver les écosystèmes présents, riches en espèces menacées telles que le lynx, le gypaète barbu ou encore l'androsace des Alpes (Figure 1.3). Toutes ces espèces sont dites «

alpiennes » du fait de leur présence dans les Alpes. Cependant, certaines d'entre elles sont également qualifiées d'« alpines » en raison de leur présence en altitude, plus précisément dans la zone alpine.

La plupart des espèces protégées et vulnérables se trouvent dans cet étage alpin de la végétation des Alpes, où mon travail de thèse s'est majoritairement déroulé. L'étage alpin correspond à la zone de végétation située au-dessus de la limite naturelle des arbres, dominée par ce qui est décrit comme des pelouses alpines. Dans la suite du manuscrit, nous utiliserons le terme « étage alpin » pour désigner cette zone (Körner, 1995, 2003a, 2021). En Europe, cet étage de végétation s'étend généralement entre 1 800 et 3 000 mètres d'altitude. Les zones alpines couvrent environ 25-30% de la surface des Alpes européennes. Au niveau mondial, cet étagement de la végétation représente près de 3% de la surface terrestre (Körner, 2003a).

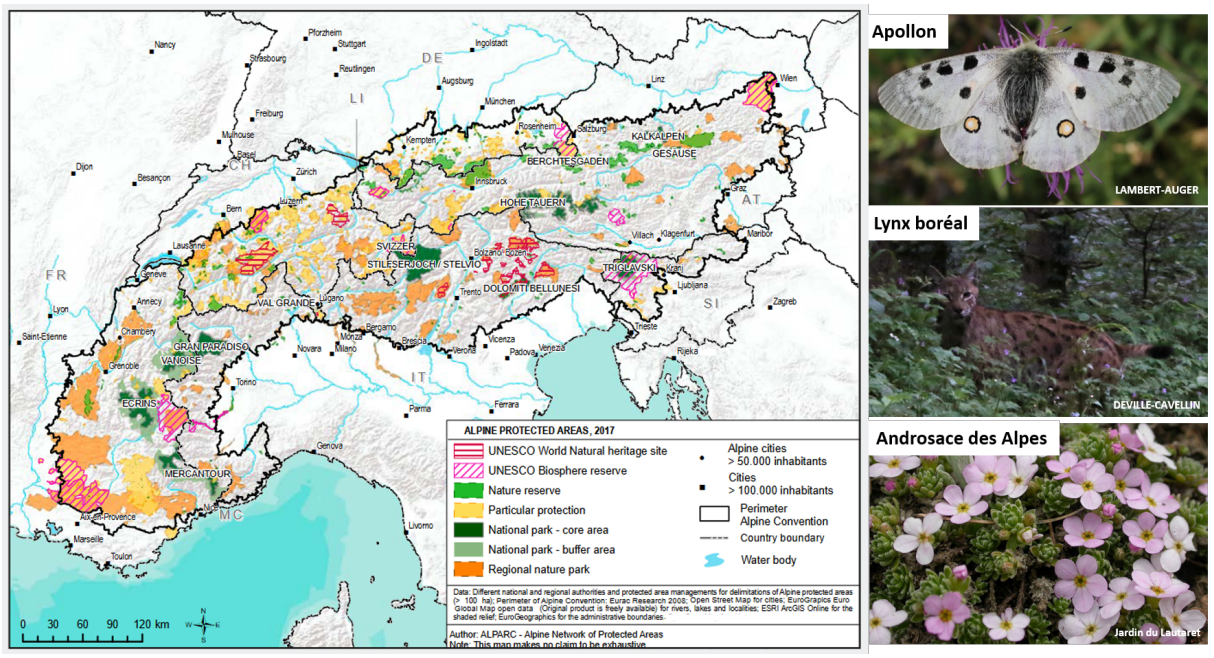


Figure 1.3 – Zones et espèces emblématiques protégées dans les Alpes européennes. Plus de 1 000 aires protégées sont présentes, couvrant environ 28% de la surface alpine, afin de protéger la biodiversité locale, à l'image de *Parnassius apollo* (Apollon), *Lynx lynx* (Lynx boréal)[0], et *Androsace alpina* (l'androsace des Alpes). Source : Convention Alpine

La zone de végétation alpine est un environnement particulièrement fragmenté avec des conditions abiotiques qui varient rapidement sur de très petites échelles spatiales, créant de fortes différenciations de micro-habitats. Un exemple frappant de cette variabilité est la différence de végétation entre les combes à neige et les crêtes alpines, où les conditions environnementales, en particulier la durée d'enneigement, sont très différentes, ce qui donne lieu à des communautés végétales distinctes (Choler, 2015, 2005). Les facteurs abiotiques tels que la température, la topographie (qui influence la durée d'enneigement, les perturbations ou les réseaux hydriques), les UV, la disponibilité en nutriments ou la diversité des

0. Pour l'anecdote : Cette photographie a été prise en Chartreuse par mes soins en mai 2025 (rencontre complètement fortuite, mais mon appareil photo était allumé et réglé !). L'individu a pu être identifié grâce aux caractéristiques de ses taches en ocelles sur le flanc gauche par Jérôme Bailly du parc naturel régional de Chartreuse. Il s'agirait d'un mâle né en 2022 dans l'Ain et serait le premier lynx dont le déplacement Bauges-Chartreuse aurait été identifié. De plus, c'est exactement le même lynx que celui qui a été observé par un *trailer* à la Bastille en janvier 2025.

substrats du fait de la grande richesse géologique, conduisent à une très forte géodiversité, très marquée dans les Alpes. Ces différents paramètres abiotiques jouent un rôle majeur dans la distribution et la diversité des espèces présentes (Billings, 1974; Chen et al., 2014; Sala et al., 2000; Donnini et al., 2020; Boucher et al., 2024; Smyčka et al., 2022; Alvarez et al., 2009). Un pan entier de la littérature met ainsi en avant le rôle du substrat sur la diversité en montagne, ou encore sur l'origine de l'endémisme en zone alpine (Rajakaruna, 2018; Rahbek et al., 2019a; Anacker and Strauss, 2014). De plus, l'histoire des Alpes, liée à l'orogenèse ou aux cycles des périodes glaciaires et interglaciaires, a également favorisé l'apparition de cette biodiversité (Schönswetter et al., 2005).

Toutes ces caractéristiques réunies ont en partie induit une forte biodiversité au niveau des zones alpines, dont l'origine a été, est encore, et continuera à être fortement étudiée (Rahbek et al., 2019a,b).

À titre d'exemple, la flore alpine française compte plus de 5 000 taxons, soit environ 80% de la flore vasculaire métropolitaine (Source CBNA, Körner (1995); Noroozi et al. (2018); Kadereit (2017)). Au niveau européen, cette flore correspond à 2/3 de la flore présente (Aeschimann et al., 2011), avec 11% d'espèces endémiques, notamment dans les éboulis alpins (Aeschimann et al., 2011).

Cette forte biodiversité est actuellement exposée à diverses pollutions d'origine anthropique (Rizzi et al., 2022; Pastorino et al., 2024a, 2023; Brühl et al., 2024; Pastorino et al., 2024b; Machate et al., 2023), à l'image des polluants issus des activités minières (dont nous parlerons plus en détail dans la section suivante). Diverses études ont pu démontrer une contamination effective de ces polluants chez des espèces alpines allant des lichens (Loppi, 2014), à des rongeurs alpins tels que la marmotte (Janiga et al., 2019), ou des oiseaux (Janiga and Haas, 2019; Sabadková et al., 2024) (notamment chez l'accenteur alpin – *Prunella collaris* – ou l'aigle royal – *Aquila chrysaetos* –), suggérant des impacts potentiels encore présents tout au long de la chaîne trophique malgré l'arrêt complet des activités depuis des décennies, voire des siècles.



1950, Huez, mineurs de la mine de l'Herpie. Archive du musée Dauphinois. https ://freneydoisans.com/freneytique/lherpie-la-plus-haute-mine-de-france/

2 Exploitation minière dans les Alpes : contexte géologique, historique, économique, social et politique

2.1 Contexte géologique

La richesse géologique des Alpes constitue l'un des éléments clés expliquant leur diversité végétale, mais elle joue également un rôle fondamental dans l'origine de l'exploitation des ressources naturelles. On recense près de 1 500 exploitations minières dans le massif alpin (Durand, 2014), un chiffre qui témoigne de l'abondance et de la variété des ressources minérales présentes.

Les Alpes constituent une chaîne de montagnes de plus de 1 000 kilomètres, s'étendant à travers l'Europe centrale. Elles traversent huit pays : l'Italie, la France, Monaco, la Suisse, l'Autriche, le Liechtenstein, l'Allemagne et la Slovénie. Elles débutent au nord-ouest en Italie, au niveau du col d'Altare qui les sépare des Apennins, et s'achèvent au nord-est, dans le bassin de Vienne en Autriche, qui marque la transition avec les Carpates.

Les Alpes font partie des chaînes dites péri-téthysiennes qui ont été formées lors de l'orogenèse alpine par collision entre les plaques africaine et eurasienne il y a environ 30 millions d'années. Ce processus de convergence a entraîné le soulèvement de roches sédimentaires, métamorphiques et magmatiques, profondément transformées par la pression et la chaleur, entraînant l'apparition d'une mosaïque géologique importante, et donc une forte géodiversité. La fermeture complète de l'océan alpin, survenue il y a environ 30 millions d'années, a accentué ce phénomène. Elle a conduit à l'exhumation et à l'affleurement de nombreux minerais via des roches métamorphiques particulièrement riches en minerais métallifères (plomb, argent, cuivre, fer), ainsi qu'en combustibles fossiles comme le graphite et l'anthracite (Rossi and Gasquet, 2014; Durand, 2014). Bien qu'ils soient tous deux issus de la transformation du carbone organique, ils diffèrent par leur degré de métamorphisme : le graphite est une forme plus cristalline et plus pure que l'anthracite, qui reste un charbon à haut pouvoir calorifique mais moins transformé (Achten and Hofmann, 2009).

2.2 Histoire minière des Alpes françaises

Une mine, telle que définie par le Code minier, est une exploitation d'extraction de combustibles fossiles (comme l'anthracite ou le graphite), de sels de sodium, de métaux, ou encore d'éléments radioactifs. *A contrario*, une carrière est une exploitation de matériaux destinés à la construction, tels que les sables, les granites ou les ardoises (article L111-1 du Code minier). Dans ce travail, je ne parlerai que de mines, et non de carrières.

La résurgence des différents filons métalliques à la suite de l'orogenèse est à l'origine des nombreuses exploitations minières présentes dans les Alpes (Figure 2.1). La découverte de ces filons a souvent été fortuite jusqu'au Moyen Âge. Ce n'est qu'à partir du XIXe siècle que des prospections se mettent en place. L'abondance des ressources géologiques dans les Alpes a façonné non seulement les paysages mais aussi l'économie et l'histoire humaine de la région : les activités minières y ont longtemps constitué la

seconde ressource économique après l'agropastoralisme, en particulier pour l'extraction de Fe, Cu, Pb, Ag et Au (Rossi and Gasquet, 2014).

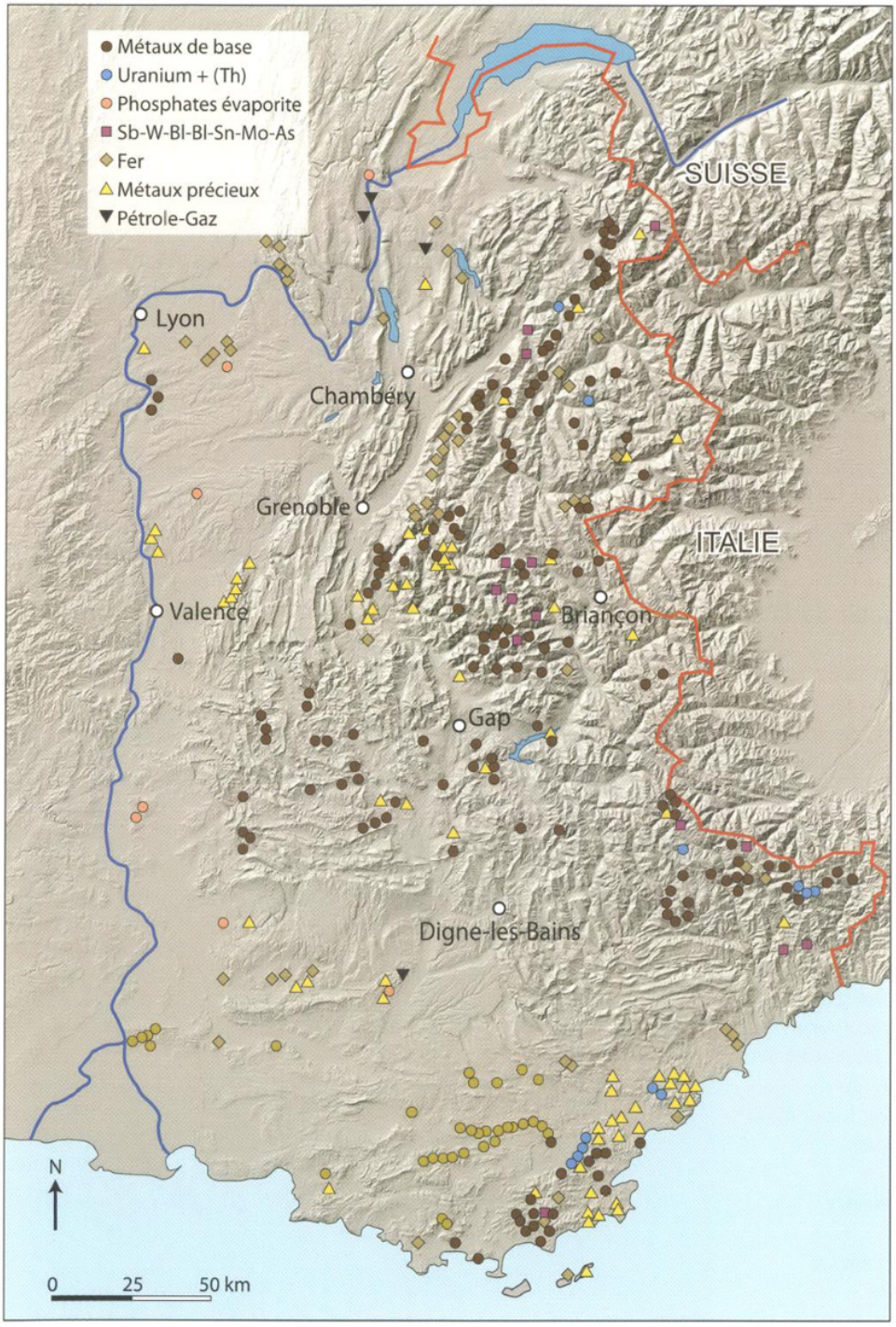


Figure 2.1 – Localisation des principaux gisements métallifères dans les Alpes françaises. Carte tirée de Rossi and Gasquet (2014)

Dès la protohistoire (période entre la Préhistoire et l'Histoire), les populations européennes exploitaient les gisements cuprifères (de cuivre) pour la fabrication d'outils. Le cuivre devient alors un matériau central, comme peuvent en témoigner les nombreux sites d'exploitations. À titre d'exemple, dans le sec-

teur situé entre le col de Couard et le lac du Milieu près de l'Alpe d'Huez, plus de cinquante exploitations de chalcopyrite (sulfure de cuivre) ont été recensées sur 6 km d'étendue (Bailly-Maitre, 2007). Pendant l'Antiquité, l'exploitation de différents minerais s'intensifie, portée par la demande croissante des sociétés romaines pour l'extraction du Cu, du Fe, du Pb mais aussi du Li, et de Sn. Ces métaux alimentent les économies locales et impériales, le Cu et le Sn servant à la fabrication du bronze pour armes et parures, et le Pb jouant un rôle central dans la fabrication des monnaies romaines.

Le Moyen-Âge marque un tournant : la croissance démographique et économique entraîne une augmentation des besoins en métaux. C'est à cette époque que se développe l'histoire des exploitations de plomb-argentifère (Pb-Ag ; également connu sous le nom de galène) de Brandes, un village minier emblématique des Alpes situé sur la commune d'Huez en activité du XIIème au XIVème siècle (Bailly-Maître and Bruno-Dupraz, 1994). Dans un contexte politique favorable à la prospection, l'activité pastorale est parfois délaissée au profit des exploitations minières. Les mines présentes sur ce site deviennent un monopole économique local pour le Dauphin du Roi de France, soulignant l'importance stratégique des métaux dans les pouvoirs régionaux. Cependant, entre le XVème et le XVIIème siècle, les Alpes connaissent une période de déprise minière. Les gisements s'épuisent, certaines mines deviennent moins rentables. C'est aussi le début d'une transition vers les activités liées au charbon.

Le XVIIIe siècle marque un renouveau pour l'industrie minière, cette fois davantage orientée vers les minerais non ferreux à l'image du charbon : un exemple marquant est le grand nombre de mines d'anthracite présentes (plus d'une quarantaine) dans le Briançonnais qui recouvraient plus de 100km2 (Provence-Alpes-Côte, 2010).

Mais à la fin du XIXème siècle, l'exploitation décline à nouveau, en raison de l'épuisement des gisements et de leur faible rentabilité. Quelques tentatives d'ouverture de mine ont eu lieu jusqu'à la fin du XXème, sans grandes réussites (Figure 2.2). De nombreuses mines sont alors laissées à l'abandon, formant un héritage industriel qui doit être pris en compte : depuis cette déprise, la gestion de l'"après-mine" est devenue un enjeu majeur. Les risques d'effondrement, d'affaissements ou de glissements de terrain liés à d'anciennes exploitations minières ont mobilisé l'attention de l'État, qui a joué un rôle de pilotage stratégique à partir des années 2000. Depuis 2009, les DREALs coordonnent la gestion régionale des risques miniers et décident des interventions. Elles s'appuient sur GEODERIS pour évaluer les risques et le BRGM, opérateur officiel de l'après-mine depuis le décret n°2006-4022 du 4 avril 2006. Le DPSM, créé en 2007, réalise les actions concrètes de sécurisation, de surveillance et de réhabilitation des accès aux galeries des anciens sites. De plus, certaines mines se sont également vues transformées en musées archéologiques afin de sensibiliser le public aux activités minières qui ont pu forger l'histoire économique et sociale de certains lieux.

Cependant, les déchets miniers quant à eux n'ont fait l'objet d'aucune mesure compensatoire, de réhabilitation, de dépollution ou de sécurisation, laissant les polluants à l'air libre subir les aléas climatiques.



La Savoie, Katanga français ?

Les Savoyards du Beaufortain repoussaient du pied des pierres contenant jusqu'à 25 % de cuivre

LE morceau de minerai tomba sur la table qu'il ébranla ; la pierre semblait constellée de paillettes dorées... Il y eut un bref silence que M. Caponi — un spécialiste du cuivre qui séjourna vingt ans au Katanga, la province du Congo qui produit le plus de cuivre du monde — rompit :

« Ce n'est pas de l'or, monsieur, mais du cuivre ; des pierres comme celles-ci, j'en ai trouvées le long de la chaussée à Arêches par exemple. Leur teneur varie de 2 à 25 %, ce qui est remarquable. »

Je n'en croyais pas mes oreilles. Je regardais M. Le moine, le promoteur de ces recherches, M. Dabrowski, un ancien des mines de France d'outre-mer, chargé de cours à la faculté de Grenoble, qui acquiescèrent en souriant.

d'usine en France

Au fil de la conversation, qui se déroula en présence de M. Pierre Dumas, secrétaire d'Etat auprès du premier ministre, maire de Chambéry, conseiller général de Beaufort, canton où furent trouvés les gisements de cuivre, j'ai appris que les anciens avaient déjà exploité des mines de cuivre dans le Beaufortain. Déjà les Romains se servirent de ce cuivre dont l'exploitation fut abandonnée, peut-être en raison des difficultés pour atteindre les couches minéralisées qui se situent au-dessus de 2.000 mètres. Peut-être aussi en raison d'un manque de rentabilité. En effet, il n'existe pas en France d'usine spécialisée dans l'extraction du cuivre à partir du minerai. Le plus proche complexe industriel permettant cette opération est situé en Belgique. Il appartient à l'Union katangaise.

De nombreuses années, les Savoyards du Beaufortain ont donc vécu à côté d'une richesse immense et inexploitée.

Ils avaient pris une telle habitude de voir des cailloux pailletés de métal doré, qu'ils ne les regardaient même plus., m'a dit M. Lemoine, un Parisien passionné de recherches qui vint en Savoie en 1957, pour découvrir de l'uranium, puis qui se lança dans celle du cuivre en raison de l'abondance de ce métal dans les roches du Beaufortain où il put déterminer la présence de plusieurs alignements minéralisés qui s'étendent depuis le Massif du Mont Blanc jusqu'à la chaîne de Belledonne.

Pour l'instant, le stage des recherches n'a pas été dépassé, mais au cours d'une réunion tenue lundi à la préfecture de la Savoie et à laquelle assistaient outre MM. Dumas, Lemoine, Dabrowski et Caponni, MM. Gilly, préfet de la Savoie ; Michaud, ingénieur général des Ponts et Chaussées ; Villiot, ingénieur des Mines ; Gazzaza, directeur du M.R.L. Le principe de l'exploitation du minerai recueilli au cours des fouilles a été approuvé. Pour cela, une usine sera créée dans le Beaufortain, dès cette année, le minerai sera lavé, concassé et dirigé vers la Belgique.

M. Caponni précisa :

La teneur moyenne minimum est de 2 %, or on exploite au Chili, à plus de 4.000 mètres d'altitude, des minerais à 1 %, aux Etats-Unis, on descend à 0,75 %.

Prévisions 1964 : 30 tonnes de cuivre

Pour M. Lemoine, l'affaire dépasse le cadre régional pour atteindre le plan national :

Songez que la France utilise 250.000 tonnes de cuivre chaque année, qu'elle doit importer, si nous pouvions produire ce métal sur notre territoire, nous économiserions des devises précieuses à l'Etat.

Il est certain que la création d'un complexe destiné à extraire et à traiter le cuivre, peut être envisagé, mais à longue échéance. C'est ce que dit M. Pierre Dumas.

Le minerai extrait à Arêches et à Hauteluce, pourra être exploité dès cette année. Il permettra d'extraire 20 à 30 tonnes de métal. L'usine de concassage ne polluera pas l'eau et ne produira pas de gaz, aucune intervention chimique ou thermique étant nécessaire à ce travail. D'autre part, le tourisme ne sera pas entravé par cette activité. Lorsque j'ai appris l'importance de cette découverte j'ai cru que c'était trop beau pour être vrai, mais je me suis rendu à l'évidence. De plus, les services des mines qui sont toujours très prudents sont optimistes. K

La Savoie, Katanga français ? Peut-être, mais dans plusieurs années, tous les espoirs semblent permis, d'autant qu'une première approximation laisse penser que 2.000.000 de tonnes de minerai pourront être extraits des gisements déjà recensés. Actuellement aucune mine de cuivre n'est en exploitation en France.

G.-J. BALLEFIN.

Le Progrès

Mercredi 19 février 1964

LA SAVOIE KATANGA FRANÇAIS ?

Dans le Beaufortin, près d'Arèches, en Savoie, des chercheurs ont trouvé des gisements de cuivre. Ceux-ci pourraient permettre d'extraire dans les années à venir, deux millions de tonnes de minerai, d'une teneur minimale de 2 % et maximale de 25 %. Une usine de concassage va être créée. La France ne possédant pas d'usine de transformation du minerai, ce dernier sera dirigé vers la Belgique.

Des alignements minéralisés contenant du cuivre ont été repérés tout au long de la chaîne des Belledonnes.

Figure 2.2 – Article de 1965 sur l'ouverture d'une potentiel mine de cuivre dans le Beaufortain (Arêches). Bien que des prévisions annonçaient jusqu'à 2 millions de tonnes de tonnes de cuivre - un chiffre très sensationnaliste - la mine ne vit jamais le jours. Cet article de presse locale permet d'illustrer la forte déprise minière dans les Alpes malgré un fort engouement présent.

2.3 Techniques d'extraction et de traitement des minerais : contamination en zone alpine

Les méthodes utilisées pour les extractions minières et leur traitement ont induit des contaminations diverses. Afin de mieux comprendre la contamination, il est nécessaire d'expliquer les détails des méthodes d'extraction.

Les premières méthodes d'extraction étaient relativement simples et localisées sur des filons affleurants, directement accessibles à la surface : ces méthodes d'extraction étaient manuelles à l'aide de marteau et de burin par exemple (Figure 2.3a). Avec le progrès des techniques hydrauliques et mécaniques, notamment l'usage de pompes, il est devenu possible d'exploiter des filons situés sous la nappe phréatique grâce au creusement de galeries. À partir du XVII^{ème}e siècle, l'utilisation d'explosifs, a considérablement accru la capacité d'abattage en profondeur. Une fois le filon atteint, les techniques d'extraction incluaient l'abattage par percussion ou l'abattage par le feu, notamment utilisé pour les roches les plus dures (Figure 2.3b)(Ancel and Py, 2008). L'utilisation de cette dernière technique est observable lors des prospections : cette technique par le feu induit une forme caractéristique en dôme dans la roche. L'abattage par le feu nécessitait de fortes quantités de combustibles, chauffés à proximité de la paroi rocheuse afin de la rendre friable, mais rendant les conditions d'extraction relativement difficiles en raison des fumées induites dans de petits espaces.

Ces opérations d'extraction produisaient une grande quantité de *stériles*, c'est-à-dire des roches sans valeur économique, qui étaient triées puis rejetées en surface. Ces déchets sont encore visibles aujourd'hui sous forme d'amas de roche concassées nommés "haldes".

Le traitement du minerai s'effectuait souvent a proximité du site d'extraction. Il passait par plusieurs étapes : concassage et broyage, pour fragmenter la roche ; lavage, basé sur la différence de densité entre le minerai et sa gangue ; techniques de séparation plus avancées, selon la nature du minerai. Une fois séparé de sa gangue, le minerai était ensuite soumis à un traitement métallurgique, souvent par la chauffe, ce qui générait des fumées nocives. Toutes ces étapes induisaient diverses contaminations qui seront détaillées dans la section suivante.

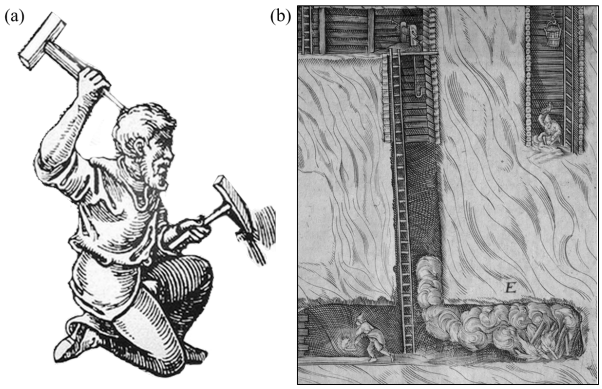


Figure 2.3 – Illustration d'époque des techniques d'abattage par percussion grâce à un marteau et un burin (a) et par le feu (b). Sources : https ://letempsdeschevaliers.fr/histoire-et-contextes/les-mines-dargent/ & Lohneysen.

2.4 Contamination minière : caractéristiques et origines des ETMs et des HAPs

Les résidus miniers disposés en haldes ainsi que les rejets atmosphériques des fumées liées aux techniques d'extraction et/ou de traitement des minerais ont contribué à disséminer des contaminants dans l'atmosphère, les sols, et les eaux de surface, que ça soit localement ou sur de grandes distances (Figure 2.4).

Les ETMs correspondent aux différents métaux lourds que l'on connaît tels que le Pb, Cr, Hg, Cd, Zn, Ni, ou Cu, ainsi que les métalloïdes tels que l'Sb, ou l'As. En fonction de leur concentration dans les sols, il n'est pas rare de les voir être séparés en deux catégories : éléments majeurs, avec de fortes concentrations dans les sols, et éléments mineurs, étant l'inverse. La présence de ces éléments dans les sols peut être naturelle, cependant, les concentrations en ETMs sont largement influencées par des apports anthropiques, notamment à travers les activités industrielles telles que les exploitations minières. Ces derniers sont d'ailleurs considérés comme la principale source d'ETMs dans l'environnement (Lee et al., 2001; Adriano, 2001). Ces derniers peuvent être présents dans les différents compartiments environnementaux : les sols, l'eau, l'air, mais aussi le vivant. Dans les sols, les ETMs peuvent être dans des formes biodisponibles ou non en fonction de leurs propres caractéristiques mais également des caractéristiques environnementales. Dans l'atmosphère, les ETMs peuvent être sous deux formes distinctes : soit sous forme gazeuse, soit sous forme solide déposée sur des poussières en suspension., ce qui peut les déplacer sur de longues distances. Ils peuvent également être présents dans l'eau en fonction de leur solubilité, ou au contraire être fortement hydrophobes ce qui augmente les risque de contamination du vivant. Un rapport de l'United Nations Environment Program (UNEP) publié en 2013 témoigne d'autant plus du caractère urgent de comprendre les impacts des pollutions d'origine métallique sur les écosystèmes et la biodiversité : d'ici 2050 les besoins mondiaux en métaux pourraient être de 5 à 10 fois supérieurs à la quantité actuellement utilisée dans le monde ce qui accroîtrait la libération de ces contaminants dans l'environnement (Programme and Panel, 2013).

Les HAPs sont quant à eux constitués de cycles aromatiques benzéniques dont le nombre caractérise leur classe : légers, jusqu'à trois cycles, ou lourds, supérieurs à trois cycles (Figure 2.5). Ces molécules sont généralement très hydrophobes ce qui favorise l'adsorption sur des matières organiques mais également la bioconcentration dans les organismes. Ils sont également très volatils, ce qui diminue le risque de contamination de l'hydrosphère mais augmente le risque de contamination de l'atmosphère. L'origine des HAPs est également diverse avec des origines naturelles ou anthropiques. Dans notre contexte, ces deux sources sont à considérer :

— premièrement, la présence de HAPs peut être naturelle sur nos sites de par l'origine diagénétique des filons de charbon. Cette origine concerne les transformations chimiques qui se produisent lors de la formation des roches sédimentaires dans des conditions modérées de température et de pression, sans que la matière organique se soit détruite totalement.

— La seconde origine concerne la combustion incomplète de matière organique à laquelle *Homo sapiens*

a participé activement au travers des techniques d'abattage par le feu sur les sites miniers, ce qui constitue une origine pyrolitique (Sahoo et al., 2020; Yao et al., 2024).

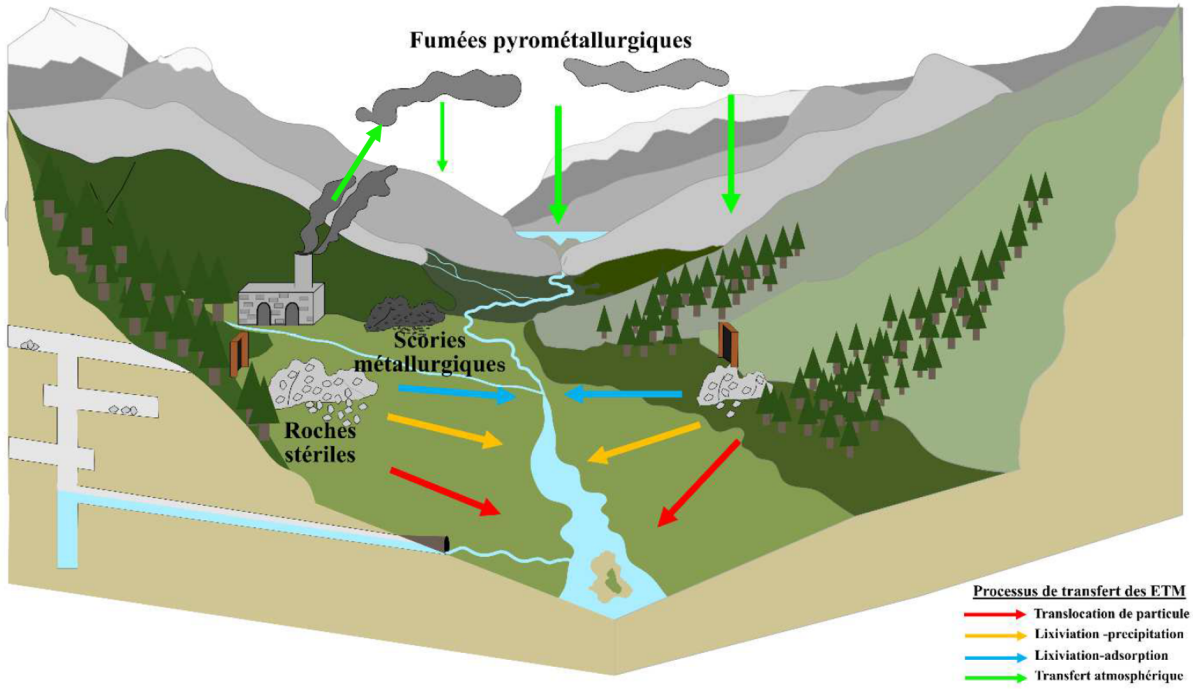


Figure 2.4 – Schéma d'un site minier et métallurgique mettant en évidence les sources, les puits et les principaux modes de transferts des ETMs, mais aussi des HAPs dans les différents compartiments environnementaux. Le transfert par voie atmosphérique peut transporter les contaminants sur de grandes distances, et ainsi les redéposées dans une zones éloignées de l'émission (à l'image de la zone alpine dans ce schéma). Le transfert hydrique est également à considérer pour les déplacements longues distances. Tous ces transferts dépendent des caractéristiques des contaminants étudié : volatilité, hydrophobicité, mais également temps de demie-vie et conditions abiotiques (température, humidité etc). Tiré de Guillevic (2023)

De manière surprenante, le charbon non brûlé a très rarement été considéré comme une source d'HAPs dans les sols ; cependant il peut également contenir des concentrations de HAPs exceptionnelles (Achten and Hofmann, 2009). Le charbon est exploité à l'échelle mondiale et est la seconde ressource énergétique après le pétrole, ce qui en fait une source de contamination omniprésente dans l'environnement et soulève des questions d'enjeux actuels en matière de pollution des sols et des écosystèmes.

Les ETMs et les HAPs sont très souvent retrouvés en mélange lors d'activités d'extraction et de traitement de minerais, ce qui induit une modification des activités enzymatiques du sol et indirectement des cycles biogéochimiques (Abdu et al., 2017; Saleh and Aglan, 2018), et conduit à une diminution de la diversité végétale via une certaine phytotoxicité (Antonovics et al., 1971; Aponte et al., 2020; Hesterberg, 1998; MacNair, 1983; Panwar and Mathur, 2023).

Les transferts de ces contaminants dans l'environnement sont aujourd'hui encore très actifs. Des études récentes ont mis en évidence la persistance de ces polluants, leur lessivage via les eaux de ruissellement et leur infiltration dans les sols (Guillevic et al., 2023a,b; Elbaz-Poulichet et al., 2020; Longman et al., 2018; Guillevic et al., 2023b).

Les exploitations minières ont entraîné une contamination locale susceptible d'entrer dans la chaîne

alimentaire. Bien que ce transfert semble avéré (Janiga and Haas, 2019; Janiga et al., 2019; Sabadková et al., 2024), peu d'études se sont penchées sur le premier maillon de cette chaîne, à savoir la végétation des écosystèmes métallifères en contexte alpin. Cependant, une littérature sur la flore métallophyte dans des contextes non-alpins est abondante. La section suivante abordera donc ces caractéristiques.

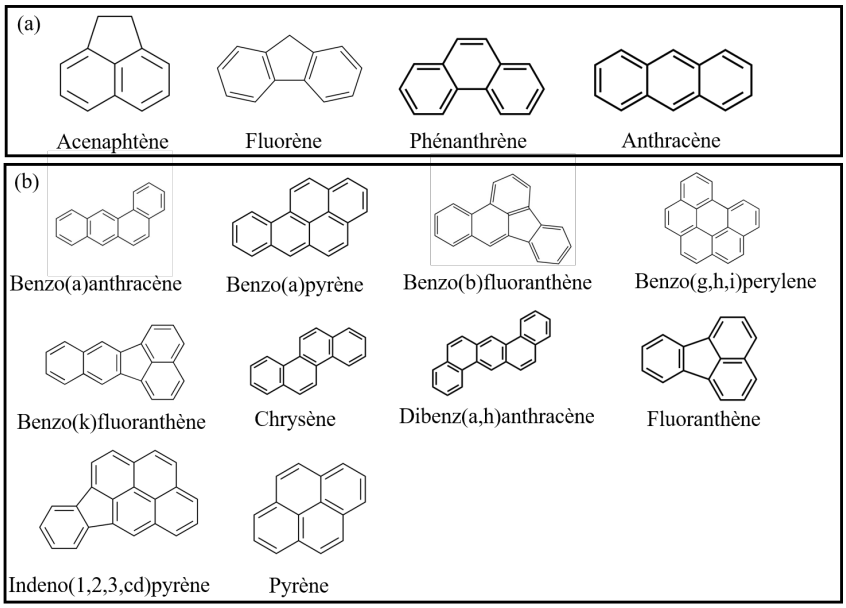


Figure 2.5 – Exemple de (a) HAPs légers ; acenaphthene (Ace), fluorene (Flu), phenanthrene (Phe), Anthracene (Ant), et (b) lourds ; benzo(a)anthracene (BaA), benzo(a)pyrene (BaP), benzo(b)fluoranthene (BbF), benzo(g,h,i)perylene (BghiP), benzo(k)fluoranthene (BkF), chrysene (Chr), dibenz(a,h)anthracene (DBahA), fluoranthene (Fla), indeno(1,2,3-cd)pyrene (IP), pyrene (Pyr). Ces 14 HAPs seront les principaux HAPs étudié lors de ma thèse.



Mine du Lac Blanc, Alpe d'Huez. Photographie : DEVILLE CAVELLIN Marion

3 Écosystèmes métallifères et flore métallophyte

3.1 Caractéristiques des substrats

Les activités minières ont entraîné une modification profonde de l'environnement, notamment du sol, ce qui induit d'importantes altérations dans l'écosystème global. La question de la définition du "sol" est un pan entier de la littérature avec plus de 81 définitions (Hartemink, 2016) ; nous avons choisi la définition proposée par Harold van Es (van Es, 2017) :

Le sol sera défini comme une ou plusieurs couches de matériaux minéraux et/ou organiques généralement meubles, situées près de la surface terrestre. Ces matériaux sont continuellement modifiés par des processus physiques, chimiques et biologiques. Le sol joue un rôle essentiel en retenant des liquides (notamment l'eau), des gaz (comme l'oxygène ou le dioxyde de carbone), ainsi qu'une grande diversité d'organismes vivants. Il constitue enfin un support fondamental pour la croissance et le développement des plantes.

Dans le cadre de ce travail les éboulis alpins tout comme les sols modifiés par les activités humaines seront donc considérés comme des sols. Dans les parties suivantes, nous aborderons les sols de serpentine - des milieux naturellement riches en divers métaux - issus de processus géologiques naturels et présenterons ensuite les caractéristiques physico-chimiques des sols issus d'activités minières.

3.1.1 Les sols de serpentines : homologues métallifères naturels des sols miniers

Les sols de serpentines ont fait l'objet de nombreuses études en écologie et en biologie évolutive en raison de leurs caractéristiques physico-chimiques extrêmes et de leur répartition particulière (Harrison and Rajakaruna, 2011). D'origine naturelle, ces sols proviennent de roches métamorphiques riches en magnésium, issues de la péridotite ou de la serpentinite, formées principalement aux frontières des plaques tectoniques il y a plusieurs millions d'années. Pour avoir un ordre d'idée, les sols de serpentines californiens ont plus de 160-175Ma (Harrison and Rajakaruna, 2011). Ils affleurent à la surface à la suite de processus d'obduction, c'est-à-dire lorsque des fragments de lithosphère océanique sont poussés sur les continents lors de collisions tectoniques, ce qui représente aujourd'hui moins de 1% de la surface des sols terrestres (Carballal, 2021; Harrison and Rajakaruna, 2011). Au niveau de la chaîne des Alpes, ces sols sont relativement anecdotiques avec quelques occurrences comme à Zermatt (Suisse), Grivola Urtier (Italie), au Monviso (Italie), ou encore au Mont Avic (Italie) ce qui représente moins de 2.69% de la surface des alpes (Donnini et al., 2020).

Ces sols se caractérisent par une forte teneur en ETMs tels que le Zn, Cd, Co, Mn, Ni, Cr, et, dans une moindre mesure, le Fe. Ils sont en outre riches en Mg et Si, mais pauvres en Al, Ca, Na et K, ce qui engendre un déséquilibre prononcé du ratio Ca/Mg (Ahatović Hajro et al., 2024; Anacker, 2014; Ghasemi et al., 2015; Pavlova, 2013). Cette composition se traduit par une carence en macronutriments essentiels à la croissance des plantes et une faible capacité de rétention en eau. De plus, leur nature souvent rocheuse et peu profonde les rendent particulièrement vulnérables à l'érosion. Enfin, ces sols sont

souvent fragmentés en unités discontinues, ce qui engendre un isolement spatial et écologique. Ainsi, pour la biodiversité locale, ces zones métallifères favorisent l'établissement d'une flore végétale spécialisée à de telles contraintes présentant un taux important d'endémisme (Ahatović Hajro et al., 2024; Anacker, 2014; Pavlova, 2013) (Figure 3.1).

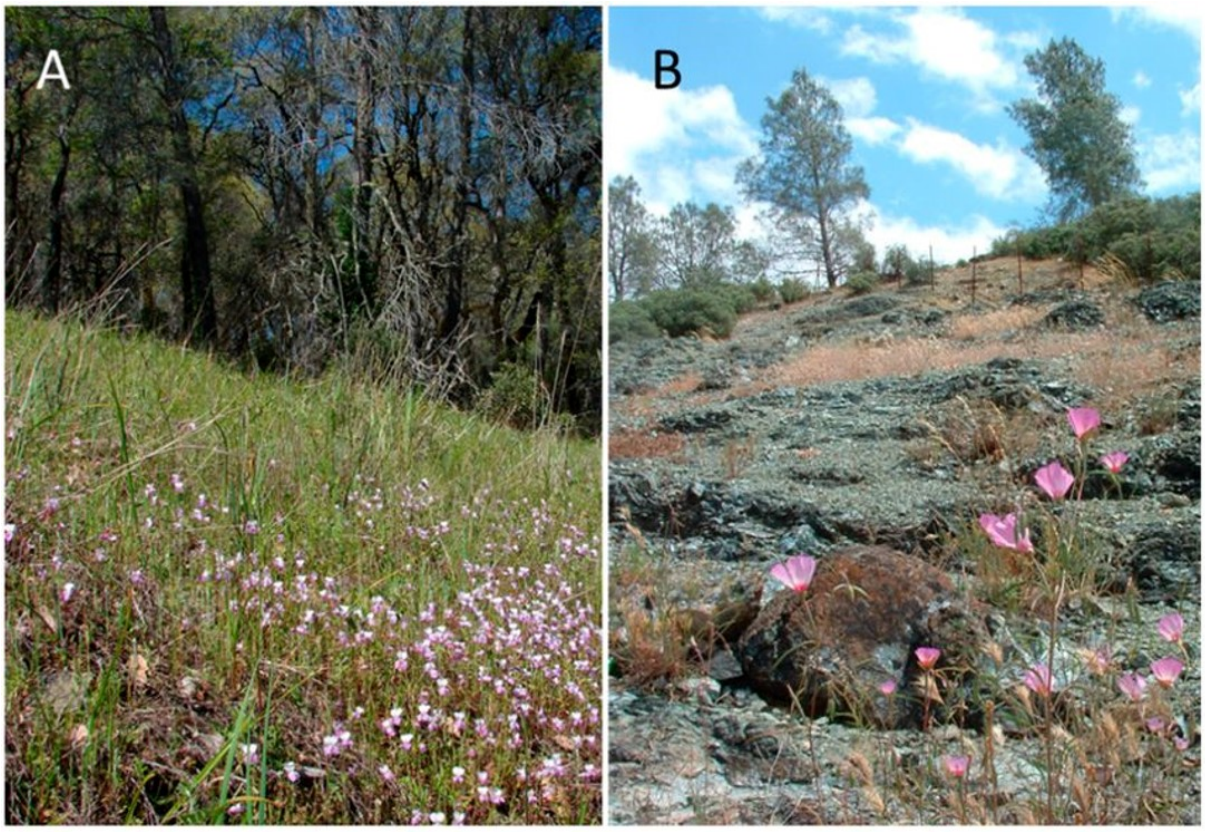


Figure 3.1 – Exemple d'écosystème "classique" (A) et comparaison avec un écosystème serpentinique présent en Californie (B). Les sols de serpentine se caractérisent par une faible couverture végétale fortement endémiques liés à leurs caractéristiques physico-chimiques défavorables. Figure tiré de Armbruster (2014)

3.1.2 Sols métallifères anthropogènes : les sols miniers

À l'inverse, les sols miniers sont d'origine anthropique et bien plus récents : à titre anecdotique, la mine la plus ancienne jamais recensée remonte au maximum à 43 000 ans (Nex and Kinnaird, 2019), mais la majorité des sites miniers, notamment dans les Alpes, n'ont que quelques siècles d'existence.

Ces sols, qui ont subi des exploitations minières, ont été fortement modifiés, que ce soit physiquement ou chimiquement. Sur le plan physique, les perturbations des régimes hydriques sont fréquentes (Ahirwal and Maiti, 2016). Les résidus miniers laissent souvent des dépôts à grains fins (inférieurs à 2 mm), facilitant la compaction, ce qui limite l'aération et le drainage du sol (Feng et al., 2019). Il en résulte une faible rétention en eau, une instabilité structurelle, une altération du pH, ainsi que des modifications de l'albédo du sol. Dans les anciens sites d'extraction de charbon, on observe une compaction accrue des sols, une acidité et une toxicité marquées pour les végétaux ou les micro-organismes du sol, par exemple, ainsi qu'une capacité réduite d'absorption de l'eau. À cela s'ajoutent une disponibilité limitée des nutriments

et un déséquilibre des processus microbiologiques (Feng et al., 2019).

Pour les sites métallifères, les activités minières tendent généralement à alcaliniser les sols (Li et al., 2018), bien que des phénomènes d'acidification locale puissent également être observés (Miu et al., 2022). Par ailleurs, ces activités provoquent une dégradation de la couche superficielle des sols et un apport massif en minéraux, ce qui entraîne une diminution de la teneur en matière organique (Miu et al., 2022), ainsi qu'une réduction de la capacité de rétention en eau, notamment par une augmentation du ruissellement (Miu et al., 2022).

Sur le plan chimique, les sols miniers sont souvent appauvris en nutriments essentiels (Tordoff et al., 2000), mais enrichis en ETMs potentiellement toxiques. La dynamique du transfert de ces métaux entre les phases dissoutes et particulaires dépend fortement du pH et du potentiel d'oxydo-réduction du système (Marcovecchio et al., 2007). En effet, la solubilisation accrue des ETMs dans les sols à pH faible entraîne une augmentation de leur biodisponibilité pour les plantes (on parle alors de phytodisponibilité), ce qui peut avoir des effets toxiques importants sur la végétation (Kim et al., 2015a; Zhang et al., 2017b). Ces ETMs sont très fortement persistants dans l'environnement, avec des cas de pollution datant de l'âge du Bronze encore présents sur certains sites (Longman et al., 2018; Elbaz-Poulichet et al., 2020). Pour ce qui est de la contamination en HAPs, leur persistance sur le long terme dépend de la teneur en matière organique dans les sols : plus la quantité de matière organique est élevée et plus les HAPs vont s'adsorber dessus, limitant leur biodisponibilité (Ukalska-Jaruga and Smreczak, 2020; Zhang et al., 2017b).

Ainsi, nous pouvons dire que ces écosystèmes métallifères de serpentines et anthropogènes d'origine minière sont relativement semblables de par leur contamination en éléments chimiques et leur isolement/fragmentation géographique. Toutefois, la formation des sols miniers dans les Alpes est caractérisée par un établissement récent dans les temps géologiques (pour les plus anciens, quelques milliers d'années) et rapide (d'un demi-siècle à quelques siècles), avec une surface très restreinte de quelques mètres carrés, comparée aux surfaces des zones serpentiniques pouvant occuper plusieurs centaines de kilomètres carrés.

Les activités minières ont donc exposé brusquement et brutalement le vivant à des contaminants chimiques nouveaux dans une zone déjà extrême de par les caractéristiques abiotiques. On peut alors se demander quels sont les impacts de ces derniers sur des écosystèmes miniers en conditions alpines ? L'introduction de ETMs dans cet environnement peut poser problème, dans la mesure où les contraintes climatiques caractéristiques de ces zones favorisent l'altération des matériaux contenant des polluants, augmentant ainsi la biodisponibilité des ETMs (Egli et al., 2010). Ce phénomène est d'autant plus préoccupant que les ETMs – ainsi que les HAPs – d'origine anthropique se présentent souvent sous des formes physico-chimiques plus mobiles et plus toxiques que leurs homologues naturels (Achten and Hofmann, 2009; Li et al., 2024; Vareda et al., 2019). Dans ce contexte, la question de l'existence, mais également des impacts d'une telle contamination en milieu alpin, reste largement inexplorée. Néanmoins, quelques travaux se sont penchés sur les écosystèmes des sols de serpentines, et notamment les substrats de serpentines alpins qui hébergent des espèces végétales spécialisées, comme *Minuartia laricifolia* subsp. *ophiolitica* (Moore et al., 2013) ou *Androsace vesulensis* (Boucher et al., 2021). Cela démontre qu'une

végétation adaptée, y compris à l'étage alpin, peut non seulement survivre mais également se maintenir durablement dans des environnements métallifères. Ce type de végétation spécialisée est qualifié de flore métallophyte.

3.2 Flore des sols métallifères anthropogènes et naturels

3.2.1 Espèces métallophytes

La végétation spécialisée de ces sites métallifères en Europe a été décrite comme étant en déclin (**?**). Pour cette raison, mais également en raison de leur diversité génétique, de leurs adaptations et de leur potentiel évolutif, cette végétation est protégée par la Directive Habitats Européenne 92/43/CEE, Annexe I, habitat type 6130, avec pour nom "Calaminarian grassland of the *Violetalia calaminaria*" . Ces habitats sont relativement rares en Europe et se concentrent dans les Alpes, mais aussi dans quelques grandes plaines industrielles liées aux activités anthropiques (**?**).

Les assemblages phytosociologiques d'espèces métallophytes sont regroupés sous la classe *Thlaspietea rotundifolii*, qui constitue une syntaxonomie unifiée décrivant les communautés végétales métallifères en Europe, incluant notamment l'association *Thlaspietum rotundifolii*, ou encore *Thlaspion rotundifolii* qui est le groupe le plus présent dans les alpes, et ainsi la zone alpine (Punz and Mucina (1997), FloraVeg.eu). Les précédentes unités telles que *Violetalia calaminariae* sont désormais considérées comme incluses dans cette classification (Punz and Mucina, 1997).

Généralement, ces communautés sont composées d'un mélange d'espèces conservatrices (à acquisition lente des ressources, à feuilles persistantes de longue durée) et d'espèces acquisitives (à acquisition rapide des ressources et à croissance rapide, à feuilles de courte durée). De plus, ces sites sont composés de communautés à faible diversité et à faible couverture, constituant des écosystèmes généralement pauvres en biomasse (Hernández and Pastor, 2008; Musah, 2025).

Les espèces présentes sur ces sites sont caractérisées comme métallophytes. Cependant, dans ce terme, différentes sous-catégories sont présentes (Baker et al., 2010; Harrison and Rajakaruna, 2011). Certaines espèces se développant uniquement sur ces sols métallicoles sont dites métallophytes obligatoires. D'autres sont décrites comme facultatives en raison de leur présence sur des sols non métallicoles, mais possèdent tout de même certaines adaptations liées à la tolérance aux ETMs, tandis que les pseudo-métallophytes sont tolérantes mais leur présence dans ces zones reste relativement fortuite. Des exemples d'espèces végétales métallophytes sont décrits dans le Tableau 1.

Cependant, la présence de ces communautés est fortement lié à la capacité des plantes à tolérer les ETMs présents dans les sols. La section suivante a alors pour but de décrire les différents mécanismes, et les stratégies adaptatives qui permettent à ces espèces de tolérer la pression métallique.

Table 1 – Exemple d'espèces métallophytes obligatoires ou facultatives, et pseudométallophytes. Tiré de Baker et al. (2010)

	Espèce	**Famille**
Métallophyte obligatoire	*Alyssum pintodasilvae*	Brassicaceae
	Viola guestphalica	Violaceae
	Viola lutea subsp. *Calaminaria*	Violaceae
Métallophyte facultative	*Armeria maritima*	Plumbaginaceae
	Minuartia verna	Caryophyllaceae
	Silene vulgaris	Caryophyllaceae
	Thlaspi caerulescens	Brassicaceae
Pseudo-métallophyte	*Achillea millefolium*	Asteraceae
	Campanula rotundifolia	Campanulaceae
	Plantago lanceolata	Plantaginaceae
	Polygala vulgaris	Polygalaceae
	Agrostis capillaris	Poaceae
	Thymus pulegioides	Lamiaceae

3.2.2 Hypertolérance et exclusion : mécanismes de tolérance de la flore métallophyte

En présence de métaux dans les sols, les plantes métallophytes peuvent adopter trois stratégies. Certaines plantes sont considérées comme indicatrices (*metal indicator*) de l'exposition aux métaux lorsque celles-ci les accumulent dans leurs tissus aériens à des niveaux similaires à ceux de l'exposition, généralement par une relation linéaire. Elles peuvent adopter deux stratégies opposées : soit elles limitent l'absorption des métaux toxiques et leur translocation vers les parties aériennes – plantes dites *metal excluders* –, soit elles les accumulent dans leurs tissus aériens à des concentrations exceptionnellement élevées afin de stocker et d'immobiliser la contamination pour éviter les impacts phytotoxiques -plantes dites *metal hyperaccumulator*- Manara et al. (2020) (Figure 3.2 & Tableau2).

L'hyperaccumulation de divers ETMs est observable chez différentes familles végétales dont une partie est détaillée dans le Tableau 2. Dans ce manuscrit, la famille de plantes qui nous intéresse en particulier est la famille des Brassicaceae dont environ 90 espèces appartenant à 11 genres différents seraient hyperaccumulatrices (Krämer, 2010). Parmi ces espèces hyperaccumulatrices et hypertolérantes présentes en milieu alpin nous pouvons identifier *Cardamine resedifolia* L., qui sera l'espèce modèle phare de la thèse et dont le chapitre 2 est consacré.

Cette terminologie d'hyperaccumulateurs ou d'*excluders* est cependant peu utilisée pour classer les plantes accumulant les polluants organiques, dont font partie les HAPs. Les principes de classification restent similaires puisque les ratios entre concentration interne (tissus végétaux) et concentration externe (eau, sol) d'un polluant peuvent être calculés. Pour les polluants organiques, on parlera de capacité de phytoextraction (=bioconcentration) ou d'*uptake*. Certaines espèces sont très efficaces dans le transfert des HAPs vers les parties aériennes de la plante, notamment les plantes de la famille des Cucurbitaceae (Fujita et al., 2020), ou encore certaines espèces de luzerne à l'image de *Medicago sativa* (Gitipour et al., 2018) (Tableau 2).

Ces différentes espèces peuvent donc tolérer la pression polluante. Les mécanismes physiologiques fins permettant l'hyperaccumulation, l'exclusion et, plus largement, la tolérance seront décrits dans la partie suivante.

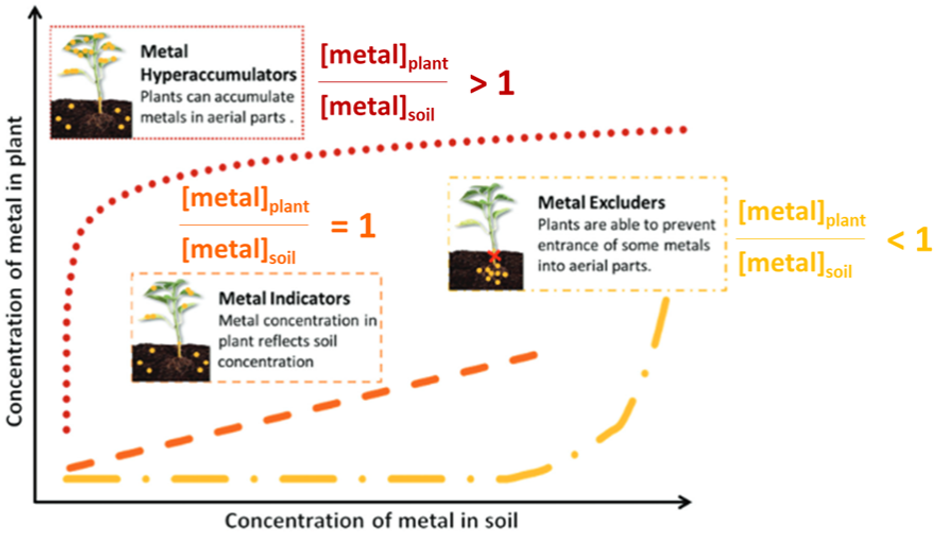


Figure 3.2 – Réponses possibles des plantes se développant sur des sols contaminés : hyperaccumulatrices, indicatrices ou excluders. Les plantes hyperaccumulatrices accumulent les polluants dans leurs parties aériennes, atteignant des concentrations supérieures à celles du sol. Les plantes indicatrices présentent une relation linéaire entre la concentration dans leurs tissus et celle dans le sol. Enfin, les plantes excluders limitent l'entrée des métaux dans leurs tissus, induisant un rapport de concentration plante/sol inférieur à 1.

Table 2 – Plantes associées aux mécanismes d'extraction des ETMs et des HAPs dans les sols : hyperaccumulation, exclusion et phytoextraction Tiré de Reeves et al. (2018); Bothe and Słomka (2017); Baker (1981); Gitipour et al. (2018)

	Element	**Family**	**Genera**
Hyperaccumulation	Arsenic (As)	Pteridaceae	*Pteris, Pityrogramma*
	Cadmium (Cd)	Brassicaceae, Crassulaceae	*Noccaea, Sedum*
	Copper (Cu)	Asteraceae, Commelinaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Linderniaceae, Malvaceae, Orobanchaceae, Polygonaceae	*Anisopappus, Commelina, Crepidorhopalon, Haumaniastrum*
	Cobalt (Co)	Asteraceae, Lamiaceae, Linderniaceae, Orobanchaceae, Phyllanthaceae,	*Anisopappus, Crepidorhopalon, Glochidion, Phyllanthus, Persicaria*
	Manganese (Mn)	Myrtaceae, Celastraceae, Proteaceae	*Gossia, Denhamia, Virotia*
	Nickel (Ni)	Asteraceae, Brassicaceae, Buxaceae, Cunoniaceae, Phyllanthaceae, Salicaceae, Violaceae	*Alyssum, Buxus, Berkheya, Glochidion, Geissois, Homalium, Hybanthus, Phyllanthus, Leucocroton, Senecio, Xylosma*
	Lead (Pb)	Brassicaceae	*Noccaea*
Excluder	Zinc (Zn)	Caryophyllaceae, Plumbaginaceae	*Silene, Armeria*
	Copper (Cu)	Caryophyllaceae, Plumbaginaceae	*Silene, Armeria*
	Lead (Pb)	Plumbaginaceae, Violaceae	*Armeria, Viola*
	Cadmium (Cd)	Caryophyllaceae, Violaceae, Plantaginaceae, Poaceae, Asteraceae	*Silene, Viola, Plantago, Festuca, Agrostis, Achilleae*
Phytoextraction	Pyrene, phenanthrene	Fabaceae, Junaceae	*Medicago, Juncus*
	Benzo[a]pyrène	Fabaceae, Asteraceae	*Medicago, Tagetes*

What is stress ?

If any deviation of life conditions from those considered optimal for biomass increment is treated as stress, then we have just invented a new word for 'life' and the term 'stress' becomes useless. (Körner, 2003b)

While the usage itself may sometimes be a simplification for convenience, including the attribute of stress to describe and compare relative changes in complex and often interrelated changes in abiotic parameters does not lead to the conclusion that stress is life, but rather that life is often stressful. (Lortie et al., 2004)

4 Impacts phytotoxique des ETMs et des HAPS

Les substrats de serpentines ou miniers peuvent générer des stress sur les organismes vivants de par leurs contenus élevés en ETMs et en HAPs. La définition du stress varie considérablement selon les disciplines, et aucun consensus n'existe à ce jour sur la signification exacte de ce terme (Blum, 2016), ce qui a pu induire quelques désaccord au sein de la communauté scientifique comme le démontre les échanges entre l'équipe de Lortie et de Körner présentés sur la page précédente (Lortie et al., 2004; Körner, 2003b).

Pour certains auteurs, notamment en écologie alpine, le terme "stress" est jugé trop général et devrait être remplacé par la notion de "limitation". Ainsi, selon Körner (Körner, 2003a), le stress ne devrait désigner que des conditions extrêmes dépassant les capacités de réponses d'un organisme, et non de simples écarts par rapport à son optimum. Ainsi, les plantes décrites comme "stressées" seraient celles qui ne sont simplement pas adaptées à leur environnement. Dans cette vision, les plantes alpines ne sont donc pas stressées par leur environnement alpin, mais seraient juste "limitées". De même, d'après cette définition, les populations d'espèces végétales adaptées à des pollutions minières ne seraient plus stressées, car adaptées. Toutefois, avant même de pouvoir déterminer si elles sont stressées ou simplement limitées, il faut d'abord démontrer qu'il y a eu adaptation.

En physiologie végétale, plusieurs définitions du stress ont été proposées (voir la revue de Mosa et al. (2017)). En 1987, Larcher définit le stress comme *un état dans lequel les exigences croissantes imposées à une plante entraînent une instabilité initiale de ses fonctions, suivie d'une normalisation et d'une résistance accrue. Si les limites de tolérance sont dépassées et que la capacité d'adaptation est saturée, des dommages irréversibles, voire la mort, peuvent en résulter.* En d'autres termes, le stress végétal correspond à un état dans lequel la plante subit une perturbation nécessitant une réponse physiologique. En 1996, Lichtenthaler proposait une définition plus précise : *toute condition ou substance défavorable affectant ou bloquant le métabolisme, la croissance ou le développement d'une plante* (Lichtenthaler, 1996). D'autres auteurs ont décrit le stress comme *une condition provoquée par des facteurs perturbant un équilibre*, perturbant ainsi l'homéostasie cellulaire (Gaspar et al., 2002; Kranner et al., 2010).

Ainsi, un stress au sens de la physiologie végétale ne correspond pas nécessairement à ce que l'on qualifierait de stress en écologie alpine. Dans le cadre de ce travail, nous considérerons le stress comme toute perturbation majeure de l'homéostasie, en accord avec les définitions proposées par Lortie et al. (2004) et Lichtenthaler Lichtenthaler (1996). Ce cadre implique que tous les organismes sont soumis à un niveau basal de stress lié à leur environnement, avec, dans certains cas, des stress nettement plus marqués en réponse à des conditions abiotiques extrêmes, telles que la contamination par des polluants. Cette exposition multiple est donc le cœur de mon travail de thèse.

Cette définition posée, nous pouvons à présent nous intéresser au stress induit chez les plantes par la présence de HAPs et d'ETMs dans leur environnement.

4.1 Mécanismes moléculaires et cellulaires de la phytotoxicité des HAPs et des ETMs

Les plantes, pour se développer, ont besoin d'eau, de lumière, d'oxygène et de nutriments (macro-nutriments (N, P, K), micro-nutriments (Ca, Mg, S, ...) et d'oligo-nutriments (Fe, Mn, Zn, Cu, Bo, Mo etc ; reviewé par de Bang et al. (2021)). Certains ETMs, appelés métaux essentiels (comme le Cu, le Zn, le Fe ou le Mn), jouent un rôle crucial dans le développement des plantes (reviewer par DalCorso et al. (2014)). Ils interviennent dans de nombreux processus physiologiques tels que la photosynthèse, la respiration cellulaire ou encore la synthèse enzymatique. Toutefois, ces mêmes ETMs peuvent devenir toxiques lorsqu'ils sont présents à des concentrations trop élevées (voir DalCorso et al. (2014)). À l'inverse, d'autres ETMs, comme le Cd, le Pb ou le Hg, n'ont aucune fonction biologique connue et sont toxiques même à de très faibles concentrations (voir DalCorso et al. (2014)).

Ainsi une exposition à ces ETMs peut induire une phytotoxicité via différents mécanismes qui peuvent être directs ou indirectes (Figure 4.1). Pour ce qui est des effets directs :

(i) Certains ETMs peuvent se lier aux groupes thiols (-SH) ou aux groupes acides carboxyliques des protéines, provoquant ainsi des changements de conformation qui altèrent leur fonctionnement,

(ii) Les ions métalliques toxiques peuvent se substituer aux métaux essentiels dans les sites fonctionnels ou structuraux des biomolécules, à l'exemple du Mg substitué par les ETMs dans la chlorophylle, perturbant leur activité,

(iii) Enfin, certains ETMs vont induire une certaine compétition sur les sites d'absorption des éléments essentiels au niveau racinaire, ce qui peut induire une malnutrition.

Pour ce qui est des effets indirectes : l'exposition aux ETMs peut induire un stress oxydant, en augmentant la production de ROS tout en diminuant les défenses antioxydantes de la plante. Ces ROS, connus sous les formes O_2^-, $^1O_2$, H_2O_2, HO^- sont des espèces chimiques très réactives dues à la présence d'électrons de valence non appariés, ce qui peut induire des dommages cellulaires via la péroxidation lipidique et protéique ou encore via l'altération de l'ADN (Moura et al., 2012) .

Pour ce qui est des HAPs, ces derniers sont mutagènes, carcinogènes et tératogènes. Leurs impacts sur les plantes dépendent du type de HAP, de sa concentration, de sa solubilité dans l'eau (généralement corrélée à sa biodisponibilité), de la teneur en matière organique, de la texture du sol, et de l'ancienneté de la contamination (Molina and Segura, 2021). La plupart des HAPs sont fortement lipophiles et faiblement solubles, cependant ces caractéristiques changent entre ceux légers ou lourds (Srogi, 2007). Les HAPs légers, qui ont une meilleure solubilité dans l'eau et une plus grande biodisponibilité que les HAPs lourds, sont généralement plus toxiques. Ils provoquent des perturbations physiologiques au travers de stress oxydatif (péroxidation lipidique et protéique, mais également dommage à l'ADN), de génotoxicité, d'inhibition de la photosynthèse, ou même au travers de dérèglement phytohormonal (Tumurbaatar et al., 2024; Barathan et al., 2024).

Ces contaminants, ETMs et HAPs, vont donc impacter négativement le métabolisme des lipides, du

carbone, de l'azote, des acides aminés, des métabolites secondaires, mais également l'apport en nutriments (Kranner and Colville, 2011). Ceci se répercutera sur la germination, la croissance racinaire puis aérienne, ce qui diminuera fortement la biomasse des plantules (Ghori et al., 2019; Shah et al., 2010; Molina and Segura, 2021), et limitera leur *fitness*. Cependant, ces impacts néfastes sont dose-dépendants et la plante possède des mécanismes de détection lui permettant d'activer des mécanismes protecteurs ou de défense.

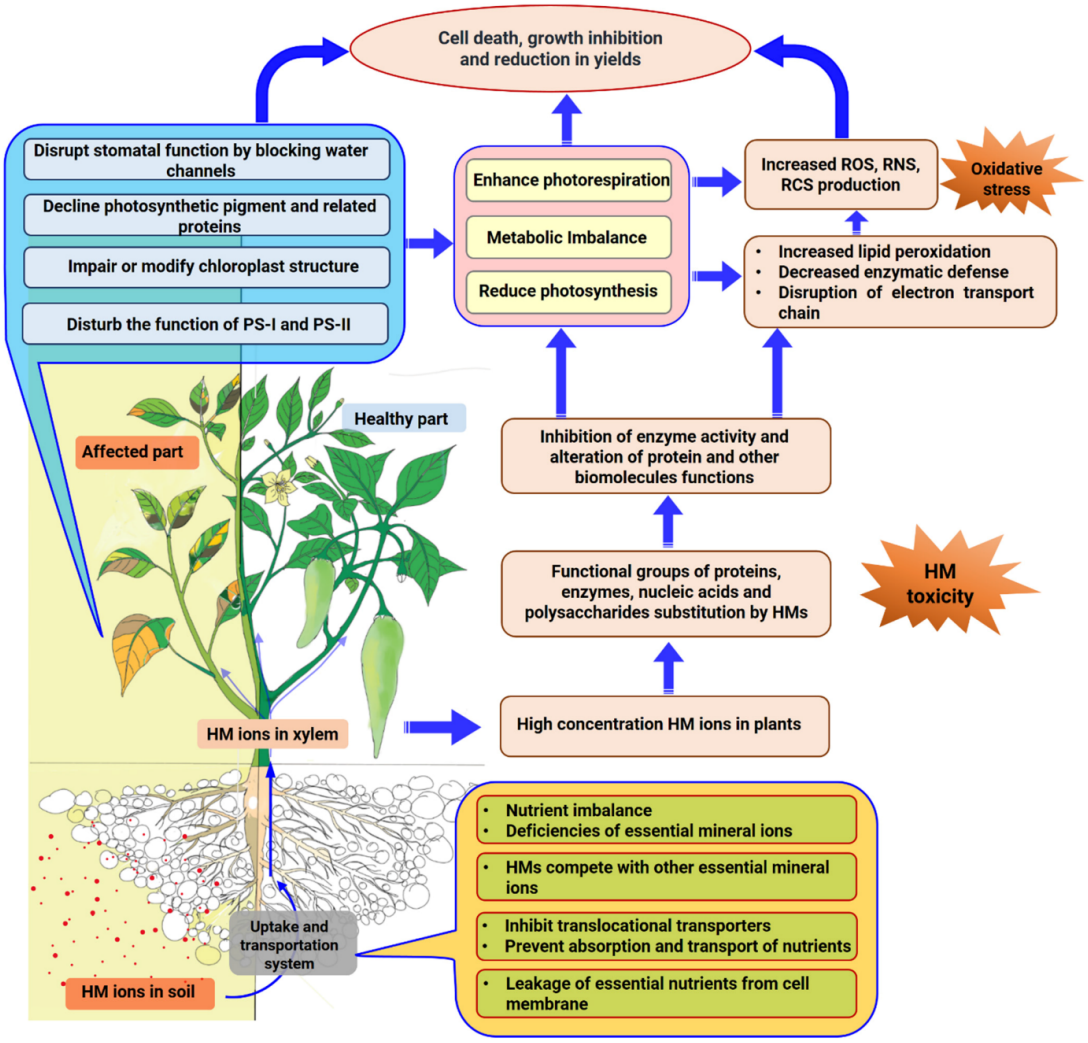


Figure 4.1 – Effets phytotoxiques directes et indirectes des ETMs chez les plantes. De Hoque et al. (2021). L'exposition à des contaminants notamment métalliques via perturbé les fonctions vitales des plantes telles que la photosynthèse, ou l'absorption des éléments nutritifs par compétition. Ces différents ETMs, une fois absorbés vont être transloqués dans les parties aériennes des plantes ce qui va profondément perturber ses mécanismes physiologiques en augmentant la production de ROS. In fine, tout cela va induire une mort cellulaire ainsi qu'une inhibition de la croissance. ROS : espèces réactives de l'oxygène ; RNS : espèces réactives de l'azote ; RCS : espèces réactives du carbonyle ; PS-I : photosystème I ; PS-II : photosystème II.

4.2 Mécanismes de détection et de transduction du signal

De manière générale, pour répondre à une modification de leur environnement, les organismes vivants doivent d'abord détecter les changements environnementaux. Cette détection déclenche l'émission et la transduction d'un signal - processus par lequel une cellule interprète et réagit à une information perçue,

souvent via des agents chimiques afin de moduler la réponse physiologique pour faire face à ce stress.

La première étape de la réponse aux stimuli environnementaux commence par la perception du signal au niveau de la membrane plasmique qui peut se faire par des récepteurs membranaires qui vont libérer des messager secondaires tel que le calcium, ou les ROS par exemple. Des transporteurs peuvent également faciliter de passage des éléments ce qui peut déclencher par la suite la transduction du signal (Ghuge et al., 2023; Vives-Peris et al., 2020) (Figure 4.2).

Suite à la perception cellulaire du signal, il y a transduction du signal par différentes voies possibles :

(i) La voie de la calmoduline est impliquée dans la réponse au stress : l'entrée dans la cellule de calcium déclenchée par le stress liés aux HAPs et aux ETMs est perçue par la protéine calmoduline en formant des complexes Ca-calmoduline afin de déclencher les réponses spécifiques (Manara, 2012; Yang and Poovaiah, 2003). Toutefois, certains métaux comme le cadmium peuvent perturber ce système en se substituant au calcium, modifiant ainsi la signalisation (Manara, 2012; Zeng et al., 2015).

(ii) Un autre mécanisme fondamental dans la réponse des plantes aux stress environnementaux repose sur la signalisation hormonale. Ces messagers chimiques, présents dans tous les tissus végétaux, orchestrent une grande diversité de réponses métaboliques, permettant ainsi d'ajuster la croissance, le développement ou encore la reproduction. Lors d'une exposition aux ETMs ou aux HAPs, l'ensemble des principales hormones végétales - telles que l'acide salicylique (SA), l'éthylène, l'acide jasmonique (JA), les brassinostéroïdes (BR), l'auxine (connue sous le nom d'acide indoloacétaté ; IAA), les gibbérellines (GA), les cytokinines (CK) et l'acide abscissique (ABA) - sont mobilisées (Weisman et al., 2010; Emamverdian et al., 2020b; Ur Rahman et al., 2023).

(iii) L'une des principales conséquences des ETMs et HAPs est l'accumulation anormale de ROS dans les cellules. En conditions normales, un équilibre est fait entre la production et l'élimination des ROS ; cependant, lors d'un stress l'équilibre est compromis, induisant des effets cellulaires toxiques. Outre ces effets néfastes sur le développement cellulaire, ces derniers peuvent également être des molécules de signalisation impliquées dans le métabolisme, la croissance, le transport, etc. (Tognetti et al., 2012). C'est notamment le cas du H2O2 synthétisé après des expositions au Cu, Cd, Hg, Mn, ce qui permet par la suite l'induction de la production d'antioxydants (Manara, 2012) (Figure 4.2).

(iv) Pour ce qui est des MAPK, cette cascade est induite dans la transduction du signal hormonal et repose sur l'activation de trois kinases essentielles : MAPKKK, MAPKK et MAPK. À l'issue de cette cascade, la MAPK phosphorylée cible différents substrats dans divers compartiments cellulaires, incluant notamment les facteurs de transcription. Par exemple, cette voie est activée en réponse à une exposition au Cu et au Cd (Amaral dos Reis et al., 2018), ce qui permet l'activation des gènes requis pour l'adaptation, notamment ceux codant pour des molécules de détoxication ou des composés chélateurs (Figure 4.2).

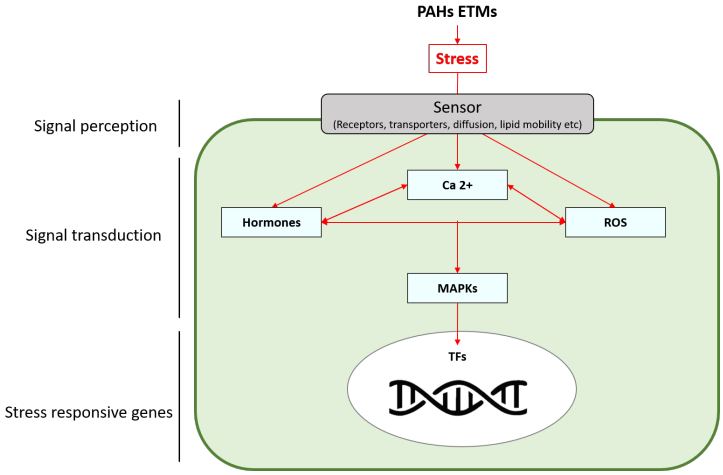


Figure 4.2 – Schéma de détection et de transduction du signal : réponse calmoduline-calcium, réponses hormonales, ROS et voie des MAP kinases. En cas d'exposition à un stress, les plantes détectent le signal via des récepteurs ou des transporteurs. Ensuite, le signal est transduit grâce au complexe Ca-calmoduline, aux hormones (ABA : acide abscissique, CK : cytokinines, BR : brassinostéroïdes, JA : acide jasmonique, SA : acide salicylique, GA : acide gibbérellique), aux espèces réactives de l'oxygène (ROS), ou via la voie des MAP kinases (Mitogen-activated protein kinases). Les réponses sont ensuite déclenchées grâce aux facteurs de transcription (TFs) induits par ces voies de signalisation. Inspiré de Ghuge et al. (2023) & Vives-Peris et al. (2020)

4.3 Réponses possibles liées au stress : exemple des réponses induites par les phytohormones

Les réponses physiologiques aux phytohormones pour faire face à un environnement changeant sont diverses. L'ABA, souvent qualifiée d'"hormone du stress", joue un rôle central dans l'ajustement des réponses physiologiques, en stimulant les défenses antioxydantes, en limitant les pertes hydriques par la fermeture des stomates, ou encore en contrôlant l'accumulation et la distribution des ions métalliques (Kumar et al., 2022; Liu et al., 2021; Vishwakarma et al., 2017). En interaction avec elle, l'auxine (IAA) intervient dans la croissance végétative et contribue à atténuer les effets du stress oxydatif, notamment par la régulation du cycle glutathion-ascorbate (Korver et al., 2018; Tognetti et al., 2012; Ur Rahman et al., 2023). Certaines hormones, comme les CKs, voient leur concentration fortement diminuée lors d'une exposition aux ETMs, ce qui modifie la balance hormonale, et conditionne la réponse globale de la plante (Zwack and Rashotte, 2015). D'autres hormones participent aussi à ces régulations croisées : la production d'éthylène, par exemple, est généralement amplifiée sous stress métallique, ce qui favorise la signalisation intracellulaire et les défenses antioxydantes (Keunen et al., 2016). Les brassinostéroïdes, quant à eux, soutiennent à la fois la croissance et la tolérance en stimulant des enzymes antioxydantes clés (Ahammed et al., 2020; Vázquez et al., 2013; Ur Rahman et al., 2023). L'acide jasmonique renforce également la réponse au stress, en interagissant avec d'autres voies hormonales et en participant à l'activation de la machinerie de défense cellulaire (Raza et al., 2021). L'acide salicylique, pour sa part, joue un rôle protecteur contre certains ETMs comme le Cd ou le Cr, en régulant des processus allant de la fermeture stomatique à la modulation des pigments et des ROS (Ur Rahman et al., 2023). Enfin, les gibbérellines, tout en favorisant la croissance et la reproduction, soutiennent l'adaptation des plantes aux conditions abiotiques défavorables (Hedden and Sponsel, 2015; Emamverdian et al., 2020b) (Figure 4.2).

5 Phytotolérance : quels sont les mécanismes physiologiques pour résister aux pressions polluantes ?

Chez les plantes alpines, de nombreuses stratégies de gestion du stress abiotique sont mises en place, à l'image d'une augmentation de la synthèse de composés antioxydants pour tolérer, par exemple, le stress lié aux UV. Cependant, aucune étude ne s'est penchée sur les mécanismes de tolérance mis en place par ces plantes alpines face à un stress multiple combinant : (i) un stress abiotique, (ii) un stress métallique, et (iii) un stress dû à des composés organiques (en l'occurrence les HAPs, dans le cadre de ma thèse).

Avant de pouvoir décrire les différents mécanismes de tolérance physiologique chez une plante alpine *in situ*, il est important de comprendre comment les plantes hypertolérantes, présentes dans divers milieux, peuvent tolérer ces contaminants. La plupart des expérimentations permettant de décrire ces mécanismes sont généralement décrites en laboratoire, et peu d'études les ont identifié finement *in situ*, encore moins en stress multiple, et encore moins en condition alpine sous stress multiple. Cette absence de données de terrain rend difficile l'évaluation de la réponse réelle des plantes à des stress combinés dans leur habitat naturel. Ce n'est qu'ensuite avoir décrit les mécanismes possibles de tolérance que nous pourrons nous demander comment identifier ces mécanismes (via des outils -omiques, voir la partie 7), mais aussi si les réponses sont similaires à celles de plantes non alpines, ou si les mécanismes physiologiques liés à la tolérance à l'environnement alpin permettent déjà une forme de tolérance aux ETMs. La partie suivante décrira donc l'ensemble des mécanismes physiologiques identifiés chez les plantes herbacées hypertolérantes.

5.1 Absorption et transport des polluants

5.1.1 ETMs

L'ensemble des mécanismes physiologiques impliqués dans l'hypertolérance aux ETMs est synthétisé dans la Figure 5.3 et complémenté par la liste des transporteurs membranaires dans le Tableau 3. Les parties ci dessous vont donc détailler (i) les mécanismes d'exclusion dans la rhizosphère des ETMs, (ii) leurs absorption dans les cellules racinaires, puis une fois dans les cellules, les ETMs peuvent être (iii) expulsés vers le milieu extracellulaire ou encore être (iv) transloqués jusqu'aux parties aériennes.

Chélation et/ou exclusion dans la rhizosphère L'un des premiers mécanismes mis en œuvre par les plantes pour favoriser l'acquisition des minéraux essentiels à leur développement consiste en la synthèse et la libération d'exsudats racinaires directement dans le sol, permettant la solubilisation et l'absorption d'éléments peu biodisponibles. Par exemple, pour augmenter l'absorption de Fe, les plantes vont avoir tendance à sécréter de la riboflavine, des composés phénoliques ou bien des phytosidérophores dans le milieu extracellulaire (Chen et al., 2017). Cependant, ces exsudats permettent aussi de chélater et d'immobiliser les métaux en dehors des cellules, ce qui va limiter leur absorption (Bali et al., 2020; Chen et al., 2017). On peut noter des exsudats tels que l'histidine, le citrate, l'oxalate, le malate ou la nicotia-

namine (NA). En complément de ces mécanismes de chélation, les racines peuvent également créer une zone d'oxydation ou une zone d'alcalinisation dans la rhizosphère, ce qui va limiter la biodisponibilité des ETMs (revue par Skuza et al. (2022)). Un autre mécanisme similaire est la chélation des ions métalliques dans l'apoplaste [1] des cellules racinaires, ce qui permet de limiter l'absorption des ETMs dans le cytoplasme (Dietz, 1997). Ainsi, une zone de stockage des métaux au niveau racinaire semble se dessiner : c'est la paroi végétale (Krzesłowska, 2011). La paroi cellulaire joue un rôle important dans l'immobilisation passive des ions métalliques par l'intermédiaire des sites pectiques, des groupes histidyles ainsi que des glucides extracellulaires, ce qui réduit l'absorption des ETMs dans le cytosol. En parallèle, une réduction de la perméabilité de la paroi végétale constitue une barrière physique à la pénétration des métaux vers le cytoplasme. Des modifications structurelles supplémentaires, comme la synthèse de composés de surface (callose, lignine, cutine) ou l'augmentation de la capacité de rétention métallique de la paroi, renforcent cette fonction de barrière (revue par (Skuza et al., 2022)).

Absorption à travers la membrane plasmique Lorsque les métaux biodisponibles entrent en contact avec les racines ils pénètrent d'abord dans l'apoplasme (continuum extracellulaire formé par les parois et les espaces vides), d'où les ETMs peuvent diffuser passivement ou être transportés dans le symplasme [2] en traversant les membranes cellulaires. Pour cela, différents transporteurs sont impliqués, à l'image des ZIP, NRAMP et COPT, ainsi que des transporteurs de phosphate ou de sulfate. Ces différents transporteurs sont détaillés dans le Tableau 3.

Efflux vers le milieu extracellulaire Dans certaines situations, des mécanismes d'efflux vont se mettre en place afin de limiter l'absorption des ETMs. La membrane plasmique joue un rôle important dans la réponse aux ETMs en limitant l'entrée de ces derniers ou en augmentant leur expulsion à travers des transporteurs actifs. Les principaux transporteurs qui permettent l'efflux actif des ETMs sont les HMA, et les ABC (Tableau 3).

Translocation des racines vers les parties aériennes (*root-to-shoot*) Dans d'autres circonstances, tel que lors de l'hyperaccumulation, les ETMs peuvent être chargés dans le xylème et transportés vers les parties aériennes des plantes sous forme de complexes avec divers chélateurs. Les acides organiques, notamment le citrate, jouent un rôle important en tant qu'agents chélateurs du fer et du nickel dans la sève brute, par exemple. D'autres ligands tels que les acides aminés peuvent également intervenir : par exemple, le nickel peut être complexé à l'histidine pour être transloqué vers les tissus aériens, tandis que la NA, un dérivé de la méthionine, est impliquée dans le transport du cuivre. Plusieurs types de transporteurs membranaires sont mobilisés pour permettre ce transport racine-tige des ETMs. Pour le chargement du xylème, nous pouvons ainsi noter les transporteurs MATE, YSL, HMA, NIP ou encore les transporteurs de sulfate (Tableau 3).

1. *Continuum* extracellulaire formé par les parois pectocellulosiques et les espaces vides entre les cellules végétales. L'eau et les solutés peuvent y naviguer par diffusion passive non sélective
2. continuum intracellulaire formé par les cellules végétales reliées entre elles par les plasmodesmes

5.1.2 HAPs

Les HAPs peuvent entrer dans les plantes par deux voies principales : la voie racinaire (sol–plante) et la voie aérienne (air–plante ; Figure 5.1).

La voie air–plante est possible grâce aux caractéristiques des HAPs : ces derniers sont très volatils. Par conséquent selon les conditions environnementales, ils vont se volatiliser ou au contraire, se déposer par dépôts secs ou humides, sur les plantes ou sur le sol. En raison de la forte hydrophobicité des HAPs, leur déposition se fait principalement par dépôts secs directs ou par dépôts particulaires lorsque le HAP est adsorbé sur une poussière en suspension par exemple. De plus, la plupart des HAPs légers sont déposés par dépôts secs directs, tandis que les HAPs lourds sont majoritairement adsorbés sur des particules (Desalme et al., 2013).

Une fois déposés à la surface des feuilles, les HAPs peuvent soit être adsorbés à la surface de la cuticule – un processus rapide et réversible – soit être absorbés dans les tissus foliaires, ce qui est plus lent mais généralement irréversible (Figure 5.1). L'absorption foliaire est considérée comme la principale voie de contamination des plantes par les HAPs (Desalme et al., 2013). Dans ce cas, les HAPs, en particulier les molécules de faible poids moléculaire, diffusent à travers la cuticule avant d'être transportés via l'apoplasme ou le symplasme.

Par ailleurs, une autre voie de contamination est également présente : la voie sol–racines (Figure 5.1). L'absorption racinaire des HAPs tend à augmenter avec le coefficient de partition du HAP en question (logKow : plus le composé est lipophile, plus il est absorbé), mais elle est aussi limitée par l'augmentation du poids moléculaire du HAP. Il existe généralement une corrélation positive entre la concentration en HAPs dans le sol et dans les racines, et une corrélation négative entre la concentration en HAPs dans les racines et la teneur en matière organique du sol (celle-ci fixe les HAPs, les rendant moins disponibles) (Xiao et al., 2014; Li and Ma, 2016).

L'accumulation des HAPs dans les racines varie selon les espèces végétales, probablement en raison d'une corrélation positive entre la concentration en HAPs et la teneur en lipides racinaires (Gao et al., 2008). Ces différences peuvent également résulter de l'association avec des micro-organismes symbiotiques. En effet, certaines interactions biotiques peuvent moduler la biodisponibilité et donc l'absorption des HAPs par les racines. Les exsudats racinaires émis par les plantes peuvent stimuler la croissance de certains micro-organismes du sol capables de dégrader ces polluants (Liao et al., 2021; Tarigholizadeh et al., 2024). Les plantes libèrent également des enzymes dans le sol, qui participent à la transformation des HAPs et influencent ainsi leur biodisponibilité (Liao et al., 2021; Tarigholizadeh et al., 2024).

Les HAPs peuvent ensuite pénétrer dans les cellules par différents mécanismes : ils sont d'abord adsorbés à la surface des racines, avant de diffuser dans le symplasme ou l'apoplasme (comme au niveau des feuilles). Certains HAPs ont même été détectés dans le xylème (Desalme et al., 2013). Les HAPs sont ensuite transportés vers les parties aériennes via des mouvements latéraux lents, dominés par le flux apoplastique (diffusion entre les parois cellulaires), et dans une moindre mesure, par le flux symplastique. La translocation jusqu'aux parties aériennes dépend essentiellement du flux de transpiration de la plante,

et pourrait donc théoriquement augmenter avec une solubilité plus élevée des HAPs et un Kow plus faible (Desalme et al., 2013; Alagić et al., 2015). De plus, certains auteurs sembleraient décrire un transfert actif des HAPs notamment via les symporteurs a protons, ou encore des aquaglyceroporine ou encore symplement des aquaporines (Tarigholizadeh et al., 2024).

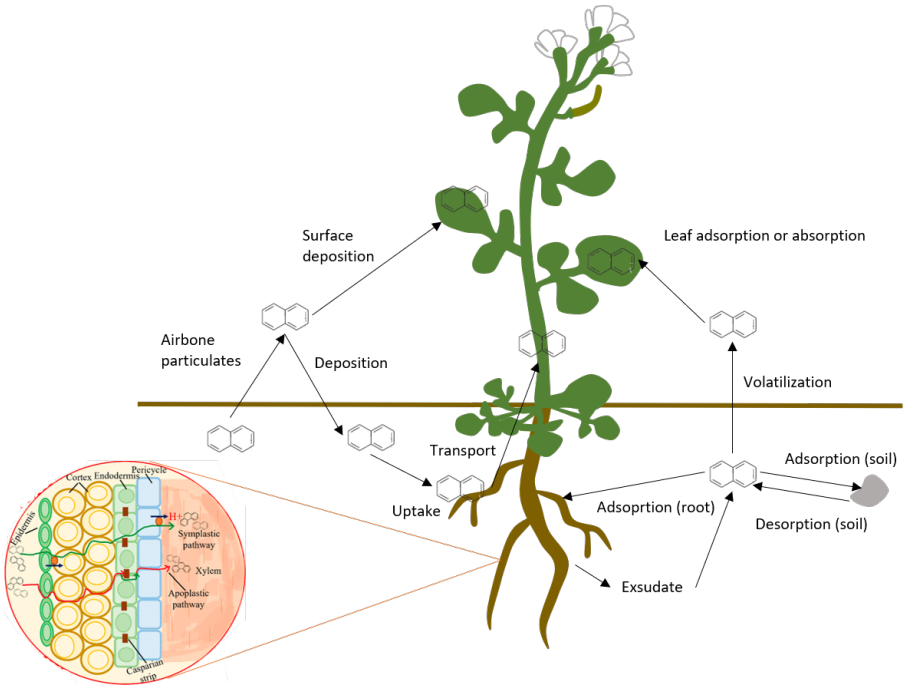


Figure 5.1 – Contamination des plantes par les HAPs par dépôt atmosphérique sec ou humides sur les feuilles induisant une adsorption ou une absorption, ou par par contactes racinaires. Une fois dans les compartiments apoplastiques ou symplastiques, les HAPs peuvent ensuite diffuser dans la plantes passivement ou activement. Modifié de Desalme et al. (2013) et Tarigholizadeh et al. (2024)

5.2 Chélation, séquestration et détoxication dans les tissus

5.2.1 ETMs

Lorsque des ions métalliques en excès s'accumulent dans les cellules végétales, ils peuvent atteindre des concentrations toxiques s'ils ne sont pas immédiatement utilisés dans les processus métaboliques. Si le seuil de tolérance est dépassé, des processus métaboliques actifs sont mis en place pour produire des composés chélateurs, capables de neutraliser les ETMs dans le cytosol, puis de les stocker dans des compartiments spécifiques, comme la vacuole ou la paroi cellulaire. Parmi les molécules les plus importantes, les PCs (phytochélatines) sont les chélateurs les mieux caractérisés chez les plantes, notamment pour la tolérance au Cd (Cobbett and Goldsbrough, 2002a). Produites dans le cytosol à partir du glutathion, elles sont rapidement synthétisées en réponse à l'exposition à divers ETMs. Les complexes formés entre les PCs et les métaux sont ensuite transportés dans la vacuole via des transporteurs ABC où ils sont définitivement stockés. D'autres chélateurs tels que les MTs (métallothionéines) sont de petites protéines riches en cystéines, capables de lier les métaux grâce aux groupes thiols (-SH ; une représentation 3D est montrée en Figure 5.2. On en distingue plusieurs classes : les MTs de classe 1, similaires aux métallothionéines

animales, et les MTs de classe 2, spécifiques aux plantes. Ces protéines ont une forte affinité pour des métaux comme le Zn, le Cu et, dans une moindre mesure, le Cd (Manara et al., 2020). Les NA forment également des complexes avec divers métaux, jouant un rôle clé dans le transport des micronutriments à travers la plante. Elle contribue aussi à l'absorption des ETMs ainsi que leur hyperaccumulation (revue par Dar et al. (2018)). D'autres molécules permettent également la chélation des ETMs : on peut citer les acides organiques comme le citrate ou le malate, ainsi que des acides aminés tels que la proline et l'histidine (Manara et al., 2020; Molina and Segura, 2021; Verbruggen et al., 2009; Dar et al., 2018).

Lorsque les ions métalliques s'accumulent en excès dans le cytosol, les plantes doivent les stocker pour minimiser leurs effets. Pour cela, il existe différents mécanismes pour compartimenter les ETMs dans la cellule : le compartiment principal pour le stockage de ces derniers est la vacuole, qui représente 60 à 95 % du volume cellulaire. Chez les plantes hyperaccumulatrices, les vacuoles sont des lieux de stockage favorisés : pour cela, différents transporteurs sont nécessaires. Ils sont détaillés dans le Tableau 3 et représentés sur la figure 5.3.

De plus, les métaux peuvent également être stockés dans les parois végétales des racines. Ce mécanisme est également observé dans les parties aériennes des plantes hyperaccumulatrices, notamment dans les cellules épidermiques (Krzesłowska, 2011; Meyer et al., 2015). Les parois végétales jouent un rôle central dans la rétention des métaux grâce à la présence de nombreux groupes fonctionnels capables de lier les cations divalents ou trivalents. Les pectines, en particulier les homogalacturonanes, sont particulièrement efficaces pour fixer les ETMs. Ces homogalacturonanes peuvent s'associer en présence de calcium pour former des structures appelées *egg-box*, qui rigidifient la paroi ; ce même mécanisme permet aussi la fixation de certains ETMs. Des études montrent aussi que certains transporteurs, comme les transporteurs CDF, peuvent diriger les métaux du cytoplasme vers la paroi (Kim et al., 2004). Cette accumulation dans la paroi est une stratégie courante chez les hyperaccumulateurs (Frey et al., 2000). Enfin, la lignification des parois épidermiques, observée dans certaines espèces tolérantes, peut empêcher la diffusion des métaux, protégeant ainsi les tissus plus sensibles (Regvar et al., 2013).

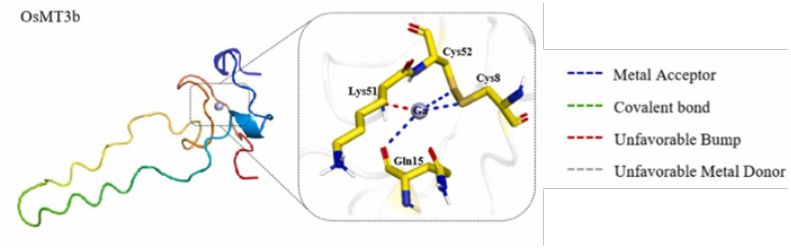


Figure 5.2 – Représentation 3D de métallothionéines et des sites de chélation des métaux. Extrait de Lu et al. (2025).

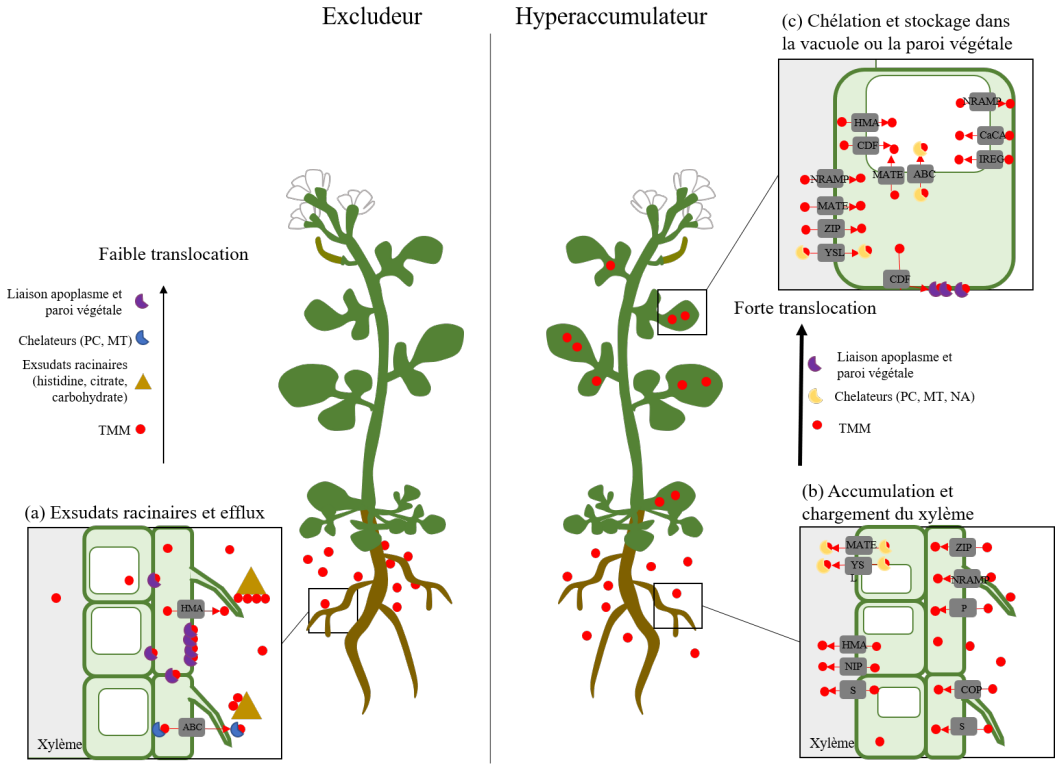


Figure 5.3 – Mécanismes d'hypertolérance dans un milieu métallifère : exclusion et hyperaccumulation. (a) Exclusion des ETMs des parties racinaires via les transports actifs (HMA) ou passifs (ABC) et la chélation extracellulaire via les exsudats racinaires (histidine, citrate, carbohydrate), ou la rétention dans la paroi végétale. (b) Accumulation dans les cytoplasmes des cellules racinaires et chargement du xylème pour la translocation racine-tige. Les ETMs sont transportés par différents transporteurs : sulfate (S), phosphate (P), ZIP, NRAMP. Ils sont ensuite chargés dans le xylème via MATE, YSL, HMA, NIP et S. (c) Déchargement du xylème via MATE, ZIP et YSL vers le cytoplasme, puis stockage dans la vacuole par HMA, CDF, ABC, NRAMP, CaCA et IREG.

5.2.2 HAPs

La détoxification des HAPs dans les plantes se compose de trois étapes biochimiques principales : transformation, conjugaison et compartimentalisation (Molina and Segura, 2021; Tarigholizadeh et al., 2024) (Figure 5.4).

La transformation des composés organiques hydrophobes en substances plus hydrophiles constitue une étape clé de leur détoxication. Ce processus repose sur l'ajout de groupes fonctionnels polaires, ce qui augmente leur solubilité dans l'eau, les rend plus réactifs et facilite leur élimination. Cette phase de transformation est principalement catalysée par des enzymes de type CYP450 (cytochrome P450 mono-oxygénase). D'autres enzymes telles que les dioxygénases et les peroxydases peuvent également intervenir. Parmi les réactions enzymatiques, l'hydroxylation est l'une des plus fréquentes, notamment dans le cas des HAPs, car elle permet d'augmenter considérablement leur hydrophilie et donc leur biodisponibilité pour les étapes ultérieures de dégradation (Figure 5.4, Phase I).

Lors de la deuxième phase de détoxication, les composés organiques transformés deviennent des substrats pour des réactions de conjugaison. Au cours de cette étape, des molécules endogènes hydrophiles telles que le glutathion, des acides aminés, des sucres ou des acides organiques sont ajoutées aux polluants

comme les HAPs, formant des conjugués tels que des éthers, esters ou thioéthers. Ces réactions de conjugaison sont catalysées par différentes enzymes, notamment des glutathion-S-transférases (GST) et des glycosyltransférases, qui permettent la formation de dérivés glutathionylés et glycosylés. L'ajout de ces groupements hydrophiles augmente la solubilité des composés, facilite leur compartimentation, en particulier dans les vacuoles, et contribue à réduire leur toxicité (Molina and Segura, 2021; Hernández-Vega et al., 2017; Dumas et al., 2016) (Figure 5.4, Phase II).

Lors de la troisième phase de détoxication, les conjugués formés précédemment sont activement transportés hors du cytoplasme, principalement vers la vacuole, à l'aide de transporteurs ABC situés sur le tonoplaste [3] (Tarigholizadeh et al., 2024). Une fois dans la vacuole, ces composés peuvent être temporairement stockés ou encore subir des transformations supplémentaires. En parallèle, une partie de ces métabolites peut être intégrée dans la paroi cellulaire, notamment sous forme de lignine, de pectine ou de cellulose. Ce processus est facilité par des enzymes telles que les peroxydases, en particulier celles dépendantes du magnésium, qui catalysent la liaison des polluants aux polymères de la paroi. Cette intégration contribue à l'immobilisation durable des polluants dans les tissus végétaux, réduisant ainsi leur toxicité et leur impact sur les fonctions cellulaires (Figure 5.4, Phase III).

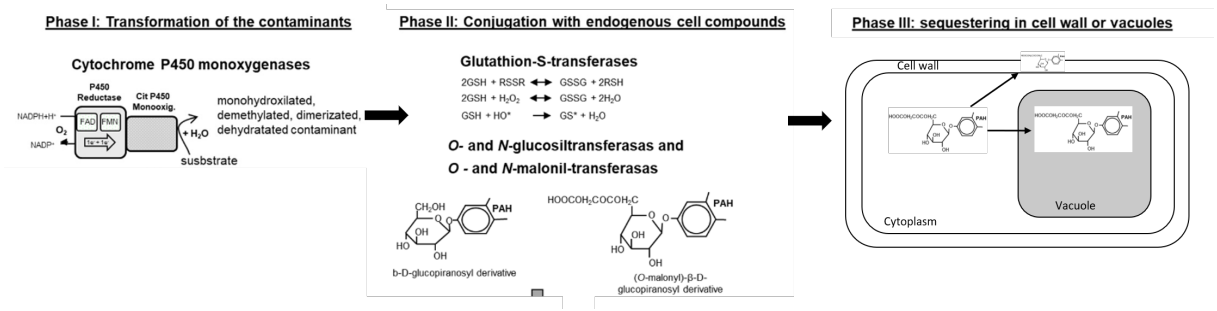


Figure 5.4 – Détoxication des HAPs en trois phases : transformation à partir des cytochromes P450, conjugaison grâce à des transférases et séquestration dans la paroi ou dans la vacuole. Modifié d'après Molina and Segura (2021)

5.3 Défense contre le stress oxydant

L'exposition aux ETMs et HAPs impacte les cellules, dont l'une des conséquences majeures est l'augmentation du stress oxydant, conduisant à la production excessive d'espèce réactive de l'oxygène que les cellules vont devoir gérer dans différents compartiments avec différents mécanismes (voir section 4.1 & Figure 5.5).

Pour contrer ces effets, les plantes peuvent synthétiser diverses enzymes et biomolécules antioxydantes. Ainsi, nous pouvons identifier deux mécanismes précis : les réponses enzymatiques et les réponses non enzymatiques (revue par Sytar et al. (2021); Molina and Segura (2021); Mittler (2002); Gill and Tuteja (2010)).

Parmi les enzymes impliquées, on retrouve la superoxyde dismutase, qui convertit O_2^- en H_2O_2, lequel est ensuite détoxifié par des catalases, ascorbate peroxydases, glutathion peroxydases, peroxydases de

3. Le tonoplaste est la membrane qui sépare la vacuole du cytoplasme dans les cellules végétales.

classe III et peroxyrédoxines. Les glutathion S-transférases, la glutathion réductase ou encore les protéines de choc thermique (HSP) participent également à cette défense.

Parmi les réponses non-enzymatiques, des composés tels que l'ascorbate, le glutathion, les caroténoïdes, les phénols, les flavonoïdes, la proline, les polyamines et l'alpha-tocophérol peuvent jouer un rôle clé. L'ascorbate, par exemple, élimine directement les ROS et participe au cycle ascorbate-glutathion. La proline permet également le piégeage des ROS, et les polyamines peuvent à la fois piéger les ROS et activer les défenses antioxydantes. Enfin, les composés phénoliques (flavonoïdes, acides phénoliques, lignines...) neutralisent efficacement les radicaux libres grâce à leur capacité à donner des électrons ou des protons. De plus, les caroténoïdes et la SOD semblent particulièrement déterminants pour protéger les tissus végétaux contre les dommages oxydatifs, notamment au niveau des membranes et des structures photosynthétiques. L'ensemble de ces voies de détoxication sont représentées sur la Figure 5.5

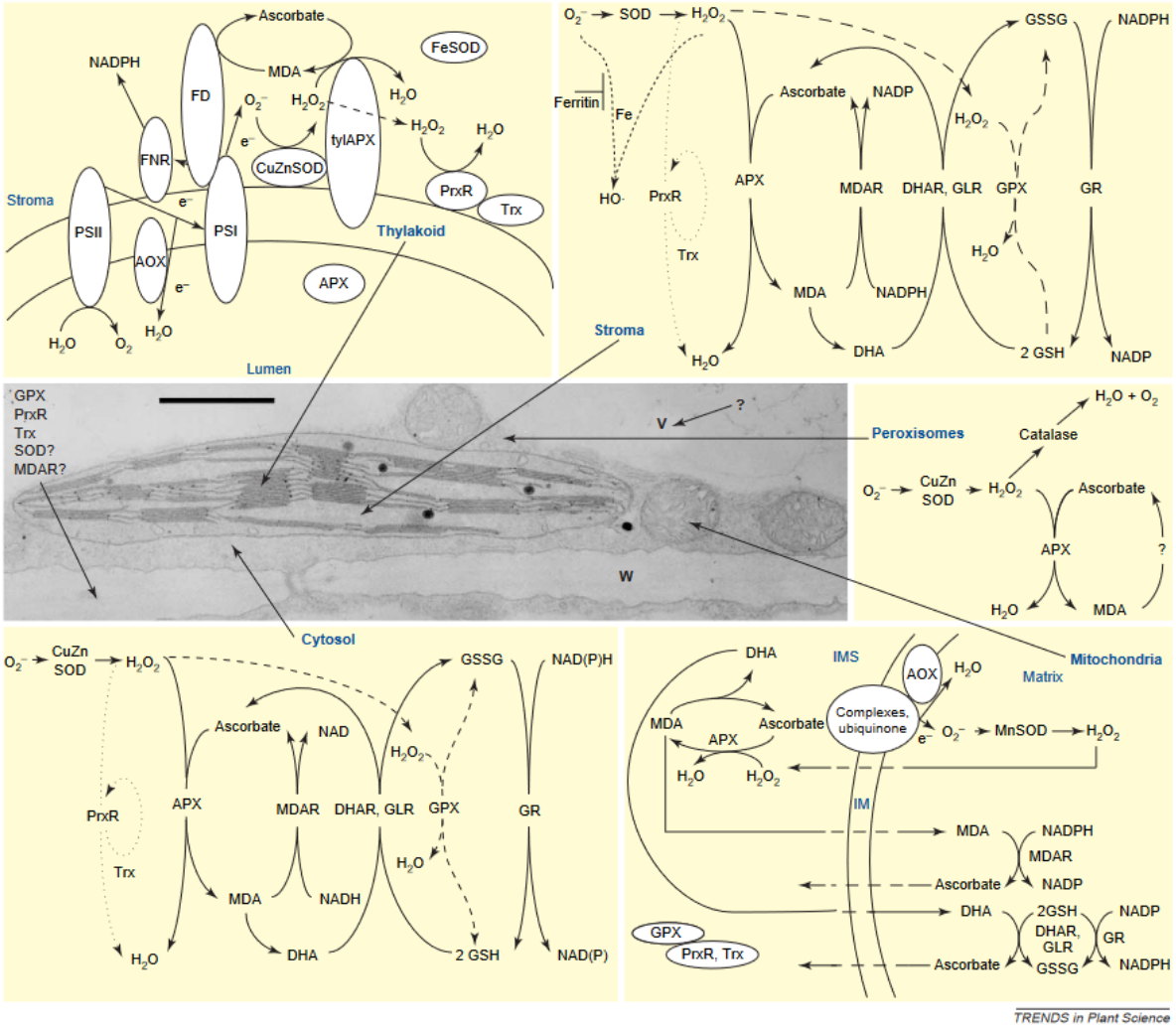


Figure 5.5 – Localisation des voies de détoxification des espèces réactives de l'oxygène (ROS) dans les cellules végétales tiré de Mittler et al. (2004). Une micrographie électronique à transmission d'une portion de cellule végétale a été utilisé pour illustrer les différents compartiments cellulaires (au centre gauche). Les voies enzymatiques responsables de la détoxification des ROS sont représenté autour. En haut à gauche : le cycle de l'eau–eau (aussi connu sou le nom de Mehler-ascorbate) détoxifie l'ion superoxyde ($O_2^{\bullet -}$) et le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2), tandis que l'oxydase alternative (AOX) réduit le taux de production de ($O_2^{\bullet -}$) dans les thylakoïdes. En haut à droite : les ROS qui échappent à ce cycle ou qui sont produits dans le stroma sont ensuite détoxifiés par la SOD et le cycle ascorbate–glutathion stromal. La péroxyrédoxine (PrxR) et la glutathion peroxydase (GPX) participent également à l'élimination du H_2O_2 dans le stroma. Au milieu à droite : Les ROS produits dans les peroxysomes au cours de la photorespiration, de l'oxydation des acides gras ou d'autres réactions sont décomposés par la SOD, la catalase (CAT) et l'ascorbate peroxydase (APX).En bas à droite : La SOD et d'autres composants du cycle ascorbate–glutathion sont aussi présents dans les mitochondries. De plus, l'AOX y prévient les dommages oxydatifs. En bas à gauche : En principe, le cytosol contient le même ensemble d'enzymes que le stroma. Toutefois, ces enzymes sont codées par un jeu de gènes différent, et l'activité majeure de chélation du fer dans le cytosol — responsable de la prévention de la formation des radicaux hydroxyles ($HO^{\bullet}$) — reste inconnue. Les composants enzymatiques responsables de la détoxification des ROS dans l'apoplaste et la paroi cellulaire (W) sont seulement partiellement connus, et les voies de détoxification des ROS dans la vacuole (V) restent inconnues. Les enzymes liées aux membranes sont représentées en blanc ; les voies GPX sont indiquées par des lignes pointillées et les voies PrxR par des lignes pointillées courtes dans le stroma et le cytosol. Bien que les voies situées dans les différents compartiments soient généralement séparées les unes des autres, le H_2O_2 peut facilement diffuser à travers les membranes, et les antioxydants comme le glutathion et l'acide ascorbique (sous forme réduite ou oxydée) peuvent être transportés entre les différents compartiments.

Table 3 – Transporteurs impliqués dans l'absorption, l'efflux, la translocation et la séquestration des métaux chez les plantes hyperaccumulatrices

Nom	Métaux transportés	Caractéristique	Références
Absorption des métaux dans la membrane plasmique			
ZIP	Fe^{2+}, Zn^{2+}, Mn^{2+}, Cd^{2+}, Ni^{2+}	Transport actif secondaire : symport H^+/métal (utilisation du gradient protonique)	(Krämer, 2010; Rascio and Navari-Izzo, 2011)
NRAMP	Mn^{2+}, Zn^{2+}, Cu^{2+}, Fe^{2+}, Cd^{2+}, Ni^{2+}, Co^{2+}	Transport actif secondaire : antiport H^+/métal	(Krämer et al., 2007; Zhang et al., 2020b)
COPT	Cu^+, Cd^{2+}	Transport actif secondaire ou facilitation spécifique Cu(I) (symport/passif)	(Printz et al., 2016; Carrió-Seguí et al., 2015)
S (sulfate)	$SO_4{}^{2-}$, $SeO_4{}^{2-}$	Transport actif secondaire : symport H^+/sulfate ou sélénate	(Rascio and Navari-Izzo, 2011; Jiang et al., 2021; Schiavon et al., 2015)
P (phosphate)	$PO_4{}^{3-}$, $AsO_4{}^{3-}$	Transport actif secondaire : symport H^+/phosphate ou arsenate	(Rascio and Navari-Izzo, 2011; Sun et al., 2024)
Efflux : empêcher l'entrée ou favoriser l'expulsion des ETMs			
HMA	Cd^{2+}, Zn^{2+}, Cu^{2+}	Transport actif primaire : ATPase P-type (pompe ATP-dépendante)	(Krämer et al., 2007; Hall, 2002)
ABC	Cd^{2+}, Pb^{2+}	Transport actif primaire : transporteur ATP-dépendant des complexes métal-ligands	(Manara, 2012; Busoms et al., 2021; Gräfe and Schmitt, 2021)
Translocation racine-tige			
MATE	Fe^{2+}, Zn^{2+}, Cd^{2+}	Transport actif secondaire : antiport citrate/métal (efflux complexe métal-citrate vers xylème)	(Kar et al., 2022; Talke et al., 2006; Memon and Meraklı, 2022)
YSL (OPT)	Fe^{2+}, Zn^{2+}, Cu^{2+}, Ni^{2+}, Mn^{2+}, Cd^{2+}	Transport actif secondaire : transport de complexes métal-nicotianamine/phytosidérophores	(Schaaf et al., 2005; Rascio and Navari-Izzo, 2011; Curie et al., 2009)
HMA	Cd^{2+}, Zn^{2+}, Cu^{2+}	Transport actif primaire : ATPase P-type (efflux vers le xylème)	(Hanikenne et al., 2008; Mills et al., 2003; Papoyan and Kochian, 2004; Talke et al., 2006)
NIP	$AsO_4{}^{3-}$	Transport passif ou facilitateur d'arsenate	(Rascio and Navari-Izzo, 2011)
S (sulfate)	$SeO_4{}^{2-}$, $SO_4{}^{2-}$	Transport actif secondaire : symport H^+/anion	(Rascio and Navari-Izzo, 2011; Jiang et al., 2021)
Déchargement du xylème			
YSL (OPT)	Fe^{2+}, Zn^{2+}, Cu^{2+}, Ni^{2+}, Mn^{2+}, Cd^{2+}	Transport actif secondaire : transport de complexes métal-ligand depuis le xylème	(Manara et al., 2020)
ZIP	Fe^{2+}, Zn^{2+}, Mn^{2+}, Cd^{2+}, Ni^{2+}	Transport actif secondaire : symport H^+/métal (entrée depuis xylème)	(Deng et al., 2007)
MATE	Fe^{2+}, Zn^{2+}, Cd^{2+}	Transport actif secondaire : efflux complexe métal-citrate depuis xylème	(Verbruggen et al., 2009)
NRAMP	Mn^{2+}, Zn^{2+}, Cu^{2+}, Fe^{2+}, Cd^{2+}, Ni^{2+}, Co^{2+}	Transport actif secondaire : antiport H^+/métal (remobilisation vacuole → cytoplasme)	(Zhang et al., 2020b)
Séquestration dans la vacuole (compartiment principal de stockage)			
CDF (MTP)	Zn^{2+}, Cd^{2+}, Co^{2+}, Ni^{2+}	Transport actif secondaire : antiport H^+/métal (influx dans vacuole)	(Sharma et al., 2016; Krämer et al., 2007)
HMA	Cu^{2+}, Zn^{2+}, Cd^{2+}	Transport actif primaire : ATPase P-type (influx dans vacuole)	(Craciun et al., 2006; Song et al., 2014)
ABC	Cd^{2+}, Pb^{2+}	Transport actif primaire : ATPase (efflux métal-complexé vers vacuole)	(Van De Mor et al., 2008; Song et al., 2014)
CaCA (CAX, MHX)	Cd^{2+}, Zn^{2+}, Mg^{2+}	Transport actif secondaire : antiport H^+/cation (influx dans vacuole)	(Rascio and Navari-Izzo, 2011; Elbaz et al., 2006)
MATE	Fe^{2+}, Zn^{2+}, Cd^{2+}, Ni^{2+}	Transport actif secondaire : efflux complexe métal-organique vers vacuole	(Shoji et al., 2009)
NRAMP	Fe^{2+}, Mn^{2+}, Zn^{2+}, Cd^{2+}	Transport actif secondaire : antiport H^+/métal (remobilisation vacuole → cytoplasme)	(Manara et al., 2020)
IREG	Fe^{2+}, Ni^{2+}, Co^{2+}, Zn^{2+}	Transport actif secondaire : efflux complexe vers vacuole	(González et al., 2024; Sytar et al., 2021)
Séquestration dans la paroi cellulaire (notamment partie aérienne)			
CDF	Zn^{2+}, Cd^{2+}, Co^{2+}	Transport et dépôt des métaux du cytoplasme vers la paroi cellulaire (mécanisme pas entièrement élucidé)	(Meyer et al., 2015; Kim et al., 2004)

Pourquoi la génétique des populations ?

L'individu n'est qu'un vaisseau temporaire qui détient pour une courte période de temps une petite partie du pool de gènes. [...] *C'est en fait la population dans sa totalité qui constitue l'incarnation temporaire et la manifestation visible du pool de gènes. C'est dans la population que les gènes s'organisent en combinaisons multiples. C'est là que se trouve le champ d'expérimentation de gènes nouveaux et de nouvelles combinaisons génétiques. L'interaction continue de ces gènes dans le pool procure un niveau d'intégration qui permet à la population d'agir en tant qu'unité majeur de l'évolution.* Mayr et al. (1974)

6 Mécanismes évolutifs : adaptation locale et plasticité

Les mécanismes physiologiques décrits jusqu'ici, qu'il s'agisse de la chélation, du transport vacuolaire, du stockage dans la paroi cellulaire, des réponses antioxydantes, ou plus généralement de l'hyperaccumulation, de l'exclusion ou de l'hypertolérance, illustrent la remarquable capacité des plantes à tolérer et survivre dans des environnements contaminés, grâce à la mobilisation de réponses cellulaires et métaboliques complexes. Cependant, ces réponses peuvent avoir des origines très différentes : traduisent-elles simplement une plasticité phénotypique temporaire ou reflètent-elles une véritable adaptation locale ? Cette distinction est cruciale pour comprendre pourquoi certaines populations végétales parviennent à s'implanter durablement dans des milieux métallifères extrêmes.

Pour y répondre, il est nécessaire de changer d'échelle d'analyse : passer du niveau cellulaire ou individuel à une vision populationnelle, inscrite dans le temps long. Les populations locales, par leur diversité génétique, constituent une source précieuse d'informations et représentent l'unité fondamentale de l'évolution (Mayr et al., 1974). En théorie, et en l'absence de sélection, elles se trouvent à l'équilibre de Hardy–Weinberg ; toute déviation par rapport à cet équilibre traduit l'action d'un ou plusieurs processus évolutifs, tels que la sélection naturelle, la dérive génétique, la mutation, le flux de gènes ou l'assortiment non aléatoire des individus. L'identification de ces processus constitue l'une des questions centrales de ma thèse.

La section suivante s'intéressera donc aux mécanismes évolutifs impliqués dans l'hypertolérance des plantes métallophytes. Elle s'appuiera sur l'analyse de la structuration génétique entre populations, afin de distinguer ce qui relève d'une adaptation locale durable de ce qui est une expression de plasticité phénotypique. Pour cela, je parlerais tout d'abord de la théorie de l'adaptation locale, puis des freins à la détection de cette dernière avant de détailler des exemples concrets en me basant sur la littérature.

6.1 Théorie générale de l'adaptation locale et de la plasticité phénotypique

6.1.1 Plasticité phénotypique et adaptation locale : définitions

Les sols contaminés ont suscité un vif intérêt chez les biologistes de l'évolution en raison des pressions de sélection extrêmement fortes qu'ils exercent sur les plantes, faisant de la tolérance aux métaux un exemple remarquable de microévolution en action (Antonovics et al., 1971). Face à un tel environnement contraignant, les organismes vivants ont généralement quatre issues possibles : l'extinction, la dispersion, l'acclimatation (via la plasticité phénotypique) ou l'adaptation évolutive. Dans le cas des plantes, qui sont sessiles, seul l'ajustement phénotypique et l'adaptation locale sont envisageables afin de maintenir les populations locales.

Ces deux mécanismes ont pour conséquence d'améliorer la *fitness* des individus, ce qui permet le maintien des populations. La *fitness* désigne le succès d'une unité biologique, allant de la cellule aux individus, aux populations jusqu'aux espèces, à survivre et à se reproduire. De manière généralement, en évolution elle est étudié au niveaux populationnelle grâce au nombre moyen de zygotes, donc de

descendants, produits au cours de la vie d'un individu. Grâce à elle, nous pouvons différencier l'adaptation locale de la plasticité phénotypique, ou comme Mayr peut l'expliquer, ceci nous permettra d'avoir des informations sur la *variation non génétique qui adapte l'individus* (plasticité), ou au contraire avoir des informations sur la *variation génétique qui adapte la population* (adaptation) (Mayr et al., 1974).

L'adaptation locale se produit lorsque des génotypes (des individus) ont une *fitness* plus grande dans leur propre environnement que d'autres génotypes (donc d'autres individus) venant d'un autre environnement. Ainsi, l'adaptation locale est la résultante de toutes les forces évolutives dont l'interaction génotype-environnement est une condition préalable afin de sélectionner les traits héritables favorables face aux pressions environnementales, biotiques ou abiotiques, locales. Elle se manifeste par un croisement des valeurs de *fitness* moyennes lorsqu'on évalue différentes populations dans leurs milieux d'origine respectifs (Kawecki and Ebert, 2004) (Figure 6.1 a et b).

La plasticité phénotypique, quant à elle, correspond à la capacité d'un même génotype à produire différents phénotypes en réponse à des conditions environnementales variées (Figure 6.1 c et d). Elle permet une réponse rapide, parfois réversible, à des changements environnementaux, mais confère souvent un avantage nettement moins pérenne que celui résultant de l'adaptation locale (Fox et al., 2019; Whitman and Agrawal, 2009). Ces traits ne sont donc pas fixés génétiquement, ce qui la différencie de l'adaptation locale.

Cependant, adaptation et plasticité ne sont pas deux mécanismes exclusifs et peuvent être en interaction (Anderson et al., 2013; Reger et al., 2018; Coates et al., 2025). Ainsi, l'adaptation locale peut être ralentie par la plasticité ou au contraire la promouvoir en permettant, par exemple, la subsistance des populations dans des conditions environnementales fluctuantes (à l'image des conditions de l'environnement alpin). En somme, que l'on considère la plasticité ou l'adaptation locale, ces processus permettent aux organismes de maximiser leur *fitness* dans des environnements contraignants, et conditionnent donc la persistance des populations dans ces-dits environnements.

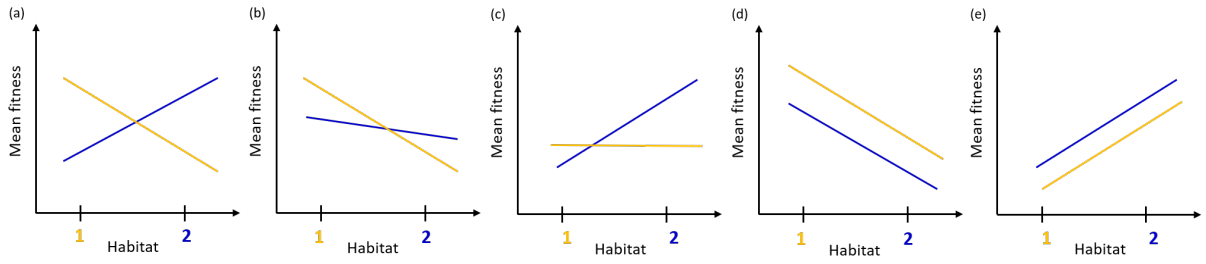


Figure 6.1 – Schéma théorique des patrons d'adaptation locale ou de plasticité selon les *fitness* moyennes de deux génotypes : génotype bleu et jaune. Les cas (a), (b) et (c) montrent clairement un croisement des droites de réaction suggérant une adaptation locale des populations à leurs environnement d'origine. Cependant seules les génotypes des cas (a) et (b) et le génotype bleu du cas (c) montrent une certaines plasticité en plus de l'adaptation locale ; le genotype jaune est localement adapté mais pas plastique. De plus, le cas (b) montre tout de même une diminution de la *fitness* des deux génotypes dans l'environnement 2 suggérant des conditions plus sélectives, mais également des génotypes plastiques : malgré cela, le génotype bleu reste meilleur dans cet environnement bleu que le jaune témoignant de son adaptation dans ces conditions. Les cas (d) et (e) témoignent d'une plasticité phénotypique : les droites de réactions sont parallèles, aucun génotype n'est mieux que l'autre dans un seul environnement, mais un seul semble mieux dans tous les environnements.

6.1.2 Moteurs et freins à l'adaptation locale : importance des forces évolutives et des échelles spatio-temporelles

L'adaptation locale constitue l'un des processus évolutifs les plus marquants dans la réponse des organismes à la variabilité environnementale, traduisant la capacité des populations à répondre aux conditions spécifiques de leur milieu. Cependant, l'adaptation locale dépend de plusieurs facteurs. Ainsi, nous pouvons déterminer les conditions qui peuvent favoriser l'adaptation locale, et celles qui la freinent (reviewer par Richardson et al. (2014); Kawecki and Ebert (2004); Leimu and Fischer (2008); Willi et al. (2006), et résumé sur la Figure 6.2).

L'adaptation locale est façonnée en premier lieu par la sélection naturelle, notamment son intensité et sa nature. Lorsqu'un environnement présente une forte hétérogénéité spatiale, il exerce des pressions sélectives divergentes entre les habitats, favorisant ainsi ce mécanisme dans chaque population. Cette hétérogénéité peut favoriser la sélection de stratégies de dispersion réduite, augmentant la probabilité d'adaptation locale via la limitation du flux de gènes qui serait, soit neutre soit maladaptatif [4]. Dans le premier cas, ce flux de gènes diluerait les gènes adaptatifs, et dans le second, en plus de le diluer, il maintiendrait des phénotypes sous-optimaux. Une forte distance géographique entre habitats, en réduisant le flux de gènes, peut d'autant plus renforcer cet effet.

Cependant, pour qu'une population puisse répondre à la sélection naturelle, une variabilité génétique suffisante est indispensable, ce qui nécessite forcément du temps mais également de l'espace afin d'avoir une taille de population suffisamment grande. Une population de grande taille établie dans un habitat donné depuis un grand nombre de générations favorise une forte diversité génétique car ces deux paramètres permettent non seulement à de nouvelles mutations de s'accumuler dans la population, mais surtout de limiter la perte de variabilité préexistante qu'entraîne la dérive génétique, ou l'effet fondateur. Les traits d'histoire de vie des espèces influencent également cette dynamique : les espèces à temps de génération court mais également capables d'autofécondation ou de reproduction clonale ont souvent une différenciation locale plus marquée, car elles limitent la dispersion génétique, favorisant ainsi des adaptations fines et rapides aux conditions locales.

À l'inverse, certains facteurs freinent l'adaptation locale. Un flux de gènes élevé en provenance de populations vivant dans des environnements différents homogénéise les génotypes (et peut également introduire des allèles mal adaptatifs comme décrit plus haut), contrecarrant l'effet de la sélection locale. De plus, les petites tailles de population réduisent la diversité génétique via la dérive, notamment à la suite de goulots d'étranglement démographique. Ces petites tailles de populations augmentent la consanguinité, ce qui peut exacerber la perte d'allèles adaptatifs, compromettant la capacité d'adaptation et ainsi induit une probabilité non nulle pour la population de subir un vortex d'extinction (Figure 6.2). Enfin, de

4. Mon travail de thèse s'intéresse principalement à l'adaptation et non à la maladaptation. Cependant, la maladaptation est un concept à ne pas oublier dans des études comme celle-ci. À ce sujet, une citation de Brady et al. (2019) a particulièrement retenu mon attention : "*Maladaptation is thus just as deserving a focus as adaptation* [...] *Although maladaptation is neither a new concept nor an unexpected outcome, it is often underemphasized relative to its complement, adaptation. Much like "Rubin's vase" — the illusion in which we tend to see a single image where two are present (i.e., a vase and two faces) — we biologists tend to see evolution in terms of its successes (adaptation) rather than its failings* [...]"

fortes variations environnementales, en détruisant une grande partie de la population, peuvent entraîner un effet fondateur ainsi qu'une dérive génétique, conduisant à l'extinction stochastique d'allèles pourtant bénéfiques dans certaines conditions — un phénomène d'autant plus marqué dans les petites populations.

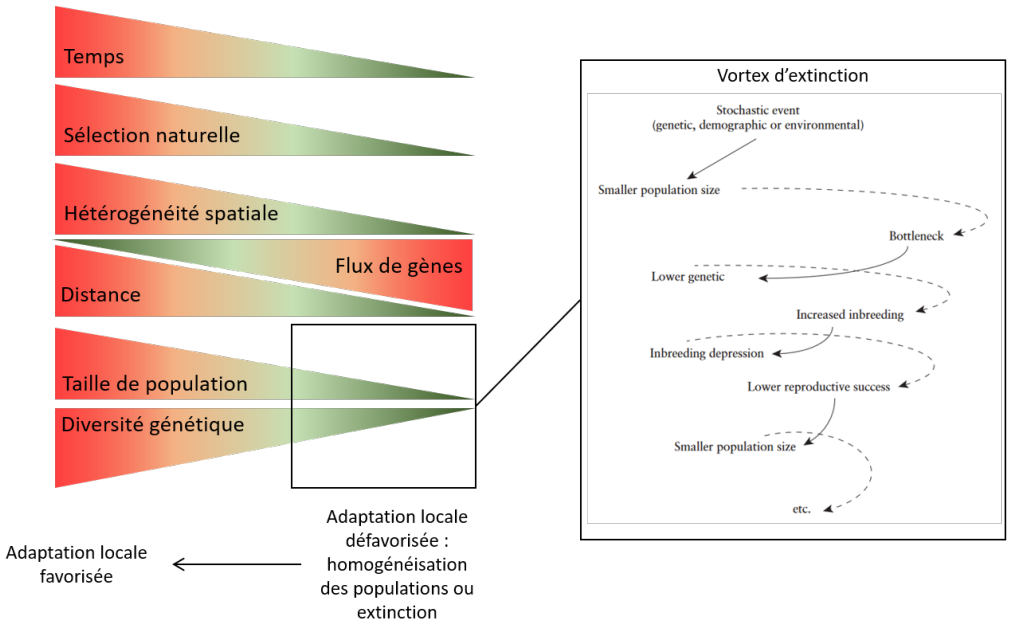


Figure 6.2 – Paramètres favorisant ou défavorisant les mécanismes d'adaptation locale et vortex d'extinction en contexte d'isolement génétique (Vortex d'extinction de Till-Bottraud and Gaudeul (2002))

La dynamique d'adaptation locale est par conséquent étroitement liée aux échelles spatio-temporelles. Cependant, la majorité des études s'y intéressant portent sur des échelles spatiales de plusieurs dizaines à centaines de kilomètres, ce qui dépasse fréquemment les capacités de dispersion des propagules (Richardson et al., 2014). Cette approche à large échelle peut donc occulter des phénomènes d'adaptation ayant lieu sur des échelles beaucoup plus fines. Pourtant, certains travaux, notamment sur les plantes métallophytes (Antonovics and Bradshaw, 1970; Antonovics, 2006), ont mis en évidence des cas d'adaptation locale à des échelles très réduites, de l'ordre de quelques dizaines de mètres, sur des gradients environnementaux abrupts. Richardson et al. (2014) ont ainsi souligné que l'adaptation microgéographique devenait moins probable lorsque les habitats sélectifs sont fortement isolés, car le flux de gènes en provenance de zones soumises à la même sélection sera réduit, limitant la diversité génétique possible dans de tels habitats et augmentant les risques de vortex d'extinction.

Dans les contextes miniers alpins toutes les conditions pour défavoriser l'adaptation locale sont réunies. En effet, les conditions d'isolement avec des petites populations sont réunies : les sols contaminés sont rares, couvrent de très petites surfaces, dispersés dans l'espace et leur origine est très récente à l'échelle évolutive. Kawecki et al. Kawecki and Ebert (2004) rappellent qu'un nombre élevé de générations est nécessaire pour permettre l'émergence d'adaptation locale, ce qui peut s'avérer limitant dans ces habitats colonisés récemment (depuis quelques dizaines à quelques centaines de générations selon les cycles de vie des espèces). S'adapter rapidement à des environnements extrêmes, récents et fragmentés constitue donc un véritable défi évolutif, encore peu documenté. Si une mutation nouvelle ou un allèle déjà présent

peuvent être sélectionnés dans un site isolé, le transfert du ou des allèles adaptatifs à d'autres populations voisines via un flux de gènes représente une autre voie possible de diffusion adaptative (Butlin and Faria, 2024).

Jusque là j'ai décrit toutes les circonstances qui empêcheraient l'adaptation locale d'apparaître, cependant l'adaptation locale peut prendre plusieurs formes. Ceci sera donc détaillé dans la partie suivante.

6.1.3 Neutralité conditionnelle et pléiotropie antagoniste : deux modèles d'adaptation locale

À partir de la mesure du *fitness* de différents génotypes dans des environnements alternatifs, nous pouvons mesurer l'existence ou non d'adaptation locale, à l'échelle du génome entier. Toutefois, cette observation ne renseigne pas directement sur l'architecture génétique sous-jacente liée à cette adaptation. Deux modèles théoriques principaux permettent d'expliquer l'adaptation locale : la pléiotropie antagoniste et la neutralité conditionnelle (Anderson et al., 2011).

La pléiotropie antagoniste se produit lorsqu'un même allèle est bénéfique dans un environnement mais néfaste dans un autre, entraînant une baisse de *fitness*. Ainsi, pour un locus qui code un caractère adaptatif, des allèles différents sont sélectionnés dans chaque habitat, ce qui permet de maintenir une certaine diversité au sein de l'espèce sous l'action de sélection disruptive (Figure 6.3 b).

Le second modèle est la neutralité conditionnelle, qui se produit lorsqu'un allèle est bénéfique dans un environnement mais que sa présence est neutre dans un autre : dans un environnement différent, les allèles auront une *fitness* équivalente (Figure 6.3 c et d).

Ces différents effets s'étudient généralement au niveau d'un *locus* et sont exclusifs l'un de l'autre : un gène induisant une pléiotropie antagoniste ne peut induire en même temps une neutralité sur le même gène. De plus, les preuves de pléiotropie antagoniste restent globalement rares, tandis que la neutralité conditionnelle semble être le modèle d'adaptation locale le plus fréquent (Colautti et al., 2012). À l'échelle du génotype global, ils peuvent coexister et interagir entre différents *loci* : il est alors possible d'observer des tendances de variation de la *fitness* entre environnements selon leurs effets. Toutefois, il est difficile d'attribuer précisément ces variations à ces mécanismes génétiques spécifiques sans une résolution génomique fine : l'adaptation est généralement polygénique avec des allèles ayant de petits effets et est rarement induite par peu d'allèles à fort effets (Wadgymar et al., 2022). Ainsi, même si nous ne pouvons pas identifier les gènes pléiotropes ou antagonistes, ces résultats nous permettent tout de même d'affirmer la présence ou non d'un coût à l'adaptation locale.

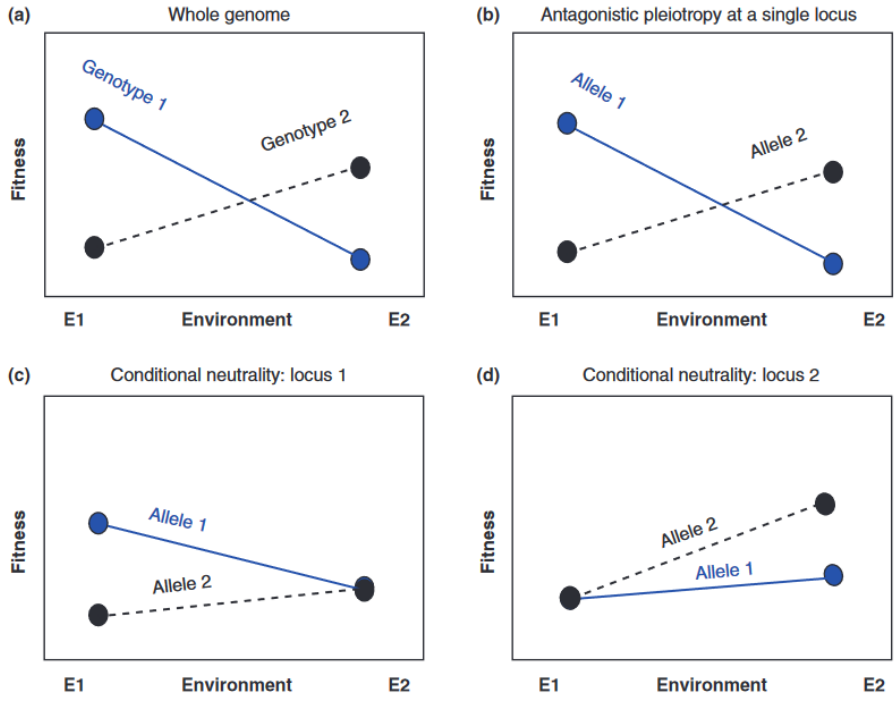


Figure 6.3 – Deux modèles théoriques d'adaptation locale : pléiotropie antagoniste et neutralité conditionnelle. (a) Le génotype 1 présente une *fitness* globale plus élevé dans l'environnement 1 par rapport à l'environnement 2, et inversement pour le génotype 2. (b) L'adaptation locale de ces deux génotypes peut se faire par le biais de pléiotropie antagoniste où l'allèle local confère une *fitness* avantageuse contrairement à l'allèle étrangé, et/ou (c et d) par le cas de neutralité conditionnelle à deux locus où à chaque locus un allèle confère une meilleure *fitness* dans un environnement mais pas dans un autre. Figure tirée de Anderson et al. (2011)

6.1.4 Allèles à fort et à faible effet

Jusqu'ici, nous avons abordé l'adaptation locale au niveau populationnel, en évoquant ses moteurs et freins ainsi que l'importance des interactions génotype-environnement, avec les effets pleiotropiques ou neutres entre les gènes. Cependant, l'architecture génétique sous-jacente à cette adaptation mérite une attention particulière, notamment la nature et la taille des effets des *loci* qui la composent.

L'adaptation locale est souvent considérée comme polygénique, c'est-à-dire impliquant de nombreux *loci*. Dans ce cadre, on distingue généralement deux types d'allèles selon leur impact phénotypique et adaptatif. D'une part, les allèles à grand effet, qui entraînent des variations phénotypiques importantes et souvent détectables à travers des approches de génomique quantitative telles que les QTL (quantitative trait loci) ou les GWAS (genome-wide association studies). Ces allèles peuvent jouer un rôle majeur dans la réponse adaptative rapide à une pression environnementale forte. D'autre part, les allèles à faible effet, qui individuellement ont un impact mineur mais s'accumulent souvent pour former une base polygénique d'adaptation plus complexe à comprendre et sont difficiles à détecter par ces méthodes de génétique quantitative.

Bien que certains travaux soulignent l'importance des *loci* à grands effets dans l'adaptation locale (Savolainen et al., 2013), la majorité des études tendent à montrer que cette adaptation repose sur une architecture polyallélique, caractérisée par une myriade d'allèles à faible effet (Yeaman, 2015; Tigano

and Friesen, 2016). Cette architecture génétique complexe reflète la nature multifactorielle des traits adaptatifs face à des environnements hétérogènes.

Un autre élément à considérer dans cette architecture est le déséquilibre de liaison (LD, *Linkage Desequilibrium*), c'est-à-dire la non-indépendance des allèles à différents *loci* du génome. Sous pression sélective, la sélection va éliminer une partie de la diversité génétique notamment via le LD. Le LD peut entraîner la co-sélection d'allèles proches physiquement sur un même chromosome, même si certains de ces allèles n'ont pas eux-mêmes d'effet adaptatif direct. Ainsi, un locus neutre peut apparaître sous sélection simplement parce qu'il est en LD avec un allèle véritablement avantageux. Ce phénomène complexifie la détection et l'interprétation des signaux de sélection dans les études génomiques (Savolainen et al., 2013; Willi et al., 2006). Le LD joue aussi un rôle évolutif important : il peut favoriser la co-inhérence de groupes d'allèles avantageux dans certains cas, formant des « super-gènes » favorisant une adaptation locale efficace. À l'inverse, il peut également maintenir des allèles délétères physiquement relié au gènes favorable par LD localisé, ce qui peut aussi freiner l'adaptation (Slatkin, 2008).

6.2 Freins à la détection de l'adaptation locale

Détecter l'adaptation locale reste un défi méthodologique majeur : même lorsqu'elle est détectée il est difficile d'exclure complètement la participation de la plasticité. Inversement, il est souvent difficile de dire si une différence de traits a une base génétique ou si elle est seulement due à l'environnement et ainsi à la plasticité.

Afin de démêler cela, plusieurs approches complémentaires existent, chacune avec ses limites. L'une des plus courantes repose sur l'analyse des données génétiques issues de techniques de séquençage à haut débit qui permettent d'évaluer la différenciation génétique entre populations, et ce à de nombreux *loci* du génome. Cette différenciation permet d'identifier les régions du génome fortement différenciées, ce qui est un marqueur de sélection : sans sélection, les génomes n'ont pas de raisons d'être différenciés entre des populations très proches. La sélection naturelle laisse des empreintes dans le génome, que ce soit sur des régions codantes avec des fonctions importantes pour la gestion d'un stress par exemple, mais aussi sur des régions neutres situées à proximité des gènes d'intérêt qui sont liés par LD : la sélection augmente la différenciation génétique entre populations et réduit la variabilité au sein de chaque population (Frérot et al., 2018; Jiménez-Ambriz et al., 2007; Mengoni et al., 2001; Vekemans and Lefèbvre, 1997; Koch et al., 1998). Cependant, cette détection dépend fortement de la taille de l'effet du gène : si un gène à un fort effet il sera facilement détectable, mais si l'adaptation se base sur plusieurs gènes à faible effets, la détection sera plus difficile, voir impossible à démêler dans certains cas.

Néanmoins, ces signaux peuvent être confondus avec ceux produits par d'autres processus évolutifs, notamment la dérive génétique dans chaque population, la limitation du flux de gènes entre populations pour des raisons différentes que l'adaptation locale, ou liés à des effets démographiques neutres tels qu'un effet fondateur lié à un goulot d'étranglement. Ces mécanismes augmentent donc les différenciations génétiques entre les populations sans pour autant signifier une adaptation locale. Cela est particulièrement

vrai pour les populations métallophytes, souvent issues de petits effectifs fondateurs et sujettes à une forte dérive, ce qui peut mimer des signatures d'adaptation locale sans en être la cause (Kioukis et al., 2020). Par ailleurs, une forte dépression de consanguinité dans les petites populations peut masquer les bénéfices attendus de l'adaptation locale (Leimu and Fischer, 2008).

Afin de détecter ces signaux, différentes méthodes existent. La première consiste à détecter des signatures de sélection le long du génome au travers de la différenciation de variant (SNPs ; *single nuclear polymorphism*). Pour cela les SNPs les plus différencié identifiés grâce aux valeurs de FST peuvent indiquer les régions génomiques sous sélection (Nosil, 2012). Ces SNPs peuvent être à l'intérieur d'un gène pertinent pour la tolérance aux polluants, ou au contraire être à côté mais être liés à ce dernier par déséquilibre de liaison. Cette méthode nécessite alors l'annotation d'un génome de référence (à l'image du génome de *Arabidopsis thaliana*) afin d'avoir des indications quant aux rôles de ces gènes.

D'autres méthodes utilisent également ces SNPs afin de les corréler avec des données environnementales, ou des données phénotypiques et génomiques (Figure 6.4 a). Nous pouvons ainsi citer les méthodes *Genotype-environment association* (GEA) qui permettent de corréler les paramètres environnementaux à la fréquence allélique de SNPs potentiellement sous sélection. D'autres méthodes nécessitent des séries temporelles ou spatiales de données génomiques afin d'identifier les allèles réellement fixés au cours du temps, ou sur un gradient environnemental. Cependant, ces méthodes ne permettent pas d'estimer vraiment les valeurs de *fitness* des populations : pour cela, des méthodes expérimentales sont nécessaires.

Face à ces limites, des expériences de jardin commun ou de transplantation réciproque restent des méthodes de référence pour tester empiriquement l'adaptation locale, en comparant les performances de populations dans différents environnements contrôlés ou l'on croise les conditions entre génotype et environnement (GxE)(Kawecki and Ebert, 2004; Anderson and Geber, 2010; de Villemereuil et al., 2022; Vergeer and Kunin, 2013; Honjo and Kudoh, 2019; Kioukis et al., 2020). Le jardin commun est souvent utilisé afin de supprimer les variations environnementales entre les populations et ainsi évaluer la proportion de variance génétique adaptative entre les populations (de Villemereuil et al., 2022) (Figure 6.4 b). Pour cela, les individus sont mis en croissance en laboratoire dans des conditions contrôlées qui sont identiques pour les différents génotypes. Pour ce qui est de la transplantation réciproque, idéalement, les génotypes locaux sont déplacés dans d'autres environnements afin d'évaluer leur fitness. Mais cela reste difficile à faire *in situ* et peut être problématique selon les espèces étudiées. Un compromis entre les deux méthodes est la transplantation réciproque en conditions semi-contrôlées qui permet de saisir les réponses des génotypes à une ou quelques variables environnementales qui varient entre les environnements d'intérêt, tout en maintenant les autres variables environnementales constantes entre traitements (Figure 6.4 c). Cette dernière méthode à été utilisé dans le chapitre 2 de ma thèse afin de croiser les conditions entre les génotypes et l'environnement miniers ou non.

Ce type d'approche permet de mieux distinguer les effets de la sélection naturelle des simples effets de structure génétique.

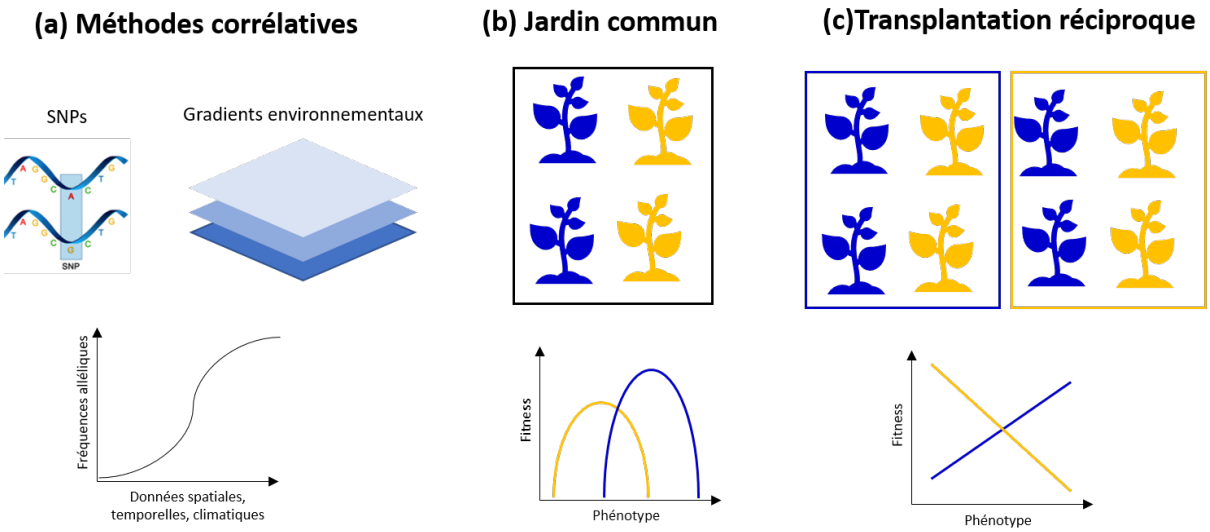


Figure 6.4 – Méthodologie de détection d'adaptation locale. Différentes méthodes sont utilisées afin de détecter l'adaptation locale à l'image des méthodes corrélatives (a) qui permettent de corrélé la différenciation génétique selon les paramètres environnementaux, spatiales ou temporelles. (b) le jardin commun permet d'identifier les paramètres phénotypiques fixe selon les génomes en supprimant les variables environnementales. (c) Les transplantations réciproques permettent d'estimer la *fitness* des génotype et ainsi identifier les paramètres phénotypiques génétique ou plastiques.

6.3 Cas concrets : adaptation en milieux métallifères naturels et anthropogènes

Après avoir exploré les principaux processus évolutifs qui favorisent ou non l'adaptation locale, il est désormais pertinent de s'intéresser à des cas concrets et de voir comment se manifeste cette adaptation locale. Pour cela, les sols de serpentines ainsi que les sols miniers sont de parfaits exemples de laboratoires à ciel ouvert : ces sites métallicoles présents partout sur la Terre représentent des systèmes modèles idéaux.

6.3.1 Sols de serpentines

Les adaptations en milieu métallicole sont relativement fréquentes et fortement documentées. C'est le cas des adaptations aux sols de serpentines, dont les caractéristiques ont été décrites en section 3. Ces sols possèdent un fort taux d'endémisme, ce qui témoigne d'une forte pression de sélection en action sur de nombreuses espèces végétales (Anacker, 2014). Sur ces sols naturels, beaucoup de chercheurs se sont penchés sur les facteurs permettant l'adaptation et menant parfois jusqu'à la spéciation.

Ainsi, plusieurs études ont démontré et analysé l'adaptation locale dans ces milieux de serpentine au niveau européen ou mondial, avec *Arabidopsis lyrata* en Europe, où un transporteur membranaire impliqué dans la tolérance à la serpentine a été identifié comme étant sous sélection locale (Turner et al., 2010). En Californie, les travaux sur *Streptanthus glandulosus* ont révélé l'existence de différents écotypes spécialisés aux sols de serpentines, démontrant une divergence adaptative marquée grâce à une manipulation de jardin commun (Kruckeberg, 1951). De même, *Achillea millefolium* a montré au travers d'une manipulation de jardin commun une adaptation à ces sols, expliquée par des mécanismes de translocation

du calcium (O'Dell and Claassen, 2006). De même chez *Helianthus exilis*, une réduction du flux génétique entre populations serpentine et non-serpentine a été observée, suggérant une barrière adaptative expliquant les fortes différences de survie lors des croisements GxE (Sambatti and Rice, 2006). Pour *Collinsia sparsiflora*, une adaptation locale soutenue par un ensemble de gènes en sélection convergente a été décrit grâce à des données génomiques mais aussi à un croisement GxE (Wright and Stanton, 2007). En revanche, d'autres études ont utilisé des approches uniquement génomiques afin d'identifier les zones sous sélection divergente : chez *Silene vulgaris*, plusieurs allèles à grand effet sont soumis à la sélection dans les habitats de serpentine (Bratteler et al., 2006). Chez *Arabidopsis arenosa*, une adaptation polygénique et redondante, caractéristique d'une adaptation locale complexe a été décrite (Konečná et al., 2022). Et enfin, chez *Mimulus guttatus* c'est un QTL lié à une GST, associé à la tolérance aux ETMs qui a été détecté (Selby et al., 2014).

Dans tous ces exemples, seul l'exemple de *Streptanthus glandulosus* démontre d'une pléiotropie antagoniste avec des génotypes des sols de serpentine tolérants mais moins compétitifs en sol non-serpentine (Kruckeberg, 1951), et inversement, alors que les exemples d'*Helianthus exilis*, d'*Achillea millefolium* ou *Collinsia sparsiflora* semblent plutôt démontrer d'une neutralité conditionnelle avec un avantage net des génotypes des sols de serpentine, mais très peu de différences sur les sols non-serpentiniques (Sambatti and Rice, 2006; O'Dell and Claassen, 2006; Wright and Stanton, 2007).

Ce processus de sélection divergente peut *in fine* permettre la création d'espèces : si deux populations s'adaptent à des habitats différents, leurs hybrides éventuels auront une *fitness* plus mauvaise que chacun de leurs parents dans les deux habitats, ce qui constitue une forme d'isolement reproductif. Ce phénomène porte le nom de *spéciation écologique* (Nosil, 2012) et a largement été étudié chez la flore des serpentines (Anacker, 2014; Kay et al., 2018). Ceci a permis de mettre en lumière les principaux mécanismes de divergence, grâce à une déplétion des hybrides entre flores métallicoles et non-métallicoles (Moyle et al., 2012; Wright et al., 2013), ou encore via un décalage phénologique extrême entre ces populations (Sakaguchi et al., 2019; Sianta and Kay, 2021), ce qui contribue à réduire le flux de gènes entre elles.

6.3.2 Sols miniers

Les milieux métallicoles anthropisés couvrent des surfaces beaucoup plus faibles, induisant une très faible taille de population et sont en place depuis nettement moins longtemps que les sols de serpentines, ce qui défavorise l'adaptation locale.

Les milieux contaminés créent souvent des gradients écologiques marqués, favorisant une différenciation rapide entre populations présentes sur des sites pollués et non pollués, ce qui en fait des modèles privilégiés pour l'étude de la microévolution que ce soit au niveau intraspécifique avec de petites populations ou temporelle sur de courtes périodes. Par exemple, de manière pionnière, Antonovics and Bradshaw (1970) ont observé des différences marquées entre des populations minières ou sauvages d'*Anthoxanthum odoratum* à la suite d'une expérience de jardin commun, illustrant une forte sélection. Des cas d'évolution rapide et parallèle chez *Silene uniflora* ou encore de *Mimmulus guttatus* sur des sites de cuivre ont été

démontrés, avec ou sans jardin commun, (Papadopulos et al., 2021; Christie and MacNair, 1984). Dans le cas de *Mimulus guttatus*, il a même été montré qu'un isolement post-reproductif au travers d'une dépression des hybrides était présent, suggérant une divergence avancée. D'autres travaux ont mis en évidence des adaptations au cuivre, au nickel ou au zinc sur les sites miniers, de manière parallèle ou non (Gregory and Bradshaw, 1965; Babst-Kostecka et al., 2018; Schat et al., 1996; Tilstone and Macnair, 1997), avec dans certains cas l'identification de QTL impliqués dans la tolérance aux ETMs (Pauwels et al., 2008; Karam et al., 2019).

Dans ces exemple, trois décrivent des cas de pléiotropie antagoniste (Antonovics and Bradshaw, 1970; Christie and MacNair, 1984; Gregory and Bradshaw, 1965), avec des signes de coûts lorsque les populations d'origine minière sont en dehors de ces environnements.

6.3.3 Milieux métallifères en zone alpine

L'adaptation à des sols métallifères naturels et anthropogènes a donc été documentée à plusieurs reprises. Cependant, la plupart de ces études ont été menées sur des sites industriels de plaine (au niveau des Alpes ou non) dont les dimensions sont importantes. Qu'en est-il des mines présentes dans l'étage alpin, avec des communautés de plantes alpines, qui occupaient le plus souvent des surfaces réduites (parfois inférieures à la taille d'un terrain de football !) ? Ces zones induisent une hétérogénéité extrême au niveau des sols sur une faible surface, ce qui limite la taille des populations végétales qui peuvent y vivre et éventuellement s'y adapter.

À ce jour, aucun élément de la littérature ne permet de répondre précisément à cette question au niveau de l'étage alpin. Toutefois, ce milieu présente plusieurs caractéristiques susceptibles d'accentuer la sensibilité des populations végétales à un stress supplémentaire. D'une part, ces milieux abritent des populations souvent petites, isolées et fragmentées, ce qui limite le flux de gènes (Stöcklin et al., 2009; Alvarez et al., 2009; Parisod, 2022; Rogivue et al., 2024). D'autre part, les conditions environnementales y sont déjà particulièrement extrêmes, ce qui implique que l'ajout d'un stress supplémentaire pourrait facilement dépasser les seuils de tolérance des plantes. Enfin, les sols alpins sont souvent peu développés, pauvres en matière organique, et donc moins capables de tamponner la présence de polluants, ce qui pourrait accroître leur impact sur la végétation. Ces éléments suggèrent que les effets d'une contamination pourraient y être particulièrement marqués, et différents de ceux observés en plaine (Chapin et al., 1995).

7 Problématique

Les Alpes françaises possèdent une longue histoire minière qui s'est intensifiée au cours des 2 500 dernières années. Aujourd'hui, ces mines sont à l'abandon, certaines sont même oubliées. L'héritage de cette histoire minière se traduit par de grands volumes de déchets soumis aux intempéries, constituant une source probable de contamination des sols, des eaux et des organismes vivants en ETMs et HAPs. En France, parmi les milliers de mines abandonnées, la gestion post-minière ne concerne que quelques sites prioritaires, de sorte que les impacts environnementaux et les dangers potentiels ne sont pas encore évalués pour la majorité des sites, en particulier dans les environnements alpins sensibles.

Ainsi, de nombreuses questions se posent quant aux risques que causent ces contaminants sur leur environnement, mais aussi sur les organismes vivants. Lors de l'altération des déchets miniers, quels sont les processus physico-chimiques ou mécaniques qui favorisent le relargage de contaminants bioaccessibles et toxiques pour les organismes vivants ? Une fois que l'on connaîtra cette contamination et ces transferts, nous pourrons nous poser la question des différents impacts phytotoxiques. Il est donc nécessaire de déterminer les traits fonctionnels phénotypiques des espèces végétales alpines associés à une sensibilité. Cela sera l'objet du premier chapitre de ma thèse, qui a pour but d'établir une méthodologie utilisable en condition de terrain. Pour cela, *Arabidopsis thaliana*, une espèce modèle sensible, sera utilisée dans un premier temps pour identifier des biomarqueurs et les traits fonctionnels de la sensibilité aux contaminants miniers. Les plantes seront cultivées sur un gradient de contamination d'un ancien site minier, Peisey-Nancroix, avant d'être appliquées sur des espèces végétales sauvages *in situ*. Ce volet exploratoire constituera le premier chapitre de la thèse et servira à établir une méthodologie pour le chapitre 2.

Dans un second temps, je me focaliserai sur une espèce alpine tolérante aux contaminants, *Cardamine resedifolia*, dont les caractéristiques seront développées dans la section introduction du chapitre 2 (1). Afin de comprendre les caractéristiques environnementales auxquelles elle est soumise, une caractérisation fine de son exposome sera faite (section 2). Pour cela, six sites miniers alpins ont été sélectionnés selon trois types d'exploitation (cuivre, plomb-argent, charbon ; Figure 1).

Dans un troisième temps, les mécanismes physiologiques lui conférant cette tolérance seront étudiés. L'objectif sera d'identifier les voies physiologiques et moléculaires impliquées dans la tolérance, au travers des approches combinées de transcriptomique, métabolomique, et d'une caractérisation des traits fonctionnels fine basée sur les biomarqueurs définis précédemment lors du chapitre 1. Ces données -omiques étudié en condition de terrain nous permettront alors de déterminer les intermédiaires fonctionnels et physiologiques pour déterminer les mécanismes de tolérance. Il sera alors possible de déterminer si ces mécanismes sont similaires à ceux décrits dans d'autres milieux contaminés, mais aussi s'ils varient selon les types de polluants présents dans les sols.

Après avoir mis en évidence les mécanismes physiologiques de la tolérance et compte tenu des contraintes spécifiques aux environnements alpins miniers - telles que la petite taille des populations, la rareté et l'isolement des habitats, la brièveté des temps de divergence entre populations métallophytes et non-métallophytes, et les conditions abiotiques extrêmes - une étude sera menée sur l'existence d'une

adaptation locale ou d'une plasticité phénotypique. De plus, l'origine évolutive de la tolérance sera élucidée : cette dernière aura-t-elle résulté d'un événement unique, ou bien de processus de parallélisme évolutif, survenus indépendamment dans différentes populations ? Il sera ensuite recherché si des signatures de sélection sur des gènes associés à la contamination sont observées chez certaines populations tolérantes, et, le cas échéant, si des types similaires de mécanismes sont impliqués. Pour cela, nous combinerons des analyses de génotypage à haut débit (ddRADseq) avec des expériences de transplantation réciproque entre sites contaminés et non contaminés : cela constituera mon chapitre 4.

Toutes ces étapes sont résumées dans la Figure 7.1

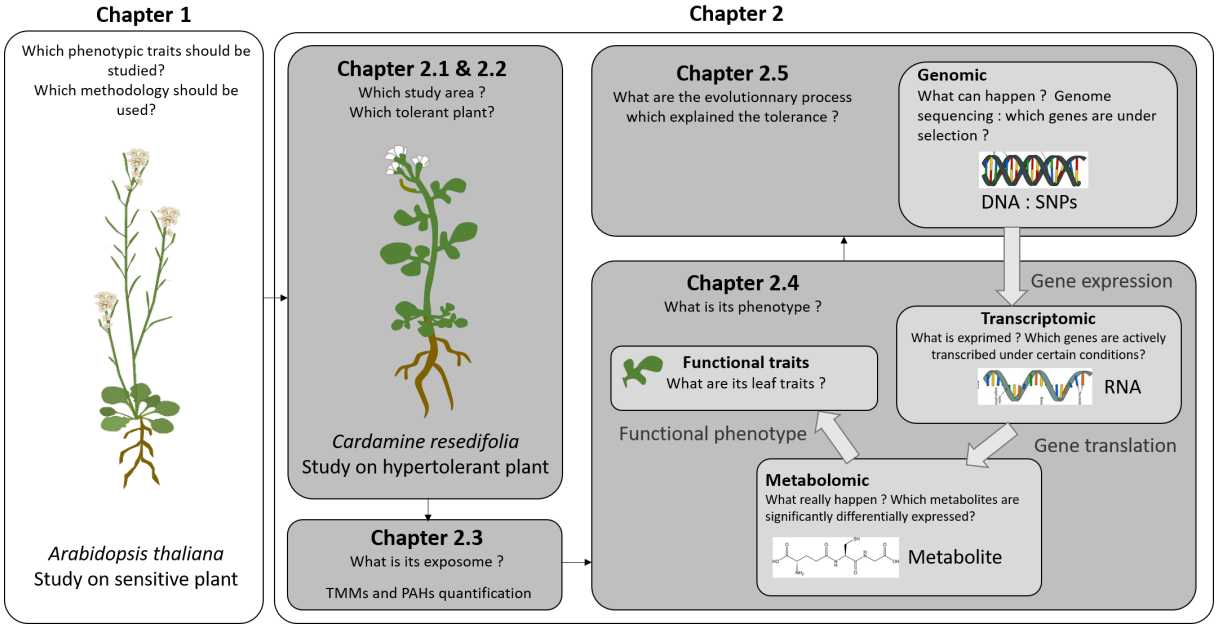


Figure 7.1 – Résumé schématique des étapes de la thèse : de *Arabidopsis thaliana*, plante sensible, à *Cardamine resedifolia*, plante hypertolérante

Chapitre I

Écophysiologie de plantes sensibles exposées aux déchets miniers, mise au point d'une méthodologie adaptée aux conditions de terrain sur le site de Peisey-Nancroix



Bâtiment de l'Ecole des Mines de Peisey-Nancroix. Photo : M. S. DEVILLE-CAVELLIN

1 Avant-propos

Le travail présenté dans ce chapitre est un travail qui s'inscrit dans une réflexion large menée dans le cadre de ma thèse sur les impacts écotoxicologiques des contaminations liées à des activités minières en milieu alpin. Ce travail nous permettra de caractériser les phénotypes de tolérance et de sensibilité face à des mélanges complexes de contaminants d'origine minière. Pour cela, le site de Peisey-Nancroix a été retenu pour son intérêt méthodologique (voir ci-dessous), historique et écologique, et constitue une étude de cas essentielle pour l'élaboration des approches expérimentales développées dans le chapitre II. Ce site nous permettra ainsi de caractériser les phénotypes de tolérance ou de sensibilité en conditions naturelles d'espèces locales exposées à des mélanges complexes de contaminants qui caractérisent les sites miniers.

2 Introduction

2.1 Présentation de la mine de Peisey-Nancroix

Parmi les nombreuses mines qui ont été en activité dans les Alpes, plus aucune n'est encore active aujourd'hui (Rossi and Gasquet, 2014). Certains de ces sites ont largement contribué à la richesse des départements des Alpes, à l'image de la mine de Pomb-Argentifère (Pb-Ag) de Peisey-Nancroix, située en Savoie dans la vallée de la Tarentaise, à environ 1550 m d'altitude. Cette mine a été exploitée de manière artisanale à partir de 1644, avant de devenir pré-industrielle à partir de 1734. En 1802, ce site, surnommé "les Monts d'Argent", devient le siège officiel de l'École des Mines jusqu'en 1815, année où l'école est rapatriée à Paris lorsque la Savoie est rendue à la Maison de Savoie. Le filon est alors exploité jusqu'en 1866 par cette dernière, avant de fermer définitivement en raison de sa difficulté d'accès ainsi qu'en raison de nombreuses inondations des galeries. Au total, cette mine a permis l'extraction de 21 500 t de Pb et 52 t d'Ag, dont une partie a sûrement été utilisée pour la confection de cloches et de clochettes dans la fonderie Merendon située dans le chef-lieu de la commune (Hudry, 1973).

Ce site possède plusieurs avantages pour l'élaboration d'une méthodologie adaptée à l'analyse en milieu alpin, et ce pour plusieurs raisons :

(i) Premièrement, toutes les étapes du cycle minier allant de l'extraction jusqu'à l'étape de fonte du minerai, ont été présentes sur le site, sur une surface inférieure à 1 km² (Figure 2.1), induisant une dispersion variée de la contamination, au travers de fumées pyrométallurgiques ou encore via les déchets miniers qui sont restés sur place. La contamination actuelle résulte donc du croisement de toutes ces voies de dispersion (voir introduction générale, Figure 2.4).

(ii) Deuxièmement, le site est abandonné depuis environ 150 ans, ce qui permet d'évaluer l'impact de la contamination sur du long terme. Cette situation reflète les conditions de nombreuses anciennes mines présentes dans les Alpes. Par ailleurs, le site a connu peu de perturbations anthropiques depuis sa fermeture, hormis des pratiques extensives telles que la fauche, le pastoralisme et une zone d'accrobranche en été, ainsi qu'une piste de ski de fond en hiver.

(iii) Troisièmement, le site est très facile d'accès en voiture, sans aucune marche d'approche. Cette accessibilité nous a permis de transporter facilement du matériel lourd et encombrant à tester *in situ*, ce qui est essentiel dans notre cas pour l'élaboration du protocole expérimental du Chapitre II de ma thèse.

(iv) Enfin, ses caractéristiques physico-chimiques ont été largement étudiées dans le cadre d'une thèse menée par Floriane Guillevic (Guillevic et al., 2023a,b), ce qui nous permet de nous focaliser sur l'impact d'une telle contamination sur la biosphère. Ces études nous ont permis d'avoir des données sur l'origine et les transferts des contaminants Éléments Traces Métalliques et Métalloïdes (ETMs), la qualité physico-chimique des sols et les fractions mobiles du Plomb (Pb), qui sera utilisé comme proxy de la mobilité des ETMs.

Les différentes recherches menées sur ce site ont mis en évidence une contamination persistante en Pb, à la fois localement, avec un gradient de concentration le long du site (Figure 2.1), mais également à plusieurs kilomètres des sources d'émission. Les retombées atmosphériques issues des fumées pyrométallurgiques liées aux activités minières de Peisey-Nancroix ont ainsi disséminé un cocktail de contaminants métalliques sur des distances significatives, y compris en amont du site de traitement. Une fois déposés via les dépôts atmosphériques, ces éléments ont pu contaminer durablement les sols en surface comme en profondeur. Cette dispersion a exposé des zones alpines et des bassins versants à une contamination encore susceptible d'être remobilisée aujourd'hui via les mécanismes d'érosion naturelle. Cette érosion va influencer la distribution actuelle de ces contaminants, qui va dépendre en grande partie des caractéristiques topographiques (Guillevic et al., 2023a). Le Pb, en raison de sa forte concentration et de sa signature isotopique, a été utilisé comme traceur principal de la contamination, permettant d'estimer indirectement la présence d'autres éléments émis conjointement lors de l'exploitation. Ainsi, le site de Peisey-Nancroix constitue un véritable site modèle pour l'étude des impacts à long terme des contaminants complexes en mélange tels que les ETMs dans les environnements montagnards et alpins.

Cependant, l'impact de cette contamination sur la végétation locale, qui constitue le premier maillon de la chaîne trophique, n'a pas encore été étudié. Une telle pollution environnementale, constituant un cocktail de plusieurs ETMs issus de différentes voies de dispersion, est susceptible d'avoir des effets phytotoxiques marqués. Maintenant que la contamination du site a été démontrée et caractérisée, il est essentiel de s'intéresser à ses conséquences sur la végétation : tel sera l'objectif de ce chapitre. Il permettra également d'identifier des marqueurs fonctionnels en réponse à la contamination pertinents chez des plantes sensibles.

2.2 Objectifs et méthodologie

Le travail de Floriane Guillevic a mis en évidence une contamination variée, toujours très présente sur le site, ainsi qu'une forte mobilité des ETMs, c'est-à-dire leur capacité à se déplacer dans le sol (des synonymes tels que "bioaccessibilité" ou "biodisponibilité externe" sont retrouvés dans la littérature (Kim et al., 2015b)). Cette mobilité est largement influencée par la spéciation chimique des ETMs et les ca-

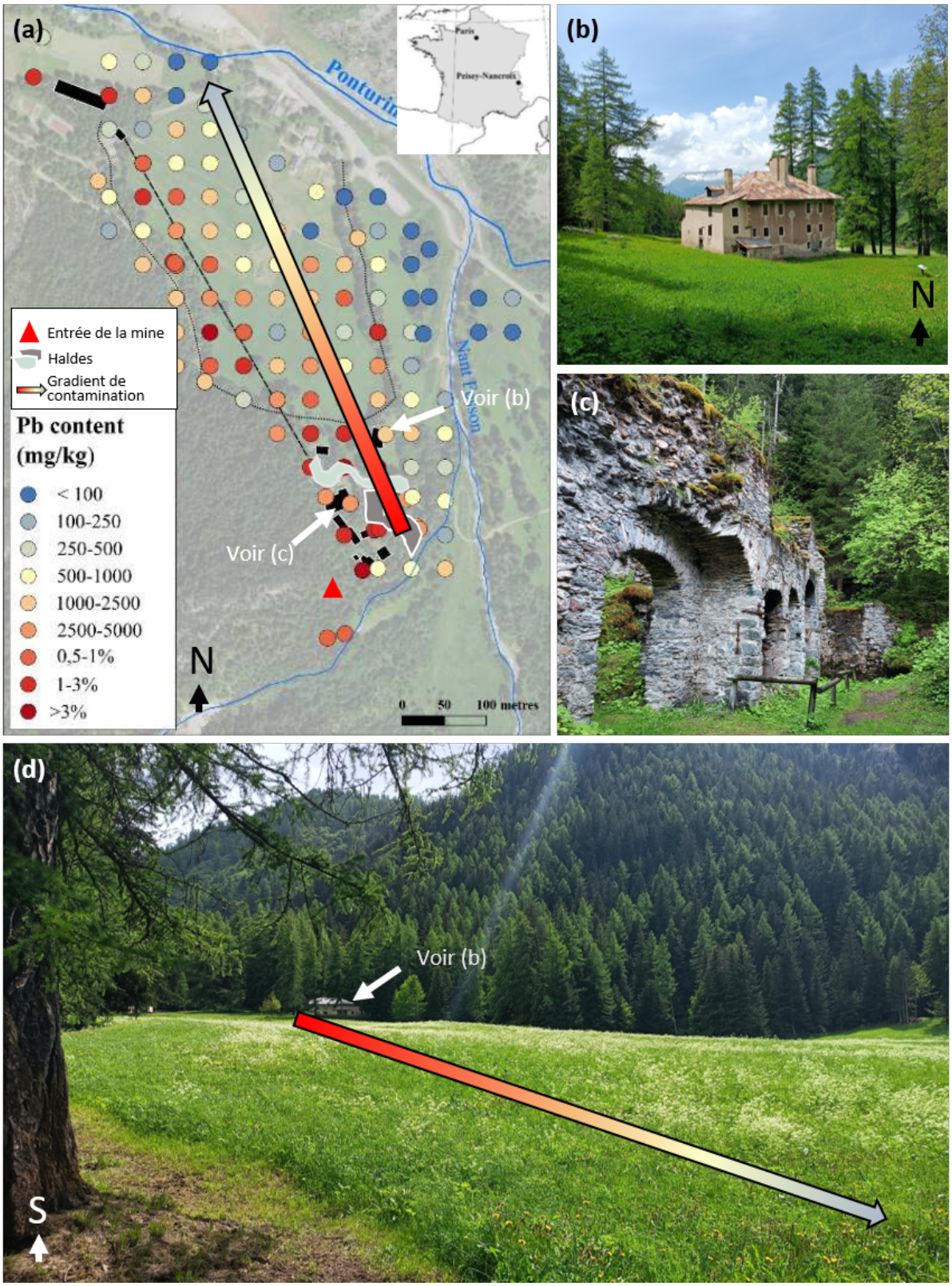


Figure 2.1 – Localisation et caractéristiques du site minier de Pb-Ag de Peisey-Nancroix. (a) Gradient de contamination en Pb total à partir de la zone d'extraction/transformation des minerais. Les haldes sont représentées en gris clair et foncé, et l'entrée de la mine est indiquée par un triangle rouge. Le gradient de contamination principal traverse la prairie du sud-est au nord-ouest (modifié d'après Guillevic et al. (2023b,a)). (b) Bâtiment de l'École des Mines, situé non loin du site d'extraction minier. (c) Vestige de la fonderie de Peisey-Nancroix. (d) Zone d'échantillonnage (prairie ; 50m de dénivelé positif entre le bas et le haut de la prairie) ; le gradient de contamination y est représenté par une flèche dont le dégradé de couleurs est illustré sur (a). Photos : (b), (c), (d) M. S. DEVILLE-CAVELLIN

ractéristiques physico-chimiques du sol (Guillevic et al., 2023a,b). Un fort gradient de concentration a également été observé sur le site, confirmant la présence d'ETMs au contact direct de la biosphère. Toutefois, la fraction biodisponible des ETMs n'est estimée qu'à partir de leur fraction mobile, ce qui constitue une hypothèse forte (Baraud and Leleyter, 2012). En effet, mobilité ne signifie pas nécessairement biodisponibilité. La mesure des concentrations d'ETMs dans les sols reste souvent coûteuse, complexe à mettre en œuvre surtout lorsqu'on cherche à estimer cette fraction mobile (Guillevic et al., 2023a), sans pour autant être sûr que ceci reflètera la biodisponibilité des éléments.

À l'inverse, leurs effets sur la biosphère peuvent parfois être plus simples et plus efficaces à évaluer au travers d'indices nommés "biomarqueurs". Les biomarqueurs sont définis comme *des variations au niveau moléculaire, biochimique et/ou cellulaire induites par l'exposition à un ou plusieurs polluants chimiques, et pouvant être mesurées dans les tissus et fluides biologiques* (Depledge et al., 1995). Ces biomarqueurs peuvent être mesurés sur des individus *in situ* ce qui permet de prendre en compte les effets croisés des contaminants, ainsi que les caractéristiques mêmes du site, impossibles à reproduire en mésocosmes. Ces biomarqueurs permettent de visualiser plus facilement les impacts croisés des cocktails de contamination qui sont eux-mêmes difficilement mesurables. Les micro-organismes du sol y sont particulièrement sensibles, tout comme les plantes, surtout lorsque les concentrations atteignent des niveaux inhabituellement élevés comme dans cette étude, ce qui permet d'estimer la contamination. Cependant, les biomarqueurs mesurés doivent être pertinents et doivent répondre à la contamination ciblée : ainsi, je chercherai des outils permettant d'évaluer l'impact d'exposition à long terme sur les organismes locaux.

Dans cet objectif d'étude, le site de Peisey-Nancroix a été sélectionné comme site modèle notamment à cause de la qualité du gradient de contamination (mélange de métaux et métalloïdes représenté par l'indice PLI-Pollution Load Index) et de la chronologie de l'exposition (Etape 0, Figure 2.2). Dans une première approche, nous avons étudié l'impact des ETMs sur la microflore du sol et sur une plante modèle sensible, *Arabidopsis thaliana*, en conditions contrôlées *ex-situ*. L'évaluation de la biodisponibilité des ETMs a été déterminée grâce à la mesure de la contamination des différents tissus (représentée par l'indice intégratif Metal Pollution Index (MPI) (Singh et al., 2010)-Metal Pollution Index). L'impact des ETMs a été étudié au travers de plusieurs traits biologiques comme les activités enzymatiques microbiennes du sol (Total Enzyme activity Index (TEI) ; traits considérés comme bio-indicateurs des impacts récents de la pollution des sols) et les traits végétaux phénologiques, phénotypiques et fonctionnels (série de marqueurs intégrés en un seul indice : l'Integrated Biomarker Response (IBR), Etape 0 & 1 Figure 2.2).

Ces bioessais *ex situ* ont permis de sélectionner les biomarqueurs les plus pertinents et les moins invasifs. Ces derniers ont été testés sur le site de Peisey-Nancroix afin de valider leur utilisation en conditions environnementales plus complexes et difficiles d'accès. Ainsi, les activités enzymatiques microbiennes du sol et les traits végétaux sur différentes espèces végétales présentes le long du gradient de contamination ont été mesurés. Les espèces végétales sélectionnées sont déjà décrites comme des espèces (ou *a minima* des genres) bio-indicatrices à savoir : *Poa pratensis* (Poaceae) (Boshoff et al., 2014; Salinitro et al., 2019), *Taraxacum officinale* (Asteraceae) (Djingova et al., 1993; Keane et al., 2005; Mihaylova et al.,

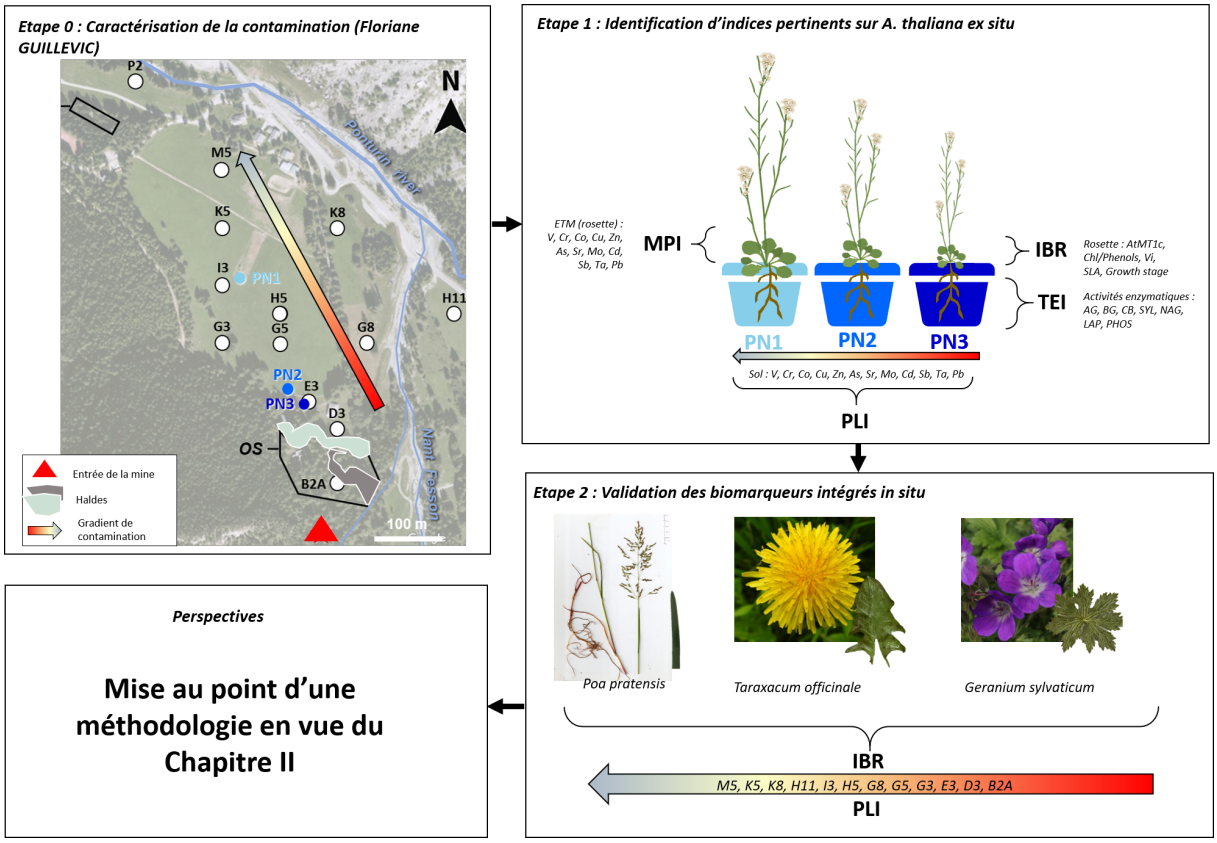


Figure 2.2 – Schéma conceptuel de l'approche intégrée pour l'évaluation de la toxicité des ETMs sur le site minier de Peisey-Nancroix. Le travail réalisé par Guillevic et al. (2023a,b) a permis de sélectionner des sols d'intérêt (caractérisation physico-chimique) situés sur le gradient de contamination. Étape 1 : Notre étude a porté sur l'identification d'indices pertinents de l'impact des ETMs sur une plante sensible mise en culture *ex situ* sur des sols PN1-PN2-PN3 présentant un gradient de concentration (PLI1 < PLI2 < PLI3). L'indice TEI, qui intègre les activités enzymatiques microbiennes des sols, permet de mettre en évidence les impacts des ETMs sur le fonctionnement du sol. L'indice MPI a permis de mettre en évidence les fractions en ETMs biodisponibles. Les traits végétaux phénologiques, phénotypiques et fonctionnels ont été intégrés en un indice nommé IBR, qui peut être un outil de diagnostic de l'impact des contaminants. Étape 2 : Ces indices intégrés et sélectionnés dans les bioessais *ex situ* ont été validés *in situ* sur un gradient de sol plus étendu et sur des espèces végétales *in situ* du site de Peisey-Nancroix. L'étude des traits biologiques et des indices intégrés permettra de mettre au point une méthodologie de caractérisation du phénotype de sensibilité/tolérance des plantes exposées aux mélanges de ETMs pour le chapitre II de cette thèse.

2023; Salinitro et al., 2019) et *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae) (Fazekašová et al., 2016; Hasanović et al., 2023)(Figure 2.2). Ces espèces végétales, ubiquistes à l'échelle européenne, présentent un potentiel intéressant en tant qu'espèces bio-indicatrices. De plus, le choix de trois espèces différentes, venant de familles différentes, permet d'explorer la variabilité des réponses fonctionnelles entre des espèces phylogénétiquement éloignées – donc la communauté –, et ce, tout au long du gradient de contamination (Etape 2, Figure 2.2).

Le résumé de ces trois grandes étapes est décrit en Figure 2.2.

3 Article

Chemosphere 393 (2025) 144770

Contents lists available at ScienceDirect

Chemosphere

journal homepage: www.elsevier.com/locate/chemosphere

Using integrated biomarkers to assess ecological risk from multi-metal and metalloid soil contamination

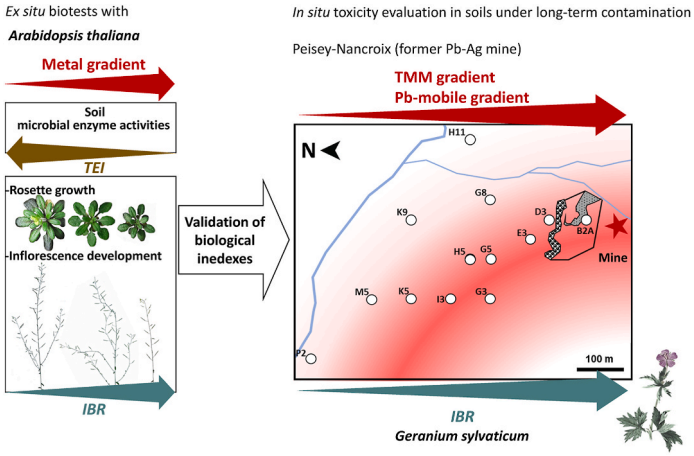
Marion Sarah Deville-Cavellin [a], Floriane Guillevic [b], Christelle Gonindard-Melodelima [a], Sylvain Campillo-Cressot [c], Frédéric Laporte [a], Cindy Arnoldi [a], Magali Rossi [b], Arnaud Foulquier [a], Muriel Raveton [a,*]

[a] Université Grenoble-Alpes, Université Savoie Mont-Blanc, CNRS, LECA, F-38000, Grenoble, France
[b] Université Savoie Mont-Blanc, CNRS, EDYTEM, F-73000, Chambéry, France
[c] Université Grenoble Alpes, CNRS, IRD, ISTerre, F-38000, Grenoble, France

HIGHLIGHTS

- *TEI* and *IBR* calculated with *Arabidopsis* culture were found to be sensitive indexes.
- $IBR_{Arabidopsis}$ values were positively related with plant internal contamination.
- *TEI* might not be an accurate index for assessing toxicity of long-term contamination.
- *In situ*, Pb contamination gradient showed positive correlation with $IBR_{Geranium}$.
- *IBR* constitutes a reliable index of TMM environmental expertise.

GRAPHICAL ABSTRACT



ABSTRACT

Soil contamination with trace metals and metalloids (TMM) can negatively impact biota in ways not captured by chemical analyses alone. This study evaluates the effectiveness of two integrated biological indices (Total Enzyme activity Index – *TEI*, Integrated Biomarker Response – *IBR*) in detecting toxicity effects on biota in soils subjected to long-term TMM contamination. An *ex situ* biotest using soils from Peisey-Nancroix (France), a former Pb–Ag mining site, was conducted with the sensitive plant *Arabidopsis thaliana* to identify relevant biomarkers and develop key biological indices. The results demonstrate clear TMM toxicity, reflected in decreased microbial functioning (evidenced by reduced *TEI*) and impaired plant growth (shown by elevated *IBR*). These indices were then assessed *in situ* at the same

* Corresponding author.
E-mail addresses: marion.deville-cavellin@univ-grenoble-alpes.fr (M.S. Deville-Cavellin), floriane.guillevic@univ-smb.fr (F. Guillevic), christelle.gonindard@univ-grenoble-alpes.fr (C. Gonindard-Melodelima), sylvain.campillo@univ-grenoble-alpes.fr (S. Campillo-Cressot), frederic.laporte@univ-grenoble-alpes.fr (F. Laporte), cindy.arnoldi@univ-grenoble-alpes.fr (C. Arnoldi), magali.rossi@univ-smb.fr (M. Rossi), arnaud.foulquier@univ-grenoble-alpes.fr (A. Foulquier), muriel.raveton@univ-grenoble-alpes.fr (M. Raveton).

https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2025.144770
Received 19 June 2025; Received in revised form 20 September 2025; Accepted 12 November 2025
Available online 19 November 2025
0045-6535/© 2025 Elsevier Ltd. All rights are reserved, including those for text and data mining, AI training, and similar technologies.

site. Unexpectedly, *TEI*—despite its status as an early indicator of soil degradation—showed no relationship with long-term TMM toxicity or Pb-mobility, whereas *IBR*—derived from endogenous plant biomarkers—strongly correlated with TMM contamination and bioavailable Pb levels, particularly in the sensitive species *Geranium sylvaticum*. These results indicate that *IBR* is a reliable proxy for ecological risk and TMM bioavailability in chronically contaminated soils.

1. Introduction

Anthropogenic environmental pollution ranks among the most serious threats to ecological and human health and is the third leading driver in biodiversity loss (Jaureguiberry et al., 2022). Trace metals and metalloids (TMM) are classified as a predominant environmental concern worldwide (Stolte et al., 2016). TMM infiltrate the environment through various human activities, including mining, milling and smelting operations, traffic, the spreading of sewage sludge, and fertilizer use. TMM are of particular concern due to their toxicity to living organisms (Gogoi et al., 2024), persistence in soils (Asare and Afriyie, 2021), and environmental dispersion (Baron et al., 2006). Consequently, TMM have accumulated in soils globally, significantly degrading soil quality (Stolte et al., 2016; Tóth et al., 2016). These pressures are often amplified in alpine catchments, where thin, weakly buffered soils, steep relief, and pronounced seasonality (freeze–thaw and snowmelt pulses) favor the persistence and episodic remobilization of TMM, increasing exposure pathways for biota. Only a few studies have investigated the fate and effects of TMM in sensitive mountain environments—such as the Alps—where millennia of mining activities (Camizuli et al., 2021; Elbaz-Poulichet et al., 2020; Schroeder et al., 2014) have left a legacy of large volumes of waste rock and slag, which – through weathering – likely act as ongoing sources of contamination of soils, water, and biota (Guillevic et al., 2023a). Recent studies on the Pb–Ag mine of Peisey-Nancroix (northern French Alps) have characterized the spatial gradient of TMM contamination in soil, as well as the nature of the Pb-bearing phases (Bertauts et al., 2022; Guillevic et al., 2023a, 2023b), reporting persistent Pb stocks in soils and ongoing remobilization through erosion, despite mining and smelting activities having ceased more than 200 years ago. These studies combined geochemical and mineralogical analyses with extraction tests to characterize TMM dispersion and identify sinks. However, the observed TMM mobility did not provide insights into their bioavailability or potential toxic effects on organisms. As highlighted by several authors (Bertrand et al., 2019; Wieczorek et al., 2023) and the European Parliamentary Research Service (Halleux, 2024), assessing soil quality requires not only chemical analyses but also biological indicators linked to biomarkers. Therefore, complementary studies are needed to evaluate the ecological risks to organisms in these sensitive alpine environments, where factors such as altitude, UV exposure, and pronounced seasonality may amplify the impacts of TMM exposure.

Numerous studies have demonstrated that soil contamination by TMM is harmful due to their bioaccumulation in organisms, affecting growth, morphology, metabolism, and, in sensitive species, even causing mortality. This leads to biodiversity loss and disruption of soil functionality (Gall et al., 2015; Rijk and Ekblad, 2020). Several soil quality biomonitoring strategies have been proposed recently to assess the ecological risk posed by persistent organic pollutants (Wołejko et al., 2022) and/or TMM (Mihaylova et al., 2023; Murphy et al., 2000; Viard et al., 2004). Most of these studies used *in situ* bioindicator organisms and/or *ex situ* ecotoxicological biotests (Bhaduri et al., 2022; Cortés-Eslava et al., 2022; Kumpiene et al., 2017; Wieczorek et al., 2023). However, the selection of suitable site-specific bioindicators remains challenging due to the variability of bioindicator organisms across locations, thereby requiring the monitoring of multiple biomarkers monitoring to detect sublethal effects and prevent ecological degradation (Bhaduri et al., 2022; Calisi et al., 2013; Wołejko et al., 2022). Biomarkers are defined as "variation(s) in molecular, biochemical and/or cellular components induced by exposure to one or more chemical pollutants, which can be measured in biological tissues and fluids" (Depledge et al., 1995). As such, biomarkers provide integrated biological information that reflects long-term exposure to the bioactive fraction of complex contaminant mixtures. The use of biomarkers in monitoring programs aims to achieve several objectives, including evaluating contaminant bioavailability and assessing ecological risks resulting from contamination loads. This limitation highlights the critical need to assess not just total TMM concentrations, but also their bioavailability—the fraction accessible to organisms.

Bioavailability is defined as the fraction of a xenobiotic that becomes accessible to biological matrices (Kumpiene et al., 2017). Consequently, evaluating both the mobile chemical fraction in soils and relevant biological criteria is essential for a comprehensive ecological risk assessment. However, determining TMM bioavailability remains challenging, as it depends on soil geochemistry (e.g., moisture, pH, organic matter, cation-exchange capacity), environmental context (e.g., altitude, climate), and organism-specific traits (e.g., uptake, sensitivity, biotic interactions) (Wieczorek et al., 2023). Bioavailability is commonly assessed by quantifying contamination concentrations in soil organisms such as earthworms, nematodes, arthropods, fungi, bacteria, and plants (Ardestani et al., 2014; Kumpiene et al., 2017). Plants are often used for this purpose due to the accessibility of their aerial tissues and their capacity to reflect metal mobility between soil and vegetation compartments (Murphy et al., 2000; Wieczorek et al., 2023). However, plant uptake and bioaccumulation of TMM can vary widely depending on species (Krämer, 2010), the type of TMM (and their exchange capacities as a function of soil properties), TMM contamination levels, and plant-microorganism interactions (Ma et al., 2022; Wieczorek et al., 2023). Given these limitations, bioavailability assessments can be strengthened by integrating biomarkers from various organisms across the microorganism-soil/water-plant continuum, thereby offering insights into the broader impacts of TMM on soil functioning (Bhaduri et al., 2022; Tyagi et al., 2024). Ideally, biomarkers should act as early warning indicators, be applicable to both single and mixed contaminant exposures, and remain robust across variable environmental conditions to effectively support ecological risk assessments. However, in field conditions, the interpretation of individual biomarker responses can be difficult due to environmental and biological variability (Beliaeff and Burgeot, 2002). As a result, multi-biomarker approaches (based on a suite of selected biomarkers) are increasingly favored, as they integrate a range of biological responses to provide a more holistic evaluation of environmental quality. Among these, soil microbial enzyme activities are widely recognized as early biomarkers of degradation, often assessed using indices such as the Total Enzyme activity Index (*TEI*) (Lemanowicz et al., 2023). To complement such assessments, particularly under long-term contamination scenarios, the Integrative Biomarker Response (*IBR*) index, developed by Beliaeff and Burgeot (2002), offers a valuable tool for synthesizing biological effects across multiple biomarkers. Despite its utility, the *IBR* has rarely been applied to plants or used in field studies involving chronic contamination gradients and complex TMM mixtures (Bertrand et al., 2019; Htwe et al., 2022; Ji et al., 2018; Ma et al., 2022). Yet, plants are widely used as bioindicators due to their ease of sampling and handling, and the accessibility of their above-ground tissues, which facilitate the measurement of multiple biomarkers. It is therefore necessary to validate a set of non-destructive, field-applicable plant biomarkers for use in *IBR* calculations and to confirm their relevance under real-world environmental conditions.

For the present study, we selected the former mining and smelting site of Peisey-Nancroix due to its long-term soil contamination and the well-documented spatial distribution of TMM (Guillevic et al., 2023a, 2023b). Soils collected along the established TMM contamination

gradient were used in *ex situ* biotests to evaluate the reliability of two biological indices: *TEI* for microorganisms and *IBR* for plants. Microbial responses were assessed through C:N cycle parameters and extracellular enzyme activities targeting C-, N- and P-rich substrates. To assess plant responses, *Arabidopsis thaliana*—a sensitive, non-metalliferous—was used to evaluate TMM mobility (*via* bioconcentration factors) and assess whether *IBR* yielded a dose-response relationship that could be used to interpret field data. Following the *ex situ* phase, both *TEI* and *IBR* indices were applied *in situ* at the Peisey-Nancroix site to examine their spatial correlation with contamination levels and their relevance for ecological risk assessment. Pb-mobile fractions were additionally analyzed to serve as a proxy for the behavior of generally immobile TMM species. To this end, three native plant species were selected based on their ubiquity and broad geographic distribution, supporting their suitability as bio-indicators of soil contamination.

We hypothesized that, under long-term contamination, *TEI*—an early-warning microbial index—would be dampened or decoupled from total TMM due to community adaptation and confounding soil properties, whereas the plant-based *IBR*, integrating multiple physiological traits, would track plant-mobilizable (bioavailable) TMM and better reflect ecological risk. Our objectives were to: (i) validate a trait set for calculating *IBR* using a controlled *ex situ* biotest; (ii) compare *TEI* and *IBR* against geochemical contamination metrics and proxies of bioavailable Pb at the Peisey-Nancroix site; and (iii) assess the field applicability of *IBR* across native species along the contamination gradient. This lab-to-field design provides one of the first validations of a plant *IBR* under a complex, chronically contaminated alpine soil setting and offers practical guidance for biomonitoring and site screening.

2. Materials and methods

2.1. Site Description and soil sampling

The Peisey-Nancroix former mining and smelting site is located in the northern French Alps (Vanoise Massif, Savoie, 1500 m a.s.l.) (Fig. 1A and B). Lead (Pb) and silver (Ag) extraction and smelting began in the mid-17th century and ceased in 1824, with a cumulative production of approximately 21500 t of Pb and 53 t of Ag. The site still exhibits well-preserved remnants of historical mining activity. Minimal human disturbance— limited mainly to pastoralism and mowing—has contributed to the long-term preservation of the TMM contamination gradient (Guillevic et al., 2023b).

In June 2019, three topsoil samples (0–20 cm; PN1, PN2, PN3) were collected along this contamination gradient (Fig. 1B), with sampling locations strategically selected based on their varying proximity to historical waste dumps (250, 100, and 50 m, respectively) and varying metal speciation profiles, which influence TMM bioavailability. The collected soils were sieved to 5.6 mm and 2 mm, and air-dried for 1 month prior to major and trace element analysis (see Supplementary Information for details). For use in *ex situ* biotests (Section 2.4), the homogenized soils sieved to 5.6 mm were placed into pots of 50 g dry weight (DW) per pot, rehydrated by capillary action for 24h, and then used as growth substrates for *Arabidopsis thaliana*.

In parallel, previous work by Guillevic et al. (2023a, 2023b) established detailed maps of soil geochemistry, spatial distribution of TMM, and Pb-mobile fractions along a 40 × 40 m grid extending from the former ore smelting site to the ore processing area. This dataset informed the selection of 13 representative subsites (B2A, D3, E3, G3, G5, G8, H11, H5, I3, K5, K9, M5, P2) along the contamination gradient (Fig. 1B). In June 2024, two complementary field assessments were conducted across these subsites to evaluate TMM effects: (i) composite soil samples were collected for enzyme activity analysis (Section 2.2), and (ii) *in situ* measurements of plant traits were performed on three widespread native species (Section 2.3).

Descriptions of the contamination indices and calculation methods are provided in the Supplementary Information.

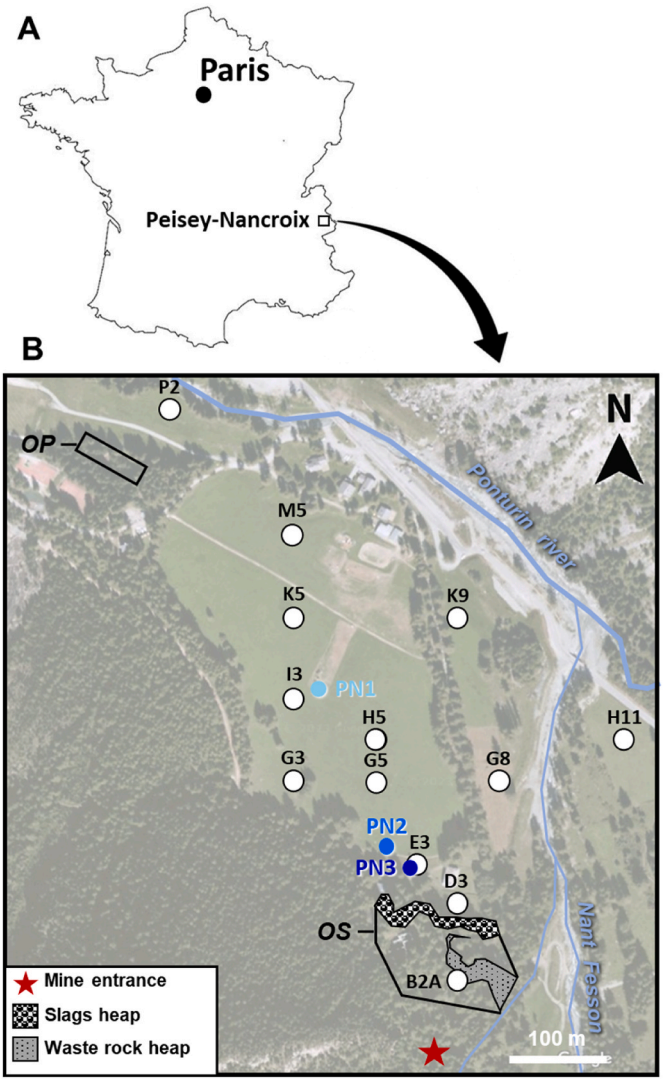


Fig. 1. Location map of the study area. **A.** Map of France indicating the Peisey-Nancroix mine site in the northern French Alps. **B.** Organization of the Peisey-Nancroix mine site and location of the soil samples. ***OS***, Ore-smelting site; ***OP***, Ore-processing site. GPS coordinates of the soil samples are detailed in Guillevic et al. (2023b), except for PN1 (N45.5267, E6.78325), PN2 (N45.5253, E6.78402) and PN3 (N45.5251, E6.78433).

2.2. Soil abiotic properties and microbial enzyme activities

Soil nitrate ($N–NO_3^-$), ammonium ($N–NH_4^+$), and total nitrogen (N) contents were extracted from 10 g of fresh soil using 50 mL of 0.5 M K_2SO_4, following the protocol of Blondel et al. (2017). After extraction, $N–NO_3^-$ and $N–NH_4^+$ contents were measured on an automated photometric analyzer (Gallery Plus: Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA) using standard colorimetric methods. Detailed protocols are provided in the Supplementary Information. To determine total C and N contents, soil subsamples (10–20 mg) were air dried (7 days, 60 °C), finely ground, and analyzed using a FlashEA 1112 elemental analyzer (Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, USA).

Potential nitrogen mineralization (PNM) rates were determined by incubating 10 g FW of soil with 50 mL of water under anaerobic conditions for 7 days at 40 °C in the dark, as described by Blondel et al. (2017). PNM rates ($\mu gN\ g^{-1}$ DW day^{-1}) were calculated as the difference in $N–NH_4^+$ concentrations before and after incubation.

To assess microbial functional activity, the potential activities of key extracellular enzymes were measured using standardized fluorometric

assays (Piton et al., 2020). These enzymes are commonly used as indicators of microbial nutrient acquisition and include those targeting: (i) C-rich substrates: α-glucosidase (AG), β-1,4-glucosidase (BG), β-D-cellobiosidase (CB), β-xylosidase (XYL); (ii) N-rich substrates: β-1,4-*N*-acetylglucosaminidase (NAG) leucine aminopeptidase (LAP); and (iii) P-rich substrates: phosphomonoesterase (PHOS) (Moorhead et al., 2016). The extracellular enzyme activity for C-rich substrates (EEC = Σ(AG, BG, CB, XYL)), N-rich substrates (EEN = Σ(NAG, LAP)), and P-rich substrates (EEP=PHOS) is expressed as nmol g^{-1} DW h^{-1}. Further methodological details are provided in the Supplementary Information.

An integrated Total Enzyme activity Index (*TEI*) was then calculated to provide a composite indicator of microbial functional potential, using the following equation (Eq. (1)):

$$TEI = \sum \frac{X_i}{mean(X_i)} \quad (1)$$

where *Xi* is the activity of soil enzyme *i*, while *mean (Xi)* represents the mean across all samples (Lemanowicz et al., 2023). *TEI* provides a simple, dimensionless composite of microbial functional potential across C-, N- and P-acquiring enzymes by normalizing each activity across samples and averaging across enzymes (Eq. (1)). We use *TEI* because extracellular enzymes respond early to stressors, the normalization enables comparisons across soils, and the aggregation yields a single trend that can be related to contamination metrics.

2.3. Plant models

Arabidopsis thaliana was selected as a model species for the *ex situ* biotests because it is non-accumulating (Ricachenevsky et al., 2021) and relatively sensitive to TMMs (ecotype Columbia, Col-0, Versailles *Arabidopsis* Stock Center), with no prior acclimation to the contaminated soils under test. This plant model is also meticulously documented, and widely used model species for metal toxicity assays in *ex situ* conditions (Angulo-Bejarano et al., 2021; Boyes et al., 2001; Pennachio et al., 2005), allowing precise, reproducible measurement of multiple sublethal endpoints.

In situ, three plant species were chosen because they occurred with sufficient cover at all 13 subsites, thus enabling like-for-like comparisons along the contamination gradient. The trio represents contrasting functional types and families—a grass (*Poa pratensis* L.) and two forbs (*Taraxacum officinale* F.H. Wigg, *Geranium sylvaticum* L.)—previously described as tolerant to metal stress as they are non-accumulators (*P. pratensis* is an excluder, and *T. officinale* and *G. sylvaticum* are classified as non-accumulators) (Boshoff et al., 2014; Padmavathiamma and Li, 2010; Keane et al., 2005; Mihaylova et al., 2023; Fazekašová et al., 2016; Hasanović et al., 2023). The literature also indicates that *G. sylvaticum* and *T. officinale* (Fazekašová et al., 2016; Keane et al., 2001) can exhibit metal accumulation and sensitivities comparable to those measured in *A. thaliana*. The characteristics of these species provide a framework to facilitate testing whether *IBR* transferability depends on species' tolerance strategies.

2.4. Growth conditions of Arabidopsis thaliana in topsoils from the Peisey-Nancroix site

Arabidopsis thaliana seeds were surface-sterilized and germinated on 0.5 x Murashige-Skoog medium (Boyes et al., 2001). After 7 days, the seedlings were transplanted into individual pots containing one of the three Peisey-Nancroix topsoils (PN1, PN2, PN3), with one plant per pot. Plants were cultivated under controlled greenhouse conditions at UMR Lautaret (University Grenoble Alpes/CNRS): 22 ± 2 °C, 40 % relative humidity, under a natural photoperiod (May–June) with photosynthetically active radiation of 500–600 μE m^{-2} s^{-1}.

To monitor phenotypic and growth responses to soil conditions, morphological traits were recorded weekly using the methodology of Boyes et al. (2001). Traits included: number of leaves, rosette surface area (mm^2), time of inflorescence emergence, floral stem length, number of open flowers, number of floral buds, total number of siliques, and number of shattered siliques. Plant images were processed using ImageJ software.

At two time points (6 and 10 weeks after transplantation, referred to as 6w and 10w, respectively), plantlets were randomly harvested (n = 5 per soil and time point), dissected, and stored at −80 °C for further analyses (see Sections 2.4-2.6). At each time point, corresponding soil samples were also collected, homogenized, divided, and stored at −20 °C for subsequent analysis of C:N ratio and extracellular enzyme activity (Section 2.2).

2.5. Metal contamination of Arabidopsis thaliana plants

At 6w and 10w, plant samples (roots, rosettes, and 10w-siliques) were harvested and dried. Approximately 5 mg of each dried sample was weighed into microwave digestion vessels. Mineralization was conducted using a Milestone Ultrawave ECR system, following a standard digestion protocol for environmental samples (10 min at 180 °C), with a reagent mixture consisting of 2.5 mL of 2 N ultrapure HNO_3 and 5 drops of H_2O_2. The digested solutions were diluted in ultrapure water and directly transferred to microwave vials for analysis using an Agilent 7900 Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometer (ICP-MS). Digestion blanks were systematically measured to establish detection limits: limits of detection (LOD) were defined as three times the maximum blank concentration, and limits of quantification (LOQ) were defined as ten times the blank standard deviation. Accuracy and precision were further evaluated through the analysis of certified reference materials (JSD-1, NIST 2709a, BCR 679), prepared and digested under the same conditions as the samples.

Metal uptake and translocation within plant tissues were assessed through two indices: the Bio-Concentration Factor ($BCF = C_{rosette}/C_{soil}$) to quantify the accumulation of metals in aerial tissues relative to their concentration in soil, and the Translocation Factor ($TF_{root\text{-}to\text{-}shoot} = C_{leaves}/C_{roots}$) to determine the mobility of metals from roots to aboveground tissues.

To provide a cumulative measure of metal accumulation, the Metal Pollution Index (*MPI*) was calculated for rosettes (6w) and siliques (10w) using the following formula (Eq. (2)) (Cozza et al., 2013):

$$\text{MPI}\left(\text{mg kg}^{-1}\right) = \sqrt[n]{Cf_1 \times Cf_2 \times \ldots \times Cf_n} \quad (2)$$

where *Cfn* is the concentration of the *n*th metal in the plant tissue.

2.6. Expression of metallothionein proteins in Arabidopsis thaliana

Total RNA was extracted from 6w-rosette-leaves and 10w-siliques (120 mg) using TRizol® Reagent (Invitrogen), according to the manufacturer's protocol as described in Blondel et al. (2017). RNA purity and integrity were determined using a ND-1000 spectrophotometer (NanoDrop Technologies). For cDNA synthesis, 4 μg of total RNA were digested with DNAse I (20 min at 20 °C), then incubated with Superscript III and oligo-dT20 primer (60 min at 50 °C; Invitrogen, USA). Quantitative real-time PCR was performed in triplicate on a CFX96 Real-Time System (Bio-Rad) with the following mix: 5 μL of cDNA (diluted 1:25), 6 μL of water, 0.75 μL of each primer, and 12.5 μL of SYBR Green Master Mix. The metallothionein primers used for RT-qPCR are listed in Table S1.

2.7. Plant traits

A. thaliana chlorophyll and phenol contents were determined using standard spectrophotometric methods. Samples were collected at 6 weeks (youngest rosette leaves) and 10 weeks (youngest mature siliques). Phenolic compounds were extracted from the same tissues and

quantified using the classical Folin-Ciocalteu method. Full methodological details are provided in the Supplementary information.

In situ, the leaf nitrogen status of *Poa pratensis*, *Taraxacum officinale*, and *Geranium sylvaticum* were measured using the Dualex 4 (Force-A) optical sensor (n = 10 plants per site, adaxial side of leaf). The Nitrogen Balance Index (NBI), defined as the ratio of chlorophyll to phenolic content, was automatically calculated by the device.

Photosynthesis fluorescence kinetics were measured on the youngest fully expanded, light-exposed leaf of 6w-old *A. thaliana* rosettes, as well as on *in situ* samples of *P. pratensis*, *T. officinale*, and *G. sylvaticum*. After allowing for 20 min of dark adaptation, leaves were exposed to a saturating light pulse (3000 μmol m^{-2} s^{-1} for 2s), and fluorescence parameters were recorded using a Fluorpen FP 110 (Photon Systems Instruments). Measurements included baseline fluorescence (F_0, F_J, F_I, F_m, V_i), maximum efficiency parameters (F_v/F_m, F_v/F_0), and OJIP-derived indicators of photosynthetic performance (Küpper et al., 2019; see Table S2 for a full parameter list).

Leaf functional traits were measured on the youngest fully developed leaf (for *A. thaliana*, at 6w). Leaves were weighed fresh (FW), scanned (EPSON Perfection V300), oven-dried at 60 °C for 48h, and reweighed to obtain dry weight (DW). ImageJ software was used to calculate leaf surface area. Specific Leaf Area (SLA = Leaf area (cm^2)/Leaf FW (g)) and Leaf Dry Matter Content (LDMC = Leaf DW (g)/Leaf FW (g)) were then calculated following Blondel et al. (2017). At 10w, the youngest mature siliques (n = 3 per plant) of the principal floral stem were collected to determine the number of seeds per silique.

2.8. Integrated Biological Response index

The Integrated Biological Response (*IBR*) index was used to quantify the level of phytotoxicity, as described by Beliaeff and Burgeot (2002). For this purpose, 6w-traits representative of the vegetative phase of *A. thaliana* rosette development (leaf: *AtMT1c* expression, *Chl/Phenols* ratio, V_i, SLA, Growth stage) and 10w-traits representative of the reproductive phase (silique: *AtMT1c* expression, *Chl/Phenols*, number of seeds/siliques, bolting time, growth stage) were selected. This approach allowed us to assess how TMM contamination affects different life stages and physiological processes, from initial vegetative growth to reproductive output.

For *in situ* assessments on native species (*P. pratensis, T. officinale, G. sylvaticum*), a set of foliar functional traits was selected based on their proven responsiveness to TMM contamination, relevance as stress indicators, and reproducibility under field conditions. These included: NBI, fluorescence parameter V_i, energy dissipation per reaction center (DI_0/RC), SLA, (LDMC) (Gieroń et al., 2021; Htwe et al., 2022; Lavorel, 2013).

For plants, we summarize multi-trait responses with the Integrated Biomarker Response (*IBR*) (Beliaeff and Burgeot, 2002). Each biomarker is standardized, with sign adjusted so that higher scores consistently reflect greater stress. These scores are plotted along equally spaced rays of a radar (star) plot and connected to form a polygon; the *IBR* is the area of this polygon. Thus, the *IBR* provides a single, integrated measure of multi-trait deviation from the reference—larger areas indicate stronger composite effects—while preserving trait-level interpretability (reported alongside *IBR*).

The *IBR* index was calculated using Equation (3):

$$IBR = \sum Ai \tag{3}$$

where $Ai = \frac{Si}{2}\sin\beta(S_i\cos\beta + S_{i+1}\sin\beta)$ is the area of the triangular sector between rays *i* and *i*+1; S_i and S_{i+1} are the standardized, direction-corrected biomarker scores for traits *i* and *i*+1 (shifted to positive values for plotting); $\beta = \arctan\left(\frac{S_{i+1}\sin\alpha}{S_i - S_{i+1}\cos\alpha}\right)$ is the internal angle used in the sector-area calculation, and $\alpha = \frac{2\pi}{n}$ is the constant angle between adjacent biomarkers for *n* biomarkers.

2.9. Statistical analysis

All statistical analyses were performed using R software (http://cran.r-project.org).

For the *ex situ* biotests, trait differences among the three soils (PN1, PN2, PN3) were evaluated using a non-parametric Kruskal-Wallis (KW) test followed by a pairwise Wilcoxon rank-sum test, with *P*-values adjusted *via* the Benjamini-Hochberg correction. To assess differences in abiotic properties and enzymatic traits among the three soils, a Principal Component Analysis (PCA) was performed, followed by a Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) to test for statistically significant separation.

Correlations between biological indices (*TEI, IBR*) and the TMM contamination gradient (characterized by indices such as *PI, PI_{sum}, PLI, $PI_{Nemerow}$, ExF*) were assessed using the Spearman rank correlation test for *ex situ A. thaliana* dataset. For the *in situ* field data, correlations between TMM gradient and plant traits were evaluated using a Generalized Linear Mixed model (GLM with Gaussian error distribution). Pearson correlation tests were applied to evaluate relationships with *TEI* and *IBR* indices.

3. Results and discussion

3.1. Selecting integrated biological indexes for controlled ex situ biotests

3.1.1. Soil contamination

Geochemical analyses showed that all three studied soil types (PN1, PN2, and PN3) shared similar major element compositions, with low carbonate and CaO content and high SiO_2 levels (Table 1). All were classified as heavily polluted ($PI_{Nemerow} \geq 3$, Table 1) and identified as highly Pb-rich cambisols, containing 7747, 13213 and 13688 mg kg^{-1} of Pb in the 5.6 mm-sieved fraction, respectively, consistent with the 2 mm fraction as previously reported by Guillevic et al. (2023b). These concentrations indicate extreme Pb-enrichment compared to the local pedo-geochemical baseline (equivalent to Pollution Indices (*PI*) of 40, 69, and 73 for PN1, PN2, and PN3, respectively). Other metals commonly associated with Pb-ore and slag were also found to be enriched: Sb showed extreme enrichment (*PI* of 26, 43, and 37, respectively), while Cd was highly enriched (*PI* of 10, 13 and 15, respectively). Ba and Cu showed moderate to high enrichment (Ba *PI* of 4.5, 5.3, and 9.6, respectively; Cu *PI* of 3.7, 5.1 and 5.2, respectively), and Zn and As exhibited minor to moderate enrichments (Zn *PI* of 1.9, 2.2, and 2.5, respectively; As *PI* of 2.9, 3.4, and 3.0, respectively). Overall, topsoil contamination was primarily driven by Pb, followed by Sb, and to a lesser extent by other metals (Cd + Ba, and Cu + Zn + As). PN2 and PN3 showed comparable contamination profiles with similar geochemical indices (Table 1).

3.1.2. Impacts of TMM contamination on soil abiotic properties and microbial resource acquisition

The PN1-PN2-PN3 soils were analyzed to assess temporal changes in key soil parameters (total C- and N, $N\text{–}NO_3^-$, $N\text{–}NH_4^+$, and Potential Nitrogen Mineralization (PNM) rates) at 6w and 10w of *A. thaliana* cultivation (Fig. S1). Principal Component Analysis (PCA) revealed a clear separation of the most contaminated soil (PN3) from the others, particularly along the first axis (Dim1) which explained 37.4 % and 57.5 % of total variance at 6w and 10 w, respectively (Fig. 2A and B). This pattern was confirmed by PERMANOVA ($P \leq 0.001$), and aligned with the established TMM contamination gradient. Along this TMM gradient, $N\text{–}NO_3^-$ (0.74 ± 0.09 μg g^{-1} dry soil) and total N-contents (0.40 ± 0.02 mg g^{-1} dry soil) remained relatively unaffected by contamination levels, while $N\text{–}NH_4^+$, total C, and PNM rates showed significant variations (Fig. S1).

PN3, the most heavily contaminated soil, exhibited a 46.7 % depletion in $N\text{–}NH_4^+$ content at 10w compared to the average of PN1 and PN2, alongside marked increases in total C content (+73.7 % at 6w and

Table 1
Major and trace element contents of the PN1, PN2 and PN3 soils from Peisey-Nancroix site.

	Soil contamination					
	PN1		PN2		PN3	
	Fraction_2 mm	Fraction_5.6 mm	Fraction_2 mm	Fraction_5.6 mm	Fraction_2 mm	Fraction_5.6 mm
In %						
SiO_2	52.2	53.3	49.3	50.7	47.6	49.2
TiO_2	0.7	0.7	0.7	0.7	0.6	0.6
Al_2O_3	14.0	14.0	14.2	14.2	12.4	12.3
Fe_2O_3	6.1	6.1	6.2	6.1	5.7	5.57
MnO	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
MgO	3.0	2.9	2.8	2.7	2.7	2.6
CaO	0.9	0.9	1.2	1.1	1.8	2.0
Na_2O	1.9	1.9	1.9	1.9	1.7	1.7
K_2O	2.6	2.6	2.6	2.5	2.3	2.2
P_2O_5	0.3	0.3	0.3	0.2	0.2	0.2
OM	17.1	16.2	19.0	18.0	22.6	21.0
In mg kg^{-1}						
V	104.2	102.9	106.7	107.8	93.7	89.8
Cr	76.4	75.4	78.2	77.2	70.8	67.6
Co	16.8	16.7	17.6	17.3	15.4	15.6
Ni	34.2	33.4	35.6	35.5	32.5	31.6
Cu	58.9	51.7	80.4	76.4	82.9	73.7
Zn	206.7	199.4	246.9	239.3	273.9	283.1
As	38.7	37.6	45.5	44.7	40.2	37.5
Sr	72.1	72.6	76.4	85.8	114.0	116.5
Mo	3.3	3.1	3.5	3.5	3.3	3.3
Cd	0.9	0.8	1.1	1.0	1.3	1.3
Sb	65.2	62.2	107.9	101.4	93.9	89.5
Ba	1879.2	1849.1	2233.0	2170.6	4057.9	4259.9
Ta	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8
Pb	7981.7	7747.3	14121.5	13213.1	13880.5	13687.8
Indices						
PI_{sum}	96.09		151.30		150.76	
PLI	3.24		3.94		4.11	
PI_{Nemrow}	12.27		21.64		21.28	
ExF	−1.26		4.70		6.07	

Quantitative analysis by WDS-XRF.
The pedo-geochemical background of the reference soil chosen for the calculation of the *PI* indices was that described in Guillevic et al. (2023b).

+95.4 % at 10w vs. PN1) and significant declines in PNM rates (−62 % and −71 % at 6w and 10w, respectively) (Fig. 2A–B, Fig. S1). PN2 exhibited intermediate levels of contamination, with moderate (statistically significant) increases in total C content (+41.5 % at 10 w vs. PN1) and a decrease in PNM rates (−35 % at 6w and −46 % at 10w vs. PN1) (Fig. 2A–B, Fig. S1). These results echo prior observations in TMM-contaminated soils, where elevated C stocks and reduced N–NH_4^+ were linked to metal-inhibited urease activity (Rijk and Ekblad, 2020; Yang et al., 2006).

Furthermore, a significant decrease in N-substrate extracellular enzyme activity was observed by −35 % in PN3 compared to PN1 (Fig. S2A–B). Enzymes targeting C substrates showed the strongest declines: −76 % in PN3 and -27 % in PN2 (vs. PN1; Fig. S2C). Enzymes linked to P cycling were moderately reduced: −25 % in both PN2 and PN3 (*vs.* PN1; Fig. S2D). The order of sensitivity to TMM contamination followed the pattern: EEC > EEN ≃ EEP, consistent with previous studies (Aponte et al., 2020; Rijk and Ekblad, 2020).

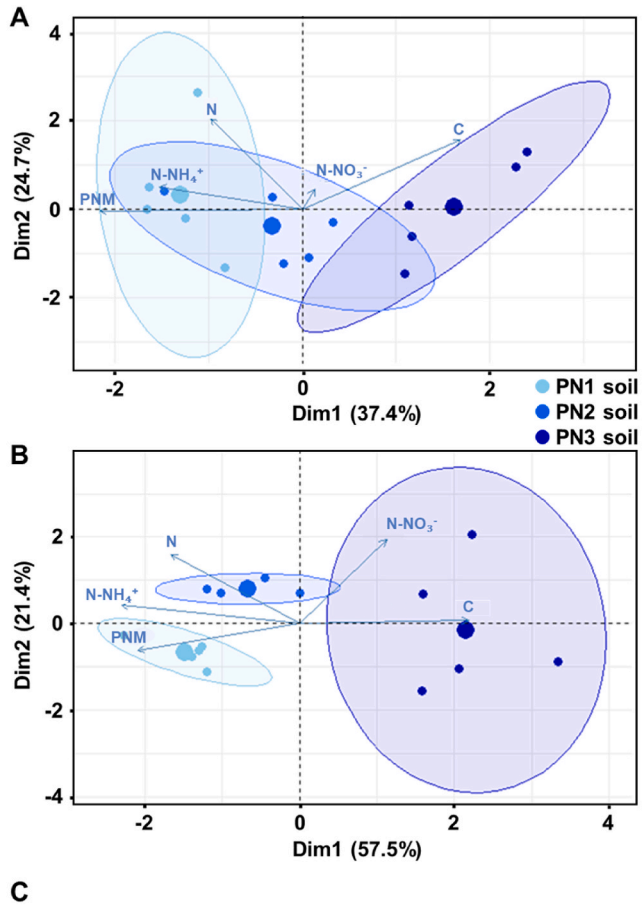
The dimensionless parameter *TEI*, which provides an integrated measure of microbial enzymatic function, declined significantly long the contamination gradient: by 25–35 % at 6w and 10w in PN2 and by ~60 % at both time points in PN3, indicating a significant inhibition of microbial catabolic activity along the TMM gradient (Fig. 2C). The significant decrease in PNM rates and soil *TEI* in the most contaminated area likely reflect microbial sensitivity to TMM exposure (Smolders et al., 2001), reductions in microbial biomass (Kuperman and Carreiro, 1997; Rijk and Ekblad, 2020), or shifts in microbial community structure (e.g., increased fungal-to-bacterial ratios) (Dai et al., 2004).

While extracellular enzyme activities declined along the TMM gradient, those associated with nitrogen turnover were less affected than those for carbon. This differential response points to possible nitrogen limitation among microbial communities, in line with the observed N–NH_4^+ depletion in PN3 soil. Although this hypothesis aligns with findings from other studies (Zhao et al., 2021), confirmation would require direct evidence such as microbial biomass, C:N ratios, or metagenomic data. Altogether, these results suggest that TMM contamination significantly impairs microbial nutrient cycling by disrupting enzymatic functions, contributing to altered C- and N-stocks and slower microbial turnover in contaminated alpine soils.

3.1.3. *TMM transfer from soil to above-ground Arabidopsis thaliana tissues*

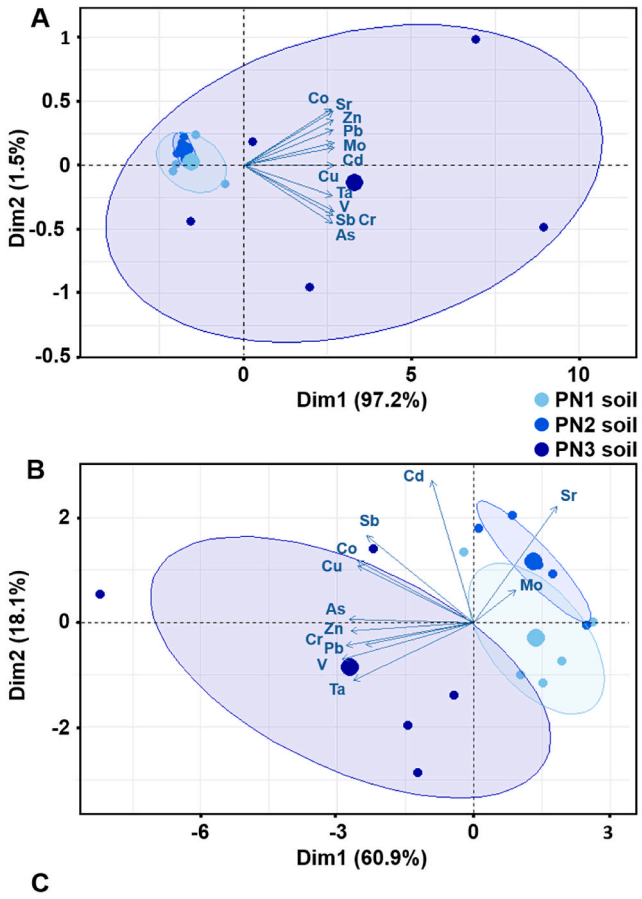
Above-ground plant tissues are particularly relevant for assessing TMM transfer, as they reflect the translocation of contaminant from soil to aerial organs, facilitating precise measurements of biomarkers. This study quantified TMM contaminations in the vegetative 6w-rosette and 10w-siliques of *A. thaliana* grown on the three soils (PN1, PN2, and PN3). Despite soil TMM concentrations increasing along the contamination gradient from PN1 to PN3, plant tissue TMM levels did not exhibit a proportional increase (Table S3). PCA revealed distinct clustering of PN3 plants compared to those grown on PN2 and PN1 soils (Dim1, 97.2 % and 60.9 % of the variance in rosette and silique contamination, respectively (Fig. 3A and B, PERMANOVA $p \leq 0.001$).

In PN3 rosettes, concentrations of V, Cr, As, Mo, Sb, Ta, and Pb were significantly higher than in PN2 and PN1 rosettes, which exhibited similar contamination levels (Table S3). These contamination levels are insufficient for *A. thaliana* to be classified as a hyperaccumulator plant (Boechat et al., 2016), consistent with previous findings (Isaure et al., 2006). Nevertheless, the metal pollution index (MPI) for PN3 rosettes was 30.82, indicating substantial TMM accumulation, whereas PN2 and PN1 rosettes had *MPI* values of 4.42 and 5.82, respectively. Overall, TMM contamination in PN3 rosettes followed the trend Zn > Sr > Pb >



Time	Total Enzyme activity Index (*TEI*)			KW-test (*P*-value)
	PN1 soil	PN2 soil	PN3 soil	
6 weeks	9.11 ± 0.43 ^{a}	6.83 ± 0.62 ^{b}	3.57 ± 0.06 ^{c}	**0.0025**
10 weeks	8.14 ± 1.97 ^{a}	5.27 ± 0.26 ^{a}	3.06 ± 0.32 ^{b}	**0.0053**

Fig. 2. Soil functional properties. Principal component analyses of soil properties at **(A)** 6 weeks and **(B)** 10 weeks for PN1-PN2-PN3 Peisey-Nancroix soils. ***PNM***, Potential Nitrogen Mineralization (μg g^{-1} soil day^{-1}); ***N***, Total nitrogen (mg g^{-1} soil); ***C***, Total carbon (mg g^{-1} soil); $N–NH_4^+$ (μg g^{-1} soil); $N–NO_3$ (μg g^{-1} soil). **(C)** Temporal enzyme activity analysis for Peisey-Nancroix soils. ***TEI***, Total Enzyme activity Index. Data are presented as the mean ± SED (n = 5). Statistical analysis was performed with a Kruskal-Wallis (KW) test followed by the post-hoc Wilcoxon test. *P*-values were adjusted using the Benjamini-Hochberg correction. Superscripts ^{a,b,c} indicate differences at a significant level of 0.05.



Organ	Metal Pollution Index (*MPI*)			KW-test (*P*-value)
	PN1 soil	PN2 soil	PN3 soil	
Rosette	5.82 ± 1.51 ^{a,b}	4.42 ± 0.73 ^{b}	30.82 ± 10.32 ^{a}	**0.024**
Siliques	2.04 ± 0.17	2.09 ± 0.17	2.79 ± 0.38	0.108

Fig. 3. Profiles of metal contamination of above ground *Arabidopsis thaliana* tissues. (A) Principal component analysis of metal contamination in vegetative rosette at 6 weeks. **(B)** Principal component analysis of metal contamination in siliques at 10 weeks. **(C)** TMM accumulation in rosette leaves and in siliques. ***MPI***, Metal Pollution Index. Data are presented as the mean ± SED (n = 5). Statistical analysis was performed with a Kruskal-Wallis (KW) test followed by the post-hoc Wilcoxon test. *P*-values were adjusted using the Benjamini-Hochberg correction. Superscripts ^{a,b} indicate differences at a significant level of 0.05.

Cd > Cu > Mo > Cr > Co > As > V > Sb > Ta (Table S3, Fig. 3C).

For several elements, the BCF in rosettes exceeded 1: Cd (17–109), Mo (0.98–11.6), Sr (2.5–5.3), and Zn (0.9–5.3). $TF_{root\text{-}to\text{-}shoot}$ factors were also greater than 1 for Cd (1.2–7.9), Mo (0.5–2.6), Sr (1.3–1.4), and Zn (0.3–1.2) (Table 2), suggesting efficient uptake and translocation of these elements (Baker, 1981; Egendorf et al., 2020). Interestingly, Cd was the most efficiently bioconcentrated and translocated, while Zn showed limited shoot accumulation. The shoot translocation of both elements is thought to depend on active xylem loading mediated by common HMA transporters (Sofo et al., 2013, 2022; Wong and Cobbett, 2009). The contrasting translocation behavior between Cd and Zn may reflect Zn translocation inhibition under prolonged Cd exposure (Fontanili et al., 2016). The observed accumulation of Mo and Sr in shoots aligns with previous findings in *A. thaliana* and other plant species (Burger et al., 2019; Gasber et al., 2011). Conversely, elements such as Pb, Cr, and As accumulated in rosettes but exhibited low BCF and $TF_{root\text{-}to\text{-}shoot}$ values, suggesting restricted uptake and limited translocation, consistent with their predominant root retention (Pasricha et al., 2021).

BCF values further confirmed the significantly increased uptake in PN3 rosettes relative to PN1 and PN2, particularly for Mo > Cr > As > V > Ta > Pb, while $TF_{root\text{-}to\text{-}shoot}$ remained statistically unchanged across soil types (Table 2). Interestingly, some TMM accumulated in aerial tissues were also translocated from shoots to siliques (Table S3). In PN3 siliques, the dominant accumulation pattern was Zn > Sr > V > Ta, while Cu > Cr were similarly accumulated in both PN3 and PN2 siliques. The mechanisms driving TMM remobilization to siliques remain poorly understood, although autophagy may play a role in reallocating Zn during reproductive stages (Pottier et al., 2019). Despite these trends, *MPI* values for siliques did not significantly differ among soil types (Fig. 3C).

Only plants grown on the PN3 exhibited a divergence between

Table 2
TMM bioconcentration (BCF) and translocation (TF) factors in 6-week-old rosette of *Arabidopsis thaliana*.

Element	Soil	Parameter			
		BCF-Rosette-T6W	*KW*-test (*P*-value)	$TF_{root\text{-}to\text{-}shoot}$	KW-test (*P*-value)
V	**PN1** [a]	0.016 ± 0.005 [a]	**0.0070**	0.025 ± 0.005	0.3300 [a]
	PN2 [a]	0.008 ± 0.002 [a]		0.146 ± 0.125	
	PN3 [a]	0.103 ± 0.034 [b]		0.169 ± 0.069	
Cr	**PN1** [a]	0.056 ± 0.016 [a]	**0.0045**	0.081 ± 0.012 [a]	**0.0493** [a]
	PN2 [a]	0.031 ± 0.005 [a]		0.346 ± 0.267 [ab]	
	PN3 [a]	0.383 ± 0.112 [b]		0.527 ± 0.211 [b]	
Co	**PN1** [a]	0.303 ± 0.069 [a]	0.1600	0.096 ± 0.013	0.3262 [a]
	PN2 [a]	0.177 ± 0.017 [a]		0.184 ± 0.092	
	PN3 [a]	0.789 ± 0.287 [a]		0.282 ± 0.121	
Cu	**PN1** [a]	0.320 ± 0.062 [a]	0.1340	0.095 ± 0.017	0.5121 [a]
	PN2 [a]	0.252 ± 0.017 [a]		0.177 ± 0.115	
	PN3 [a]	1.341 ± 0.484 [a]		0.240 ± 0.098	
Zn	**PN1** [a]	1.130 ± 0.205 [a]	0.1410	0.305 ± 0.042	0.1790 [a]
	PN2 [a]	0.906 ± 0.051 [a]		0.813 ± 0.176	
	PN3 [a]	5.334 ± 1885 [a]		1.207 ± 0,539	
As	**PN1** [a]	0.047 ± 0.015 [ab]	**0.0080**	0.028 ± 0.005	0.2100 [a]
	PN2 [a]	0.023 ± 0.004 [a]		0.135 ± 0.113	
	PN3 [a]	0.270 ± 0.106 [b]		0.155 ± 0.065	
Sr	**PN1** [a]	2.599 ± 0.462 [a]	0.4030	1.226 ± 0.165	0.4320 [a]
	PN2 [a]	2.510 ± 0.183 [a]		2.417 ± 0.480	
	PN3 [a]	5.317 ± 1.795 [a]		2.974 ± 1.351	
Mo	**PN1** [a]	1.507 ± 0.288 [a]	**0.0093**	0.442 ± 0.078	0.2641 [a]
	PN2 [a]	0.980 ± 0.123 [a]		1.869 ± 1.388	
	PN3 [a]	11.618 ± 3.822 [a]		2.875 ± 1.436	
Cd	**PN1** [a]	22.770 ± 4.785 [a]	0.1740	1.284 ± 0.210	0.3358 [a]
	PN2 [a]	17.080 ± 1.484 [a]		3.577 ± 0.812	
	PN3 [a]	109.780 ± 40.734 [a]		6.673 ± 3.376	
Sb	**PN1** [a]	0.011 ± 0.003 [ab]	**0.0118**	0.009 ± 0.001	0.4030 [a]
	PN2 [a]	0.004 ± 0.001 [a]		0.030 ± 0.023	
	PN3 [a]	0.041 ± 0.013 [b]		0.043 ± 0.015	
Ta	**PN1** [a]	0.010 ± 0.004 [a]	**0.0133**	1.154 ± 0.454	0.5120 [a]
	PN2 [a]	0.009 ± 0.002 [a]		1.951 ± 0.891	
	PN3 [a]	0.062 ± 0.017 [b]		1.891 ± 0.405	
Pb	**PN1** [a]	0.006 ± 0.001 [ab]	**0.0167**	0.003 ± 0.001	0.2978 [a]
	PN2 [a]	0.005 ± 0.001 [a]		0.006 ± 0.004	
	PN3 [a]	0.021 ± 0.007 [b]		0.009 ± 0.004	

Data are presented as the mean ± SED (n = 5). Statistical analysis was performed with a Kruskal-Wallis (KW) test followed by the post-hoc Wilcoxon test. *P*-values were adjusted using the Benjamini-Hochberg correction. Superscripts [a,b] indicate differences at a significant level of 0.05.
Ba was Not Analyzed; Ni was <LOD.

vegetative and reproductive tissues: rosette *MPI* was substantially higher, whereas silique *MPI* did not increase proportionally (Fig. 3C). We ascribe this to (i) element-specific transport constraints and protective sequestration, whereby low-mobility or toxic elements (e.g., Pb, Cr, As) accumulate in roots/leaves and are selectively excluded from reproductive tissues, while essential elements (e.g., Zn) are preferentially remobilized; and (ii) lower sink strength under stress, which likely reduces translocation to siliques at this stage. Together, these mechanisms explain the PN3 rosette-silique *MPI* divergence, align with our observed BCF/TF patterns, and may be related to impairments in plant development.

3.1.4. Impacts of soil TMM contamination on the sensitive non-metalliferous *Arabidopsis thaliana*

The plant functional trait framework offers a powerful approach for evaluating species responses to environmental quality, including soil contamination (Gervais-Bergeron et al., 2023; Lavorel, 2013). In this study, response traits assessed at the vegetative stage (6w-rosettes) demonstrated that high levels of TMM mixtures induced phytotoxic effects in *A. thaliana* (Fig. 4). PN3 plants exhibited significant reductions in all growth traits measured, including rosette area and perimeter (~2-fold), and total leaf number (~1.4-fold) (Fig. 4A–C), without changes in symmetry (not shown). PN2 rosettes also showed a significant decrease in leaf number compared to PN1, though to a lesser extent (~1.2-fold) (Fig. 4B). Such growth inhibition is typical of TMM-contaminated soils (Ghuge et al., 2023; Pasricha et al., 2021; Sofo et al., 2022). TMM multi-exposure is known to synergistically alter the hormonal status in *A. thaliana*, thereby reducing rosette diameter (Sofo et al., 2013).

The combination of growth traits and flower bud emergence, enabled determining the developmental stage of *A. thaliana* under the three soil conditions (Table S4). PN3 plants exhibited a significant developmental delay (~2.5-fold) compared to PN1 and PN2. Regarding functional traits, PN3 plants showed a significant increase in SLA (~4.6-fold) and lower LDMC (~3.5-fold) compared to PN1 and PN2 (Fig. 4C–Table S5). These trends are consistent with observations in *Solanum nigrum* exposed to Pb (Sharma et al., 2021), *Brassica oleracea* exposed to Zn (Bączek-Kwinta and Antonkiewicz, 2022), and other metalliferous plants *in situ* (Delhaye et al., 2016; Nemer et al., 2022). High SLA and low LDMC are characteristic of species with rapid leaf area expansion but shorter lifespan, traits associated with an exploitative growth strategy (Lavorel, 2013). These results suggest that high TMM exposure may have altered biomass production and/or nutrient allocation in *A. thaliana*. Previous studies have demonstrated that Cd, Zn, and Pb can limit N-uptake and its translocation to shoots, thereby disrupting N-metabolism and reducing biomass production (Bączek-Kwinta and Antonkiewicz, 2022; Kłobus et al., 2002; Nagajyoti et al., 2010).

As SLA reflects a trade-off between resource allocation and light capture capacity (leaf area), we also monitored photosynthetic performance under the three soil conditions (Fig. 4C). PN3 plants exhibited a significant decrease in chlorophyll fluorescence parameters (F_I, F_m, F_v, V_i), reduced PSII activity (Phi-P_0; indicating a decrease in energy conversion), and increased energy dissipation (DI_0/RC), indicating impaired photosynthetic function (Fig. 4C–Table S5). These impairments are consistent with previous findings in non-tolerant plant species (Bączek-Kwinta and Antonkiewicz, 2022; Cho et al., 2003; Paunov et al., 2018). Interestingly, despite the high TMM exposure, chlorophyll and phenol contents were not significantly altered, and chlorophyll even appeared to show an increasing trend (Table S6), in contrast to most reports (Bączek-Kwinta and Antonkiewicz, 2022; Baek et al., 2012; Park

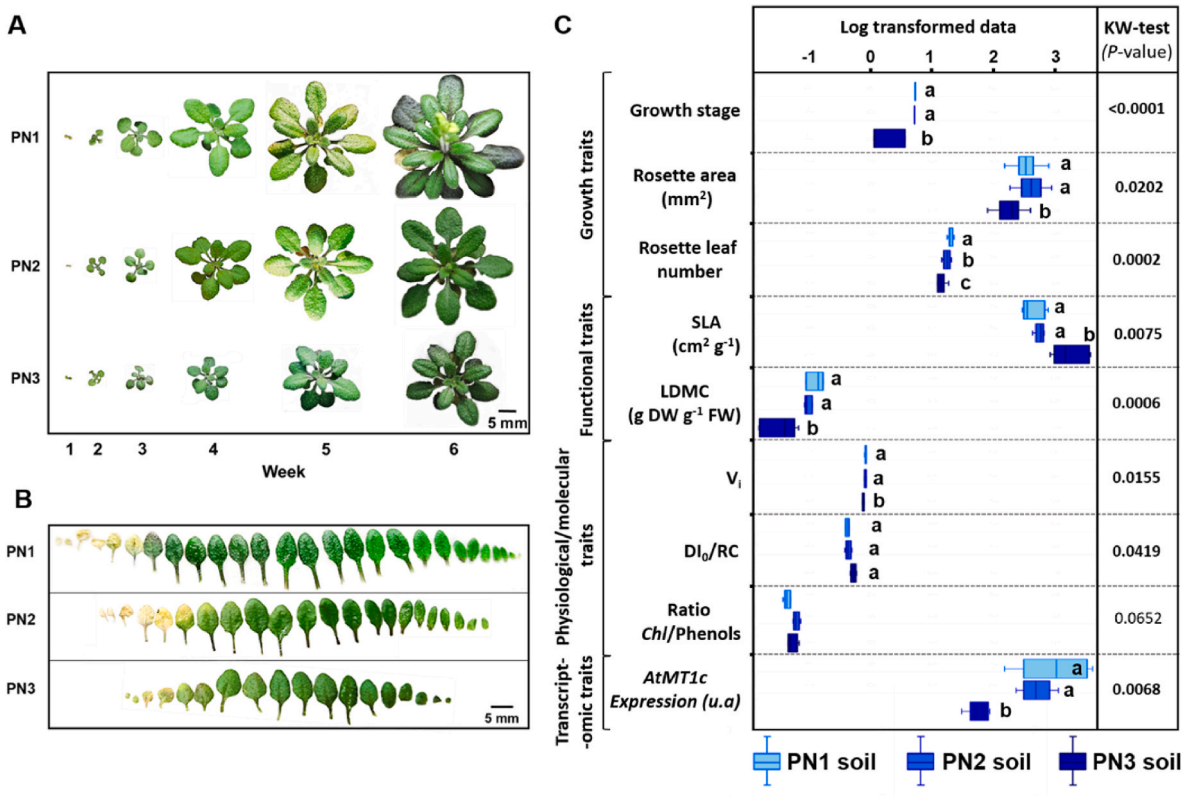


Fig. 4. Phenotype of *Arabidopsis thaliana* (6-week-old) growing on the Peisey-Nancroix (PN1-PN2-PN3) soils. (A) Serial top views of the rosette morphology. Ten individual plants were observed, and representative photographs are shown. **(B)** Dissected rosette leaves of 6-week-old plants. Ten leaf scans were observed, and representative photographs are shown. **(C)** Phenotype traits at 6-week-old plants. All traits measured [Growth traits (Table S4), Functional traits and Physiological/molecular/transcriptomic traits (Table S5)] were Log-transformed only to fit into the figure integrating all the results. ***SLA***, specific leaf area; ***LDMC***, leaf dry matter content; ***DI_0/RC***, flux of dissipated excitation energy; ***Chl***, Chlorophylls; ***AtMT1c***, metallothionein 1c. Data are presented as the mean ± SED. Statistical analysis was performed with a Kruskal-Wallis (*KW*) test followed by the post-hoc Wilcoxon test. *P*-values were adjusted using the Benjamini-Hochberg correction. Superscripts ^{a,b} indicate differences at a significant level of 0.05.

et al., 2012; Paunov et al., 2018; Sofo et al., 2022). Only a few studies have observed increased pigment levels under TMM exposure, potentially linked to leaf age, exogenous TMM concentrations, or species-specific resistance mechanisms (Konieczna et al., 2023; Pellegrini et al., 1993; Sharma et al., 2021).

To further investigate the plant response, we examined transcription of *AtMT1-3* genes, which encode metallothioneins involved in intracellular metal homeostasis and detoxification (Fig. 4C–Table S5). In PN3 rosettes, all *AtMT* genes (*AtMT1c*, *AtMT2a*, *AtMT2b*, *AtMT3*) were significantly downregulated compared to PN1 and PN2, which showed similar expression levels. This downregulation could result from chronic exposure (6w) to the TMM mixture—especially Cd, Pb, Cu, Zn (Konieczna et al., 2023)—or be linked to the stunted growth of PN3 rosettes (approximately two-week delay, with visibly damaged leaves). As previously reported, *AtMT* gene expression is influenced by TMM type (single vs. mixture), exposure level and duration, plant developmental stage, and tends to increase with leaf age (Amaral dos Reis et al., 2018; Guo et al., 2003; Konieczna et al., 2023; Cobbett and Goldsbrough, 2002).

High TMM exposure also impaired reproductive development, beginning with a ~2-week delay in bolting in PN3 plants (Fig. 5A, Table S6). Ten weeks after sowing, PN3 plants exhibited a substantial reduction in stem length (~4-fold), total silique number (~2-fold), and complete absence of shattered siliques (Fig. 5B and C, Tables S6–S7). Moreover, a decreasing trend in seeds per silique was observed with increasing levels of TMM exposure (Fig. 5B and C, Table S7). Elevated *Chl*/phenol ratios, resulting from increased total chlorophyll content, further confirmed silique immaturity in PN3, while PN2 siliques exhibited a significant decrease in this ratio, attributed to higher phenol content, likely reflecting a slightly more advanced developmental stage (Fig. 5C–Table S7). Similar reproductive impairments have been reported under single-metal exposures (Cd, As, Pb) and also in plants growing in metalliferous soils (Busoms et al., 2021; Carvalho et al., 2021; Peña-Garcia et al., 2021).

The expression of *AtMT* genes (*AtMT1c*, *AtMT2a*, *AtMT2b*) showed a slight but significant increase in PN3 siliques compared to PN2 (Fig. 5C–Table S7), consistent with previous reports describing increased expression in vascular tissues of developing siliques and seeds exposed to Cu or Pb (Busoms et al., 2021; García-Hernández et al., 1998). Together, these findings indicate that high TMM exposure significantly delays flowering and adversely affects silique and seed development (~1.4-fold; Fig. 5C–Table S7), suggesting a disruption in *A. thaliana* phenology.

3.1.5. *Assessment of TMM exposure using integrated biological indices*

To evaluate the relevance of integrated biological effect indices, we compared geochemical soil contamination metrics with the *TEI* and *IBR* indices (Fig. 6). A negative relationship was observed between *TEI* values and soil contamination indices such as *PLI* and *ExF*, supporting the earlier finding that extracellular enzyme activities decline with increasing TMM content (Section 3.1.2). This is consistent with previous reports of negative correlations between *TEI* and Pb–Zn–Cd gradients in grasslands near former mining sites (Fang et al., 2017). In contrast, *IBR* values were positively correlated with internal plant contamination (*MPI*), regardless of plant age (6w or 10w) (Fig. 6). This suggests that *IBR* reflects biological effect of plant-mobilizable TMMs, potentially reducing reliance on costly analytical TMM analyses. These results are consistent with previous studies investigating plant responses to single

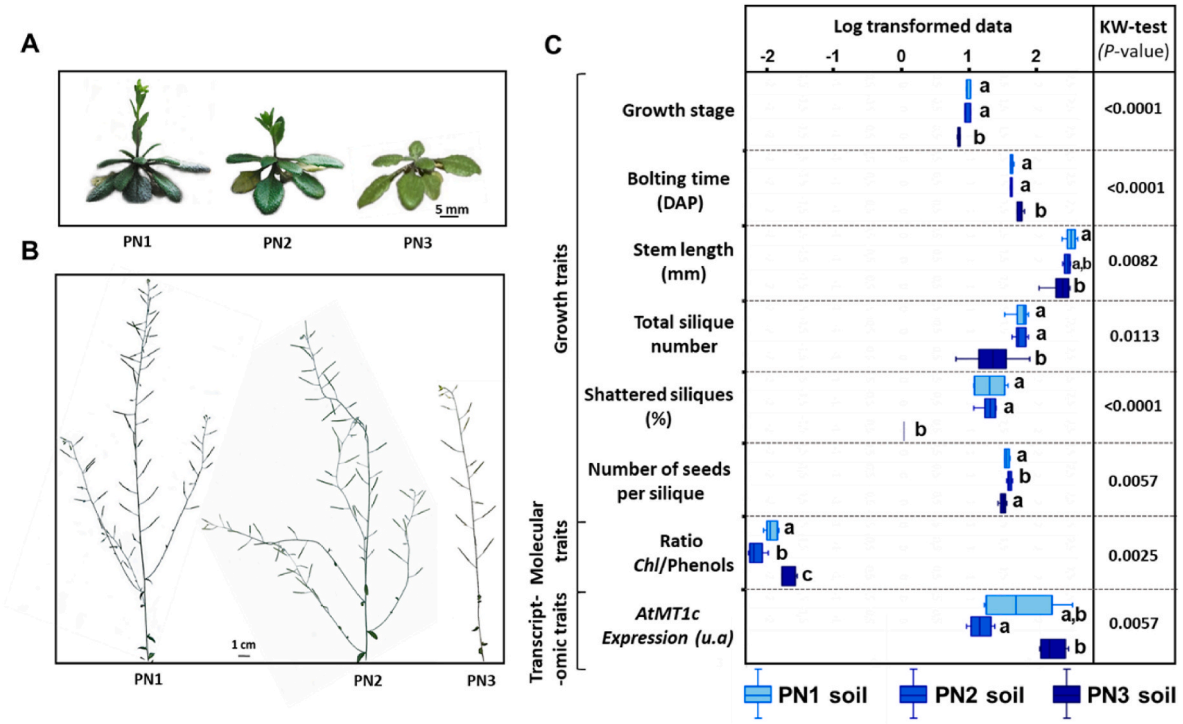


Fig. 5. Reproductive phenotype of *Arabidopsis thaliana* (10-week-old) growing on the Peisey-Nancroix (PN1-PN2-PN3) soils. (A) Images of plants at 42 days after planting (***DAP***). Ten plants were observed, and representative photographs are shown. **(B)** Comparison of inflorescence morphology between PN1-PN2-PN3 soils at 10-week-old plants. Ten plants were observed, and representative photographs are shown. **(C)** Phenotype traits at 10-week-old plants. All traits measured [Growth, Molecular and Transcriptomic traits (Tables S6 and S7)] were Log-transformed only to fit into the figure integrating all the results. ***Chl***, Chlorophylls; ***AtMT1c***, metallothionein 1c. Data are presented as the mean ± SED. Statistical analysis was performed with a Kruskal-Wallis (*KW*) test followed by the post-hoc Wilcoxon test. *P*-values were adjusted using the Benjamini-Hochberg correction. Superscripts ^{a,b,c} indicate differences at a significant level of 0.05.

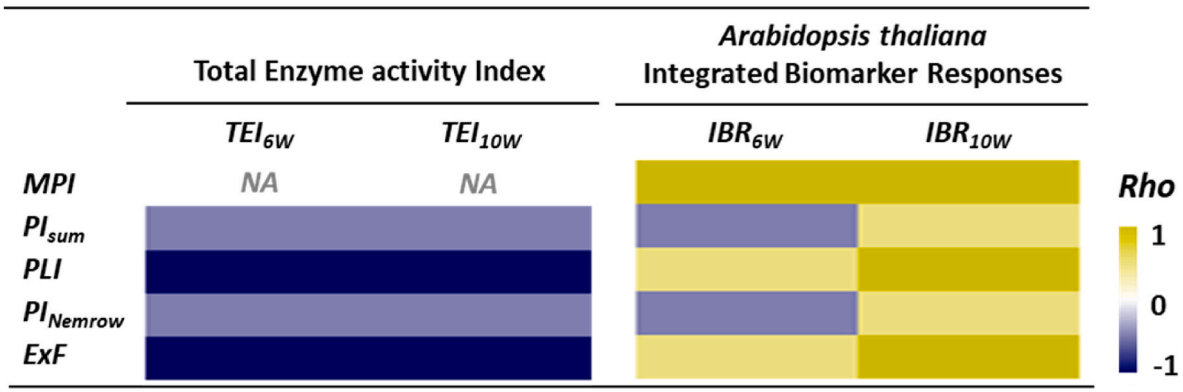


Fig. 6. Correlation between biological indices (Total Enzyme activity Index (*TEI*), Integrated Biomarker Responses (*IBR*)) measured at 6 and 10 weeks of *Arabidopsis thaliana* cultivation, and geochemical pollution indices. Heatmap of Spearman's *Rho* coefficient, indicating positive (yellow) and negative (blue) relationships between TMM indices and IBR determined with *Arabidopsis thaliana* plants growing on PN1-PN2-PN3 soils. ***NA***, Not Applicable.

(Ma et al., 2022) or complex (Bertrand et al., 2019; Ji et al., 2018; Pereira et al., 2009) TMM exposures.

A temporal shift in these relationships was also noted: at 6w, *IBR* showed a modest negative correlation with the PI_{sum} and $PI_{Nemerow}$ indices, while at 10w, *IBR* was positively correlated with the *PLI* and *ExF* indices. This temporal dynamic highlights the importance of considering multiple geochemical indices to accurately evaluate biological risks under complex TMM exposure scenarios. Overall, the *IBR* values effectively captured the biological impacts of plant-mobilized TMM, with outcomes influenced by both plant age and exposure duration.

A. thaliana was primarily used for *ex situ* tests under standardized conditions, which allowed us to demonstrate that both *TEI* and *IBR* proved to be sensitive indicators of soil contamination and bioavailable TMM content, despite the inherent variability of the biological traits used for their calculation. This laboratory validation provided a robust foundation for subsequently applying *TEI* and plant-based *IBR in situ*, focusing on species that share key traits with *A. thaliana* (non-accumulating and relatively sensitive), thereby offering valuable insights for ecological risk assessment.

3.2. Validation of the integrated biological indices in field conditions

Since *TEI* and *IBR* proved to be effective tools of soil contamination under controlled conditions, field validation was conducted to assess their reliability in natural environments. The Peisey-Nancroix site provided an ideal case study for this purpose, as it features a well-

characterized 200-year-old contamination gradient ranging from minimally to heavily polluted soils (Table S8).

Previous studies have shown that TMM can affect microbial community diversity and composition, leading to impaired soil enzyme activities (Dai et al., 2004; D'Ascoli et al., 2006; Rijk and Ekblad, 2020). In this study, increasing total TMM and Pb-available contents did not inhibit the hydrolysis of C-substrates (EEC), apart from a slight decrease in AG activity, which was uncorrelated with Pb-availability (Fig. 7, Table S9). This inhibition was insufficient to significantly affect overall EEC. Similarly, the hydrolysis of N-substrates (EEN) remained unaffected by TMM (Fig. 7, Table S9). No significant correlations were found between the activities of AG, BG, CB, XYL, EEC, LAP, NAG and EEN, and other soil physico-chemical parameters, such as pH, organic matter (OM), or C- and N-stocks, which are typically major drivers of microbial enzyme function (data not shown).

The absence of EEC inhibition was unexpected, as a strong positive correlation was detected between soil C-stock and TMM content (Pearson, $r = 0.90$, $P < 0.0001$), while N-stock remained stable. This aligns with previous observations suggesting C-stock accumulation under TMM exposure due to inhibited microbial catabolism (Dai et al., 2004; Rijk and Ekblad, 2020). The landscape heterogeneity of the Peisey-Nancroix site, spanning forest edges and agricultural areas (mainly mown grasslands), may have introduced additional variability in enzyme activities through OM and fertilizer inputs. These inputs, themselves strongly correlated with the TMM gradient (Pearson, $r = 0.99$, $P < 0.0001$), may have obscured the effects of TMM (Madejón et al., 2001; Aponte et al., 2020).

Interestingly, phosphatase activity (EEP) showed a strong positive correlation with total TMM and Pb-availability (Fig. 7, Table S10). This contradicts previous studies reporting EEP inhibition under TMM exposure (Adetunji et al., 2017; Fang et al., 2017; Kandziora-Ciupa et al., 2021). In our study, EEP was moderately and negatively correlated with pH (Pearson, $r = -0.62$, $P = 0.024$) and moderately and positively correlated with OM (Pearson, $r = 0.61$, $P = 0.023$), consistent with previous field-based studies (Adetunji et al., 2017; Aponte et al., 2020). Again, OM and pH may have enhanced EEP activity, potentially masking typical TMM-related inhibition.

Although *TEI* is generally expected to correlate positively with soil C and N contents and negatively with TMM (Fang et al., 2017), no such relationships were found in this study (Fig. 7, Table S11), a pattern previously observed in long-term contaminated sites (Kandziora-Ciupa et al., 2021). The failure of *TEI* to replicate controlled-condition trends observed in *ex situ* biotests (Section 3.1.5) likely reflects the influence of soil physico-chemical properties and environmental drivers modulating TMM toxicity (D'Ascoli et al., 2006). *TEI* and other microbial indicators may be more suitable for detecting early signs of soil degradation (Lemanowicz et al., 2023), and thus may be less informative in long-contaminated, ecologically stabilized soils. Microbial biosensors—particularly for mobile Pb—could enhance sensitivity by circumventing long-term microbial adaptations (Huang et al., 2023), although limitations in biosensor selectivity and multiplex detection persist. A combined TEI-biosensor approach could provide a more comprehensive risk assessment.

At the Peisey-Nancroix site, ruderal plant species were observed along the entire TMM gradient. Several of these species have already been proposed as alternative bioindicators of TMM contamination: *Poa* sp. including *Poa pratensis* (Boshoff et al., 2014; Padmavathiamma and Li, 2010), *Taraxacum officinale* (Keane et al., 2005; Mihaylova et al., 2023) and *Geranium sylvaticum* (Fazekašová et al., 2016; Hasanović et al., 2023). These species were thus suitable candidates for evaluating plant responses to long-term, complex TMM exposure under natural conditions.

Each biomarker selected in the *IBR* calculation varied significantly across the 13 subsites, regardless of plant species (Table S11). *IBR* values varied with both species and soil type: (i) *P. pratensis* and *T. officinale* showed the lowest *IBR* at subsite G8 (clean) and highest at H5 (heavily contaminated); (ii) *G. sylvaticum* exhibited lowest *IBR* at G5 (heavily contaminated) and highest at B2A (most contaminated) (Tables S8, S9 and S10). No significant dose-response correlations were found between IBR_{Poa} and $IBR_{Taraxacum}$ and soil TMM or Pb-availability (Fig. 7), nor between individual traits and contamination levels (Table S11). Yet, *P. pratensis* is a known bioindicator of TMM, linked primarily to its tolerance mechanisms (e.g., phytoextraction, phytostabilization) (Padmavathiamma and Li, 2010) but also to its responses in seedling biomass and chlorophyll content (Putra et al., 2013). Similarly, *T. officinale* has shown altered phenolics, chlorophyll content, and photosynthetic performance in response to TMM (Mihaylova et al., 2023; Vanni et al., 2015). The lack of clear physiological responses (individual traits and/or integrated response) in *P. pratensis* and *T. officinale* in our study may result from: (i) antagonistic effects of mixed TMM, modulated by site-specific soil properties; (ii) immobilization of legacy TMM (deposited over 200 years ago) in stable forms or tightly bound to soil colloids (the more mobile fractions having been leached; Guillevic et al., 2023b), thereby limiting phytoextraction and, in turn, reducing measurable physiological effects; (iii) mycorrhizal symbioses enhancing plant tolerance to TMM stress, particularly in

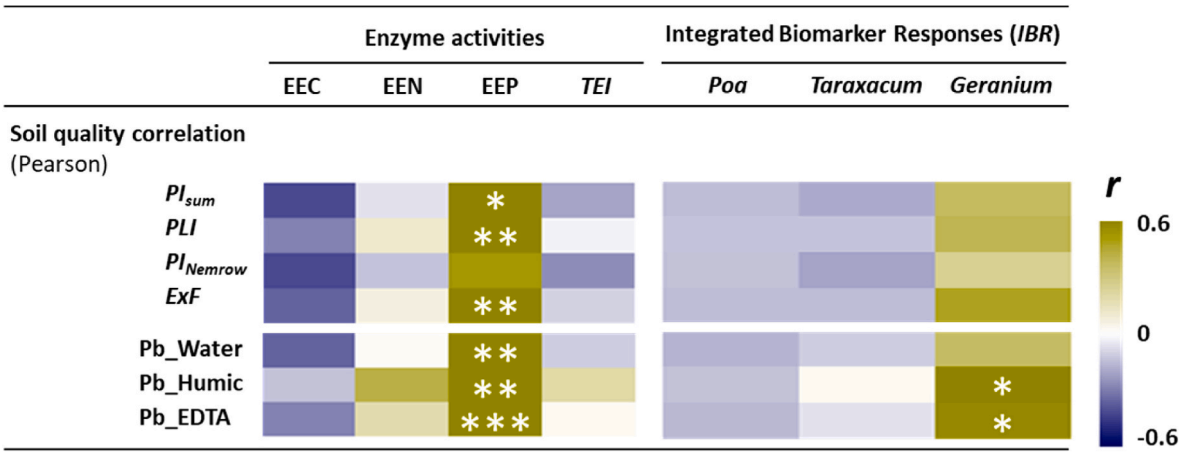


Fig. 7. Correlation between soil TMM contamination and biological indices. Heatmap of Pearson's ***r*** coefficient (significant correlation: *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$), indicating positive (green) and negative (blue) relationships between soil TMM indices and biological indices (soil microorganism enzyme activities and *IBR* determined with *Poa pratensis*, *Taraxacum officinale*, *Geranium sylvaticum*) plants growing in Peisey-Nancroix site. Potential enzymatic activities were expressed as nmol g^{-1} soil-DW h^{-1}. ***EEC***, Extracellular enzymes of hydrolysis of C-substrates; ***EEN***, Extracellular Enzymes of hydrolysis of N-substrates; ***EEP***, Extracellular Enzymes of hydrolysis of P-substrates.

T. officinale (Maleci et al., 2014; Wu et al., 2014); (iv) species-specific root architectures, with deeper-rooted *T. officinale* and *P. pratensis* potentially avoiding surface-contaminated layers, unlike *G. sylvaticum* whose shallow roots are ideally located in the most contaminated soil layer (Boshoff et al., 2014; Guillevic et al., 2023b; Palazzo et al., 2003).

In contrast, *G. sylvaticum* appeared more sensitive to TMM: $IBR_{Geranium}$ showed (i) a non-significant but positive correlation with *ExF;* (ii) a significant strong positive correlation with Pb-availability (extracted with humic acid); (iii) a significant moderate positive correlation with Pb-availability (extracted with EDTA) (Fig. 7). Individual biological traits also indicated effects on the photosynthetic apparatus, with V_i values significantly correlated with contamination indices (PI_{sum}, *PLI*, $PI_{Nemerow}$, *ExF*) and Pb-availability (Table S11). The absence of a statistically significant correlation between $IBR_{Geranium}$ and total TMM content is unsurprising, e.g., subsite D3 exhibited the highest Pb contamination in association with the highest content in slag and coal particles, but also the lowest level of Pb-availability (Guillevic et al., 2023b). Moreover, Cook's distance analyses confirmed D3 as an outlier (Fig. S4A). After excluding D3, $IBR_{Geranium}$ was significant moderate-to-strong correlated with all soil contamination indices (PI_{sum}, *PLI*, $PI_{Nemerow}$, *ExF*), while maintaining its significant positive correlation with Pb-availability (Fig. S4B), confirming its suitability as a proxy for plant-mobilizable TMM. Then in the field, *G. sylvaticum* emerged as the most informative indicator of TMM effects: its *IBR* correlated significantly with soil-contamination indices and with Pb-mobile fractions, whereas the more tolerant *P. pratensis* and *T. officinale* showed weaker or no relationships.

To ensure *IBR* robustness and interpretability, several key guidelines should be followed: (i) select traits with demonstrated sensitivity to TMM exposure; (ii) include a sufficiently broad set of traits to improve index significance; (iii) assess traits across several co-occurring plant species; (iv) conduct all measurements on the same day and at a comparable plant developmental stage; (v) interpret *IBR* in conjunction with individual traits and not necessary with mobile TMM content alone (as *IBR* reflects bioavailable contaminant levels at sites). When applied in accordance with these guidelines, the *IBR* represents a practical tool for qualitative soil assessment.

4. Conclusion

Biological indices for assessing the ecological risk of soil contamination remain challenging to generalize across regions, contamination histories, and soil types. This study contributes to their development by selecting integrated biomarkers through *ex situ* biotests and validating them *in situ* at the former Peisey-Nancroix mining site. Under *ex situ* controlled conditions, the Total Enzyme activity Index (*TEI*) showed a clear inverse relationship with soil chemical quality and the Integrated Biological Response (*IBR*) index exhibited a promising correlation with both total TMM and Pb-bioavailable concentrations, particularly using the sensitive model species *Arabidopsis thaliana*.

Across the *in situ* field gradient, neither *TEI* nor EEC/EEN tracked total TMM, whereas EEP increased with TMM and Pb-availability and also covaried with OM and pH. We interpret this as the combined effect of (i) confounding soil drivers (notably OM inputs and pH linked to land use), which can override or mask metal-related inhibition of enzyme activities, and (ii) long-term microbial adaptation/functional redundancy that maintains core functions despite chronic exposure—both factors that dampen *TEI* sensitivity in stabilized, centuries-old contamination settings. By contrast, the plant-based *IBR*, constructed from direction-corrected physiological traits, remained diagnostic of bioavailable TMM, showing strong field associations in *G. sylvaticum*. Together, these results suggest *TEI* is most informative as an early-warning metric under recent disturbance, whereas *IBR* is better suited to chronic, legacy contamination.

In this context, the plant-based *IBR* index demonstrated clear potential for evaluating ecological risks in chronically contaminated soils, despite its limited application to date. This integrative approach offers a valuable alternative for assessing the ecological risk posed by soil contamination and could help reduce the reliance on extensive geochemical analyses. However, for the *IBR* index to be widely and routinely applied, further validation is required across multiple sites characterized by long-term soil contamination.

CRediT authorship contribution statement

Marion Sarah Deville-Cavellin: Writing – review & editing, Visualization, Methodology, Investigation, Formal analysis, Data curation. **Floriane Guillevic:** Validation, Resources, Formal analysis. **Christelle Gonindard-Melodelima:** Methodology, Formal analysis. **Sylvain Campillo-Cressot:** Resources, Methodology, Formal analysis. **Frédéric Laporte:** Resources, Methodology. **Cindy Arnoldi:** Resources, Methodology. **Magali Rossi:** Writing – review & editing, Resources, Formal analysis. **Arnaud Foulquier:** Writing – original draft, Supervision, Resources, Formal analysis. **Muriel Raveton:** Writing – review & editing, Visualization, Validation, Supervision, Project administration, Methodology, Investigation, Funding acquisition, Formal analysis, Conceptualization.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

This study was financially supported by the Observatoire des Sciences de l'Univers de Grenoble (Labex OSUG@2020, ANR10 LABX56), and the Laboratoire d'Ecologie Alpine (Université Grenoble Alpes). The authors would like to thank F. Boucher and F. Latassa for their technical support and advice. The authors also thank the UMR Lautaret (University Grenoble Alpes/CNRS) for access to the greenhouse and the commune of Peisey-Nancroix for granting access to the study site. Editorial assistance, in the form of language editing and correction, was provided by XpertScientific Editing and Consulting Services.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2025.144770.

Data availability

Data will be made available on request.

References

Adetunji, A., Lewu, F., Mulidzi, A., Ncube, B., 2017. The biological activities of β-glucosidase, phosphatase and urease as soil quality indicators: a review. J. Soil Sci. Plant Nutr. 17, 794–807. https://doi.org/10.4067/S0718-95162017000300018.

Amaral dos Reis, R., Keunen, E., Mourato, M.P., Martins, L.L., Vangronsveld, J., Cuypers, A., 2018. Accession-specific life strategies affect responses in leaves of *Arabidopsis thaliana* plants exposed to excess Cu and Cd. J. Plant Physiol. 223, 37–46. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.01.008.

Angulo-Bejarano, P.I., Puente-Rivera, J., Cruz-Ortega, R., 2021. Metal and metalloid toxicity in plants: an overview on molecular aspects. Plants. https://doi.org/10.3390/plants10040635.

Aponte, H., Meli, P., Butler, B., Paolini, J., Matus, F., Merino, C., Cornejo, P., Kuzyakov, Y., 2020. Meta-analysis of heavy metal effects on soil enzyme activities. Sci. Total Environ. 737, 139744. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139744.

Ardestani, M.M., van Straalen, N.M., van Gestel, C.A.M., 2014. The relationship between metal toxicity and biotic ligand binding affinities in aquatic and soil organisms: a review. Environ. Pollut. 195, 133–147. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2014.08.020.

Asare, M.O., Afriyie, J.O., 2021. Ancient mining and metallurgy as the origin of Cu, Ag, Pb, Hg, and Zn contamination in soils: a review. Water Air Soil Pollut. 232, 240. https://doi.org/10.1007/s11270-021-05166-4.

Bączek-Kwinta, R., Antonkiewicz, J., 2022. Differential physiological response and potential toxicological risk of white cabbage grown in Zinc-spiked soil. Agronomy 12, 2186. https://doi.org/10.3390/agronomy12092186.

Baek, S.-A., Han, T., Ahn, S.-K., Kang, H., Cho, M.R., Lee, S.-C., Im, K.-H., 2012. Effects of heavy metals on plant growths and pigment contents in *Arabidopsis thaliana*. Plant Pathol. J. 28, 446–452. https://doi.org/10.5423/PPJ.NT.01.2012.0006.

Baker, A.J.M., 1981. Accumulators and excluders -strategies in the response of plants to heavy metals. J. Plant Nutr. 3, 643–654. https://doi.org/10.1080/01904168109362867.

Baron, S., Carignan, J., Ploquin, A., 2006. Dispersion of heavy metals (metalloids) in soils from 800-year-old pollution (Mont-Lozère, France). Environ. Sci. Technol. 40, 5319–5326. https://doi.org/10.1021/es0606430.

Beliaeff, B., Burgeot, T., 2002. Integrated biomarker response: a useful tool for ecological risk assessment. Environ. Toxicol. Chem. 21, 1316–1322. https://doi.org/10.1002/etc.5620210629.

Bertauts, M., Janots, E., Rossi, M., Duhamel-Achin, I., Boiron, M.-C., Airaghi, L., Lanari, P., Lach, P., Peiffert, C., Magnin, V., 2022. A new Alpine metallogenic model for the Pb-Ag orogenic deposits of Macôt-la Plagne and Peisey-Nancroix (Western Alps, France). Geosciences 12, 331. https://doi.org/10.3390/geosciences12090331.

Bertrand, L., Monferrán, M.V., Valdés, M.E., Amé, M.V., 2019. Usefulness of a freshwater macrophyte (*Potamogeton pusillus*) for an environmental risk assessment in a multi-source contaminated basin. Chemosphere 222, 1003–1016. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.02.018.

Bhaduri, D., Sihi, D., Bhowmik, A., Verma, B.C., Munda, S., Dari, B., 2022. A review on effective soil health bio-indicators for ecosystem restoration and sustainability. Front. Microbiol. 13. https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.938481.

Blondel, C., Briset, L., Legay, N., Arnoldi, C., Poly, F., Clément, J.-C., Raveton, M., 2017. Assessing the dynamic changes of rhizosphere functionality of *Zea mays* plants grown in organochlorine contaminated soils. J. Hazard. Mater. 331, 226–234. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2017.02.056.

Boechat, C.L., Pistóia, V.C., Gianelo, C., Camargo, F.A. de O., 2016. Accumulation and translocation of heavy metal by spontaneous plants growing on multi-metal-contaminated site in the Southeast of Rio Grande do Sul state, Brazil. Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 23, 2371–2380. https://doi.org/10.1007/s11356-015-5342-5.

Boshoff, M., De Jonge, M., Scheifler, R., Bervoets, L., 2014. Predicting As, Cd, Cu, Pb and Zn levels in grasses (*Agrostis* sp. and *Poa* sp.) and stinging nettle (*Urtica dioica*) applying soil–plant transfer models. Sci. Total Environ. 493, 862–871. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.06.076.

Boyes, D.C., Zayed, A.M., Ascenzi, R., McCaskill, A.J., Hoffman, N.E., Davis, K.R., Görlach, J., 2001. Growth stage–based phenotypic analysis of *Arabidopsis*: a model for high throughput functional genomics in plants. Plant Cell 13, 1499–1510. https://doi.org/10.1105/TPC.010011.

Burger, A., Weidinger, M., Adlassnig, W., Puschenreiter, M., Lichtscheidl, I., 2019. Response of *Arabidopsis halleri* to cesium and strontium in hydroponics: extraction potential and effects on morphology and physiology. Ecotoxicol. Environ. Saf. 184, 109625. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.109625.

Busoms, S., Pérez-Martín, L., Llimós, M., Poschenrieder, C., Martos, S., 2021. Genome-wide association study reveals key genes for differential lead accumulation and tolerance in natural *Arabidopsis thaliana* accessions. Front. Plant Sci. 12, 689316. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.689316.

Calisi, A., Zaccarelli, N., Lionetto, M.G., Schettino, T., 2013. Integrated biomarker analysis in the earthworm *Lumbricus terrestris*: application to the monitoring of soil heavy metal pollution. Chemosphere 90, 2637–2644. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2012.11.040.

Camizuli, E., Rossi, M., Gasquet, D., 2021. Trace metals dispersion from 1000 years of mining activity in the northern French Alps. Extr. Ind. Soc. 8, 135–146. https://doi.org/10.1016/j.exis.2020.08.017.

Carvalho, M.E.A., Gaziola, S.A., Carvalho, L.A., Azevedo, R.A., 2021. Cadmium effects on plant reproductive organs: physiological, productive, evolutionary and ecological aspects. Ann. Appl. Biol. 178, 227–243. https://doi.org/10.1111/aab.12612.

Cho, M., Chardonnens, A.N., Dietz, K.-J., 2003. Differential heavy metal tolerance of *Arabidopsis halleri* and *Arabidopsis thaliana*: a leaf slice test. New Phytol. 158, 287–293. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00746.x.

Cobbett, C., Goldsbrough, P., 2002. Phytochelatins and metallothioneins: roles in heavy metal detoxification and homeostasis. Annu. Rev. Plant Biol. 53, 159–182. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.53.100301.135154.

Cortés-Eslava, J., Gómez-Arroyo, S., Cortés, P.A.M., Jiménez-García, L.F., Lara-Martínez, R., Arenas-Huertero, F., Morton-Bermea, O., Testillano, P.S., 2022. The wild plant *Gnaphalium lavandulifolium* as a sentinel for biomonitoring the effects of environmental heavy metals in the metropolitan area of México Valley. Environ. Monit. Assess. 195, 195. https://doi.org/10.1007/s10661-022-10763-9.

Cozza, R., Bruno, L., Bitonti, M.B., 2013. Expression pattern of a type-2 metallothionein gene in a wild population of the psammophyte *Silene nicaeensis*. Protoplasma 250, 381–389. https://doi.org/10.1007/s00709-012-0425-3.

Dai, J., Becquer, T., Rouiller, J.H., Reversat, G., Bernhard-Reversat, F., Lavelle, P., 2004. Influence of heavy metals on C and N mineralisation and microbial biomass in Zn-, Pb-, Cu-, and Cd-contaminated soils. Appl. Soil Ecol. 25, 99–109. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2003.09.003.

D'Ascoli, R., Rao, M.A., Adamo, P., Renella, G., Landi, L., Rutigliano, F.A., Terribile, F., Gianfreda, L., 2006. Impact of river overflowing on trace element contamination of volcanic soils in south Italy: part II. Soil biological and biochemical properties in relation to trace element speciation. Environ. Pollut. 144, 317–326. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.11.017.

Delhaye, G., Violle, C., Séleck, M., Ilunga wa Ilunga, E., Daubie, I., Mahy, G., Meerts, P., 2016. Community variation in plant traits along copper and cobalt gradients. J. Veg. Sci. 27, 854–864. https://doi.org/10.1111/jvs.12394.

Depledge, M.H., Aagaard, A., Györkös, P., 1995. Assessment of trace metal toxicity using molecular, physiological and behavioural biomarkers. Mar. Pollut. Bull., Proceedings of the Third International Conference on Trace Metals in the Aquatic Environment 31, 19–27. https://doi.org/10.1016/0025-326X(95)00006-9.

Egendorf, S.P., Groffman, P., Moore, G., Cheng, Z., 2020. The limits of lead (Pb) phytoextraction and possibilities of phytostabilization in contaminated soil: a critical review. Int. J. Phytoremediation 22, 916–930. https://doi.org/10.1080/15226514.2020.1774501.

Elbaz-Poulichet, F., Guédron, S., Anne-Lise, D., Freydier, R., Perrot, V., Rossi, M., Piot, C., Delpoux, S., Sabatier, P., 2020. A 10,000-year record of trace metal and metalloid (Cu, Hg, Sb, Pb) deposition in a western Alpine lake (Lake Robert, France): deciphering local and regional mining contamination. Quat. Sci. Rev. 228, 106076. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.106076.

Fang, L., Liu, Y., Tian, H., Chen, H., Wang, Y., Huang, M., 2017. Proper land use for heavy metal-polluted soil based on enzyme activity analysis around a Pb-Zn mine in Feng County, China. Environ. Sci. Pollut. Res. 24, 28152–28164. https://doi.org/10.1007/s11356-017-0308-4.

Fazekašová, D., Boguská, Z., Fazekaš, J., Škvareninová, J., Chovancová, J., 2016. Contamination of vegetation growing on soils and substrates in the unhygienic region of Central Spiš (Slovakia) polluted by heavy metals. J. Environ. Biol. 37, 1335–1340.

Fontanili, L., Lancilli, C., Suzui, N., Dendena, B., Yin, Y.-G., Ferri, A., Ishii, S., Kawachi, N., Lucchini, G., Fujimaki, S., Sacchi, G.A., Nocito, F.F., 2016. Kinetic analysis of Zinc/Cadmium reciprocal competitions suggests a possible Zn-insensitive pathway for root-to-shoot Cadmium translocation in rice. Rice N. Y. N 9, 16. https://doi.org/10.1186/s12284-016-0088-3.

Gall, J.E., Boyd, R.S., Rajakaruna, N., 2015. Transfer of heavy metals through terrestrial food webs: a review. Environ. Monit. Assess. 187, 201. https://doi.org/10.1007/s10661-015-4436-3.

García-Hernández, M., Murphy, A., Taiz, L., 1998. Metallothioneins 1 and 2 have distinct but overlapping expression patterns in *Arabidopsis*. Plant Physiol. 118, 387–397. https://doi.org/10.1104/pp.118.2.387.

Gasber, A., Klaumann, S., Trentmann, O., Trampczynska, A., Clemens, S., Schneider, S., Sauer, N., Feifer, I., Bittner, F., Mendel, R.R., Neuhaus, H.E., 2011. Identification of an *Arabidopsis* solute carrier critical for intracellular transport and inter-organ allocation of molybdate. Plant Biol. Stuttg. Ger. 13, 710–718. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00448.x.

Gervais-Bergeron, B., Paul, A.L.D., Chagnon, P.-L., Baker, A.J.M., van der Ent, A., Faucon, M.-P., Quintela-Sabarís, C., Labrecque, M., 2023. Trace element hyperaccumulator plant traits: a call for trait data collection. Plant Soil 488, 187–196. https://doi.org/10.1007/s11104-023-05996-7.

Ghuge, S.A., Nikalje, G.C., Kadam, U.S., Suprasanna, P., Hong, J.C., 2023. Comprehensive mechanisms of heavy metal toxicity in plants, detoxification, and remediation. J. Hazard. Mater. 450, 131039. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2023.131039.

Gieroń, Ż., Sitko, K., Zieleźnik-Rusinowska, P., Szopiński, M., Rojek-Jelonek, M., Rostański, A., Rudnicka, M., Małkowski, E., 2021. Ecophysiology of *Arabidopsis arenosa*, a new hyperaccumulator of Cd and Zn. J. Hazard. Mater. 412, 125052. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.125052.

Gogoi, B., Acharjee, S.A., Bharali, P., Sorhie, V., Walling, B., Alemtoshi, 2024. A critical review on the ecotoxicity of heavy metal on multispecies in global context: a bibliometric analysis. Environ. Res. 248, 118280. https://doi.org/10.1016/j.envres.2024.118280.

Guillevic, F., Rossi, M., Develle, A.-L., Spadini, L., Martins, J.M.F., Arnaud, F., Poulenard, J., 2023a. Pb dispersion pathways in mountain soils contaminated by ancient mining and smelting activities. Appl. Geochem. 150, 105556. https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2022.105556.

Guillevic, F., Arnaud, F., Rossi, M., Poulenard, J., Sabatier, P., Develle, A.-L., Quantin, C., Monvoisin, G., 2023b. The legacy of metallurgical atmospheric contamination in a mountainous catchment: a delayed response of Pb contamination. Sci. Total Environ. 895, 165127. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.165127.

Guo, W.-J., Bundithya, W., Goldsbrough, P.B., 2003. Characterization of the *Arabidopsis* metallothionein gene family: tissue-specific expression and induction during senescence and in response to copper. New Phytol. 159, 369–381. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00813.x.

Halleux, V., 2024. Soil Monitoring and Resilience Directive, PE 757. European Parliamentary Research Service, p. 627.

Hasanović, M., Čakar, J., Ahatović Hajro, A., Murtić, S., Subašić, M., Bajrović, K., Durmić-Pašić, A., 2023. *Geranium robertianum* L. tolerates various soil types burdened with heavy metals. Environ. Sci. Pollut. Res. 30, 93830–93845. https://doi.org/10.1007/s11356-023-28952-5.

Huang, C.-W., Lin, C., Nguyen, M.K., Hussain, A., Bui, X.-T., Ngo, H.H., 2023. A review of biosensor for environmental monitoring: principle, application, and corresponding achievement of sustainable development goals. Bioengineered 14, 58–80. https://doi.org/10.1080/21655979.2022.2095089.

Htwe, T., Chotikarn, P., Duangpan, S., Onthong, J., Buapet, P., Sinutok, S., 2022. Integrated biomarker responses of rice associated with grain yield in copper-contaminated soil. Environ. Sci. Pollut. Res. 29, 8947–8956. https://doi.org/10.1007/s11356-021-16314-y.

Isaure, M.-P., Fayard, B., Sarret, G., Pairis, S., Bourguignon, J., 2006. Localization and chemical forms of cadmium in plant samples by combining analytical electron microscopy and X-ray spectromicroscopy. Spectrochim. Acta Part B At. Spectrosc. 61, 1242–1252. https://doi.org/10.1016/j.sab.2006.10.009.

Jaureguiberry, P., Titeux, N., Wiemers, M., Bowler, D.E., Coscieme, L., Golden, A.S., Guerra, C.A., Jacob, U., Takahashi, Y., Settele, J., Díaz, S., Molnár, Z., Purvis, A., 2022. The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. Sci. Adv. 8, eabm9982. https://doi.org/10.1126/sciadv.abm9982.

Ji, Y., Wu, P., Zhang, Jie, Zhang, Jun, Zhou, Y., Peng, Y., Zhang, S., Cai, G., Gao, G., 2018. Heavy metal accumulation, risk assessment and integrated biomarker responses of local vegetables: a case study along the Le'an river. Chemosphere 199, 361–371. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.02.045.

Kandziora-Ciupa, M., Nadgórska-Socha, A., Barczyk, G., 2021. The influence of heavy metals on biological soil quality assessments in the *Vaccinium myrtillus* L. rhizosphere under different field conditions. Ecotoxicol. Lond. Engl. 30, 292–310. https://doi.org/10.1007/s10646-021-02345-1.

Keane, B., Collier, M.H., Shann, J.R., Rogstad, S.H., 2001. Metal content of dandelion (*Taraxacum officinale*) leaves in relation to soil contamination and airborne particulate matter. Sci. Total Environ. 281, 63–78. https://doi.org/10.1016/s0048-9697(01)00836-1.

Keane, B., Collier, M.H., Rogstad, S.H., 2005. Pollution and genetic structure of North American populations of the common dandelion (*Taraxacum officinale*). Environ. Monit. Assess. 105, 341–357. https://doi.org/10.1007/s10661-005-4333-2.

Kłobus, G., Burzyński, M., Buczek, J., 2002. Heavy metals and nitrogen metabolism. In: Prasad, M.N.V., Strzałka, K. (Eds.), Physiology and Biochemistry of Metal Toxicity and Tolerance in Plants. Springer, Netherlands, Dordrecht, pp. 325–355. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2660-3_13.

Konieczna, W., Mierek-Adamska, A., Chojnacka, N., Antoszewski, M., Szydłowska-Czerniak, A., Dąbrowska, G.B., 2023. Characterization of the metallothionein gene family in *Avena sativa* L. and the gene expression during seed germination and heavy metal stress. Antioxidants 12, 1865. https://doi.org/10.3390/antiox12101865.

Krämer, U., 2010. Metal hyperaccumulation in plants. Annu. Rev. Plant Biol. 61, 517–534. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112156.

Kumpiene, J., Giagnoni, L., Marschner, B., Denys, S., Mench, M., Adriaensen, K., Vangronsveld, J., Puschenreiter, M., Renella, G., 2017. Assessment of methods for determining bioavailability of trace elements in soils: a review. Pedosphere, Special Issue on Soil Environment and Pollution Remediation 27, 389–406. https://doi.org/10.1016/S1002-0160(17)60337-0.

Kuperman, R.G., Carreiro, M.M., 1997. Soil heavy metal concentrations, microbial biomass and enzyme activities in a contaminated grassland ecosystem. Soil Biol. Biochem. 29, 179–190. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00297-0.

Küpper, H., Benedikty, Z., Morina, F., Andresen, E., Mishra, A., Trtílek, M., 2019. Analysis of OJIP chlorophyll fluorescence kinetics and Q_A reoxidation kinetics by direct fast imaging. Plant Physiol. 179, 369–381. https://doi.org/10.1104/pp.18.00953.

Lavorel, S., 2013. Plant functional effects on ecosystem services. J. Ecol. 101, 4–8. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12031.

Lemanowicz, J., Bartkowiak, A., Zielińska, A., Jaskulska, I., Rydlewska, M., Klunek, K., Polkowska, M., 2023. The effect of enzyme activity on carbon sequestration and the cycle of available macro- (P, K, Mg) and microelements (Zn, Cu) in phaeozems. Agriculture 13, 172. https://doi.org/10.3390/agriculture13010172.

Ma, P., Tian, T., Dai, Z., Shao, T., Zhang, W., Liu, M., 2022. Assessment of Cd bioavailability using chemical extraction methods, DGT, and biological indicators in soils with different aging times. Chemosphere 296, 133931. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.133931.

Madejón, E., Burgos, P., López, R., Cabrera, F., 2001. Soil enzymatic response to addition of heavy metals with organic residues. Biol. Fertil. Soils 34, 144–150. https://doi.org/10.1007/s003740100379.

Maleci, L., Buffa, G., Wahsha, M., Bini, C., 2014. Morphological changes induced by heavy metals in dandelion (*Taraxacum officinale* Web.) growing on mine soils. J. Soils Sediments 14, 731–743. https://doi.org/10.1007/s11368-013-0823-y.

Mihaylova, V., Yotova, G., Marinova, K., Benderev, A., Lyubomirova, V., Tsakovski, S., 2023. Biomonitoring of potentially toxic elements in an abandoned mining region using *Taraxacum officinale*: a case study on the "Tsar Asen" mine in Bulgaria. Appl. Sci. 13, 11860. https://doi.org/10.3390/app132111860.

Moorhead, D.L., Sinsabaugh, R.L., Hill, B.H., Weintraub, M.N., 2016. Vector analysis of ecoenzyme activities reveal constraints on coupled C, N and P dynamics. Soil Biol. Biochem. 93, 1–7. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.10.019.

Murphy, A.P., Coudert, M., Barker, J., 2000. Plants as biomarkers for monitoring heavy metal contaminants on landfill sites using sequential extraction and inductively coupled plasma atomic emission spectrophotometry (ICP-AES). J. Environ. Monit. JEM 2, 621–627. https://doi.org/10.1039/b005594h.

Nagajyoti, P.C., Lee, K.D., Sreekanth, T.V.M., 2010. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: a review. Environ. Chem. Lett. 8, 199–216. https://doi.org/10.1007/s10311-010-0297-8.

Nemer, D., Michalet, R., Randé, H., Sappin-Didier, V., Delerue, F., 2022. Higher facilitation for stress-intolerant ecotypes along a metal pollution gradient are due to a decrease in performance in absence of neighbours. Oikos 2022. https://doi.org/10.1111/oik.09499.

Padmavathiamma, P.K., Li, L.Y., 2010. Effect of amendments on phytoavailability and fractionation of copper and zinc in a contaminated soil. Int. J. Phytoremediation 12, 697–715. https://doi.org/10.1080/15226510903353179.

Palazzo, A.J., Cary, T.J., Hardy, S.E., Lee, C.R., 2003. Root growth and metal uptake in four grasses grown on Zinc-contaminated soils. J. Environ. Qual. 32, 834–840. https://doi.org/10.2134/jeq2003.8340.

Park, W., Han, K.-H., Ahn, S.-J., 2012. Differences in root-to-shoot Cd and Zn translocation and by HMA3 and 4 could influence chlorophyll and anthocyanin content in *Arabidopsis* Ws and Col-0 ecotypes under excess metals. Soil Sci. Plant Nutr. 58, 334–348. https://doi.org/10.1080/00380768.2012.684643.

Pasricha, S., Mathur, V., Garg, A., Lenka, S., Verma, K., Agarwal, S., 2021. Molecular mechanisms underlying heavy metal uptake, translocation and tolerance in hyperaccumulators-an analysis: heavy metal tolerance in hyperaccumulators. Environ. Chall. 4, 100197. https://doi.org/10.1016/j.envc.2021.100197.

Paunov, M., Koleva, L., Vassilev, A., Vangronsveld, J., Goltsev, V., 2018. Effects of different metals on photosynthesis: Cadmium and Zinc affect chlorophyll fluorescence in *Durum* wheat. Int. J. Mol. Sci. 19, 787. https://doi.org/10.3390/ijms19030787.

Pellegrini, M., Laugier, A., Sergent, M., Phan-Tan-Luu, R., Valls, R., Pellegrini, L., 1993. Interactions between the toxicity of the heavy metals cadmium, copper, zinc in combinations and the detoxifying role of calcium in the brown alga *Cystoseira barbata*. J. Appl. Phycol. 5, 351–361. https://doi.org/10.1007/BF02186238.

Peña-Garcia, Y., Shinde, S., Natarajan, P., Lopez-Ortiz, C., Balagurusamy, N., Chavez, A. C.D., Saminathan, T., Nimmakayala, P., Reddy, U.K., 2021. Arsenic stress-related F-Box (ASRF) gene regulates arsenic stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. J. Hazard. Mater. 407, 124831. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.124831.

Pennachio, M., Jefferson, L.V., Havens, K., 2005. Arabidopsis thaliana: a new test species for phytotoxic bioassays. Chem. Ecol. 31 (8), 1877–1885. https://doi.org/10.1007/s10886-005-5932-7.

Pereira, P., de Pablo, H., Rosa-Santos, F., Pacheco, M., Vale, C., 2009. Metal accumulation and oxidative stress in *Ulva* sp. substantiated by response integration into a general stress index. Aquat. Toxicol. 91, 336–345. https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2008.12.003.

Piton, G., Legay, N., Arnoldi, C., Lavorel, S., Clément, J.-C., Foulquier, A., 2020. Using proxies of microbial community-weighted means traits to explain the cascading effect of management intensity, soil and plant traits on ecosystem resilience in mountain grasslands. J. Ecol. 108, 876–893. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13327.

Pottier, M., Dumont, J., Masclaux-Daubresse, C., Thomine, S., 2019. Autophagy is essential for optimal translocation of iron to seeds in *Arabidopsis*. J. Exp. Bot. 70, 859–869. https://doi.org/10.1093/jxb/ery388.

Putra, R.S., Ohkawa, Y., Tanaka, S., 2013. Application of EAPR system on the removal of lead from sandy soil and uptake by Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.). Sep. Purif. Technol. 102, 34–42. https://doi.org/10.1016/j.seppur.2012.09.025.

Ricachenevsky, F.K., Punshon, T., Salt, D.E., et al., 2021. *Arabidopsis thaliana* zinc accumulation in leaf trichomes is correlated with zinc concentration in leaves. Sci. Rep. 11, 5278. https://doi.org/10.1038/s41598-021-84508-y.

Rijk, I.J.C., Ekblad, A., 2020. Carbon and nitrogen cycling in a lead polluted grassland evaluated using stable isotopes (δ13C and δ15N) and microbial, plant and soil parameters. Plant Soil 449, 249–266. https://doi.org/10.1007/s11104-020-04467-7.

Schroeder, P., Belis, C.A., Schnelle-Kreis, J., Herzig, R., Prevot, A.S.H., Raveton, M., Kirchner, M., Catinon, M., 2014. Why air quality in the Alps remains a matter of concern. The impact of organic pollutants in the alpine area. Environ. Sci. Pollut. Res. 21, 252–267. https://doi.org/10.1007/s11356-013-2058-2.

Sharma, P., Ahmad, M., Rathee, S., Singh, H.P., Batish, D.R., Kohli, R.K., 2021. Bridging the gap: linking morpho-functional traits' plasticity with hyperaccumulation. Environ. Monit. Assess. 193, 762. https://doi.org/10.1007/s10661-021-09504-1.

Smolders, E., Brans, K., Coppens, F., Merckx, R., 2001. Potential nitrification rate as a tool for screening toxicity in metal-contaminated soils. Environ. Toxicol. Chem. 20, 2469–2474. https://doi.org/10.1897/1551-5028(2001)020<2469:pnraat>2.0.co;2.

Sofo, A., Khan, N.A., D'Ippolito, I., Reyes, F., 2022. Subtoxic levels of some heavy metals cause differential root-shoot structure, morphology and auxins levels in *Arabidopsis thaliana*. Plant Physiol. Biochem. PPB 173, 68–75. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.01.027.

Sofo, A., Vitti, A., Nuzzaci, M., Tataranni, G., Scopa, A., Vangronsveld, J., Remans, T., Falasca, G., Altamura, M.M., Degola, F., Sanità di Toppi, L., 2013. Correlation between hormonal homeostasis and morphogenic responses in *Arabidopsis thaliana* seedlings growing in a Cd/Cu/Zn multi-pollution context. Physiol. Plantarum 149, 487–498. https://doi.org/10.1111/ppl.12050.

Stolte, J., Tesfai, M., Oygarden, L., Kvaerno, S., Keizer, J., Verheijen, F., Panagos, P., Ballabio, C., Hessel, R., 2016. Soil Threats in Europe: Status, Methods, Drivers and Effects on Ecosystem Services: Deliverable 2.1 RECARE Project. European Commission DG Joint Research Centre. https://doi.org/10.2788/488054.

Tóth, G., Hermann, T., Szatmári, G., Pásztor, L., 2016. Maps of heavy metals in the soils of the European Union and proposed priority areas for detailed assessment. Sci. Total Environ. 565, 1054–1062. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.05.115.

Tyagi, S., Dhiman, Vinay Kumar, Dhiman, Vivek Kumar, Pandey, H., Singh, D., Sharma, A., Sharma, P., Kumar, R., Lee, K.-J., Saharan, B.S., 2024. Plant defense strategies and biomarkers against heavy metal-induced stress: a comprehensive review. ACS Agric. Sci. Technol. 4, 129–143. https://doi.org/10.1021/acsagscitech.3c00271.

Vanni, G., Cardelli, R., Marchini, F., Saviozzi, A., Guidi, L., 2015. Are the physiological and biochemical characteristics in dandelion plants growing in an urban area (Pisa, Italy) indicative of soil pollution? Water Air Soil Pollut. 226, 124. https://doi.org/10.1007/s11270-014-2256-7.

Viard, B., Maul, A., Pihan, J.-C., 2004. Standard use conditions of terrestrial gastropods in active biomonitoring of soil contamination. J. Environ. Monit. JEM 6, 103–107. https://doi.org/10.1039/b307484f.

Wieczorek, J., Baran, A., Bubak, A., 2023. Mobility, bioaccumulation in plants, and risk assessment of metals in soils. Sci. Total Environ. 882, 163574. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.163574.

Wołejko, E., Wydro, U., Odziejewicz, J.I., Koronkiewicz, A., Jabłońska-Trypuć, A., 2022. Biomonitoring of soil contaminated with herbicides. Water 14, 1534. https://doi.org/10.3390/w14101534.

Wong, C.K.E., Cobbett, C.S., 2009. HMA P-type ATPases are the major mechanism for root-to-shoot Cd translocation in *Arabidopsis thaliana*. New Phytol. 181, 71–78. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02638.x.

Wu, S., Chen, B., Sun, Y., Ren, B., Zhang, X., Wang, Y., 2014. Chromium resistance of dandelion (*Taraxacum platypecidum* Diels.) and bermudagrass (*Cynodon dactylon* [Linn.] Pers.) is enhanced by arbuscular mycorrhiza in Cr(VI)-contaminated soils. Environ. Toxicol. Chem. 33, 2105–2113. https://doi.org/10.1002/etc.2661.

Yang, Z., Liu, S., Zheng, D., Feng, S., 2006. Effects of cadium, zinc and lead on soil enzyme activities. J. Environ. Sci. 18, 1135–1141. https://doi.org/10.1016/S1001-0742(06)60051-X.

Zhao, H., Lin, J., Wang, X., Shi, J., Dahlgren, R.A., Xu, J., 2021. Dynamics of soil microbial N-cycling strategies in response to cadmium stress. Environ. Sci. Technol. 55, 14305–14315. https://doi.org/10.1021/acs.est.1c04409.

4 Conclusions générales et perspectives

Pour conclure, ce chapitre a permis de mettre en avant la persistance de la contamination ETMs sur le long terme. Cette exposition sur le long terme permet de mettre en avant l'utilité des indices biologiques avec des biomarqueurs pertinents sur les organismes locaux à défaut de dosages ETMs dans les sols.

Premièrement, l'analyse géochimique des sols a permis d'identifier les ETMs les plus enrichis, en complément du Pb, un des contaminants principaux du site. L'approche de bioessais *ex situ* a permis de corréler négativement l'indice PLI et l'indice TEI des activités enzymatiques microbiennes. La contamination des sols a induit une accumulation de certains ETMs dans les tissus aériens d'*A. thaliana*, notamment dans les rosettes et les siliques, témoignant d'un transfert effectif sol-plante. Cependant, il est intéressant de noter que les niveaux de contamination des plantes ne reflétaient pas systématiquement les concentrations totales des ETMs mesurées dans les sols, ce qui met en évidence l'importance de prendre en compte leur biodisponibilité dans l'évaluation des risques. Les biomarqueurs identifiés comme pertinents et mesurés chez *A. thaliana* ont révélé une phytotoxicité positivement corrélée au gradient de contamination, notamment au travers d'une altération de la croissance, de la photosynthèse, ainsi que d'une modulation de l'expression de certains gènes liés à la détoxication. Cette étape a permis de mettre en évidence des biomarqueurs pertinents, corrélés aux niveaux d'exposition en ETMs, facilement utilisables en conditions de terrain pour la suite de la thèse. Ces résultats soutiennent l'idée que le recours à des indices biologiques, tels que l'IBR, ou les indices intégrés de contamination, offre une meilleure compréhension des effets réels des ETMs biodisponibles sur les écosystèmes.

Ces outils biologiques de diagnostic ont ensuite fait l'objet d'une validation *in situ* sur le site de Peisey-Nancroix. L'intégration des activités enzymatiques du sol intégré en le TEI semble être pertinente pour des sols dont la contamination est récente. Cependant, dans le cas *in situ* de l'étude, la contamination à plusieurs siècles ce qui peut largement fausser les interprétations : la communauté microbienne est sûrement adaptée, et les activités agricoles humaines encore présentes via l'agriculture peuvent masquer les effets délétères des métaux sur la fonctionnalité du sol.

Les traits végétaux ont été testés au travers de trois espèces : *P. pratensis*, *T. officinale* et *G. sylvaticum*. Les résultats des IBR ont permis de mettre en évidence la sensibilité d'une espèce en particulier : *G. sylvaticum*, ce qui en fait une espèce particulièrement intéressante à considérer dans le cadre d'études de contamination via des espèces bio-indicatrices. Cependant, aucune sensibilité de *T. officinale* n'a été démontrée contrairement aux attendus : cet agrégat d'espèces a été décrit comme une espèce bio-indicatrice dans plusieurs études (Mihaylova et al., 2023; Djingova et al., 1993; Keane et al., 2005). Cette "non-réponse" inattendue pourrait être liée à une acquisition d'hypertolérance de cette population sur le site, ou d'une forte plasticité phénotypique. Cette réponse pourrait également être expliquée par leurs traits biologiques en lien avec une architecture racinaire différente : *T. officinale* et *P. pratensis* possèdent des systèmes racinaires relativement plus profonds par rapport à *G. sylvaticum*, dont les racines moins profondes peuvent affecter la dynamique d'absorption des métaux (Boshoff et al., 2014; Keller et al., 2003; Palazzo et al., 2003). Ainsi, selon cette hypothèse, il est nécessaire d'identifier les espèces avec des

systèmes racinaires superficiels afin d'utiliser cet IBR, ce qui nécessite des connaissances botaniques et physiologiques plus profondes sur les espèces étudiées. De plus, des mesures physiologiques plus fines sur ces individus n'ont pu être réalisées : il est possible que sur ces populations-là des marqueurs de tolérance et de détoxication soient importants en comparaison à des populations saines. De même pour les deux autres espèces, notre choix s'est porté sur des traits fonctionnels facilement mesurables sur le terrain, ce qui impliquait un certain compromis. Toutefois, des marqueurs moléculaires comme les métallothionéines pourraient fournir des informations plus précises sur les mécanismes physiologiques mis en place par ces plantes en réponse au gradient de pollution.

Ainsi, dans le chapitre II, il sera intéressant d'estimer la contamination des tissus de la plante modèle sélectionnée, *Cardamine resedifolia*, en plus de celle du sol. Cette analyse sera complétée par une étude approfondie des traits fonctionnels sélectionnés dans le cadre de ce travail, qui seront ensuite intégrés en indice IBR. Il ne faut pas oublier que les sites étudiés dans le chapitre II sont difficiles d'accès (longues marches d'approche avec un fort dénivelé) : les traits choisis seront donc cohérents avec ces conditions de terrain particulières.

Ces marqueurs pourront ensuite être utilisés pour des analyses en conditions réelles, cette fois sur des plantes hypertolérantes, également exposées à des contaminants (Chapitre II).

Chapitre II

Cardamine resedifolia : réponses phénotypiques, physiologiques et évolutives à la contamination minière à l'étage alpin

1 Introduction

L'histoire des activités minières dans les Alpes a laissé un héritage remarquable, avec plus de 1500 sites recensés à ce jour (Durand, 2014) (Figure 2.1). De nombreux vestiges de ces exploitations sont encore visibles sur le terrain : galeries non condamnées – qui font le bonheur des spéléologues –, ruines de bâtiments, équipements d'extraction, mais aussi haldes minières, témoins des phases de tri, de traitement et de stockage des minerais directement sur site. Ces haldes, présentes en surface, sont particulièrement vulnérables aux processus d'altération météorologique, ce qui en fait une source majeure de pollution potentielle des sols, des eaux et de l'atmosphère en Éléments Traces Métalliques et Métalloïdes (ETMs) (Dudka and Adriano, 1997; El Amari et al., 2014). À cela s'ajoute la contamination liée aux techniques d'extraction utilisées, comme l'abattage par le feu nécessitant des activités de charbonnage sur site. Ces activités libèrent dans l'environnement des quantités non négligeables de Hydrocarbures Aromatiques Polycycliques (HAPs) pyrogènes (cf introduction partie 2.4). La modification physique et chimique des sols via les activités anthropiques constitue l'un des principaux moteurs de changement de la composition biotique des écosystèmes (Tilman and Lehman, 2001). Identifier les facteurs édaphiques principalement altérés par ces activités permet de mieux comprendre les réponses des communautés végétales *in situ*. Il est à noter que les recherches menées sur l'impact de ces pollutions dans les environnements alpins restent encore limitées en nombre et peu documentées (Rossi and Gasquet, 2014, 2017; Guillevic et al., 2023a). En conséquence, les répercussions sur la biodiversité végétale alpine en contact permanent avec la contamination des sols restent largement méconnues, ce qui fera l'objet de ce chapitre.

Afin d'étudier les impacts d'une telle contamination en environnement alpin, d'anciennes mines ont été prospectées (Figure 1.1) afin de sélectionner six sites d'étude, contenant des déchets miniers (haldes étendues entre 700 m2 et 10000m2) ainsi que des zones très proches sans contamination. Les zones décrites comme dénuées de contamination ont été choisies en fonction du fond géologique/géochimique proche avec celui de la mine, mais également en amont de ces sites permettant de limiter l'apport de contaminants par gravité des zones d'exploitation. De plus, les mêmes orientations et expositions ont été sélectionnées. Les sites miniers ont une localisation géographique distante entre eux et se distinguent par des extractions de minerais et des dates d'exploitation différentes. Parmi ces derniers, on compte deux mines de cuivre -Mine de l'Alpe Villar d'Arène (AVA) et Mine du Plan Des Cavalles (PDC)- , deux gisements de plomb argentifère -Mine des Sarrasins (SAR) et Mine du Lac Blanc (LB)- et deux sites d'extraction de charbon -Mine de Combe Charbonnière (CC), anthracite et Mine du Chardonnet (CHAR), graphite-) (Figure 1.1).

1.1 Présentation des sites miniers

1.1.1 Les extractions de cuivre dans les Alpes

Le site d'exploitation de l'Alpe de Villar d'Arène (AVA) (également connu sous le nom de "Chamoissière", ou encore "Mine de l'Alp"), est situé à une altitude de 2050 mètres en zone cœur du Parc National

des Écrins. Cette mine est caractérisée par des affleurements de cuivre sous forme de chalcopyrite, de malachite, mais également de Pb sous diverses formes (anglésite, cérusite ou de galène), connus depuis le XIVème siècle (J-L. Latil, 2018). L'exploitation fut officiellement lancée en 1836 par la compagnie des mines d'Allemont, notamment avec l'ouverture d'une carrière dans la zone du faisceau de veines, probablement à l'aide d'explosifs. Le minerai extrait était trié sur place, puis jeté 120 mètres plus bas. Il était ensuite recueilli et transporté vers la préparation mécanique à l'aide de traîneaux ou de brouettes. Au pied du cône de déjection de 5500m2, les activités métallurgiques étaient organisées de la manière suivante : un atelier de préparation mécanique comprenant un bocard (appareil servant à écraser les minerais ou les pièces de fonte usagées en préparation à leur fusion) et trois tables à secousses, mises en mouvement par une roue hydraulique, ont été installés, en plus d'une zone de stockage de poudrière. Ces installations ont permis l'extraction de 169 tonnes de cuivre, 200 kg de plomb et 171 kg d'argent, bien que ces chiffres semblent être débattus au vu de leur grande estimation (J-L. Latil, 2018). L'activité sur le site a pris fin en 1838, laissant derrière elle un héritage marqué par l'abandon progressif des structures dont les ruines sont encore visibles aujourd'hui. Des tentatives de reprise de l'exploitation ont été réalisées en 1848 et 1907 par plusieurs entrepreneurs, mais elles se sont avérées infructueuses (J-L. Latil, 2018). Ce site est situé en zone cœur du Parc National des Écrins, ce qui a nécessité une autorisation de prélèvement lors de l'échantillonnage des plantes et des sols (cf. Figure 1.2). La zone sauvage sélectionnée pour cette mine est située en amont du site d'exploitation, ce qui a permis d'éliminer l'impact physique lié aux extractions. De plus, le site déterminé est un éboulis, ce qui permet d'avoir un site relativement proche d'un point de vue instabilité avec la mine (Figure 1.2).

Le deuxième site de cuivre est situé au Plan des Cavalles (PDC), Huez (Massif des Rousses), à 2511 m d'altitude, dont le filon s'étend sur plusieurs kilomètres et a été exploité à plusieurs endroits distincts (voir Figure 1.3). Le filon exploité renferme les sulfures suivants : chalcopyrite, tétraédrite, pyrite, galène

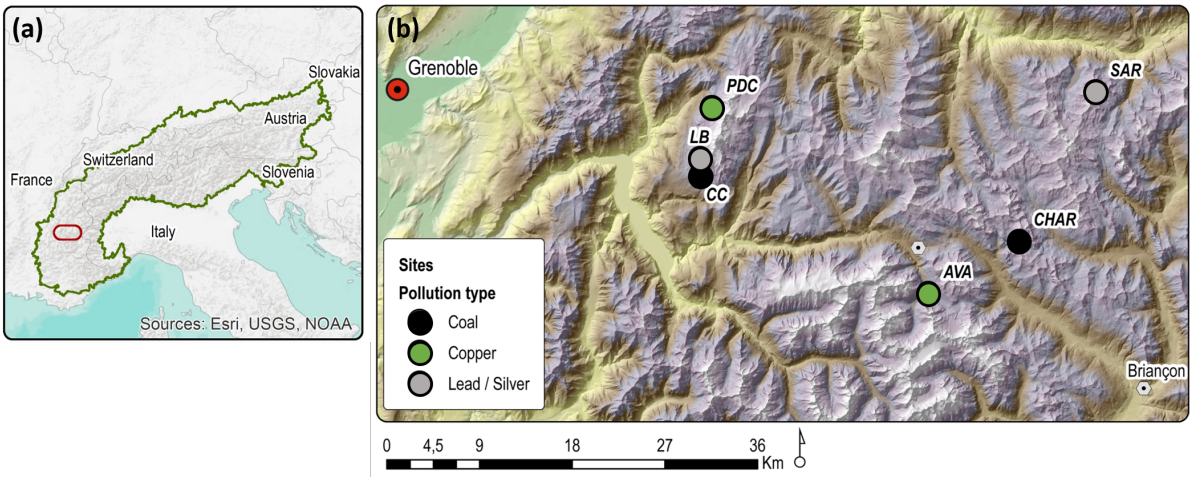


Figure 1.1 – Localisation des sites miniers d'études dans les Alpes françaises. Les localisations des exploitations de mines de cuivre sont représentées en vert, (AVA : Alpe de Villar-D'Arène, PDC : Plan des Cavalles), les exploitations de plomb-argentifère sont en gris (LB : Lac Blanc, SAR : Sarrasins), et les exploitations de charbon sont en noir (CC : Combe Charbonnière, CHAR : Chardonnet). Pour chaque zone minière identifiée, une zone sauvage dénuée de contaminant est localisée à 10-100m

et blende, dans une gangue de quartz laiteux, barytine et calcite (Moulin et al., 2010). Il est à noter que ce site présente une particularité remarquable en raison des dates d'exploitation : 2040-1766 av. J.-C (Bailly-Maitre, 2007). Des études archéologiques ont montré que l'extraction par le feu a été fortement utilisée sur cette exploitation en raison de la dureté de la roche encaissant le filon, nécessitant alors une zone de charbonnage et donc un apport constant en combustible sapin-épicéa (dont l'origine reste inconnue) (Bailly-Maitre, 2007). L'extraction du minerai en suivant le filon a conduit à la formation de deux tranchées à la verticale, qui sont aujourd'hui à ciel ouvert et entourées d'une halde (6800m2). Plusieurs études d'archives sédimentaires ont pu lier la contamination en cuivre des sédiments de lacs alpins (tel que le Lac Blanc) -à proximité du site- à la contamination atmosphérique de cette exploitation (Carozza et al., 2009). La zone sauvage est située sur le même plateau, légèrement en amont, ce qui permet d'avoir une population éloignée des exploitations présentes sur le site.

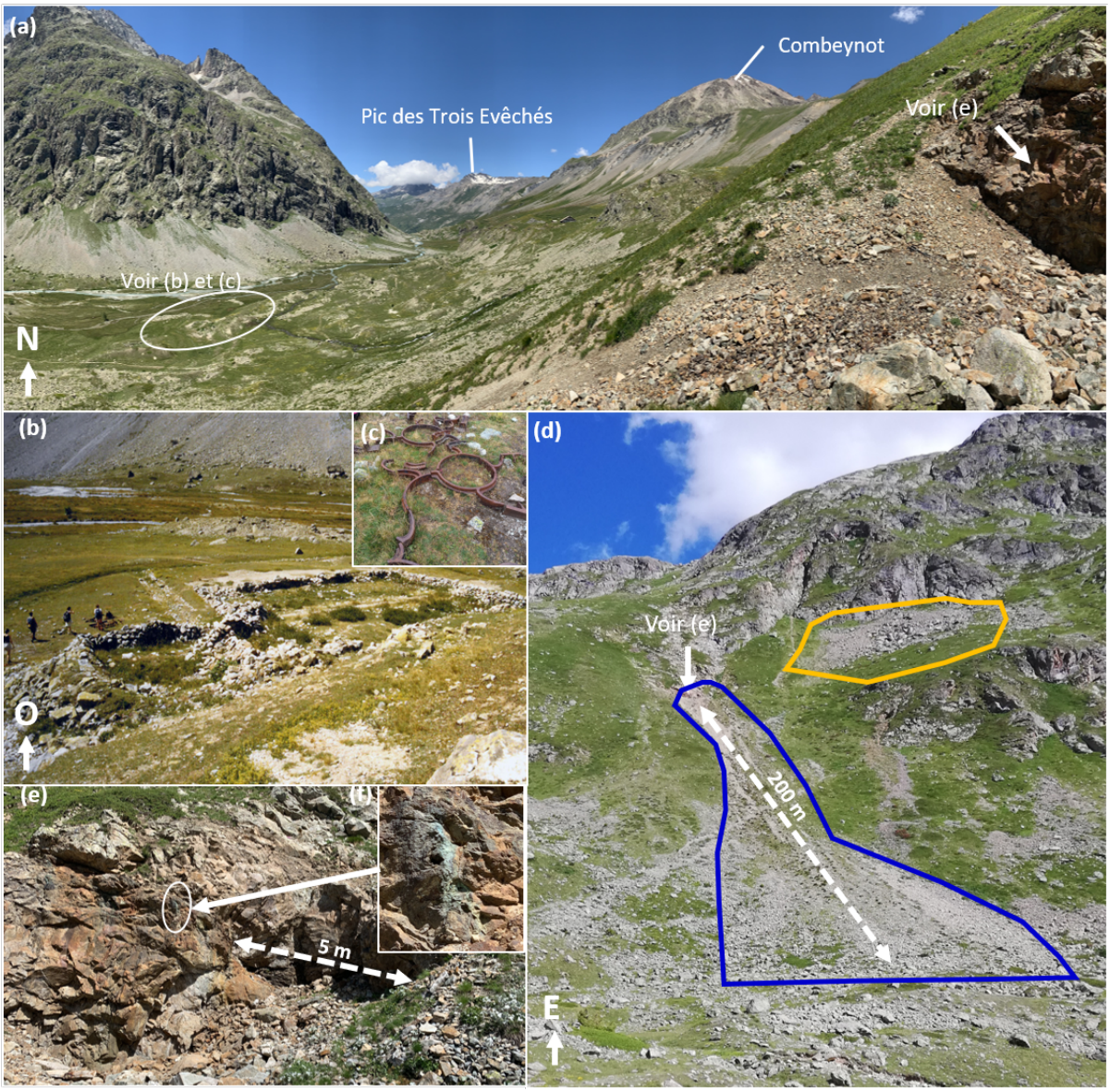


Figure 1.2 – Mine de cuivre de Villar d'Arène en cœur du Parc National des Écrins. (a) Vue panoramique depuis la mine de cuivre de Villar d'Arène. Les ruines des bâtiments de traitement des minerais ainsi que le reste des pièces métalliques utilisées lors du traitement du minerai sont visibles dans la vallée (cercle blanc), et représentés sur l'image (b) et (c) respectivement. (d) Vue satellitaire de la mine, entourée en bleu, et de la zone définie comme sauvage pour l'échantillonnage, en orange. (e) Vue de la mine et du filon en bleu-vert (cf (f)). Photos : (a) (e) et (f) : M. RAVETON, (b) : B. ANCEL, (c) M. S. DEVILLE-CAVELLIN, (d) Géoportail.

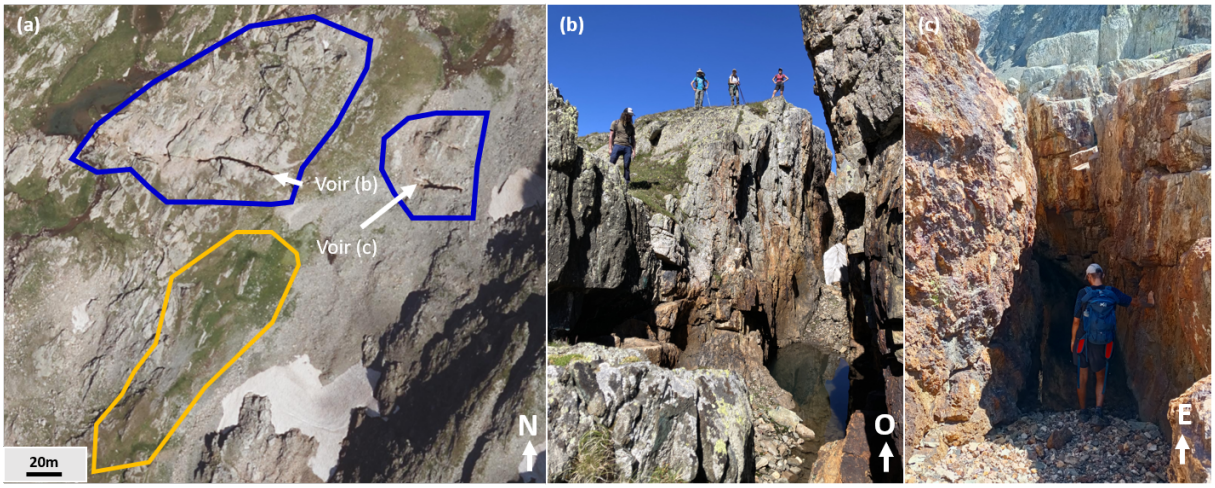


Figure 1.3 – Présentation du site de cuivre du Plan des Cavalles. (a) Vue aérienne de la mine de cuivre avec la halde entourée de bleu : le filon a été exploité à deux endroits sur moins de 100m. La zone sauvage identifiée pour l'échantillonnage est entourée en orange. La faille au milieu de la halde ainsi qu'au fond de l'image correspond à la mine. (b) Sortie Ouest de la mine, (c) sortie Est. Photos : (a) Géoportail, (b) et (c) : M. S. DEVILLE-CAVELLIN

1.1.2 Les extractions de plomb-argentifère dans les Alpes

Pour ce qui est des exploitations de plomb-argentifère, le premier site retenu est celui du Lac Blanc (LB), situé à 2530 m d'altitude sur la commune d'Huez, et intimement lié au site archéologique de Brandes (Bailly-Maître and Bruno-Dupraz, 1994). Ce site a été exploité pendant plusieurs siècles, du XIème au XIVème, ce qui en a fait l'une des mines les plus importantes du Dauphiné. Ce gisement polymétallique a, comme minerai principal, la galène, du sulfure de cuivre, de la blende (zinc), du soufre, de l'arsenic et de l'antimoine. La ruée vers l'argent sur ce site a été tellement marquante qu'elle a été comparée à la ruée vers l'or américaine du XIXème siècle. L'extraction du minerai se faisait principalement par percussion pour casser le minerai, tandis que l'extraction par le feu était couramment utilisée pour élargir les galeries. Ce qui rend ce site particulièrement notable est l'absence de bois à proximité, ce qui obligeait les mineurs à le monter depuis la vallée pour leurs travaux. Au bord de la tranchée exploitée du site du Lac Blanc, une forge était implantée afin de réparer rapidement les outils sur site, nécessitant le stockage de combustible (charbon de bois issu de forêt mixte de l'étage montagnard -800 à 1500 m d'altitude-) dans des petits édifices de 10 à 15 m2 (Bailly-Maître, 2010). Le filon affleurant exploité correspond à une faille minéralisée de 120 m de long avec en amont un réseau souterrain accessible. Plus en amont quatre accès (étagés sur 100 m) à des travaux souterrains sont encore possibles. Les blocs minéralisés extraits étaient grossièrement concassés et triés sur place, rejetant la gangue stérile qui a constitué la halde sur les bords du filon exploité (4000m2 ; estimation de 900 000 tonnes de déchets) (Bailly-Maître, 2010). Le traitement du minerai (concassage-broyage-lavage) était ensuite réalisé au village de Brandes en contre-bas (à 1800 m d'altitude). La zone sauvage de ce site a été choisie juste à côté des haldes liées à l'exploitation de la mine, soit en aval du gradient de contamination, sur la même lithologie (Figure 1.4).

Le second site d'exploitation de plomb argentifère, mais également de cuivre dans une moindre mesure, est le site des Sarrasins (SAR), situé sur la commune de Valfréjus à 2810 m d'altitude, ce qui en fait la

mine la plus haute de Savoie (Ancel, 2010). Pour être plus exacte, les gisements sont des gisements de galène, chalcopyrite, mais également cuivre gris : L'exploitation minière à cet endroit est officiellement documentée à partir du XVIIème siècle, mais certaines sources suggèrent que des activités minières auraient pu débuter bien plus tôt, probablement dès le XIVème siècle, voire le XIème siècle, sous l'influence de peuples musulmans connus sous le nom "Sarrasins", qui auraient été les premiers à exploiter les ressources locales (Durand and Edon, 2016). Cette mine est assez exceptionnelle : au total plusieurs centaines de mineurs y ont travaillé été comme hiver, mais surtout en hiver, afin d'extraire le plomb-argentifère du site (Mortillet, 1858). Le minerai était d'abord grossièrement trié sur le site minier, créant de fait des haldes aux alentours des sorties de galeries et des baraquements (10000-15000 m2). Les mineurs sur sites descendaient alors les minerais en luge, puis remontaient du bois depuis la vallée pour se chauffer, ou dans d'autres cas utilisaient du charbon affleurant présent non loin de la mine (300 m de leur baraque au point culminant de la montagne)(Durand, 2010). L'exploitation va définitivement cesser en 1861 à la suite de l'épuisement du filon, ainsi que du rattachement de la Savoie à la France. Aujourd'hui encore, les ruines des baraquements sont encore visibles et l'une des galeries principales, galerie Victor-Emmanuel, est encore ouverte et accessible depuis le sentier de randonnée (cette facilité d'accès a d'ailleurs permis à un oiseau de venir faire son nid), cependant une grande partie des galeries semblent s'être affaissée (cf. Figure 1.5). La zone sauvage de ce site a également été choisie afin d'être éloignée des zones d'extraction mais également de stockage du minerai, mais également afin d'être sur les mêmes zones lithologiques que la mine.

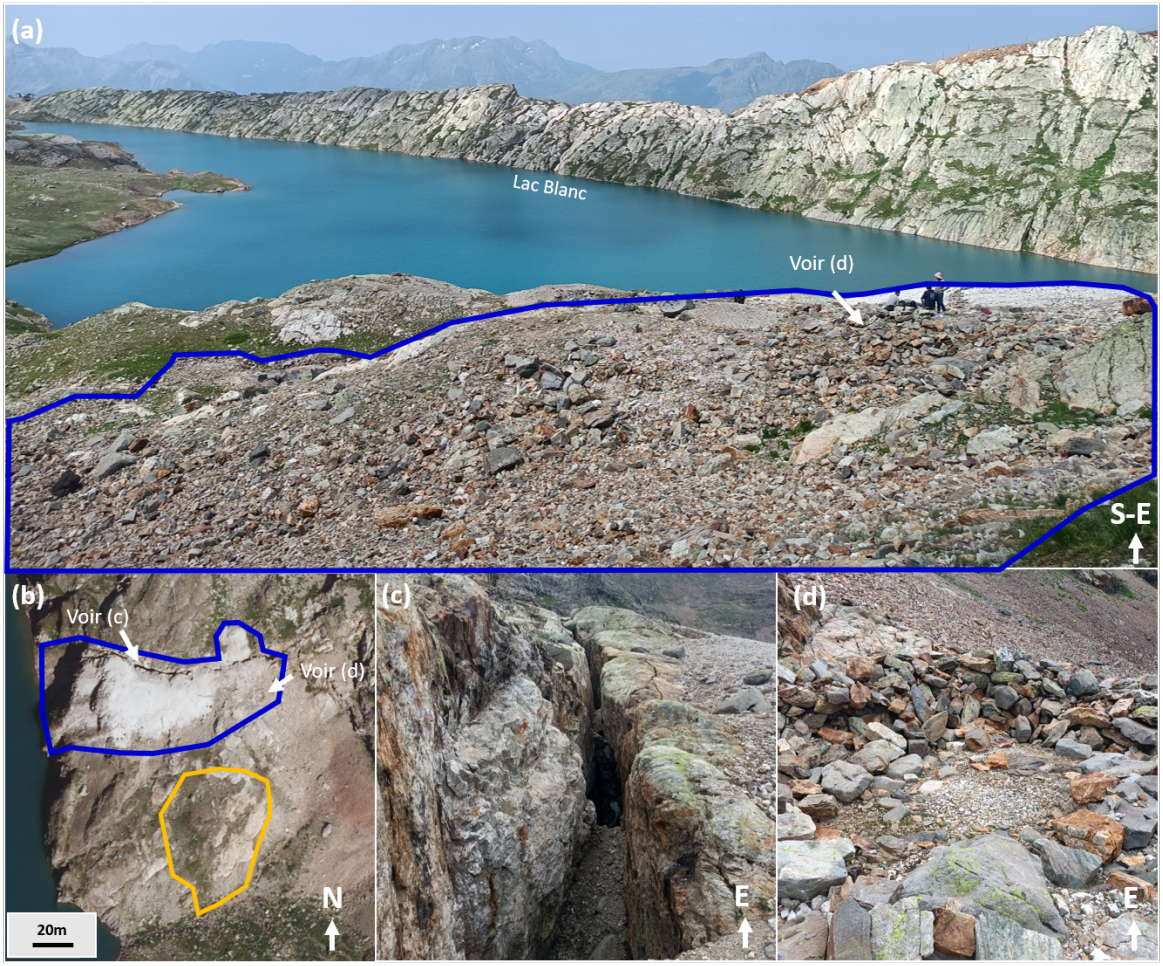


Figure 1.4 – Mine Delphiniale de Pb-Ag du Lac Blanc. (a) Photographie en aval de la halde, (b) Halde en vue aérienne entourée de bleu. La zone sauvage pour l'échantillonnage est entourée de orange. L'entrée de la mine est montrée sur la figure (c). (d) Restes de hauts-fourneaux. Photos : (a) (c) et (d) : M. S. DEVILLE-CAVELLIN, (b) Géoportail.

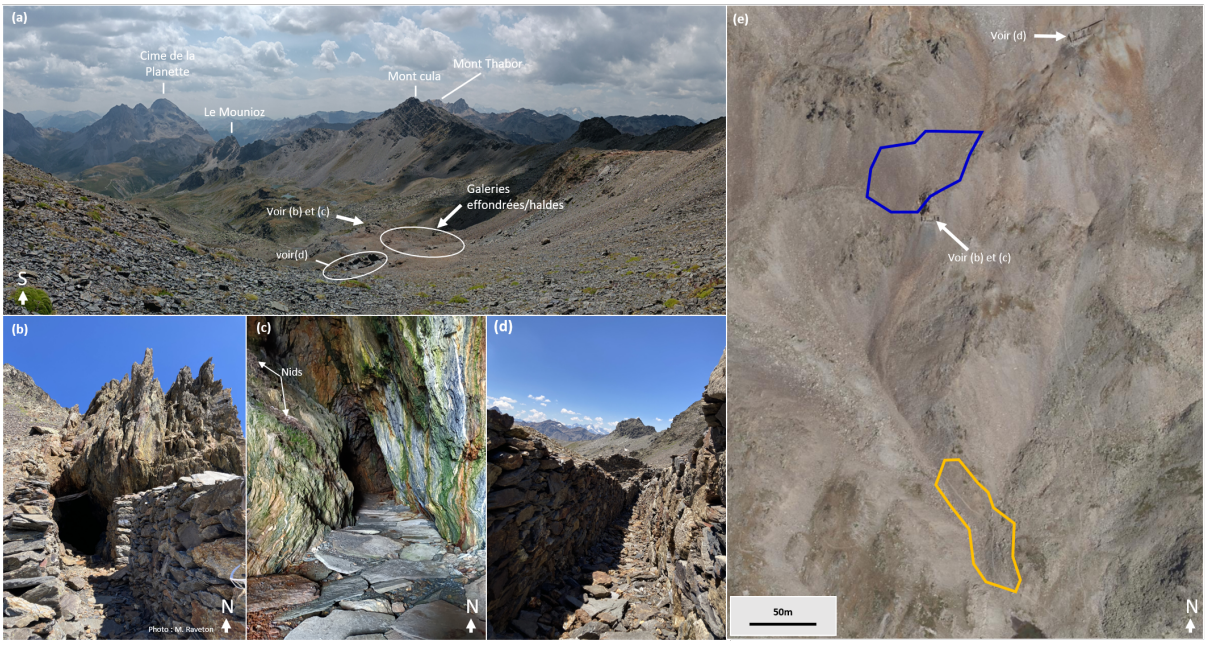


Figure 1.5 – Mine des Sarrasins, exploitation de Pb-Ag (a) Vue depuis le col sur les bâtiments. La halde est représentée entourée en bleu. (b) Entrée de la mine. (c) Intérieur de la galerie encore accessible .(d) Reste du bâtiment des mineurs. (e) Vue satellitaire de la zone : la halde est entourée en bleu, et la zone sauvage pour l'échantillonnage en orange. Photos : (a) et (c) : M. S. DEVILLE-CAVELLIN, (b) et (d) : M. RAVETON, (e) Géoportail.

1.1.3 Le charbon : extraction d'anthracite et de graphite

Avant de commencer la description des mines de charbon, il convient de rappeler la différence entre l'anthracite et le graphite : l'anthracite est une variété de charbon à haute teneur en carbone, caractérisée par une structure cristalline compacte et un pouvoir calorifique élevé. En revanche, le graphite se distingue par sa structure lamellaire, ce qui lui confère des propriétés lubrifiantes et une conductivité électrique élevée.

La mine d'anthracite sélectionnée pour notre étude est la mine de Combe Charbonnière (CC), également connue sous le nom de mine de l'Herpie. Cette mine est située sur la commune d'Huez et a été exploitée de 1880 à 1951 avec des galeries présentes entre 2200 et 2600 m d'altitude donnant lieu à plusieurs petites haldes ainsi qu'une principale de 9000m2. Les premières mentions écrites d'exploitation remontent au XVIIème siècle, avec quelques petites exploitations familiales destinées à alimenter les foyers (Bailly-Maître, 2014). Ce n'est qu'en 1806 que des fouilles sont entreprises à des fins industrielles, menant à l'obtention d'une concession en 1880. En 1904, un téléphérique est construit pour acheminer le charbon jusqu'à Bourg d'Oisans afin d'alimenter les foyers pour le chauffage. Ainsi la mine était principalement active en hiver, produisant environ 5000 tonnes par an d'anthracite très pure (jusqu'à 95%) (Chermette and Termier, 1970). C'est en 1950 qu'une avalanche décime un des deux bâtiments dans lequel dormaient les mineurs, signant l'arrêt définitif de la mine quelques mois plus tard. La zone sauvage de ce site a été déterminée afin de rester sur les roches encaissant les filons de charbon mais également afin d'être en amont des différents sites d'extraction (Figure 1.6).

La mine de graphite considérée dans ma thèse est la mine du Chardonnet (CHAR) située sur la commune de Monêtier-les-Bains à 2638 m d'altitude avec une surface de halde de 7500m2. Cette mine a été découverte et décrite à partir de 1822, mais c'est à partir de 1901 que des travaux ont débuté. À partir de 1909, l'exploitation s'est intensifiée grâce à une modernisation des techniques d'extraction via des achats de treuils, de pompes et de perforatrices, ce qui a permis à une vingtaine d'ouvriers de travailler sur place. Cette modernisation a permis une production maximale en 1918 avec plus de 2000t extraits, mais celle-ci a diminué progressivement jusqu'en 1930 qui signe la fermeture définitive (Provence-Alpes-Côte, 2010). Le transport du graphite se faisait par câble mais également par wagonnet depuis la mine jusqu'au la route de la vallée de la Guisane (1000 m de dénivelé) : la roue du câble est encore visible aujourd'hui bien que le câble en lieu même et le reste du matériel ne soient plus présents. La zone sauvage de ce site a été déterminée afin de rester sur les roches encaissant les filons de charbon mais également afin d'être en amont des différents sites d'extraction (Figure 1.7)

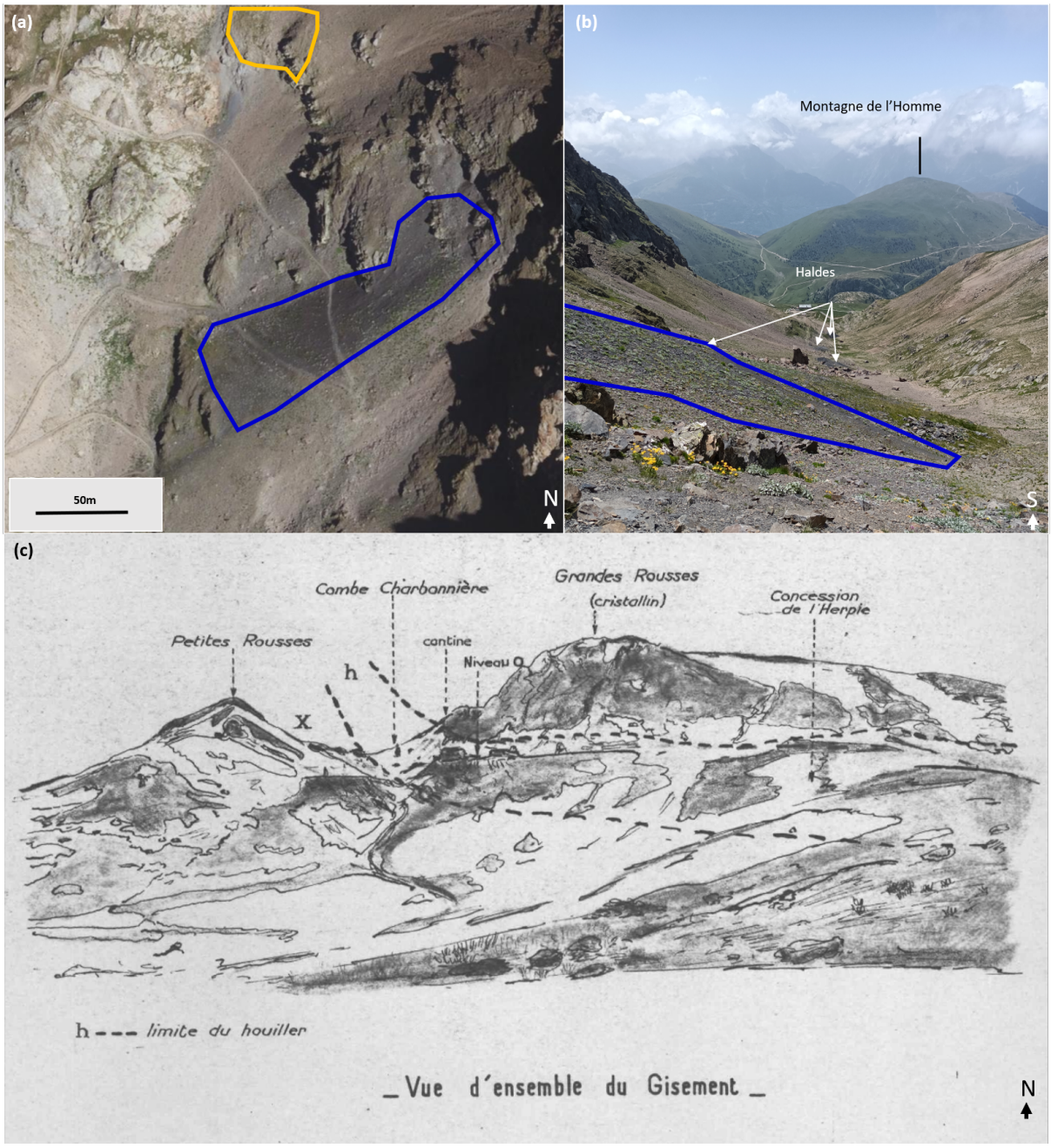


Figure 1.6 – Site minier de Combe Charbonnière exploité pour de l'anthracite. (a) Vue aérienne de la halde principale traversée par un sentier de randonnée. La halde est entourée en bleu et la zone sauvage pour l'échantillonnage est entourée en orange. (b) Présence de mini terrils secondaires visibles en arrière-plan. (c) Représentation du gisement réalisée en 1951 par des géologues du Bureau des Recherches Géologiques et Géophysiques à destination du ministère de l'Industrie et du Commerce, en vue de la fermeture définitive du site. Photos : (a) Géoportail, (b) M. S. DEVILLE-CAVELLIN, (c) BRGM, 1951

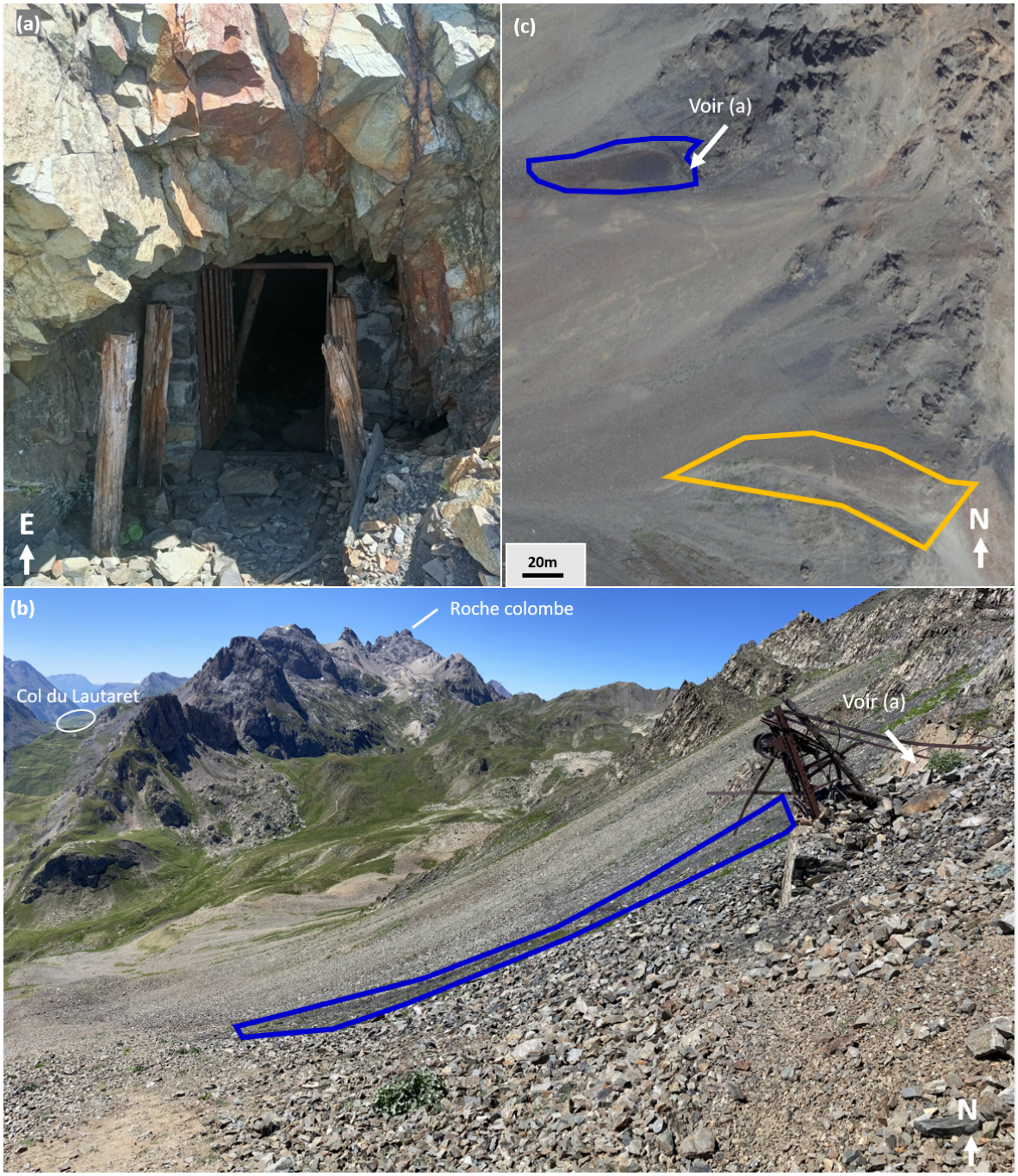


Figure 1.7 – Mine du Chardonnet, exploitation de graphite. (a) entrée de la mine, (b) présentation de la halde minière et reste d'engin mécanique utilisé pour acheminer le minerai dans la vallée (c) Vue aérienne de la zone : la halde est entourée en bleu et la zone sauvage pour l'échantillonnage en orange. Photos : (a) et (b) M. S. DEVILLE-CAVELLIN, (c) Géorportail

1.2 Communautés végétales sur les haldes

Il est évident que la plupart des sites sont aujourd'hui laissés à l'abandon exposés aux aléas météorologiques pendant des dizaines, voire plusieurs centaines d'années, contaminant ainsi régulièrement l'écosystème environnant (Guillevic et al., 2023a,c). Les répercussions d'une telle pression chimique d'origine anthropique restent à être déterminées : très peu d'études ont mesuré/documenté l'impact anthropique au travers d'une contamination en ETMs et HAPs sur un système alpin. La première étape de notre travail a donc consisté à évaluer la qualité du milieu à travers un inventaire phytosociologique.

1.2.1 Diversité végétale de couvert des déchets miniers alpins

Les communautés végétales présentes sur les anciennes haldes et les zones sauvages situées à proximité ont été déterminées. L'idée était également d'évaluer si cette contamination était toujours effective au travers d'une diminution de la diversité ou encore du couvert végétal, ou même au travers d'espèces bioindicatrices, telles que les espèces hypertolérantes ou hyperaccumulatrices. Pour cela, un inventaire phytosociologique (utilisant la méthode de Braun-Blanquet) a été réalisé au niveau des déchets miniers (M) et des zones sauvages (W ; Figure 1.1). Ces inventaires permettent à la fois de dresser une liste des espèces présentes et d'estimer leur abondance-dominance selon des classes de couverture. Grâce à ces informations, un indice de similarité de Sørensen a pu être calculé entre les sites afin d'identifier les communautés végétales les plus proches. Les résultats sont présentés dans le Tableau 4, la Figure 1.8 et le Tableau 3 en Supplementary data B.

Une diminution marquante de la richesse spécifique sur l'ensemble des sites miniers par rapport aux zones sauvages environnantes est observée (Tableau 4). Cette tendance est particulièrement marquée sur certains sites, comme le site LB-M qui ne compte que 6 espèces contre 17 pour la zone sauvage correspondante. De même, le site M-AVA compte 33 espèces, contre 47 sur le site W correspondant.

Cependant, la seule mesure de la richesse spécifique ne permet pas de rendre compte de la composition floristique des communautés : deux sites peuvent présenter un nombre équivalent d'espèces, tout en abritant des cortèges floristiques très différents. L'indice de similarité de Sørensen permet d'évaluer la proportion d'espèces partagées entre les sites miniers et leurs homologues naturels : plus sa valeur tend vers 1, plus les communautés végétales sont similaires. Ces résultats sont présentés en Figure 1.8 avec une méthode de clustering hiérarchique. Il est intéressant de noter que chaque site M est relativement plus proche de son propre site W d'après les relevés phytosociologiques, sans qu'il n'y ait de clusterisation par type d'exploitation. Ainsi, nous n'avons pas de communauté végétale spécifique à la condition M mais plutôt des communautés végétales spécifiques par paires de populations M-W, démontrant une certaine forme d'hétérogénéité des communautés végétales sur l'ensemble des sites. De plus, les sites M et leurs sites respectifs W sont également différents : les sites CHAR semblent être les sites les plus différenciés avec un score de seulement 0.19 pour l'indice de similarité. À l'opposé, nous avons les deux populations du site CC avec une proportion d'espèces similaires atteignant 0.69.

Ces résultats indiquent un effet délétère des déchets miniers sur l'assemblage végétal : baisse de la

diversité, réduction du couvert, changement de la communauté. De plus, lorsqu'on regarde plus en détail la liste des espèces, certaines espèces font partie des assemblages de végétation métallicole alpine décrite par la commission européenne (EURO28 ; code EUNIS habitat type E1.B5) à l'image de *Minuartia verna*, *Silene vulgaris*, *Poa alpina*. Au seins de ces assemblages, une espèce qui n'a pas été associé a ces associations métallifère, nous interpelle : *Cardamine resedifolia*.

Table 4 – Diversité végétale spécifique sur les zones minières (M) et les zones sauvages de référence (W), et nombre d'espèce en commun entre les deux zones respectives.

	AVA	PDC	LB	SAR	CC	CHAR
Diversité spécifique M	33	17	6	16	24	16
Diversité spécifique W	47	24	17	22	28	16
Nombre d'espèce en commun	11	11	3	11	18	3

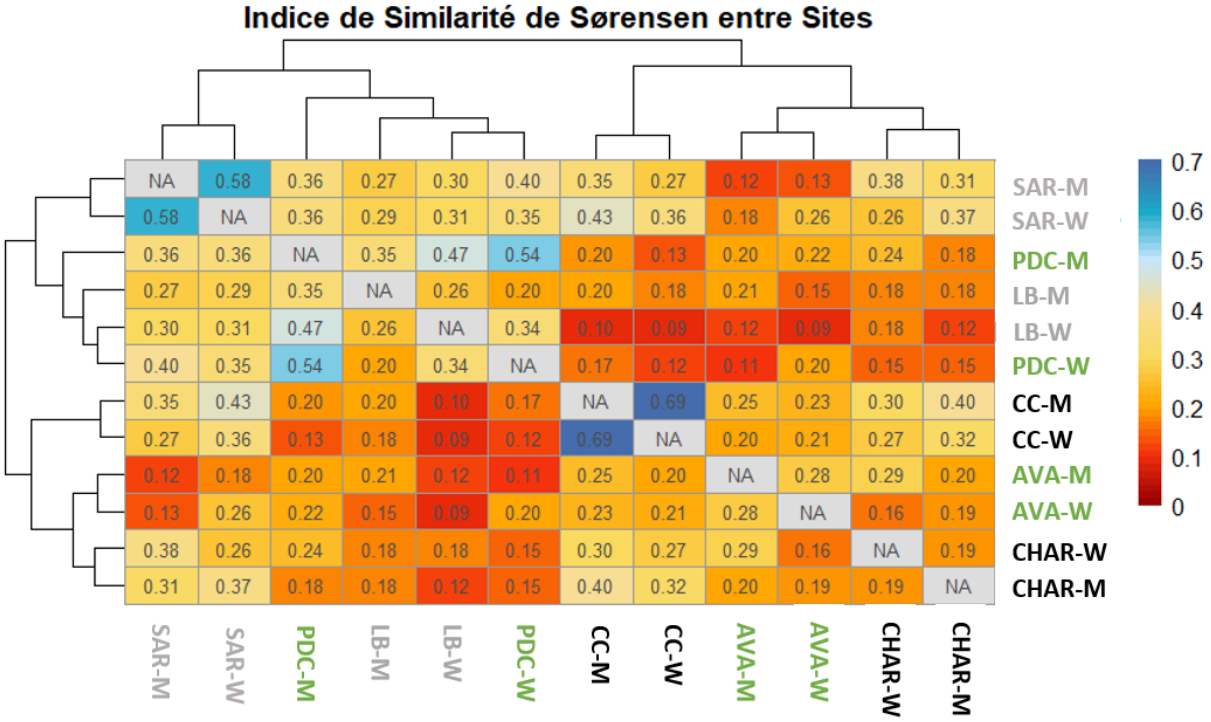


Figure 1.8 – Indice de similarité de Sorensen et dendrogramme entre tous les sites considéré dans l'étude.

1.2.2 Espèce modèle : *Cardamine resedifolia*, entre hypertolérance et hyperaccumulation

Cardamine resedifolia L., ou cardamine à feuilles de réséda, en référence à ses feuilles profondément découpées, semblables à celles de *Reseda odorata*, est une plante herbacée alpine de la famille des *Brassicaceae*, pouvant atteindre jusqu'à 15 cm de hauteur (Figure 1.9). Ses feuilles sont divisées en 5 à 7 folioles glabres (Figure 1.9 b). L'inflorescence de *C. resedifolia* est disposée en corymbe de fleurs à quatre pétales blancs, qui fleurissent progressivement entre mai et août. Les fruits sont des siliques dressées, contenant

chacune une dizaine de graines ailées (Figure 1.9 (b)et(c)).

Cette espèce est principalement entomophile (Hülber et al., 2010), mais elle peut aussi être autogame (Lihová et al., 2009). La dispersion des graines se fait grâce à un mécanisme de dispersion explosif : l'autochorie. Pour cela lorsque les fruits sont à maturité, la paroi qui sépare les loges des fruits est mise en tension. Par conséquent, au moindre mouvement (vent, pluie, animal) la tension se relâche comme un élastique envoyant les graines dans un périmètre de quelques mètres, (ce qui a rendu la collecte de graines assez compliquée dans ce travail). Nous avons également observé que *C. resedifolia* pouvait se reproduire de manière clonale *via* des rhizomes souterrains qui permettent la création de différentes rosettes interconnectées (Figure 1.9 c et d).

On retrouve généralement *C. resedifolia* dans les prairies alpines rases mais aussi dans les éboulis acides, tels que les éboulis siliceux, à des altitudes allant de l'étage alpin jusqu'à l'étage nival de la végétation (1500 à 3500 m d'altitude) (Jaroszynska et al., 2023). Elle se developpe dans toutes les montagnes d'Europe mais surtout dans les Alpes (Figure 1.9 e), qui constituent son aire de répartition principale.

La présence de *C. resedifolia* se développant sur des déchets miniers en milieu alpin soulève plusieurs questions d'ordre écologique, physiologique et évolutif. Effectivement, *C. resedifolia* fait face à de nombreux stress abiotiques extrêmes et croisés en lien avec (i) l'environnement alpin très variable sur de courtes échelles temporelles et spatiales (rayonnement UV élevé, vents forts, fluctuations de température, etc.) (Jaroszynska et al., 2023; Ometto et al., 2012, 2015) et (ii) la qualité du substrat (mélange complexe d'ETM et HAP). Bien que *C. resedifolia* soit déjà décrite comme une plante hypertolérante et hyperaccumulatrice pour le Zn et le Ni (Krämer, 2010; Prasad, 2005), la tolérance observée de certaines populations à ces conditions abiotiques chimiques et environnementales extrêmes soulève la question des mécanismes mis en jeu pour tolérer cet environnement.

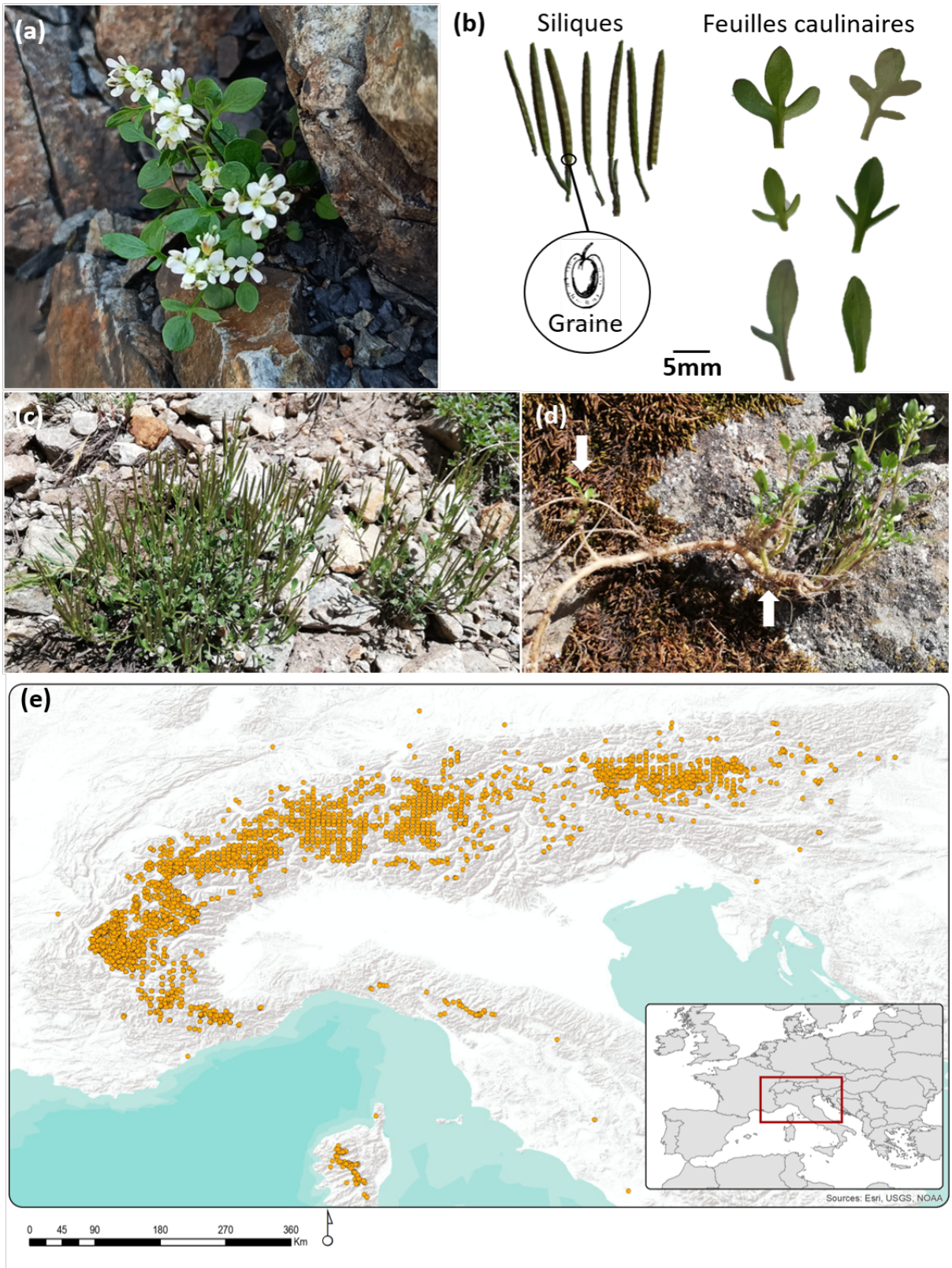


Figure 1.9 – Présentation de l'espèce modèle *Cardamine resedifolia* : (a) *C. resedifolia* en fleur sur un filon de charbon (mine CHAR), (b) Fruits, graines et feuilles caulinaires, (c) Pied entier de *C. resedifolia* avec une rosette principale à gauche et une rosette secondaire à droite, (d) Photographie des parties souterraines lors de la reproduction clonale : rosettes principales à droite et rosettes secondaires marquées de flèches blanches interconnectées via un rhizome. (e) Carte de répartition européenne de *C. resedifolia*. Source : GBIF. Photos : M. S. DEVILLE-CAVELLIN

1.3 Objectifs d'étude de la tolérance de *C. resedifolia* aux contaminations minières en milieu alpin

Afin de comprendre les réponses physiologiques de *Cardamine resedifolia* aux conditions environnementales décrites précédemment, nous avons sélectionné des zones W et M pour chacun des sites miniers (section 1.1) et abordé l'étude par une approche pluri-disciplinaire.

Dans un premier temps, les caractéristiques physico-chimiques des sols et la nature de la contamination (exposome) sur les différents sites ont été analysées en s'intéressant aux mélanges ETMs et HAPs. Il s'agira notamment de déterminer si les différents types d'exploitation ont entraîné des pollutions similaires, ou si celles-ci sont spécifiques à chaque site. Une fois l'exposome du substrat caractérisé, il sera possible d'évaluer la proportion biodisponible de cette contamination et d'examiner la mobilité des éléments au sein des tissus de *C. resedifolia*.

L'étude des mécanismes de tolérance chez la plante ont été abordés par des approches transcriptomiques et métabolomiques, complétées par des mesures de traits écophysiologiques entre les populations des zones W et M. Cela permettra d'avoir une vision fine de la physiologie des populations minières de *C. resedifolia* exposées aux stress miniers. De plus, les traits fonctionnels identifiés comme pertinents dans le chapitre I de par leurs sensibilités ainsi que leurs facilités de mesure ont été déterminés sur les différentes populations, en complément d'autres traits phénotypiques, afin d'estimer un Integrated Biomarker Response (IBR) reflétant les réponses foliaires finales faces aux contaminants. Cette approche permettra d'évaluer (i) si les exposomes complexes (ETMs et HAPs) induisent des mécanismes de tolérance via la gestion des ROS, la fonctionnalisation des HAPs ou le stockage des HAPs et ETMs et (ii) si l'intensité de ces mécanismes varient selon les types d'exploitation minière.

Enfin, la présence de cette espèce dans une zone où la végétation est fortement altérée interroge sur le(s) mécanisme(s) évolutif(s) de la tolérance. Cette tolérance repose-t-elle uniquement sur une plasticité phénotypique, ou bien résulte-t-elle d'un processus d'adaptation locale, impliquant la sélection naturelle ? De plus, cette tolérance a-t-elle émergé plusieurs fois par convergence évolutive, ou au contraire, possède-t-elle une origine unique, suivie d'une migration entre sites contaminés ? Et plus généralement : d'où proviennent les populations se développant sur les haldes ? Afin de répondre à ces questions, la différenciation génétique entre les populations M et W respectives a été examinée afin de déterminer si elles correspondaient à des populations clairement distinctes via les SNPs.



C. resedifolia, Plan des Cavalles

2 Caractérisation de la contamination

Les caractéristiques physico-chimiques des sols seront évaluées au travers de plusieurs indicateurs de qualité des sols (le ratio C/N, le pH, la portion minérale nommée le refus) et le dosage des éléments ETMs et HAPs.

Ces analyses permettront d'avoir une évaluation de la qualité nutritive des sols„ notamment avec le dosage des macronutriments (P, K, Ca, Mg et S) et des micro-nutriments (Mn, Fe, Zn, Cu, Mo, B), mais également d'éléments tels que le Na, et des ETMs décrits comme toxiques à faibles concentrations (Pb, Hg, Cd, As, Co, Cr, Cu, Zn, Ni, Sb, Se, Al, Li, Sr, Ta et V). Pour ce qui est de la contamination en hydrocarbures, 14 HAPs sont pris en considération dans cette étude, et sont détaillés dans la Figure 2.5 de l'introduction générale. Ces 14 HAPs seront regroupés en deux catégories selon leur poids moléculaire : les HAPs légers, pour ceux possédant moins de deux cycles aromatiques, et les HAPs lourds pour ceux en possédant plus de deux. Ces nombres de cycles permettent généralement de déterminer la biodisponibilité des HAPs : généralement les HAPs légers sont plus susceptibles d'être biodisponibles et d'avoir des effets phytotoxiques par rapport aux HAPs lourds (Molina and Segura, 2021) (voir Introduction générale, partie 2.4).

Les concentrations brutes de ces contaminants dans les sols seront déterminées afin d'identifier finement les pressions de sélection présentes. Cependant ils ne permettent pas de déterminer la fraction de contaminants biodisponibles. Les éléments biodisponibles peuvent s'accumuler dans les tissus des plantes voir être transloqués des parties racinaires vers les parties aériennes (cf introducrtion générale, partie 5). La mesure des concentrations en ETMs et HAPs dans les différents compartiments végétaux (racines, parties aériennes, graines) offre ainsi une vision intégrée de la contamination biologique.

Ainsi, les dosages des ETMs et HAPs dans les sols et les plantes permettront de déterminer :

(i) Quels contaminants sont les plus présents/concentrés dans les sols miniers par rapport aux sols sauvages, et ainsi déterminer un profil de contamination majoritaire par sol ou par type d'exploitation ;

(ii) Quels sont les contaminants bioconcentrés dans les plantes, démontrant donc de leur biodisponibilité ;

(iii) S'ils sont transloqués dans les parties aériennes, et si oui, si des différences sont observables entre les populations ;

(iv) Une fois dans les parties aériennes, s'ils sont redirigés vers les graines, ce qui pourrait avoir un impact sur la capacité de germination, et donc sur la fitness à plus long terme.

2.1 Matériels et méthodes

2.1.1 Prélèvements des échantillons

Les échantillons ont été prélevés sur les six sites miniers (M) ainsi que leurs zones sauvages (W) décrits dans la section 1 de ce chapitre. Pour cela, des échantillons composites ont été réalisés sur chaque site

pour les sols (sols environnant les plantes prélevées, n=3 pools) et les plantes (n=3 pools de 10 individus), puis conservés à -20°C.

2.1.2 Caractérisation physico-chimique des sols et des plantes

La teneur totale en carbone (C) et en azote (N) des sols et des plantes a été mesurée à partir d'un sous-échantillon (10-20mg) séché à l'étuve (40°C pendant 24 h), tamisé à 2 mm, puis broyé (2 fois 30 secondes à 1500 min^{-1}), et enfin mesuré à l'aide d'un analyseur élémentaire FlashEA 1112 (Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, USA). Le pH a été mesuré selon le protocole de Thomas (1996).

Pour les analyses des ETMs, les sols ont été séchés (60°C, 1 semaine) avant d'être tamisés à 2mm afin de mesurer la part minérale des sols (%refus), puis broyés en une poudre fine.

Les plantes ont été rincées à l'eau MQ, puis séchées et broyées à l'aide d'un mortier en agate, également en une poudre fine. Les graines ont reçu le même traitement, à l'exception du broyage : en raison de leur faible masse, le broyage n'a pas été effectué et elles ont été traitées telles quelles. Les échantillons de plantes et de sols ont été analysés après une digestion acide assistée par micro-ondes (ultra-WAVE, Milestone) à l'acide nitrique (HNO3), à 220°C, selon des protocoles publiés (Heredia et al., 1995). Pour les analyses des éléments mineurs (Fe, Mn, Mo, Cd, As, Co, Cr, Cu, Zn, Ni, Pb, Sb, Se, Al, Li, Sr, Ta, V), et majeurs (P, K, Ca, Mg, S) tous les échantillons composites ont été analysés par spectrométrie d'émission atomique avec plasma à couplage inductif (ICP-AES ; Agilent, Varian 720-ES) et par spectrométrie de masse avec plasma à couplage inductif (ICP-MS ; Agilent 7900 couplé à un module ESI PrefFast IC), respectivement. La précision des mesures a été vérifiée par l'analyse de matériaux de référence certifiés (NIST 1944 et IAEA-405 pour les échantillons solides). Le mercure total a été analysé par spectroscopie d'absorption atomique après pyrolyse et amalgamation à l'or (AMA 254, Altec), avec une précision relative de ±5% déterminée à partir de triplicatas (Guedron et al., 2009). Les mesures de concentration en mercure total ont été validées à l'aide d'un matériau de référence certifié (ERM CC141, sol limoneux), et ont toujours été comprises dans l'intervalle publié (0.083 ± 0.017 µg $\cdot$ g^{-1}). Les dosages estimés en dessous de la limite de quantification (<LQ) ont été remplacées par LQ/2 afin de pouvoir comparer les échantillons entre eux (Hites, 2019).

Pour le dosage des HAPs, les échantillons (sols frais et plantes entières) ont été extraits avec un mélange dichlorométhane/acétone (80 :20, v/v), reconcentrés dans du méthanol sous flux d'azote, puis analysés par chromatographie liquide couplée à un détecteur à fluorescence (HPLC) (Marchal et al., 2025). Les mesures ont porté sur les HAPs suivants : $HAPs_{légers}$ [acénaphtène (Ace), fluorène (Flu), phénanthrène (Phe), anthracène (Ant)] et $HAPs_{lourds}$ [benzo(a)anthracène (BaA), benzo(a)pyrène (BaP), benzo(b)fluoranthène (BbF), benzo(g,h,i)pérylène (BghiP), benzo(k)fluoranthène (BkF), chrysène (Chr), dibenz(a,h)anthracène (DBahA), fluoranthène (Fla), indéno(1,2,3-cd)pyrène (IP), pyrène (Pyr)].

L'enrichissement des sols miniers en ETMs, $HAPs_{légers}$, $HAPs_{lourds}$ et en HAPs totaux a été estimé pour chaque contaminant individuellement à l'aide de l'indice de pollution (Pollution Index, PI, Eq.1), (Kowalska et al., 2018) où CMn est la concentration du contaminant n dans un sol minier (M-soil) et

CWn est la concentration du même contaminant dans un sol sauvage voisin (W-soil), représentant le fond géochimique. Pour les plantes et les graines, la même équation (Eq.1) a été utilisée afin d'évaluer la contamination en ETMs ainsi que la contamination en $HAPs_{légers}$ et $HAPs_{lourds}$ dans les plantes entières. Les principaux ETMs (Cd, As, Co, Cr, Cu, Zn, Ni, Pb, Sb, and Se), seront ensuite résumés en un seul indice (Eq. 2) : le Pollution Load Index (PLI).

$$\mathrm{PI}_n = \frac{CM_n}{CW_n} \quad (1)$$

$$\mathrm{PLI} = \sqrt[n]{\mathrm{PI}_1 \times \mathrm{PI}_2 \times \cdots \times \mathrm{PI}_n} \quad (2)$$

L'ensemble des données des dosages des ETMs et les HAPs sont données en Supplementary data C, Tableaux S2 à S5.

2.1.3 Évaluation du transfert de la contamination

Afin d'évaluer la relation entre l'exposome (multi-exposition complexe et doses variables) et la contamination végétale , une régression linéaire simple entre la concentration des divers éléments dans le sol et la contamination des tissus aériens a été réalisée (p-val < 0.05). Pour évaluer les taux de phytoaccumulation, le ratio entre les concentrations dans les tissus foliaires (rosettes) et les concentrations dans les sols a été calculé pour chaque élément mesuré (Facteur de Bio-Concentration, $\mathrm{BCF} = \mathrm{C_{rosette}}/\mathrm{C_{sol}}$) et pour chaque type de sol. En complément, le Facteur de Translocation racine vers les parties aériennes ($\mathrm{TF_{racine \rightarrow aérien}} = \mathrm{C_{feuilles}}/\mathrm{C_{racines}}$) (San Miguel et al., 2013) a été calculé. Ces données sont en supplementary data C, Tableaux S7 & S8.

2.1.4 Tests statistiques

Tous les tests statistiques ont été réalisé sur le logiciel R (http ://cran.r-project.org). Les tests statistiques non paramétriques (Wilcoxon-test) ont été réalisés entre les conditions M et W avec un seuil alpha de 0.1 pour les dosages, et les facteurs de translocation et un seuil de 0.05 pour les corrélations entre les dosages des tissus végétaux et des sols. L'ACP des données physico-chimiques des sols a été analysée via

une permanova afin de différencier les zones M et W (pval <0.05).

2.2 Résultats

2.2.1 Différences physico-chimiques entre sols

Les résultats des dosages des macro-éléments (Ca, Mg, K, P, Na), du rapport C/N, du pH et du pourcentage de refus ont été synthétisés par une analyse en composantes principales (Figure 2.1 b ; Supplementary data C S1S2). Une analyse de variance permutée (PERMANOVA, 999 permutations) a été réalisée afin d'identifier d'éventuelles différences entre les groupes M et W : les résultats n'indiquent aucune différence significative (p-value = 0.38 ; R^2 =0.08). Cependant, le premier résultat assez marquant est la forte dispersion des sols M par rapport aux sols W (Figure 2.1b) démontrant d'une forte hétérogénéité dans les structures physico-chimiques des sols miniers par rapport aux sols W. La distribution des individus nous démontre une absence de différences entre les sols -W et -M des sols PDC, SAR, à l'inverse des sols CC-M et CHAR-M qui se distinguent de leur sols -W par une forte teneur en carbone (séparation de part l'axe 1 de 2.68%). En revanche, LB-M et AVA-M se distinguent quant à eux de leur sols -W de par leur quantité d'azote et de phosphore (Axe 2 ; 26.1%). Concernant l'analyse fine des paramètres physico-chimiques, une tendance à l'augmentation du rapport C/N dans les sols miniers est observée, bien que non significative (p-val > 0.10). Cette dernière reste cohérente avec les valeurs fréquemment rapportées pour des sols perturbés par des activités minières (Wenzel and Jockwer, 1999). Cette élévation pourrait être partiellement expliquée par une forte augmentation de la teneur en carbone, notamment dans les sols issus de sites d'exploitation de charbon, ce qui est en accord avec la littérature (Achten and Hofmann, 2009). De même, les sites miniers ont une légère augmentation non significative du pH, cohérente avec la faible couverture végétale (Jin et al., 2022; Zimmer et al., 2024).

Les profils de contamination des sols révèlent une variabilité importante entre les différents types de mines, ainsi qu'au sein d'un même type d'exploitation (Figure 2.1a). LACP montre que les sols CHAR-M et CHAR-W ne présentent pas de distinction notable, tout comme les sols PDC-M et PDC-W. En revanche, les sols LB-W et CC-W sont clairement séparés de leurs homologues miniers (LB-M et CC-M) le long de l'axe 1 (38.6%), principalement en raison des concentrations en Sr et Sb. Les sols AVA-M et SAR-M se distinguent quant à eux le long de l'axe 2 (18.2%), notamment en lien avec les concentrations en As, Cd, Pb. Bien que l'analyse PERMANOVA (999 permutations) indique une tendance à la séparation entre les conditions "Mine" et "Wild" (p-val = 0.17, non significatif), une plus grande dispersion est observée parmi les sols de type "Mine", suggérant une plus forte hétérogénéité chimique dans ces milieux.

Si nous regardons ensuite en détails les résultats des enrichissements entre les zones W et M au travers des valeurs d'indice de pollution (PI) nous pouvons voir différents patrons apparaître (Tableau 6, Supplementary data C, Tableau S2). Pour les sites d'exploitation du cuivre : AVA présentent des enrichissements marqués en Pb > Sb > Cu > As > Cd > K > Mn > Sr > Zn > Co, avec des PI allant de 60.24 à 1.43. Sur le site PDC, la contamination est principalement portée par Sr > Sb > Hg > Pb > Cu > As (PI allant de 45.59, à 2.60). Ainsi, seuls les éléments Cu, Sb et Mn sont retrouvés en commun

sur ces sols d'exploitation du cuivre (Tableau 6, Supplementary data C, Tableau S2). Concernant les sites plomb-argentifères, beaucoup d'éléments sont retrouvés en commun, à l'image de As, Cu, Hg, Pb et Sb dans des concentrations variables. Les valeurs relevées sur LB montrent des enrichissements en Sr > Sb > Hg > Pb > Cu > As (PIs allant de 45.59 à 2.60), tandis que sur le site SAR, les principaux éléments enrichis sont Hg > Pb > Cd > As > Sb > Zn > Cu > Mn (PIs de 15.98 à 2.25). Ces profils de contamination permettent de mettre en évidence une contamination semblable, notamment lié au Sb, Hg, Pb, Cu et As (Supplementary data C, Tableau S2). En ce qui concerne les sites liés au charbon, aucun enrichissement significatif n'a été détecté sur CC. Alors que pour les sols du site CHAR, les valeurs brutes de dosages sont supérieures à celles reportées dans certaines mines de charbon ont été observées pour l'As, le Cu et le Zn (Liu et al., 2019) (Supplementary data C, Tableau S2). L'intégration des valeurs de PI des principaux ETMs et des HAPs sont représentés dans le tableau 8 [5]. Ces valeurs de PLI permettent de classer les sols par ordre de détérioration en lien avec la contamination de quelques ETMs majoritaires : le sol AVA semble être le sol avec une plus forte détérioration (PLI=4.16), devant SAR, LB, CHAR, PDC, puis enfin CC (0.63).

Pour ce qui est de la contamination en HAPs, les contaminations sont très semblables entre les paires respectives M et W (Supplementary data C, Tableau S5). Cependant, une forte différence entre tous les sites est observée avec un fort enrichissement des sols SAR et PDC, un enrichissement moyen des sols AVA, LB et CHAR et très faible du sol CC (Tableau 8) .

Site	ETMs PLI			HAPs PLI	
	Soil	Root	Shoot	Soil	Plant
AVA	4.16	7.41	4.50	0.82	0.82
PDC	1.39	1.76	1.63	1.11	2.04
LB	1.88	2.88	4.72	0.79	1.13
SAR	2.86	4.12	4.57	2.11	0.60
CC	0.63	1.00	1.30	0.23	1.61
CHAR	1.65	2.19	3.44	0.87	1.01

Table 5 – Contamination totale des sols et des plantes, mesurée à l'aide de l'indice de charge en polluants (Pollution Load Index, PLI), qui compare les concentrations dans les sols de type M par rapport aux sols W voisins, ainsi que dans les plantes M par rapport aux plantes W voisines. Pour les métaux et métalloïdes traces (ETM), le PLI (équation 2) a été calculé à partir des concentrations en Cd, As, Co, Cr, Cu, Hg, Zn, Ni, Pb, Sb et Se. Pour les HAP, les indices de pollution (PI) de $\sum_{\text{PAHs}_{\text{lourd}}}$ et $\sum_{\text{PAHs}_{\text{légers}}}$ ont été utilisés pour calculer le PLI (équation 2). M : site minier ; W : site sauvage (wild).

5. Ce tableau est le tableau présent dans l'article de génomique du chapitre 2 partie4. Il permet une simplification du message sur la contamination des plantes et des sols, mais ne permet pas d'avoir une indication très fine de cette dernière. Les éléments sélectionnés sont : Cd, As, Co, Cr, Cu, Zn, Ni, Pb, Sb, et Se.

Table 6 – Principaux éléments (macro, micro et ETMs) enrichis dans les différents compartiments étudiés en milieux miniers : sols, et organes de *Cardamine resedifolia* (racines, rosettes et graines). Les éléments identifiés possèdent un enrichissement sur les sols M supérieur à 1 (PI > 1) et une pval <0.10. Les concentrations et les enrichissements sont détaillés dans les Supplementary data C S2, S3, S4

Échantillon	Sol	Racine	Rosette	Graine
AVA	As, Cd, Co, Cu, Mn, Pb, Sb, Sr, Zn, K	Cd, Cu, Pb	Cd, Cu, Pb, Zn	Cd, Cu, P, Pb, Sr, Zn
PDC	Cu, Mn, Sb, Se	Cr		Cu, Pb
LB	As, Cu, Hg, Pb, Sb, Sr	Cu, Pb, Sr, Zn	As, Cu, Pb, Sb, Sr, Zn	Mn, P, Pb, Sr, Zn
SAR	As, Cd, Cu, Hg, Mn, Pb, Sb, Zn	Cu	Cu, Pb	As, Ca, Cd, Cu, K, Mn, Ni, Pb, Zn
CC				Ca, K, Mg, Ni, P, S, Zn
CHAR	As, Cu, Zn		Co, Sr	Ni, Sr

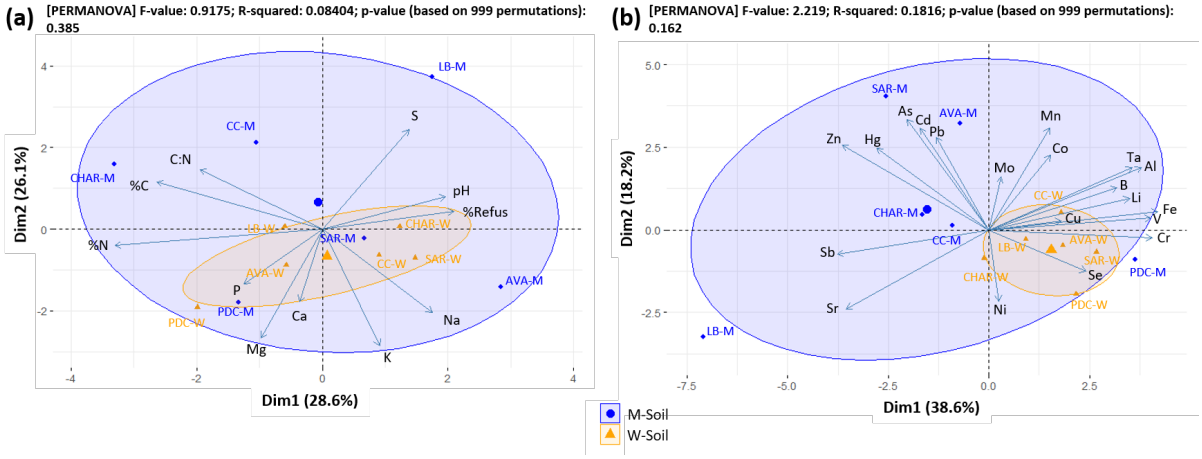


Figure 2.1 – Projection en analyse en composantes principales (ACP) des différentes caractéristiques physico-chimiques des sols. (a) concentrations (ppm) des principaux ETMs. Les conditions Mine (M) et Wild (W) de chaque site sont représentées et entourées d'ellipses bleue et jaune respectivement. (b) concentrations (ppm) en Ca, Mg, K, Na, P, pH, rapport C/N, pourcentages de carbone (C), d'azote (N) et de refus (refus). Une analyse PERMANOVA a été réalisée pour évaluer statistiquement la différence entre les deux groupes, révélant une tendance (p-val=0.07, $R^2 = 0.22$). Le détails des valeurs des dosages sont données en Supplementary data S1& S2

Les résultats révèlent donc une hétérogénéité marquée des caractéristiques physico-chimiques et des profils de contamination des sols entre les différents sites étudiés. Ils mettent en évidence une contamination significative des sols M par rapport aux sols W adjacents, particulièrement en ETMs avec des profils spécifiques selon le type de mine, mais également entre mines de même type d'exploitation. En revanche, aucune tendance claire n'a été observée concernant les HAPs, dont la distribution reste variable d'un site à l'autre, indépendamment des propriétés des sites et dont les concentrations ne sont pas très élevées.

2.2.2 Transfert de la contamination du sol vers les parties racinaires, aériennes et des graines de *C. resedifolia*

La contamination en ETMs et en HAPs montre une corrélation positive entre les concentrations dans le sol et celles observées dans les tissus aériens, notamment pour les éléments comme As, Cd, Cu, Hg,

Mo, Pb, Sb, Sr, et la $\sum_{\text{lourds}}\text{HAPs}$ ainsi que la $\sum_{\text{totaux}}\text{HAPs}$ (valeurs de p-val <0,05 ; R^2= 0.33-0.86 ; Figure 2.2). Pour les HAPs spécifiquement, une relation linéaire positive et significative est observée entre les concentrations totales dans les sols et dans les plantes (R^2 = 0.61, p-val <0.001), avec une corrélation plus forte pour les HAPs lourds (R^2 = 0.85, p <0.001) par rapport aux légers.

Cette biodisponibilité se traduit par une bioaccumulation, évaluée via le facteur de bio-concentration (BCF), qui compare les concentrations dans les tissus aux teneurs mesurées dans le sol. Dans la majorité des cas, les BCF sont inférieurs à 1, traduisant une absorption limitée et/ou régulée (Supplementary data C, Tableau S7). Toutefois, certains éléments (Ca, Cd, P, S, Zn) présentent de manière quasi systématique des BCF > 1, quelle que soit la population et indiquant une capacité notable de phytoextraction (Figure 2.3a). Les HAPs légers sont également bioaccumulables sur la plupart des sites, tandis que les HAPs lourds ne le sont que sur les sites d'exploitation charbonnière (CC-M et CHAR-M).

La comparaison des concentrations brutes dans les parties aériennes aux seuils de toxicité définis par Krämer (2010) (Supplementary data C, Tableau S3 & S9) révèle plusieurs dépassements. Le Sb dépasse son seuil uniquement sur LB-M, tandis que le Co est en excès sur tous les sites -M et -W confondus. Le Cu dépasse les seuils sur PDC -M et -W, et LB-M, et s'en approche sur AVA-M. Le Pb atteint des niveaux jusqu'à 10 fois supérieurs au seuil de toxicité sur AVA-M, LB-M et SAR-M (et dans une moindre mesure LB-W et SAR-W qui sont à la limite). Le Zn dépasse les valeurs critiques basses (100ppm) sur tous les sites, y compris les témoins. À l'inverse, As, Mn, Se et Ta restent en deçà des seuils. Cependant, aucune concentration ne dépasse les critères d'hyperaccumulation proposés par Krämer (2010) (Supplementary data C, Tableau S9). Les graines, bien que moins contaminées que les parties aériennes, contiennent néanmoins certains éléments à des niveaux susceptibles d'affecter leur viabilité et leur germination (Sethy and Ghosh, 2013).

L'examen des concentrations dans les différents tissus révèle des profils de contamination distincts selon les sites (Supplementary data C, S3, S6, S4, et Tableau 6). Les indices de pollution (PI) montrent un transfert significatif des contaminants du sol vers les racines, les parties aériennes et les graines (p-val <0.1 ; PI > 1 ; Supplementary data C, Tableaux S3 et S4). Les sites cuprifères (AVA, PDC) présentent une accumulation notable de Cu dans tous les compartiments : sur AVA, les PI atteignent > 10 dans les racines pour Cd, Cu et Pb, > 5 dans les parties aériennes, et > 1 dans les graines. Sur PDC, l'accumulation de Cu est également généralisée, bien que moins marquée (p-value > 0.1). Les sites Pb-Ag (LB, SAR) montrent principalement une accumulation en Pb ; LB se distingue par des teneurs élevées aussi en Cu, Sr et Sb dans les racines et les parties aériennes, et par la contamination des graines en Pb, Sr et Zn. Sur SAR, Cu et Pb sont présents dans les racines comme dans les parties aériennes. Les sites charbon présentent un profil plus homogène entre milieux M et W, sans schéma clair de transfert. Concernant les HAPs, la variabilité des concentrations, parfois très faibles pour certains composés lourds comme légers (Supplementary data C, Tableau S6), se traduit par une variabilité marquée des PI entre sites.

Pour synthétiser ces observations, les PI des principaux ETMs ont été combinés en un indice unique, le PLI (Tableau 8). Les tissus racinaires d'AVA affichent la contamination la plus élevée (PLI = 7.41),

suivis de SAR, LB, CHAR, PDC, et enfin CC (PLI = 1). Dans les tissus aériens, les PLI les plus élevés concernent LB, SAR et AVA (> 4), tandis que CC présente les valeurs les plus faibles (1.30).

Enfin, l'analyse du transfert interne des racines vers les parties aériennes, mesuré par le facteur de transfert (TF, Supplementary data C, Tableau S8), révèle des différences selon les sites, le type d'exploitation et les populations (M vs W). Le Zn est particulièrement transféré chez les individus M sur AVA, PDC et LB (Figure 2.3b). Le Sr suit un profil similaire sur AVA, LB et CHAR, mais est moins transféré chez les M sur PDC et CC. Pour le Pb, le transfert est plus faible chez AVA-M que chez AVA-W, tandis que sur SAR, la tendance est inversée.

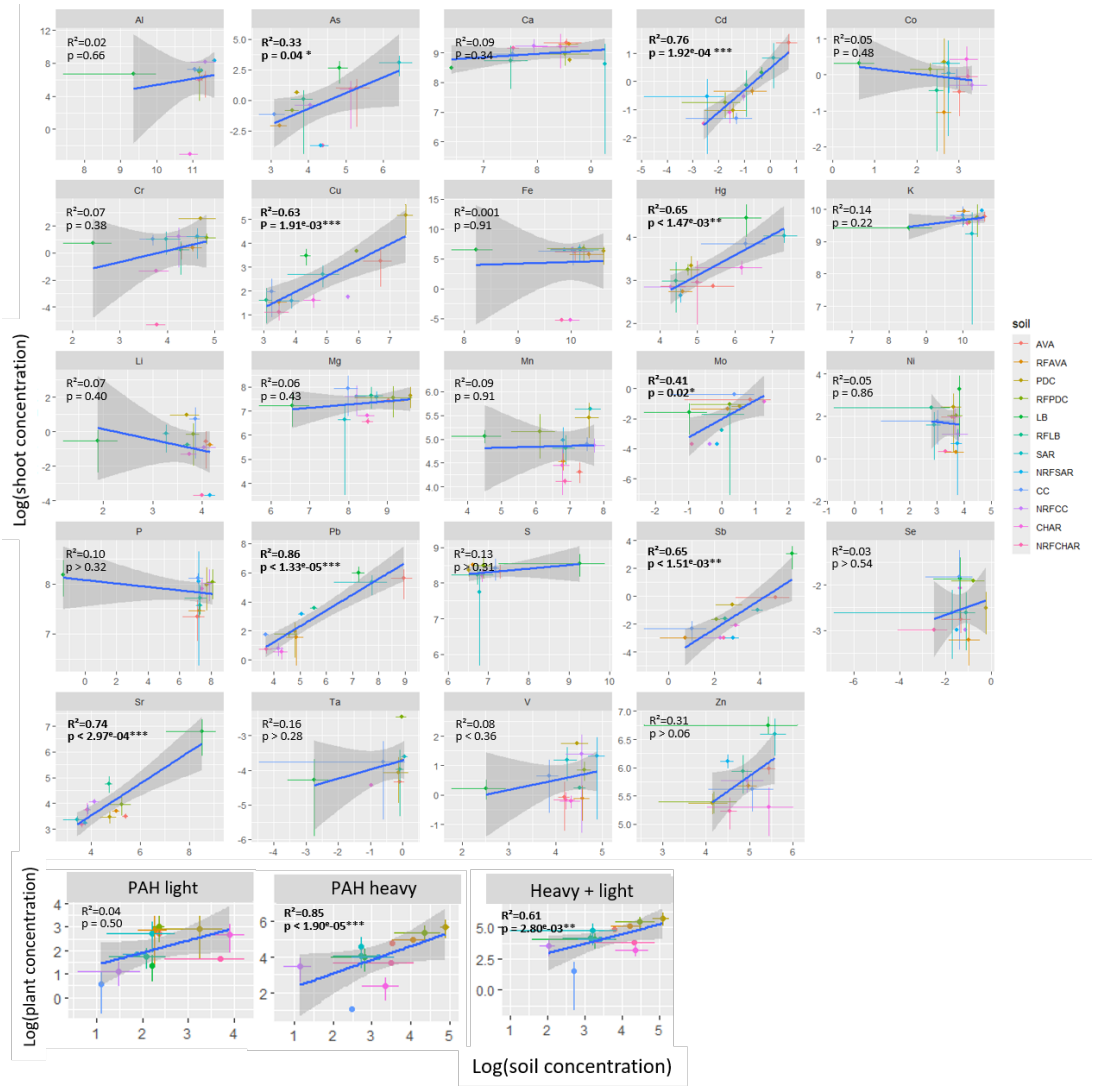


Figure 2.2 – Corrélation entre la concentration des éléments présents dans les sols et leur accumulation dans les parties aériennes de *C. resedifolia* pour les ETMs et dans la plante entière pour les HAPs, tous sites confondus. Une régression linéaire simple a été réalisée entre les logarithmes des concentrations moyennes mesurées dans les sols et celles des tissus végétaux. La significativité des coefficients a été évaluée à l'aide des tests de student associés aux coefficients estimés. Les éléments présentant une corrélation significative sont indiqués en gras, avec les valeurs de p et les coefficients de détermination (R^2) p-val <0.5*, p-val <0.01**, p-val <0.001***

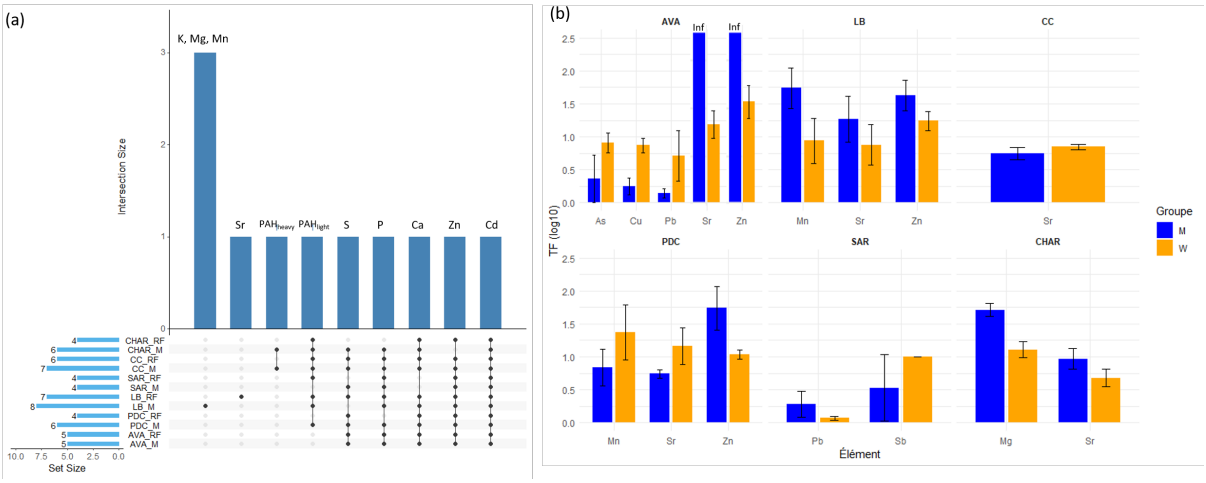


Figure 2.3 – Caractérisation des éléments bioaccumulables et différenciation des facteurs de translocation entre les différentes populations de *Cardamine resedifolia*. (a) Eléments bioaccumulables (BCF > 1, voir Supplementary data C, Tableau S8) en commun entre les populations de *C. resedifolia*. L'*intersection size* correspond au nombre d'élements dont le BCF > 1 est en commun entre les sites. Ces élements identifié sont indiqués sur le graphique. (b) Facteurs de translocation (TF) des éléments entre les populations M et W selon les sites. Pour ce dernier, seuls les éléments statistiques (p-val <0.1) sont représentés (Supplementary data C S7

)

2.3 Discussion

2.3.1 Zones localisées de forte contamination minière dans les sols alpins

Les sols miniers étudiés ont été fortement impactés par les activités anthropiques, notamment par une altération de leur structure physique. L'une des conséquences est l'augmentation du pourcentage de refus, mettant en évidence des sols nettement plus minéraux, ce qui peut affecter la croissance des plantes. La croissance des plantes est fortement influencée par les paramètres édaphiques, particulièrement le ratio C/N et le pH, qui conditionnent la disponibilité des nutriments (Buri et al., 2017; Lee, 1998; Martinez-Almoyna et al., 2020). L'augmentation du ratio C/N, qui est connu pour être corrélée avec une diminution de la matière organique décomposable, s'accompagne sur les sites miniers d'une baisse de la couverture végétale, ce qui est cohérent avec la littérature (Martinez-Almoyna et al., 2020), mais également avec nos observations faites sur site (cf partie 1.2.1. du chapitre II).

Parallèlement à ces modifications de texture, une dégradation drastique de la qualité chimique des sols des anciennes mines est mise en évidence, avec une variabilité intersites relativement élevée. Les environnements alpins peuvent être affectés par des dépôts atmosphériques de métaux et métalloïdes traces (ETMs), en particulier le Pb, le Cd, le Hg et le Zn, transportés sur de longues distances. Cette contamination diffuse se manifeste notamment par une augmentation des concentrations dans les sols avec l'altitude (Guédron et al., 2016; Guillevic et al., 2023a; Schroeder et al., 2014; Zechmeister, 1995). Toutefois, au-delà de cette influence régionale, les anciennes activités minières ont provoqué une pollution beaucoup plus intense et localisée, avec des concentrations qui dépassent à la fois les valeurs de fonds géochimiques locaux(Elbaz-Poulichet et al., 2020; Guiter et al., 2025) et les seuils recommandés pour les sols agricoles au niveau européen (Tóth et al., 2016). De plus, ces contaminants aboutissent à des

niveaux plus élevés que les niveaux rapportés pour certains sites industriels de plus grande ampleur (tels que les zones industrielles présentes à l'est de la Russie, en Italie, ou au Ghana), notamment pour l'As, le Hg, le Pb, le Cu et le Zn (Barsova et al., 2019; Frérot et al., 2018; Mensah and Addai, 2024), mettant d'autant plus en évidence les problématiques environnementales non connues et non caractérisées dans cet environnement alpin, et plus largement cet écosystème alpin.

À l'inverse, les deux anciennes mines de charbon que nous avons étudiées ne présentent pas de contamination métallique très marquée, à l'exception de l'As et du Zn dont les concentrations restent supérieures à celles mesurées sur d'autres sites liés à l'extraction du charbon (Liu et al., 2019).

Concernant les HAPs, les concentrations mesurées dans le sol s'inscrivent dans la fourchette typique des régions de montagne (Marchal et al., 2023), et restent largement inférieures à celles observées sur des sites industriels (Zhang et al., 2020a). Elles ne semblent donc pas constituer une pression majeure pour les populations de *C. resedifolia*, d'autant plus que les concentrations en benzo(a)pyrène ou en fluoranthène restent inférieures à la valeur seuil de (5 µg/kg et 30 µg/kg respectivement) fixée comme norme de qualité environnementale (NQE) biote par la Directive 2013/39/UE du 12 août 2013 (modifiant les directives 2000/60/CE et 2008/105/CE), valeur initialement définie pour les crustacés.

Ainsi les différences potentielles observables entre les populations M et W de *C. resedifolia* seront en majorité liées aux caractéristiques chimiques du sol fortement dégradé à la suite des activités minières. Ces résultats amènent donc à s'interroger sur l'impact que la dégradation chimique des sols miniers pourrait avoir sur les populations de *C. resedifolia*.

2.3.2 Biodisponibilité des contaminants et contamination de *C. resedifolia*

Nos résultats montrent que la contamination en ETMs des sols est également transférée aux tissus de *C. resedifolia*. Les concentrations chez les plantes provenant des sols miniers dépassent parfois les seuils de toxicité (Chibuike and Obiora, 2014; Krämer, 2010), ce qui soulève des questions sur les effets phytotoxiques sur les plantes mais également sur les mécanismes de détoxication ainsi que les mécanismes évolutifs sous-jacents leur ayant permis d'acquérir cette tolérance. De plus, cela reflète une forte biodisponibilité des ETMs dans les sols, ainsi qu'une translocation vers les parties aériennes, mais nos résultats ne nous permettent pas d'affirmer que cette espèce est hyperaccumulatrice (Krämer, 2010). Les valeurs de BCF ont également mis en évidence d'autres éléments, à l'image du Ca, impliqué dans la synthèse et la rigidité des parois végétales, ainsi que du P et du S, essentiels aux mécanismes physiologiques. Chez les Brassicacées, le métabolisme du soufre occupe une place prépondérante, notamment via la synthèse de composés soufrés (glucosinolates, peptides soufrés tels que les métallothionéines ou les phytochélatines) jouant un rôle majeur dans les mécanismes de défense, notamment contre le stress engendré par les ETMs(Bednarek, 2012; Capaldi et al., 2015; Trovato et al., 2021; Sharma and Dietz, 2006; Cobbett and Goldsbrough, 2002a).

Certains de ces ETMs sont également transférés vers les graines, ce qui peut potentiellement impacter la *fitness* des plantes de la génération suivante via une inhibition de la germination (Sethy and Ghosh,

2013). Cependant, nos résultats n'indiquent que ni les facteurs de bioconcentration, ni les facteurs de translocation, ne diffèrent significativement entre les populations M et W (Supplementary data C, Tableau S8 & S8). Cela ne permet donc pas de conclure à une capacité d'accumulation ou de transfert amplifiée chez les populations issues des sols miniers, contrairement à certaines espèces métallifères rapportées dans la littérature (Muszyńska et al., 2018; Qin et al., 2022).

2.3.3 Conclusion et perspectives

Ainsi, cette étude met en évidence les principaux paramètres environnementaux qui différencient les sols miniers des sols sauvages en milieu alpin, tout en caractérisant les différences chimiques entre les sols issus de différents types d'exploitations minières. Ces différences sont principalement dues aux concentrations en ETMs sur les anciens sites d'extraction (AVA, PDC, LB et SAR), et ce, malgré l'arrêt des activités minières depuis plusieurs siècles, ce qui témoigne clairement de la persistance de ces contaminants.

Cependant, ceci concerne uniquement les sites d'exploitation métallique : les sites d'exploitation du charbon semblent être moins contaminés en HAPs, mais également en ETMs. Malgré cela, une différence dans le couvert végétal est tout de même observée sur ces zones minières. Ces variations pourraient donc être liées à d'autres facteurs environnementaux non mesurés ici, tels que la couleur du sol. En effet, la teinte très sombre du sol pourrait créer un microclimat spécifique, susceptible d'influencer les communautés végétales locales par rapport à celles des zones environnantes. Par ailleurs, ces éboulis sont également beaucoup plus instables que les éboulis naturels situés à proximité dans la zone W, ainsi que comparés aux autres éboulis miniers (M), ce qui pourrait expliquer la faible couverture végétale observée sur ces sites.

Concernant les ETMs, leur mobilité exacte reste mal connue dans les dosages présentés ici, ce qui soulève des questions quant à leur potentiel de contamination de l'hydrosphère. Par exemple, sur certains sites comme LB, le lac situé au pied de la mine est une zone de pêche mais aussi une réserve d'eau potable pour la commune d'Huez, exposant ainsi la population à un risque potentiel de transfert de contaminants.

Dans ce contexte, il serait également pertinent d'étudier la contamination à l'échelle de la chaîne trophique dans son ensemble. Nous avons déjà démontré la présence d'ETMs dans les tissus de *C. resedifolia*, mais qu'en est-il des niveaux supérieurs ? Certaines larves de papillons, notamment ceux du genre *Pieris*, consomment ces plantes, ce qui pourrait favoriser un transfert de contaminants au sein de la chaîne trophique de l'écosystème alpin. De plus, les plantes sont contaminées avec des valeurs au-delà des seuils phytotoxiques et la translocation du soufre semble très présente parmi toutes les populations (W et M). Ce dernier pourrait être utilisé pour les mécanismes de détoxication afin de gérer la pression polluante. Il serait pertinent de tester cette hypothèse en étudiant les mécanismes de tolérance liés à ce trait, notamment à travers des composés riches en soufre tels que les métallothionéines ou les phytochélatines, connus pour chélater les ETMs et ainsi contribuer à la gestion de ce stress. Identifier les processus impliqués dans la détoxication, la gestion et le transport des ETMs permettrait de mieux comprendre non seulement les bases de cette tolérance, mais aussi pourquoi *C. resedifolia* persiste dans ces environnements stressants,

contrairement à d'autres espèces. Par ailleurs, ces environnements fortement contaminés exercent des pressions sélectives susceptibles de favoriser l'émergence de réponses évolutives, telles que l'adaptation locale. Déterminer si les mécanismes physiologiques de tolérance et si le phénotype tolérant observé sont liés à une adaptation locale constitue ainsi les objectifs principaux des parties suivantes.

On est tous le physio de quelqu'un.

Florian Boucher, Juin 2025

3 Ecophysiologie d'une plante alpine exposée à des pollutions minières : Comment *Cardamine resedifolia* tolère la pression polluante ?

3.1 Avant propos

Le travail présenté dans cette partie a été réalisé en collaboration avec le Laboratoire de Recherche en Sciences Végétale (LRSV) pour la partie métabolomique et intégration des différentes données omiques, mais aussi avec HELIXIO pour la partie transcriptomique. Ce travail a pour but d'être publié.

3.2 Introduction

Les mécanismes physiologiques de tolérance aux pollutions minières d'une plante alpine, *Cardamine resedifolia*, qu'il s'agisse des ETMs ou des HAPs, ne sont donc actuellement pas connus. Cela constituera le but de cette section.

L'écosystème alpin (dont les caractéristiques ont été détaillées dans la section 1.2 de l'introduction générale) est soumis à des pressions abiotiques extrêmes qui influencent les réponses plastiques ou adaptatives des espèces. Les communautés alpines sont adaptées à ces perturbations environnementales particulières, telles que les variations climatiques et l'érosion des sols (Callaway et al., 2002; Körner, 2003a). En conséquence de ces pressions sélectives, la flore alpine présente des différences écophysiologiques marquées par rapport à celle des basses altitudes (Chapin et al., 1995). L'extraction minière dans cet environnement, déstructurant les sols et introduisant des déchets solides, peut alors poser problème, dans la mesure où les contraintes climatiques caractéristiques des zones alpines favorisent l'altération des matériaux contenant des polluants, augmentant ainsi leur biodisponibilité (Egli et al., 2010). Pour rappel, ce phénomène est d'autant plus préoccupant que les ETMs – ainsi que les HAPs – d'origine anthropique se présentent souvent sous des formes physico-chimiques plus mobiles et plus toxiques que leurs homologues naturels (Achten and Hofmann, 2009; Li et al., 2024; Vareda et al., 2019). Dans ce contexte, la question de l'existence, mais également des impacts d'une telle contamination en milieu alpin sur la flore alpine reste largement inexplorée.

Les ETMs et les HAPs induisent un stress phytotoxique dont les détails sont décrits dans la section 4 de l'introduction générale de ce manuscrit. Cependant, certaines espèces tolèrent ces contaminants : c'est le cas des espèces présentes dans les milieux métallifères, largement décrits dans la section 3 de l'introduction générale. En réponse à l'exposition à ces contaminants, les plantes activent des mécanismes de détection et de signalisation, mais également d'exclusion, de stockage ou de détoxication (voir section 4 de l'introduction générale).

La physiologie des plantes alpines face à leurs conditions abiotiques naturelles extrêmes semble bien documentée. En effet, la littérature rapporte des modifications de la taille des plantes, un cycle de vie plus rapide et plus court, mais également une augmentation de l'épaisseur des cuticules foliaires et des

tissus de soutien, ainsi qu'une élévation des concentrations d'antioxydants tels que les pigments (composés phénoliques, anthocyanes, flavonoïdes) augmentant avec l'altitude, leur permettant de tolérer les conditions abiotiques (Kumar et al., 2023; Magaña Ugarte et al., 2019; Streb and Cornic, 2012; Wildi and Lütz, 1996).

Il est intéressant de noter que la plupart des antioxydants, possédant déjà un rôle dans l'adaptation et les réponses des plantes alpines à leur environnement naturel, peuvent également intervenir dans la détoxication des ETMs et des HAPs, à l'image du glutathion ou de l'acide ascorbique (Alamri et al., 2018; Jozefczak et al., 2012) (Voir introduction générale, partie 4 & 5). Ces antioxydants jouent donc un rôle important dans la réponse aux conditions alpines mais également aux expositions à des polluants. Pourtant, très peu d'études ont jusqu'à présent exploré les réponses transcriptomiques et métabolomiques des plantes évoluant dans des environnements soumis à des stress simultanés (Guevara et al., 2012), et encore moins à un stress combiné d'une exposition à des polluants miniers en conditions environnementales extrêmes. Pourtant, ces contaminants sont présents depuis plusieurs dizaines d'années, voire plusieurs siècles, dans ces écosystèmes alpins. Malgré cette pression chimique très localisée, certaines plantes alpines, à l'image de *Cardamine resedifolia*, parviennent tout de même à se développer sur ces substrats contaminés (modèle biologique décrit dans la section 1.2.2 du chapitre 2). Cependant, les voies de régulation moléculaire et les mécanismes physiologiques sous-jacents liés à cette tolérance restent largement méconnus. Ainsi, à ce jour, aucune étude n'a examiné les réponses physiologiques d'une plante alpine exposée à des contaminants directement dans son environnement naturel, soulevant ainsi la question de la modulation des réponses aux stress miniers chez des espèces déjà adaptées/acclimatées aux conditions extrêmes de haute altitude.

Pour répondre à cela, les approches multi-omiques semblent être les méthodes les plus adaptées afin d'étudier les réponses liées à des expositions multi-stress. Ces méthodes permettent d'identifier précisément et sans *a priori* les variations dans l'expression des gènes ainsi que dans le métabolisme des plantes. Plus spécifiquement, l'analyse transcriptomique offre la possibilité d'observer les changements d'expression génique entre deux environnements distincts, fournissant des indications sur la réponse moléculaire au stress. Par ailleurs, la métabolomique non ciblée capture les réponses des plantes aux variations environnementales en détectant les métabolites synthétisés en réponse dans des voies métaboliques inexplorées en métabolomique ciblée (Patel et al., 2021; Navarro-Reig et al., 2017). Cette approche reflète rapidement l'état physiologique des plantes et offre une large fenêtre d'analyse, d'autant plus que plus de 200 000 métabolites différents ont été identifiés dans le règne végétal (Schwab, 2003). En intégrant ces données, il devient possible de révéler de manière plus efficace les principales voies d'interaction entre les traits fonctionnels, le métabolome et le transcriptome, et ainsi de mieux comprendre les mécanismes physiologiques de tolérance face aux stress environnementaux.

Ainsi, des populations de *Cardamine resedifolia* exposées à des pollutions minières liées à des exploitations de cuivre, de plomb-argentifère et de charbon depuis plusieurs dizaines d'années, voire plusieurs siècles (voir section 1.1 du chapitre 2) seront étudiées au travers d'analyses intégratives des réponses mé-

tabolomiques et transcriptomiques et confirmées/complétées par la mesure de traits fonctionnels échantillonnés directement en condition naturelles, contrairement à la majorité des études réaliser avec ces jeux de données (Wei et al., 2023). L'ensemble de ces données sera ensuite croisé afin d'obtenir une vision globale de la physiologie de chaque population, dans le but de déterminer si des mécanismes communs de tolérance émergent, ou si au contraire, les réponses sont aussi diverses que les qualités chimiques des sols étudiées (voir section 2 du chapitre 2).

3.3 Matériels et méthodes

Les zones d'études minière (M) ou sauvage (W) et par conséquent leur populations associées ont été décrites dans le Chapitre 2, partie 1.1.

Sur chaque site, les plantes *C. resedifolia* ont été sélectionnées à un stade physiologique identique : stade de floraison. Chaque analyse décrite ci-dessous a été réalisée sur les feuilles caulinaires localisées sous l'inflorescence. Pour chaque site, les prélèvements de plantes ont été réalisés le même jour et en parallèle entre la zone minière et la zone sauvage afin de réduire les effets liés aux variables environnementales (ensoleillement, température, hygrométrie...).

3.3.1 Mesures des traits phénotypiques

Les protocoles ont été adaptés de DEVILLE-CAVELLIN et al., 2025 (cf chapitre 1).

Traits fonctionnels Les feuilles (n=10 réplicats de 2 feuilles chacun par site) ont été conservées dans de l'eau déminéralisée pendant une nuit avant d'être pesées (masse fraîche (MF)) puis scannées (EPSON Perfection V300) et enfin séchées à 60°C pendant une semaine afin de mesurer la masse sèche (MS). Les images des plantes ont été analysées avec le logiciel ImageJ. Ensuite, la "Specific Leaf Area" (SLA = surface foliaire (cm2) / MF (g)) et la "Leaf Dry Matter Content" (LDMC = MS (g) / MF (g)) ont été calculées comme décrit dans Blondel et al. (2017).

Photosynthèse Sur chaque site, les feuilles caulinaires ont été préadaptées à l'obscurité pendant 20 min avant d'être soumises à une impulsion lumineuse d'intensité 3000 μmol $m^{-2}s^{-1}$ pendant 2 secondes. Les différents paramètres photosynthétiques OJIP ont ensuite été mesurés à l'aide d'un appareil Fluorpen FP 110 (Küpper et al., 2019).

Caractérisation du phénotype moléculaire Cinq échantillons composites des parties aériennes (5 plantes) ont été prélevés par site. Les échantillons ont été congelés instantanément à l'aide d'un mélange de gaz comprimés (AABcooling) à -40°C, puis stockés à -80°C. Ils ont ensuite été broyés à l'azote liquide en vue de mesurer la teneur en carbone et azote (C/N), en pigments (chlorophylliens a & b, et caroténoïdes), en composés phénoliques, en flavonoïdes, et en Métallothioneines (MT).

Analyses C/N.

40 mg de MF de poudre de feuilles sont mis à déshydrater (48h, 55°C). Puis, 5 mg de poudre déshydratée sont déposés dans une capsule d'aluminium (ThermoFischer) qui sera scellée. L'analyse des contenus totaux en C et en N est effectuée par un analyseur d'éléments (Flash EA1112, ThermoFischer Scientific Inc.).

Dosage des pigments photosynthétiques.

Les broyats de parties aériennes et de racines (15 mg MF) sont suspendus dans 80μ L d'éthanol absolu (HPLC-grade), puis broyés à l'aide d'un broyeur à piston pendant 30s. La solution est ensuite centrifugée à 12 000 tr/min (1 min, 4°C), et le surnageant est collecté puis conservé à 4°C. Le culot est re-suspendu dans l'éthanol absolu (80μL), broyé et centrifugé cinq fois. Le volume est complété à 400μL avec de l'éthanol absolu, vortexé et stocké à -20°C. Cet extrait est utilisé pour les dosages de la Chlorophylle a (Chla) et Chlorophylle b (Chlb), des caroténoïdes, des phénols totaux et des flavonoïdes. Pour le dosage de la Chla,Chlb et des caroténoïdes, l'absorbance des extraits (200 μl) est mesurée à 649, 664 et 470 nm (Thermo Scientific Varioskan Flash) en microplaque 96 puits sur lesquelles un facteur de correction est appliqué (Fc = 0.51) (Warren, 2008). Les concentrations de la Chla, la Chlb et des caroténoïdes sont calculées d'après Lichtenthaler (1996) (les résultats finaux sont exprimés en mg pigments/g MF) :

— Chla (mg/L) $= 13,36 \times \frac{A_{664}}{Fc} - 5,19 \times \frac{A_{649}}{Fc}$

— Chlb (mg/L) $= 27,43 \times \frac{A_{649}}{Fc} - 8,12 \times \frac{A_{664}}{Fc}$

— Caroténoïdes (mg/L) $= \frac{1000 \times A_{470}}{Fc} - 2,13 \times$ Chla $- 97,63 \times$ Chlb / 209

Dosage des phénols.

Une gamme étalon d'acide gallique (0, 5, 10, 20, 40, 60, 80, 100, 150 et 200 mg/L H20) est réalisée. Les extraits éthanoliques de *C. resedifolia* et les solutions de la gamme (100 μl) sont mélangés à 500μL de réactif de Folin-Ciocalteu (10%) et 400μL de Na2CO3 (75g/L) (Blainski et al., 2013). Le mélange est incubé 5 min à 40°C, puis centrifugé (1 min, 13 000g) et 200 μL de surnageant sont prélevés pour la mesure de l'absorbance en microplaque (Varioskan Flash) à 735nm. Les résultats finaux sont exprimés en mg phénols/g MF. Le Nitrogen Balance Index (NBI) a été calculé comme étant [chlorophylles]/[phénols].

Dosage des flavonoïdes.

Une gamme étalon de quercétine (0, 5, 10, 20, 40, 60, 80, 100 mg/L éthanol) est réalisée. Les extraits foliaires de *C. resedifolia* et les solutions de la gamme (50 μl) sont complétés par 150μL d'éthanol. Ces solutions éthanoliques sont mélangées à 10μL de solution de chlorure d'aluminium (200 g/L) et 10μL d'acétate de sodium (1M) puis incubées 40min à 25°C. L'absorbance des solutions (200 μl) est lue à 415nm. Les résultats finaux sont exprimés en mg flavonoïdes/g MF.

Dosage des métallothionéines.

Le kit ELISA Plant Metallothionein-3 (MyBioSource)© est utilisé comme décrit par le fabricant. Les échantillons (10 mg MF broyat) sont homogénéisés dans 100 μl de PBS. Les débris cellulaires sont éliminées par centrifugation (13 000 trs/min durant 1 min, à 4°C), puis le surnageant (150 μL) est dosé en microplaque en suivant les indications du fabricant. La gamme étalon créée à partir des standards

fournis comporte les points suivants : 0, 150, 300, 600, 900, 1200 et 2400 pg/mL. Les résultats finaux sont exprimés en mg métallothionéines/g MF.

Intégration des traits fonctionnels L'indice de Réponse Biologique Intégrée (IBR) a été calculé pour déterminer les réponses physiologiques statistiques entre nos populations, tel que décrit en détail par Beliaeff and Burgeot (2002) et modifié par Sanchez et al. (2013).

Pour cela, les valeurs individuels de chaque biomarqueurs de chaque groupe à été divisé par le logarithme moyen des valeurs du dit biomarqueurs dans le groupe témoin (groupe W dans notre cas ; Yi). On calcule ensuite la transformation logarithmique pour réduire la variance avant de standardiser avec les valeurs moyennes et les écart-type de toutes les données (Zi). Les données sont ensuite centrées autour de zéro et la variation du biomarqueur du groupe M est calculée autour de la valeur du groupe W (Ai). La valeur de l'IBR est ensuite calculée comme étant la somme des valeurs absolues des Ai.

$$\mathrm{IBR}_{v2} = \sum_j |A_j|$$

Le détails des valeurs des biomarqueurs sont données en Supplementary data D, Tableau S1.

3.3.2 Analyse du métabolome de *Caradamine resedifolia*

Les échantillons de feuilles caulinaires sous l'inflorescence (n=6, 10 feuilles/pools ; 1 feuille par individu) ont été stockés dans de l'éthanol à -20°C. Les échantillons ont ensuite été traités par la plateforme MetaboHub (MetaToul-Agromix, LRSV, Auzeville-Tolosane). Pour cela, ils ont été broyés au Restch, puis mis en solution dans du solvant MTBE/MeOH (75/25), puis H2O/MeOH (75/25). Une phase d'homogénéisation au bain à ultrasons a été faite entre chaque ajout. La phase hydrophile a été récupérée avant centrifugation, évaporation au speed-vac SPD111V puis dissolution dans ACN 20% à 10mg/mL. Les analyses ont été réalisées par LC-HRMS avec un spectromètre de masse QExactive Plus (ThermoScientific) couplé à une chaîne U-HPLC (Vanquish modèle H, Thermo Scientific). La séparation des composés a été effectuée sur une colonne Phenomenex Luna Omega Polar C18 (1,6 µm, 150 × 2,1 mm) maintenue à une température constante de 40 °C.

La phase mobile était composée de deux solvants : Solvant A, eau ultrapure contenant 0.05% d'acide formique ; Solvant B, acétonitrile contenant également 0.05% d'acide formique. Les échantillons ont été injectés à un volume de 2 µL à un débit de 400 µL/min. Le gradient d'élution (non détaillé ici) a permis une séparation optimale des analytes d'intérêt.

La détection a été assurée par spectrométrie de masse avec une ionisation par électrospray chauffée (HESI) opérant en modes positif et négatif. Les données ont été acquises en mode Full MS, avec une plage de détection allant de 100 à 1500 m/z. Une fragmentation des ions majoritaires a été réalisée en

mode CID (Collision-Induced Dissociation) avec une rampe d'énergie de 20 à 60 eV, ciblant les six ions les plus abondants détectés à chaque scan. L'acquisition des données ainsi que le pilotage de l'appareil ont été réalisés via le logiciel Xcalibur (ThermoScientific).

Les données LC-MS ont été traitées selon le flux de travail MSCleanR. Les échantillons ont été traités à l'aide de MS-DIAL version 5.4 (Tsugawa et al., 2015). Les tolérances MS1 et MS2 ont été réglées respectivement à 0.01 et 0.025 Da, en mode centroïde pour chaque jeu de données. Les pics ont été alignés sur un échantillon de contrôle (QC) de référence avec une tolérance RT de 0.15 min, une tolérance de masse de 0.015 Da, et une hauteur minimale de pic de 1 000 000 pour le mode positif et 500 000 pour le mode négatif. Les données MS-DIAL ont été déconvolues avec MS-CleanR en sélectionnant tous les filtres, avec un ratio de blanc minimum réglé à 0.8 et un écart-type relatif maximal (RSD) fixé à 50. Un minimum de 3 correspondances de pics a été exigé.

Les caractéristiques conservées ont été annotées à l'aide de MS-FINDER version 3.60 (Fraisier-Vannier et al., 2020). Les tolérances MS1 et MS2 ont été définies respectivement à 5 et 15 ppm. Pour l'annotation des composés, la base de données SIDERITE a été utilisée (He et al., 2024)(SIDERITE, http ://siderite.bdainformatics.org), ainsi que les bases de données internes.

L'alignement des données a été réalisé avec MS-DIAL, suivi du traitement des pics sur MS-FINDER. Ensuite, les données ont été concaténées dans l'environnement KNIME. Le jeu de données final annoté a été téléchargé sur la plateforme MetaboAnalyst 5.0 en ligne pour l'analyse statistique (Pang et al., 2021). Le filtrage des caractéristiques a été effectué en fonction de la répétabilité technique, avec une variance relative de 25% pour les échantillons de contrôle (QC). L'écart-type relatif (RSD) a été fixé à 50%, et l'intensité moyenne a été utilisée comme normalisation par la somme. Les données ont ensuite été auto-échelonnées pour standardiser les résultats.

Seuls les métabolites avec un $|\text{logFC}| > 1$ et une p-val < 0.05 sont considérés. Leurs identifiants ont été mappés sur les voies KEGG et leurs "classyfire" nous ont permis de les caractériser en fonction de leurs superclasse, classe et subclasse (Djoumbou Feunang et al., 2016). Les résultats brutes de ces métabolites sont données en Supplementary data D S5, S9 ; S13 ; S17 ; S20 & S24. Les voies KEGG associées à ces métabolites mais également celles identifiées par les transcrits ont été considérées.

3.3.3 Analyse du transcriptome de *C. resedifolia*

La feuille de *C. resedifolia* sous l'inflorescence est prélevée pour l'analyse du transcriptome (n = 4 pools de 10 feuilles ; 1 feuille prélevée par individu). Les pools sont congelés et conservé à -80°C. Après le broyage dans l'azote liquide, les échantillons (50-100 mg MF) sont homogénéisés dans 1 mL de Trizol. Ils sont incubés (5 min, 20-25°C) et 0,2 mL de chloroforme est ajouté (agitation 15s, incubation 3 min à 15-30°C). Le mélange est centrifugé (12 000 g, 15 min, 4°C). Ensuite, le surnageant est prélevé et les ARN sont précipités par ajout de 0,5 mL d'isopropanol (incubation 10 min à 15-30°C), puis le mélange est centrifugé (12 000 g, 15 min, 4°C). Le surnageant est éliminé et le culot d'ARN est lavé avec 1 mL d'éthanol à 75%. Le mélange est vigoureusement vortexé puis centrifugé (5 min, 7500 g, 4°C). Enfin, après

avoir éliminé le surnageant, le culot d'ARN est lavé par 2 volumes d'éthanol à 100% puis mis à sécher pendant 10 min. Le culot est remis en suspension dans 500 μL d'eau DNase/RNase-free auxquels sont ajoutés 1/10 de volume d'acétate de sodium DNase/Rnase-free, pour précipiter l'ARN (30 min, -20°C), suivi d'une centrifugation (12 000 g, 15 min, 2 à 8°C). Le surnageant est éliminé et le culot d'ARN est légèrement séché à l'air ou au vide-sec (entre 5 et 10 min). Enfin, le culot est remis en suspension dans 50 μL d'eau DNase/RNase-free et conservé à -80°C. Le séquençage d'ARN en paired-end a été réalisé par la société Helixio (Clermont-Ferrand, France) à l'aide de l'instrument de séquençage Illumina NextSeq.

L'intégrité des ARN a été évaluée grâce au Bioanalyseur 2100 (Agilent Technologies). Les échantillons ont été sélectionnés avec un RIN (RNA integrity number) > 6. La synthèse de l'ADN complémentaire (ADNc) a été effectuée à partir de 250 ng d'ARN totaux : les ARNm fragmentés sont rétrotranscrits à l'aide d'une reverse transcriptase et d'amorces aléatoires puis, après dégradation de l'ARN, un deuxième brin d'ADNc est synthétisé par une ADN polymérase. Enfin, le séquençage des ADNc a été réalisé en simple lecture sur 76 pb grâce au kit "NextSeq500 High Output v2.5" (Illumina) et au séquenceur "NextSeq500" (Illumina). Un traitement bio-informatique des ADNc séquencés via FastQC v0.11.3 (Babraham Institute) a permis d'assurer le contrôle qualité des étapes techniques et des données (fenêtre de lecture de 4 pb avec une qualité moyenne égale à un score de 35 ; longueur minimum des séquences de 70 pb ; qualité minimum par base égale à un score de 25). Le logiciel STAR (Spliced Transcripts Alignment to Reference, https ://github.com/alexdobin/STAR) a ensuite permis d'aligner les séquences sur le génome de référence de *Arabidospis thaliana* TAIR 10 release 58. Pour finir, des packages R (DESeq (Love et al., 2014) et edgeR (Robinson et al., 2010)) ont permis de dénombrer le nombre de reads par gène et de mettre en évidence les gènes différentiellement exprimés entre les conditions M et W. Pour cela, les gènes ont été filtrés pour conserver uniquement ceux qui étaient exprimés de manière significative dans au moins un groupe de conditions. Le filtrage a été effectué en utilisant la fonction filterByExpr du package edgeR. Les données de comptage ont été normalisées pour tenir compte des différences de profondeur de séquençage entre les échantillons. La normalisation a été effectuée en utilisant la fonction calcNormFactors du package edgeR. Un modèle linéaire généralisé a été ajusté aux données de comptage normalisées pour identifier les gènes différentiellement exprimés entre les conditions. Enfin, un test de quasi-vraisemblance (QL F-test) a été utilisé pour identifier les gènes différentiellement exprimés. Les gènes significativement différentiellement exprimés ont été sélectionnés sur la base d'un seuil de FDR (False Discovery Rate) $<$ 0.05 et d'un seuil de $|\log2(\text{fold change})| > 1$.

Nous avons effectué l'annotation fonctionnelle des gènes au sein de modules spécifiques en utilisant deux bases de données importantes : la Gene Ontology (GO) (Ashburner et al., 2000) et le Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes (KEGG) (Kanehisa, 2002). La base de données GO [http ://geneontology.org/] offre un langage standardisé pour définir et décrire les fonctions des gènes et des produits géniques : seul les termes GO de la catégorie "Biological Process" ont été considéré. D'autre part, la base de données KEGG [https ://www.kegg.jp/] est également utilisée pour l'analyse systématique des fonctions des gènes. Elle intègre des informations génomiques, chimiques et fonctionnelles et contient une

vaste quantité de données sur les séquences génomiques, des informations sur les voies métaboliques, la régulation et la transduction du signal, ainsi que des informations sur les métabolites, les enzymes et les réactions enzymatiques.

Pour notre analyse d'annotation fonctionnelle, nous avons utilisé les fonctions enrichGO et enrichKEGG disponibles dans le package clusterProfiler (Xu et al., 2024) dans l'environnement de programmation R. Ces fonctions nous ont permis de réaliser des analyses d'enrichissement GO et KEGG sur les gènes au sein de modules spécifiques, nous aidant ainsi à obtenir des informations sur les caractéristiques fonctionnelles et les voies associées à ces gènes. Pour cela, nous avons considéré l'ensemble des voies kegg dans un but exploratoire Karp et al. (2021). Pour ce qui est des GO-term, seuls ceux avec une valeurs de FDR < 0.05 ont été considérés. Les résultats de ces enrichissements sont donnés en Supplementary data D.

3.3.4 Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées sur R studio. Les profils d'expression transcriptomiques et métabolomiques ont été analysés par des tests multivariés, puis une PERMANOVA a été réalisée grâce au package Vegan (Oksanen et al., 2009) afin de déterminer les différences de profils -omiques entre les sites M et W. Pour cela, 999 permutations ont été faites. Le même type d'analyse a été réalisé sur les profils d'expression differentiel globale en mélangeant toutes les populations.

3.4 Résultats

3.4.1 Forte différenciation des transcriptomes et des métabolomes entre les populations W et M

Les profils d'expression transcriptomique entre les sites M et W sont statistiquement différents pour les sites LB et SAR (permanova, p-val < 0.05), et une tendance est observable pour les autres sites (Figure 3.1). En ce qui concerne les réponses métabolomiques, tous les sites M sont significativement différents de leurs sites W, à l'exception de PDC (Figure 3.2). Ces profils -omiques révèlent une forte capacité des plantes à exprimer des réponses distinctes en fonction des caractéristiques du sol, et ce, sur des distances géographiques minimes de quelques mètres.

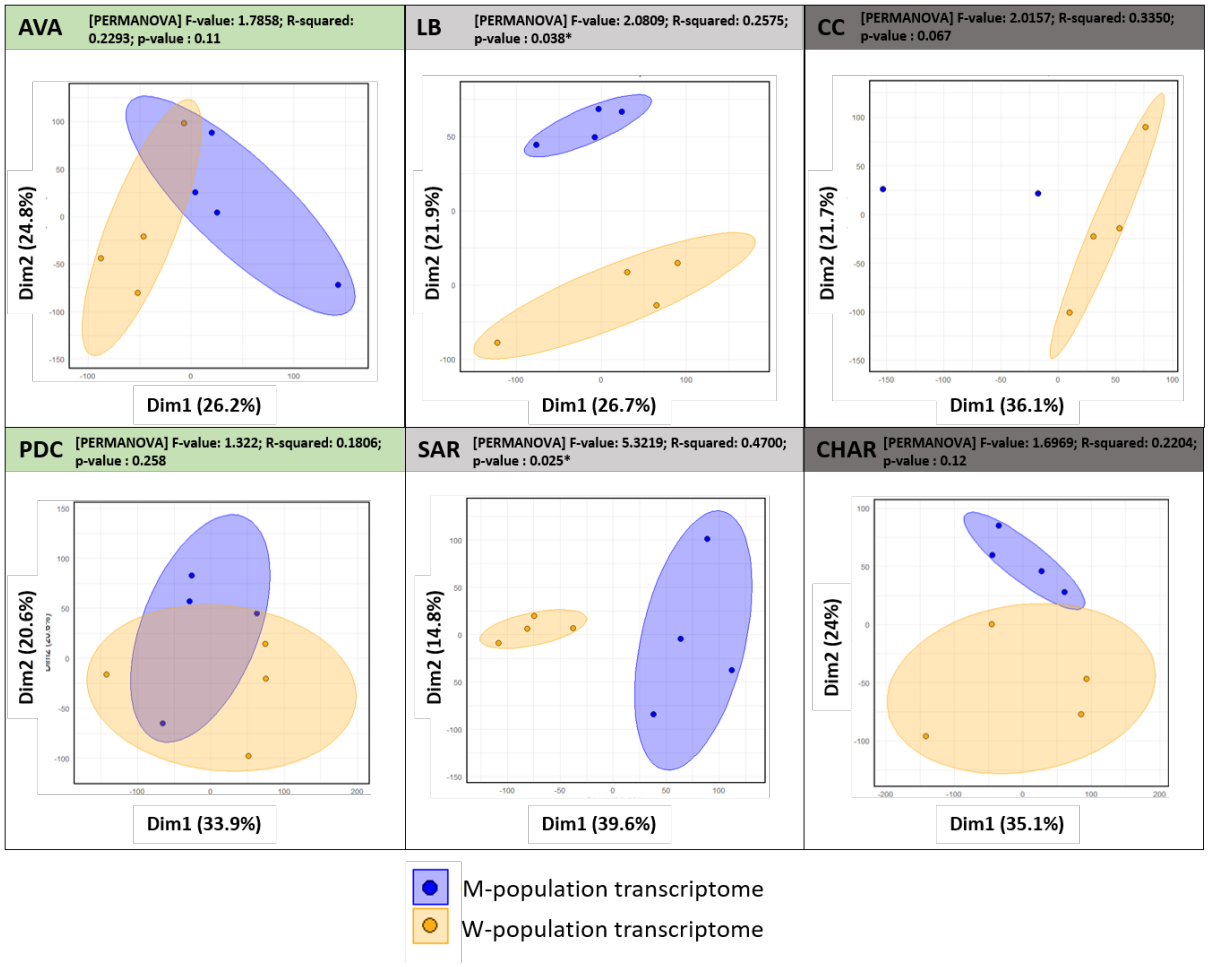


Figure 3.1 – Analyse en composantes principales (ACP) des profils totaux des transcrits (18 535 transcrits) des différentes populations de *Cardamine resedifolia*. Une analyse PERMANOVA (999 permutations) a été réalisée afin d'évaluer les différences globale du transcriptome significatives entre les conditions « Mine » (M ; bleu) et « Wild » (W ; jaune) dans chaque paire de population.

L'analyse en composantes principales réalisée sur les données transcriptomiques et métabolomiques spécifiques des populations minières (c'est-à-dire sur les profils -omiques significativement et différentiellement exprimés entre les plantes M et W ; Figure 3.3a et b) met en évidence une structuration différenciée des profils entre les populations de *Cardamine resedifolia* issues des six sites d'étude. Les populations AVA et PDC (sites de cuivre) présentent des profils transcriptomiques très proches et contribuent fortement à l'axe 1 (Dim1 : 17.7%), suggérant un profil transcriptionnel distinct des autres sites. En revanche, au niveau métabolomique, une absence de corrélation nette entre ces deux mêmes populations est observable, indiquant une divergence de réponse à ce niveau. Pour les sites de charbon CHAR et CC, les profils transcriptomiques sont similaires et contribuent à l'axe 2 (Dim2 : 17.1%), un motif également retrouvé dans l'espace métabolomique (Dim2 : 23.9 %). Enfin, les deux autres sites de plomb argentifère (LB et SAR) présentent des profils distincts l'un de l'autre, bien qu'une tendance de rapprochement soit perceptible en métabolomique (Figure 3.3b).

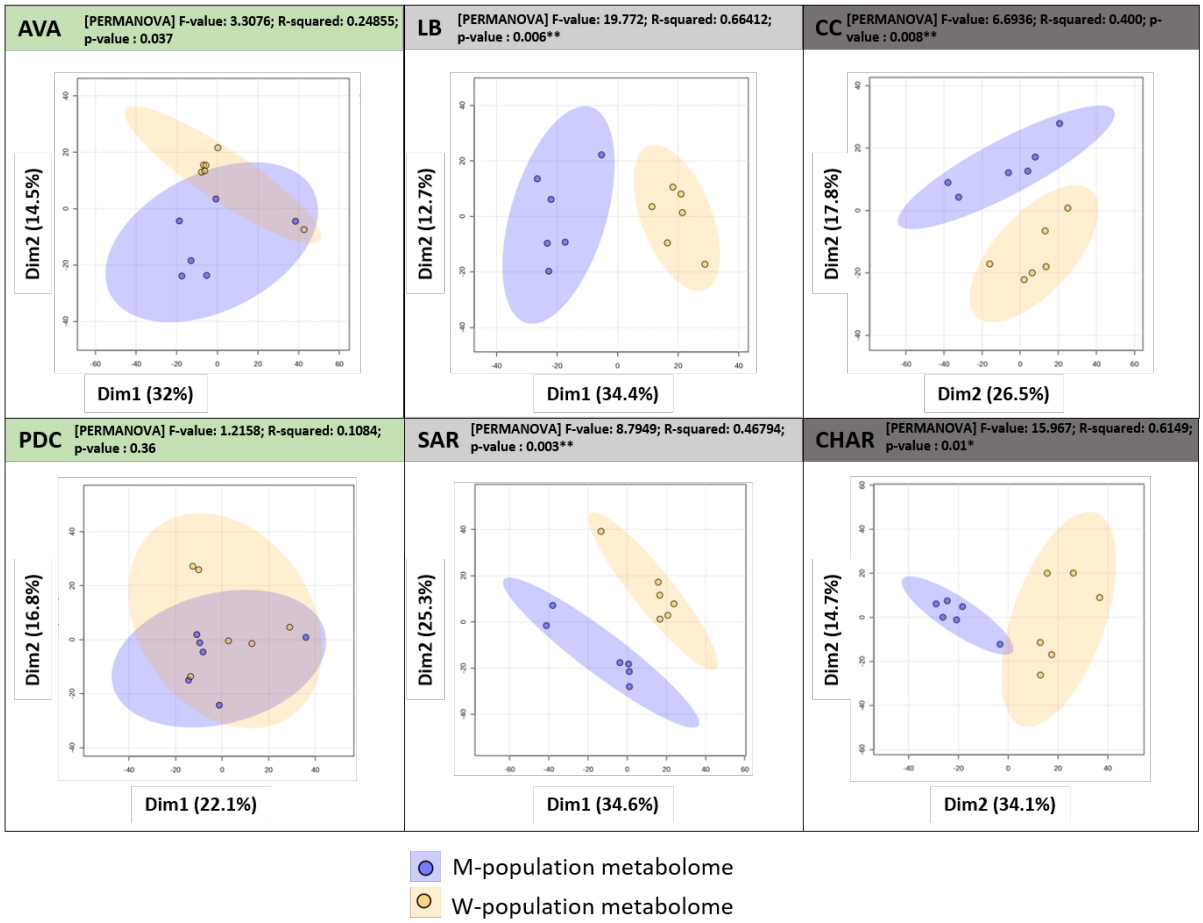


Figure 3.2 – Analyse en composantes principales (ACP) des profils totaux des métabolites des différentes populations de *Cardamine resedifolia* (932 métabolites). Une analyse PERMANOVA (999 permutations) a été réalisée afin d'évaluer les différences du metabolome significatives entre les conditions « Mine » (M ; bleu) et « Wild » (W ; jaune) dans chaque paire de population. Les exploitation de cuivre sont AVA et PDC, de plomb-argentifère sont LB et SAR et de charbon sont CC et CHAR.

Ces résultats justifient une comparaison par type d'exploitation, les profils transcriptomiques et métabolomiques se structurant principalement selon les types d'exploitations (Figure 3.3 a & b). Une analyses plus fines des transcrits et des métabolites significativement enrichies est alors nécessaire afin de comprendre finement les mécanismes mis en place.

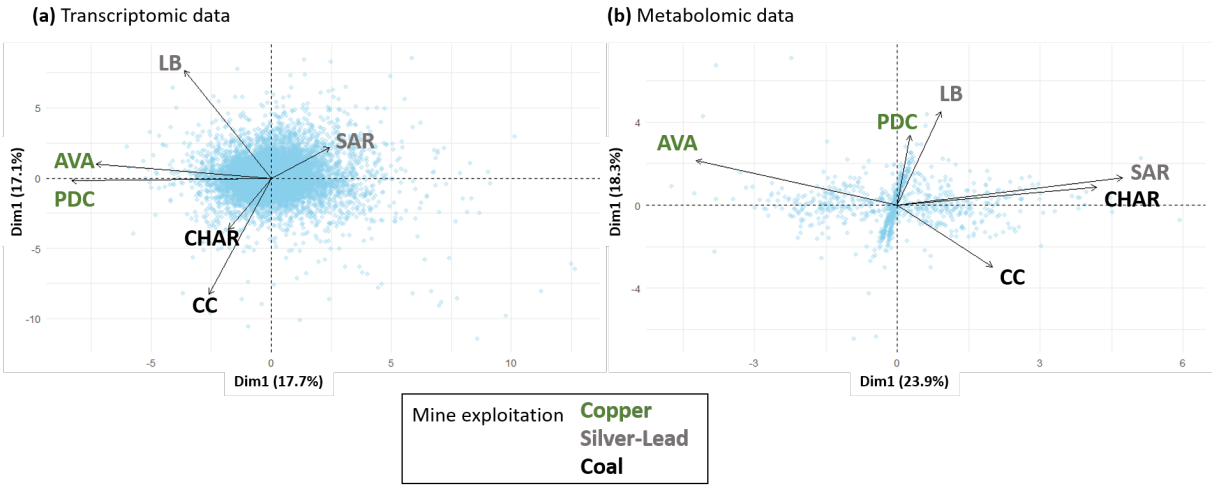


Figure 3.3 – Analyse en composantes principales (ACP) basée sur les réponses transcriptomiques (18 535 transcrits ; a) et métabolomiques (932 métabolites ; b) différentielles entre les populations M et W pour chacun des six sites d'origine de *Cardamine resedifolia*. Chaque point représente un gène ou un métabolite positionné selon son fold change entre les populations M et W pour chacun des sites. Les flèches indiquent la contribution directionnelle des profils transcriptomiques ou metabolomiques de chaque sites à la variance totale.

3.4.2 Diversité des réponses -omiques entre les six sites miniers

Le nombre de transcrits dont l'expression diffère statistiquement ($p < 0.05$; $|\text{Log FC}| > 1$) varie fortement selon les sites étudiés, et même selon les types d'exploitation. Les sites de cuivre sont ceux qui en présentent le moins, avec respectivement 42 et 37 transcrits pour AVA et PDC (Figure 3.4a). Pour les sites de plomb-argentifère, la condition SAR montre le plus grand nombre de transcrits différenciés avec 1 422 transcrits, tandis que LB en compte 202 (Figure 3.4a). Les sites charbon affichent une variabilité importante, allant de 48 à 937 transcrits différenciés respectivement CC et CHAR (Figure 3.4a).

Parmi les gènes différentiellement transcrits, aucun n'est commun à tous les sites. Certains sont communs entre les sites appartenant au même type d'exploitation : un seul transcrit commun pour les mines de cuivre (AT4G30570, Glucose-1-phosphate adénylyltransférase), 40 pour les mines de plomb-argentifère dont 30 sont uniquement présents chez ces deux populations (10 sont donc également présent dans d'autres populations), et seulement 11 pour les mines de charbon dont 7 sont uniquement représentés dans ces conditions (Figure3.4 a).

Concernant les métabolites différentiellement synthétisés, leur nombre varie également selon les sites, allant de 6 à 175 pour PDC et SAR, respectivement (Figure 3.4b). Aucun des métabolites différentiellement synthétisé n'est commun à tous les sites. Les sites de cuivre présentent le plus faible nombre de métabolites détectés, avec 6 et 15 pour PDC et AVA, dont aucun n'est retrouvé en commun entre les deux. Pour les sites de plomb-argentifères, ce nombre oscille entre 116 et 175 pour LB et SAR, respectivement, avec 10 métabolites en commun dont seulement 8 sont trouvés uniquement sur ces deux sites (Figure 3.4b). Les sites d'exploitation du charbon comptent entre 54 et 154 métabolites différentiellement synthétisés respectivement pour CC et CHAR, avec 20 métabolites en commun dont seulement 8 sont présents uniquement dans ces populations (Figure 3.4b).

Ces résultats mettent en lumière de fortes disparités dans les profils d'expression et de réponse au stress pour les populations minières issues d'un même type d'exploitation, malgré des réponses transcriptomiques et métabolomiques totales similaires détectées sur la Figure 3.3 . De même une disparité importante des profils -omiques est observée entre les populations minières issues d'exploitation du cuivre, de plomb-argentifère et de charbon (Figure 3.3a et b). Les réponses fines paraissent donc dissemblables au vu des résultats de la Figure 3.4. Pour avoir plus d'informations, il est alors nécessaire de se pencher sur la fonction des gènes et sur le rôle des métabolites différentiellement exprimés, ce qui constitue l'objectif de la partie suivante.

3.4.3 Mécanismes de la tolérance des populations minières de *Cardamine resedifolia*

3.4.3.1 Cas des mines d'exploitation du cuivre

L'analyse fonctionnelle et statistique des profils -omiques a permis de mettre en évidence un enrichissement de plusieurs voies de biosynthèse/métaboliques (Supplementary data D, Tableau S2, à S9). Grâce à ce traitement des données, les profils -omiques révèlent une tolérance au stress polluant structurée en quatre voies mécanistes majeures classées en fonction des résultats des enrichissements : (i) réponses antioxydantes et chélation (voir Introduction générale, partie 5.3 ; Figure 3.5a), (ii) synthèses hormonales et signalisation (voir introduction, partie 4.2 ; Figure 3.5b), et (iii) métabolisme du sucre (Figure 3.5c). Les réponses physiologiques des traits fonctionnels foliaires sont résumées dans la Figure 3.5e.

(i) Gestion du stress oxydant et chélation

Les mécanismes de gestion du stress oxydant sont significativement modulés chez les populations cuprifères (Figure 3.5a). La population AVA montre une forte réponse en lien avec la détoxication des espèces réactives de l'oxygène (ROS ; comme par exemple, l'enrichissement des voies GO-Terms *Cellular oxidant detoxification*, *Cellular response to reactive oxygen species*, *Cellular response to oxygen radical*, *Cellular response to superoxide*, *Hydrogen peroxide catabolic process*, *Hydrogen peroxide metabolic process*, *L-ascorbic acid metabolic process* et des voies KEGG *Glutathione metabolism*, *Ascorbate and aldarate metabolism* ; Supplementary data D, Tableau S3, S7, S4, S8).

Chez la population AVA exposée aux déchets miniers, la gestion du stress oxydant semble être liée à la surtranscription des gènes codant pour les Cu/Zn superoxide dismutases (*AtSOD2, ATCCS*) capables de gérer la surproduction du O2.- (Abercrombie et al., 2008; Chen et al., 2022, Figure 3.5a), alors que les Fe-superoxide dismutases sont sous-exprimées (*ATFSD1* ; Figure 3.5a). Certains antioxydants communément détectés dans la gestion des ROS sont significativement moins synthétisés (ascorbate ID-50, et son précurseur 2-keto-gluconate ID-1175, urate, acide gallique ID-370), ce qui est vraisemblablement lié en partie à la sous-transcription de gènes codant pour les déhydroascorbate reductases, *DHAR* et *ATDHAR1* (Potters et al., 2002; Shad et al., 2023; Sytar et al., 2021). Le glutathion réduit (*GSH*), quant à lui, semble préservé grâce à la sous-expression du gène *ATGSTU4* (glutathione-S-transferase tau 4 ; Figure 3.5a). Cette inhibition pourrait permettre de maintenir la forme active du glutathion pour la défense antioxydante (Sytar et al., 2021). D'autres antioxydants sont produits en plus grande quantité,

comme la carbocystéine (ID-1080) et la riboflavine (Iqbal and Poór, 2025; Karamać, 2009; Fargašová, 2001; Yetişsin and Kurt, 2020; Walash et al., 2004; Vorwieger et al., 2007, Figure 3.5a, ID-1072).

On observe également une augmentation des acides hydroxycinnamiques, notamment du sinapoylglucose (ID-5280406), dont l'accumulation est cohérente avec la diminution de l'expression du gène *MAGL8*. Ces composés, connus pour leurs propriétés antioxydantes (Nićiforović and Abramovič, 2014), contribuent à l'augmentation globale des composés phénoliques, comme illustré dans la Figure 3.5e. De plus, les phénols — connus pour leur rôle de chélateurs, leurs propriétés antioxydantes et leur implication dans la paroi végétale — sont augmentés de manière significative, avec des teneurs environ 1,5 fois plus élevées dans les populations exposées (Chen et al., 2020; Neutelings, 2011) (Figure 3.5e & Supplementary data D, Tableau S1). L'analyse du métabolome indique également que les flavonoïdes glycosylés diminuent, ce qui serait cohérent avec l'augmentation (non significative) des formes aglycones, antioxydantes (Behr et al., 2020), mesurée dans les plantes (Figure 3.5a et e).

Plusieurs molécules déjà décrites ci-dessus montrent également une capacité à chélater les métaux (riboflavine ID-1072, carbocistéine ID-1080, hydroxycinnamates), ce qui permettrait d'isoler l'élément nocif et de diminuer le stress oxydant. Par ailleurs, la sous-transcription du gène *ATYSL2* (codant pour un transporteur membranaire permettant le transfert membranaire de métaux chélatés à une phytosidérophore) permettrait également de diminuer et/ou de contrôler l'absorption de métaux.

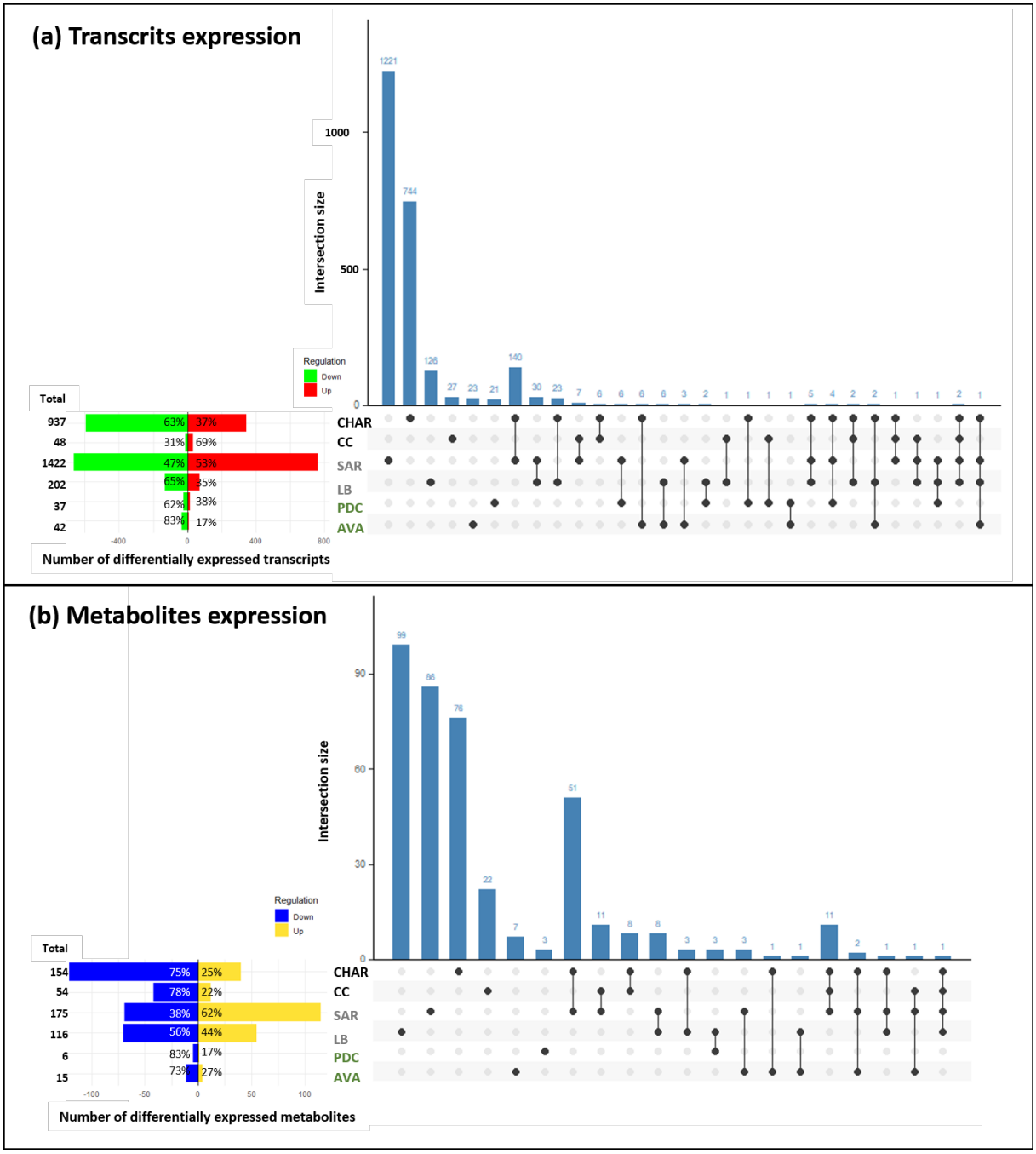


Figure 3.4 – Comparaison des transcrits (a) et des métabolites (b) différentiellement exprimés entre chaque sites. Les expressions différentielles ont été réalisées entre les sites M et W respectifs avec logFC > 1 et p-val <0.05. CHAR & CC : exploitation de charbon, AVA & PDC : exploitation de cuivre, SAR & LB : exploitation de plomb-argentifère. Les transcrits sous-exprimés sont représentés en vert, et ceux sur-exprimés en rouge. Le pourcentage est indiqué sur les *barplot* et le total des transcrits est représenté à gauche dde ce dernier (total). L'*Intersection size* correspond au nombre de transcrits ou métabolite retrouvé en communs uniquement dans les populations représenté par un point noir sur la partie inférieur du graphique. La même représentation est utilisée pour les métabolites, avec en bleu les métabolites sous-représentés et en jaune les métabolites sur-représentés dans les conditions minières.

Chez la population PDC, aucune voie GO-Term et KEGG en lien avec la gestion du stress oxydant n'est enrichie (Supplementary data D S7 & S8, Figure 3.5a). Les voies enrichies sont toutes en lien avec la gestion de l'homéostasie du fer (GO-Term : *Iron ion transport*, *Sequestring of iron ion*, *Cellular*

iron ion homeostasis, *Iron ion homeostasis* et KEGG : *Porphyrin metabolism*) en lien avec la sous-expression des gènes *ATFER1* et *ATFER3* (Briat et al., 2010) (Supplementary data D, Tableau S7). La sous-expression de ces ferritines contribuerait *in fine* à une augmentation du stress oxydant (Sultana and Ghosh, 2024; Briat et al., 2010). Dans le transcriptome, seulement un transcrit (*GSM2-LIKE*, *Glc-hypersensitive mutant 2-Like*) décrit comme contributeur au maintien de l'homéostasie des ROS est surexprimé (Zheng et al., 2020). La sous-transcription du gène *ATGSTU18* permettrait de maintenir le pool de GSH et ainsi garantir son rôle antioxydant (Figure 3.5a). Le métabolome révèle des teneurs en antioxydants plus faibles (xanthone ID-5281657, coumarines ID-15800, cinnamate ID-72732658 ; Filipský et al. (2015); Hynes and O'Coinceanainn (2004); Singh et al. (2013); Chandrakanth et al. (2022)) mais est contrebalancé par une forte teneur en ascorbate (ID-54676860 ; Figure 3.5a & Supplementary data D S5, S9 ; (Panda et al., 2013)). Les pools de flavonoïdes glycosylés sont également plus faibles mais contrebalancés par une augmentation des contenus en flavonoïdes aglycones et surtout en phénols (Figure 3.5a et d).

Si nous considérons les réponses des populations AVA et PDC, il s'avère que la gestion du stress oxydant est différente à l'exception des synthèses de flavonoïdes aglycones et des phénols qui peuvent assurer une protection antioxydante efficace (Thuong et al., 2010; Araniti et al., 2017; Parvin et al., 2021; Robe et al., 2021; Shad et al., 2023). Également, il est intéressant de noter une augmentation significative des teneurs en métallothionéines chez les deux populations, qui sont des molécules permettant de chélater les métaux et de supprimer leurs effets nocifs (Cobbett and Goldsbrough, 2002b; Chaudhary et al., 2018; Hassinen et al., 2011) (Figure 3.5e). Chez la population PDC, les contenus en métallothionéines étant plus élevés que chez la population AVA (Supplementary data D, Tableau S1), nous pouvons envisager que la chélation des métaux y est plus efficace. Cela pourrait réduire le stress oxydant et ainsi expliquer la plus faible induction des mécanismes de gestion du stress oxydant observés chez la population PDC.

(ii) Synthèse hormonale et signalisation cellulaire

C. resedifolia montre des modifications hormonales principalement sur le site AVA, avec un enrichissement de la voie GO-Term *Hormone biosynthetic process* (Supplementary data D, Tableau S3 ; les résultats sont présentés en Figure 3.5b). Le stress polluant impacte plusieurs phytohormones :

Premièrement, la surexpression de *AAO1* (*aldehyde oxidase1*) induirait la synthèse d'auxine malgré une teneur faible en métabolites indoles. L'auxine est une phytohormone qui semble avoir plusieurs rôles, notamment dans la plasticité de la paroi, l'acclimatation à des stress environnementaux via l'induction de la synthèse de transporteurs ABC, mais également dans la régulation de la date de floraison, et semble avoir des interactions complexes avec les ROS (Parveen et al., 2022; Wang et al., 2024; Mathur et al., 2022; Tognetti et al., 2012; Krishnamurthy and Rathinasabapathi, 2013).

Deuxièmement, la sous-expression du gène *SMT3* (*ubiquitin-like protein* codant une stérol méthyltransférase catalysant la conversion d'un précurseur de brassinostéroïdes) n'entraîne pas de modification directe du contenu en brassinostéroïdes, mais altère le profil des stérols structuraux, et peut augmenter la concentration en campesterol un des précurseur des brassinostéroïds (Ohta et al., 2024), ce qui peut

indirectement préserver les niveaux de brassinostéroïdes permettrait de conserver le contenu en brassinostéroïdes (Carland et al., 2010). Les brassinostéroides jouent un rôle dans la tolérance des plantes à une grande variété de stress abiotique à l'image des ETMs, via la diminution de leurs accumulation ou en induisant la protection des systèmes photosynthétiques, mais également aux polluants organique en induisent leur détoxication (Ahammed et al., 2020).

Troisièmement, le gène *CV* est sous-exprimé. Ce gènes est défini comme un gène induit par la cytokinine ce qui pourrait être indicateur d'une diminution de la quantité de cette hormone généralement impliqué dans la croissance cellulaires, mais également dans la synthèse de molécules antioxydantes (Sytar et al., 2019).

Quatrièmement, la sous-expression du gène *JAI3* (*jasmonate-insensitive 3*) un inhibiteur de la biosynthèse du jasmonate (Chini et al., 2007) est observé suggérant une induction potentielle de cette voie de synthèse. Le jasmonate a été décrit comme permettant d'initier la défense des plantes face à des stress abiotique, tels que les ETMs en augmentant les synthèses d'enzymes antioxydantes (Dar et al., 2015).

Enfin, une modulation du rythme circadien est également détectée, notamment à travers l'induction du facteur de transcription *AtCOL2* (*Constans-Like2*), un transcrit décrit comme régulateur de la photopériode (Chia et al., 2008).

La population PDC montre modestement une implication hormonale dans la régulation des processus liés au stress polluant. Aucune voie GO-Term ou KEGG en lien avec le statut hormonal n'a été enrichit. Cependant, en analysant les profils -omiques différentiellement exprimés entre les populations PDC et sauvage, quelques résultats sont d'intérêts. Notamment, le métabolite naphthofuran (ID-364108), un précurseur de la synthèse des aldéhydes sesquiterpénoïdes (Stipanovic et al., 1975), montre une teneur très modeste dans les plantes PDC. Cette faible quantité pourrait ralentir la synthèse de l'acide abscissique (ABA, phytohormone sesquiterpénoïde). L'analyse du transcriptome semble corroborer cette hypothèse car la forte sur-transcription du gène *CEP3* (*C-terminally Encoded Peptide3*) décrit comme régulateur de la signalisation ABA (notamment son transport) et comme inhibiteur de la croissance végétale et du développement (Zhang et al., 2021). Autres point corroborant, certains transcrits - qui généralement sont induits par une forte quantité de ABA- sont sous-transcrits dans nos plantes PDC : *ATTSPO* (*Arabidopsis translocator protein*), *ABR* (*Abscisic acid receptors*) (Guillaumot et al., 2009; Su et al., 2016).

Au vu des résultats, la régulation du développement des plantes PDC sous pression polluante ne semble pas être orchestrée par l'ABA. Par ailleurs, les auxines ne paraissent pas non plus contribuer à la régulation de la croissance, comme en témoigne la sous-transcription du facteur de transcription *NF-YA10* (Zhang et al., 2017a). Bien que les mécanismes par lesquels *CEP3* contrôle le développement des plantes restent mal élucidés, nos données indiquent que la croissance des plantes PDC sous pression polluante pourrait être régulée par la sur-expression de ce peptide.

Les deux populations AVA et PDC ne montrent pas de signalisation hormonale commune pour répondre à la pression polluante : les plantes AVA seraient plutôt conditionnées par les auxines, voir les brassinostéroïdes ; alors que les plantes PDC seraient régulées par l'induction du gène *CEP3*.

(iii) Métabolisme des sucres

Chez les plantes AVA, les voies GO-Term *Nucleotide-sugar biosynthetic process*, *Nucleotide-sugar metabolic process* et KEGG *Biosynthesis of nucleotide sugars* sont enrichies (Figure 3.5c, Supplementary data D, Tableau S2, S3, S6, & S7). Ces enrichissements s'expliquent par la sous-expression du gène *AXS2* (*UDP-D-apiose/UDP-D-xylose synthase2*), qui pourrait favoriser la conservation de l'UDP-GlcA, un précurseur des pectines et des sucres nucléotidiques (Reboul et al., 2011). Les pectines sont des molécules qui permettent le stockage des ions métalliques au travers des sites pectiques dans la paroi végétale (Ovečka and Takáč, 2014). Cependant, la synthèse de certaines pectines (xylogalacturonanes) apparaît inhibée, notamment avec la sous-transcription du gène *XGD1* (*xylogalacturonan deficient1*). Le gène *AT4G30570*, également sous-exprimé, est impliqué dans la biosynthèse des N-glycanes de la paroi cellulaire (San Clemente and Jamet, 2022). Par ailleurs, la sous-transcription de certains transporteurs membranaires impliqués dans le métabolisme énergétique, comme APC1 (*ATP/phosphate carrier 1*), est également observable.

L'analyse du métabolome montre une diminution globale des sucres, visible par la baisse de la mélibiose (ID-5460027), des carbohydrates et de leurs dérivés conjugués. Elle est cohérente avec une réduction des performances photosynthétiques, ainsi qu'une diminution de la SLA, indicateur d'un ralentissement de la croissance végétale (Delhaye et al., 2016; Lavorel, 2013; Quintela-Sabarís et al., 2025) (Figure 3.5e).

Chez les plantes PDC, l'analyse des profils -omiques n'a pas mis en évidence d'impacts significatifs sur le métabolisme des sucres.

(iv) Métabolisme de l'azote et des transporteurs

Une diminution du métabolisme de l'azote via une réduction du ratio C/N de part une diminution de la quantité en azote, mais aussi une augmentation du carbone (Figure 3.5e, Supplementary data D, Tableau S1 & Figure 0.1) et des transporteurs de nitrate (*NPF5.12, NITRATE/PEPTIDE TRANSPORTER FAMILY 5.12*, Supplementary data D, Tableau S2) est observée à AVA. À l'inverse, PDC présente une augmentation des transporteurs de nitrate (*AtNRT2;1*). Les mécanismes de toxicité des ETMs sur le métabolisme de l'azote sont bien documentés : en présence d'ETMs, l'assimilation de l'azote est relativement diminuée, ce qui peut avoir des conséquences sur la photosynthèse, mais également sur le métabolisme des sucres par exemple (Hussain et al., 2020). Cette modification du métabolisme de l'azote est également notable à travers la diminution des valeurs de NBI sur les deux sites (Figure 3.5d), indiquant un fort déséquilibre dans l'allocation des ressources vers le métabolisme secondaire.

De plus, une diminution du rapport chla/chlb est observée sur le site PDC, ce qui indique une altération de la synthèse de chlorophylle a ou une augmentation de la chlorophylle b. Sous stress métallique, il est fréquent d'observer une inhibition de la chlb (Mourato et al., 2015), bien qu'une diminution de chla soit également documentée, en lien avec une hydrolyse plus rapide de dernière lié au stress (Manios et al., 2003).

De plus sur le site AVA, une forte augmentation de *AtFRD3*, un transporteur de métaux *MATE* impliqué dans le chargement du fer, du zinc ou du cadmium complexé à du citrate dans le xylème (Kar

et al., 2022), est également détectée ; ce transporteur est généralement présent dans les racines et non dans les feuilles, cette surexpression pourrait alors être un artefact.

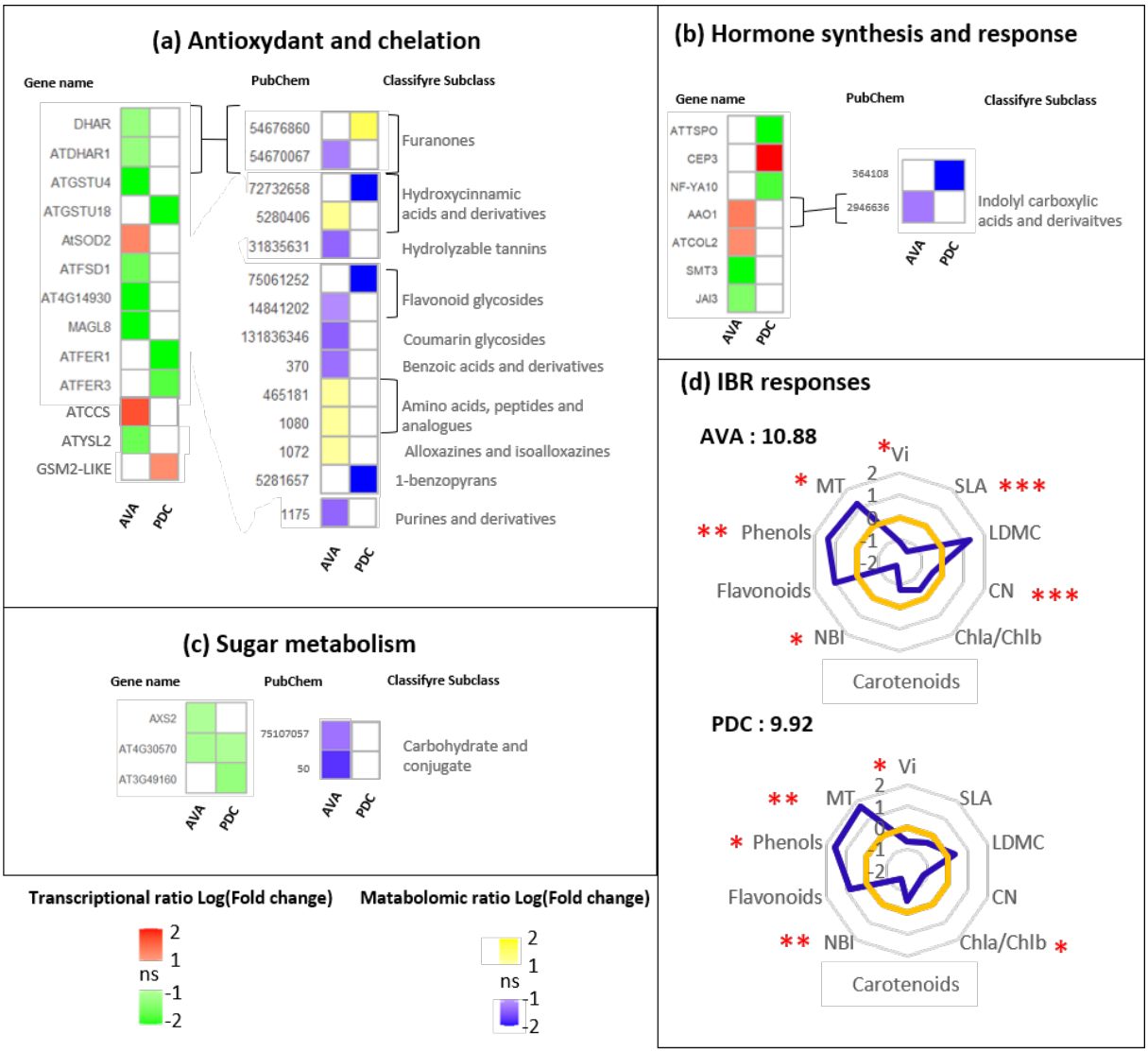


Figure 3.5 – Ajustements phénotypiques des populations de Cardamine resedifolia se développant sur les zones d'exploitation de cuivre. De (a) à (d), seules les réponses transcriptomiques et métabolomiques dont le log(FC) est supérieur à |1| et significatives (p-val < 0,05) sont représentées. Le nom des transcrit correspondent aux noms issus de la base de données TAIR. Les métabolites sont représentés à droite des catégories ; leurs noms correspondent à leurs identifiants chimiques PubChem CID, et leur sous-catégorie classificatoire est indiquée à leur droite. (a) Réponses antioxydantes et mécanismes de détoxication. (b) Modulation de l'homéostasie hormonale. (c) Modification du métabolisme des sucres. (d) Traits fonctionnels mesurés sur les populations des zones minières (bleu foncé) et des zones sauvages (jaune). Les mesures utilisées sont : Vi : fluorescence à 30 ms traduisant la capacité de la chaîne photosynthétique à transférer les électrons ; SLA : specific leaf area (cm2/g MF) ; LDMC : leaf dry matter content (gMS/ gMF) ; Chla/Chlb : ratio des concentrations en chlorophylle a et b respectivement ; Carotenoids : concentration en caroténoïdes (mg/MF) ; NBI : ratio entre la concentration totale en chlorophylles (a+b) et la concentration en phénols (mg /g MF) ; Flavonoids : concentration en flavonoïdes (mg /g MF) ; Phenols : concentration en phénols (mg /g MF) ; MT : concentration en métallothionéines (mg /g MF) ; C/N : ratio du pourcentage de carbone sur le pourcentage d'azote. L'ensemble de ces données a été intégré en un marqueur : l'IBR adapté de Sanchez et al. (2013). Les traits significativement différents entre les populations sont indiqués par une étoile (p < 0,05* ; p < 0,01** ; p < 0,001***).

3.4.3.2 Cas des mines d'exploitation de plomb-argentifère

Les réponses significatives liées au stress polluant, identifiées par l'approche -omique, ont été regroupées en quatre catégories : (i) réponses antioxydante et de détoxication au travers de la gestion du stress oxydant, de la modulation de la voie des phénylpropanoides, du métabolisme du soufre, ainsi que des mécanismes de détoxication, (ii) modification de la synthèse d'acide aminés, (iii) métabolisme des carbohydrate et mofications structurelles, et (iv) réponses hormonales (Figure3.6a à d respectivement). Dans chacune des catégories, des voies KEGG ou des termes GO ont été regroupés pour faire des sous-catégories, afin de synthétiser les mécanismes mis en jeu dans la réponse au stress polluant. Pour plus d'information, merci de se référer aux Supplementary data D, Tableaux S10 à S17. Les réponses des traits fonctionnels foliaires sont représenté sur la Figure 3.6e.

(i) Réponses antioxydantes, chélation et détoxication des contaminants

Les populations de *C. resedifolia* exposées aux déchets miniers de plomb-argentifère présentent une forte induction des systèmes antioxydants et détoxicants (Figure 3.6a, Supplementary data D Tableaux S15, S11). Les principaux mécanismes mis en jeux sont discutés ci-dessous.

Gestion des espèces réactives de l'oxygène

Chez la population LB, l'enrichissement des voies GO-Term, *Cellular oxidant detoxification*, *Response to superoxide*, *Response to oxygen radical*, *Removal of superoxide radicals*, *Superoxide metabolic process* témoignent d'un mécanisme de défense contre le stress oxydant très dynamique (Supplementary data D, Tableau S11). Il est a souligné que les mécanismes mis en jeux sont particulièrement similaires à la population AVA avec :

(i) une diminution potentielle de l'absorption des métaux (sous-transcription de *ATYLSL2*), ainsi qu'une réduction de la génération de ROS via l'accumulation de sidérophores chez LB (dihydroisoquinolinone, ID-14183694, Figure 3.6a ; Wallner et al., 2009) ;

(ii) une induction de la gestion du superoxyde via la sur-transcription des gènes codant pour les Cu/Zn-SOD (*AtSOD2, ATCCS*) ;

(iii) une sous-transcription d'un gène codant pour une Fe-SOD (*ATFSD1*), possiblement liée à la sous-transcription du gène *LSU3* (*RESPONSE TO LOW SULFUR3*).

En complément, les plantes LB montrent une induction de la synthèse d'antioxydants *via* la sur-expression de *ATPER1* qui permettrait la synthèse de peroxyredoxines (non détecté en métabolomique, Kim et al., 2001). Le L-DOPA (ID-6047), également connu pour être un antioxydant (Liu et al., 2020) est retrouvé en grande quantité, en parallèle de mécanismes de gestion des ROS grâce à leur séquestration vers la vacuole (notamment avec la sur-expression du transporteur membranaire *GAMMA-TIP* facilitant le transport de H2O2). De plus, un transporteur de métaux, plus particulièrement du cuivre est également induit (*AtHMP12*), en parallèle d'une sous-expression de deux autres transporteurs de métaux (*AtHMP31, AtHMP33*). Les stratégies mises en place paraissent efficaces puisque les glutathion-peroxydases ne semblent pas être induites (sous-expression de *ATGPX7*).

Chez la population SAR, aucunes voies GO-Term ni KEGG ne mettent en évidence un enrichissement des processus biologiques de gestion du stress oxydant (Supplementary data D, Tableau S15). Cependant, en analysant les gènes significativement et différentiellement transcrits, il apparaît que des mécanismes de gestion des ROS sont tout de même efficients : le gène *ATMSRA1*, codant une enzyme de réparation des protéines oxydées est sous-transcrit. La première ligne de défense pourrait correspondre aux capacités de séquestration des métaux comme en témoigne l'enrichissement des voies GO-Term *Sequestering of metal ion*, et *Sequestering of iron ion*. Malgré la sous-transcription de gènes codant pour des transporteurs membranaires impliqués dans le stockage du fer (*ATFER1*, *ATFER3*, *AtVTL2* ; Connolly and Guerinot (2002); Gollhofer et al. (2014)), d'autres mécanismes semblent être activés. En particulier, les transporteurs *MEB1* et *MEB2* (*Membrane protein of ER Body*) sont induits par le stress et permettent la séquestration du fer et du manganèse (Endo et al., 2025). Certains sidérophores semblent aussi être impliqués dans la chélation des métaux : (i) une accumulation du métabolite ferricrocine (ID-6323311) et (ii) un contrôle du transport du complexe métal-nicotianamide via la sur-transcription du transporteur *YSL7* sont trouvés (Supplementary data D, Tableau S14).

L'autre ligne de défense de la population SAR correspond à la synthèse d'un *pool* d'antioxydants issues de voies de biosynthèse diversifiées. Le transcriptome met en évidence une induction de l'expression *ALPHA-DOX1* (*alpha-dioxygenase 1*) qui est impliqué dans la génération de dérivés-lipidiques permettant de protéger les cellules du stress oxydant. Le métabolome démontre la présence accrue d'antioxydants/chélateurs comme le mévalonate (ID-449), les acides hydroxycinnamiques (synthétisés par la voie des phénylpropanoïdes, voir section ci-dessous ;Teixeira et al., 2013) et l'acide daucique (ID-5316316) (Sharma et al., 2025) associée à une diminution des concentrations en caroténoïdes dont cette diminution a déjà été démontrée comme résultat d'un piégeage des ROS sous stress métallique (Muthusamy and Lee, 2024, Figure 3.6e).

En plus d'autres antioxydants, les plantes SAR présentent une forte production d'ascorbate (ID-54670067). Cette synthèse est soutenue par la surexpression de *MIOX1* et *AtGulLO3*, impliqués dans la formation de ses précurseurs (D-glucuronate, L-xylo-hexulono-lactone), ainsi que par la sous-transcription de *AtCM1*, réduisant sa dégradation. Parallèlement, l'inhibition de *AtGALK2* et *ALDH2B* limite les voies compétitrices et s'accompagne d'une baisse de certaines lactones précurseurs (ID-608, ID-7027). Ensemble, ces régulations expliquent l'accumulation d'ascorbate, qui contribue au piégeage des espèces réactives de l'oxygène.

Enfin, les plantes SAR montrent l'activation d'une signalisation du stress par la nicotinamide (vitamine B3 ID-936 ; Berglund et al., 2004; Ohlsson et al., 2008). Vraisemblablement, le NAD (sur-accumulation ID-926) permettrait de synthétiser la nicotinamide (sur-accumulation ID-936 du métabolite et sur-expression des gènes *NSH2* et *ATNUDT6*) et le nicotinate (ID-938), bien que ce dernier soit sous-accumulé sûrement dû à sa dégradation (sur-accumulation du métabolite semialdéhyde succinique ID-1112). Le nicotinamide peut activer plusieurs processus métabolique (Berglund et al., 2017) comme (i) l'accumulation d'anthocyanes ce qui n'est pas observé chez les plantes SAR (sous-expression des gènes *AT5MAT, HY5, AT-*

MYB75 impliqués dans leur synthèse et pas d'accumulation de métabolites anthocyanes), (ii) la diminution de l'expression des gènes codants pour les protéines de fixation des chlorophylles (ici, sous-expression effective du gène *AB165* codant pour LHCIIb présente dans le PSII) ce qui entraîne la diminution des contenus en pigments photosynthétiques (Figure 3.6e), et (iii) l'augmentation du contenu en glutathion réduit (ici, accumulation du GSH ID-745, dont la synthèse est traitée ci-dessous). Ainsi, il apparaît clairement que la nicotinamide est une voie de signalisation majeure dans la réponse au stress oxydant chez les plantes SAR.

Modulation de la voie des phénylpropanoïdes : *trade off* entre les lignines et les flavonoïdes

Chez la population SAR, les réponses antioxydantes reposent donc en grande partie sur l'activation de la voie des phénylpropanoïdes, observée à la fois au niveau transcriptomique et métabolomique (enrichissement de la voie KEGG *Phenylpropanoid biosynthesis* ; Figure 3.6a & e, Supplementary data D, Tableau S16). En effet, on observe une accumulation de tyrosine (ID-6057), un acide aminé précurseur du p-coumaroyl-CoA, lui-même précurseur d'acides phénoliques. Des enzymes impliquées dans sa conversion en acides phénoliques tel que l'acide caféique (ID-2518), l'acide férulique (ID-445858) et l'acide sinapique (ID-637775) sont sur-exprimés (*MAGL5, HCT*). Ces différents métabolites sont connus pour leurs propriétés antioxydantes (Izbiańska et al., 2014; Ortiz and Sansinenea, 2023; Sharma et al., 2019; Yaqoob et al., 2022). Cette voie favorise également la biosynthèse des lignines (surexpression de gènes tels que *ATPA2*, *AT2G35380*, *HCT*, *PRX47*, *PRX25* et *MAGL5* accompagnée d'une sous-expression de *ALDH1A*).

Chez la population LB, cette activation de la biosynthèse des phénylpropanoïdes est limitée avec toutefois un enrichissement de la voie KEGG *Phenylpropanoid biosynthesis* : seuls trois gènes sont modulés : *AT3G21770* et *ATCCR2* sous-exprimés, *ATPER1* sur-exprimé, ce dernier étant lié à la synthèse de lignine (Supplementary data D, Tableau S12).

La voie des phénylpropanoïdes est étroitement connectée à celle des flavonoïdes, par l'intermédiaire du p-coumaroyl-CoA. Chez les plantes SAR, les voies GO-Term *Positive regulation of flavonoid biosynthetic process* et KEGG *Flavonoid biosynthesis* sont significativement inhibées avec une sous-expression de gènes clés (*GL3, CYP711A1, ATMYB75, ATMYB12, ATFLS2, AtCHIL, ATC4H*), la baisse des taux de kaempférol et de quercétine (ID-5280863, 5280343, 14228859), corroboré par une diminution significative des flavonoïdes totaux (Figure 3.6a et e). Ces composés, impliqués dans la défense antioxydante et la chélation des ETMs (Misiak and Lodyga-Chruscinska, 2010), semblent remplacés par d'autres dérivés des phénylpropanoïdes (telle que la lignine). Chez la population LB, une inhibition similaire est observée (sous-transcription des gènes *GL3, CYP711A1, ATMYB75, ATMYB12* ; Figure 3.6a). Ainsi, dans les deux populations, la synthèse de lignine est favorisée au détriment des flavonoïdes, ce qui reflète une stratégie d'allocation des ressources dans l'épaississement des parois cellulaires secondaires. Ce phénomène, déjà documenté pour une expositions aux éléments Al, Cd et Cu, entraîne généralement une réduction de la croissance, mais permet de piéger les ETMs dans la paroi secondaire et ainsi de limiter leur toxicité (Kosakivska et al., 2021). Cependant, cette diminution de la croissance n'est pas observable au travers

de la SLA : une tendance à une augmentation, non significative, est présentes chez les populations M, démontrant tout de même une bonne capacité de croissance (Dwyer et al., 2014).

Du métabolisme du soufre jusqu'à la synthèse du glutathion, des métallothionéines et des glucosinolates

Chez les deux populations LB et SAR, le métabolisme du soufre est activé notamment par l'activation des transporteurs de sulfate. En effet, une surexpression du gène *SULTR3;5* responsable de l'import vers le chloroplaste et une sous-expression du gène *SULTR4;2* responsable de l'efflux depuis la vacuole sont retrouvés chez les plantes LB, alors que pour les plantes SAR, ce sont les gènes *SULTR3;2* responsable de l'import dans le chloroplaste et *SULTR1;3*, responsable du chargement du sulfate dans le phloème qui sont sur-exprimés (Figure 3.6a). Ces transports dynamiques de sulfate favorisent la synthèse de la cystéine induite par le stress. Chez les plantes SAR, une inhibition de la conversion de l'homocystéine vers la méthionine (sous-transcription du gène *HMT3*) pourrait rediriger cette molécule vers la synthèse de la cystéine, ce qui est cohérent avec la sur-expression du gène *ATSERAT3;1*.

De même, chez les plantes LB, une induction de la synthèse de cystéine est notée via la sur-transcription des gènes *DES1, APS4* et *ATCYSD2*. La cystéine joue un rôle central dans les réponses au stress, en tant qu'antioxydant, chélateur de métaux (Jozefczak et al., 2012), mais aussi en tant que précurseur de la synthèse de composés clés dans la défense au stress, comme le glutathion, les métallothionéines, et les phytochélatines (Konieczna et al., 2023; Cobbett and Goldsbrough, 2002a; Hassinen et al., 2011; Noctor et al., 2012).

Ainsi, le glutathion (GSH, ID-745) est fortement synthétisé chez les plantes minières avec (i) chez SAR, on observe une accumulation de GSH (Figure 3.6a ; Noctor et al., 2012), associée à une modulation de la transcription des gènes impliqués dans sa dégradation. En particulier, une sous-transcription des gènes *GSTU20* et *GGT3* est détectée. Pour *GGT3*, cette observation est cohérente avec la sous-accumulation du cystéinyl-sérine (ID-65270), un métabolite issu de la dégradation du GSH, (ii) chez LB, un enrichissement de la voie GO-Term *Glutathione metabolism* due à l'inhibition de la dégradation du GSH (sous-transcription des gènes *ATGPX7, ATGSTU18* et *ATGSTU13* ; Figure 3.6a & Supplementary data D, Tableau S11).

Par ailleurs, les métallothionéines, qui sont des protéines avec des répétitions de motifs riches en cystéine, sont accumulées chez les plantes minières des deux sites bien que seul LB se montre significatif. Ce dernier est corroboré par la sur-expression du gène codant pour la métallothionéine 1c, MT1C (Figure 3.6a & f). Les métallothionéines accumulées permettent donc d'assurer un piégeage efficace des métaux, ainsi qu'une prévention des risques toxiques liés à ces polluants.

En cas de stress abiotiques, une autre classe de métabolites, les glucosinolates, sont d'intérêt chez les Brassicaceae. Les plantes LB montrent un enrichissement négatif des voies GO-Term *Glycosinolate process* et *Glucosinolate biosynthetic process* (Supplementary data D, Tableaux S11). Effectivement, le tryptophane (ID-1148), l'un des précurseurs de leur synthèse, est sous-accumulé. Par ailleurs, les gènes impliqués dans la synthèse de la phenylalanine, un autre précurseur des glucosinolate, ainsi que ceux

liés à la biosynthèse des glucosinolates sont sous-transcrits (respectivement *CYP79A2, ADT3* et *GSL-OH*). Seuls les glucosinolates-aliphatiques seraient synthétisés en réponse au stress avec notamment, l'accumulation du métabolite ID-46173282 (Finnegan et al., 2016). Les plantes SAR montrent une activation de la synthèse des glucosinolates (accumulation du précurseur de synthèse, tyrosine ID-6057, et sur-transcription des gènes *SOT1, ATSOT17, APK3*). Il est a noté qu'une induction d'une myrosinase (*F-ATMBP*), responsable de la métabolisation des glucosinolates est effective conduisant à l'accumulation de dérivés isothiocyanates (ID-76922 , 92225732, 56593444). Les isothiocyanates constituent un pool de molécules antioxydantes performantes, qui semblent être préservées chez les plantes SAR par une inhibition de leur métabolisation en nitriles (sous-transcription des gènes *ATSNP2, NSP3, NSP4, ATMLP-470, NSP1*) (Variyar et al., 2014).

Activité de détoxication des contaminants organiques : phase I d'action et phase II de conjugaison

Chez les plantes LB et SAR, la phase I de détoxication est activée grâce à la sur-transcription de gènes codant pour des monooxygénases à cytochrome P450 (*CYP94, CYP81, CYP76, CYP70* ; Supplementary data D, Tableau S10, S14), ces dernières assurent une oxydation des contaminants organiques tels que les HAPs, produisant ainsi des dérivés plus polaires et souvent moins toxiques (Molina and Segura, 2021) (pour plus d'information voir Introduction générale, partie 5.2.2.). En complément, les enzymes de phase II de conjugaison sont elles aussi activées notamment par la sur-transcription des gènes codant pour des transférases. En effet, différentes glycosyltransférases (UGTs) sont sur-exprimées chez les plantes SAR (*UGT76F1, UGT73C7, UGT73B5 ;B3, UGT71B6 ;B1, UGT85A5 ;3 ;1* etc), permettant de conjuguer les HAPs avec des sucres (Dumas et al., 2016). Cette activation de conjugaison par les UGTs est possible grâce à l'accumulation de certains substrats comme l'UDP-Glucose (ID-1166). En revanche chez LB, l'activité de transférase est réduite au travers de la sous expression des *AtGSTU18* et *ATGSTU13* (détaillé ci-dessus). Enfin chez les plantes LB et SAR, la surexpression de plusieurs gènes codant pour des transporteurs ABC (*ABCC7, ABCC6, ABCB4, ABCG43, ABCG31, ABCG17, ABCB11 pour SAR, et ABCC12, ABCC11, ABCC1* pour LB) impliqués dans le transport de métabolites secondaires, de peptides ou de xénobiotiques conjugués (Song et al., 2014) (Figure 3.6a) témoignent d'une régulation des polluants-conjugués par une stratégie de compartimentation majoritairement vacuolaire (Song et al., 2014).

(ii) Modification du métabolisme primaire

En plus de l'utilisation des acides aminées dans les différentes voies de réponse au stress (détaillées précédemment), il apparaît que le métabolisme primaire est impacté par les substrats miniers d'exploitation de Pb-Ag. Les résultats sont montré sur la Figure 3.6b.

Effectivement chez la population SAR, nous notons une induction de la synthèse de glutamine (surexpression du gène *GLN1 ;4*). La glutamine est le premier acide aminé synthétisé lors de l'assimilation de l'azote chez les plantes (Kawade et al., 2023) et alimente ensuite la production de glutamate (métabolite trouvé en sur-accumulation, ID-611). Par ailleurs, l'accumulation du succinate semialdéhyde (ID-1112), précurseur du succinate indique une activation du cycle de Krebs (Sharma and Dietz, 2006). Cette ré-

organisation suggère une mobilisation active du métabolisme azoté qui se traduit notamment par une tendance au l'augmentation des teneurs en N chez les plantes (Supplementary data D, Figure S1 & Figure 3.6e).

Chez les plantes LB et SAR, nous observons également une modification des stocks en didpetides associés au stockage et à la mobilisation de l'azote (Agarwal et al., 2025 ; Figure 3.6b). Ainsi les plantes LB montrent plutôt une diminution de dipeptides contenant de l'isoleucine (ID-18218218, ID-14304554) et d'un tripeptide contenant de la leucine (ID-18221980). À l'inverse, les plantes SAR, montrent une sur-accumulation de dipeptides dérivés de la leucine et lysine (ID-259321, 18218182, 140709). La modulation des dipeptides peuvent traduire une dégradation des protéines ou alors induire une certaine tolérance aux ETMs chez les plantes, en stimulant la croissance ou en améliorant la résilience face aux stress (par exemple : chélations des ETMs Sharma and Dietz, 2006; Agarwal et al., 2025).

(iii) Synthèse hormonale et signalisation

L'analyse des voies de biosynthèse des hormones végétales et de leurs précurseurs révèle des régulations différenciées entre les conditions SAR et LB, affectant plusieurs classes hormonales majeures : auxines, gibbérellines, cytokinines, jasmonates, éthylène et brassinostéroïdes (Supplementary data D, Tableaux S16, S12, S15 et S11). Ces régulations impliquent également des voies associées au métabolisme des lipides et terpènes (enrichissement de la voie GO-Term *Diterpenoid biosynthesis* pour les plantes LB et *Sesquiterpenoid and triterpenoid biosynthesis* pour les plantes SAR), à la transduction hormonale. Les résultats sont montrés sur la Figure 3.6c.

Chez la population SAR, la signalisation hormonale du stress est modulé au travers des auxines, les cytokinines, les brassinostéroïdes, le jasmonate et l'éthylène. Premièrement, la synthèse d'auxine est stimulées avec avec une induction des gènes de synthèse à partir du tryptophane (*ADT3, SUPER1, AAO1, AAO4*). Deuxièmement, les cytokinines sont négativement stimulée (enrichissement de la voie GO-Term *Zeatin biosynthesis*) avec une induction des gènes de synthèse de la forme glucosylée de stockage des cytokinines (*UGT73C7, ATUGT85A3*) associée à une inhibition de la transmission du signal transmembranaire (sous-transcription du gène du transporteur *AHK4*). Troisièmement, la biosynthèse des brassinostéroïdes semble être inhibée (sous-expression de *SQE6, CYP90D1, CBB3*) associée à une sur-transcription des gènes de dégradation ou de signalisation (*ATGSK1, ATSOT1, BRS1*). Quatrièmement, la biosynthèse des gibbérellines est également inhibée (sous-transcription des gènes *ATGA2OX1, ATFPF1*). Cinquièmement, la biosynthèse du jasmonate est par contre stimulée (sous-transcription du gène *JMT* et sur-transcription *ATMYB29*, et enfin, la production d'éthylène est fortement stimulée (sur-expression de plusieurs récepteurs et facteurs de réponse : *ETR2, ERS2, ERS, EBF2, WRKY54, et ATMYB29* ; Zuluaga et al., 2019. Ainsi, les plantes SAR en réponse à l'exposition des déchets miniers montreraient une stimulation de la croissance végétative par élongation cellulaire et une signalisation du stress par le jasmonate associée à l'éthylène.

Les plantes LB montrent une signalisation hormonale différente caractérisée par une inhibition de la biosynthèse des auxines conduisant à une sous-accumulation des précurseurs de synthèse (ID-798, ID-

10256). De plus, la voie des diterpénoïdes apparaît inhibée (sous-transcription des gènes *ATGA2OX1 et ATGA20OX3, ATFPF1*) ce qui semble favoriser la conservation des gibbérellines *GA1* et *GA4* (Hedden and Sponsel, 2015). Bien que nous n'ayons pas observé d'enrichissement des voies de synthèse des brassinostéroïdes , les voies GO-Term *Mitotic cytokinesis* et *Meiosis II cell cycle process* sont activées. Or les brassinostéroïdes en collaborant avec les auxines, participent à la division cellulaire et la régénération de la paroi cellulaire ; processus qui sont induits dans nos plantes LB par la sur-transcription des gènes *ATN, ATCSLBO3, ATCSLBO2, POK*. La biosynthèse du jasmonate est par contre stimulée (sous-transcription du gène *JMT* et sur-transcription *ATMYB29*). Enfin, la synthèse de l'éthylène est inhibée avec la sous-expression du gène *ACO1*.

En conclusion, les plantes LB montreraient une croissance par élongation des entre-nœuds (gibberellines) et par une stimulation de la division cellulaire ainsi qu'une signalisation du stress par la voie du jasmonate (Emamverdian et al., 2020a; Sytar et al., 2019).

(iv) Métabolisme des carbohydrates et modifications structurelles

Le métabolismes des carbohydrate et les modifications structurelles associés sont modifiés chez les populations LB et SAR, les résultats sont montrés sur la Figure 3.6d.

Chez la population LB l'UDP-Glucose (ID-1166) est sur-accumulé, métabolite jouant un rôle central dans les voies de biosynthèse des principaux polysaccharides structuraux de la paroi cellulaire (Figueroa et al., 2021). Ainsi chez les plantes LB, il apparaît que la synthèse de polysaccharides caractéristiques des parois cellulaires est activée notamment en maintenant le stock de cellulose (i) en inhibant la conversion de la cellulose en cellobiose (sous-expression du gène *ATGH9A3*), (ii) en augmentant la synthèse de cellulose (sur-transcription des gènes *ATCSLB03* et *ATCSLB02*), et (iii) en limitant le stockage du glucose sous forme d'amidon (régulation négative du gène *APL4*, sous-accumulation de la maltotetraose, ID-446495) Figure 3.6c & e). Par ailleurs, la synthèse d'autres carbohydrates constitutifs des parois cellulaires végétales est stimulée, notamment (i) celle du galactose, qui peut représenter jusqu'à 35% des carbohydrates de la paroi cellulaire (sur-accumulation du galactose-1-P, ID-466 ; sous-accumulation du tagatose, ID-4194513) et (ii) celle du L-arabinose, un sucre constituant jusqu'à 10% de la paroi cellulaire végétale, (surexpression du gène *ASD2* impliqué dans sa synthèse ; Kotake et al., 2016; Heredia et al., 1995). Enfin, l'induction des gènes *TBL38* et *MOAT4*, acteurs clés de la synthèse et le dépôt de cellulose, suggérerait le déclenchement de la formation de la paroi secondaire.

Les plantes SAR montrent un fort enrichissement des voies GO-Term *Cell wall macromolecule catabolic, metabolic process*, *Hemicellulose metabolic process* et KEGG *Galactose metabolism* témoignant des modifications des parois cellulaires en lien avec le stress chimique. La synthèse de sucres hydrosolubles est fortement stimulée pour le D-Glucose (sur-expression des gènes *BGLU13, ATNUDT14, ATGH9C3, ATGH9A2*), le tréhalose (sur-transcription des gènes *TPPG, ATTPS11 et ATTTPD*), la melibiose (sur-transcription des gènes, *AtSIP2, AtSTS, DIN10, ATBETAFRUCT4, ATBFRUCT1* ; associée à une sous-transcription des gènes *AtGolS2, AtcwINV3* permettant une accumulation de melibiose ID-5460027), et le galactose (sur-transcription du gène *GAL1* ; sous-accumulation du métabolite amino-

dideoxygalactose, ID-539093). La synthèse de polysaccharides est également stimulée notamment la cellulose (sur-transcription des gènes *ATCSLA03, ATCSLA15, ANY1*) et la callose (sur-transcription des gènes *ATGSL02, ATGSL04* ; associée à la sur-transcription du gène codant pour des protéines de liaison *E13L3*). Enfin, la synthèse de pectines (sur-expression des gènes *ATPME3* et *ATPME2* et sous-expression des pectinases *PLL19* et *PLL18*) est stimulée, associée à leur fonctionnalisation (sur-transcription des gènes *GDPDL3, PIP5K4*). La régulation positive de gènes tels que *XTH9, XTH25, XTH16, XTH11, XET, TBL35, TBL37, TBL39, ATBXL2 et ATBXL4* suggère une stimulation de la formation de la paroi secondaire, ce qui pourrait améliorer la tolérance aux ETMs (Kushwah et al., 2020; Ma et al., 2022; Zhan et al., 2024). En complément, on note une induction du métabolisme des acides gras à longue chaîne (sur-transcription des gènes *KCS17, CRSH, KCS11 et KCS11*) favorisant ainsi la biosynthèse de la cutine, de la subérine et des cires, qui renforcent la protection cellulaire par leurs dépôts (He and Ding, 2020).

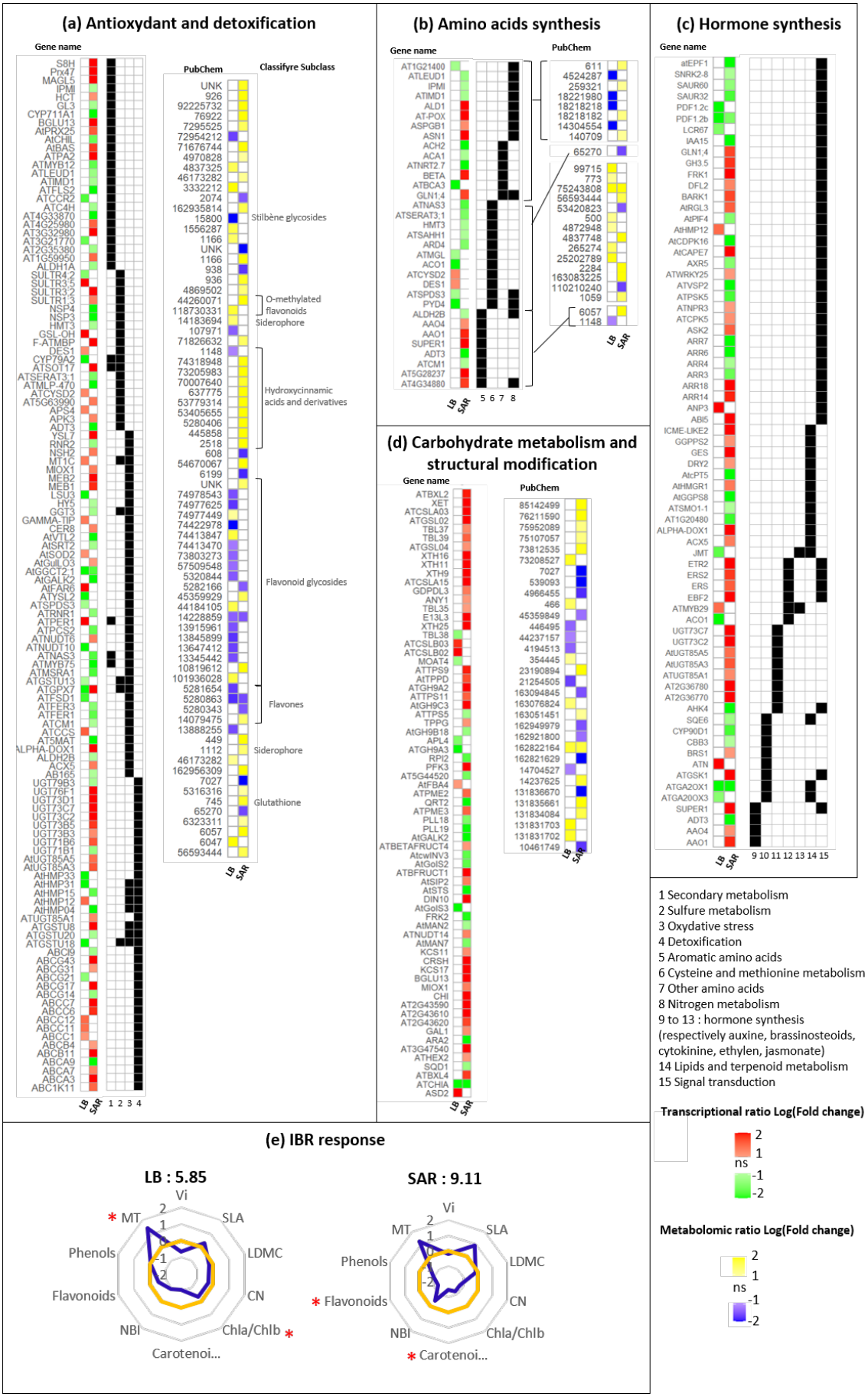

(a) Antioxydant and detoxification
Gene name
PubChem
Classifyre Subclass
Stilbène glycosides
O-methylated flavonoids
Siderophore
Hydroxycinnamic acids and derivatives
Flavonoid glycosides
Flavones
Siderophore
Glutathione
LB
SAR
1 2 3 4
(b) Amino acids synthesis
Gene name
PubChem
5 6 7 8
(c) Hormone synthesis
Gene name
9 10 11 12 13 14 15
(d) Carbohydrate metabolism and structural modification
Gene name
PubChem
(e) IBR response
LB : 5.85
SAR : 9.11
Vi
SLA
LDMC
CN
Chla/Chlb
Carotenoi...
NBI
Flavonoids
Phenols
MT
1 Secondary metabolism
2 Sulfure metabolism
3 Oxydative stress
4 Detoxification
5 Aromatic amino acids
6 Cysteine and methionine metabolism
7 Other amino acids
8 Nitrogen metabolism
9 to 13 : hormone synthesis
(respectively auxine, brassinosteoids, cytokinine, ethylen, jasmonate)
14 Lipids and terpenoid metabolism
15 Signal transduction
Transcriptional ratio Log(Fold change)
Metabolomic ratio Log(Fold change)
ns

Figure 3.6 – Ajustements phénotypiques des populations de *Cardamine resedifolia* se développant sur les zones d'exploitation de plomb-argentifère. De (a) à (d), seules les réponses transcriptomiques et métabolomiques dont le log(FC) est supérieur à |1| et significatives (p-val < 0,05) sont représentées. Le nom des transcrit correspondent aux noms issus de la base de données TAIR. Les métabolites sont représentés ; leurs noms correspondent à leurs identifiants chimiques PubChem CID. (a) Réponses antioxydantes et mécanismes de détoxication. (b) Synthèse d'acides aminés. (c) Modification du métabolisme hormonale. (d) Métabolisme des carbohydrates et modifications structurales. (e) Traits fonctionnels mesurés sur les populations des zones minières (bleu foncé) et des zones sauvages (orange). Les mesures utilisées sont : Vi : fluorescence à 30 ms traduisant la capacité de la chaîne photosynthétique à transférer les électrons ; SLA : specific leaf area (cm2/g MF) ; LDMC : leaf dry matter content (gMS/gMF) ; Chla/Chlb : ratio des concentrations en chlorophylle a et b respectivement ; Carotenoids : concentration en caroténoïdes (mg/MF) ; NBI : ratio entre la concentration totale en chlorophylles (a+b) et la concentration en phénols (mg /g MF) ; Flavonoids : concentration en flavonoïdes (mg /g MF) ; Phenols : concentration en phénols (mg /g MF) ; MT : concentration en métallothionéines (mg /g MF) ; C/N : ratio du pourcentage de carbone sur le pourcentage d'azote. L'ensemble de ces données a été intégré en un marqueur : l'IBR adapté de Sanchez et al. (2013). Les traits significativement différents entre les populations sont indiqués par une étoile (p < 0,05* ; p < 0,01** ; p < 0,001***).

3.4.3.3 Cas des mines d'exploitation de charbon

Les réponses des populations se développant sur les sites de charbon sont montrées sur la Figure 3.7. Les résultats ont été regroupés en trois catégories pour les résultats métabolomiques et transcriptomiques : (i) réponse antioxydante chélation et détoxication, (ii) Métabolisme du sucre et modification de la paroi végétale (iii) synthèse des acides aminés et (iv) synthèse hormonale. Les réponses des traits fonctionels foliaires sont présent sur la Figure 3.7e. Pour plus d'informations sur les enrichissement KEGG et GO-term, merci de se référer aux Supplementary data D, Tableaux S19 , S23 & S22.

(i) Antioxydant, chélation et détoxication

Les résultats en lien avec les mécanismes antioxydant, de détoxication et de chélation sont montrés sur la Figure 3.7a.

Chez les populations CC et CHAR, une diminution du sidérophore Fimsbactin D, (ID-163063039) est détectée, suggérant une baisse des mécanismes de chélation chez ces populations. Cette tendance est renforcée par une réduction globale de l'abondance des acides hydroxycinnamiques, des flavanes ainsi que des flavonoïdes glycosylés, témoignant d'une diminution de la synthèse des composés antioxydants dérivés des phénylpropanoïdes (attesté chez les plantes CHAR par l'enrichissement des voies GO-Term *Flavonoid metabolic process*et KEGG *Phenylpropanoid biosynthesis* et *Flavonoid biosynthesis*).

Les plantes CC ne semblent pas souffrir de stress oxydant puisque les résultats -omiques ne montrent aucune induction des systèmes de défense et de gestion des ROS (sous-expression du gène *ATGPX7*). Chez la population CHAR, une stimulation de la synthèse d'ascorbate est suggérée par l'accumulation d'un des précurseurs (galactose-1P, ID-466) et la surexpression du gène *AtGulLO3*, sans produire d'accumulation effective de cet antioxydant mais une accumulation d'un de ses dérivés 2,3-diketo-L-gulonate (ID-18). Par ailleurs, le système antioxydant est mise en jeu au travers d'une conservation du glutathion (GSH), via la sous-expression de plus de dix glutathion-S-transférases de la famille *GSTU* ce qui a permis l'enrichissement de la voie KEGG *Glutathione metabolism.*

Ainsi, les plantes CHAR montrent une inhibition significative de la voie GO-Term *Detoxification* par la sous-transcription des gènes codant pour les activités des GSTU, mais également des UGT (*ATGSTU10, ATGSTU22, ATGSTU15, ATGSTU16, ATGSTU19, UGT74E2, UGT71C5, UGT58A7, UGT73B5, UGT74F1, UGT76E11, UGT72E1*). Or les UGTs et les GSTs sont impliquées dans la détoxification des composés organiques tels que les HAPs (Molina and Segura, 2021). Par contre, l'induction de plusieurs transporteurs ABC (*ABCG8, ABCC11*) et de transporteurs de xénobiotiques (*AT2G04080, AT2G04070, AT2G04050*) permettrait aux plantes CHAR de séquestrer efficacement les HAPs au niveau vacuolaire.

(ii) Métabolisme du sucre et modification de la paroi végétale

Les résultats montrant la modification du métabolisme du sucre et des modifications structurelles sont représentés sur la Figure 3.7b.

Chez la population CC, la surexpression des gènes *ATCSLC12* et *BGLU1* permet la synthèse de D-glucose qui peut être mis en balance avec l'accumulation effective de l'UDP-Glucose (ID-1166). Tout bien considéré, les modulations du métabolisme des sucres chez les plantes CC restent modestes.

Les plantes CHAR montrent, quant à elles, une modification importante des stocks en sucres (enrichissement des voies KEGG *Starch and sucrose metabolism*). Premièrement, les réserves d'amidon ne semblent pas être modifiées puisque l'hydrolyse (sous-transcription du gène *AMY1*) de l'amidon et sa synthèse (sous-transcription des gènes *APL3, ATH3*) sont inhibées. Deuxièmement, la synthèse de tréhalose (accumulation significative, ID-7427) apparaît fortement stimulée puisque (i) les précurseurs de synthèse sont significativement accumulés (UMP, ID-6030 ; UDP-glucose, ID-1166), (ii) les métabolisations des précurseurs sont inhibées (sous-transcription des gènes A *TSPS2F, ATUGE2, UGE5, ATSRG1, BGLUs*) et (iii) la biosynthèse du tréhalose est induite (sur-transcription du gènes *ATGH9B13*). Le tréhalose est décrite comme étant une source d'énergie mais aussi comme pouvant jouer un rôle de protection lors de stress abiotiques (osmoregulateur, Fichtner and Lunn, 2021).

Parallèlement, plusieurs transporteurs de sucres sont différentiellement exprimés (sous-transcription de *AtSWEET12*, *AtSTP13* et *AT5G61520*), indiquant une redistribution active des sucres au sein de la plante. Cette activation transcriptionnelle est accompagnée d'une augmentation du rapport C/N et de la SLA, traduisant une mobilisation du carbone vers la croissance dans le cadre d'une stratégie d'allocation exploitative (VILE et al., 2005 ; Figure 3.7e). La croissance semble effectivement stimulée puisque plusieurs gènes en lien avec l'élasticité (expansion cellulaire) de la paroi végétale sont induits (sur-transcription des gènes *ATEXPB3*, *ATEXP3*, *ATEXP15* codants pour l'expansine), ce qui est confirmé par l'enrichissement de la voie GO-Term *Plant-type cell wall loosening*. De plus, la biosynthèse des xyloglucanes, servant à créer un réseau cellulose-xyloglucanes qui constitue la principale structure porteuse de la paroi cellulaire primaire, est largement induite avec la sur-transcription des gènes de synthèse (*MERI-5*, *EXGT-A1*, *EXGT-A4*) et la sous-transcription de gènes codants pour leur dégradation (*ATXTH27*). La synthèse des pectines est également induite (sur-transcription *PIP5K4*, *GDPDL4*). Par ailleurs, la rigidification des parois cellulaires apparaît stimulée par augmentation de dépôts de cellulose (sur-transcription des gènes

TBL7, *TBL30*, *TBL45*, *ATGSL04*) mais sans avoir d'induction de synthèse de composés phénoliques de type lignine (sous-transcription *ATCCR2, UGT72E1*).

L'enrichissement de la voie KEGG *Glycerophospholipid metabolism* chez CHAR pourrait mettre en évidence soit le renouvellement des membranes, soit leur dégradation (van der Rest et al., 2002). Effectivement, de nombreux précurseurs semblent être synthétisés (sur-transcription des gènes *AT1G04680, AT1G67750, AT3G53190, AT5G19730, AT5G48900, AT5G63180, PI-4KBETA2*) et certaines voies métaboliques inhibées (sous-transcription des gènes *NPC1, NPC4, ATLCAT3, ATGDPD6, PLDALPHA3*) contribuant in fine à l'accumulation de glycero-3-phosphocholine (ID-11234).

(iii) Synthèse des acides aminés

Les modifications du métabolismes de l'azote et des acides aminés est représenté en Figure 3.7c.

Les plantes CC montrent une modulation importante du métabolisme azoté notamment avec une diminution de l'asparagine (ID-6267), de l'arginine (ID-232), de la glutamine (ID-738) et du dipeptide Glu-Gln (ID-19922802). Associés à ces acides aminés, des précurseurs (D-ornithine ID-71082, glutamyl-ornithine ID-53420823) ou encore des dérivés de l'arginine (agmatine ID-199, homoagmatine ID-21298950) sont également sous-accumulés (enrichissement de la voie KEGG *Tyrosine metabolism*). Toutefois, ces variations ne sont pas accompagnées de modifications d'expression génique détectables dans les données transcriptomiques. La lysine semble être synthétisée avec une sur-accumulation d'un précurseur (ID-71) et la sous-accumulation d'un dérivé de dégradation (ID-439227) ce qui serait bénéfique à la synthèse des peptidoglycanes (voir section (ii)). Enfin, la sur-transcription des gènes *AT5G24760* et *ATHGO* pourrait stimuler l'orientation des voies de synthèse vers le fumarate (sans validation par l'approche métabolomique). Le métabolisme azoté des plantes CC semble donc modifié par rapport aux plantes sauvages, bien que les contenus en azote soit similaires entre les deux conditions.

Les plantes CHAR montrent également une perturbation du métabolisme azoté (enrichissement de la voie KEGG *Tyrosine metabolism*). Une baisse des concentrations de leucine (ID-6106) et de tyrosine (ID-6057) est détectée. La dépression en tyrosine associée à l'inhibition de certains de voies métaboliques (sous-expression des gènes *CuAO*, *CuAO1* ; sous-accumulation de métabolites dérivés de la tyrosine (ID-3364668, ID-76211590) serait bénéfique à la synthèse de fumarate. Ce dernier métabolite dynamiserait le cycle de Krebs et aboutirait à la production du glutamate, notamment via la sur-expression du gène *GLT1* permettant sa synthèse. Le métabolisme azoté apparaît également modifié par l'induction de plusieurs transporteurs de nitrate (*ATNRT2.5, AtNPF7.3, AtNPF2.9, AtNPF3.1, AtNPF4.2, AtNPF8.5, AtNPF5.2*). Une forte augmentation dans la quantité d'azote mais également de la SLA est présente chez les plantes M par rapport aux W (Figure 3.7e). Cette augmentation de la SLA et de la teneur en azote signifie que les plantes possèdent une stratégie "exploitative" avec une bonne acquisition des ressources et une croissance rapide.

(iv) Synthèse hormonale

La population CC montre peu de modulation hormonale à l'exception de la synthèse d'auxine (sur-

transcription du gène *IAA11*), en cohérence avec une réduction de la synthèse de la zéatine-cytokinine (sous-transcription du gène *ATIPT9* ; Figure 3.7d).

Chez la population CHAR, plusieurs voies hormonales sont modulées par le stress polluant (Figure 3.7d). Premièrement, la synthèse d'auxine est stimulée par la sur-transcription du gène *AAO4*, ce qui est cohérent avec la sous-expression d'une enzyme impliquée dans la synthèse du dihydrozeatine O-glucoside (*AtUGT85A7*), suggérant une possible réduction de la signalisation cytokinique. (Kurepa et al., 2019). Deuxièmement, une inhibition de la voie de l'acide α-linolénique avec la répression de la conversion de la phosphatidylcholine en acide α-linolénique (sous-transcription de *ATLCAT3*) est présente ce qui pourrait impacter la signalisation du jasmonate. D'autre part, le gène codant pour l'enzyme catalysant la transformation du jasmonate en méthyljasmonate est sous-exprimée (gène *JMT*). Cette double inhibition pourrait refléter soit une stratégie de conservation du jasmonate, soit une inhibition globale de la signalisation jasmonique. Les plantes CHAR montrerait une croissance essentiellement liée à l'expansion cellulaire (action des auxines et des enzymes impliquées dans l'élongation, voir introduction générale partie 4.3) accompagnée d'une voie de signalisation du stress (jasmonate).

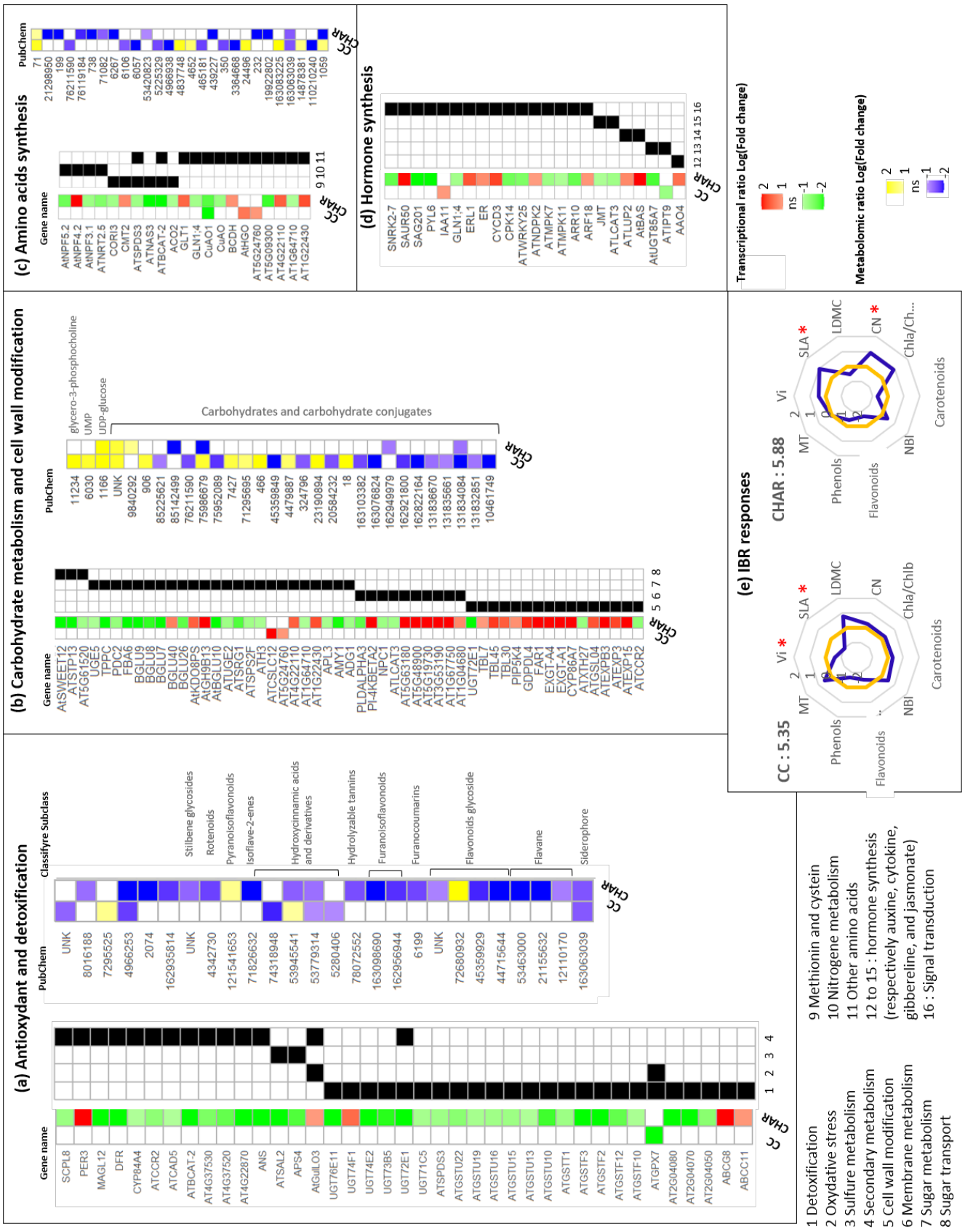

(a) Antioxydant and detoxification
(b) Carbohydrate metabolism and cell wall modification
(c) Amino acids synthesis
(d) Hormone synthesis
(e) IBR responses
Gene name
PubChem
Classifyre Subclass
CC
CHAR
Carbohydrates and carbohydrate conjugates
Stilbene glycosides
Rotenoids
Pyranoisoflavonoids
Isoflave-2-enes
Hydroxycinnamic acids and derivatives
Hydrolyzable tannins
Furanoisoflavonoids
Furanocoumarins
Flavonoids glycoside
Flavane
Siderophore
Transcriptional ratio Log(Fold change)
Metabolomic ratio Log(Fold change)
CC : 5.35
CHAR : 5.88
Vi
SLA
LDMC
CN
Chla/Ch...
Carotenoids
NBI
Chla/Chlb
Flavonoids
Phenols
MT
1 Detoxification
2 Oxydative stress
3 Sulfure metabolism
4 Secondary metabolism
5 Cell wall modification
6 Membrane metabolism
7 Sugar metabolism
8 Sugar transport
9 Methionin and cystein
10 Nitrogene metabolism
11 Other amino acids
12 to 15 : hormone synthesis
(respectively auxine, cytokine, gibbereline, and jasmonate)
16 : Signal transduction

Figure 3.7 – Ajustements phénotypiques des populations de *Cardamine resedifolia* se développant sur les zones d'exploitation d'exploitation de charbon. De (a) à (d), seules les réponses transcriptomiques et métabolomiques dont le log(FC) est supérieur à |1| et significatives (p-val < 0.05) sont représentées. Le nom des transcrit correspondent aux noms issus de la base de données TAIR. Les métabolites sont représentés en bleu et jaune selon leur expression ; leurs noms correspondent à leurs identifiants chimiques PubChem CID. (a) Réponses antioxydantes et mécanismes de détoxication. (b) modification du métanbolisme du sucre et modification de la paroi. (c) Synthèse d'acides aminés. (c) Modification du métabolisme hormonale. (e) Traits fonctionnels foliaires mesurés sur les populations des zones minières (bleu foncé) et des zones sauvages (orange). Les mesures utilisées sont : Vi : fluorescence à 30 ms traduisant la capacité de la chaîne photosynthétique à transférer les électrons ; SLA : specific leaf area (cm2/g MF) ; LDMC : leaf dry matter content (gMS/ gMF) ; Chla/Chlb : ratio des concentrations en chlorophylle a et b respectivement ; Carotenoids : concentration en caroténoïdes (mg/MF) ; NBI : ratio entre la concentration totale en chlorophylles (a+b) et la concentration en phénols ; Flavonoids : concentration en flavonoïdes (mg /g MF) ; Phenols : concentration en phénols (mg /g MF) ; MT : concentration en métallothionéines (mg /g MF) ; C/N : ratio du pourcentage de carbone sur le pourcentage d'azote. L'ensemble de ces données a été intégré en un marqueur : l'IBR, adapté de Sanchez et al. (2013). Les traits significativement différents entre les populations sont indiqués par une étoile ($p < 0{,}05^{*}$; $p < 0{,}01^{**}$; $p < 0{,}001^{***}$).

3.5 Discussion

Cette étude révèle que les plantes minières de *C. resedifolia* peuvent activer différents mécanismes de tolérance aux métaux lourds/HAPs, variables selon les populations étudiées, et ce, sans lien marqué avec le type d'exploitation minière.

3.5.1 Populations cuprifères

Les populations AVA et PDC présentent plusieurs mécanismes communs de réponse à la pollution par les ETMs, notamment une modulation des systèmes antioxydants et de fortes réponses au niveau des traits fonctionnels foliaires, tandis que leurs réponses -omiques restent limitées. Malgré ces similarités finales, des différences apparaissent dans le détail fin des gènes et métabolites différentiellement exprimés (Figures 3.4, et 3.8).

Cette diversité de réponses pourrait traduire des réponses spécifiques à leurs substrats respectifs. La population AVA tend à privilégier la conservation des ressources et la modification des parois cellulaires, une stratégie qui pourrait être liée à des niveaux plus élevés de contaminants dans les tissus végétaux (voir chapitre 2, partie 2, Tableau 8). À l'inverse, la population PDC semble orienter sa réponse vers la croissance et la gestion des nutriments, en cohérence avec un contexte de contamination moins diversifiée et moins intense (voir Supplementary data C, Tableaux S2 et S3).

Ces différences, qui illustrent le compromis commun entre croissance et défense face à un stress environnemental (Monson et al., 2022), permettent de relier directement les réponses -omique à celles mesurées sur les traits foliaires. L'origine de ces divergences de stratégies d'allocation des ressources est sans doute à rechercher dans la qualité du substrat : le sol AVA, nettement plus contaminé que le sol PDC, apporte un cadre cohérent à cette hypothèse.

3.5.2 Populations minières de plomb-argentifère

Les populations SAR et LB ont des profils des traits fonctionnelles foliaires distincts ainsi que des réponses -omiques fines assez dissemblables (Figure 3.4). Cependant, les deux populations possèdent tout de même des mécanismes de base de tolérance aux ETMs semblables avec une activation des défenses antioxydantes, une réorganisation de la signalisation hormonale ou encore une implication de certains transporteurs ABC (Figure 3.8).

Mais l'intensité et la diversité de réponses diffèrent entre les deux populations : la population SAR active de très nombreux mécanismes de tolérance, ce qui pourrait être une réponse très coûteuse énergétiquement parlant pour répondre à la contamination plus élevée sur ce site que sur le site LB (voir chapitre 2, partie 2, Tableau 8). En revanche la population LB a des réponses plus ciblées, avec des ajustements structuraux plus modestes que SAR (Figure 3.8).

Entre ces deux sites, une forte diversité de réponses est observable, avec des réponses similaires quant à la détoxication des HAPs, et la modulation de la synthèse des phénylpropanoides. Pour les autres

mécanismes, les réponses sont dissemblables, ce qui sous-entend une très forte diversité de capacité de réponse de *Cardamine resedifolia* face à des pressions polluantes (Figure 3.8).

3.5.3 Populations des mines de charbon

Les plantes CC et CHAR ne démontrent aucune réponse en lien avec le stress oxydant. De plus, les mécanismes de tolérance au stress chimique qui leur sont propres sont diamétralement opposés. Les réponses de la population CC ne permettent pas de mettre en évidence un mécanisme de tolérance accrue, ce qui peut être mis en relation directe avec la très faible contamination des plantes (voir Chapitre 2, partie 2).

En revanche, pour le sol CHAR, une contamination légèrement plus élevée a été mise en évidence (voir Chapitre 2, partie 2) ce qui peut être mis en relation avec l'induction des voies de transport de ces derniers (Figure 3.8). Toutefois, les analyses -omiques n'indiquent pas que cette contamination se traduise par des effets phytotoxiques élevés. La croissance observée étant fortement stimulée, ces résultats vont à l'encontre de nos hypothèses initiales concernant la toxicité potentielle des contaminants. Il est possible que cette absence d'effet négatif soit liée à la forte capacité de rétention des HAPs dans les sols de charbon non pyrolysé, réduisant ainsi leur biodisponibilité. De plus, la présence d'une communauté microbienne probablement bien développée dans ces sols pourrait contribuer à la mobilisation de l'azote et des micronutriments essentiels, favorisant ainsi la croissance végétale (Zhang et al., 2025; Kou et al., 2023).

3.5.4 Les réponses de *Cardamine resedifolia* : un large éventail de réponses possibles

Il est intéressant de noter que les différentes populations de *Cardamine resedifolia*, exposées à divers types de contamination, présentent chacune des trajectoires moléculaires distinctes, que ce soit par l'intensité des réponses, les gènes impliqués ou les métabolites impactés, et ce malgré des similitudes observées au niveau des grandes voies métaboliques (Figure 3.8).

Les populations issues des mines de cuivre montrent les réponses foliaires les plus marquées, alors que leurs réponses -omiques apparaissent très limitées. Ces résultats pourraient refléter l'existence de modifications de faible ampleur, trop subtiles pour être détectées individuellement, mais dont l'accumulation suffirait à induire des changements physiologiques importants au niveau foliaire. Dans ce scénario, les génotypes réagiraient de manière globale par une multitude de petites variations non détectables isolément, mais capables de générer des effets macroscopiques. Par ailleurs, une forte variabilité intra-population pourrait également intervenir : en raison de l'hétérogénéité des conditions de contamination dans la zone minière (Magali ROSSI, données non publiées), cette diversité environnementale pourrait avoir atténué la détection de réponses -omiques nettes.

À l'inverse, pour les sites de plomb-argentifère et de charbon, les réponses -omiques apparaissent très marquées, tandis que les réponses au niveau des traits foliaires restent limitées. Les sites CC et CHAR semblent donc témoigner d'une absence d'exposition à des contaminants phytotoxiques, ce qui

est cohérent avec les dosages. Dans le cas des mines de plomb-argentifère, la contamination était relativement élevée, et les populations présentent des réponses particulièrement importantes, avec de fortes modifications d'expression suggérant une capacité de réponse non ciblée. De plus, les voies métaboliques affectées diffèrent largement entre sites, à l'exception de la voie des phénylpropanoïdes, ce qui suggère des modifications d'ordre structurel.

Au travers de cette étude, on a pu voir qu'en regardant les différentes populations, nous avons diverses voies de réponse, avec des gènes totalement différents qui sont impactés, mais *in fine*, les plantes modifient les mêmes voies métaboliques (Figure 3.8), ce qui sous-entend une certaine redondance génétique ainsi qu'une capacité de réponse plastique assez forte, ce qui a une importance énorme pour les trajectoires évolutives possibles des populations (Láruson et al., 2020). Chacune des populations a donc des trajectoires différentes selon les conditions environnementales et pourrait avoir pour origine une distinction au niveau génotypique, ainsi qu'une plasticité de ces derniers.

3.6 Conclusion et perspectives

Comprendre comment les niveaux de variations dans les expressions géniques au travers des données transcriptomiques ou métabolomiques peuvent expliquer les différences phénotypiques observables selon les environnements. Dans notre cas, nous observons des quantités très variables de métabolites et de transcrits entre les populations avec notamment très peu de réponses -omics pour les sites de cuivre (AVA et PDC), de fortes réponses pour les sites de plomb argentifère (LB et SAR), mais également pour un des sites charbon (CHAR). Ces derniers sites permettent de mettre en évidence une forte plasticité transcriptionnelle qui mobilise massivement l'expression génique face au stress : l'ensemble du génome répond à des modifications environnementales liées aux substrats dans notre cas, et donc aux contaminations métalliques principalement (voir chapitre sur l'exposome). Pour les sites possédant très peu de différences -omiques avec leurs populations W, ce résultat suppose que seules quelques petites modifications ont permis une tolérance accrue sur les zones M. Cette hypothèse peut être cohérente au vu des contaminants présents sur les sites de cuivre : le cuivre étant un élément essentiel à la croissance des plantes, des mécanismes homéostasiques sont déjà présents pouvant être modulés pour éviter d'éventuelles complications (Kholodova et al., 2011). Ce résultat permet également de soulever la question des mécanismes de régulations non transcriptionnelles telles que les régulations post-transcriptionnelles, post-traductionnelles ainsi que les mécanismes épigénétiques non étudiés ici mais qui pourraient moduler les réponses (Lloyd and Lister, 2022; Mazzucotelli et al., 2008).

Ce travail s'est donc concentré sur les différences d'expression transcriptomique et métabolomique entre populations *in situ*. Cet article permet donc de mettre en avant la pertinence de l'utilisation de méthodes -omiques sur des espèces végétales non-modèles dans des conditions de terrain. Cependant, plusieurs limites doivent tout de même être soulignées : D'une part, les manipulations expérimentales sont susceptibles d'avoir généré un bruit de réponse important, rendant difficile la détection de signaux spécifiques lors des comparaisons différentielles. D'autre part, il est possible que certains allèles adaptatifs

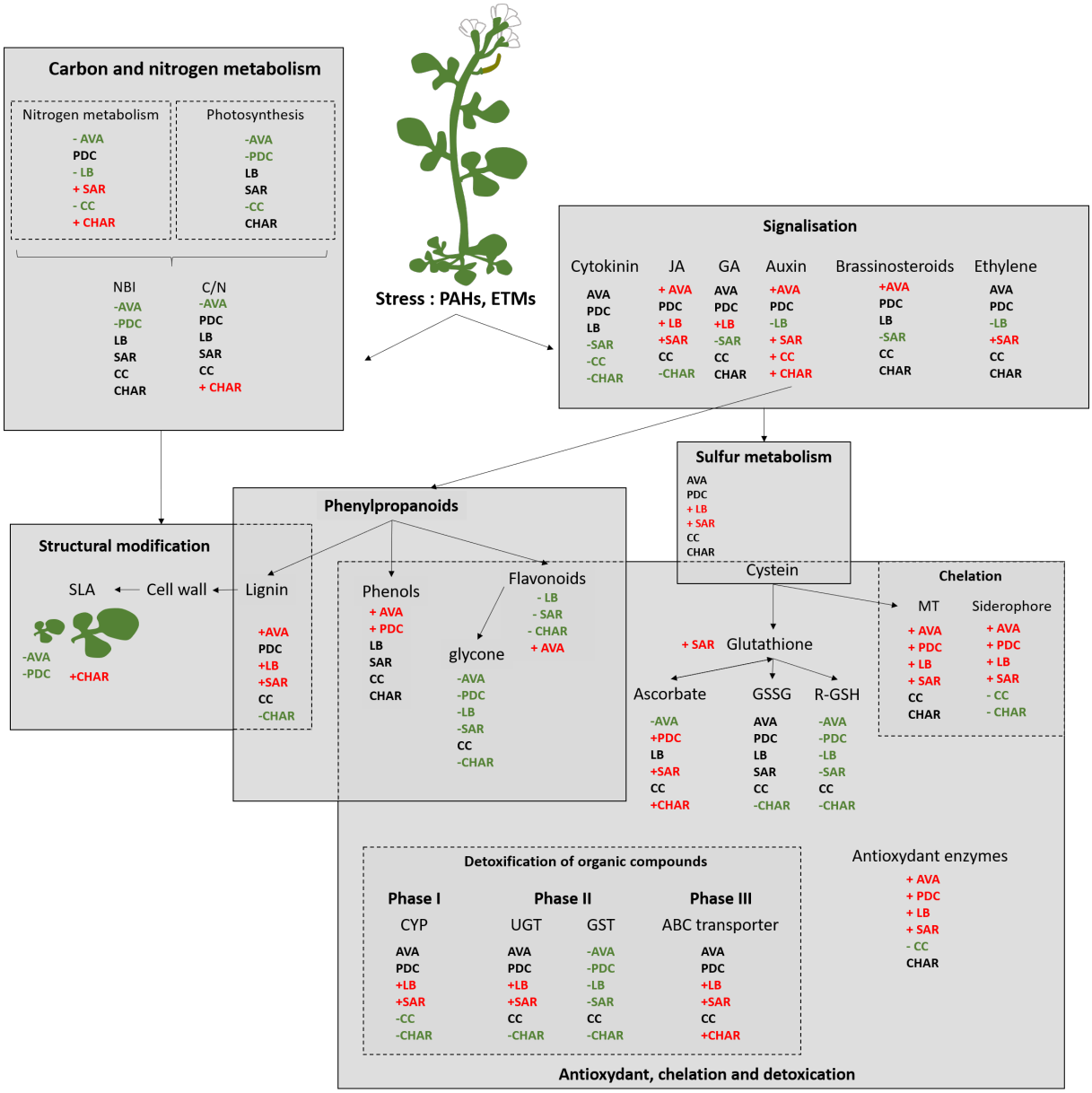


Figure 3.8 – Schéma récapitulatif des réponses de *Cardamine resedifolia* à différentes pollutions minières dans les Alpes. Différentes populations ont été échantillonnées afin d'étudier les réponses physiologiques des plantes face aux contaminations. Ainsi deux sites d'exploitation de cuivre (AVA et PDC), deux sites d'exploitation de plomb-argentifère (LB et SAR) et deux sites d'exploitation de charbon ont été identifiés (CC et CHAR). Lorsque les voies métaboliques sont surexprimées, le site est surligné en rouge, quand elle est sous-exprimée, elle est surlignée en vert et en noir lorsque rien ne change.

aient été soumis à la sélection et contribuent à la tolérance, mais qu'ils n'aient pas été détectés avec une analyse centrée uniquement sur l'expression différentielle. Pour dépasser ces limites, plusieurs perspectives se dessinent. L'identification de marqueurs moléculaires directement au niveau des transcrits ou des polymorphismes nucléotidiques (SNPs) permettrait d'aller plus loin dans la caractérisation des mécanismes de tolérance. De plus, identifier si ces mécanismes sont génétiquement sélectionnés ou non permettrait de compléter la vision des mécanismes évolutifs mis en place chez ces populations de *Cardamine resedifolia*, une espèce alpine.

4 Histoire démographique et mécanismes évolutifs : de la plasticité à l'adaptation locale

4.1 Avant-propos

Dans cet article, je m'intéresserai à l'histoire démographique des populations présentes sur les anciens sites miniers, ainsi qu'aux processus évolutifs ayant permis à *C. resedifolia* de coloniser ces environnements contaminés, et ainsi d'acquérir le phénotype tolérant.

L'origine de ces populations soulève plusieurs hypothèses. L'une d'elles postule une origine unique de la tolérance à la contamination : les individus présents sur les six sites miniers partageraient un ancêtre en commun tolérant qui aurait colonisé les six autres sites contaminés. Cette hypothèse implique un seul évènement de sélection d'un ou plusieurs gènes impliqués dans des mécanismes de tolérance capables de gérer les contaminations variées présentes sur les six sites, couplée à une forte capacité de dispersion. Toutefois, les résultats de l'article précédent révèlent des mécanismes de tolérance variés selon les sites, ce qui rend cette hypothèse moins probable. Une seconde explication, plus cohérente avec nos données, serait une origine indépendante de la tolérance pour chaque population minière, issue de la recolonisation locale par des individus provenant de populations naturelles voisines.

Les activités minières ont en effet profondément perturbé les sols, à la fois mécaniquement et chimiquement, les transformant en substrats composés d'amas de graviers et de blocs rocheux, fortement contaminés par divers polluants (ETM & HAPs). Ces modifications ont conduit à une destruction complète de la flore locale, créant des milieux temporairement stériles possédant des caractéristiques chimiques d'autant plus contraignantes. Ces espaces ont ensuite pu être recolonisés par les populations naturelles locales : des propagules de *C. resedifolia* ont probablement atteint ces zones perturbées sur chaque site M à partir des sites W respectifs, suivant ainsi une dynamique de recolonisation. Cependant, seuls certains génotypes auraient pu survivre face à la forte pression de sélection imposée par les conditions abiotiques.

À ce stade, une question cruciale se pose : les individus qui ont réussi à s'établir doivent-ils leur tolérance à un mécanisme génétique héritable, ou à une réponse plastique à l'environnement ? En d'autres termes, avons-nous affaire à une réelle Adaptation Locale (AL), impliquant une sélection sur certains gènes, et ainsi une modification des fréquences alléliques dans ces populations, ou à une capacité d'ajustement phénotypique non génétique ? Ou éventuellement un peu des deux mécanismes ont pu jouer ? La plasticité phénotypique pourrait en effet avoir joué un rôle clé lors des premières étapes de la colonisation, en permettant une survie temporaire dans ces conditions. Néanmoins, à plus long terme, seule l'adaptation permet une tolérance stable et transmissible (Fox et al., 2019). Les différences de mécanismes de tolérance observées entre les sites suggèrent que les deux processus ont probablement interagi : une plasticité initiale facilitant l'établissement, suivie d'une adaptation locale stabilisant certains traits chez les génotypes les plus adaptés.

La sélection imposée par les conditions extrêmes n'aurait ainsi permis la survie que de quelques génotypes, provoquant un hypothétique effet fondateur marqué en raison de la faible surface colonisée et

de la petite taille initiale des populations. Un tel scénario pourrait conduire à un « vortex d'extinction » : la réduction drastique de la diversité génétique, aggravée par la consanguinité, entraîne une baisse de la fécondité et de la viabilité, pouvant aller jusqu'à l'extinction locale (Kawecki and Ebert, 2004) (voir introduction générale, partie 6.1.2 Figure 6.2).

Dans notre cas, l'hypothèse d'une adaptation locale est fortement soutenue, notamment par la littérature sur l'évolution rapide de la tolérance aux Éléments Traces Métalliques et Métalloïdes (ETMs) (Antonovics and Bradshaw, 1970; Antonovics, 2006; Baker and Walker, 1989; Papadopulos et al., 2021; Bradshaw, 1965; Jiménez-Ambriz et al., 2007). Déterminer le mécanisme exact à l'origine de cette tolérance nécessite toutefois une approche intégrée. Dans un premier temps, l'analyse de marqueurs neutres tels que les single nucleotide polymorphism (SNPs) répartis sur l'ensemble du génome permettra de reconstruire la phylogénie des populations. Ces SNPs puis permettront également d'identifier les régions les plus différenciées du génome, et donc de cibler les *loci* potentiellement sous sélection dans un second temps.

Enfin, l'étape centrale de ce travail reposera sur une expérience de transplantation réciproque : en croisant génotypes et environnements, il sera possible de mesurer la *fitness* relative de chaque population dans différents environnements, fournissant ainsi une indication claire sur l'origine génétique ou plastique de la tolérance. Le travail de cette transplantation réciproque a été réalisé en collaboration avec le jardin alpin du Col du Lautaret (UMR UGA-CNRS), sans qui cette expérience n'aurait pu aboutir, pendant deux ans.

L'article qui va suivre présente ce travail sur les mécanismes évolutifs à l'œuvre dans la colonisation des mines des Alpes par *C. resedifolia*, avec notamment l'analyse des gènes potentiellement sous sélection ainsi que l'expérience de transplantation réciproque. Il est actuellement en révision dans le journal *New Phytologist*.

Les Supplementary data de ce papier sont répartie entre les Supplementary data C (pour la partie contamination) et E (pour les autres informations).

4.2 Article

Rapid and exceptionally small-scale adaptation of the alpine plant *Cardamine resedifolia* to mining-contaminated soils

DEVILLE-CAVELLIN Marion S.[1*], ROME Maxime[2], ARNOLDI Cindy[1], RIOUX Delphine[1], RENAUD Julien[1,] CAMPILLO-CRESSOT Sylvain [3], SENTENAC Sabine[3], REGIMBAL Louise[1], CARNICERO Pau[4], GUEDRON Stéphane[3], ROSSI Magali[5], GATEUILLE David[5], RAVETON Muriel[1], BOUCHER Florian C.[1]

[1]Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LECA, 38000 Grenoble, France

[2]Univ. Grenoble Alpes, CNRS, Jardin du Lautaret, 38000 Grenoble, France

[3]Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, IRD, IFSTTAR, ISTerre, 38000 Grenoble, Franc

[4]Departement of Botany, University of Innsbruck, Sternwartestrasse, Innsbruck, Austria

[5]Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, EDYTEM, 73000 Chambéry, France

*Author for correspondence : marion.deville-cavellin@hotmail.com

ORCID ID : 0009-0002-0535-1136

4.2.1 Summary

Research conducted : We investigated tolerance mechanisms in Cardamine resedifolia, an alpine plant growing on soils from ancient mines contaminated by Trace Metals and Metalloids (TMMs) and Polycyclic Aromatic Hydrocarbons (PAHs)

Methods : We studied C. resedifolia populations from former copper, silver-lead, and coal mines in alpine environments, along with populations growing on nearby non-contaminated soils. We measured genetic variability within populations as well as differentiation between them, and tested for local adaptation to soil contamination using reciprocal transplants. Population pairs showing signs of local adaptation were then examined using genome scans to identify genes potentially under selection.

Key results : We found high levels of genetic differentiation between C. resedifolia populations growing on contaminated and non-contaminated soils a few dozen meters apart. In most cases local adaptation was detected, especially in former copper mines. Genome scans identified genes involved in metal stress management as potentially being under selection.

Main conclusions : This study provides evidence for rapid adaptation to human-induced pollution in alpine plants at remarkably small spatial scales. It offers new insights into the long-term ecological and evolutionary consequences of mining activities in alpine ecosystems, particularly in relation to substrate-driven differentiation.

4.2.2 Key words

— alpine plants
— Brassicaceae
— comparative genomics
— ddRAD-seq
— hypertolerance
— local adaptation
— phenotypic plasticity
— reciprocal transplant experiment

4.2.3 Introduction

The decline in environmental quality on Earth is evidenced by the ongoing sixth mass extinction (Barnosky et al., 2011; Pievani, 2014; Ceballos et al., 2015, 2017). Among the threats that biological organisms face, contamination by toxic, non-biodegradable, and persistent pollutants, such as trace metals and metalloids (TMMs), and polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs), poses a permanent risk to ecosystems. TMMs, which are the main pollutants in European soils (Tóth et al., 2016), have received considerable public attention over recent decades due to their deleterious effects on ecosystems (Bradl, 2005). These contaminants can originate from natural sources, but human mining and industrial activities are the primary source of TMMs (Lee et al., 2001) and PAHs (Patel et al., 2020; Froger et al., 2021). Furthermore, TMMs and PAHs produced by anthropogenic activities exhibit greater mobility and toxicity than their natural counterparts (Achten and Hofmann, 2009; Vareda et al., 2019; Li et al., 2024). All of these contaminants result in the generation of a complex mixture of persistent pollutants in mine tailings (Sun et al., 2013; Yakovleva et al., 2021). TMMs and PAHs affect soil health (Abdu et al., 2017; Saleh and Aglan, 2018), plant health and diversity (Antonovics et al., 1971; MacNair, 1983; Hesterberg, 1998; Aponte et al., 2020; Panwar and Mathur, 2023), with phytotoxic effects such as DNA damage (Agarwal and Khan, 2020; Froger et al., 2021). This leads to biodiversity loss, with negative impacts on plant population size, community structure, and ecosystem dynamics (Liu et al., 2012; Saleh and Aglan, 2018; Sheng et al., 2021; Nemer et al., 2022). Against this backdrop, alpine ecosystems have specific environmental and biological characteristics that merit specific attention.

The alpine zone, which is defined as the vegetation belt above the natural treeline (Körner, 2003a, 2021), hosts fragile ecosystems due to its exposure to extreme abiotic pressures, including low temperatures, high UV radiation, and nutrient-poor soils (Billings, 1974; Sala et al., 2000). Furthermore, these environments are characterized by significant fragmentation, compelling plant populations to cope with the patchiness of suitable habitats and recurring disturbances, including climatic oscillations and soil erosion (Callaway et al., 2002; Körner, 2003a). As a result of these selective pressures, the alpine flora exhibits marked differences from its lowland counterpart (Chapin et al., 1995; Wootton et al., 2025). In particular, the shallow soils characteristic of alpine landscapes are closely connected to the underlying bedrock, creating vegetation mosaics that mirror the variability of soil properties (Alvarez et al., 2009; Parisod, 2022), and even fine-scale genetic variability at the intraspecific level (Rogivue et al., 2025).

In addition to natural pressures, anthropogenic activities have introduced significant amounts of pollutants into alpine environments. In particular, the Alps bear the legacy of extensive mining activity dating back to the Neolithic period and intensified over the past 2,500 years (Bailly-Maître, 2010; Elbaz-Poulichet et al., 2020; Arribet-Deroin, 2021). Numerous abandoned small-scale mining sites (including Pb, Zn, Cu, and Ag, as well as coal) are scattered throughout the Alps, even at high elevations (i.e., up to 3,000 m a.s.l.). These mining activities generated waste from rock extraction, which was conducted using either fire or mechanical techniques. Following rock extraction, processing operations caused contamination that persists to the present day, resulting in a significant stock of pollutants in soils, including

PAHs and TMMs (Dudka and Adriano, 1997; Achten and Hofmann, 2009; Nemer et al., 2022; Guillevic et al., 2023b,a). Importantly, the spatial extent of former mines in the Alps is generally small, with surfaces covered with contaminated waste rocks typically under 0.01 km². This contamination imposes additional selective pressures on alpine plant populations, potentially disrupting species interactions with pathogens, predators, or soil microorganisms and creating novel ecological niches. Such conditions could lead to rapid microevolutionary changes, as populations must either tolerate the contaminants, acclimate through phenotypic plasticity, or face local extinction. While Stöcklin et al. (2009) and Rogivue et al. (2025) highlighted the capacity of alpine plants to respond to global changes through migration or microevolution, the specific impacts of mining-related contamination on biodiversity and evolutionary processes in alpine ecosystems remain largely unexplored.

Metal-contaminated soils have attracted the attention of evolutionary biologists because of the very high selection pressures they exert on plants, making TMMs tolerance in plants a compelling example of microevolution in action (Antonovics et al., 1971). These strong selection pressures may induce very different responses from living organisms through phenotypic plasticity (Chen et al., 2015) or through adaptation (Carrera-Martinez et al., 2011; Epelde et al., 2015; Andrew et al., 2019). On short timescales typical of ongoing environmental change, phenotypic plasticity often emerges as the most immediate response, while adaptation requires a longer time to manifest (Savolainen et al., 2013; Fox et al., 2019). These two phenomena are not mutually exclusive, and sometimes plasticity in response to past environments is required to allow future adaptation (Coates et al., 2025). Some studies have demonstrated that local adaptation (LA) can occur over short periods of time and in large industrial metalliferous habitats (up to several km²) (Antonovics et al., 1971; Baker and Walker, 1989; Khalil et al., 2014; Khosravi et al., 2021; Papadopulos et al., 2021). This process is driven by strong selection pressures that promote rapid population differentiation between contaminated and non-contaminated soils, enabling some plant populations to respond swiftly to environmental pressures typical of microevolutionary studies (Antonovics et al., 1971; MacNair and Christie, 1983; Reznick and Ghalambor, 2001; Hendry and Kinnison, 2001; Papadopulos et al., 2021; Tellier et al., 2023).

However, the effectiveness and sustainability of such rapid adaptation in small-scale, isolated mines that are characteristic of the Alps remains untested. Indeed, founder effects in small populations that have colonized former mining sites and gene flow with populations from adjacent non-contaminated soils may impede adaptive processes. One of the indicators of LA is genetic differentiation between populations : selection leaves traces in the genome, particularly the neutral genome, which may be linked to one or more adaptive genes (Vekemans and Lefèbvre, 1997; Koch et al., 1998; Mengoni et al., 2001; Pauwels et al., 2006; Jiménez-Ambriz et al., 2007; Frérot et al., 2018). This heavy contamination compels plant populations to adapt to harsh conditions. However, the very small geographical scale of these contaminated patches allows for gene flow with neighboring non-contaminated populations, which can disrupt potential adaptive processes by flooding the population with non-adaptive alleles (Hämälä *et al.*, 2018). While adaptation typically requires extended periods to achieve significant evolutionary changes, our study aims to focus on

the microevolutionary processes occurring over much shorter timescales spanning from a few decades to a few centuries since alpine mines were abandoned. This limited timeframe may hinder the accumulation of substantial genetic changes, complicating our ability to detect LA using genomic data. An alternative, and more direct, approach to detecting LA is to measure whether that local genotype has a higher fitness in its own habitat than foreign genotypes. This requires reciprocal transplant experiments to quantify genetically based *fitness* differences between populations (Kawecki and Ebert, 2004; Anderson and Geber, 2010; Vergeer and Kunin, 2013; Honjo and Kudoh, 2019; de Villemereuil et al., 2022; Kioukis et al., 2020).

Our study focuses on understanding the response of *Cardamine resedifolia* L., a plant species commonly found on former mining sites in the Alps. This raises crucial questions about the mechanisms behind this plant's tolerance : whether its survival is driven by phenotypic plasticity or by adaptation over such small scales. By investigating an alpine species, we aim to clarify how plant populations can persist and evolve under intense anthropogenic pressures on short spatial and temporal scales, shedding light on the initial steps of LA in such extreme environments. To address these questions, plants from six former mines with different types of exploitation (coal, copper, and silver-lead) were sampled in the French Alps to ascertain whether parallel adaptive responses are indeed feasible, thereby facilitating the identification of specific types of contamination that are more likely to induce LA. Mine populations, as well as neighboring populations on wild soils located 10 to 100 meters away, were sampled. We analyzed these samples using a combination of high-throughput genomic data and experimental approaches. First, we sequenced tens of thousands of Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs) to measure their genomic differentiation from neighboring populations on non-polluted soils. Next, we performed a reciprocal transplant experiment over two years, growing seeds from ancient mines and non-contaminated areas on both kinds of soils to test for LA, and also help us distinguish the relative importance of plasticity and adaptation in plant responses. Finally, we conducted genome scans to identify genomic regions potentially under selection and mapped them to the annotated genome of *Arabidopsis thaliana* to explore their potential functions. Our results indicate LA in a majority of sites, and we identify some genes that may have a strong role in adaptation to soil pollution. We thus build a strong case for local adaptation to edaphic conditions resulting from human activity, occurring over a narrow temporal window and fine spatial scale — a pattern rarely documented in alpine ecosystems.

4.2.4 Materials and methods

Study system and sampling *Cardamine resedifolia* L. (Brassicaceae) was chosen as a model species because it is present on many former mines in the Alps and because it has been shown to be a hypertolerant and hyperaccumulative plant for zinc and nickel (Prasad, 2005; Krämer, 2010) (Fig.4.1a). *C. resedifolia* is a diploid perennial (Krahulcová, 1988) that grows on siliceous substrates in open habitats between 1,500 and 3,500 m above sea level in the alpine zone in European mountains. It flowers from May to August and is entomophilous (Hülber et al., 2010) but is mainly self-pollinated (Lihová et al., 2009). It also reproduces clonally through the development of underground rhizomes, which give rise to multiple

interconnected rosettes. Moreover, since the *Cardamine* genus is relatively close to *Arabidopsis thaliana* L. (Al-Shehbaz et al., 2006), we took advantage of the extensive knowledge of gene functions of this model organism.

Six mine sites of the French Alps, located in the alpine environment where *C. resedifolia* occurs, were selected for sampling spanning various ages of exploitation from the Bronze Age to the 20th century and durations ranging from a few decades to several centuries of exploitation (Fig.4.1b,c and Table 7). These mines also have different types of contamination, resulting from the former exploitation of Copper, Silver-Lead or Coal (anthracite and graphite ; Table 7).

For each population of *C. resedifolia* growing on mine waste, we sampled a wild population growing on non-contaminated soil 10-100 m away. Hereafter we will refer to M-plants and W-plants for plants collected on mine waste and on non-contaminated wild soils, respectively.

In each of the 12 populations (six M- and W-population pairs), leaf tissue was sampled from 10 individuals and preserved for DNA extraction in silica gel. Individuals were sampled at least two meters apart to avoid sampling clones or individuals from the same seed family. Ripe seeds were harvested from a minimum of 10 individuals from each population, dried, and stored at 4°C. In each population, we collected 24 L of soil, which we then sieved to 2 mm and stored at ambient temperature to perform a reciprocal transplant experiment (see below).

Table 7 – Main characteristics of mining sites studied. The table presents the historical mining activities at each location, highlighting the main ore exploitation and the corresponding time periods of exploitation.

Mine location	**Ore-exploitation**	**Exploitation period**	**GPS position**	**Elevation (m)**	**Reference**
Alpe de Villar d'Arène (AVA)	Copper	1835–1839	N44.99108, E6.38407	2050	(J-L. Latil, 2018)
Plan des Cavalles (PDC)	Copper	2040–1766 BC	N45.16092, E6.12625	2511	(Bailly-Maitre, 2007)
Lac Blanc (LB)	Silver-Lead	Antiquity–14th	N45.11681, E6.10914	2530	(Bailly-Maître and Bruno-Dupraz, 1994)
Sarrasins (SAR)	Silver-Lead	11th–19th	N45.1603, E6.6011	2810	(Durand and Edon, 2016)
Combe Charbonnière (CC)	Coal (anthracite)	1880–1951	N45.10176, E6.10886	2550	(Bailly-Maître, 2014)
Chardonnet (CHAR)	Coal (graphite)	1901–1930	N45.0342, E6.4959	2638	(Provence-Alpes-Côte, 2010)

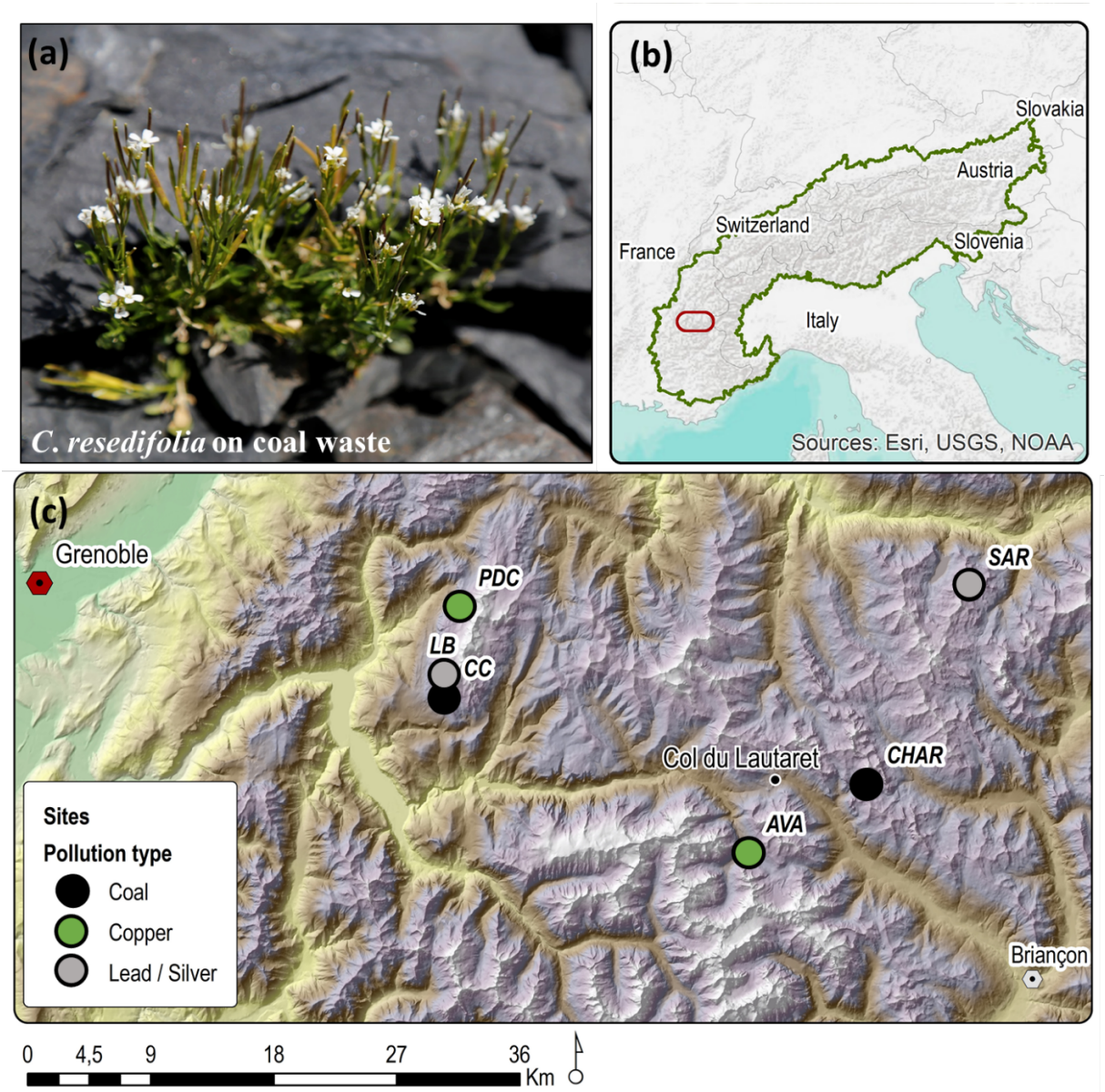


Figure 4.1 – Study species and sites. (a) Flowering individual of *C. resedifolia* on coal from the CHAR site, photo : M. Raveton. (b) Location of our study region in red within the broader context of the Alps. (c) Map of *C. resedifolia* sampling sites, with the background showing increasing elevation from green to grey. Circles show sampling sites, with colors denoting mining type. AVA : Alpe de Villar d'Arène, PDC : Plan des Cavalles, LB : Lac Blanc, SAR : Sarrasins, CC : Combe Charbonnière, CHAR : Chardonnet. At each mine, a wild (non-contaminated) zone was identified and sampled 10-100m away.

Levels of contamination in soils and plant tissues In order to assess levels of contamination in both soils and plants, we created three composite soil and three composite plant tissue samples for chemical analyses in each population. Samples were stored at −20°C. For chemical analyses, soils were dried and then ground to a fine powder. Plants were rinsed with MQ water, then dried and ground using an agate mortar, also to a fine powder.

For TMMs analyses (Cd, As, Co, Cr, Cu, Zn, Ni, Pb, Sb, and Se), all composite samples were analyzed by inductively coupled plasma-atomic emission spectrometry (ICP-AES ; Agilent, Varian 720-ES) and by inductively coupled plasma mass spectrometry (ICP-MS ; Agilent 7900 coupled to an ESI PrefFast IC module). The plant and soil sample solutions were analyzed after microwave (ultra-WAVE, Milestone) assisted acid digestion (HNO_3) at 220°C following published protocols (Heredia et al., 1995). The accuracy of the measurements was evaluated based on the analysis of certified reference materials (NIST 1944 and IAEA-405 for solid samples). Total mercury was analyzed by atomic absorption spectroscopy after pyrolysis and gold amalgamation (AMA 254, Altec) with a relative precision of ±5% determined from triplicates (Guedron et al., 2009). The total mercury concentration measurements were validated with the certified reference materials (ERM CC141 loam soil) and were always within the published range ($0.083 \pm 0.017\ \mu g \cdot g^{-1}$). For assays estimated below the quantification limit (<LQ), the values were replaced with LQ/2 (Supplementary data C, Table S2 & S3).

For PAHs detection, samples were extracted with dichloromethane and acetone (80 :20, v/v), re-concentrated in methanol under nitrogen flux, and analyzed with liquid chromatography coupled with a fluorescence detector (HPLC ; Marchal et al. (2025)). Measurements focused on the following PAHs : $PAHs_{light}$ [acenaphthene (Ace), fluorene (Flu), phenanthrene (Phe), anthracene (Ant)] and $PAHs_{heavy}$ [benzo(a)anthracene (BaA), benzo(a)pyrene (BaP), benzo(b)fluoranthene (BbF), benzo(g,h,i)perylene (BghiP), benzo(k)fluoranthene (BkF), chrysene (Chr), dibenz(a,h)anthracene (DBahA), fluoranthene (Fla), indeno(1,2,3-cd)pyrene (IP), pyrene (Pyr)] (Supplementary data C, Table S5 & S6).

The enrichment of TMMs, $PAHs_{light}$, $PAHs_{heavy}$ and ΣPAHs in mining soils was estimated for each contaminant individually using the Pollution Index (PI, Eq.4.2.4), and then summarized across contaminants using the Pollution Load Index (PLI, Eq.4.2.4)(Kowalska et al., 2018).

$$PI_n = \frac{CM_n}{CW_n} \tag{3}$$

$$PLI = \sqrt[n]{PI_1 \times PI_2 \times \ldots \times PI_n}$$

(4)

where CM_n is the concentration of contaminant n in an M-soil and CW_n is the concentration of the same contaminant in the neighboring W-soil, which reflects the geochemical background. For plants, the same equations (Eq.4.2.4–4.2.4) were used to evaluate TMMs contamination (PLI_{roots} and PLI_{shoots}), and heavy and light PAHs contamination in whole plants (PLI_{plants}).

Genomic measures of population structure In order to identify the origin of *C. resedifolia* populations growing on mine waste, to assess the levels of gene flow with neighboring populations from uncontaminated soils, and to identify genes potentially under selection, we needed a dense sampling of molecular markers across the genome of *C. resedifolia*. This was achieved using a reduced-representation library method : double digest Restriction-site Associated DNA sequencing (ddRAD-seq) (Peterson et al., 2012). Key elements of the protocol (i.e., the choice of restriction enzymes and fragment size selection ; see below) were chosen based on an *in-silico* digestion of the *C. resedifolia* reference genome (Rellstab et al., 2020) performed using the R package SimRAD (Lepais and Weir, 2014).

DNA extraction, genotyping, and bioinformatic analysis DNA from leaf tissue (10–20 mg) of 120 individuals of *C. resedifolia* was extracted using the DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Germany). We then followed the original ddRAD-seq protocol (Peterson et al., 2012) with minor modifications. Between 50 and 200 ng of genomic DNA per sample was double-digested with 10 units of the restriction enzymes *PstI* and *MspI* (New England Biolabs Inc.) at 37 ℃ for 2.5 hours. Digestion was then continued with alternating phases of ligation of adapters *(Peterson et al., 2012)* by adding 10 units of T4 DNA ligase (New England Biolabs Inc.), 2 µl of adapters P1 and P2, and 1 µl of 10 mM ribo-ATP (New England Biolabs Inc.) in each sample. This simultaneous digestion-ligation reaction was performed during 60 cycles of 2 minutes at 37 ℃ (digestion) and 4 minutes at 16 ℃ (ligation). Unique 5-bp barcodes were added together with Illumina adapters during ligation for each individual to be tagged.

After multiplexing all individuals, fragments between 200–600 bp were selected using a BluePippin and amplified by PCR (initial denaturation 30 s at 98 ℃, then 15 cycles — denaturation 10 s at 98 ℃, hybridization 30 s at 66 ℃, elongation 1 min at 72 ℃ — final elongation 10 min at 72 ℃).

Amplified fragments were then sequenced on a 2 × 150 bp paired-end NovaSeq sequencer by Fasteris (Switzerland), yielding over 1.16 billion reads. Adapters were trimmed using the BBduk tool (Bushnell, 2014), and we removed reads shorter than 20 bp and reduced all reads to 110 bp on R1 and R2 ends. SNPs were called from these reads using STACKS (Catchen et al., 2013) : the `process_radtags` function was used to demultiplex the data ; reads were then aligned to the *C. resedifolia* reference genome (Rellstab et al., 2020) using the `bwa` function (reads with a mapping quality below 20 were excluded) ; finally, SNPs were called from the BAM files using the `gstacks` function.

For genome scans, the `population` function from STACKS was used to remove SNPs with a minor allele count < 2. SNPs were then filtered using VCFTools (Danecek et al., 2011) with the following parameters : a maximum depth of 250 and a minimum depth of 5, a maximum of 60% missing data per locus, and a maximum of 50% missing data per individual at each SNP. In total, 68,176 SNPs were retained after this procedure. To ensure independence between loci, a filter on the number of SNPs was applied using VCFTools' `-thin 150` function, which selects one SNP every 150 bp (Supplementary data E, Table S1 & S2).

Phylogenetic relationships We estimated the phylogeny of all individuals using the IQTREE v2.1.4 beta (Nguyen et al., 2015) by concatenating all reads, including invariant sites. Here again we retained reads with more than 5x coverage, loci with less than 60% missing data, and individuals with less than 50% missing data (Supplementary data E, Table S2), yielding a DNA matrix of 3,841,317 bp. We used ModelTest to find the best model, which was the model GTR+F+G4. The -alrt 1000 parameter was used to perform SH-like approximate likelihood ratio test to assess the robustness of the branches (Guindon et al., 2010). The phylogenetic tree was rooted using the *C. resedifolia* individual sequenced by Rellstab et al. (2020), which grew far away from our study area in southern Switzerland.

Genetic diversity, breeding system, and genes under selection The inbreeding coefficient of each individual relative to its population (F_{IS}), the number of private alleles, nucleotide diversity (π) in each population, and genome-wide differentiation between population pairs (F_{ST}) were calculated using the populations program in STACKS (Catchen et al., 2013).

In order to detect loci potentially under selection, the differentiation (F_{ST}) between pairs of M- and W-populations was calculated for each SNP using the STACKS population software (Catchen et al., 2013) and the PCADAPT package (Luu et al., 2017). SNPs ranking among the top 5% most differentiated using both methods were identified as potentially under selection. Since an SNP outlier might not be the direct target of selection but rather be physically linked to a selected region (Smith and Haigh, 1974; Maynard and Haigh, 2007), we extracted the broader DNA sequence in the reference genome of *C. resedifolia* in which each of these SNP outliers was embedded ($\pm$ 250 bp around each SNP). These loci were aligned to the reference genome of *A. thaliana* to access an annotation using BLASTn (Madden, 2003) with an e-value cut-off of 10^{-5}, an identity percentage $> 70\%$, and a bit score > 200. The genomic function of genes located within a radius of $\pm$ 2500 bp around the aligned locus was investigated using the TAIR database (Poole, 2007).

Experimental test for local adaptation The high levels of contaminants in soils and plants growing on mine waste and genetic differentiation (see Results) suggested that populations of *C. resedifolia* might be locally adapted to their soil. We formally tested for this using reciprocal transplants, whose design relied on the six pairs of M- and W-populations sampled : seeds from M-plants and W-plants were sown on both M-soils and W-soils of the same site. Each soil was mixed with 20% white sand (1–2 mm, washed

and autoclaved) to ensure relatively identical hydric conditions. A minimum of 350 seeds per population were sown with a layer of 1–2 mm white sand added to the surface to achieve the same albedo.

Plants were grown during two seasons (2023-2024) in semi-controlled conditions suited to their ecology at the botanical garden of the Lautaret pass (Fig.4.1, c. 2100 m a.s.l.). For each of the 24 experimental treatments (12 populations × 2 soils on which they were grown), *fitness* was estimated as the product of (i) the probability of each seed surviving to the end of the experiment, (ii) the probability of flowering of each surviving plant, and (iii) the number of seeds produced by each flowering individual (flowers were mostly produced in the second summer). Survival and flowering could only be evaluated as probabilities for all plants within a specified treatment as a collective demographic metric (McGraw and Caswell, 1996). In contrast, the number of seeds was measured for distinct individuals within each treatment as the product of the number of siliques they yielded, multiplied by the average number of seeds per silique estimated from counting the seeds in ten siliques. A t-test was conducted to test for fitness differences between M- and W-populations grown on the same soil and between plants from the same population grown on the two soils.

4.2.5 Results

Levels of contamination in soils and plant tissues Pollution indices indicated a high level of contamination in total metal miners (TMMs) of M-soils relative to W-soils in all sites except CC, and of M-plants relative to W-plants in all sites and for both shoots and roots (Table8). In contrast, soils or plant tissues were not systematically enriched for polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) (Table8).

Contamination profiles of soils exhibited significant variability across different types of mines, and even within a single type of exploitation (Supplementary data D, Table S2 & S5, Table8). In general, TMMs contamination levels were higher in areas involving metal exploitation, as indicated by Pollution Load Index (PLI) values > 1 (Tables8 & Supplementary data C Table S2). Specifically, the AVA M-soil had the highest levels of TMMs contamination (PLI = 4.16), whereas the CC M-soil exhibited the lowest TMMs contamination levels (PLI = 0.63). For PAHs, the highest enrichment was observed in the SAR-M soil (PLI = 2.11), followed by the PDC M-soil (PLI = 1.11). However, some mine soils were less contaminated than their wild counterpart (Supplementary data C, Table S2), leading to low PLI values, as for CC-M and CHAR-M.

Table 8 – Overall contamination of soils and plants, measured using the Pollution Load Index (PLI) that compares concentrations in M-soils relative to neighboring W-soils, and M-plants relative to neighboring W-plants. For TMMs, the PLI (Eq. 2) was calculated using the concentrations of Cd, As, Co, Cr, Cu, Hg, Zn, Ni, Pb, Sb and Se. For PAHs, the PI of $SPAHs_{heavy}$ and $SPAHs_{light}$ was used to calculate the PLI (Eq. 2). Please refer to Supplementary data D Tables S2, S3, S5, S6 for more information. M : mine, W : wild

Site	ETMs PLI			HAPs PLI	
	Soil	Root	Shoot	Soil	Plant
AVA	4.16	7.41	4.50	0.82	0.82
PDC	1.39	1.76	1.63	1.11	2.04
LB	1.88	2.88	4.72	0.79	1.13
SAR	2.86	4.12	4.57	2.11	0.60
CC	0.63	1.00	1.30	0.23	1.61
CHAR	1.65	2.19	3.44	0.87	1.01

At both copper mining sites, Pollution Load Index (PLI) was primarily driven by copper enrichment (Pollution Index (PI) of 4.75 for PDC and 25.58 for AVA, Supplementary data C, Table S2), and the AVA site also contained very high Sb and Pb contamination (PIs of 54.00 and 60.24, respectively). For former silver-lead mines, the most dominant elements were found to be Hg and Pb, with respective PIs of 6.53, 5.51 for LB and 15.98, and 12.45 for SAR (Supplementary data C, Table S2), although the SAR site also showed high PIs of As and PAHs (heavy and light ; Supplementary data C, Table S2), and LB for Sb. At the coal sites, soils were contaminated with Hg (PI $>$ 3.30, Supplementary data C, Table S2), but CHAR also demonstrated a high enrichment in Se and Cd (PI $>$ 2).

In all cases, plant tissues (shoots and roots) were significantly enriched in TMMs, with a PLI $>$ 1 observed for all M-populations, including those growing on coal, thus mirroring soil TMMs-bioavailable contamination (Supplementary data C, Table S3). When performing a linear regression between total PAHs concentrations in soils and in plants, a significant relationship is observed (slope = 0.45 $\pm$ 0.06, p-value $<$ 0.001), indicating a clear link between plant contamination and the surrounding soils. However, disparities are evident between individual compounds. For instance, the correlations tend to be stronger for heavier PAHs compared to lighter ones. These differences in behavior, combined with occasionally very low concentrations for certain compounds, introduce uncertainties in the individual PIs, thereby explaining the variability in the Plant-to-Soil PLIs observed across different sites (Tables 8, Supplementary data C Tables S3 & S6).

Genomic measures of population structure The various genetic diversity indices indicated a general tendency for W-populations to exhibit higher diversity and lower inbreeding than their M-plant neighbors. The number of private alleles exhibited considerable variation among populations but was always higher in W-plants than in M-plants of the same population pair. Although there was considerable variation in the inbreeding coefficient (F_{IS}) values observed across populations, all populations but

one (PDC-W) showed signs of inbreeding. Finally, W-plants systematically exhibited a higher level of nucleotidic diversity (π) than M-plants from the same site (Table 9).

Differentiation between neighboring M- and W-population pairs was high (mean $F_{ST} = 0.23$, $sd = 0.08$). The highest F_{ST} value was observed between populations of the CC site ($F_{ST} = 0.32$) and the lowest between populations of the PDC site ($F_{ST} = 0.11$; Table 9).

The phylogenetic tree of all *C. resedifolia* individuals showed that individuals from the same population formed a clade in a majority of cases ($aLRT > 80$). In general, M-plants from the same population formed a clade that was either nested within or sister to the clade formed by neighboring W-plants. No clear structure appeared for deeper branches of the tree among sites (Fig. 4.2).

Table 9 – Summary of genetic diversity within and between populations of *C. resedifolia* and number of SNP outliers. n : number of individuals genotyped, Private : number of private alleles, Fis : mean inbreeding index in the population, Pi : nucleotidic diversity, FST : genetic differentiation between pairs of M- and W- populations from the same mining site. FST outliers identified by Gstacks and PCAdapt, as well as those identified by both methods, are shown in the last columns. M : mine, W : wild

Population	n	Private alleles	Fis	Pi	FST	Outliers Gstacks	Outliers PCAdapt	Common outliers
AVA-M	9	1,174	0.18	0.22	0.23	194	342	75
AVA-W	9	2,148	0.22	0.26				
PDC-M	8	2,179	0.18	0.14	0.11	63	202	6
PDC-W	9	6,656	-0.05	0.29				
LB-M	8	917	0.18	0.21	0.25	213	64	4
LB-W	10	3,165	0.01	0.33				
SAR-M	7	1,333	0.10	0.18	0.12	72	78	3
SAR-W	9	4,599	0.56	0.24				
CC-M	8	1,049	0.02	0.12	0.32	333	270	173
CC-W	8	2,611	0.21	0.25				
CHAR-M	6	1,309	0.08	0.24	0.23	134	117	103
CHAR-W	5	1,333	0.29	0.29				

Experimental test of local adaptation All plant populations, except those from CC-M and CC-W, exhibited higher fitness on W-soils than on M-soils. The highest fitness values were obtained for plants grown on W-soils, irrespective of their genotype (M- or W-plants, Fig. 4.3). In contrast, the lowest fitness values were measured in plants grown on contaminated soils. This was true for both M- and W-plants but was especially striking for the latter, which had fitness values of zero on M-soils, due to either no survival or no flowering (Figure 4.2).

When comparing the performance of different populations on the same soil, local populations exhibited higher performance than foreign populations in 10 out of 12 comparisons, a result that was significant in four comparisons. The most striking differences were found on the M-soils of the AVA, PDC and LB

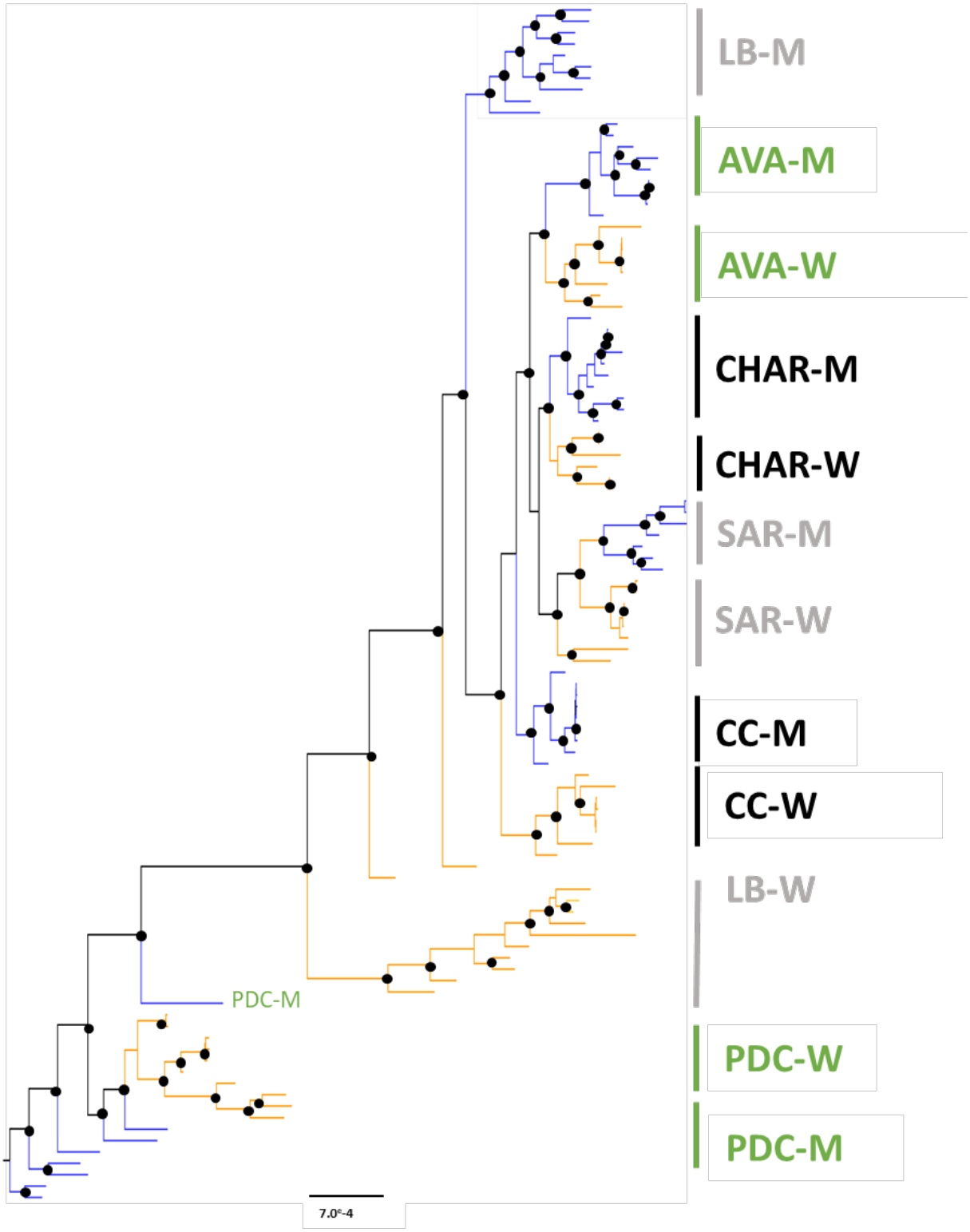


Figure 4.2 – Phylogenetic structure of wild and mine population of *C. resedifolia*. Wild populations are shown in orange and mine populations in blue. Grey, green and black labels separate the exploitation type of the mine site associated with each population, respectively indicating silver-lead, copper and coal exploitations. This phylogenetic tree was estimated from 3,841,317 bp aligned on the *C. resedifolia* reference genome using maximum-likelihood implemented in the IQtree software. Nodes with greater than 80% support according to the SH-aLRT test are denoted by black circles. M : mine, W : wild

mines, on which W-plants had nearly null fitness due to no flower production, although some plants managed to survive (Figure 4.2).

Genes under selection Genomic analyses revealed substantial variation in the number of outliers (detected by Gstacks) across populations, ranging from 63 for the W-M population pair in PDC to 333 in CC (Table 9). *PCAdapt* identified between 64 outliers in LB and 342 in AVA. The number of outliers identified by both methods varied significantly, with SAR having the fewest (3) and CC having the most (173 ; Table 9).

Genome annotation was explored only in populations exhibiting evidence of LA in the reciprocal transplant experiment : AVA, PDC, LB and CHAR. with functional annotation highlighting candidate genes involved in stress response, transport, metabolism, and genetic regulation, suggesting population-specific adaptive processes. Among the annotated genes around each outlier SNPs, we identified 38 genes for AVA, 3 for PDC, 4 for LB, and 126 for CHAR. Notably, only 1 gene was shared between AVA and CHAR sites : the *HSP70* protein involved in stress tolerance such as TMMs exposition (Pan et al., 2024). Genes were grouped into broad functional categories according to their role described on David annotation (Dennis et al., 2003) or TAIR (Lamesch et al., 2012).

Plants from AVA, PDC, LB and CHAR sites did not show similar gene selection (Supplementary data E, Table S3). A large number of annotated genes corresponded to the functional category "Gene expression" (transcription factor, translation elongation...) in M-plants, regardless of the site considered, and indicating selection on genomic integrity and gene expression regulation playing important roles in responses to environmental stresses (Supplementary data E, Table S3). Thereafter, the genes involved in "Response to stress" were also identified in M-plant, at the exception of PDC-plant. A broad variety of genes (not necessarily the same genes in AVA-, LB- and CHAR-plants) suggested endoplasmic reticulum stress (*HSP70, UBC, UBA*), cellular stress signalization (*bZIP, TIR-NBS-LRR, OCP3*) and oxidative stress (*TRX2*). Interestingly, candidate genes were associated with membrane transporters ; some of them were already described with xenobiotic exposure (*DTX8, ATHMP48, ABCB28, UPF0016*). Finally, a range of candidate genes from AVA-, LB-, and CHAR-plants were associated with the functional category "Cell wall organization," indicating a potential structural adaptation aimed at protecting vital cellular functions (e.g., *LGT9, PDCB4, DIR5, GH9B7, PGX3*).

Additionally, other genes potentially involved in TMMs and PAHs tolerance were identified, with roles in primary and secondary metabolism linked to stress adaptation (e.g., *NUDT10, P4H12*).

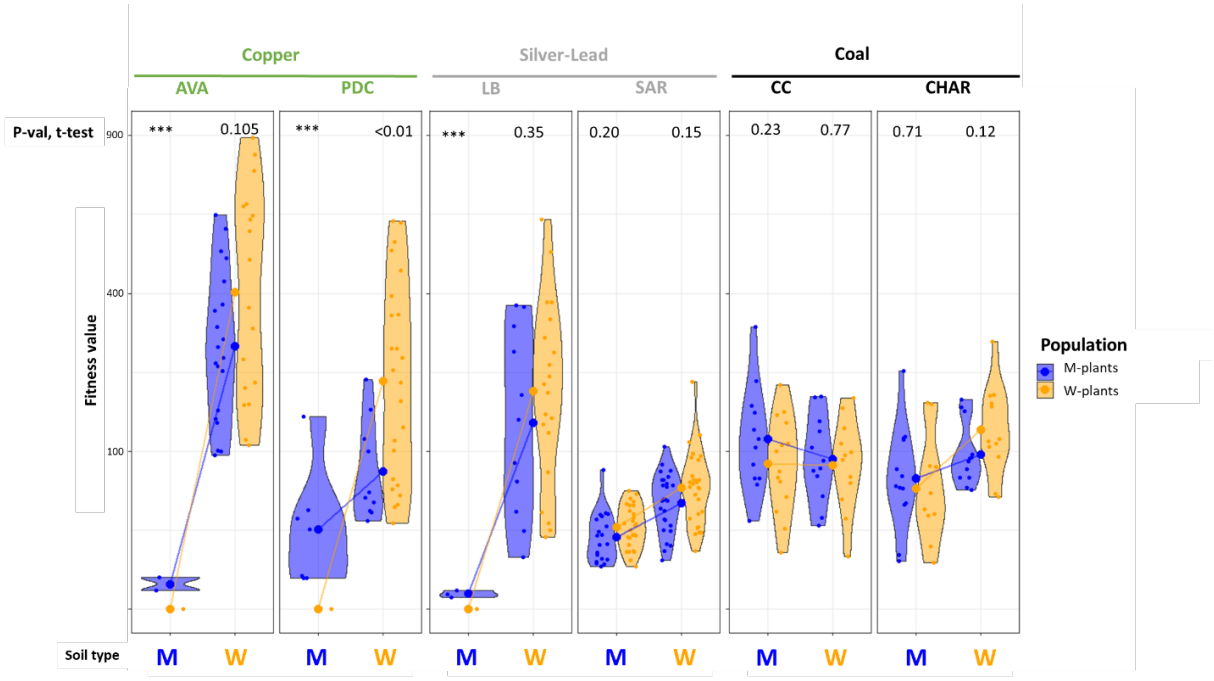


Figure 4.3 – Results of reciprocal transplant experiments between soil types. Graphs show the fitness of M- and W-plants on both M- and W-soils for each of the six sites, represented using a square-root transformation. The fitness of M-plants is shown in blue and the fitness of W-plants in orange. P-values on top of graphs refer to comparisons between the fitness of M- and W-populations grown on the same soil. M : mine, W : wild.

4.2.6 Discussion

Our results show significant soil and plant contamination at six former alpine mines, primarily due to TMMs. This pollution induces varied plant responses, including plasticity and clear signs of LA. Notably, LA has evolved repeatedly at fine spatial and temporal scales, even in small populations. Analysis of population pairs exhibiting LA revealed genes potentially under selection, some of which are related to stress responses induced by TMMs and/or PAHs.

Pollution hotspots in alpine soils Alpine environments can be contaminated by atmospheric deposition of TMMs due to long-range transport of Pb, Cd, Hg and Zn, with concentrations in soils increasing with elevation (Zechmeister, 1995; Schroeder et al., 2014; Guédron et al., 2016; Guillevic et al., 2023b). However, beyond this regional or diffuse contamination, past mining activities have resulted in an intense and highly localized burden, resulting in markedly elevated pollution levels. TMMs enrichment in M-soils (PLI $>$ 1) indicates legacy pollution from ancient mining activities. Indeed, concentrations are considerably higher than those recommended for European soils (Tóth et al., 2016)(Supplementary data C, Table S2). For some elements, such as As, Hg, Pb, Cu, and Zn, concentrations are greater than those reported in large industrial mining complexes (Grangeon et al., 2012; Frérot et al., 2018; Barsova et al., 2019; Papadopulos et al., 2021; Radi et al., 2023; Mensah and Addai, 2024). In addition, the PI values exceed those observed in industrial mining sites for As, Hg, Cd, or Pb (Jorfi et al., 2017; Mensah and Addai, 2024)(Supplementary data C, Table S2), which confirms a high contamination due to historical

mining activities compared to the local geochemical background (Thevenon et al., 2011; Elbaz-Poulichet et al., 2020; Guiter et al., 2025).

This TMMs contamination highlights the persistence of contaminants regardless of how long the mine has been closed (Table 7 & Supplementary data C TableS2). Indeed, heavy contamination has been observed even in the PDC copper mine, although it has been out of use since antiquity (Bailly-Maitre, 2007). This highlights the ongoing vulnerability of these environments, which still face significant impacts, including reduced plant diversity and cover (results not shown). Moreover, contamination is transferred to *C. resedifolia* tissues, with concentrations in plants growing on mining soils (Supplementary data C, Table S3 & S6) sometimes exceeding toxicity thresholds (Krämer, 2010; Chibuike and Obiora, 2014). This indicates a high bioavailability of TMMs in soils, and a translocation into aerial parts, which is consistent with the fact that *C. resedifolia* is described as a hyperaccumulator (Prasad, 2005; Krämer, 2010).

The PAHs contamination in the studied mining sites are within the typical range of levels found in mountainous regions (7-321 $ng.g^{-1}$; (Marchal et al., 2023), and are lower than that observed in major industrial mining complexes (e.g., 1500 $ng.g^{-1}$ in ; Zhang et al. (2020a) ; Supplementary data C, Table S6) suggesting that residual PAHs pollution inherited from mining activities is limited. Consequently, differences in PAHs concentrations between mine and wild soils are small and PAHs contamination is less likely to influence *C. resedifolia* population. The mining sites with the highest soil PAHs enrichment are those from former copper (PDC & AVA) and silver-lead (SAR) mines, linked to anthropogenic pyrogenic activities to fragment the bearing rock for metal extraction and for steelmaking activities (i.e., melting furnaces ; Bailly-Maitre (2007) as well as for heating miners' homes during winter (Ancel, 2010). These pyrogenic activities were a source of PAHs emissions, contributing to soil contamination whose chemical composition is dominated by PAHs with 4-5 high molecular weight cycles. However, emission of atmospheric PAHs could have led to contamination of nearby soils through short-range deposition (including the 100m range), explaining the small differences observed between mine and wild soils. These sites are also characterized by slightly different soil and plant contamination profiles. For instance, heavy PAHs amount to more than 80% of the total contamination in M-soils while they are systematically lower in M-plants (down to 51%). This discrepancy is due to various factors affecting PAHs soil-to-plant transfers, including soil properties, PAH mobilities, and plant-microbe interactions (Tarigholizadeh et al., 2024). In contrast, the anthracite and graphite mines have a more compact macromolecular coal structure containing native PAHs at lower concentrations compared to low-rank coal (Achten and Hofmann, 2009; Li et al., 2024), and predominated by 4-6 cycles high molecular weight PAHs and only extractable 2-3 cycles PAHs. Therefore, the relatively low contamination levels at coal mining sites (M-soils and M-plants from CC and CHAR) can be attributed to coal mining producing fewer mobile and bioavailable PAHs compared to the pyrogenic techniques used on-site for ore extraction (Dai et al., 2024; Yuan et al., 2024).

Repeated colonization of highly contaminated soils Phylogenetic results show that the six studied M-populations originated from the neighboring W-population, situated 10-100 meters away, which indicates that tolerance to pollution has appeared repeatedly on our study sites (Fig. 4.2). Furthermore,

because of the constant perturbation of soil that occurs on an active mine, each of these populations must have been established after mining operations ceased, a few decades to a couple millennia ago only (Table 7). Small geographic distances and short divergence times between pairs of populations like this should lead to minimal genetic differentiation, but F_{ST} values instead range from 0.11 to 0.32 (Table 9). These F_{ST} values match those obtained from SNPs data in comparisons between plants growing on mining waste and wild populations separated by hundreds of kilometers (Papadopulos et al., 2021) or values that can be measured between different alpine plant species (Frei et al., 2012; Voisin et al., 2023). Our findings highlight unexpectedly high intraspecific differentiation over very short geographical distances, with populations located just 10–100 meters apart and having diverged between 74 years ago at the most recent and as far back as 1766 BCE (Fig. 4.1c, Table 7). Among the many factors that could explain these exceptional differentiation levels between neighboring M- and W-plant populations, natural selection for substrate tolerance stands as an important candidate.

Rapid and parallel evolution of local adaptation on former mine soils Our findings suggest that LA is indeed present at several sites, especially in the two former copper mines (PDC and AVA). At these sites, W-population seeds exhibited minimal or no development on M-soils, leading to an absolute fitness of 0, while M-genotype individuals experienced reduced fitness compared to W-genotype individuals on W-soils (Fig. 4.3). This pattern constitutes direct evidence of LA (Kawecki and Ebert, 2004), and could be the result of antagonistic pleiotropy between genes involved in tolerance to pollution, which consequently creates a cost to tolerance in other environments. Numerous studies have sought to ascertain the origin of this cost of tolerance to TMMs, but a comprehensive explanation for this phenomenon remains lacking (Harper et al., 1998). It has been hypothesized that the cost of tolerance is associated with the elevated energy expenditure necessary for processes such as the active transport or sequestration of TMMs (Maestri et al., 2010). Furthermore, given copper's fungicidal properties (Kunito et al., 1999; Poggere et al., 2023), it is likely that copper enrichment of soils has strong implications for plant nutrition (Benning and Moeller, 2021). This might explain why many Brassicaceae species, known for not establishing mycorrhiza, are hypertolerant to TMMs in general, and copper in particular (Domka et al., 2019). The finding of LA on both copper mining sites suggests that tolerance to TMMs pollution is the result of convergent microevolutionary processes exhibiting remarkably distinct modalities : while the PDC mine has been closed for several millennia, activities on AVA ceased less than two centuries ago. The latter site is particularly noteworthy due to the exceptionally rapid and small-scale (<100x100m) context in which LA evolved. Beyond copper-contaminated sites, our study also reveals signs of LA at one former coal mine (CHAR) and one silver-lead mine (LB), although fitness differences between populations are not significant in most comparisons.

The candidate genes under selection in *C. resedifolia* provide valuable insights into the molecular mechanisms underlying metal tolerance, which vary across sites. Despite the lack of congruence at the gene level, similarities emerge within gene functionality. For instance, genes related to stress responses were identified at the AVA, CHAR, and LB sites, and might be involved in responses to TMMs (Supplemen-

tary data E, Table S3). In addition, genes involved in cell wall synthesis or modification were identified in AVA, LB and CHAR, suggesting a structural modification aimed at storing metallic contaminants, a phenomenon that has been observed in hyperaccumulative plants (Krzesłowska, 2011; Manara, 2012; Le Gall et al., 2015). Other genes of interest were also identified in the AVA and CHAR populations, including a direct stress marker (HSP70), (Neumann et al., 1994; Al-Whaibi, 2011), as well as various transporters that play a role in metal hyperaccumulation or transport (Manara, 2012; Li et al., 2020; Molina and Segura, 2021; Kar et al., 2022). The collective detection of these genes offers insights into the mechanisms that may be under selection, which have a direct or indirect association with contaminant management in *C. resedifolia*. In the PDC and LB populations, only a few candidate genes were detected, with no direct link to contaminant management. These results highlight the possible outcomes of selection : individuals can either (i) undergo strong selection on a few genes that will subsequently be strongly differentiated, or (ii) undergo weaker selection on numerous genes that will be more difficult to identify (Savolainen et al., 2013).

While LA to soils contaminated with TMMs has been documented in larger industrial mining areas (Pauwels et al., 2005; Wójcik et al., 2013; Fones et al., 2016; Papadopulos et al., 2021) and over longer time spans on natural serpentine (Brady et al., 2005; Deng et al., 2007), our findings highlight that these processes can occur over much shorter spatial and temporal scales. Furthermore, M-populations of *C. resedifolia* are small : all six populations studied here contain a few hundred individuals or less, suggesting that natural selection is strong enough to compensate for the effects of genetic drift.

Interestingly, such divergent selection for fine-scale edaphic differences can constitute the first step for speciation (Butlin and Faria, 2024), as already shown on plants from serpentine soils (Sianta and Kay, 2021), granite outcrops in California (Ferris and Willis, 2018), or strongly alkaline soils in South Africa (Ellis and Weis, 2006).

Plasticity and additional factors that might contribute to strong genetic differentiation Our results show strong plastic responses on contaminated *vs* uncontaminated soils : in all population pairs except for CC genotypes, performed better on the uncontaminated W-soils, with fitness values frequently showing a $>$ 10-fold increase in W-soils (Fig. 4.3). Plasticity is advantageous over short periods of time but is associated with costs that can make it ineffective in the long term (DeWitt et al., 1998; Murren et al., 2015). As shown above, in four of the six sites, LA has emerged at different degrees as an additional response to soil contamination. However, in the former Ag-Pb mine of SAR, no signs of LA exist, and the only response of plants to soil contamination is plastic (Fig. 4.3). Finally, in the last site studied, the former coal mine CC, no plastic response was even detected, likely because of the absence of strong chemical differences between soils (Table 9). These results highlight the wide range of responses of *C. resedifolia* to pollution by past mining activities.

Even in cases where LA was absent, pairs of adjacent W- and M- populations remained highly differentiated (Table 9). This can be attributed to several neutral factors. Above all, high levels of autogamy, which are reflected by F_{IS} values > 0 in all populations but one (Table 9), increase differentiation. Genetic

drift will then reinforce this effect, especially given that populations growing on contaminated soils are small. Thirdly, phenological differences may arise between adjacent M- and W-habitats, likely influenced by stark ground color contrasts : black soils in coal mines vs. natural screes ; white rock pebbles in M-LB vs. an alpine meadow in W-LB ; and rocky mine piles (M-AVA, M-PDC, M-SAR) vs. nearby screes or meadows. Ground color differences are known to impact plant phenology due to differences in light reflection and soil temperature (Scherrer and Körner, 2011). Water deficit in highly draining M-soils may also influence their phenology (Jentsch et al., 2009). Such phenological changes between populations of the same species inhabiting metalliferous or serpentine soils have already been documented (Wright et al., 2006; Ryser and Sauder, 2006; Huang et al., 2011; Sakaguchi et al., 2019; Sianta and Kay, 2021).

Finally, contrary to a typical reciprocal transplant experiment conducted in the field, ours was conducted in controlled conditions aimed at specifically testing the effects of PAHs and TMMs soil contamination. We thus deliberately removed potential sources of divergent selection between habitats, such as ground color and soil texture differences which we homogenized using sand, differences in hydric stress that are typically exacerbated by mining soils (Jentsch et al., 2009; Ahirwal and Maiti, 2016; Feng et al., 2019) but which we erased by continuous watering, or biotic interactions with other plants or animals (Ahirwal and Maiti, 2016; Feng et al., 2019).

Further directions and conclusion While our study highlights LA and phenotypic plasticity in response to alpine soil contamination, several limitations must be considered. First, the relatively short experimental duration may better capture short-term plastic responses than long-term evolutionary trade-offs (Alif et al., 2022). Moreover, this two-year experiment might not perfectly capture the lifespan integrated fitness of *C. resedifolia* individuals, which are long-lived perennials that flower multiple times during their lives. Finally, seeds collected *in situ* were assigned to their mother's population (M *vs.* W), but the possibility of some seeds being fertilized by pollen from the neighboring population remains unaddressed. Our experimental results might thus underestimate the extent of LA.

Furthermore, due to the limited accessibility of alpine sites, we were unable to investigate phenological variations between populations *in situ*. This could have provided us with a more comprehensive understanding of the underlying causes of genetic differentiation, particularly in populations where we were unable to identify LA. However, it should be noted that the primary objective of our study was not to provide a direct explanation for such genetic differentiation. Instead, our efforts were focused on the empirical testing of LA.

Our genomic analysis also has limitations. Some key genes, particularly those with pleiotropic effects or complex interactions, may have been overlooked. Moreover, genes do not directly give us information on the transcriptomic or metabolomic pathways that are actually active : further studies could help to identify the molecular mechanisms of tolerance present in these plants in response to this very diverse contamination in alpine conditions known to be already stressful. While copper sites show strong signals of LA, silver-lead and coal sites have weaker signals. These results question the costs associated with copper tolerance, biotic interactions, and long-term adaptation.

In this study we have measured highly localized and long-lasting pollution in six abandoned mines of the French Alps. By studying one plant species that manages to grow on these contaminated soils, *C. resedifolia*, we have documented the initial stages of tolerance to soil pollution and shown that they involve phenotypic plasticity but, more importantly, local adaptation in a majority of cases. The spatial and temporal scales at play, as well as the population sizes considered, are exceptional, and these microevolutionary processes may have an incidence on speciation (Combrink et al., 2025). Moreover, our study underscores the necessity of careful sampling in local adaptation research, as environmental conditions can shift over short distances, potentially affecting the detection and interpretation of patterns of LA. Finally, whether these results generalize to other mining sites across the Alps or elsewhere and, perhaps more importantly, to other living organisms, remains an open question.

4.2.7 Acknowledgements

Financial support for this study was provided by the Observatoire des Sciences de l'Univers de Grenoble (Labex OSUG@2020, ANR10 LABX56), by the French National Program EC2CO (Ecosphère Continentale et Côtière), the ANR Program (ANR LandMine, ANR-24-CE34-1261), the MITI Program (Défi-Adaptation du vivant à son environnement 2020) of the CNRS, the AnaEE-France (Percolatron platform for reciprocal transplant experiment, Lautaret site) and the French FRB-M2 internship (Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité). We thank J. WERNSDORFER, M. BERGONZOLI, M. CHEVALLIER, C. DESCOMBES, N. ESSER, F. FIGON, M. FOURAGE, F. LAPORTE and C. VACHER for help with sampling and data acquisition. The Écrins National Park kindly allowed us to sample plants and soils from the AVA site. This research was supported by Lautaret Garden-UAR 3370 (CNRS, Univ. Grenoble Alpes, 38000 Grenoble, France), member of AnaEE-France (ANR-11-INBS- 0001AnaEE-Services, Investissements d'Avenir frame) and of the eLTER Europe network (Univ. Grenoble Alpes, CNRS, LTSER Zone Atelier Alpes, 38000 Grenoble, France). We are also thankful to the municipalities of L'Alpe-d'Huez, Monêtier-les-Bains, Villar-d'Arène and Valfréjus for their interest. Special thanks to L. LAUNER for his help in prospecting all the mines and to MC BAILLY-MAITRE for her archeological advice. Finally, we would like to acknowledge C. VOISIN, L. NADALIN, A. ROSA and S. REYNAUD, and P. KIRSCHNER for scientific discussions.

4.2.8 Competing interests

None

4.2.9 Author contribution

M.S. DEVILLE-CAVELLIN, M. RAVETON and F. C. BOUCHER designed the research, collected samples and analyzed the data. M. ROME conducted the field botanical analyzis and sampled soil and plants. C. ARNOLDI and D. RIOUX helped design and carry out the laboratory manipulations. J. RENAUD sampled plants and created the cartography. S. CAMPILLO-CRESSOT, S. SENTENAC, S.

GUEDRON, M. ROSSI, D. GATEUILLE carried out field geological prospecting, in addition to conducting chemical analyzes both *in situ* and in samples *ex situ,* L. REGIMBAL analyzed data. The writing was primarily carried out by M. S. DEVILLE-CAVELLIN.

4.2.10 Data availability

The data will be accessible in the NCBI Sequence Read Archive throught BioProject accession PRJNA1281425 with accession number from SAMN49561226 to SAMN49561348 upon acceptance of the manuscript.

4.3 Etudes supplémentaires à cet article

4.3.1 Origine démographique : effet fondateur et flux de gène ?

Cet article m'a permis de mettre en évidence une adaptation locale, parallèle et extrêmement rapide de *Cardamine resedifolia*. Cependant, cette adaptation locale peut être amplifiée par des processus démographiques neutres liés à l'origine historique de la population M (ex : goulot d'étranglement, effet fondateur), et peut être fortement modifiée par le flux de gènes. Rien que pour cela, j'ai essayé de déterminer les *scenarii* démographiques que chaque population avait pu subir dans le passé via des méthodes d'inférences démographiques telles que (i) les *Stairway Plot* (Liu and Fu, 2020) afin de reconstituer les tailles des populations dans le temps, et ainsi essayer d'estimer si une diminution de la diversité génétique était observable à la suite des exploitations minières, ou (ii) via le logiciel *dadi* (Gutenkunst et al., 2009) afin de tester différents *scenarii* démographiques, tout cela étant basé sur les SNPs. Bien que les deux méthodes aient été testées, seule la deuxième a été identifiée comme vraiment informative dans ma situation.

L'inférence démographique constitue donc un complément à l'analyse de l'adaptation locale, en permettant de dissocier les effets de la sélection naturelle de ceux liés à l'histoire démographique des populations. En effet, ces deux évènements peuvent générer des motifs de différenciation génomique similaires (Pavinato et al., 2022). Pour cela, nous avons testé différents *scenarii* démographiques entre nos paires de populations W et M, allant de la vicariance à l'effet fondateur, avec ou sans flux de gènes, ou encore avec un flux de gènes asymétrique (Charles et al., 2018). Ces modèles ont été testés grâce au pipeline *dadi* version 3.1.4 (Portik et al., 2017), et en utilisant les populations W comme populations sources. Pour chacune des six comparaisons entre populations M et W, les différents *scénarii* ont été comparés et le modèle présentant le poids d'Akaike le plus élevé a été retenu comme le plus probable Burnham (2002) (Supplementary data E, Tableau S4).

Les résultats de cette étude ont été faits en collaboration avec l'université d'Innsbruck (Autriche), dont Pau Carnicero et Philipp Kirschner, et n'ont pas été concluants. Les modèles sélectionnés par vraisemblance indiquaient un effet fondateur suivi d'une migration asymétrique entre les populations, ce qui confirmait notre hypothèse et était cohérent avec les données (Figure 4.4). Cependant, les estimations des paramètres fins via le *goodness of fit* se sont révélées impossibles, voire incohérentes avec les premiers résultats, ou totalement écartées des premières estimations : le modèle sélectionné, puis modélisé, ne correspondait plus aux données. Les données génomiques prévues à l'origine uniquement pour des analyses populationnelles, ne se sont pas révélées d'assez bonne qualité pour ce type de modélisation.

Cela peut s'expliquer par plusieurs paramètres : l'échantillonnage reste restreint (10 individus par population) et les temps de divergence sont très récents (la plupart datant de quelques siècles après l'arrêt des activités minières, voire une cinquantaine d'années), ce qui complique grandement les estimations des paramètres (Rota et al., 2024). De plus, *dadi* utilise le *site frequency spectrum* (SFS), ce qui demande une quantité suffisante de mutations accumulées, et donc du temps depuis la divergence, sous-entendant une certaine profondeur historique que nous n'avons pas forcément dans nos données (Momigliano et al.,

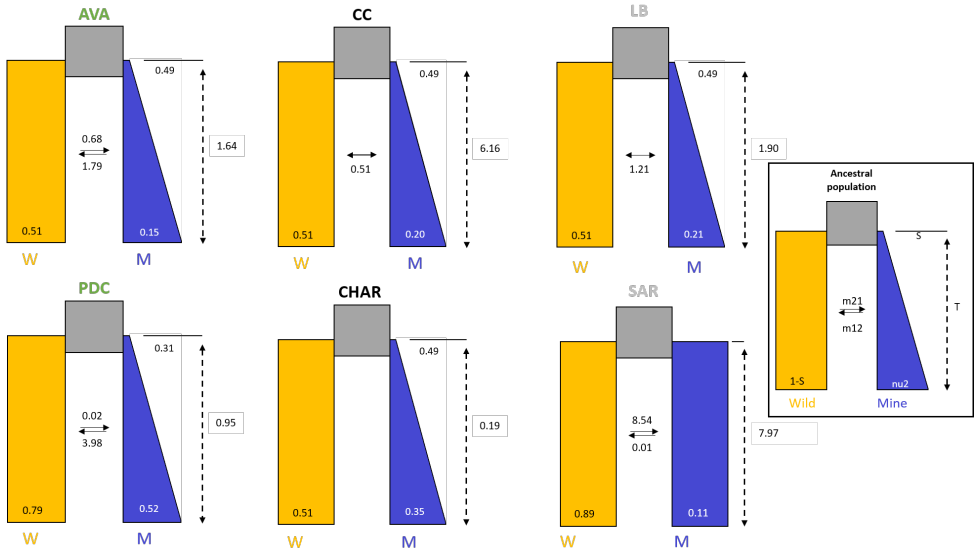


Figure 4.4 – Résultats des inférences démographiques dans chaque population estimées via le logiciel *dadi*. Les paramètres sont les paramètres estimé lors de la sélection du modèle, cependant ils ne sont pas a considéré en raison de leur faible représentativité. En effet, l'estimation des paramètre via le *goodness of fit* étant très mauvais, j'ai décidé de ne pas aller plus loin dans la réflexion.

2021).

4.3.2 Traits fonctionnels des génotypes en conditions croisées

En complément des analyses génomiques, des mesures de traits fonctionnels ont été effectuées sur les populations de *Cardamine resedifolia* cultivées lors de la transplantation réciproque. Ces mesures, réalisées sur les plantes qui ont réussi à (i) germer, (ii) se développer, puis (iii) se reproduire, incluent le suivi de la croissance sur les trois premières semaines de développement, le NBI, la SLA ainsi que la photosynthèse, dans le but d'identifier les traits potentiellement influencés par la qualité du sol. Ces mesures permettront de comprendre "pourquoi" certains génotypes n'ont as réussis a se développer, et ainsi déterminer les mécanismes physiologiques qui ont été impactés par les caractéristiques chimiques du sol au travers des marqueurs biologiques déterminé lors du chapitre 1, puis appliqué in situ lors du chapitre 2. Toutefois, en raison de contraintes de temps, ces données n'ont pas encore été analysées et leur traitement est envisagé ultérieurement après la soutenance.

4.3.3 Gènes sous sélection et réponses transcriptomiques : intégration des résultats

Les résultats des gènes potentiellement sous sélection, déterminés à la suite de cette analyse, ont été croisés avec les données transcriptomiques. Cependant, cela n'a pas permis de révéler des gènes précis en communs entre la transcriptomique et les gènes sous sélection déterminé ici sur les sites AVA, PDC, LB, SAR et CC. En revanche, sur le site CHAR, 5 gènes ont été détectés en commun. Parmi ceux-là, un seul est détecté surexprimé chez les individus CHAR-M : AT1G52150 code pour une protéine HDZIP, qui joue un rôle dans le développement vasculaire et l'expression des gènes (Supplementary data E, Tableau S3). Les autres gènes, sous-exprimés sont les suivants : AT1G03940, qui code pour une acyl-

transférase ; AT1G07840 appartient à la famille Sas10/Utp3/C1D ; AT5G01540 code pour une kinase à domaine lectine ; AT5G39890 appartient à la famille DUF1637.

Lorsqu'on examine les fonctions métaboliques des gènes soumis à sélection au travers des GO term Biological Process ou KEGG, il y a très peu de similitudes avec les voies métaboliques identifiées parmi les gènes différentiellement exprimés présentés au chapitre 2.3. En comparant le tableau S3 des Supplementary Data E avec les tableaux d'analyses d'enrichissement -omique des Supplementary Data D, certaines catégories semblent fournir des indications potentielles sur les voies métaboliques ciblées par la sélection. Pour le site AVA, seules les réponses associées au métabolisme du phosphate d'inositol apparaissent en commun entre les deux jeux de données (voie KEGG). En revanche, pour les sites PDC et LB, aucune correspondance n'est observée. Enfin, pour le site CHAR, quelques réponses communes sont liées au stress oxydatif, à la signalisation et à la réorganisation de la paroi cellulaire, mais aucun autre recoupement n'est identifié.

L'intégration de ces résultats est donc peu informative quant aux mécanismes de tolérance sous sélection et ceux exprimés.

4.4 Conclusion et perspectives

Pour conclure, cette étude met en évidence les échelles de l'adaptation locale chez une espèce alpine, *Cardamine resedifolia*. Cette adaptation, rapide et parallèle face à des contaminants principalement métalliques, soulève des questions sur les capacités d'adaptation des espèces alpines, souvent décrites comme sensibles aux changements globaux.

Ces résultats permettent de formuler une hypothèse quant à l'origine de cette adaptation : il est fort probable que la diversité génétique nécessaire à cette réponse adaptative soit déjà présente dans la population d'origine, ce qui expliquerait la rapidité du phénomène observé. Cette diversité pourrait être fortement liée à la grande hétérogénéité spatiale des Alpes, un milieu où les conditions environnementales varient fortement à petite échelle. Un tel contexte, d'après nos résultats, favorise l'émergence d'adaptations très localisées, chaque micro-habitat exerçant des pressions sélectives spécifiques.

Cependant, les coûts associés à cette adaptation restent encore largement inconnus : il est clair qu'il est coûteux pour les génotypes miniers d'être sur les sols miniers au vu de leur *fitness* plus grande sur les sols sauvages, cependant la base de ce coût nous reste inconnue avec ces données. Des études complémentaires pourraient viser à les évaluer, notamment en analysant les traits fonctionnels affectés par les contaminants métalliques, afin de mieux comprendre les stratégies d'allocation des ressources et donc leur *trade-off* entre croissance, reproduction et défense. Cette approche permettrait de mieux cerner les compromis évolutifs associés à l'adaptation locale (ce qui est d'ailleurs prévu dans les étapes suivantes de ce travail). De plus, les *loci* sous sélection n'ont pas pu être estimés finement, une étude avec un génome complet serait alors nécessaire afin de réellement déterminer les bases moléculaires de cette adaptation. À tout cela s'ajoute l'hypothèse de la déplétion des hybrides ou le décalage phénologique qui pourraient fortement limiter le flux de gènes entre les deux populations et pourraient être testés dans des travaux

complémentaires.

Chapitre III

Discussion générale

1 Résultats de la thèse

Ma thèse avait pour objectif d'explorer les bases phénotypiques, physiologiques, moléculaires et génétiques de la tolérance aux pollutions minières chez une plante alpine, *Cardamine resedifolia*. Pour cela, j'ai adopté une approche multi-niveaux, mêlant observations de terrain, analyses physico-chimiques des sols, approches -omiques (transcriptomique, métabolomique, génomique) et expériences en conditions contrôlées (Chapitre 1, *A. thaliana*), semi-contrôlées (Chapitre 2, *C.resedifolia*), ou sauvages (Chapitre 1 & 2).

Dans un premier temps, il s'agissait d'identifier des traits fonctionnels facilement mesurables pouvant témoigner d'une toxicité environnementale. Ce travail, mené *ex situ*, puis *in situ* (chapitre 1), m'a également permis de construire une méthodologie d'évaluation globale de la contamination et de ses impacts sur la flore. Cette méthode a ensuite été adaptée pour servir de base méthodologique déployée dans le chapitre 2.

J'ai ensuite caractérisé en détail les propriétés physico-chimiques des sols afin de définir l'exposome des populations de *C. resedifolia* poussant sur six mines abandonnées des Alpes françaises (chapitre 2.2). Ces analyses ont révélé une contamination persistante, parfois localement très élevée, malgré l'arrêt des activités minières depuis plusieurs siècles sur certains sites. Certains ETMs – notamment le cuivre et le plomb – se retrouvent quasiment systématiquement enrichis. Pour d'autres contaminants, la spécificité de la pollution varie en fonction du type de minerai qui était exploité dans chaque mine, des procédés utilisés pour l'extraction (notamment la présence ou non de techniques pyrométallurgiques), mais aussi de la géologie locale, influencée par le fond géochimique et les propriétés des roches concassées. En revanche, de manière plus inattendue, la contamination en HAPs s'est avérée relativement faible sur l'ensemble des sites étudiés, y compris ceux anciennement exploités pour le charbon. Cette faible teneur s'explique probablement par la faible mobilité de ces composés liés à la forte adsorption sur la matière organique des sols.

La diversité de ces contaminants, notamment en ETMs, exerce une pression forte sur les communautés végétales locales. Cela se manifeste par une réduction marquée de la couverture végétale, une richesse spécifique limitée et l'apparition de communautés avec certaines espèces caractéristiques des milieux métallifères (voir chapitre 2, partie Introduction). Dans ce contexte, *Cardamine resedifolia* a été choisie comme espèce modèle afin d'étudier les mécanismes de tolérance mis en place face à ces pressions environnementales diverses (chapitre 2.3). L'analyse de la contamination des tissus végétaux a mis en évidence une contamination des parties aériennes de la plante, ce qui atteste de la biodisponibilité des polluants et de leur transfert systémique. Ces accumulations ont induit des réponses moléculaires au travers d'une régulation différentielle de gènes impliqués dans les processus de détoxication, dans la signalisation hormonale et dans des modifications structurelles, en particulier au niveau de la paroi végétale. Ces réponses semblent refléter une certaine redondance entre génotypes : bien que les gènes impliqués varient d'un individu à l'autre, les fonctions activées qui sont différentes convergent vers des mécanismes similaires.

Dans un second temps, j'ai interrogé les mécanismes évolutifs sous-jacents à l'acquisition de la tolérance

aux ETMs et aux HAPs (chapitre 2.4). Les résultats des analyses génomiques ont pu mettre en évidence une forte différenciation génétique entre des populations situées sur les déchets miniers et des populations sauvages éloignées de seulement quelques dizaines de mètres, peu importe le temps de divergence depuis l'apparition de l'environnement minier : aucune corrélation n'a été trouvée entre la date de fermeture d'exploitation et le taux de différenciation génétique n'appuyant pas l'idée d'une différenciation liée à uniquement une dérive génétique (rho = -0.63, p-value = 0.17, corrélation de Spearman). Une forte plasticité phénotypique, quelle que soit la population Tableau 10, à l'exception des populations provenant des mines de charbon qui semblent avoir la même fitness quel que soit l'environnement, mais également les génotypes provenant des zones sauvages pour AVA, PDC et LB ont été mis en évidence. Des signatures d'adaptation locale marquée ont été mises en évidence entre certaines paires de populations. Dans le contexte de notre étude, il apparaît que même les plantes dites d'origine minière, supposées adaptées aux sols contaminés, présentent une *fitness* globalement plus élevée dans les environnements non contaminés (sols W), soulignant la sévérité des contraintes imposées par ce dernier (cf. figure 4.3 article génomique, chapitre 2.4). À titre d'exemple, certains génotypes montrent des valeurs de fitness jusqu'à 170 fois plus élevées dans le sol W comparé au sol M.

En intégrant ces différents niveaux d'analyse – moléculaire et physiologique d'un côté (chapitre 2.3), populationnel et évolutif de l'autre (chapitre 2.4) –, j'ai pu reconstituer les mécanismes d'adaptation et de tolérance mis en jeu chez cette espèce face aux pressions liées aux anciennes exploitations minières.

Table 10 – Plasticité phénotypique des populations de *Cardamine resedifolia* mesurée selon les différents environnements de croissance lors de la transplantation réciproque : les p-valeurs associée au test statistique de student comparant les *fitness* moyenne d'un même génotype entre deux environnement différents sont montrées dans le tableau (W : sol sauvage, M : sol minier). *Fitness M-plant* : génotype de la population de la zone minière ; *Fitness W-plant* : génotype de la population sauvage. Les génotypes AVA, PDC et LB-W ont eu une fitness de 0 sur les sols miniers, d'où l'absence de p-valeurs (***).

	Fitness M-plants	**Fitness W-plants**
M-W AVA soils	1.26e-07	***
M-W PDC soils	0.06	***
M-W SAR soils	9.43e-05	2.1e-05
M-W LB soils	0.002	***
M-W CC soils	0.29	0.92
M-W CHAR soils	0.11	0.017

L'intégration de l'ensemble de ces jeux de données permet de dégager plusieurs grands types de réponses ou de patrons évolutifs (Figure 1.1), révélant la diversité des trajectoires adaptatives et/ou plastiques possibles en contexte de pollution minière :

i. La première trajectoire est reflétée par les réponses de la paire de populations du site CC : les populations CC-M et CC-W possèdent une forte différenciation génétique. Pourtant, je n'ai pas mis en évidence de différences marquées au niveau des caractéristiques physico-chimiques de l'environnement ainsi qu'au niveau moléculaire chez les populations se développant sur ce site.

ii. La deuxième trajectoire est représentée par le groupe des populations se développant sur les mines de cuivre : AVA-M et PDC-M. Ces populations ont une trajectoire similaire avec une différenciation génétique relativement élevée, une très faible réponse moléculaire (métabolome et transcriptome), avec une très forte réponse au niveau des traits phénotypiques foliaires ainsi qu'une forte réponse d'adaptation locale.

iii. La troisième trajectoire est illustrée par le site SAR-M : une population avec de très fortes réponses moléculaires, une différenciation génétique moyenne, mais aucun signal d'adaptation. Seule la plasticité semble jouer un rôle chez le phénotype tolérant.

iv. Enfin, la dernière est composée de LB-M et de CHAR-M, avec une forte réponse moléculaire, une différenciation génétique légèrement élevée, mais également un faible signal d'adaptation locale.

L'ensemble de ces trajectoires sera expliqué et détaillé dans la section suivante.

(a)

	Différenciation génétique (Fst)	Nombre de gène sous sélection détecté	Nombre de transcrits différentiellement exprimés	Nombre de métabolites différentiellement synthétisés	Réponses des traits foliaires (IBR)	Adaptation locale	Plasticité
	Cf chap 2.4	Cf chap. 2.4	Cf chap 2.3	Cf chap 2.3	Cf chap 2.3	Cf chap 2.4	Cf chap 2.4
AVA	0.23	75	42	15	10.88	Oui	Oui
PDC	0.11	6	37	6	9.92	Oui	Oui
LB	0.25	4	202	116	5.85	Oui	Oui
SAR	0.12	3	1422	175	9.11	Non	Oui
CC	0.32	173	48	54	5.35	Non	Non
CHAR	0.23	103	937	154	5.88	Oui	Oui

(b)

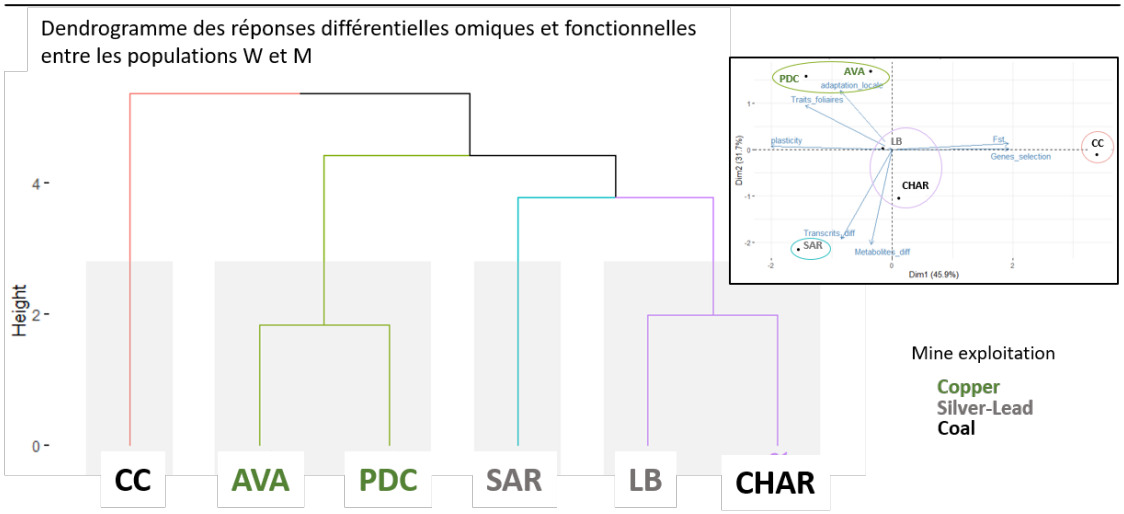


Figure 1.1 – Synthèse des traits phenotyiques décrivant les populations minières de Cardamine resedifolia. (a) Principaux résultats. (b) Comparaison des populations. Pour cela, un *clustering* a été réalisé à partir des valeurs quantitatives des résultats sauf dans le cas de la plasticité et de l'adaptation locale, où des valeurs binaires (0 pour "non", 1 pour "oui") ont été utilisées. Le *clustering* permet d'identifier quatre groupes distincts.

1.1 Réponses de *Cardamine resedifolia* à la pollution sur d'anciens sols de mines : quatre trajectoires possibles

1.1.1 Faibles réponses phénotypiques, aucune adaptation locale mais forte différenciation génétique : cas du site CC

Dans le cas des populations CC, l'analyse chimique des sols W et M n'a révélé aucune différence notable en termes de composition (Chapitre 2, partie 2), ce qui suggère une absence de pression de sélection sur ces paramètres. Sans pression de sélection divergente, aucune adaptation locale ne peut être induite : c'est ce que les données ont démontré dans les différentes expérimentations. Cependant, une forte différenciation génétique est tout de même observée, ce qui est contradictoire avec cette absence de pression de sélection : en cas d'environnement homogène, à des distances si faibles, le flux de gènes devrait tout de même avoir lieu ce qui devrait en théorie homogénéiser les populations.

Ce résultat suggère que le flux de gènes est limité à des distances extrêmement faibles (de l'ordre de 10 à 100 mètres) ce qui pourrait être explicable par deux hypothèses.

Premièrement, il se peut que cette différenciation génétique soit le fruit d'autres paramètres environnementaux sélectifs sans lien avec la qualité chimique du sol. En effet, il est possible que des facteurs écologiques indirects, tels que la couleur du sol – particulièrement sombre sur le site minier en raison du charbon – puissent induire des effets microclimatiques localisés, à l'image d'une température plus élevée, une humidité plus faible (Boyd et al., 2017), ou éventuellement une date de déneigement plus précoce. Ces différents paramètres environnementaux pourraient alors avoir des répercussions sur la communauté végétale mais également sur la phénologie des espèces présentes (Winkler et al., 2018). La population minière serait alors exposée à des pressions environnementales divergentes par rapport à la population sauvage sans lien avec la qualité chimique du sol qui a été testée lors de ma thèse. Cela pourrait d'autant plus favoriser la différenciation génétique *via* un décalage phénologique par exemple. Pour tester cette hypothèse liée à la température du sol en lien avec sa couleur ce qui pourrait induire un décalage phénotypique, des tests sur les images satellitaires Landsat – qui ont une résolution spatiale de 15 m – pourraient être utilisés afin de déterminer (i) les différences entre les dates de déneigement sur la zone minière étudiée et aux alentours (Carlson et al., 2015), et (ii) la température du sol via la *Land Surface Temperature* (LST) tout au long de la saison de croissance (Gök et al., 2024). ou plus simplement, mettre en place des capteurs de températures *in situ*.

Deuxièmement, il est possible que ce décalage ait une origine démographique neutre. L'espèce étant autogame, il est possible que la dérive génétique qui est favorisée par ce mode de reproduction ait induit cette différenciation sur de faibles échelles sans avoir d'implication adaptative.

Dans les deux cas, cela auraient induit le signal de forte différenciation génétique mesuré lors de ma thèse. Il serait alors intéressant de tester cette hypothèse, soit *in situ* avec une transplantation réciproque dans les vraies conditions du site, soit en conditions semi-contrôlées mais sans mettre de paillage à la surface afin de tester les caractéristiques chimiques du sol, mais également physiques via la coloration, ce qui se rapprocherait plus des conditions réelles de terrain.

De plus, il est intéressant de considérer la représentativité de la population W échantillonnée dans ces résultats : l'échantillonnage a été effectué sur la roche encaissante autour du filon de charbon, une zone difficile à identifier et difficile d'accès, ce qui a empêché un échantillonnage aussi large que sur la mine (voir la figure 1.6 du chapitre 2). Il est donc légitime de se demander si l'ensemble de la diversité génétique de cette zone a pu être correctement capturée. D'ailleurs, cette population sauvage montre une tendance à une plus forte consanguinité, comme le suggère son coefficient de FIS plus élevé, ce qui peut sous-entendre un très faible échantillonnage d'une sous-population fortement apparentée, non représentative de la population sauvage globale (Kardos et al., 2016).

Au vu de ces résultats, il est difficile de conclure sur l'aspect neutre, adaptatif en lien avec la coloration du sol, ou biaisé en raison de l'échantillonnage, de cette différenciation génétique. Dans des conditions comme celles-ci, il aurait sûrement été nettement plus efficace d'échantillonner plusieurs populations directement autour de la mine sans forcément essayer de ne prendre que la roche encaissante. En effet, le choix de la population de référence sauvage sur ce secteur a été relativement difficile au vu de la diversité géologique présente autour des filons de charbon, ce qui nous a contraints à une petite zone, et donc une petite population. De plus, sans *a priori*, toutes les populations de *C. resedifolia* présentes aux alentours du filon ont une potentialité de colonisation de la zone.

1.1.2 Faibles réponses transcriptomiques et métabolomiques mais fortes réponses fonctionnelles et adaptation locale : cas des sites AVA et PDC

Le *cluster* regroupant les deux anciens sites d'extraction du cuivre, AVA et PDC, présente une différenciation génétique moyenne, accompagnée d'un fort signal d'adaptation locale. Cette adaptation parallèle se caractérise par de très faibles différences statistiques au niveau des données métabolomiques et transcriptomiques. En revanche, de très fortes réponses sont observées au niveau des biomarqueurs foliaires (voir chapitre 2, partie 3, Figure 3.5e).

Cette forte adaptation locale détectée, sans réussir à en identifier pleinement l'origine génétique et fonctionnelle, peut être expliqué par différentes hypothèses.

Premièrement il se peut que cette adaptation locale soit due à quelques *loci* à fort effet seulement. La détection de ces *loci* sous sélection auraient pu être omis en génomique en raison d'une couverture partielle du génome liée au protocole de génotypage choisi : en raison du sous-échantillonnage du génome (qui est le but même de la méthode ddRAD-seq Peterson et al. (2012)), seulement une petite partie des SNPs présents le long du génome a été séquencée (inférieure à 1% [6] ; Figure 1.2). Cette limite technique pourrait également expliquer l'absence de correspondance entre les gènes détectés sous sélection et ceux détectés comme différentiellement exprimés qui nous a permis d'avoir accès à toutes les séquences d'ADN exprimées sous forme d'ARN. Afin de contrer cette limitation, il aurait pu être intéressant d'avoir un génome complet afin d'identifier les régions génomiques fortement différenciées(Fuentes-Pardo and Ruzzante, 2017).

6. Dans mon chapitre 2.4 j'ai pu réalisé un *gene tree* avec l'ensemble des données séquencées qui représentaient 3 841 317 pb. Si je prends la moyenne des SNPs détectés par population d'environ 5 000, cela ne représente que 0.13% du génome. D plus, ce chiffre est sans doute fortement surestimé : cela souligne d'autant plus le sous-échantillonnage des SNPs réalisés lors de ma thèse.

De plus, les *loci* à fort effet peuvent également être non-détectables dans les données transcriptomiques : il se peut qu'un allèle à grand effet possède une mutation non synonyme avantageuse sans pour autant modifier le taux d'expression du transcrit associé. Dans ce cas, les deux versions du transcrit (celles portant l'allèle sauvage et l'allèle muté, respectivement) seront alignées comme homologues en transcriptomique et aucune différence d'expression significative ne sera mesurée.

À cela s'ajoute qu'une absence d'effet sur l'expression ne signifie pas une absence d'impact fonctionnel : via ces données, nous n'avons pas d'information sur les activités biologiques enzymatiques sous-jacentes qui pourraient être différentes selon les allèles. De plus, la détection, ou la non-détection de l'ARNm via le RNAseq, peut dans certains cas ne représenter qu'une faible partie des protéines réellement exprimées (Vogel and Marcotte, 2012), induisant un léger biais dans les interprétations.

Enfin, très peu de métabolites ont été détectés dans ces deux paires de populations : dans une situation avec un *locus* à fort effet ayant un impact au début d'une voie de biosynthèse, il se peut que nous soyons passés à côté d'un intermédiaire s'il est très instable, de fort poids moléculaire, ou consommé rapidement (Gil et al., 2015) ce ne serait pas visible dans nos données métabolomiques.

Cependant ces hypothèses sur ces observations sont à prendre avec du recul : il faut beaucoup de prérequis pour en arriver à une situation comme celle-ci, les autres hypothèses sont donc plus parcimonieuses.

Deuxièmement, il se peut que cette adaptation locale sur les sites AVA et PDC soit hautement polygénique (Figue 1.2), ce qui aurait induit une réponse de différents *loci* à faibles effets le long du génome, sans forcément que l'augmentation de leur expression ne soit détectée au vu de nos filtres d'analyse pour la transcriptomique (fold change de 2, p-value de 0.05).

Si certains travaux insistent sur le rôle de *loci* à grands effets dans l'adaptation locale (Savolainen et al., 2013), la majorité des études appuient au contraire une architecture polygénique avec des effets faibles, diffus et additifs le long du génome (Yeaman, 2015; Tigano and Friesen, 2016; Ehrlich et al., 2020), ce qui permet d'appuyer cette hypothèse. Cependant, l'identification précises des *loci* sous sélection dans une configuration comme celle-ci (sous échantillonnage des SNPs) se révèle difficile, d'autant plus que les traits adaptatifs peuvent diverger sans avoir forcément de forte différenciation allélique (Wadgymar et al., 2022). Cette polygénie peut expliquer la différenciation génétique, qui comparée au cas des plantes CC est plus faible, mais reste globalement très élevée pour un niveau intra-spécifique.

Afin de tester cette hypothèse, il serait intéressant de déterminer la proportion de SNPs ayant un effet sur les traits de tolérance aux contaminants (par exemple les traits foliaires mesurés lors de la transplantation réciproque, en cours d'analyse, voir Chapitre 2, partie 4). Pour cela, il aurait fallu génotyper tous les individus dont la *fitness* a été mesurée, afin d'identifier les SNPs présents pour chaque génotype. À partir de ces génotypes et des données de *fitness*, il serait alors possible d'estimer la proportion de la variation du trait expliquée par les effets additifs des SNPs, ainsi que le nombre de SNPs impliqués, en utilisant des méthodologies d'association polygénique basées sur des modèles bayésiens comme de Miguel et al. (2022) l'ont fait sur un modèle végétal. Ces approches permettent (i) d'évaluer la "polygénicité"

du trait de tolérance, et (ii) quantifier la variance génétique expliquée. Ces informations fourniraient des indices d'une possible adaptation polygénique ce qui permet d'expliquer l'adaptation locale observée de manière moléculaire.

Troisièmement, la faible réponse observée aux niveaux transcriptomique et métabolomique pourrait être expliquée par la présence de redondance génétique au sens large (Láruson et al., 2020). Deux formes de redondance sont pertinentes ici : (i) la redondance fonctionnelle, où plusieurs gènes assurent une fonction biochimique équivalente, de sorte que la perte ou la faible expression de l'un peut être compensée par un autre ; (ii) la redondance génotypique, où différentes combinaisons de gènes ou d'allèles aboutissent au même phénotype ou à la même valeur de *fitness*.

Dans les deux cas, le signal moléculaire attendu est dispersé entre plusieurs gènes ou voies métabolique, ce qui conduirait à une faible détection de modifications -omiques malgré une réponse phénotypique forte au niveau des traits foliaires. Contrairement à la polygénie classique, où de nombreux gènes de petits effets contribuent de façon cumulative, la redondance implique qu'un même effet phénotypique peut être obtenu via plusieurs routes génétiques alternatives. Ainsi, différents individus d'une même population pourraient mobiliser des gènes distincts pour maintenir l'adaptation locale, générant une variabilité moléculaire forte mais une convergence phénotypique nette (Barghi et al., 2019).

Cette variabilité pourrait également refléter une plasticité phénotypique inter-individuelle intra-populationnelle où les individus diffèrent dans les voies moléculaires exprimés face aux pressions environnementales qui peuvent variés très localement (exemple avec la forte variabilité de la contamination des sols M). La combinaison de le redondance et de plasticité pourrait donc expliquer pourquoi nous observons peu de signatures cohérentes au niveau moléculaire, alors que les traits foliaires sont très marqués et que l'adaptation locale est très marquée au travers des valeurs de *fitness*.

Cependant, cette hypothèse nécessiterait une forte taille de population et une diversité génétique élevée au sein même de la population minière, or ce n'est pas ce que les données ont pu démontrées lors du chapitre 2, partie 4, mais ne l'élimine pas pour autant. Cette hypothèse est également a prendre avec un certain recul.

Quatrièmement, des mutations affectant des sites actifs ou des mécanismes de régulation post-transcriptionnels ou post-traductionnels peuvent avoir lieu sans modifier l'expression des transcrits, de même pour les variations alléliques qui n'ont pas d'impact majeur sur l'expression (Verta and Jacobs, 2024). Cette faible variation au niveau du transcriptome pourrait s'accompagner également d'une faible modification du métabolome, ce qui pourrait refléter soit une faible amplitude des changements moléculaires, soit une limitation des méthodes métabolomiques utilisées. Ces dernières pourraient en effet manquer certains composés de haut poids moléculaire, comme les métallothionéines qui seraient en revanche détectées en protéomique. Bien qu'on n'ait peu de modification du métabolome et transcriptome, au niveau des traits fonctionnel foliaires qui sont des résultantes de l'expression génique, nous observons des différences très importantes sur les biomarqueurs de tolérance (notamment l'Indice Biologique de Réponse, IBR), montrant que ces petites modifications moléculaires cumulées induisent une forte divergence

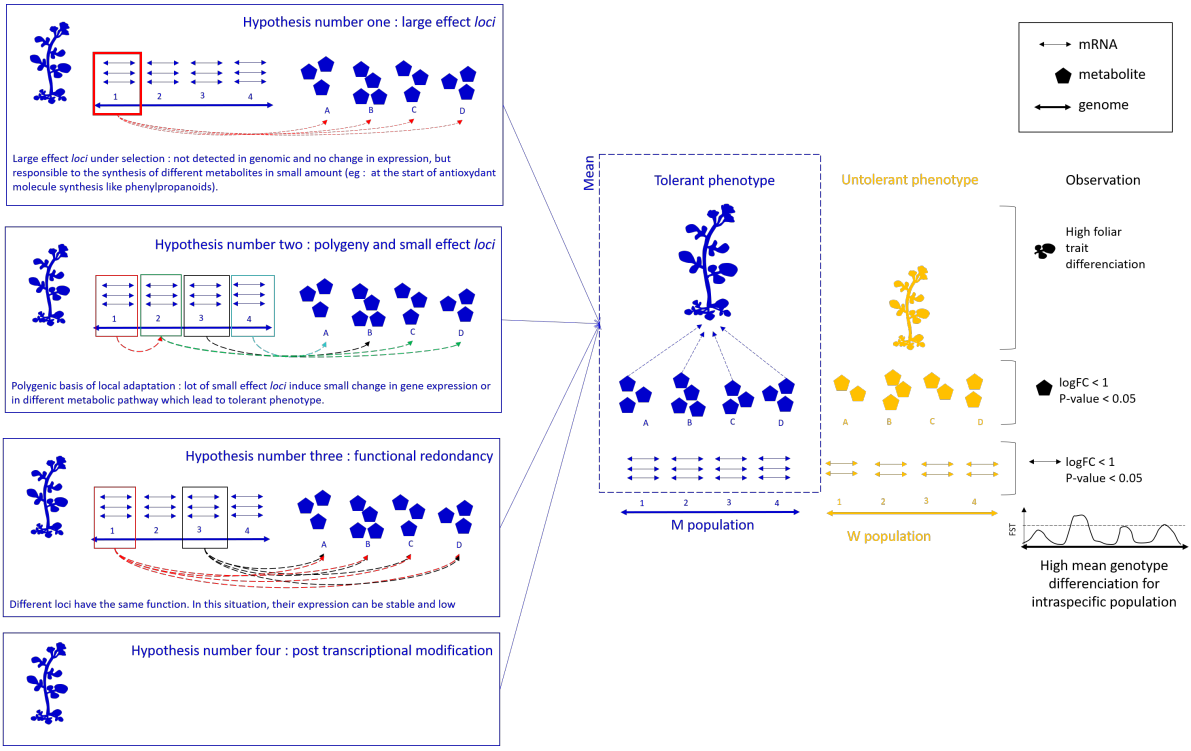


Figure 1.2 – Différentes hypothèses pouvant expliquer les divers résultats -omiques et fonctionnelles obtenus entre les populations Mine et Wild sur les sites AVA et PDC. Les flèches horizontales représentent la quantification des ARNm pour les *loci* 1 à 4 mélangé au travers de la population échantillonnée en *pool*. Les pentagones représentent la quantification des métabolites A à D. Les flèches en pointillées permettent de présenter le lien entre gènes-métabolites exprimés.

phénotypique et fonctionnelle entre les populations.

Enfin, cette faible réponse peut également s'expliquer par le protocole expérimental utilisé lors de l'échantillonnage pour la transcriptomique et la métabolomique. Lors de cet échantillonnage, plusieurs pool d'individus ont été réalisés afin d'estimer une réponse moyenne par population. Or cela efface totalement la variabilité individuelle qui peut être présente localement, ce qui peut masquer les différences potentielles entre les populations (Rajkumar et al., 2015). Si la redondance évoquée plus haut est bien présente alors il se peut que différents gènes soit activés au sein même de la population afin d'avoir le phénotype tolérant mais que ces gènes soient différents entre individus, ce qui noierait le signal. Ce genre de réponse effacerait totalement les réponses moyennes de la population, comme observé ici.

D'après mes résultats, je pense vraiment que les hypothèses deux et trois sont les plus parcimonieuses et sembleraient mieux expliquer les résultats expérimentaux.

1.1.3 Fortes réponses transcriptomiques et métabolomiques mais aucun signal d'adaptation locale : cas du site SAR

Entre les populations SAR M et W, une forte plasticité a été détectée, mais pas d'adaptation locale, indiquant que la tolérance serait uniquement plastique. Une très forte expression génique au travers du transcriptome, mais également du métabolome a été détectée, tout comme de fortes réponses au niveau des traits fonctionnels.

Cette forte capacité de réponse plastique correspond bien à ce qui est décrit chez les plantes alpines, souvent reconnues pour leur grande plasticité (Stöcklin et al., 2009). Dans un milieu soumis à des conditions abiotiques hétérogènes, extrêmes et très fluctuantes, à la fois au cours de la journée et des saisons, cette plasticité représente un avantage adaptatif (Alpert and Simms, 2002). Dans le cas qui nous intéresse, elle permettrait une induction (activation de la transcription de gènes) des mécanismes fonctionnelles qui *in fine* permettrait la modification des traits foliaires favorisant la tolérance. Toutefois, certaines études nuancent cette vision en suggérant que, sous des stress environnementaux particulièrement intenses, la capacité plastique pourrait aux contraires être restreinte (Stotz et al., 2021).

Ici, on peut alors se demander pourquoi sur le site SAR seule de la plasticité est présente ? Pourquoi, au vu de l'exposome, il n'y a pas d'adaptation locale alors que l'on sait que sur d'autres sites miniers, *C. resedifolia* peut avoir des mécanismes rapides induisant de l'adaptation locale ? Il est possible que les populations de cardamine échangent plus de gènes sur ce site que sur les autres sites étudiés au cours de ma thèse, ce qui diluerait les allèles adaptatifs et donc limiterait le potentiel adaptatif (FST de 0.12, ce qui est la deuxième valeur de différenciation la plus faible de ma thèse ; mais cela reste tout de même élevée pour des populations intraspécifiques séparées géographiquement par quelque dizaine voire centaine de mètres). Afin de confirmer cette hypothèse, il serait intéressant de réellement quantifier ce flux de gènes avec des outils tels que *dadi* (voir chapitre II, partie 2.4, et Gutenkunst et al. (2009)). Pour cela, nos données actuelles ne sont pas suffisantes : un plus grand nombre de SNPs serait nécessaire et même dans de telles conditions, l'identification du flux de gènes pourrait être limitée en raison du temps de divergence très récent entre les populations SAR-M et SAR-W. Il est en effet de l'ordre de quelques dizaines à une centaine grand maximum, de générations sur le site SAR, depuis l'abandon des exploitations au XIXème siècle (Momigliano et al., 2021).

1.1.4 Fortes réponses phénotypiques et adaptation locale modérée : cas des sites LB et CHAR

Le dernier cas de figure est l'exemple des populations LB et CHAR qui présentent un signal d'adaptation locale, mais également de très fortes réponses -omiques : une différenciation génétique plutôt élevée et un nombre très grand de transcrits et de métabolites différentiellement exprimés entre populations M et W, tout en ayant des réponses foliaires relativement faibles par rapport aux autres populations.

Les réponses des populations de *C. resedifolia* de ces sites seraient alors un mélange des différentes explications présentées jusqu'ici : nous avons de l'adaptation locale qui est très marquée chez la population LB, relativement moins chez la population CHAR, sans pour autant réussir à définir la base génétique fine de cette dernière. Cependant, les génotypes sont relativement plastiques, excepté les génotypes de LB-W (Tableau 10), ce qui peut expliquer les fortes réponses -omiques.

1.2 Les bases moléculaires et fonctionnelles de la tolérance

1.2.1 Redondance génétique : quand différents gènes induisent la même voie métabolique

Comme décrit dans l'introduction de ma thèse, un intérêt relativement important a été porté sur l'étude de l'adaptation locale dans le cadre de la spécialisation écologique à un nouveau substrat (sols de serpentine ou sols pollués). Cependant, très peu d'informations sont disponibles concernant les bases moléculaires et physiologiques à l'origine des *trade-offs* responsables des différences de *fitness* (reviewé par VanWallendael et al., 2019). L'identification des réseaux -omiques sous-jacents, notamment dans le cas de l'adaptation locale, pourrait aider à expliquer pourquoi certains *loci* sont associés à de forts effets, alors que d'autres ne le sont pas (VanWallendael et al., 2019). Ma thèse s'inscrit dans ce questionnement.

Le chapitre 2, partie 3, a permis d'identifier ces mécanismes de tolérance au niveau moléculaire. Entre les populations de *C. resedifolia*, des mécanismes globaux impliquant des voies métaboliques communes ont été identifiés, alors que les profils d'expression génique diffèrent selon les populations. Ces mécanismes semblent partagés malgré la diversité des types d'exploitations minières. Ces observations appuient d'autant plus l'existence d'une forme de redondance entre les gènes exprimés chez les différentes populations : contrairement à la partie précédente où nous regardions les différents gènes exprimés au sein d'une même population, ici nous avons constaté ce même schéma entre les différentes populations exposées aux différents substrats cette fois-ci. En effet, les gènes détectés comme différentiellement exprimés ne sont pas les mêmes lorsque nous les regardons finement, mais ces gènes permettent les mêmes schémas de modification métabolique. Ces modifications auraient un lien avec la modulation de la synthèse de certaines phytohormones, à l'image de l'auxine, une modification de la voie des phénylpropanoïdes, ainsi qu'une synthèse d'antioxydants et de précurseurs de la paroi végétale, ce qui favorise la tolérance, au travers d'une détoxication active directe ou indirecte des ETMs et des HAPs. Ainsi, des éléments génétiques exprimés différemment assurent des phénotypes qui peuvent être identiques (phénotype hypertolérant dans notre cas), ce qui peut donc induire une *fitness* plus importante chez les populations M via des fonctions convergentes (Láruson et al., 2020).

Finalement, il reste à déterminer si cette redondance représente un coût ou plutôt un avantage pour l'espèce. On peut imaginer qu'il s'agisse d'un avantage majeur, car elle permet à l'espèce d'être relativement flexible selon l'environnement, mais elle peut aussi impliquer un coût énergétique et métabolique (Láruson et al., 2020). Dans notre cas, cela semble être relativement favorable au vu de la large capacité des populations de *C. resedifolia* à tolérer divers contaminants, dont la nature et les concentrations sont diverses selon les sites miniers (voir chapitre 2, partie 2). Cette diversité de réponses -omiques peut témoigner d'une diversité génétique suffisante mais également d'une forte capacité plastique chez ces populations leur permettant de répondre au stress multiple très rapidement.

1.2.2 La plasticité comme réponse à un stress

L'expression différente de ces voies métaboliques pour au final arriver au même phénotype peut donc être plastique ou génétique. La plasticité phénotypique joue un rôle important lors d'une exposition à

un stress en permettant aux organismes de maintenir leur *fitness* sur une large gamme de conditions environnementales. C'est typiquement le cas chez les populations de cardamine étudiées lors de ma thèse. Cependant, sur le long terme, cette plasticité peut devenir désavantageuse (Nunney, 2016), d'autant plus qu'elle entraîne des coûts physiologiques et énergétiques (DeWitt et al., 1998). Ces coûts peuvent être liés au maintien des tissus, à la production de métabolites ou encore à l'acquisition et au traitement des informations environnementales (Grenier et al., 2016).

En revanche, cette dernière peut permettre aux populations de "gagner du temps" en persistant pendant plusieurs générations, ce qui peut agir alors sur la variation génétique existante mais également permettre des accumulations de mutations nouvelles favorisant une adaptation future (Pfennig, 2021).

Dans le contexte des modifications anthropiques rapides, la plasticité est particulièrement nécessaire, car elle permet aux organismes de réagir rapidement aux changements environnementaux et de survivre malgré des conditions instables ou nouvelles.

1.2.3 Quand la plasticité ne suffit plus : l'adaptation, un processus possible grâce à la diversité génétique déjà présente

Dans certains cas, la plasticité est trop coûteuse et inefficace, ce qui ne permet pas de compenser le stress. Alors, seulement les génotypes adaptés peuvent subsister. Cependant cela entraîne également des coûts énergétiques observables dans nos résultats avec des *fitness* M dans l'environnement M nettement plus faibles que leur *fitness* respectives dans l'environnement W (cf. Figure 4.3). Ceci est le cas dans plusieurs populations de *C. resedifolia* étudiées ici, à l'image d'AVA, PDC, LB et CHAR.

Ces adaptations locales se sont produites de manière parallèle sur chaque site minier et n'ont donc pas une origine unique, ce qui peut indiquer deux possibilités (Messer and Petrov, 2013) ; soit la variabilité génétique permettant l'adaptation est apparue après la colonisation de chaque mine (Figure 1.3b), soit elle était déjà présente avant que des individus de *C. resedifolia* ne colonisent chaque zone de déchets miniers et y établissent une nouvelle population (*standing genetic variation* ; Figure 1.3a).

La première hypothèse nécessite un certain nombre de générations, et donc du temps, et une grande taille de population pour que les mutations bénéfiques puissent apparaître puis être fixées (Barton and Keightley, 2002), ce qui n'est pas forcément le cas ici. Or, la sélection sur de courtes périodes, comme dans le cas des six mines étudiées dans ma thèse, exploite généralement la variation génétique préexistante, ce qui suppose que la diversité génétique permettant l'adaptation locale était déjà là. Cela pourrait mettre en évidence une préadaptation à la contamination minière, voire une certaine exaptation (Gould and Vrba, 1982). Cette préadaptation, ou exaptation, pourrait être expliquée par le fait qu'en condition alpine, des mécanismes de gestion du stress oxydant sont déjà très présents afin de tolérer les pressions abiotiques. Ces mécanismes antioxydants peuvent alors être détournés de leur fonction de base afin de tolérer cette nouvelle pression anthropique liée à l'exposition aux ETMs et aux HAPs. Nous avons en effet observé que la diversité nucléotidique était plus élevée chez les plantes sauvages. Cette variabilité génétique initiale aurait donc constitué un facteur favorisant l'adaptation, ce qui est en accord avec les

hypothèses de Stöcklin et al. (2009), selon lesquelles les plantes alpines possèdent globalement une forte capacité à évoluer sur de courtes échelles de temps, relevant ainsi de la microévolution.

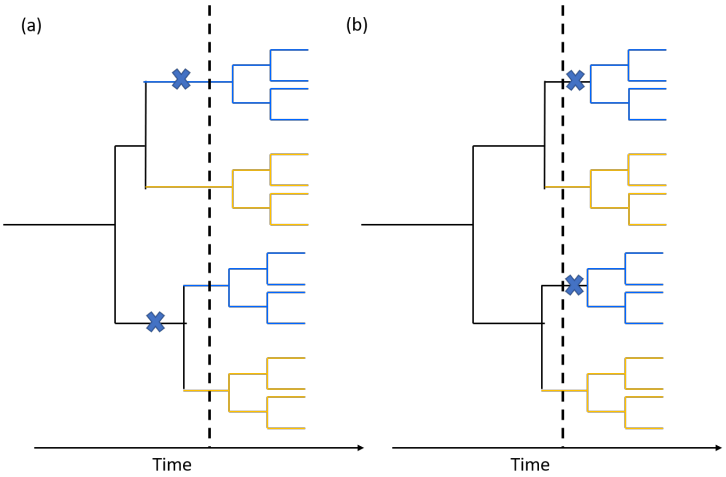


Figure 1.3 – Origine génétique de la tolérance aux pollutions minières entre différentes populations. Les individus en jaune représente les populations adaptées aux pollutions minières et en bleu, ce sont les populations sauvages. Soit la tolérance provient de la diversité génétique déjà présente avant l'arrivé du stress (ligne en pontillé ; a), soit la mutation avantageuse nouvelle arrive après l'apparition du stress (b).

Une question peut alors se poser : pourquoi la diversité génétique permettant la tolérance de *C. resedifolia* était-elle déjà présente dans les populations sauvages ? Une piste de réflexion légèrement abordée serait liée aux caractéristiques de l'espèce (hyperaccumulation, hypertolérance, stress-tolérance en lien avec le milieu alpin dans lequel elle se développe) mais aussi aux caractéristiques environnementales de l'étage alpin. L'environnement alpin présente en effet une mosaïque de conditions abiotiques, générant des pressions de sélection variables à de très fines échelles spatiales. Les populations locales, si elles restent connectées par un flux de gènes, peuvent échanger du matériel génétique, ce qui contribue à maintenir une diversité génétique élevée. Plusieurs études ont montré que cette hétérogénéité environnementale favorise la diversité génétique au sein des espèces (Lampei et al., 2019; Cortés et al., 2014; Graae et al., 2018). Ainsi, la mosaïque alpine a probablement permis à *C. resedifolia* de disposer d'une diversité génétique suffisante pour soutenir une adaptation locale rapide. Ces observations permettent de s'interroger sur les dynamiques source-puits entre les populations W (source) et les populations M (puits ; *source-sink*). L'environnement plus favorable autour des zones minières aurait pu jouer un rôle de *rescue effect* au début des perturbations en maintenant la diversité génétique des petites populations via le flux de gènes provenant de populations sources (Richards, 2000). La population sauvage de grande taille aurait alors fonctionné comme une source démographique et génétique, alimentant la population minière. Cependant, malgré sa taille réduite, cette dernière présente une adaptation locale forte à un substrat extrême : ce résultat rejoint les modèles théoriques qui suggèrent que l'adaptation dans un habitat de type « puits » peut se maintenir, voire transformer un puits en « pseudo-puits » grâce à l'adaptation. Cette hypothèse est pourtant *a priori* improbable en raison de la petite taille de population et de l'apport potentiel d'allèles désavantageux. Autrement dit, bien que la population minière ait initialement dépendu de la population

source, l'adaptation locale lui permet désormais de se maintenir de manière autonome. Cette population constituerait alors un groupe génétiquement différencié et adapté, transformant les dynamiques source-puits initialement contraignantes en un moteur d'adaptation locale en milieux hétérogènes (Nilsson and Ripa, 2010).

1.2.4 Limitations du flux de gènes

Nos différentes populations sont fortement différenciées génétiquement, avec des taux plus élevés qu'entre certaines espèces. Ceci peut être dû à deux processus : soit un processus neutre lié à la biologie de l'espèce, soit à un processus adaptatif favorisant la réduction du flux de gènes.

Premièrement, *C. resedifolia* est fortement autogame, ce qui favorise la différenciation génétique et diminue le flux de gènes entre (i) individus, et plus largement entre (ii) populations. Ceci aurait pu induire les mêmes signaux de différenciation génétique de par la dérive génétique et la consanguinité que l'adaptation locale. Cependant, il n'est pas inconcevable de dire que l'adaptation locale mesurée expérimentalement ait été favorisée par une réduction du flux de gènes. Ceci nous permet de nous demander quels sont les mécanismes qui permettent la limitation au flux de gènes. Ces différents mécanismes seront décrits ci-dessous.

Le flux de gènes peut être interrompu à différentes étapes du cycle de vie : de manière prézygotique ou postzygotique. Pour ce qui est de l'interruption du flux de gènes prézygotiques, ce dernier inclut les différences phénologiques, comme celles observées sur les sols de serpentine (Sianta and Kay, 2021), ou le rejet du pollen (ce qui n'a pas été décrit dans des conditions de contaminations).

Les interruptions du flux de gènes postzygotiques peuvent se manifester par une déplétion des hybrides ou un *hybrid breakdown* via des incompatibilités cytonucléaires, où les organites cytoplasmiques provenant d'un parent ne fonctionnent pas correctement avec le génome nucléaire de l'autre parent (Bomblies, 2010). Elles peuvent également résulter d'incompatibilités génétiques entre populations, d'une dérégulation des interactions génomiques affectant l'expression des gènes, la stabilité chromosomique ou la régulation épigénétique (Bomblies, 2010), ou encore d'incompatibilités liées à des duplications du génome. Tout cela regroupé fait que les hybrides entre les populations sont nettement moins performants que les parents : l'adaptation locale limite le flux de gènes grâce à cela.

Ces observations soulèvent la question de la viabilité des hybrides : les lignées peuvent-elles se reproduire entre elles ? Une approche pour répondre à cette question serait de tester l'hybridation entre lignées et d'évaluer leur *fitness* sur chacun des substrats.

1.2.5 Du micro jusqu'au macro : relier -omique et phénotype

Les jeux de données -omiques (transcriptomique, métabolomique et génomique) obtenus dans ma thèse ont révélé des signaux étendus et diffus, rendant difficile l'attribution d'un rôle fonctionnel précis à des gènes ou à des voies métaboliques spécifiques dans la tolérance aux ETMs et aux HAPs. De plus, *Cardamine resedifolia* n'étant pas une espèce modèle, il est possible que certains gènes non annotés ou

présents dans des régions régulatrices restent inaccessibles aux analyses actuelles. Cette lacune complique l'interprétation fonctionnelle des données. Néanmoins, l'approche multiomique a permis de mettre en évidence plusieurs grandes voies métaboliques associées à la tolérance, offrant ainsi une compréhension globale des réponses de l'espèce face au stress.

À l'inverse, les traits foliaires macro-phénotypiques présentent des patrons nets et facilement exploitables (voir chapitre 2, partie 3). Ils semblent intégrer l'ensemble des processus moléculaires sous-jacents, en accord avec l'hypothèse du *Leaf Economic Spectrum* (Niklas et al., 2023). Ces traits peuvent être considérés comme une « sortie système » : ils traduisent la combinaison des signaux moléculaires multiples en un phénotype mesurable et interprétable, sans toutefois révéler les mécanismes moléculaires précis qui en sont à l'origine.

Ces deux approches apparaissent donc complémentaires, en particulier dans le cas d'espèces non modèles où l'annotation incomplète des données -omiques laisse persister une part de « boîte noire ». Les analyses -omiques, lorsqu'elles sont exploitables, permettent d'explorer finement les réponses cellulaires, tissulaires et physiologiques, et d'identifier les voies potentiellement impliquées dans la tolérance. Cependant, leur intégration reste complexe et l'organisation moléculaire précise des réponses demeure difficile à reconstituer, d'où l'importance des traits fonctionnels foliaires afin de compléter et confirmer la vision globale de la tolérance.

2 Limites et perspectives de recherches de ma thèse

2.1 Caractérisation de la contamination en HAPs et en ETMs dans l'écosystème alpin

2.1.1 ETMs et HAPs en zone alpine : pertinence de l'étude de ces polluants

Dans le cadre de ma thèse, j'ai exploré les impacts respectifs des ETMs et des HAPs sur une plante alpine, dans le but de faire une première prospection de leurs impacts potentiels dans cet écosystème.

Si l'approche centrée sur les ETMs s'est révélée pertinente, notamment en raison de leur importance croissante dans les problématiques environnementales et industrielles actuelles (voir introduction, partie 2.4), l'étude des HAPs dans les contextes miniers s'est avérée moins concluante de par leur faible présence et leurs faibles impacts sur l'espèce étudiée. Une forte contamination en HAPs des sites charbon était attendue : les dosages m'ont permis de ne pas valider cette hypothèse. Ces observations peuvent être expliquées de différentes manières : la forte affinité des HAPs pour la matière organique du sol peut fortement limiter leur biodisponibilité et donc leurs potentiels impacts phytotoxiques. De plus, en l'absence d'activités pyrométallurgiques, ces composés sont stables et restent de grande taille moléculaire, ce qui les rend moins biodisponibles.

Dans ces sols charbon, les pressions de sélection qui peuvent être observées semblent davantage liées aux (i) conditions physiques des sols via la couleur du substrat ou encore la texture du sol, (ii) ou éventuellement aux ETMs rejetés conjointement à l'image de CHAR où des signaux d'adaptation locale

sont perceptibles. Même sur les rares sites où la combustion métallique a généré une contamination plus perceptible en HAPs, leur accumulation dans les tissus végétaux reste limitée comparée aux concentrations d'ETM.

Ainsi, l'étude des impacts des ETMs sur cette flore alpine semble être relativement pertinente dans ces conditions. En revanche, celle des HAPs se révèle limitée de par leurs faibles impacts phytotoxiques révélés ici. Ces résultats permettent donc d'ouvrir de nouvelles perspectives de recherche au niveau des impacts sur le long terme des pollutions d'origines anthropiques sur l'écosystème alpin. Cela est d'autant plus marquant dans le contexte actuel de sixième extinction de masse en lien avec les activités anthropiques telles que la pollution mais également le réchauffement climatique qui pourraient tendre à biodisponibiliser ces ETMs présents dans les sols (**?**).

2.1.2 Caractérisation de la contamination dans les sols et les tissus végétaux

La caractérisation de la contamination des sols et des tissus dans cette étude peuvent faire l'objet d'un regard critique. Premièrement, des échantillons composites ont été réalisés afin d'obtenir une moyenne des contaminations du sol et des populations. Cependant, ceci efface les informations sur la variabilité *in situ* ou individuelle de la contamination. Sur certains sites (à l'image de PDC), la contamination au niveau du sol est très variable sur quelques mètres (M. Rossi, unpublished data), avec par exemple des morceaux de cuivre bruts oxydés dans certaines zones très localisées au niveau de la halde ce qui induit une contamination extrême sur quelques cm, or cela a été effacé lors des analyses chimiques. De plus, lors des dosages des HAPs et des ETMs dans les sols, seule la contamination totale a été estimée, sans distinction entre les éléments mobiles et biodisponibles. L'usage de la contamination des plantes comme estimateur de cette phytodisponibilité peut nous informer, mais ce choix méthodologique peut tout de même influencer l'interprétation des résultats, notamment lors des analyses liées aux corrélations entre les contaminants dans les sols et dans les plantes. Par ailleurs, certains dosages se situant en dessous des seuils de quantification ont été remplacés par la moitié de la valeur de ces seuils afin d'obtenir une indication quant à la contamination du site. Cependant, ceci peut aussi induire un léger biais dans le calcul des indices de contamination ou des BCF, où ces valeurs peuvent tirer les résultats vers le bas ou vers le haut.

Enfin, concernant les tissus de *Cardamine resedifolia*, trois organes différents ont été analysés afin d'obtenir une vision de la répartition des ETMs : les racines, les parties aériennes et les graines. Les résultats ont mis en évidence une contamination mobilisable et transférable dans ces différents tissus, ce qui ouvre des pistes de réflexion plus fines quant à leur compartimentalisation au sein des cellules. Il serait alors pertinent d'identifier précisément les compartiments cellulaires de stockage des éléments (vacuoles, parois cellulaires, etc.) afin de confirmer les hypothèses formulées à partir des analyses -omiques présentées au chapitre 2, partie 3. Ceci est d'autant plus intéressant que la compartimentalisation des ETMs dans les parois, par exemple, pourrait contribuer à leur rigidification (Kosakivska et al., 2021), or cette rigidification constitue souvent un mécanisme clé de la tolérance des plantes aux conditions

alpines (Körner et al., 1989). Ces informations pourraient donc permettre de comprendre les mécanismes physiologiques de tolérance multistress possible chez des plantes alpines exposées à des pollutions et seraient donc une perspective d'étude intéressante.

2.2 Expérimentation et analyses des données -omiques

2.2.1 La transplantation réciproque, limites de l'expérimentation

Comme expliqué précédemment, la durée de la transplantation réciproque n'a été que de deux ans, ce qui constitue une certaine limite de mon travail. Deux ans suffisent à obtenir une estimation informative de la *fitness* et à estimer les adaptations locales entre les populations W et M respectives. Toutefois, étant donné que cette espèce semble pouvoir se développer plusieurs années et que certains individus n'avaient pas encore atteint la phase de reproduction au bout de deux ans, cette *fitness* pourrait alors ne pas refléter l'ensemble du cycle de vie entier des populations. En théorie, un suivi sur plusieurs années couvrant l'intégralité du cycle vital permettrait de mieux capturer la variation réelle de la *fitness*, mais cela représente un défi méthodologique important.

La seconde limite, déjà mentionnée, concerne les conditions semi-contrôlées dans lesquelles les plantes ont été cultivées. Afin de focaliser l'expérience sur la seule composante chimique des sols, j'ai volontairement homogénéisé certaines variables : suppression des différences de couleur pour uniformiser l'albédo, ajout de sable pour standardiser le drainage, et arrosage régulier. Ce choix méthodologique me paraît particulièrement pertinent, car il permettait de tester directement l'adaptation locale à la qualité chimique du sol, indépendamment des autres facteurs. Toutefois, dans les conditions naturelles, d'autres caractéristiques du sol – physiques ou microclimatiques – interagissent avec sa composition chimique. Il est donc possible que, *in situ*, ces paramètres supplémentaires renforcent encore les divergences phénotypiques et génétiques que nous avons mises en évidence.

Troisièmement, les études des traits macro et microfoliaires traités pour mon manuscrit (Chapitre 2, partie 3) ont été mesurées *in situ*, et non lors de la transplantation réciproque, ce qui fait que ces différences potentielles n'ont pas été gommées et auraient pu jouer un rôle dans les réponses des plantes. Il est tout de même important de noter qu'il aurait été compliqué de réaliser ces mesures sur les plantes de la transplantation réciproque : la thèse ne durant que 3 ans, et l'espèce ne fleurissant au bout de 2 (ce qu'on a découvert lors de la manipulation), il aurait été difficile d'arriver au bout de l'étude de manière aussi complète qu'actuellement. De plus, les marqueurs physiologiques des traits fonctionnels foliaires pertinents détectés dans le chapitre 1, puis appliqués en condition *in situ* dans le chapitre 2, ont également été mesurés sur les populations de la transplantation réciproque et pourraient alors confirmer et compléter ces données.

Quatrièmement, la question des effets maternels constitue une perspective intéressante à explorer. Ces effets maternels auraient pu induire un signal ressemblant aux signaux d'adaptation locale, *via* une plasticité adaptative, sans pour autant en être (de Villemereuil et al., 2022). Les effets maternels permettent aux descendants d'avoir une *fitness* plus élevée sans pour autant que ceci soit héritable :

c'est souvent lié à une augmentation de la taille des réserves énergétiques des graines par exemple. Dans notre cas, les graines utilisées pour débuter l'expérience ont été collectées directement sur le terrain, plutôt que dans un environnement contrôlé commun à toutes les populations, ce qui aurait permis (i) de supprimer l'effet maternel lié à l'exposition de la mère, et (ii) de générer les lignées testées lors de la transplantation réciproque nous-mêmes. La manipulation réalisée lors de ma thèse n'efface donc pas l'effet maternel que la mère aurait pu avoir sur les graines, notamment au travers d'une augmentation de la masse ou de la taille de ces dernières (Roach and Wulff, 1987). Cependant, cela aurait nécessité deux années supplémentaires à la thèse. J'ai cherché à estimer ce problème en mesurant la masse des graines afin de quantifier les différences de ressources présentes dès le départ entre les populations, ce qui pourrait être un signe d'effets maternels. Les résultats indiquent qu'un faible signal est chez les génotypes PDC-M et AVA-M qui ont une tendance à avoir une masse de graines légèrement plus élevée que leurs populations -W respectives2.1. Ce genre de patron a déjà été observé à la suite d'une exposition au cuivre chez d'autres espèces localement adaptées (Gan et al., 2013). Or, ces sites AVA et PDC présentent également un signal d'adaptation locale, ce qui permet d'ouvrir des perspectives quant aux éventuelles contributions de ces effets maternels chez ces populations alpines.

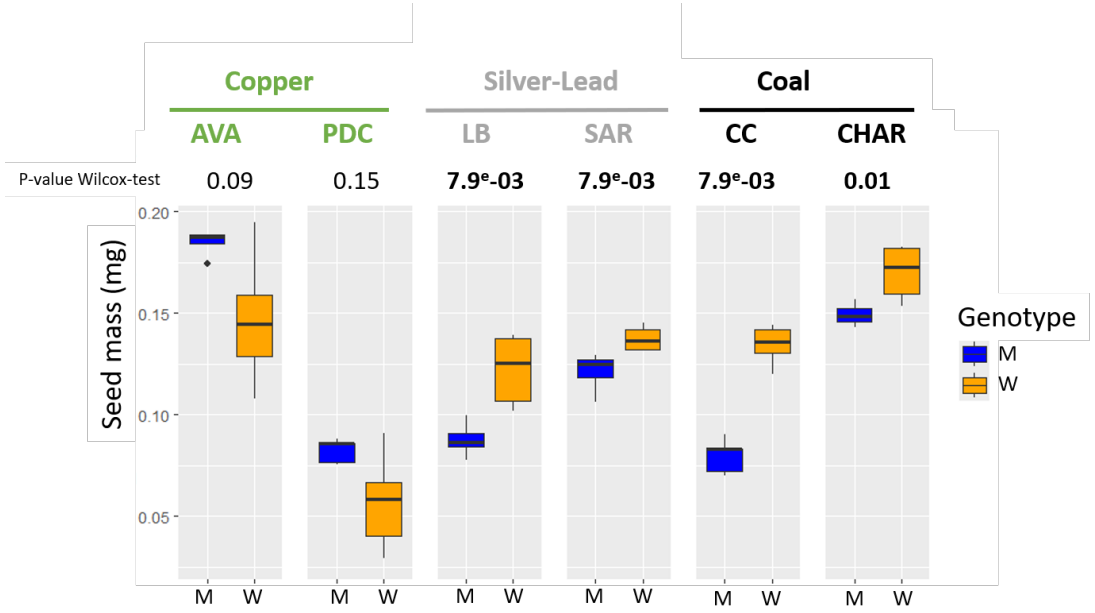


Figure 2.1 – Masse moyenne des graines issues de différentes populations M et W utilisées lors de l'expérimentation de transplantation réciproque. La masse des graines à été mesurée après un lavage à l'eau mQ et un séchage d'une semaine à 40 °C, Pour cela, cinq lots de 10 graines provenant de différents individus chacune ont été utilisés. Un test de wilcoxon à été effectué afin de tester les différences de masse entre les graines M et W dans chaque site. Le type de minerai exploité est indiqué au dessus des box-plots.

2.2.2 Traitement et analyse des données -omiques

Concernant les données -omiques, la première remarque porte sur l'échantillonnage réalisé uniquement dans le cœur des zones M et W afin de capter les pressions de sélection les plus fortes au sein de chaque site. L'échantillonnage de plantes situées dans la zone de contact entre la halde et la zone sauvage aurait

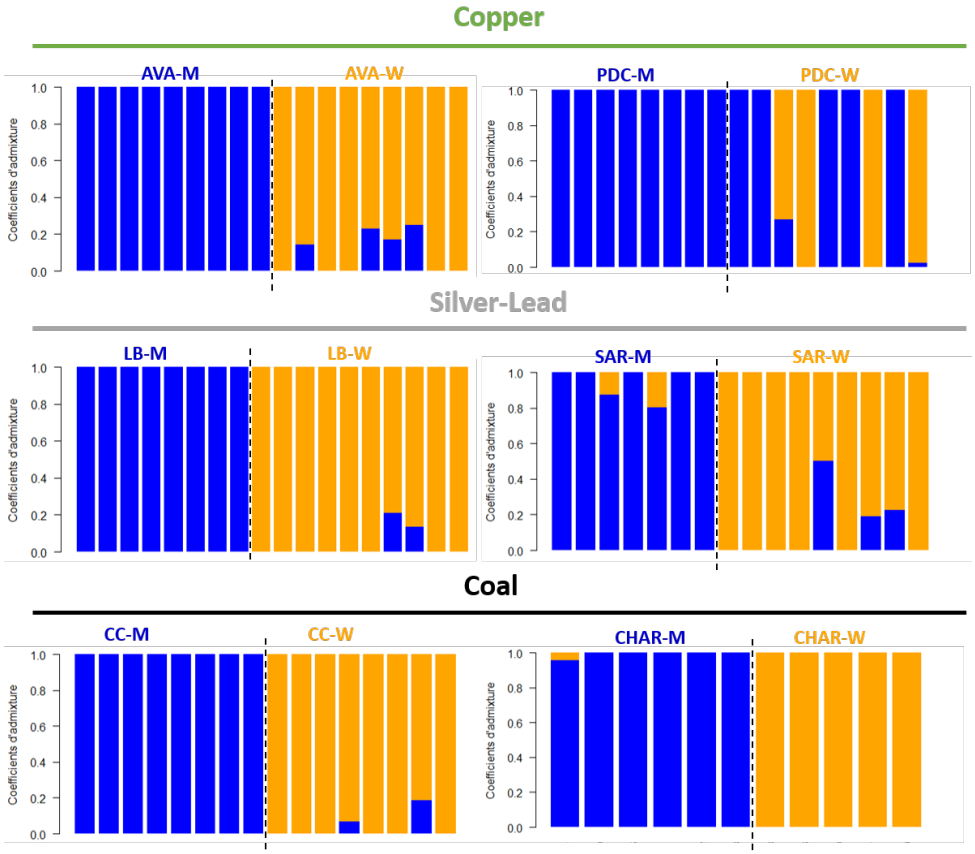


Figure 2.2 – Structure des populations W et M sur chaque site d'études. Les regroupements génétiques ont été inférés avec un a priori de deux groupes (k=2) grâce au package SNMF (Frichot and François, 2015) avec 1000 itérations et 20 répétitions. M : population provenant des mines, W : population provenant des zones sauvages.

permis de détecter la présence éventuelle d'individus hybrides. Cela aurait fourni des informations sur la capacité des génotypes à s'hybrider et à générer une structure génétique spatialisée. Un test préliminaire a été réalisé pour vérifier la présence d'hybrides parmi les individus sélectionnés pour le séquençage. Les résultats ont montré une absence d'hybrides dans les zones M (Figure 2.2) et la présence de certains allèles M au sein des populations W. Des informations supplémentaires sur les individus situés en périphérie des mines permettraient de compléter ces observations. Cependant, ces résultats suggèrent que l'hybridation entre les deux lignées sur chaque site est probablement limitée, ce qui permet d'interroger les raisons de ces limites au flux de gènes (voir partie 5.2.4. ci-dessus).

Au niveau des protocoles choisis pour l'analyse génomique, l'approche ddRAD-seq utilisée impose une contrainte de par sa couverture partielle du génome qui a déjà été expliquée plus haut : certains *loci* à fort effet ne sont pas forcément détectables, alors que l'utilisation des génomes complets reste plus efficace. De plus, certaines études conseillent l'utilisation de données complémentaires aux SNP, telles que les variants structuraux, qui sont des zones entières du génome variables via des inversions ou des duplications de gènes par exemple, ou encore des zones de *short tandem repeats* qui peuvent influencer la régulation des gènes, leur expression ou leurs fonctions (Kersten et al., 2025).

À cela s'ajoute l'exploration des flux de gènes via le logiciel *dadi* (chapitre 2, partie 3), qui n'a pas

donné de résultats concluants de par la qualité de nos données, insuffisisantes pour ce type d'analyse, ce qui restreint la compréhension globale du modèle. Enfin, l'absence d'informations post-transcriptionnelles réduit la compréhension des mécanismes, malgré une tentative d'intégration des données génomiques et métaboliques. Cependant ces méthodes ont tout de même réussis à ouvrir des pistes de réflexion quant aux mécanismes de tolérance chez l'espèce modèle étudié ici.

Concernant la transcriptomique et la métabolomique, l'annotation demeure limitée par des bases de données encore incomplètes et par un focus sur les petits métabolites/peptides, lié au choix de notre méthodologie (LC-MS). Les régulations pré- et post-transcriptionnelles (comme l'épissage) n'ont pas pu être abordées. De plus, une approche en pool a été réalisée, induisant une perte d'information sur la variabilité individuelle, ce qui peut surestimer la variance et limiter l'identification des transcrits et des métabolites différentiellement intéressants (Rajkumar et al., 2015). Le regroupement d'échantillons en métabolomique et en transcriptomique présente des avantages pratiques, mais comporte aussi des limites importantes, notamment la perte d'informations individuelles importants à garder en tête (Ko and Van Raamsdonk, 2023).

2.3 *Cardamine resedifolia* comme modèle d'étude

2.3.1 Difficultés rencontrées avec la biologie de cette espèce

La conduite de cette thèse a été compliquée par certaines incertitudes concernant la biologie de *Cardamine resedifolia*, informations dont la précision pouvait influencer les résultats expérimentaux et qui étaient peu documentées au départ. En raison de cela, nous avons essayé d'avoir une attention particulière à ce sujet pour plusieurs raisons :

(i) Premièrement, *C. resedifolia* est une espèce qui a été décrite comme autogame (Rellstab et al., 2020). Cependant, ce mode de reproduction peut fortement favoriser une différenciation génétique très localisée et conduire à des signaux similaires de ceux qu'une adaptation locale peut induire, sans qu'il y ait nécessairement de véritable sélection, ce qui nous a demandé une attention particulière lors des analyses génomiques.

(ii) Nous avons également eu quelque difficulté à estimer la phénologie de l'espèce : par chance, dans les conditions expérimentales de notre transplantation réciproque, les populations ont fleuri au bout de deux ans, ce qui n'était pas encore décrit. Cependant, nous n'avons pas pu mesurer les dates de floraison précises ni estimer un éventuel décalage phénologique *in situ*, ou même lors de l'expérimentation, pour des raisons techniques. Ces informations auraient permis de confirmer ou d'infirmer l'hypothèse d'un décalage phénologique à l'origine de la différenciation génétique due aux caractéristiques chimiques du sol, mais également d'estimer en partie le temps de génération de l'espèce, utile pour les modèles démographiques ;

(iii) De plus, nous ne connaissons pas la longévité de l'espèce : sur certains sites, des rosettes d'une quinzaine de centimètres de diamètre étaient présentes, sous-entendant une longévité de plusieurs

années, voire de plusieurs dizaines d'années. Cette information n'a pas été mesurée durant ma thèse et reste tout de même une zone floue quant à la biologie de l'espèce. Lors de la transplantation réciproque, nous nous sommes arrêtés après deux ans d'expérimentation, ce qui peut être trop court pour distinguer les différences de *fitness* sur l'intégralité de la vie des individus. D'autant plus qu'une certaine quantité de graines (i) n'ont (i) pas germé ou (ii) ont germé mais n'ont pas fleuri dans ce laps de temps imparti. Ces individus auraient pu nécessiter un temps plus long afin d'arriver jusqu'à la production d'une descendance. En d'autres termes, l'estimation de la *fitness* peut être légèrement biaisée car elle est restreinte à la survie et à la production de graines sur ces deux ans ;

(iv) Déterminer l'âge précis des individus *in situ* afin de sélectionner des plantes au même stade physiologique entre les individus d'un même site mais également entre les sites. La détermination de l'âge précis des individus *in situ* aurait permis de sélectionner des plantes présentant à la fois le même âge mais également le même stade physiologique, que ça soit au sein d'un même site et entre différents sites. Comme cette approche est difficilement réalisable sur le terrain, nous avons utilisé le stade physiologique comme indicateur indirect afin de limiter le bruit expérimental, en particulier dans les données transcriptomiques et métabolomiques, qui sont sensibles à ces variations. Cependant, même au même stade physiologique, l'âge des plantes peut influencer les réponses moléculaires (Ma et al., 2024). Cette limitation pourrait être partiellement compensée par des mesures -omiques complémentaires sur les plantes issues de la transplantation réciproque, constituant une perspective pour confirmer les réponses observées *in situ* et renforcer la robustesse de l'approche expérimentale utilisée.

Enfin, l'échantillonnage de cette étude s'est principalement déroulé *in situ* en conditions alpines, ce qui rendait difficile le contrôle de tous les paramètres environnementaux nécessaires à l'identification d'individus exposés exactement aux mêmes conditions au sein d'un site précis (M ou W), afin de réduire le bruit environnant pour garder uniquement une différenciation au niveau du substrat. Cette expérimentation présente donc un certain bruit et une variabilité que j'ai essayé de limiter au maximum *via* des échantillonnages de pools d'individus, mais il est possible que certains biais soient passés inaperçus (exemple d'une très forte variabilité de la contamination sur certains sites ; données non publiées, M. Rossi). Cependant, cette étude permet de confirmer que des mesures *in situ* de données -omiques en conditions de terrain peuvent tout de même être réalisables, permettant alors d'ouvrir les potentialités d'études sur (i) des espèces non modèles et (ii) se développant dans des conditions réelles *in situ*, hors laboratoire afin d'utiliser des méthodes complexes de laboratoire.

2.3.2 Tolérance de *Cardamine resedifolia* et tissus étudiés

Dans ma thèse, j'ai donc pu mettre plusieurs hypothèses en avant en lien avec la tolérance de *Cardamine resedifolia* aux polluants anthropogènes dans l'environnement alpin. Cependant, certaines d'entre elles mériteraient d'être complétées par des mesures phénotypiques. Dans un premier temps, il est néces-

saire d'approfondir la caractérisation de la tolérance de l'espèce modèle en examinant les traits foliaires tels que l'épaississement des parois cellulaires par histologie, hypothétisés par les données -omiques (les protocoles de colorations ont déjà été mis au point lors de ma thèse). De plus, l'étude de la spéciation des métaux au sein de ces coupes permettrait de localiser leur stockage, que ce soit dans les parois ou les vacuoles, et ainsi confirmer ces traits phénotypiques observés.

Afin de compléter l'étude des mécanismes de tolérance, il serait également intéressant d'examiner l'expression des gènes au niveau racinaire. Les racines constituent en effet la première zone de contact avec les polluants, et une grande partie de la réponse de tolérance s'y joue : les contaminants peuvent y être chélatés à l'extérieur des cellules, exclus de celles-ci, ou au contraire absorbés et transloqués vers les parties aériennes (voir introduction section 4). Dans mon étude, cet aspect intermédiaire n'a pas été réalisé : l'analyse des tissus racinaires pourrait permettre d'obtenir, dès le premier contact avec le contaminant, une vision plus complète des mécanismes en jeu (Weber et al., 2006). Cependant, cette approche ne peut être réalisée qu'avec les plantes de la transplantation réciproque afin de contrôler l'âge des racines et donc d'éviter d'avoir une trop grande différence de subérisation et de lignification, ce qui compliquerait les analyses -omiques. Ceci offrirait alors une perspective d'étude intéressante qui compléterait la compréhension actuelle sur cette espèce.

2.3.3 Interactions biotiques dans la rhizosphère : rôles potentiels des organismes du sol

Au niveau racinaire, une autre perspective peut être discutée : les interactions biotiques. Ces interactions biotiques n'ont pas été abordées dans ma thèse et me semblent être un aspect particulièrement intéressant. L'un des résultats les plus marquants de ce travail a été la mise en évidence d'une adaptation locale claire sur les sites enrichis en cuivre. Or, le cuivre possède de fortes propriétés fongicides (Kunito et al., 1999), ce qui amène à s'interroger sur l'état des interactions biotiques au niveau de la rhizosphère, avec notamment la présence ou l'absence de mycorhization.

De plus, les micro-organismes du sol sont connus pour jouer un rôle quant à la biodisponibilité des polluants métalliques et organiques (voir introduction, partie 5.1.2), en modulant directement la fraction disponible pour les plantes. Pourtant, dans ma thèse, nous ne savons pas si *C. resedifolia* est mycorhizée ou non. La littérature à ce sujet reste floue, d'autant plus qu'une partie semble démontrer une très faible mycorhization des espèces de cette famille (Sharma et al., 2023), tandis qu'une autre semble démontrer l'inverse (Domka et al., 2019; Regvar et al., 2003; Hiruma et al., 2018).

Cette incertitude quant aux interactions biotiques de *Cardamine resedifolia*, en milieu métallifère ou non, pourrait être un axe intéressant à explorer : L'absence de symbiose chez ces populations pourrait être le signe (i) d'une très faible présence des micro-organismes du sol symbiotiques, où les champignons sont limités par la toxicité du cuivre et des autres polluants, ce qui demanderait alors aux espèces végétales présentes de compenser autrement, ou (ii) d'une stratégie évolutive indirecte des populations tolérantes aux ETMs de par la synthèse de glucosinolates, des antioxydants très présents chez les Brassicaceae qui ont un rôle dans la tolérance aux ETMs (Variyar et al., 2014; Jahangir et al., 2008), et qui sont fortement

fongicides (Plaszkó et al., 2022). De plus, la présence éventuelle d'associations microbiennes pourrait au contraire influencer la tolérance et donc les signaux d'adaptation locale (Li et al., 2017; Brady and Farrer, 2024; Domka et al., 2019).

Les résultats présentés ici démontrent le rôle des ETMs principalement comme agents de sélection, cependant, ils ne permettent pas de trancher sur l'importance relative des interactions biotiques qui auraient pu permettre à *C. resedifolia*, et plus largement à la communauté métallifère locale, de tolérer les pressions polluantes. Cet angle mort constitue une perspective intéressante de l'étude en lien avec la méconnaissance de la biologie de l'espèce choisie : l'adaptation observée pourrait donc être en partie influencée par des pressions indirectes liées à la perte de symbioses, à des changements de communautés microbiennes, ou à des interactions modifiées avec les micro-organismes du sol.

2.3.4 Ce modèle d'étude est-il généralisable aux autres espèces alpines ?

La majorité de mon travail s'est concentrée sur une espèce non modèle, *C. resedifolia*. Cette espèce, comme la plupart des espèces alpines, est capable de répondre aux différentes pressions abiotiques du milieu alpin de par les divers axes de sélection, que ça soit lié aux UVs, à la sécheresse, au froid, mais également à l'instabilité du substrat. De plus, les espèces alpines ont des mécanismes de détoxication des ROS efficaces, ce qui permet d'avoir une base de la tolérance aux divers stress possibles induisant lesdits ROS (Öncel et al., 2004; Wildi and Lütz, 1996). Enfin, d'un point de vue démographique, *C. resedifolia* est représentative des autres espèces avec des petites tailles de population – qui sont principalement expliquées par la forte diversité environnementale du milieu alpin – et du flux de gènes réduit entre les différentes populations sur les échelles plus grandes.

Tout ceci réuni lui permet alors d'être une bonne candidate représentative des espèces alpines, ce qui nous donne certaines clés pour comprendre comment la flore alpine peut répondre à de nouvelles pressions anthropogènes. Cependant, cette espèce est décrite comme hypertolérante et hyperaccumulatrice, ce qui fait qu'elle possède déjà un fond génétique lui permettant de tolérer les ETMs en plus des conditions abiotiques alpines. Par conséquent, ce modèle étudié peut être relativement limité pour généraliser les résultats à d'autres espèces ou types de contaminants dans la zone alpine. Il serait intéressant d'étendre l'analyse à d'autres espèces pour déterminer si d'autres plantes présentant une stratégie d'exclusion face aux ETMs en milieu alpin sont également adaptées localement. Cette approche permettrait d'obtenir une vision plus large des capacités d'adaptation des plantes alpines aux pressions anthropiques. Cela permettrait alors de répondre à la question suivante : est-ce que l'adaptation locale est tout aussi "facile" avec des stratégies évolutives différentes avec exactement la même pression environnementale, ou si au contraire l'exclusion implique uniquement de la plasticité ? De plus, en cas d'adaptation, est-ce que les *pattern* seront similaires ou non avec une forte adaptation sur les sites de cuivre ? L'étude de l'adaptation locale avec différentes trajectoires évolutives (exclusion vs hyperaccumulation) est manquante dans la littérature actuelle : l'ensemble des études étudiant l'adaptation locale n'ont que très peu d'informations quant aux caractères physiologiques d'exclusion ou d'hyperaccumulation de l'espèce -bien que l'hyperaccumulation

soit tout de même plus étudiée que l'exclusion-, mais également quant aux diversités des mécanismes fins sous-jacents. En d'autres termes, cela permettrait d'étudier, à l'échelle évolutive, comment ces mécanismes physiologiques différents peuvent favoriser l'adaptation locale ou la plasticité, interrogeant ainsi plus en profondeur le fond génétique pouvant déjà être présent ou non pour l'adaptation.

3 Perspectives personnelles de recherche : liens entre tolérance aux ETMs dans la flore alpine et préadaptation ?

Lorsque j'ai débuté ma thèse, mon objectif était de comprendre comment les activités humaines pouvaient influencer les espèces végétales au niveau alpin, cet environnement *a priori* exempté de pressions anthropiques polluantes. De nombreux travaux ont mis en évidence sa sensibilité au réchauffement climatique (Fazlioglu and Wan, 2021; Engler et al., 2011) cependant, l'impact de la pollution, en particulier celle liée aux ETMs et aux HAPs, restait encore peu exploré.

Au fil de ces trois années, j'ai progressivement réalisé que pour appréhender comment ces activités humaines pouvaient influencer, impacter et contraindre les espèces, il fallait aussi creuser du côté des trajectoires évolutives dans leur entièreté : il était indispensable de s'intéresser aux mécanismes génomiques et physiologiques les plus fins pour répondre à deux des questions les plus posées : "pourquoi ?" et "comment ?". C'est ainsi que mes recherches m'ont conduite à faire des analyses plus intégratives dans le but de relier réponses individuelles et dynamiques populationnelles. Si l'intégration multiomique s'est révélée complexe, elle a néanmoins permis de mettre en lumière une forte diversité des mécanismes impliqués dans la tolérance à ces contaminants. Cette pluralité permet alors de mettre en avant la forte capacité de réponse via la plasticité des voies -omiques, mais également via la capacité à s'adapter localement des plantes alpines, ce qui n'avait encore pas été documenté. Par conséquent, j'espère que ce manuscrit a permis de mieux comprendre comment l'adaptation des espèces alpines peut contribuer à la subsistance des populations dans des environnements contaminés, ainsi que les échelles spatiotemporelles auxquelles ces mécanismes peuvent opérer. Une question peut tout de même se poser quant au caractère transitoire de l'adaptation de ces populations : est-ce que la divergence va se maintenir, ou au contraire disparaître sur des échelles temporelles nettement plus grandes ?

Au cours de ces trois années, plusieurs questions ont donc émergé. Pourquoi ne trouve-t-on que très peu de littérature sur l'adaptation locale ou sur l'endémisme dans les sols alpins de serpentine, des sols alpins naturellement enrichis en ETMs depuis des millions d'années ? Est-ce que c'est en lien avec un manque d'études à ce sujet, ou y a-t-il des raisons plus complexes ? Ces sols, pourtant particulièrement riches en ETMs, devraient exercer une pression de sélection d'autant plus forte et spécifique sur la flore alpine, mais dans ce contexte précis, la divergence des populations semble limitée (Parisod, 2022). En effet, seulement 23 espèces de la flore alpine (sur les 4 485 qu'elle contient en comptant les sous-espèces et les hybrides (Aeschimann et al., 2011)) semblent montrer une préférence pour ces sols (Aeschimann et al., 2011), mais seules neuf espèces ont été décrites comme réellement spécialisées sur les sols de serpentine (Parisod,

2022). Paradoxalement, dans le cadre de ma thèse, j'ai pu mettre en évidence une adaptation locale – connue pour être la première étape d'une potentielle spéciation – extrêmement rapide à des sols riches en ETMs d'origine anthropique, ce qui sous-entend une diversité génétique déjà présente permettant l'adaptation à ces pressions sélectives. Cela est le cas de *Cardamine resedifolia* dans ce contexte bien précis. Il serait alors intéressant de passer à une échelle de taille et de temps supérieure et de déterminer si ces observations peuvent être généralisables à d'autres espèces et d'autres systèmes alpins.

Au cours de ma thèse, j'ai ainsi acquis de multiples compétences, que ce soit dans (i) la mise en œuvre de transplantations réciproques, une approche largement utilisée mais encore très rare sur des sols alpins métallifères, et dans (ii) l'intégration de différents niveaux et échelles d'analyse, de la physiologie à l'individuel jusqu'aux dynamiques populationnelles, en combinant l'observation de multiples traits.

Ces différentes compétences et méthodologies ne se limitent pas à notre système d'étude et pourraient être appliquées à des environnements présentant des gradients et des échelles nettement plus marqués, comme les sols de serpentines alpins. Comme souligné dans l'introduction, ces substrats sont mondialement étudiés en raison de leur fort endémisme, mais la littérature scientifique fait encore défaut sur les sols de serpentines alpins. La plupart des études existantes s'intéressent à des échelles temporelles nettement plus longues, notamment au travers des périodes interglaciaires, et ont pour but de retracer l'origine de la diversité alpine en lien avec leur substrat via la spéciation écologique.

Mon travail, au contraire, se concentre sur des intervalles temporels beaucoup plus courts, ce qui permet de combler les connaissances des trajectoires évolutives faiblement étudiées dans ces conditions spatiotemporelles. Appliquer les approches développées ici à ces sols permettrait non seulement de (i) mieux caractériser la diversité écologique peu décrite des serpentines alpins, mais aussi (ii) d'obtenir une vision plus large des processus d'adaptation locale. Si des adaptations locales ont pu se produire dans notre système minier, il est probable qu'elles se manifestent également sur ces substrats naturels ; de telles études pourraient alors compléter les connaissances à ce sujet et déterminer si les adaptations locales décrites dans ma thèse peuvent se maintenir dans le temps, ou si au contraire elles sont effacées au fur et à mesure en lien avec des évènements stochastiques, la dérive ou aux flux de gènes.

Références

N. Abdu, A. A. Abdullahi, and A. Abdulkadir. Heavy metals and soil microbes. *Environmental Chemistry Letters*, 15(1) :65–84, 2017. doi : 10.1007/s10311-016-0587-x.

J. M. Abercrombie, M. D. Halfhill, P. Ranjan, M. R. Rao, A. M. Saxton, J. S. Yuan, and C. N. Stewart. Transcriptional responses of Arabidopsis thaliana plants to As (V) stress. *BMC Plant Biology*, 8(1) : 87, 2008. doi : 10.1186/1471-2229-8-87.

C. Achten and T. Hofmann. Native polycyclic aromatic hydrocarbons (PAH) in coals – A hardly recognized source of environmental contamination. *Science of The Total Environment*, 407(8) :2461–2473, 2009. doi : 10.1016/j.scitotenv.2008.12.008.

D. C. Adriano. *Trace Elements in Terrestrial Environments*. Springer, New York, NY, 2001. ISBN 978-1-4684-9505-8 978-0-387-21510-5. doi : 10.1007/978-0-387-21510-5.

D. Aeschimann, N. Rasolofo, and J.-P. Theurillat. Analyse de la Flore des Alpes. 1 : Historique et Biodiversité. *Candollea*, 66(1) :27–55, 2011. doi : 10.15553/c2011v661a2.

P. Agarwal, H. D. Fischer, M. D. Camalle, and A. Skirycz. Not to be overlooked : dipeptides and their role in plant stress resilience. *Journal of Experimental Botany*, page eraf311, 2025. doi : 10.1093/jxb/eraf311.

S. Agarwal and S. Khan. Heavy Metal Phytotoxicity : DNA Damage. In M. Faisal, Q. Saquib, A. A. Alatar, and A. A. Al-Khedhairy, editors, *Cellular and Molecular Phytotoxicity of Heavy Metals*, pages 157–177. Springer International Publishing, Cham, 2020. ISBN 978-3-030-45974-1 978-3-030-45975-8. doi : 10.1007/978-3-030-45975-8_10.

G. J. Ahammed, X. Li, A. Liu, and S. Chen. Brassinosteroids in Plant Tolerance to Abiotic Stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39(4) :1451–1464, 2020. doi : 10.1007/s00344-020-10098-0.

A. Ahatović Hajro, M. Hasanović, S. Murtić, A. Kalajdžić, N. Pojskić, and A. Durmić-Pašić. Serpentine environment prevails over geographic distribution in shaping the genetic diversity of Medicago lupulina L. *Molecular Genetics and Genomics*, 299(1) :28, 2024. doi : 10.1007/s00438-024-02124-7.

J. Ahirwal and S. K. Maiti. Assessment of soil properties of different land uses generated due to surface coal mining activities in tropical Sal (*Shorea robusta*) forest, India. *CATENA*, 140 :155–163, 2016. doi : 10.1016/j.catena.2016.01.028.

I. A. Al-Shehbaz, M. A. Beilstein, and E. A. Kellogg. Systematics and phylogeny of the Brassicaceae (Cruciferae) : an overview. *Plant Systematics and Evolution*, 259(2) :89–120, 2006. doi : 10.1007/s00606-006-0415-z.

M. H. Al-Whaibi. Plant heat-shock proteins : A mini review. *Journal of King Saud University - Science*, 23(2) :139–150, 2011. doi : 10.1016/j.jksus.2010.06.022.

S. Alagić, B. S. Maluckov, and V. B. Radojičić. How can plants manage polycyclic aromatic hydrocarbons ? May these effects represent a useful tool for an effective soil remediation ? A review. *Clean Technologies and Environmental Policy*, 17(3) :597–614, 2015. doi : 10.1007/s10098-014-0840-6.

S. A. Alamri, M. H. Siddiqui, M. Y. Al-Khaishany, M. Nasir Khan, H. M. Ali, I. A. Alaraidh, A. A. Alsahli, H. Al-Rabiah, and M. Mateen. Ascorbic acid improves the tolerance of wheat plants to lead toxicity. *Journal of Plant Interactions*, 13(1) :409–419, 2018. doi : 10.1080/17429145.2018.1491067.

Alif, J. Dunning, H. Y. J. Chik, T. Burke, and J. Schroeder. What is the best fitness measure in wild populations ? A case study on the power of short-term fitness proxies to predict reproductive value. *PLOS ONE*, 17(4) :e0260905, 2022. doi : 10.1371/journal.pone.0260905.

P. Alpert and E. L. Simms. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments : when is it good for a plant to adjust ? *Evolutionary Ecology*, 16(3) :285–297, 2002. doi : 10.1023/A:1019684612767.

C. alpine. La Convention alpine | Qui nous sommes.

N. Alvarez, C. Thiel-Egenter, A. Tribsch, R. Holderegger, S. Manel, P. Schönswetter, P. Taberlet, S. Brodbeck, M. Gaudeul, L. Gielly, P. Küpfer, G. Mansion, R. Negrini, O. Paun, M. Pellecchia, D. Rioux, F. Schüpfer, M. Van Loo, M. Winkler, F. Gugerli, and I. Consortium. History or ecology ? Substrate type as a major driver of spatial genetic structure in Alpine plants. *Ecology Letters*, 12(7) :632–640, 2009. doi : 10.1111/j.1461-0248.2009.01312.x.

R. Amaral dos Reis, E. Keunen, M. P. Mourato, L. L. Martins, J. Vangronsveld, and A. Cuypers. Accession-specific life strategies affect responses in leaves of *Arabidopsis thaliana* plants exposed to excess Cu and Cd. *Journal of Plant Physiology*, 223 :37–46, 2018. doi : 10.1016/j.jplph.2018.01.008.

B. L. Anacker. The nature of serpentine endemism. *American Journal of Botany*, 101(2) :219–224, 2014. doi : 10.3732/ajb.1300349.

B. L. Anacker and S. Y. Strauss. The geography and ecology of plant speciation : range overlap and niche divergence in sister species. *Proceedings. Biological Sciences*, 281(1778) :20132980, 2014. doi : 10.1098/rspb.2013.2980.

B. Ancel. *Les anciennes mines métalliques des Alpes du Sud : bilan diachronique*, volume 4. Publications du centre camille jullian edition, 2010. ISBN 978-2-9571557-3-6.

B. Ancel and V. Py. L'abattage par le feu : une technique minière ancestrale. *Archéopages : archéologie & société*, (22) :34–41, 2008.

J. T. Anderson and M. A. Geber. Demographic source-sink dynamics restrict local adaptation in Elliott's blueberry (*Vaccinium elliottii*). *Evolution ; International Journal of Organic Evolution*, 64(2) :370–384, 2010. doi : 10.1111/j.1558-5646.2009.00825.x.

J. T. Anderson, J. H. Willis, and T. Mitchell-Olds. Evolutionary genetics of plant adaptation. *Trends in Genetics*, 27(7) :258–266, 2011. doi : 10.1016/j.tig.2011.04.001.

J. T. Anderson, C.-R. Lee, C. A. Rushworth, R. I. Colautti, and T. Mitchell-Olds. Genetic trade-offs and conditional neutrality contribute to local adaptation. *Molecular Ecology*, 22(3) :699–708, 2013. doi : 10.1111/j.1365-294X.2012.05522.x.

S. C. Andrew, M. P. Taylor, S. Lundregan, S. Lien, H. Jensen, and S. C. Griffith. Signs of adaptation to trace metal contamination in a common urban bird. *Science of The Total Environment*, 650 :679–686, 2019. doi : 10.1016/j.scitotenv.2018.09.052.

J. Antonovics. Evolution in closely adjacent plant populations X : long-term persistence of prereproductive isolation at a mine boundary. *Heredity*, 97(1) :33–37, 2006. doi : 10.1038/sj.hdy.6800835.

J. Antonovics and A. D. Bradshaw. Evolution in closely adjacent plant populations VIII. Clinal patterns at a mine boundary. *Heredity*, 25(3) :349–362, 1970. doi : 10.1038/hdy.1970.36.

J. Antonovics, A. Bradshaw, and R. Turner. Heavy Metal Tolerance in Plants. In *Advances in Ecological Research*, volume 7, pages 1–85. Elsevier, 1971. ISBN 978-0-12-013907-1. doi : 10.1016/S0065-2504(08)60202-0.

H. Aponte, P. Meli, B. Butler, J. Paolini, F. Matus, C. Merino, P. Cornejo, and Y. Kuzyakov. Meta-analysis of heavy metal effects on soil enzyme activities. *Science of The Total Environment*, 737 : 139744, 2020. doi : 10.1016/j.scitotenv.2020.139744.

F. Araniti, M. Scognamiglio, A. Chambery, R. Russo, A. Esposito, B. D'Abrosca, A. Fiorentino, A. Lupini, F. Sunseri, and M. R. Abenavoli. Highlighting the effects of coumarin on adult plants of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. by an integrated -omic approach. *Journal of Plant Physiology*, 213 :30–41, 2017. doi : 10.1016/j.jplph.2017.02.013.

W. S. Armbruster. Multiple origins of serpentine-soil endemism explained by preexisting tolerance of open habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(42) :14968–14969, 2014. doi : 10.1073/pnas.1417242111.

D. Arribet-Deroin. *L'entreprise minière de Brandes, xie-xive siècles, Huez, Oisans (Isère), Extraction et transformation de minerais argentifères*. Alpara, 2021. ISBN 978-2-916125-62-6.

M. Ashburner, C. A. Ball, J. A. Blake, D. Botstein, H. Butler, J. M. Cherry, A. P. Davis, K. Dolinski, S. S. Dwight, J. T. Eppig, M. A. Harris, D. P. Hill, L. Issel-Tarver, A. Kasarskis, S. Lewis, J. C. Matese, J. E. Richardson, M. Ringwald, G. M. Rubin, and G. Sherlock. Gene Ontology : tool for the unification of biology. *Nature Genetics*, 25(1) :25–29, 2000. doi : 10.1038/75556.

A. Babst-Kostecka, H. Schat, P. Saumitou-Laprade, K. Grodzińska, A. Bourceaux, M. Pauwels, and H. Frérot. Evolutionary dynamics of quantitative variation in an adaptive trait at the regional scale : The case of zinc hyperaccumulation in Arabidopsis halleri. *Molecular Ecology*, 27(16) :3257–3273, 2018. doi : 10.1111/mec.14800.

M.-C. Bailly-Maitre. Huez, Vaujany-le Freney : L'exploitation du cuivre à l'âge du Bronze dans le massif des Rousses. *ADLFI. Archéologie de la France - Informations*, 2007. doi : 10.4000/adlfi.7138.

M.-C. Bailly-Maître. Extraction et traitement d'un minerai d'argent au Moyen Âge (xiie-xive siècle). *ArcheoSciences. Revue d'archéométrie*, (34) :221–233, 2010. doi : 10.4000/archeosciences.2786.

M.-C. Bailly-Maître. De l'or, de l'argent, du cuivre, du plomb, du fer, du cobalt, de l'anthracite et des quartz hyalins. Quatre mille ans d'histoire minière en Oisans. *Collection EDYTEM. Cahiers de géographie*, 17(1) :41–52, 2014. doi : 10.3406/edyte.2014.1272.

M.-C. Bailly-Maître and J. Bruno-Dupraz. *Brandes-en-Oisans : La mine d'argent des Dauphins (XIIe-XIVe siècles), Isère*. Alpara, 1994. ISBN 978-2-906190-13-9 978-2-916125-28-2. doi : 10.4000/books.alpara.1696.

A. Bajoria, J. Kanpariya, and A. Bera. Chapter Seven - Greenhouse gases and global warming. In M. R. Rahimpour, M. A. Makarem, and M. Meshksar, editors, *Advances and Technology Development in Greenhouse Gases : Emission, Capture and Conversion*, pages 121–135. Elsevier, 2024. ISBN 978-0-443-19066-7. doi : 10.1016/B978-0-443-19066-7.00006-0.

A. Baker and P. Walker. Physiological responses of plants to heavy metals and the quantification of tolerance and toxicity. *Chemical Speciation & Bioavailability*, 1(1) :7–17, 1989. doi : 10.1080/09542299.1989.11083102.

A. J. M. Baker. Accumulators and excluders -strategies in the response of plants to heavy metals. *Journal of Plant Nutrition*, 3(1-4) :643–654, 1981. doi : 10.1080/01904168109362867.

A. J. M. Baker, W. H. O. Ernst, A. van der Ent, F. Malaisse, and R. Ginocchio. Metallophytes : the unique biological resource, its ecology and conservational status in Europe, central Africa and Latin America. In K. B. Hallberg and L. C. Batty, editors, *Ecology of Industrial Pollution*, Ecological Reviews, pages 7–40. Cambridge University Press, Cambridge, 2010. ISBN 978-0-521-51446-0. doi : 10.1017/CBO9780511805561.003.

A. S. Bali, G. P. S. Sidhu, and V. Kumar. Root exudates ameliorate cadmium tolerance in plants : A review. *Environmental Chemistry Letters*, 18(4) :1243–1275, 2020. doi : 10.1007/s10311-020-01012-x.

M. Barathan, S. L. Ng, Y. Lokanathan, M. H. Ng, and J. X. Law. Plant Defense Mechanisms against Polycyclic Aromatic Hydrocarbon Contamination : Insights into the Role of Extracellular Vesicles. *Toxics*, 12(9) :653, 2024. doi : 10.3390/toxics12090653.

F. Baraud and L. Leleyter. Prediction of phytoavailability of trace metals to plants : Comparison between chemical extractions and soil-grown radish. *Comptes Rendus Geoscience*, 344(8) :385–395, 2012. doi : 10.1016/j.crte.2012.07.003.

N. Barghi, R. Tobler, V. Nolte, A. M. Jakšić, F. Mallard, K. A. Otte, M. Dolezal, T. Taus, R. Kofler, and C. Schlötterer. Genetic redundancy fuels polygenic adaptation in Drosophila. *PLOS Biology*, 17 (2) :e3000128, 2019. doi : 10.1371/journal.pbio.3000128.

A. D. Barnosky, N. Matzke, S. Tomiya, G. O. U. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey, K. C. Maguire, B. Mersey, and E. A. Ferrer. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived ? *Nature*, 471(7336) :51–57, 2011. doi : 10.1038/nature09678.

N. Barsova, O. Yakimenko, I. Tolpeshta, and G. Motuzova. Current state and dynamics of heavy metal soil pollution in Russian Federation—A review. *Environmental Pollution*, 249 :200–207, 2019. doi : 10.1016/j.envpol.2019.03.020.

N. H. Barton and P. D. Keightley. Understanding quantitative genetic variation. *Nature Reviews Genetics*, 3(1) :11–21, 2002. doi : 10.1038/nrg700.

P. Bednarek. Sulfur-Containing Secondary Metabolites from Arabidopsis thaliana and other Brassicaceae with Function in Plant Immunity. *ChemBioChem*, 13(13) :1846–1859, 2012. doi : 10.1002/cbic.201200086.

M. Behr, G. Neutelings, M. El Jaziri, and M. Baucher. You Want it Sweeter : How Glycosylation Affects Plant Response to Oxidative Stress. *Frontiers in Plant Science*, 11 :571399, 2020. doi : 10.3389/fpls.2020.571399.

B. Beliaeff and T. Burgeot. Integrated biomarker response : A useful tool for ecological risk assessment. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 21(6) :1316–1322, 2002. doi : 10.1002/etc.5620210629.

J. W. Benning and D. A. Moeller. Plant–soil interactions limit lifetime fitness outside a native plant's geographic range margin. *Ecology*, 102(3) :e03254, 2021. doi : 10.1002/ecy.3254.

A. N. Berglund, S. Dahlgren, and A. Westerbergh. Evidence for parallel evolution and site-specific selection of serpentine tolerance in *Cerastium alpinum* during the colonization of Scandinavia. *New Phytologist*, 161(1) :199–209, 2004. doi : 10.1046/j.1469-8137.2003.00934.x.

T. Berglund, A. Wallström, T.-V. Nguyen, C. Laurell, and A. B. Ohlsson. Nicotinamide ; antioxidative and DNA hypomethylation effects in plant cells. *Plant Physiology and Biochemistry*, 118 :551–560, 2017. doi : 10.1016/j.plaphy.2017.07.023.

W. D. Billings. Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic and Alpine Research*, 6(2) :129–142, 1974. doi : 10.1080/00040851.1974.12003769.

A. Blainski, G. C. Lopes, and J. C. P. De Mello. Application and Analysis of the Folin Ciocalteu Method for the Determination of the Total Phenolic Content from Limonium Brasiliense L. *Molecules*, 18(6) : 6852–6865, 2013. doi : 10.3390/molecules18066852.

C. Blondel, L. Briset, N. Legay, C. Arnoldi, F. Poly, J.-C. Clément, and M. Raveton. Assessing the dynamic changes of rhizosphere functionality of Zea mays plants grown in organochlorine contaminated soils. *Journal of Hazardous Materials*, 331 :226–234, 2017.

A. Blum. Stress, strain, signaling, and adaptation –not just a matter of definition. *Journal of Experimental Botany*, 67(3) :562–565, 2016. doi : 10.1093/jxb/erv497.

K. Bomblies. Doomed Lovers : Mechanisms of Isolation and Incompatibility in Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 61(Volume 61, 2010) :109–124, 2010. doi : 10.1146/annurev-arplant-042809-112146.

M. Boshoff, M. De Jonge, R. Scheifler, and L. Bervoets. Predicting As, Cd, Cu, Pb and Zn levels in grasses (*Agrostis* sp. and *Poa* sp.) and stinging nettle (*Urtica dioica*) applying soil–plant transfer models. *Science of The Total Environment*, 493 :862–871, 2014. doi : 10.1016/j.scitotenv.2014.06.076.

H. Bothe and A. Słomka. Divergent biology of facultative heavy metal plants. *Journal of Plant Physiology*, 219 :45–61, 2017. doi : 10.1016/j.jplph.2017.08.014.

F. C. Boucher, C. Dentant, S. Ibanez, T. Capblancq, M. Boleda, L. Boulangeat, J. Smyčka, C. Roquet, and S. Lavergne. Discovery of cryptic plant diversity on the rooftops of the Alps. *Scientific Reports*, 11(1) :11128, 2021. doi : 10.1038/s41598-021-90612-w.

F. C. Boucher, G. A. Verboom, L. Gallien, and A. G. Ellis. Multiple reproductive barriers maintain species boundaries in stone plants of the genus Argyroderma. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 204 (2) :187–197, 2024. doi : 10.1093/botlinnean/boad046.

C. S. Boyd, K. W. Davies, and J. A. Lemos. Influence of Soil Color on Seedbed Microclimate and Seedling Demographics of a Perennial Bunchgrass. *Rangeland Ecology & Management*, 70(5) :621–624, 2017. doi : 10.1016/j.rama.2017.03.004.

H. B. Bradl. Chapter 1 Sources and origins of heavy metals. In H. B. Bradl, editor, *Interface Science and Technology*, volume 6 of *Heavy Metals in the Environment : Origin, Interaction and Remediation*, pages 1–27. Elsevier, 2005. doi : 10.1016/S1573-4285(05)80020-1.

A. Bradshaw. Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. In *Advances in Genetics*, volume 13, pages 115–155. Elsevier, 1965. ISBN 978-0-12-017613-7. doi : 10.1016/S0065-2660(08) 60048-6.

K. U. Brady, A. R. Kruckeberg, and H. Bradshaw Jr. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1) :243–266, 2005. doi : 10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105730.

M. V. Brady and E. C. Farrer. The soil microbiome affects patterns of local adaptation in an alpine plant under moisture stress. *American Journal of Botany*, 111(3) :e16304, 2024. doi : 10.1002/ajb2.16304.

S. P. Brady, D. I. Bolnick, A. L. Angert, A. Gonzalez, R. D. Barrett, E. Crispo, A. M. Derry, C. G. Eckert, D. J. Fraser, G. F. Fussmann, F. Guichard, T. Lamy, A. G. McAdam, A. E. Newman, A. Paccard, G. Rolshausen, A. M. Simons, and A. P. Hendry. Causes of maladaptation. *Evolutionary Applications*, 12(7) :1229–1242, 2019. doi : 10.1111/eva.12844.

M. Bratteler, C. Lexer, and A. Widmer. Genetic architecture of traits associated with serpentine adaptation of Silene vulgaris. *Journal of Evolutionary Biology*, 19(4) :1149–1156, 2006. doi : 10.1111/j.1420-9101.2006.01090.x.

J.-F. Briat, K. Ravet, N. Arnaud, C. Duc, J. Boucherez, B. Touraine, F. Cellier, and F. Gaymard. New insights into ferritin synthesis and function highlight a link between iron homeostasis and oxidative stress in plants. *Annals of Botany*, 105(5) :811–822, 2010. doi : 10.1093/aob/mcp128.

C. A. Brühl, N. Engelhard, N. Bakanov, J. Wolfram, K. Hertoge, and J. G. Zaller. Widespread contamination of soils and vegetation with current use pesticide residues along altitudinal gradients in a European Alpine valley. *Communications Earth & Environment*, 5(1) :72, 2024. doi : 10.1038/s43247-024-01220-1.

A. Buri, C. Cianfrani, E. Pinto-Figueroa, E. Yashiro, J. Spangenberg, T. Adatte, E. Verrecchia, A. Guisan, and J.-N. Pradervand. Soil factors improve predictions of plant species distribution in a mountain environment. *Progress in Physical Geography*, 41 :030913331773816, 2017. doi : 10.1177/0309133317738162.

K. P. Burnham. *Model selection and multi-model inference : a practical information-theoretic approach.* New York : Springer, 2002. ISBN 978-0-387-95364-9.

B. Bushnell. BBMap : A Fast, Accurate, Splice-Aware Aligner. Technical Report LBNL-7065E, Lawrence Berkeley National Lab. (LBNL), Berkeley, CA (United States), 2014.

S. Busoms, L. Pérez-Martín, M. Llimós, C. Poschenrieder, and S. Martos. Genome-Wide Association Study Reveals Key Genes for Differential Lead Accumulation and Tolerance in Natural Arabidopsis thaliana Accessions. *Frontiers in Plant Science*, 12 :689316, 2021. doi : 10.3389/fpls.2021.689316.

R. K. Butlin and R. Faria. Local adaptation and reproductive isolation : when does speciation start ? *Evolutionary Journal of the Linnean Society*, 3(1), 2024. doi : 10.1093/evolinnean/kzae003.

R. M. Callaway, R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F. I. Pugnaire, B. Newingham, E. T. Aschehoug, C. Armas, D. Kikodze, and B. J. Cook. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417(6891) :844–848, 2002. doi : 10.1038/nature00812.

L. Camarero, I. Botev, G. Muri, R. Psenner, N. Rose, and E. Stuchlik. Trace elements in alpine and arctic lake sediments as a record of diffuse atmospheric contamination across Europe. *Freshwater Biology*, 54 (12) :2518–2532, 2009. doi : 10.1111/j.1365-2427.2009.02303.x.

F. R. Capaldi, P. L. Gratão, A. R. Reis, L. W. Lima, and R. A. Azevedo. Sulfur Metabolism and Stress Defense Responses in Plants. *Tropical Plant Biology*, 8(3) :60–73, 2015. doi : 10.1007/s12042-015-9152-1.

R. Carballal. Sentinel 2 images enable reliable prediction of fine-scale habitat dynamics of narrow endemic plant species in serpentine soils. *Applied Vegetation Science*, 2021.

F. Carland, S. Fujioka, and T. Nelson. The sterol methyltransferases SMT1, SMT2, and SMT3 influence Arabidopsis development through nonbrassinosteroid products. *Plant Physiology*, 153(2) :741–756, 2010. doi : 10.1104/pp.109.152587.

B. Z. Carlson, P. Choler, J. Renaud, J.-P. Dedieu, and W. Thuiller. Modelling snow cover duration improves predictions of functional and taxonomic diversity for alpine plant communities. *Annals of Botany*, 116(6) :1023–1034, 2015. doi : 10.1093/aob/mcv041.

L. Carozza, E. Chapron, A. Simonneau, B. Mille, H. Guyard, G. St-Onge, P. Rostan, D. Bourgarit, and A. Burens-Carozza. Glacial Fluctuations and Exploitation of Copper Resources in High Mountain During the Late Neolithic and Bronze Age in the French Alps (2500-1500 BC). In *1st mining in Euroepan History Conference of the SFB HIMAT*, Mining in European history and its impact on Environmental and human societies. Proceedings for the 1st mining in European History Conference, pages 81–90, Innsbruck, Austria, 2009. Innsbruck university press.

D. Carrera-Martinez, A. Mateos-Sanz, V. Lopez-Rodas, and E. Costas. Adaptation of microalgae to a gradient of continuous petroleum contamination. *Aquatic Toxicology*, 101(2) :342–350, 2011. doi : 10.1016/j.aquatox.2010.11.009.

A. Carrió-Seguí, A. Garcia-Molina, A. Sanz, and L. Peñarrubia. Defective Copper Transport in the copt5 Mutant Affects Cadmium Tolerance. *Plant and Cell Physiology*, 56(3) :442–454, 2015. doi : 10.1093/pcp/pcu180.

J. Catchen, P. A. Hohenlohe, S. Bassham, A. Amores, and W. A. Cresko. Stacks : an analysis tool set for population genomics. *Molecular Ecology*, 22(11) :3124–3140, 2013. doi : 10.1111/mec.12354.

G. Ceballos, P. R. Ehrlich, A. D. Barnosky, A. García, R. M. Pringle, and T. M. Palmer. Accelerated modern human–induced species losses : Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1(5) : e1400253, 2015. doi : 10.1126/sciadv.1400253.

G. Ceballos, P. R. Ehrlich, and R. Dirzo. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(30) :E6089–E6096, 2017. doi : 10.1073/pnas.1704949114.

N. N. Chandrakanth, C. Zhang, J. Freeman, W. R. de Souza, L. E. Bartley, and R. A. C. Mitchell. Modification of plant cell walls with hydroxycinnamic acids by BAHD acyltransferases. *Frontiers in Plant Science*, 13 :1088879, 2022. doi : 10.3389/fpls.2022.1088879.

F. S. Chapin, C. Körner, O. L. Lange, and H. A. Mooney, editors. *Arctic and Alpine Biodiversity : Patterns, Causes and Ecosystem Consequences*, volume 113 of *Ecological Studies*. Springer, Berlin, Heidelberg, 1995. ISBN 978-3-642-78968-7 978-3-642-78966-3. doi : 10.1007/978-3-642-78966-3.

K. L. Charles, R. C. Bell, D. C. Blackburn, M. Burger, M. K. Fujita, V. Gvoždík, G. F. Jongsma, M. T. Kouete, A. D. Leaché, and D. M. Portik. Sky, sea, and forest islands : Diversification in the African leaf-folding frog *Afrixalus paradorsalis* (Anura : Hyperoliidae) of the Lower Guineo-Congolian rain forest. *Journal of Biogeography*, 45(8) :1781–1794, 2018. doi : 10.1111/jbi.13365.

K. Chaudhary, S. Agarwal, and S. Khan. Role of Phytochelatins (PCs), Metallothioneins (MTs), and Heavy Metal ATPase (HMA) Genes in Heavy Metal Tolerance. In *Mycoremediation and Environmental Sustainability*, pages 39–60. Springer, Cham, 2018. ISBN 978-3-319-77386-5. doi : 10.1007/978-3-319-77386-5_2.

C. Chemini and A. Rizzoli. Land use change and biodiversity conservation in the Alps. *Journal of Mountain Ecology*, 7 :1–7, 2003.

B. Chen, X. Zhang, J. Tao, J. Wu, J. Wang, P. Shi, Y. Zhang, and C. Yu. The impact of climate change and anthropogenic activities on alpine grassland over the Qinghai-Tibet Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 189-190 :11–18, 2014. doi : 10.1016/j.agrformet.2014.01.002.

C. Chen, H. Zhang, A. Wang, M. Lu, Z. Shen, and C. Lian. Phenotypic plasticity accounts for most of the variation in leaf manganese concentrations in *Phytolacca americana* growing in manganese-contaminated environments. *Plant and Soil*, 396(1) :215–227, 2015. doi : 10.1007/s11104-015-2581-7.

H. Chen, S. , Linlin, Z. , Hongbo, W. , Jiechen, W. , Yue, , and H. Zhang. Cu and Zn Stress affect the photosynthetic and antioxidative systems of alfalfa (Medicago sativa). *Journal of Plant Interactions*, 17(1) :695–704, 2022. doi : 10.1080/17429145.2022.2074157.

S. Chen, R. Lin, H. Lu, Q. Wang, J. Yang, J. Liu, and C. Yan. Effects of phenolic acids on free radical scavenging and heavy metal bioavailability in *kandelia obovata* under cadmium and zinc stress. *Chemosphere*, 249 :126341, 2020. doi : 10.1016/j.chemosphere.2020.126341.

Y.-T. Chen, Y. Wang, and K.-C. Yeh. Role of root exudates in metal acquisition and tolerance. *Current Opinion in Plant Biology*, 39 :66–72, 2017. doi : 10.1016/j.pbi.2017.06.004.

A. Chermette and P. Termier. Minéralogie : Sur les anciennes mines de l'Oisans. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 39(6) :21–30, 1970. doi : 10.3406/linly.1970.6102.

T. Y. P. Chia, A. Müller, C. Jung, and E. S. Mutasa-Göttgens. Sugar beet contains a large CONSTANS-LIKE gene family including a CO homologue that is independent of the early-bolting (B) gene locus. *Journal of Experimental Botany*, 59(10) :2735–2748, 2008. doi : 10.1093/jxb/ern129.

G. U. Chibuike and S. C. Obiora. Heavy metal polluted soils : effect on plants and bioremediation methods. *Applied and Environmental Soil Science*, 2014(1) :752708, 2014. doi : 10.1155/2014/752708.

A. Chini, S. Fonseca, G. Fernández, B. Adie, J. M. Chico, O. Lorenzo, G. García-Casado, I. López-Vidriero, F. M. Lozano, M. R. Ponce, J. L. Micol, and R. Solano. The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signalling. *Nature*, 448(7154) :666–671, 2007. doi : 10.1038/nature06006.

P. Choler. Consistent Shifts in Alpine Plant Traits along a Mesotopographical Gradient. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37(4) :444–453, 2005. doi : 10.1657/1523-0430(2005)037[0444:CSIAPT]2.0.CO;2.

P. Choler. Growth response of temperate mountain grasslands to inter-annual variations in snow cover duration. *Biogeosciences*, 12(12) :3885–3897, 2015. doi : 10.5194/bg-12-3885-2015.

P. Christie and M. R. MacNair. Complementary lethal factors in two North American populations of the yellow monkey flower. *Journal of Heredity*, 75(6) :510–511, 1984. doi : 10.1093/oxfordjournals.jhered.a110004.

S. E. R. Coates, A. A. Comeault, D. P. Wood, M. F. Fay, S. Creer, O. G. Osborne, L. T. Dunning, and A. S. T. Papadopulos. Plastic responses to past environments shape adaptation to novel selection pressures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 122(5) :e2409541122, 2025. doi : 10.1073/pnas.2409541122.

C. Cobbett and P. Goldsbrough. Phytochelatins and metallothioneins : roles in heavy metal detoxification and homeostasis. *Annual Review of Plant Biology*, 53(1) :159–182, 2002a. doi : 10.1146/annurev.arplant.53.100301.135154.

C. Cobbett and P. Goldsbrough. Phytochelatins and metallothioneins : roles in heavy metal detoxification and homeostasis. *Annual Review of Plant Biology*, 53 :159–182, 2002b. doi : 10.1146/annurev.arplant.53.100301.135154.

R. I. Colautti, C.-R. Lee, and T. Mitchell-Olds. Origin, fate, and architecture of ecologically relevant genetic variation. *Current Opinion in Plant Biology*, 15(2) :199–204, 2012. doi : 10.1016/j.pbi.2012.01.016.

L. L. Combrink, J. Golcher-Benavides, A. L. Lewanski, J. A. Rick, W. C. Rosenthal, and C. E. Wagner. Population genomics of adaptive radiation. *Molecular Ecology*, 34(2) :e17574, 2025. doi : 10.1111/mec.17574.

E. L. Connolly and M. L. Guerinot. Iron stress in plants. *Genome Biology*, 3(8) :1–4, 2002. doi : 10.1186/gb-2002-3-8-reviews1024.

A. J. Cortés, S. Waeber, C. Lexer, J. Sedlacek, J. A. Wheeler, M. van Kleunen, O. Bossdorf, G. Hoch, C. Rixen, S. Wipf, and S. Karrenberg. Small-scale patterns in snowmelt timing affect gene flow and the distribution of genetic diversity in the alpine dwarf shrub Salix herbacea. *Heredity*, 113(3) :233–239, 2014. doi : 10.1038/hdy.2014.19.

A. R. Craciun, M. Courbot, F. Bourgis, P. Salis, P. Saumitou-Laprade, and N. Verbruggen. Comparative cDNA-AFLP analysis of Cd-tolerant and -sensitive genotypes derived from crosses between the Cd hyperaccumulator Arabidopsis halleri and Arabidopsis lyrata ssp. petraea*. *Journal of Experimental Botany*, 57(12) :2967–2983, 2006. doi : 10.1093/jxb/erl062.

C. Curie, G. Cassin, D. Couch, F. Divol, K. Higuchi, M. Le Jean, J. Misson, A. Schikora, P. Czernic, and S. Mari. Metal movement within the plant : contribution of nicotianamine and yellow stripe 1-like transporters. *Annals of Botany*, 103(1) :1–11, 2009. doi : 10.1093/aob/mcn207.

D. Dagnino, M. Guerrina, L. Minuto, M. G. Mariotti, F. Médail, and G. Casazza. Climate change and the future of endemic flora in the South Western Alps : relationships between niche properties and extinction risk. *Regional Environmental Change*, 20(4) :1–12, 2020. doi : 10.1007/s10113-020-01708-4.

S. Dai, Q. Zhou, Y. Yang, Y. Zhang, S. Zhang, and Y. Yao. Increasing contamination of polycyclic aromatic hydrocarbons in Chinese soils. *Journal of Environmental Management*, 368 :122268, 2024. doi : 10.1016/j.jenvman.2024.122268.

G. DalCorso, A. Manara, S. Piasentin, and A. Furini. Nutrient metal elements in plants. *Metallomics*, 6 (10) :1770–1788, 2014. doi : 10.1039/c4mt00173g.

P. Danecek, A. Auton, G. Abecasis, C. A. Albers, E. Banks, M. A. DePristo, R. E. Handsaker, G. Lunter, G. T. Marth, S. T. Sherry, G. McVean, R. Durbin, and 1000 Genomes Project Analysis Group. The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics*, 27(15) :2156–2158, 2011. doi : 10.1093/bioinformatics/btr330.

M. I. Dar, M. I. Naikoo, I. D. Green, N. Sayeed, B. Ali, and F. A. Khan. Heavy Metal Hyperaccumulation and Hypertolerance in Brassicaceae. In M. Hasanuzzaman, K. Nahar, and M. Fujita, editors, *Plants Under Metal and Metalloid Stress*, pages 263–276. Springer Singapore, Singapore, 2018. ISBN 9789811322419 9789811322426. doi : 10.1007/978-981-13-2242-6_10.

T. A. Dar, M. Uddin, M. M. A. Khan, K. R. Hakeem, and H. Jaleel. Jasmonates counter plant stress : A Review. *Environmental and Experimental Botany*, 115 :49–57, 2015. doi : 10.1016/j.envexpbot.2015.02.010.

T. C. de Bang, S. Husted, K. H. Laursen, D. P. Persson, and J. K. Schjoerring. The molecular–physiological functions of mineral macronutrients and their consequences for deficiency symptoms in plants. *New Phytologist*, 229(5) :2446–2469, 2021. doi : 10.1111/nph.17074.

M. de Miguel, I. Rodríguez-Quilón, M. Heuertz, A. Hurel, D. Grivet, J. P. Jaramillo-Correa, G. G. Vendramin, C. Plomion, J. Majada, R. Alía, A. J. Eckert, and S. C. González-Martínez. Polygenic adaptation and negative selection across traits, years and environments in a long-lived plant species (Pinus pinaster Ait., Pinaceae). *Molecular Ecology*, 31(7) :2089–2105, 2022. doi : 10.1111/mec.16367.

P. de Villemereuil, O. E. Gaggiotti, and J. Goudet. Common garden experiments to study local adaptation need to account for population structure. *Journal of Ecology*, 110(5) :1005–1009, 2022. doi : 10.1111/1365-2745.13528.

G. Delhaye, C. Violle, M. Séleck, E. Ilunga wa Ilunga, I. Daubie, G. Mahy, and P. Meerts. Community variation in plant traits along copper and cobalt gradients. *Journal of Vegetation Science*, 27(4) : 854–864, 2016. doi : 10.1111/jvs.12394.

J. Deng, B. Liao, M. Ye, D. Deng, C. Lan, and W. Shu. The effects of heavy metal pollution on genetic diversity in zinc/cadmium hyperaccumulator *Sedum alfredii* populations. *Plant and Soil*, 297(1) : 83–92, 2007. doi : 10.1007/s11104-007-9322-5.

G. Dennis, B. T. Sherman, D. A. Hosack, J. Yang, W. Gao, H. C. Lane, and R. A. Lempicki. DAVID : Database for Annotation, Visualization, and Integrated Discovery. *Genome Biology*, 4(9) :R60, 2003. doi : 10.1186/gb-2003-4-9-r60.

M. H. Depledge, A. Aagaard, and P. Györkös. Assessment of trace metal toxicity using molecular, physiological and behavioural biomarkers. *Marine Pollution Bulletin*, 31(1) :19–27, 1995. doi : 10.1016/0025-326X(95)00006-9.

D. Desalme, P. Binet, and G. Chiapusio. Challenges in Tracing the Fate and Effects of Atmospheric Polycyclic Aromatic Hydrocarbon Deposition in Vascular Plants. *Environmental Science & Technology*, 47(9) :3967–3981, 2013. doi : 10.1021/es304964b.

T. J. DeWitt, A. Sih, and D. S. Wilson. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(2) :77–81, 1998. doi : 10.1016/S0169-5347(97)01274-3.

K.-J. Dietz. Functions and Responses of the Leaf Apoplast Under Stress. In *Progress in Botany*, pages 221–254. Springer, Berlin, Heidelberg, 1997. ISBN 978-3-642-60458-4. doi : 10.1007/978-3-642-60458-4_9.

R. Djingova, I. Kuleff, and N. Andreev. Comparison of the ability of several vascular plants to reflect environmental pollution. *Chemosphere*, 27(8) :1385–1396, 1993. doi : 10.1016/0045-6535(93)90232-T.

Y. Djoumbou Feunang, R. Eisner, C. Knox, L. Chepelev, J. Hastings, G. Owen, E. Fahy, C. Steinbeck, S. Subramanian, E. Bolton, R. Greiner, and D. S. Wishart. ClassyFire : automated chemical classification with a comprehensive, computable taxonomy. *Journal of Cheminformatics*, 8(1) :1–20, 2016. doi : 10.1186/s13321-016-0174-y.

A. M. Domka, P. Rozpaądek, and K. Turnau. Are fungal endophytes merely mycorrhizal copycats ? The role of fungal endophytes in the adaptation of plants to metal toxicity. *Frontiers in Microbiology*, 10, 2019. doi : 10.3389/fmicb.2019.00371.

M. Donnini, I. Marchesini, and A. Zucchini. A new Alpine geo-lithological map (Alpine-Geo-LiM) and global carbon cycle implications. *GSA Bulletin*, 132(9-10) :2004–2022, 2020. doi : 10.1130/B35236.1.

S. Dudka and D. C. Adriano. Environmental impacts of metal ore mining and processing : a review. *Journal of Environmental Quality*, 26(3) :590–602, 1997. doi : 10.2134/jeq1997.00472425002600030003x.

A.-S. Dumas, L. Taconnat, E. Barbas, G. Rigaill, O. Catrice, D. Bernard, A. Benamar, D. Macherel, A. El Amrani, and R. Berthomé. Unraveling the early molecular and physiological mechanisms involved in response to phenanthrene exposure. *BMC Genomics*, 17(1) :818, 2016. doi : 10.1186/s12864-016-3133-0.

R. Durand. *Un siècle dans les mines de Savoie*. Éditions GAP, 2010. ISBN 978-2-7417-0420-1.

R. Durand. Les mines des Alpes du nord, hier et aujourd'hui. *Collection EDYTEM. Cahiers de géographie*, 17(1) :13–22, 2014. doi : 10.3406/edyte.2014.1270.

R. Durand and D. Edon. *Anciennes mines et carrières souterraines de Haute-Savoie : hier et aujourd'hui*. Actilia Multimédia, Theix, 2016. ISBN 978-2-915097-32-0.

J. M. Dwyer, R. J. Hobbs, and M. M. Mayfield. Specific leaf area responses to environmental gradients through space and time. *Ecology*, 95(2) :399–410, 2014. doi : 10.1890/13-0412.1.

M. Egli, G. Sartori, A. Mirabella, D. Giaccai, F. Favilli, D. Scherrer, R. Krebs, and E. Delbos. The influence of weathering and organic matter on heavy metals lability in silicatic, Alpine soils. *Science of The Total Environment*, 408(4) :931–946, 2010. doi : 10.1016/j.scitotenv.2009.10.005.

M. A. Ehrlich, D. N. Wagner, M. F. Oleksiak, and D. L. Crawford. Polygenic Selection within a Single Generation Leads to Subtle Divergence among Ecological Niches. *Genome Biology and Evolution*, 13 (2) :evaa257, 2020. doi : 10.1093/gbe/evaa257.

K. El Amari, P. Valera, M. Hibti, S. Pretti, A. Marcello, and S. Essarraj. Impact of mine tailings on surrounding soils and ground water : Case of Kettara old mine, Morocco. *Journal of African Earth Sciences*, 100 :437–449, 2014. doi : 10.1016/j.jafrearsci.2014.07.017.

B. Elbaz, N. Shoshani-Knaani, O. David-Assael, T. Mizrachy-Dagri, K. Mizrahi, H. Saul, E. Brook, I. Berezin, and O. Shaul. High expression in leaves of the zinc hyperaccumulator Arabidopsis halleri of AhMHX, a homolog of an Arabidopsis thaliana vacuolar metal/proton exchanger. *Plant, Cell & Environment*, 29(6) :1179–1190, 2006. doi : 10.1111/j.1365-3040.2006.01500.x.

F. Elbaz-Poulichet, S. Guédron, D. Anne-Lise, R. Freydier, V. Perrot, M. Rossi, C. Piot, S. Delpoux, and P. Sabatier. A 10,000-year record of trace metal and metalloid (Cu, Hg, Sb, Pb) deposition in a western Alpine lake (Lake Robert, France) : Deciphering local and regional mining contamination. *Quaternary Science Reviews*, 228 :106076, 2020. doi : 10.1016/j.quascirev.2019.106076.

A. G. Ellis and A. E. Weis. Coexistence and differentiation of 'flowering stones' : the role of local adaptation to soil microenvironment. *Journal of Ecology*, 94(2) :322–335, 2006. doi : 10.1111/j.1365-2745.2005.01074.x.

A. Emamverdian, D. , Yulong, , and F. Mokhberdoran. The role of salicylic acid and gibberellin signaling in plant responses to abiotic stress with an emphasis on heavy metals. *Plant Signaling & Behavior*, 15 (7) :1777372, 2020a. doi : 10.1080/15592324.2020.1777372.

A. Emamverdian, Y. Ding, F. Mokhberdoran, and Z. Ahmad. Mechanisms of Selected Plant Hormones under Heavy Metal Stress. *Polish Journal of Environmental Studies*, 30 :497–507, 2020b. doi : 10.15244/pjoes/122809.

K. Endo, A. K. Basak, A. Wilkens, M. Mirzaei, S. Kopriva, and K. Yamada. Arabidopsis MEB3 functions as a vacuolar metal transporter to regulate iron accumulation in roots. *Frontiers in Plant Science*, 16, 2025. doi : 10.3389/fpls.2025.1517144.

R. Engler, C. F. Randin, W. Thuiller, S. Dullinger, N. E. Zimmermann, M. B. Araújo, P. B. Pearman, G. Le Lay, C. Piedallu, C. H. Albert, P. Choler, G. Coldea, X. De LAMO, T. Dirnböck, J.-C. Gégout, D. Gómez-García, J.-A. Grytnes, E. Heegaard, F. Høistad, D. Nogués-Bravo, S. Normand, M. Puşcaş, M.-T. Sebastià, A. Stanisci, J.-P. Theurillat, M. R. Trivedi, P. Vittoz, and A. Guisan. 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, 17(7) : 2330–2341, 2011. doi : 10.1111/j.1365-2486.2010.02393.x.

L. Epelde, A. Lanzén, F. Blanco, T. Urich, and C. Garbisu. Adaptation of soil microbial community structure and function to chronic metal contamination at an abandoned Pb-Zn mine. *FEMS Microbiology Ecology*, 91(1) :1–11, 2015. doi : 10.1093/femsec/fiu007.

A. Fargašová. Phytotoxic Effects of Cd, Zn, Pb, Cu and Fe on Sinapis Alba L. Seedlings and their Accumulation in Roots and Shoots. *Biologia plantarum*, 44(3) :471–473, 2001. doi : 10.1023/A:1012456507827.

D. Fazekašová, Z. Boguská, J. Fazekaš, J. Škvareninová, and J. Chovancová. Contamination of vegetation growing on soils and substrates in the unhygienic region of Central Spiš (Slovakia) polluted by heavy metals. *Journal of Environmental Biology*, 37(6) :1335–1340, 2016.

F. Fazlioglu and J. S. H. Wan. Warming matters : alpine plant responses to experimental warming. *Climatic Change*, 164(3) :1–17, 2021. doi : 10.1007/s10584-021-02996-3.

Y. Feng, J. Wang, Z. Bai, and L. Reading. Effects of surface coal mining and land reclamation on soil properties : A review. *Earth-Science Reviews*, 191 :12–25, 2019. doi : 10.1016/j.earscirev.2019.02.015.

K. G. Ferris and J. H. Willis. Differential adaptation to a harsh granite outcrop habitat between sympatric *Mimulus* species. *Evolution*, 72(6) :1225–1241, 2018. doi : 10.1111/evo.13476.

F. Fichtner and J. E. Lunn. The Role of Trehalose 6-Phosphate (Tre6P) in Plant Metabolism and Development. *Annual Review of Plant Biology*, 72(Volume 72, 2021) :737–760, 2021. doi : 10.1146/annurev-arplant-050718-095929.

C. M. Figueroa, J. E. Lunn, and A. A. Iglesias. Nucleotide-sugar metabolism in plants : the legacy of Luis F. Leloir. *Journal of Experimental Botany*, 72(11) :4053–4067, 2021. doi : 10.1093/jxb/erab109.

T. Filipský, M. Říha, K. Macáková, E. Anzenbacherová, J. Karlíčková, and P. Mladěnka. Antioxidant effects of coumarins include direct radical scavenging, metal chelation and inhibition of ROS-producing enzymes. *Current Topics in Medicinal Chemistry*, 15(5) :415–431, 2015. doi : 10.2174/1568026615666150206152233.

T. Finnegan, P. A. Steenkamp, L. A. Piater, and I. A. Dubery. The Lipopolysaccharide-Induced Metabolome Signature in Arabidopsis thaliana Reveals Dynamic Reprogramming of Phytoalexin and Phytoanticipin Pathways. *PLOS ONE*, 11(9) :e0163572, 2016. doi : 10.1371/journal.pone.0163572.

H. N. Fones, H. McCurrach, A. Mithani, J. a. C. Smith, and G. M. Preston. Local adaptation is associated with zinc tolerance in *Pseudomonas* endophytes of the metal-hyperaccumulator plant Noccaea caerulescens. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 283(1830) :20160648, 2016. doi : 10.1098/rspb.2016.0648.

R. J. Fox, J. M. Donelson, C. Schunter, T. Ravasi, and J. D. Gaitán-Espitia. Beyond buying time : the role of plasticity in phenotypic adaptation to rapid environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 374(1768) :20180174, 2019. doi : 10.1098/rstb.2018.0174.

O. Fraisier-Vannier, J. Chervin, G. Cabanac, V. Puech, S. Fournier, V. Durand, A. Amiel, O. André, O. A. Benamar, B. Dumas, H. Tsugawa, and G. Marti. MS-CleanR : A Feature-Filtering Workflow for Untargeted LC–MS Based Metabolomics. *Analytical Chemistry*, 92(14) :9971–9981, 2020. doi : 10.1021/acs.analchem.0c01594.

E. S. Frei, J. F. Scheepens, G. F. J. Armbruster, and J. Stöcklin. Phenotypic differentiation in a common garden reflects the phylogeography of a widespread Alpine plant. *Journal of Ecology*, 100(2) :297–308, 2012. doi : 10.1111/j.1365-2745.2011.01909.x.

B. Frey, C. Keller, and K. Zierold. Distribution of Zn in functionally different leaf epidermal cells of the hyperaccumulator Thlaspi caerulescens. *Plant, Cell & Environment*, 23(7) :675–687, 2000. doi : 10.1046/j.1365-3040.2000.00590.x.

E. Frichot and O. François. LEA : An R package for landscape and ecological association studies. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(8) :925–929, 2015. doi : 10.1111/2041-210X.12382.

C. Froger, N. P. A. Saby, C. C. Jolivet, L. Boulonne, G. Caria, X. Freulon, C. de Fouquet, H. Roussel, F. Marot, and A. Bispo. Spatial variations, origins, and risk assessments of polycyclic aromatic hydrocarbons in French soils. *Soil*, 7(1) :161–178, 2021. doi : 10.5194/soil-7-161-2021.

H. Frérot, N.-C. Hautekèete, I. Decombeix, M.-H. Bouchet, A. Créach, P. Saumitou-Laprade, Y. Piquot, and M. Pauwels. Habitat heterogeneity in the pseudometallophyte *Arabidopsis halleri* and its structuring effect on natural variation of zinc and cadmium hyperaccumulation. *Plant and Soil*, 423(1-2) :157–174, 2018. doi : 10.1007/s11104-017-3509-1.

A. P. Fuentes-Pardo and D. E. Ruzzante. Whole-genome sequencing approaches for conservation biology : Advantages, limitations and practical recommendations. *Molecular Ecology*, 26(20) :5369–5406, 2017. doi : 10.1111/mec.14264.

K. Fujita, Y. Haga, R. Yoshihara, C. Matsumura, and H. Inui. Suppression of the genes responsible for transporting hydrophobic pollutants leads to the production of safer crops. *Science of The Total Environment*, 741 :140439, 2020. doi : 10.1016/j.scitotenv.2020.140439.

B. Gallardo, S. Bacher, A. M. Barbosa, L. Gallien, P. González-Moreno, V. Martínez-Bolea, C. Sorte, G. Vimercati, and M. Vilà. Risks posed by invasive species to the provision of ecosystem services in Europe. *Nature Communications*, 15(1) :2631, 2024. doi : 10.1038/s41467-024-46818-3.

J.-h. Gan, Z.-T. Xiong, J.-P. Li, and D.-Q. Chen. Differential response to copper stress in the reproductive resources and allocation of metallophyte *Kummerowia stipulacea*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 89 :204–211, 2013. doi : 10.1016/j.ecoenv.2012.11.033.

Y. Gao, W. Xiong, W. Ling, H. Wang, L. Ren, and Z. Yang. Partitioning of polycyclic aromatic hydrocarbons between plant roots and water. *Plant and Soil*, 311(1) :201–209, 2008. doi : 10.1007/s11104-008-9671-8.

T. Gaspar, T. Franck, B. Bisbis, C. Kevers, L. Jouve, J. F. Hausman, and J. Dommes. Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regulation*, 37(3) :263–285, 2002. doi : 10.1023/A:1020835304842.

C. Geppert, A. Bertolli, F. Prosser, and L. Marini. Red-listed plants are contracting their elevational range faster than common plants in the European Alps. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(12) :e2211531120, 2023. doi : 10.1073/pnas.2211531120.

R. Ghasemi, Z. Z. Chavoshi, R. S. Boyd, and N. Rajakaruna. Calcium : magnesium ratio affects environmental stress sensitivity in the serpentine-endemic Alyssum inflatum (Brassicaceae). *Australian Journal of Botany*, 63(2) :39, 2015. doi : 10.1071/BT14235.

N.-H. Ghori, T. Ghori, M. Q. Hayat, S. R. Imadi, A. Gul, V. Altay, and M. Ozturk. Heavy metal stress and responses in plants. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 16(3) : 1807–1828, 2019. doi : 10.1007/s13762-019-02215-8.

S. A. Ghuge, G. C. Nikalje, U. S. Kadam, P. Suprasanna, and J. C. Hong. Comprehensive mechanisms of heavy metal toxicity in plants, detoxification, and remediation. *Journal of Hazardous Materials*, 450 : 131039, 2023. doi : 10.1016/j.jhazmat.2023.131039.

A. Gil, D. Siegel, H. Permentier, D.-J. Reijngoud, F. Dekker, and R. Bischoff. Stability of energy metabolites—An often overlooked issue in metabolomics studies : A review. *ELECTROPHORESIS*, 36 (18) :2156–2169, 2015. doi : 10.1002/elps.201500031.

S. S. Gill and N. Tuteja. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(12) :909–930, 2010. doi : 10.1016/j.plaphy.2010.08.016.

S. Gitipour, G. A. Sorial, S. Ghasemi, and M. Bazyari. Treatment technologies for PAH-contaminated sites : a critical review. *Environmental Monitoring and Assessment*, 190(9) :1–17, 2018. doi : 10.1007/s10661-018-6936-4.

J. Gollhofer, R. Timofeev, P. Lan, W. Schmidt, and T. J. Buckhout. Vacuolar-Iron-Transporter1-Like Proteins Mediate Iron Homeostasis in Arabidopsis. *PLOS ONE*, 9(10) :e110468, 2014. doi : 10.1371/journal.pone.0110468.

D. A. González, V. S. G. de la Torre, R. R. Fernández, L. Barreau, and S. Merlot. Divergent roles of IREG/Ferroportin transporters from the nickel hyperaccumulator Leucocroton havanensis. *Physiologia Plantarum*, 176(2) :e14261, 2024. doi : 10.1111/ppl.14261.

S. J. Gould and E. S. Vrba. Exaptation-A Missing Term in the Science of Form. *Paleobiology*, 8(1) :4–15, 1982.

B. J. Graae, V. Vandvik, W. S. Armbruster, W. L. Eiserhardt, J.-C. Svenning, K. Hylander, J. Ehrlén, J. D. M. Speed, K. Klanderud, K. A. Bråthen, A. Milbau, H. Opedal, I. G. Alsos, R. Ejrnæs, H. H. Bruun, H. J. B. Birks, K. B. Westergaard, H. H. Birks, and J. Lenoir. Stay or go – how topographic complexity influences alpine plant population and community responses to climate change. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 30 :41–50, 2018. doi : 10.1016/j.ppees.2017.09.008.

S. Grangeon, S. Guédron, J. Asta, G. Sarret, and L. Charlet. Lichen and soil as indicators of an atmospheric mercury contamination in the vicinity of a chlor-alkali plant (Grenoble, France). *Ecological Indicators*, 13(1) :178–183, 2012. doi : 10.1016/j.ecolind.2011.05.024.

R. P. G. Gregory and A. D. Bradshaw. Heavy Metal Tolerance in Populations of Agrostis Tenuis Sibth. and Other Grasses. *New Phytologist*, 64(1) :131–143, 1965. doi : 10.1111/j.1469-8137.1965.tb05381.x.

S. Grenier, P. Barre, and I. Litrico. Phenotypic Plasticity and Selection : Nonexclusive Mechanisms of Adaptation. *Scientifica*, 2016 :7021701, 2016. doi : 10.1155/2016/7021701.

K. Gräfe and L. Schmitt. The ABC transporter G subfamily in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 72(1) :92–106, 2021. doi : 10.1093/jxb/eraa260.

S. Guedron, S. Grangeon, B. Lanson, and M. Grimaldi. Mercury speciation in a tropical soil association ; Consequence of gold mining on Hg distribution in French Guiana. *Geoderma*, 153(3) :331–346, 2009. doi : 10.1016/j.geoderma.2009.08.017.

D. R. Guevara, M. J. Champigny, A. Tattersall, J. Dedrick, C. E. Wong, Y. Li, A. Labbe, C.-L. Ping, Y. Wang, P. Nuin, G. B. Golding, B. E. McCarry, P. S. Summers, B. A. Moffatt, and E. A. Weretilnyk. Transcriptomic and metabolomic analysis of Yukon Thellungiella plants grown in cabinets and their natural habitat show phenotypic plasticity. *BMC Plant Biology*, 12(1) :1–17, 2012. doi : 10.1186/1471-2229-12-175.

D. Guillaumot, S. Guillon, P. Morsomme, and H. Batoko. ABA, porphyrins and plant TSPO-related protein. *Plant Signaling & Behavior*, 4(11) :1087–1090, 2009. doi : 10.4161/psb.4.11.9796.

F. Guillevic. Héritage des activités métallurgiques et processus de remobilisation à long terme des métaux dans un district minier alpin (Alpes françaises du Nord-Ouest). 2023.

F. Guillevic, F. Arnaud, M. Rossi, J. Poulenard, P. Sabatier, A.-L. Develle, C. Quantin, and G. Monvoisin. The legacy of metallurgical atmospheric contamination in a mountainous catchment : A delayed response of Pb contamination. *Science of The Total Environment*, 895 :165127, 2023a. doi : 10.1016/j.scitotenv.2023.165127.

F. Guillevic, M. Rossi, A.-L. Develle, L. Spadini, J. M. F. Martins, F. Arnaud, and J. Poulenard. Pb dispersion pathways in mountain soils contaminated by ancient mining and smelting activities. *Applied Geochemistry*, 150 :105556, 2023b. doi : 10.1016/j.apgeochem.2022.105556.

F. Guillevic, M. Rossi, A.-L. Develle, L. Spadini, J. M. F. Martins, F. Arnaud, and J. Poulenard. Pb dispersion pathways in mountain soils contaminated by ancient mining and smelting activities. *Applied Geochemistry*, 150 :105556, 2023c. doi : 10.1016/j.apgeochem.2022.105556.

S. Guindon, J.-F. Dufayard, V. Lefort, M. Anisimova, W. Hordijk, and O. Gascuel. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies : assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology*, 59(3) :307–321, 2010. doi : 10.1093/sysbio/syq010.

F. Guiter, S. Guédron, V. Perrot, E. Brisset, S. Bureau, M. Renedo, S. Campillo, D. Belkacem, J.-L. de Beaulieu, C. Desplanque, and A. Martínez-Cortizas. From lake to bog : A 15 kyr record of interplay between landscape changes and mercury accumulation (Réserve Naturelle du Luitel, 1250 m a. s. l., western Alps). *Quaternary Science Reviews*, 349 :109088, 2025. doi : 10.1016/j.quascirev.2024.109088.

R. N. Gutenkunst, R. D. Hernandez, S. H. Williamson, and C. D. Bustamante. Inferring the Joint Demographic History of Multiple Populations from Multidimensional SNP Frequency Data. *PLOS Genetics*, 5(10) :e1000695, 2009. doi : 10.1371/journal.pgen.1000695.

S. Guédron, D. Amouroux, P. Sabatier, C. Desplanque, A.-L. Develle, J. Barre, C. Feng, F. Guiter, F. Arnaud, J. L. Reyss, and L. Charlet. A hundred year record of industrial and urban development in French Alps combining Hg accumulation rates and isotope composition in sediment archives from Lake Luitel. *Chemical Geology*, 431 :10–19, 2016. doi : 10.1016/j.chemgeo.2016.03.016.

D. T. Gök, D. Scherler, and H. Wulf. Land surface temperature trends derived from Landsat imagery in the Swiss Alps. *The Cryosphere*, 18(11) :5259–5276, 2024. doi : 10.5194/tc-18-5259-2024.

R. Haines-Young. Land use and biodiversity relationships. *Land Use Policy*, 26 :S178–S186, 2009. doi : 10.1016/j.landusepol.2009.08.009.

J. Hall. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 53(366) :1–11, 2002. doi : 10.1093/jexbot/53.366.1.

M. Hanikenne, I. N. Talke, M. J. Haydon, C. Lanz, A. Nolte, P. Motte, J. Kroymann, D. Weigel, and U. Krämer. Evolution of metal hyperaccumulation required cis-regulatory changes and triplication of HMA4. *Nature*, 453(7193) :391–395, 2008. doi : 10.1038/nature06877.

F. A. Harper, S. E. Smith, and M. R. Macnair. Can an increased copper requirement in copper-tolerant Mimulus guttatus explain the cost of tolerance ? II. Reproductive phase. *New Phytologist*, 140(4) : 637–654, 1998. doi : 10.1046/j.1469-8137.1998.00312.x.

S. Harrison and N. Rajakaruna, editors. *Serpentine : the evolution and ecology of a model system*. University of California Press, Berkeley, 2011. ISBN 978-0-520-26835-7.

A. E. Hartemink. Chapter Two - The definition of soil since the early 1800s. In D. L. Sparks, editor, *Advances in Agronomy*, volume 137 of *Advances in Agronomy*, pages 73–126. Academic Press, 2016. doi : 10.1016/bs.agron.2015.12.001.

M. Hasanović, J. Čakar, A. Ahatović Hajro, S. Murtić, M. Subašić, K. Bajrović, and A. Durmić-Pašić. Geranium robertianum L. tolerates various soil types burdened with heavy metals. *Environmental Science and Pollution Research*, 30(41) :93830–93845, 2023. doi : 10.1007/s11356-023-28952-5.

V. H. Hassinen, A. I. Tervahauta, H. Schat, and S. O. Kärenlampi. Plant metallothioneins - metal chelators with ROS scavenging activity ? : Plant metallothioneins. *Plant Biology*, 13(2) :225–232, 2011. doi : 10.1111/j.1438-8677.2010.00398.x.

M. He and N.-Z. Ding. Plant Unsaturated Fatty Acids : Multiple Roles in Stress Response. *Frontiers in Plant Science*, 11, 2020. doi : 10.3389/fpls.2020.562785.

R. He, S. Gu, J. Xu, X. Li, H. Chen, Z. Shao, F. Wang, J. Shao, W.-B. Yin, L. Qian, Z. Wei, and Z. Li. SIDERITE : Unveiling hidden siderophore diversity in the chemical space through digital exploration. *iMeta*, 3(2) :e192, 2024. doi : 10.1002/imt2.192.

P. Hedden and V. Sponsel. A Century of Gibberellin Research. *Journal of Plant Growth Regulation*, 34 (4) :740–760, 2015. doi : 10.1007/s00344-015-9546-1.

A. Hendry and M. Kinnison. An introduction to microevolution : rate, pattern, process. *Genetica*, 112 (1) :1–8, 2001. doi : 10.1023/A:1013368628607.

A. Heredia, A. Jiménez, and R. Guillén. Composition of plant cell walls. *Zeitschrift für Lebensmittel-Untersuchung und Forschung*, 200(1) :24–31, 1995. doi : 10.1007/BF01192903.

A. J. Hernández and J. Pastor. Relationship between plant biodiversity and heavy metal bioavailability in grasslands overlying an abandoned mine. *Environmental Geochemistry and Health*, 30(2) :127–133, 2008. doi : 10.1007/s10653-008-9150-4.

J. C. Hernández-Vega, B. Cady, G. Kayanja, A. Mauriello, N. Cervantes, A. Gillespie, L. Lavia, J. Trujillo, M. Alkio, and A. Colón-Carmona. Detoxification of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in *Arabidopsis thaliana* involves a putative flavonol synthase. *Journal of Hazardous Materials*, 321 : 268–280, 2017. doi : 10.1016/j.jhazmat.2016.08.058.

D. Hesterberg. Biogeochemical cycles and processes leading to changes in mobility of chemicals in soils. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 67(2) :121–133, 1998. doi : 10.1016/S0167-8809(97)00110-2.

K. Hiruma, Y. Kobae, and H. Toju. Beneficial associations between Brassicaceae plants and fungal endophytes under nutrient-limiting conditions : evolutionary origins and host–symbiont molecular mechanisms. *Current Opinion in Plant Biology*, 44 :145–154, 2018. doi : 10.1016/j.pbi.2018.04.009.

R. A. Hites. Correcting for Censored Environmental Measurements. *Environmental Science & Technology*, 53(19) :11059–11060, 2019. doi : 10.1021/acs.est.9b05042.

M. N. Honjo and H. Kudoh. Arabidopsis halleri : a perennial model system for studying population differentiation and local adaptation. *AoB PLANTS*, 11(6) :plz076, 2019. doi : 10.1093/aobpla/plz076.

M. N. Hoque, M. Tahjib-Ul-Arif, A. Hannan, N. Sultana, S. Akhter, M. Hasanuzzaman, F. Akter, M. S. Hossain, M. A. Sayed, M. T. Hasan, M. Skalicky, X. Li, and M. Brestič. Melatonin Modulates Plant Tolerance to Heavy Metal Stress : Morphological Responses to Molecular Mechanisms. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(21) :11445, 2021. doi : 10.3390/ijms222111445.

W.-X. Huang, Y. Huang, F.-Y. Ye, S. Shan, and Z.-T. Xiong. Effects of copper on phenology and reproduction in *Rumex dentatus* from metalliferous and non-metalliferous sites. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 74(4) :1043–1049, 2011. doi : 10.1016/j.ecoenv.2011.01.020.

M. Hudry. Les cloches et clochettes de fonderie Merendon de Peisey-Nancroix (Savoie). *Le Monde alpin et rhodanien. Revue régionale d'ethnologie*, 1(1) :45–51, 1973. doi : 10.3406/mar.1973.910.

S. Hussain, A. Khaliq, M. A. Noor, M. Tanveer, H. A. Hussain, S. Hussain, T. Shah, and T. Mehmood. Metal Toxicity and Nitrogen Metabolism in Plants : An Overview. In *Carbon and Nitrogen Cycling in Soil*, pages 221–248. Springer, Singapore, 2020. ISBN 9789811372643. doi : 10.1007/978-981-13-7264-3_7.

M. J. Hynes and M. O'Coinceanainn. The kinetics and mechanisms of reactions of iron(III) with caffeic acid, chlorogenic acid, sinapic acid, ferulic acid and naringin. *Journal of Inorganic Biochemistry*, 98 (8) :1457–1464, 2004. doi : 10.1016/j.jinorgbio.2004.05.009.

K. Hülber, M. Winkler, and G. Grabherr. Intraseasonal climate and habitat-specific variability controls the flowering phenology of high alpine plant species. *Functional Ecology*, 24(2) :245–252, 2010. doi : 10.1111/j.1365-2435.2009.01645.x.

N. Iqbal and P. Poór. Plant Protection by Tannins Depends on Defence-Related Phytohormones. *Journal of Plant Growth Regulation*, 44(1) :22–39, 2025. doi : 10.1007/s00344-024-11291-1.

IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species.

K. Izbiańska, M. Arasimowicz-Jelonek, and J. Deckert. Phenylpropanoid pathway metabolites promote tolerance response of lupine roots to lead stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 110 :61–67, 2014. doi : 10.1016/j.ecoenv.2014.08.014.

E. V. S. A. J-L. Latil, T. Syre. *Histoire de l'exploitation des ressources géologiques en Haute Romanche / Un caillou dans la poche*. 2018.

M. Jahangir, I. B. Abdel-Farid, Y. H. Choi, and R. Verpoorte. Metal ion-inducing metabolite accumulation in *Brassica rapa*. *Journal of Plant Physiology*, 165(14) :1429–1437, 2008. doi : 10.1016/j.jplph.2008.04.011.

M. Janiga and M. Haas. Alpine accentors as monitors of atmospheric long-range lead and mercury pollution in alpine environments. *Environmental Science and Pollution Research*, 26(3) :2445–2454, 2019. doi : 10.1007/s11356-018-3742-z.

M. Janiga, Z. Ballová, M. Angelovicova, and J. Kornan. The Snow Vole and Tatra Marmot as Different Rodent Bioindicators of Lead Pollution in an Alpine Environment : A Hibernation Effect. *Polish Journal of Environmental Studies*, 28, 2019. doi : 10.15244/pjoes/93293.

F. Jaroszynska, C. Rixen, S. Woodin, J. Lenoir, and S. Wipf. Resampling alpine herbarium records reveals changes in plant traits over space and time. *Journal of Ecology*, 111(2) :338–355, 2023. doi : 10.1111/1365-2745.14062.

P. Jaureguiberry, N. Titeux, M. Wiemers, D. E. Bowler, L. Coscieme, A. S. Golden, C. A. Guerra, U. Jacob, Y. Takahashi, J. Settele, S. Díaz, Z. Molnár, and A. Purvis. The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. *Science Advances*, 8(45) :eabm9982, 2022. doi : 10.1126/sciadv.abm9982.

A. Jentsch, J. Kreyling, J. Boettcher-Treschkow, and C. Beierkuhnlein. Beyond gradual warming : extreme weather events alter flower phenology of European grassland and heath species. *Global Change Biology*, 15(4) :837–849, 2009. doi : 10.1111/j.1365-2486.2008.01690.x.

H. Jiang, W. Lin, H. Jiao, J. Liu, L. Chan, X. Liu, R. Wang, and T. Chen. Uptake, transport, and metabolism of selenium and its protective effects against toxic metals in plants : a review. *Metallomics*, 13(7) :mfab040, 2021. doi : 10.1093/mtomcs/mfab040.

G. Jiménez-Ambriz, C. Petit, I. Bourrié, S. Dubois, I. Olivieri, and O. Ronce. Life history variation in the heavy metal tolerant plant Thlaspi caerulescens growing in a network of contaminated and noncontaminated sites in southern France : role of gene flow, selection and phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 173(1) :199–215, 2007. doi : 10.1111/j.1469-8137.2006.01923.x.

Z. Jin, D. Luo, Y. Yu, S. Yang, J. Zhang, and G. Cao. Soil pH changes in a small catchment on the Chinese Loess Plateau after long-term vegetation rehabilitation. *Ecological Engineering*, 175 :106503, 2022. doi : 10.1016/j.ecoleng.2021.106503.

S. Jorfi, R. Maleki, N. Jaafarzadeh, and M. Ahmadi. Pollution load index for heavy metals in Mian-Ab plain soil, Khuzestan, Iran. *Data in Brief*, 15 :584–590, 2017. doi : 10.1016/j.dib.2017.10.017.

M. Jozefczak, T. Remans, J. Vangronsveld, and A. Cuypers. Glutathione Is a Key Player in Metal-Induced Oxidative Stress Defenses. *International Journal of Molecular Sciences*, 13(3) :3145–3175, 2012. doi : 10.3390/ijms13033145.

J. W. Kadereit. The role of *in situ* species diversification for the evolution of high vascular plant species diversity in the European Alps—A review and interpretation of phylogenetic studies of the endemic flora of the Alps. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 26 :28–38, 2017. doi : 10.1016/j.ppees.2017.03.002.

M. Kanehisa. The KEGG Database. In *'In Silico' Simulation of Biological Processes*, pages 91–103. John Wiley & Sons, Ltd, 2002. ISBN 978-0-470-85789-2. doi : 10.1002/0470857897.ch8.

D. Kar, A. A. Pradhan, A. Dutta, L. Bhagavatula, and S. Datta. The multidrug and toxic compound extrusion (MATE) family in plants and their significance in metal transport. In *Plant Metal and Metalloid Transporters*, pages 151–177. Springer, Singapore, 2022. ISBN 978-981-19610-3-8. doi : 10.1007/978-981-19-6103-8_8.

M.-J. Karam, D. Souleman, M. S. Schvartzman, S. Gallina, J. Spielmann, C. Poncet, O. Bouchez, M. Pauwels, M. Hanikenne, and H. Frérot. Genetic architecture of a plant adaptive trait : QTL mapping of intraspecific variation for tolerance to metal pollution in Arabidopsis halleri. *Heredity*, 122(6) :877–892, 2019. doi : 10.1038/s41437-019-0184-4.

M. Karamać. Chelation of Cu(II), Zn(II), and Fe(II) by Tannin Constituents of Selected Edible Nuts. *International Journal of Molecular Sciences*, 10(12) :5485–5497, 2009. doi : 10.3390/ijms10125485.

M. Kardos, H. R. Taylor, H. Ellegren, G. Luikart, and F. W. Allendorf. Genomics advances the study of inbreeding depression in the wild. *Evolutionary Applications*, 9(10) :1205–1218, 2016. doi : 10.1111/eva.12414.

P. D. Karp, P. E. Midford, R. Caspi, and A. Khodursky. Pathway size matters : the influence of pathway granularity on over-representation (enrichment analysis) statistics. *BMC Genomics*, 22(1) :191, 2021. doi : 10.1186/s12864-021-07502-8.

K. Kawade, H. Tabeta, A. Ferjani, and M. Y. Hirai. The Roles of Functional Amino Acids in Plant Growth and Development. *Plant And Cell Physiology*, 64(12) :1482–1493, 2023. doi : 10.1093/pcp/pcad071.

T. J. Kawecki and D. Ebert. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7(12) :1225–1241, 2004. doi : 10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x.

K. M. Kay, S. Woolhouse, B. A. Smith, N. S. Pope, and N. Rajakaruna. Sympatric serpentine endemic Monardella (Lamiaceae) species maintain habitat differences despite hybridization. *Molecular Ecology*, 27(9) :2302–2316, 2018. doi : 10.1111/mec.14582.

B. Keane, M. H. Collier, and S. H. Rogstad. Pollution and Genetic Structure of North American Populations of the Common Dandelion (Taraxacum Officinale). *Environmental Monitoring and Assessment*, 105(1) :341–357, 2005. doi : 10.1007/s10661-005-4333-2.

C. Keller, D. Hammer, A. Kayser, W. Richner, M. Brodbeck, and M. Sennhauser. Root development and heavy metal phytoextraction efficiency : comparison of different plant species in the field. *Plant and Soil*, 249(1) :67–81, 2003. doi : 10.1023/A:1022590609042.

O. Kersten, B. Star, T. Anker-Nilssen, H. Strøm, K. S. Jakobsen, and S. Boessenkool. Single nucleotide polymorphisms, structural variants and short tandem repeats capture distinct signals of adaptive divergence in the Atlantic puffin. *Genome Biology and Evolution*, page evaf162, 2025. doi : 10.1093/gbe/evaf162.

E. Keunen, K. Schellingen, J. Vangronsveld, and A. Cuypers. Ethylene and Metal Stress : Small Molecule, Big Impact. *Frontiers in Plant Science*, 7, 2016. doi : 10.3389/fpls.2016.00023.

A. Khalil, L. Hanich, R. Hakkou, and M. Lepage. GIS-based environmental database for assessing the mine pollution : A case study of an abandoned mine site in Morocco. *Journal of Geochemical Exploration*, 144 :468–477, 2014. doi : 10.1016/j.gexplo.2014.03.023.

V. P. Kholodova, E. M. Ivanova, and V. V. Kuznetsov. Initial Steps of Copper Detoxification : Outside and Inside of the Plant Cell. In *Detoxification of Heavy Metals*, pages 143–167. Springer, Berlin, Heidelberg, 2011. ISBN 978-3-642-21408-0. doi : 10.1007/978-3-642-21408-0_8.

V. Khosravi, F. D. Ardejani, A. Gholizadeh, and M. Saberioon. Satellite imagery for monitoring and mapping soil chromium pollution in a mine waste dump. *Remote Sensing*, 13(7) :1277, 2021. doi : 10.3390/rs13071277.

D. Kim, J. L. Gustin, B. Lahner, M. W. Persans, D. Baek, D.-J. Yun, and D. E. Salt. The plant CDF family member TgMTP1 from the Ni/Zn hyperaccumulator Thlaspi goesingense acts to enhance efflux of Zn at the plasma membrane when expressed in Saccharomyces cerevisiae. *The Plant Journal*, 39 (2) :237–251, 2004. doi : 10.1111/j.1365-313X.2004.02126.x.

R.-Y. Kim, J.-K. Yoon, T.-S. Kim, J. E. Yang, G. Owens, and K.-R. Kim. Bioavailability of heavy metals in soils : definitions and practical implementation—a critical review. *Environmental Geochemistry and Health*, 37(6) :1041–1061, 2015a. doi : 10.1007/s10653-015-9695-y.

R.-Y. Kim, J.-K. Yoon, T.-S. Kim, J. E. Yang, G. Owens, and K.-R. Kim. Bioavailability of heavy metals in soils : definitions and practical implementation—a critical review. *Environmental Geochemistry and Health*, 37(6) :1041–1061, 2015b. doi : 10.1007/s10653-015-9695-y.

S. A. Kim, J. Kwak, S.-K. Jae, M.-H. Wang, and H. Nam. Overexpression of the AtGluR2 Gene Encoding anArabidopsis Homolog of Mammalian Glutamate Receptors Impairs CalciumUtilization and Sensitivity to Ionic Stress in TransgenicPlants. *Plant and Cell Physiology*, 42(1) :74–84, 2001. doi : 10.1093/pcp/pce008.

A. Kioukis, V. A. Michalopoulou, L. Briers, S. Pirintsos, D. J. Studholme, P. Pavlidis, and P. F. Sarris. Intraspecific diversification of the crop wild relative *Brassica cretica* Lam. using demographic model selection. *BMC Genomics*, 21(1) :48, 2020. doi : 10.1186/s12864-019-6439-x.

B. Ko and J. M. Van Raamsdonk. RNA Sequencing of Pooled Samples Effectively Identifies Differentially Expressed Genes. *Biology*, 12(6) :812, 2023. doi : 10.3390/biology12060812.

M. Koch, K. Mummenhoff, and H. Hurka. Systematics and evolutionary history of heavy metal tolerant *Thlaspi caerulescens* in Western Europe. *Biochemical Systematics and Ecology*, 26(8) :823–838, 1998. doi : 10.1016/S0305-1978(98)00057-X.

V. Konečná, M. Šustr, D. Požárová, M. Čertner, A. Krejčová, E. Tylová, and F. Kolář. Genomic basis and phenotypic manifestation of (non-)parallel serpentine adaptation in *Arabidopsis arenosa*. preprint, Evolutionary Biology, 2022.

W. Konieczna, A. Mierek-Adamska, N. Chojnacka, M. Antoszewski, A. Szydłowska-Czerniak, and G. B. Dąbrowska. Characterization of the Metallothionein Gene Family in Avena sativa L. and the Gene Expression during Seed Germination and Heavy Metal Stress. *Antioxidants*, 12(10) :1865, 2023. doi : 10.3390/antiox12101865.

R. A. Korver, I. T. Koevoets, and C. Testerink. Out of Shape During Stress : A Key Role for Auxin. *Trends in Plant Science*, 23(9) :783–793, 2018. doi : 10.1016/j.tplants.2018.05.011.

I. V. Kosakivska, L. M. Babenko, K. O. Romanenko, I. Y. Korotka, and G. Potters. Molecular mechanisms of plant adaptive responses to heavy metals stress. *Cell Biology International*, 45(2) :258–272, 2021. doi : 10.1002/cbin.11503.

T. Kotake, Y. Yamanashi, C. Imaizumi, and Y. Tsumuraya. Metabolism of l-arabinose in plants. *Journal of Plant Research*, 129(5) :781–792, 2016. doi : 10.1007/s10265-016-0834-z.

B. Kou, Y. He, Y. Wang, C. Qu, J. Tang, Y. Wu, W. Tan, Y. Yuan, and T. Yu. The relationships between heavy metals and bacterial communities in a coal gangue site. *Environmental Pollution*, 322 :121136, 2023. doi : 10.1016/j.envpol.2023.121136.

J. B. Kowalska, R. Mazurek, M. Gąsiorek, and T. Zaleski. Pollution indices as useful tools for the comprehensive evaluation of the degree of soil contamination–A review. *Environmental Geochemistry and Health*, 40(6) :2395–2420, 2018. doi : 10.1007/s10653-018-0106-z.

A. Krahulcová. Selected chromosome counts of the Czechoslovak flora I. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 23(4) :375–381, 1988. doi : 10.1007/BF02853357.

I. Kranner and L. Colville. Metals and seeds : Biochemical and molecular implications and their significance for seed germination. *Environmental and Experimental Botany*, 72(1) :93–105, 2011. doi : 10.1016/j.envexpbot.2010.05.005.

I. Kranner, F. V. Minibayeva, R. P. Beckett, and C. E. Seal. What is stress ? Concepts, definitions and applications in seed science. *New Phytologist*, 188(3) :655–673, 2010. doi : 10.1111/j.1469-8137.2010.03461.x.

A. Krishnamurthy and B. Rathinasabapathi. Oxidative stress tolerance in plants : Novel interplay between auxin and reactive oxygen species signaling. *Plant Signaling & Behavior*, 8(10) :e25761, 2013. doi : 10.4161/psb.25761.

A. R. Kruckeberg. Intraspecific Variability in the Response of Certain Native Plant Species to Serpentine Soil. *American Journal of Botany*, 38(6) :408–419, 1951. doi : 10.2307/2438248.

M. Krzesłowska. The cell wall in plant cell response to trace metals : polysaccharide remodeling and its role in defense strategy. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33(1) :35–51, 2011. doi : 10.1007/s11738-010-0581-z.

U. Krämer. Metal Hyperaccumulation in Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 61(1) :517–534, 2010. doi : 10.1146/annurev-arplant-042809-112156.

U. Krämer, I. N. Talke, and M. Hanikenne. Transition metal transport. *FEBS Letters*, 581(12) :2263–2272, 2007. doi : 10.1016/j.febslet.2007.04.010.

S. Kumar, S. H. Shah, Y. Vimala, H. S. Jatav, P. Ahmad, Y. Chen, and K. H. M. Siddique. Abscisic acid : Metabolism, transport, crosstalk with other plant growth regulators, and its role in heavy metal stress mitigation. *Frontiers in Plant Science*, 13, 2022. doi : 10.3389/fpls.2022.972856.

V. Kumar, P. Kumar, B. Bhargava, R. Sharma, M. Irfan, and R. Chandora. Transcriptomic and Metabolomic Reprogramming to Explore the High-Altitude Adaptation of Medicinal Plants : A Review. *Journal of Plant Growth Regulation*, 42(12) :7315–7329, 2023. doi : 10.1007/s00344-023-11018-8.

T. Kunito, K. Saeki, H. Oyaizu, and S. Matsumoto. Influences of Copper Forms on the Toxicity to Microorganisms in Soils. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 44(2) :174–181, 1999. doi : 10.1006/eesa.1999.1820.

J. Kurepa, T. E. Shull, and J. A. Smalle. Antagonistic activity of auxin and cytokinin in shoot and root organs. *Plant Direct*, 3(2) :e00121, 2019. doi : 10.1002/pld3.121.

S. Kushwah, A. Banasiak, N. Nishikubo, M. Derba-Maceluch, M. Majda, S. Endo, V. Kumar, L. Gomez, A. Gorzsas, S. McQueen-Mason, J. Braam, B. Sundberg, and E. J. Mellerowicz. Arabidopsis XTH4 and XTH9 Contribute to Wood Cell Expansion and Secondary Wall Formation1 [OPEN]. *Plant Physiology*, 182(4) :1946–1965, 2020. doi : 10.1104/pp.19.01529.

C. Körner. Alpine Plant Diversity : A Global Survey and Functional Interpretations. In F. S. Chapin and C. Körner, editors, *Arctic and Alpine Biodiversity : Patterns, Causes and Ecosystem Consequences*, pages 45–62. Springer, Berlin, Heidelberg, 1995. ISBN 978-3-642-78966-3. doi : 10.1007/978-3-642-78966-3_4.

C. Körner. *Alpine Plant Life*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 2003a. ISBN 978-3-540-00347-2 978-3-642-18970-8. doi : 10.1007/978-3-642-18970-8.

C. Körner. Limitation and stress – always or never ? *Journal of Vegetation Science*, 14(2) :141–143, 2003b. doi : 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02138.x.

C. Körner. The alpine life zone. In C. Körner, editor, *Alpine Plant Life : Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*, pages 23–51. Springer International Publishing, Cham, 2021. ISBN 978-3-030-59538-8. doi : 10.1007/978-3-030-59538-8_2.

C. Körner, M. Neumayer, S. P. Menendez-Riedl, and A. Smeets-Scheel. Functional Morphology of Mountain Plants1). *Flora*, 182(5) :353–383, 1989. doi : 10.1016/S0367-2530(17)30426-7.

H. Küpper, Z. Benedikty, F. Morina, E. Andresen, A. Mishra, and M. Trtílek. Analysis of OJIP Chlorophyll Fluorescence Kinetics and Q $_a$ Reoxidation Kinetics by Direct Fast Imaging. *Plant Physiology*, 179(2) :369–381, 2019. doi : 10.1104/pp.18.00953.

P. Lamesch, T. Z. Berardini, D. Li, D. Swarbreck, C. Wilks, R. Sasidharan, R. Muller, K. Dreher, D. L. Alexander, M. Garcia-Hernandez, A. S. Karthikeyan, C. H. Lee, W. D. Nelson, L. Ploetz, S. Singh, A. Wensel, and E. Huala. The Arabidopsis Information Resource (TAIR) : improved gene annotation and new tools. *Nucleic Acids Research*, 40(D1) :D1202–D1210, 2012. doi : 10.1093/nar/gkr1090.

C. Lampei, J. Wunder, T. Wilhalm, and K. J. Schmid. Microclimate predicts frost hardiness of alpine Arabidopsis thaliana populations better than elevation. *Ecology and Evolution*, 9(23) :13017–13029, 2019. doi : 10.1002/ece3.5659.

S. Lavorel. Plant functional effects on ecosystem services. *Journal of Ecology*, 101(1) :4–8, 2013. doi : 10.1111/1365-2745.12031.

H. Le Gall, F. Philippe, J.-M. Domon, F. Gillet, J. Pelloux, and C. Rayon. Cell wall metabolism in response to abiotic stress. *Plants*, 4(1) :112–166, 2015. doi : 10.3390/plants4010112.

C. G. Lee, H.-T. Chon, and M. C. Jung. Heavy metal contamination in the vicinity of the Daduk Au–Ag–Pb–Zn mine in Korea. *Applied Geochemistry*, 16(11-12) :1377–1386, 2001. doi : 10.1016/S0883-2927(01)00038-5.

J. A. Lee. The Calcicole—Calcifuge Problem Revisited. In J. A. Callow, editor, *Advances in Botanical Research*, volume 29, pages 1–30. Academic Press, 1998. doi : 10.1016/S0065-2296(08)60306-7.

M. Legrand, J. R. McConnell, S. Preunkert, G. Bergametti, N. J. Chellman, K. Desboeufs, A. Plach, A. Stohl, and S. Eckhardt. Thallium Pollution in Europe Over the Twentieth Century Recorded in Alpine Ice : Contributions From Coal Burning and Cement Production. *Geophysical Research Letters*, 49(13) :e2022GL098688, 2022. doi : 10.1029/2022GL098688.

R. Leimu and M. Fischer. A Meta-Analysis of Local Adaptation in Plants. *PLOS ONE*, 3(12) :e4010, 2008. doi : 10.1371/journal.pone.0004010.

O. Lepais and J. T. Weir. SimRAD : an R package for simulation-based prediction of the number of loci expected in RADseq and similar genotyping by sequencing approaches. *Molecular Ecology Resources*, 14(6) :1314–1321, 2014. doi : 10.1111/1755-0998.12273.

G. Li, N. Lu, Y. Wei, and D. Zhu. Relationship between Heavy Metal Content in Polluted Soil and Soil Organic Matter and pH in Mining Areas. 2018.

H. Li and Y. Ma. Field study on the uptake, accumulation, translocation and risk assessment of PAHs in a soil-wheat system with amendments of sewage sludge. *Science of The Total Environment*, 560-561 : 55–61, 2016. doi : 10.1016/j.scitotenv.2016.04.017.

J. Li, H. Liang, M. Yan, L. Chen, H. Zhang, J. Liu, S. Wang, and Z. Jin. Arbuscular mycorrhiza fungi facilitate rapid adaptation of *Elsholtzia splendens* to copper. *Science of The Total Environment*, 599-600 :1462–1468, 2017. doi : 10.1016/j.scitotenv.2017.05.063.

J. Li, M. Zhang, J. Sun, X. Mao, J. Wang, H. Liu, H. Zheng, X. Li, H. Zhao, and D. Zou. Heavy metal stress-associated proteins in rice and *Arabidopsis* : genome-wide identification, phylogenetics, duplication, and expression profiles analysis. *Frontiers in Genetics*, 11, 2020. doi : 10.3389/fgene.2020.00477.

S. Li, Z. Xu, P. Wu, S. Zhu, and H. Liang. Native polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in coal and its preparation products—A mixed source of environmental contamination. *Environmental Pollution*, 361 :124894, 2024. doi : 10.1016/j.envpol.2024.124894.

Q. Liao, H. Liu, C. Lu, J. Liu, M. G. Waigi, and W. Ling. Root exudates enhance the PAH degradation and degrading gene abundance in soils. *Science of The Total Environment*, 764 :144436, 2021. doi : 10.1016/j.scitotenv.2020.144436.

H. K. Lichtenthaler. Vegetation Stress : an Introduction to the Stress Concept in Plants. *Journal of Plant Physiology*, 148(1) :4–14, 1996. doi : 10.1016/S0176-1617(96)80287-2.

J. Lihová, T. Carlsen, C. Brochmann, and K. Marhold. Contrasting phylogeographies inferred for the two alpine sister species *Cardamine resedifolia* and *C. alpina* (Brassicaceae). *Journal of Biogeography*, 36(1) :104–120, 2009. doi : 10.1111/j.1365-2699.2008.01998.x.

C. Liu, H. Yu, X. Rao, L. Li, and R. A. Dixon. Abscisic acid regulates secondary cell-wall formation and lignin deposition in Arabidopsis thaliana through phosphorylation of NST1. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(5) :e2010911118, 2021. doi : 10.1073/pnas.2010911118.

J. Liu, G. Liu, J. Zhang, H. Yin, and R. Wang. Occurrence and risk assessment of polycyclic aromatic hydrocarbons in soil from the Tiefa coal mine district, Liaoning, China. *Journal of Environmental Monitoring*, 14(10) :2634–2642, 2012. doi : 10.1039/C2EM30433C.

Q. Liu, T. Gao, W. Liu, Y. Liu, Y. Zhao, Y. Liu, W. Li, K. Ding, F. Ma, and C. Li. Functions of dopamine in plants : a review. *Plant Signaling & Behavior*, 15(12) :1827782, 2020. doi : 10.1080/15592324.2020.1827782.

X. Liu and Y.-X. Fu. Stairway Plot 2 : demographic history inference with folded SNP frequency spectra. *Genome Biology*, 21(1) :280, 2020. doi : 10.1186/s13059-020-02196-9.

X. Liu, Z. Bai, H. Shi, W. Zhou, and X. Liu. Heavy metal pollution of soils from coal mines in China. *Natural Hazards*, 99(2) :1163–1177, 2019. doi : 10.1007/s11069-019-03771-5.

J. P. B. Lloyd and R. Lister. Epigenome plasticity in plants. *Nature Reviews Genetics*, 23(1) :55–68, 2022. doi : 10.1038/s41576-021-00407-y.

J. Longman, D. Veres, W. Finsinger, and V. Ersek. Exceptionally high levels of lead pollution in the Balkans from the Early Bronze Age to the Industrial Revolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(25) :E5661–E5668, 2018. doi : 10.1073/pnas.1721546115.

S. Loppi. Lichens as sentinels for air pollution at remote alpine areas (Italy). *Environmental Science and Pollution Research*, 21(4) :2563–2571, 2014. doi : 10.1007/s11356-013-2181-0.

C. J. Lortie, R. W. Brooker, Z. Kikvidze, and R. M. Callaway. The value of stress and limitation in an imperfect world : A reply to Körner. *Journal of Vegetation Science*, 15(4) :577–580, 2004. doi : 10.1111/j.1654-1103.2004.tb02298.x.

M. I. Love, W. Huber, and S. Anders. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2. *Genome Biology*, 15(12) :550, 2014. doi : 10.1186/s13059-014-0550-8.

J.-F. Lu, H. Zhan, Y. Kang, P. Tian, and X.-Z. Yu. Phytochelatin- and metallothionein-mediated detoxification of gallium in rice seedlings. *Environmental Technology & Innovation*, 37 :103989, 2025. doi : 10.1016/j.eti.2024.103989.

K. Luu, E. Bazin, and M. G. B. Blum. pcadapt : an R package to perform genome scans for selection based on principal component analysis. *Molecular Ecology Resources*, 17(1) :67–77, 2017. doi : 10.1111/1755-0998.12592.

J. Láruson, S. Yeaman, and K. E. Lotterhos. The Importance of Genetic Redundancy in Evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(9) :809–822, 2020. doi : 10.1016/j.tree.2020.04.009.

P. Ma, T. Tian, Z. Dai, T. Shao, W. Zhang, and M. Liu. Assessment of Cd bioavailability using chemical extraction methods, DGT, and biological indicators in soils with different aging times. *Chemosphere*, 296 :133931, 2022. doi : 10.1016/j.chemosphere.2022.133931.

X. Ma, J. Wang, Z. Su, and H. Ma. Developmentally dependent reprogramming of the Arabidopsis floral transcriptome under sufficient and limited water availability. *BMC Plant Biology*, 24 :273, 2024. doi : 10.1186/s12870-024-04916-w.

O. Machate, D. S. Schmeller, T. Schulze, and W. Brack. Review : mountain lakes as freshwater resources at risk from chemical pollution. *Environmental Sciences Europe*, 35(1) :3, 2023. doi : 10.1186/s12302-022-00710-3.

M. R. MacNair. The genetic control of copper tolerance in the yellow monkey flower, Mimulus guttatus. *Heredity*, 50(3) :283–293, 1983. doi : 10.1038/hdy.1983.30.

M. R. MacNair and P. Christie. Reproductive isolation as a pleiotropic effect of copper tolerance in *Mimulus guttatus*? *Heredity*, 50(3) :295–302, 1983. doi : 10.1038/hdy.1983.31.

T. Madden. The NCBI handbook. In *The BLAST Sequence Analysis Tool*. NCBI / National Center for Biotechnology Information (si applicable), 2003.

E. Maestri, M. Marmiroli, G. Visioli, and N. Marmiroli. Metal tolerance and hyperaccumulation : Costs and trade-offs between traits and environment. *Environmental and Experimental Botany*, 68(1) :1–13, 2010. doi : 10.1016/j.envexpbot.2009.10.011.

R. Magaña Ugarte, A. Escudero, and R. G. Gavilán. Metabolic and physiological responses of Mediterranean high-mountain and alpine plants to combined abiotic stresses. *Physiologia Plantarum*, 165(2) : 403–412, 2019. doi : 10.1111/ppl.12898.

A. Manara. Plant Responses to Heavy Metal Toxicity. In A. Furini, editor, *Plants and Heavy Metals*, SpringerBriefs in Molecular Science, pages 27–53. Springer Netherlands, Dordrecht, 2012. ISBN 978-94-007-4441-7. doi : 10.1007/978-94-007-4441-7_2.

A. Manara, E. Fasani, A. Furini, and G. DalCorso. Evolution of the metal hyperaccumulation and hypertolerance traits. *Plant, Cell & Environment*, 43(12) :2969–2986, 2020. doi : 10.1111/pce.13821.

T. Manios, E. I. Stentiford, and P. A. Millner. The effect of heavy metals accumulation on the chlorophyll concentration of *Typha latifolia* plants, growing in a substrate containing sewage sludge compost and watered with metaliferus water. *Ecological Engineering*, 20(1) :65–74, 2003. doi : 10.1016/S0925-8574(03)00004-1.

L. Marchal, D. Gateuille, E. Naffrechoux, P. Deline, F. Baudin, J.-C. Clément, and J. Poulenard. Polycyclic aromatic hydrocarbon dynamics in soils along proglacial chronosequences in the Alps. *Science of The Total Environment*, 902 :165998, 2023. doi : 10.1016/j.scitotenv.2023.165998.

L. Marchal, D. Gateuille, E. Naffrechoux, W. Thuiller, A. Saillard, and J. Poulenard. Polycyclic aromatic hydrocarbon contents and distributions in soils of the northern French Alps. *Environmental Science and Pollution Research International*, 32(17) :10945–10959, 2025. doi : 10.1007/s11356-025-36354-y.

J. Marcovecchio, S. Botté, and H. Freije. Heavy metals, major metals, trace elements. *Handbook of Water Analysis*, pages 275–311, 2007.

C. Martinez-Almoyna, G. Piton, S. Abdulhak, L. Boulangeat, P. Choler, T. Delahaye, C. Dentant, A. Foulquier, J. Poulenard, V. Noble, J. Renaud, M. Rome, A. Saillard, T. O. Consortium, W. Thuiller, and T. Münkemüller. Climate, soil resources and microbial activity shape the distributions of mountain plants based on their functional traits. *Ecography*, 43(10) :1550–1559, 2020. doi : 10.1111/ecog.05269.

P. Mathur, D. K. Tripathi, F. Baluška, and S. Mukherjee. Auxin-mediated molecular mechanisms of heavy metal and metalloid stress regulation in plants. *Environmental and Experimental Botany*, 196 : 104796, 2022. doi : 10.1016/j.envexpbot.2022.104796.

J. Maynard and J. Haigh. The hitch-hiking effect of a favourable gene. *Genetics Research*, 89(5-6) : 391–403, 2007. doi : 10.1017/S0016672308009579.

E. Mayr, J. Monod, and Y. Guy. *Populations, espèces et évolution*. Hermann, Paris, 1974. ISBN 978-2-7056-5749-9.

E. Mazzucotelli, A. M. Mastrangelo, C. Crosatti, D. Guerra, A. M. Stanca, and L. Cattivelli. Abiotic stress response in plants : When post-transcriptional and post-translational regulations control transcription. *Plant Science*, 174(4) :420–431, 2008. doi : 10.1016/j.plantsci.2008.02.005.

J. B. McGraw and H. Caswell. Estimation of individual fitness from life-history data. *The American Naturalist*, 147(1) :47–64, 1996. doi : 10.1086/285839.

A. Memon and N. Meraklı. Comparative Structural Analysis of Heavy Metal ATPases in Arabidopsis thaliana, Arabidopsis halleri, Brassica rapa, and Brassica juncea. *Turkish Journal of Agriculture - Food Science and Technology*, 10 :2988–2995, 2022. doi : 10.24925/turjaf.v10isp2.2988-2995.5692.

A. Mengoni, C. Barabesi, C. Gonnelli, F. Galardi, R. Gabbrielli, and M. Bazzicalupo. Genetic diversity of heavy metal-tolerant populations in Silene paradoxa L. (Caryophyllaceae) : a chloroplast microsatellite analysis. *Molecular Ecology*, 10(8) :1909–1916, 2001. doi : 10.1046/j.0962-1083.2001.01336.x.

A. K. Mensah and P. Addai. Cadmium, Cu, Hg, Sb, Se and Ti contamination in abandoned and active mining sites in Ghana shows concerns for soil and human health risks. *Environmental Advances*, 15 : 100500, 2024. doi : 10.1016/j.envadv.2024.100500.

P. W. Messer and D. A. Petrov. Population genomics of rapid adaptation by soft selective sweeps. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(11) :659–669, 2013. doi : 10.1016/j.tree.2013.08.003.

C.-L. Meyer, M. Juraniec, S. Huguet, E. Chaves-Rodriguez, P. Salis, M.-P. Isaure, E. Goormaghtigh, and N. Verbruggen. Intraspecific variability of cadmium tolerance and accumulation, and cadmium-induced cell wall modifications in the metal hyperaccumulator Arabidopsis halleri. *Journal of Experimental Botany*, 66(11) :3215–3227, 2015. doi : 10.1093/jxb/erv144.

V. Mihaylova, G. Yotova, K. Marinova, A. Benderev, V. Lyubomirova, and S. Tsakovski. Biomonitoring of Potentially Toxic Elements in an Abandoned Mining Region Using Taraxacum officinale : A Case Study on the "Tsar Asen" Mine in Bulgaria. *Applied Sciences*, 13(21) :11860, 2023. doi : 10.3390/app132111860.

R. F. Mills, G. C. Krijger, P. J. Baccarini, J. Hall, and L. E. Williams. Functional expression of AtHMA4, a P1B-type ATPase of the Zn/Co/Cd/Pb subclass. *The Plant Journal*, 35(2) :164–176, 2003. doi : 10.1046/j.1365-313X.2003.01790.x.

M. Misiak and E. Lodyga-Chruscinska. Interactions of flavonoids with transition metal ions. *Pharmaceuticals*, 9, 2010.

R. Mittler. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7(9) :405–410, 2002. doi : 10.1016/S1360-1385(02)02312-9.

R. Mittler, S. Vanderauwera, M. Gollery, and F. Van Breusegem. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science*, 9(10) :490–498, 2004. doi : 10.1016/j.tplants.2004.08.009.

B. A. Miu, C.-E. Pop, N. Crăciun, and G. Deák. Bringing Life Back into Former Mining Sites : A Mini-Review on Soil Remediation Using Organic Amendments. *Sustainability*, 14(19) :12469, 2022. doi : 10.3390/su141912469.

L. Molina and A. Segura. Biochemical and metabolic plant responses toward polycyclic aromatic hydrocarbons and heavy metals present in atmospheric pollution. *Plants*, 10(11) :2305, 2021. doi : 10.3390/plants10112305.

P. Momigliano, A.-B. Florin, and J. Merilä. Biases in Demographic Modeling Affect Our Understanding of Recent Divergence. *Molecular Biology and Evolution*, 38(7) :2967–2985, 2021. doi : 10.1093/molbev/msab047.

R. K. Monson, A. M. Trowbridge, R. L. Lindroth, and M. T. Lerdau. Coordinated resource allocation to plant growth–defense tradeoffs. *New Phytologist*, 233(3) :1051–1066, 2022. doi : 10.1111/nph.17773.

A. J. Moore, D. Merges, and J. W. Kadereit. The origin of the serpentine endemic Minuartia laricifolia subsp. ophiolitica by vicariance and competitive exclusion. *Molecular Ecology*, 22(8) :2218–2231, 2013. doi : 10.1111/mec.12266.

J. W. Moore. Part II : Abstract Social Nature and the Limits to Capital. 2014.

G. d. Mortillet. *Géologie et minéralogie de la Savoie*. Impr. nationale, 1858.

K. A. Mosa, A. Ismail, and M. Helmy. Introduction to Plant Stresses. In *Plant Stress Tolerance*, pages 1–19. Springer, Cham, 2017. ISBN 978-3-319-59379-1. doi : 10.1007/978-3-319-59379-1_1.

B. Moulin, E. Thirault, J. Vital, and M.-C. Bailly-Maître. Quatre années de prospection sur les extractions de cuivre de l'âge du Bronze ancien dans le massif des Rousses en Oisans (Isère et Savoie, France). page 341. Archives d'écologie Préhistorique, 2010.

D. J. Moura, V. F. Péres, R. A. Jacques, and J. Saffi. Heavy Metal Toxicity : Oxidative Stress Parameters and DNA Repair. In *Metal Toxicity in Plants : Perception, Signaling and Remediation*, pages 187–205. Springer, Berlin, Heidelberg, 2012. ISBN 978-3-642-22081-4. doi : 10.1007/978-3-642-22081-4_9.

M. P. Mourato, I. N. Moreira, I. Leitão, F. R. Pinto, J. R. Sales, and L. Louro Martins. Effect of Heavy Metals in Plants of the Genus Brassica. *International Journal of Molecular Sciences*, 16(8) : 17975–17998, 2015. doi : 10.3390/ijms160817975.

L. C. Moyle, M. Levine, M. L. Stanton, and J. W. Wright. Hybrid Sterility over Tens of Meters Between Ecotypes Adapted to Serpentine and Non-Serpentine Soils. *Evolutionary Biology*, 39(2) :207–218, 2012. doi : 10.1007/s11692-012-9180-9.

C. J. Murren, J. R. Auld, H. Callahan, C. K. Ghalambor, C. A. Handelsman, M. A. Heskel, J. G. Kingsolver, H. J. Maclean, J. Masel, H. Maughan, D. W. Pfennig, R. A. Relyea, S. Seiter, E. Snell-Rood, U. K. Steiner, and C. D. Schlichting. Constraints on the evolution of phenotypic plasticity : limits and costs of phenotype and plasticity. *Heredity*, 115(4) :293–301, 2015. doi : 10.1038/hdy.2015.8.

B. I. Musah. Effects of heavy metals and metalloids on plant-animal interaction and biodiversity of terrestrial ecosystems—an overview. *Environmental Monitoring and Assessment*, 197(1) :1–26, 2025. doi : 10.1007/s10661-024-13490-5.

E. Muszyńska, M. Labudda, E. Różańska, E. Hanus-Fajerska, and E. Znojek. Heavy metal tolerance in contrasting ecotypes of *Alyssum montanum*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 161 :305–317, 2018. doi : 10.1016/j.ecoenv.2018.05.075.

M. Muthusamy and S. I. Lee. Abiotic stress-induced secondary metabolite production in Brassica : opportunities and challenges. *Frontiers in Plant Science*, 14 :1323085, 2024. doi : 10.3389/fpls.2023.1323085.

M. Navarro-Reig, J. Jaumot, B. Piña, E. Moyano, M. T. Galceran, and R. Tauler. Metabolomic analysis of the effects of cadmium and copper treatment in Oryza sativa L. using untargeted liquid chromatography coupled to high resolution mass spectrometry and all-ion fragmentation†. *Metallomics*, 9(6) :660–675, 2017. doi : 10.1039/c6mt00279j.

D. Nemer, R. Michalet, H. Randé, V. Sappin-Didier, and F. Delerue. Higher facilitation for stress-intolerant ecotypes along a metal pollution gradient are due to a decrease in performance in absence of neighbours. *Oikos*, 2022, 2022. doi : 10.1111/oik.09499.

D. Neumann, O. Lichtenberger, D. Günther, K. Tschiersch, and L. Nover. Heat-shock proteins induce heavy-metal tolerance in higher plants. *Planta*, 194(3) :360–367, 1994. doi : 10.1007/BF00197536.

G. Neutelings. Lignin variability in plant cell walls : Contribution of new models. *Plant Science*, 181(4) : 379–386, 2011. doi : 10.1016/j.plantsci.2011.06.012.

P. A. M. Nex and J. A. Kinnaird. Minerals and Mining in South Africa. In *The Geography of South Africa*, pages 27–35. Springer, Cham, 2019. ISBN 978-3-319-94974-1. doi : 10.1007/978-3-319-94974-1_4.

L.-T. Nguyen, H. A. Schmidt, A. von Haeseler, and B. Q. Minh. IQ-TREE : a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 32(1) : 268–274, 2015. doi : 10.1093/molbev/msu300.

K. J. Niklas, P. Shi, J. Gielis, J. Schrader, and Niinemets. Editorial : Leaf functional traits : Ecological and evolutionary implications. *Frontiers in Plant Science*, 14, 2023. doi : 10.3389/fpls.2023.1169558.

J. Nilsson and J. Ripa. Adaptive branching in source-sink habitats. *Evolutionary Ecology*, 24(2) :479–489, 2010. doi : 10.1007/s10682-009-9320-6.

N. Nićiforović and H. Abramovič. Sinapic Acid and Its Derivatives : Natural Sources and Bioactivity. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 13(1) :34–51, 2014. doi : 10.1111/1541-4337.12041.

G. Noctor, A. Mhamdi, S. Chaouch, Y. Han, J. Neukermans, B. Marquez-Garcia, G. Queval, and C. H. Foyer. Glutathione in plants : an integrated overview. *Plant, Cell & Environment*, 35(2) :454–484, 2012. doi : 10.1111/j.1365-3040.2011.02400.x.

J. Noroozi, A. Talebi, M. Doostmohammadi, S. B. Rumpf, H. P. Linder, and G. M. Schneeweiss. Hotspots within a global biodiversity hotspot - areas of endemism are associated with high mountain ranges. *Scientific Reports*, 8(1) :10345, 2018. doi : 10.1038/s41598-018-28504-9.

P. Nosil. *Ecological speciation*. Oxford series in ecology and evolution. Oxford University Press, Oxford, 2012. ISBN 978-0-19-181010-7. doi : 10.1093/acprof:osobl/9780199587100.001.0001.

L. Nunney. Adapting to a Changing Environment : Modeling the Interaction of Directional Selection and Plasticity. *Journal of Heredity*, 107(1) :15–24, 2016. doi : 10.1093/jhered/esv084.

A. B. Ohlsson, T. Landberg, T. Berglund, and M. Greger. Increased metal tolerance in *Salix* by nicotinamide and nicotinic acid. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46(7) :655–664, 2008. doi : 10.1016/j.plaphy.2008.04.004.

D. Ohta, A. Fuwa, Y. Yamaroku, K. Isobe, M. Nakamoto, A. Okazawa, T. Ogawa, K. Ebine, T. Ueda, P. Mercier, and H. Schaller. Characterization of Subcellular Dynamics of Sterol Methyltransferases Clarifies Defective Cell Division in smt2 smt3, a C-24 Ethyl Sterol-Deficient Mutant of Arabidopsis. *Biomolecules*, 14(7) :868, 2024. doi : 10.3390/biom14070868.

J. Oksanen, R. Kindt, P. Legendre, B. Hara, G. Simpson, P. Solymos, M. Henry, H. Stevens, H. Maintainer, and j. Oksanen@oulu. The vegan Package. 2009.

L. Ometto, M. Li, L. Bresadola, and C. Varotto. Rates of evolution in stress-related genes are associated with habitat preference in two Cardamine lineages. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1) :7, 2012. doi : 10.1186/1471-2148-12-7.

L. Ometto, M. Li, L. Bresadola, E. Barbaro, M. Neteler, and C. Varotto. Demographic History, Population Structure, and Local Adaptation in Alpine Populations of Cardamine impatiens and Cardamine resedifolia. *PLOS ONE*, 10(5) :e0125199, 2015. doi : 10.1371/journal.pone.0125199.

A. Ortiz and E. Sansinenea. Phenylpropanoid Derivatives and Their Role in Plants' Health and as antimicrobials. *Current Microbiology*, 80(12) :1–13, 2023. doi : 10.1007/s00284-023-03502-x.

M. Ovečka and T. Takáč. Managing heavy metal toxicity stress in plants : Biological and biotechnological tools. *Biotechnology Advances*, 32(1) :73–86, 2014. doi : 10.1016/j.biotechadv.2013.11.011.

R. E. O'Dell and V. P. Claassen. Serpentine and Nonserpentine Achillea millefolium Accessions Differ in Serpentine Substrate Tolerance and Response to Organic and Inorganic Amendments. *Plant and Soil*, 279(1) :253–269, 2006. doi : 10.1007/s11104-005-2360-y.

A. J. Palazzo, T. J. Cary, S. E. Hardy, and C. R. Lee. Root Growth and Metal Uptake in Four Grasses Grown on Zinc-Contaminated Soils. *Journal of Environmental Quality*, 32(3) :834–840, 2003. doi : 10.2134/jeq2003.8340.

X. Pan, Y. Zheng, K. Lei, W. Tao, and N. Zhou. Systematic analysis of Heat Shock Protein 70 (HSP70) gene family in radish and potential roles in stress tolerance. *BMC Plant Biology*, 24(1) :2, 2024. doi : 10.1186/s12870-023-04653-6.

S. Panda, M. Chand, R. Sakhuja, and S. Jain. Xanthones as Potential Antioxidants. *Current Medicinal Chemistry*, 20(36) :4481–4507, 2013.

Z. Pang, J. Chong, G. Zhou, D. A. de Lima Morais, L. Chang, M. Barrette, C. Gauthier, P.- Jacques, S. Li, and J. Xia. MetaboAnalyst 5.0 : narrowing the gap between raw spectra and functional insights. *Nucleic Acids Research*, 49(W1) :W388–W396, 2021. doi : 10.1093/nar/gkab382.

R. Panwar and J. Mathur. Remediation of polycyclic aromatic hydrocarbon-contaminated soils using microbes and nanoparticles : A review. *Pedosphere*, 33(1) :93–104, 2023. doi : 10.1016/j.pedsph.2022.06.032.

A. S. T. Papadopulos, A. J. Helmstetter, O. G. Osborne, A. A. Comeault, D. P. Wood, E. A. Straw, L. Mason, M. F. Fay, J. Parker, L. T. Dunning, A. D. Foote, R. J. Smith, and J. Lighten. Rapid parallel adaptation to anthropogenic heavy metal pollution. *Molecular Biology and Evolution*, 38(9) : 3724–3736, 2021. doi : 10.1093/molbev/msab141.

A. Papoyan and L. V. Kochian. Identification of *Thlaspi caerulescens* Genes That May Be Involved in Heavy Metal Hyperaccumulation and Tolerance. Characterization of a Novel Heavy Metal Transporting ATPase. *Plant Physiology*, 136(3) :3814–3823, 2004. doi : 10.1104/pp.104.044503.

C. Parisod. Plant speciation in the face of recurrent climate changes in the Alps. *Alpine Botany*, 132(1) : 21–28, 2022. doi : 10.1007/s00035-021-00259-6.

M. Parolini, D. Antonioli, F. Borgogno, M. C. Gibellino, J. Fresta, C. Albonico, B. De Felice, S. Canuto, D. Concedi, A. Romani, E. Rosio, V. Gianotti, M. Laus, R. Ambrosini, and R. Cavallo. Microplastic Contamination in Snow from Western Italian Alps. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 18(2) :768, 2021. doi : 10.3390/ijerph18020768.

N. Parveen, N. Kandhol, S. Sharma, V. P. Singh, D. K. Chauhan, J. Ludwig-Müller, F. J. Corpas, and D. K. Tripathi. Auxin Crosstalk with Reactive Oxygen and Nitrogen Species in Plant Development and Abiotic Stress. *Plant and Cell Physiology*, 63(12) :1814–1825, 2022. doi : 10.1093/pcp/pcac138.

K. Parvin, M. Hasanuzzaman, S. M. Mohsin, K. Nahar, and M. Fujita. Coumarin improves tomato plant tolerance to salinity by enhancing antioxidant defence, glyoxalase system and ion homeostasis. *Plant Biology*, 23(S1) :181–192, 2021. doi : 10.1111/plb.13208.

P. Pastorino, S. Anselmi, G. Esposito, M. Bertoli, E. Pizzul, D. Barceló, A. C. Elia, A. Dondo, M. Prearo, and M. Renzi. Microplastics in biotic and abiotic compartments of high-mountain lakes from Alps. *Ecological Indicators*, 150 :110215, 2023. doi : 10.1016/j.ecolind.2023.110215.

P. Pastorino, D. Barceló, and M. Prearo. Alps at risk : High-mountain lakes as reservoirs of persistent and emerging contaminants. *Journal of Contaminant Hydrology*, 264 :104361, 2024a. doi : 10.1016/j.jconhyd.2024.104361.

P. Pastorino, A. C. Elia, E. Pizzul, M. Bertoli, M. Renzi, and M. Prearo. The old and the new on threats to high-mountain lakes in the Alps : A comprehensive examination with future research directions. *Ecological Indicators*, 160 :111812, 2024b. doi : 10.1016/j.ecolind.2024.111812.

A. B. Patel, S. Shaikh, K. R. Jain, C. Desai, and D. Madamwar. Polycyclic aromatic hydrocarbons : sources, toxicity, and remediation approaches. *Frontiers in Microbiology*, 11 :562813, 2020. doi : 10.3389/fmicb.2020.562813.

M. K. Patel, S. Pandey, M. Kumar, M. I. Haque, S. Pal, and N. S. Yadav. Plants Metabolome Study : Emerging Tools and Techniques. *Plants*, 10(11) :2409, 2021. doi : 10.3390/plants10112409.

M. Pauwels, P. Saumitou-Laprade, A. C. Holl, D. Petit, and I. Bonnin. Multiple origin of metallicolous populations of the pseudometallophyte Arabidopsis halleri (Brassicaceae) in central Europe : the cpDNA testimony. *Molecular Ecology*, 14(14) :4403–4414, 2005. doi : 10.1111/j.1365-294X.2005.02739.x.

M. Pauwels, H. Frérot, I. Bonnin, and P. Saumitou-Laprade. A broad-scale analysis of population differentiation for Zn tolerance in an emerging model species for tolerance study : Arabidopsis halleri (Brassicaceae). *Journal of Evolutionary Biology*, 19(6) :1838–1850, 2006. doi : 10.1111/j.1420-9101.2006.01178.x.

M. Pauwels, G. Willems, N. Roosens, H. Frérot, and P. Saumitou-Laprade. Merging methods in molecular and ecological genetics to study the adaptation of plants to anthropogenic metal-polluted sites : implications for phytoremediation. *Molecular Ecology*, 17(1) :108–119, 2008. doi : 10.1111/j.1365-294X.2007.03486.x.

V. A. C. Pavinato, S. De Mita, J.-M. Marin, and M. de Navascués. Joint inference of adaptive and demographic history from temporal population genomic data. *Peer Community Journal*, 2, 2022. doi : 10.24072/pcjournal.203.

D. Pavlova. Nickel accumulation screening of the ultramafic flora of Bulgaria. 2013.

B. K. Peterson, J. N. Weber, E. H. Kay, H. S. Fisher, and H. E. Hoekstra. Double Digest RADseq : An inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model and non-model species. *PLoS ONE*, 7(5) :e37135, 2012. doi : 10.1371/journal.pone.0037135.

D. W. Pfennig. *Phenotypic Plasticity & Evolution : Causes, Consequences, Controversies*. CRC Press, Boca Raton, 1 edition, 2021. ISBN 978-0-429-34300-1. doi : 10.1201/9780429343001.

T. Pievani. The sixth mass extinction : Anthropocene and the human impact on biodiversity. *Rend. Fis. Acc. Lincei*, 25(1) :85–93, 2014. doi : 10.1007/s12210-013-0258-9.

T. Plaszkó, Z. Szűcs, G. Vasas, and S. Gonda. Interactions of fungi with non-isothiocyanate products of the plant glucosinolate pathway : A review on product formation, antifungal activity, mode of action and biotransformation. *Phytochemistry*, 200 :113245, 2022. doi : 10.1016/j.phytochem.2022.113245.

G. Poggere, A. Gasparin, J. Z. Barbosa, G. W. Melo, R. S. Corrêa, and A. C. V. Motta. Soil contamination by copper : Sources, ecological risks, and mitigation strategies in Brazil. *Journal of Trace Elements and Minerals*, 4 :100059, 2023. doi : 10.1016/j.jtemin.2023.100059.

R. L. Poole. The TAIR Database. In D. Edwards, editor, *Plant Bioinformatics : Methods and Protocols*, pages 179–212. Humana Press, Totowa, NJ, 2007. ISBN 978-1-59745-535-0. doi : 10.1007/978-1-59745-535-0_8.

D. M. Portik, A. D. Leaché, D. Rivera, M. F. Barej, M. Burger, M. Hirschfeld, M.-O. Rödel, D. C. Blackburn, and M. K. Fujita. Evaluating mechanisms of diversification in a Guineo-Congolian tropical forest frog using demographic model selection. *Molecular Ecology*, 26(19) :5245–5263, 2017. doi : 10.1111/mec.14266.

G. Potters, L. De Gara, H. Asard, and N. Horemans. Ascorbate and glutathione : guardians of the cell cycle, partners in crime ? *Plant Physiology and Biochemistry*, 40(6) :537–548, 2002. doi : 10.1016/S0981-9428(02)01414-6.

M. N. V. Prasad. Nickelophilous plants and their significance in phytotechnologies. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 17(1) :113–128, 2005. doi : 10.1590/S1677-04202005000100010.

B. Printz, S. Lutts, J.-F. Hausman, and K. Sergeant. Copper Trafficking in Plants and Its Implication on Cell Wall Dynamics. *Frontiers in Plant Science*, 7, 2016. doi : 10.3389/fpls.2016.00601.

U. N. E. Programme and I. R. Panel. *Metal Recycling : Opportunities, Limits, Infrastructure*. 2013. ISBN 978-92-807-3267-2.

D. Provence-Alpes-Côte. 2000 : La mine de graphite du Col du Chardonnet à 2700 m dans les Hautes Alpes, 2010.

W. Punz and L. Mucina. Vegetation on anthropogenic metalliferous soils in the Eastern Alps. *Folia Geobotanica*, 32(3) :283–295, 1997. doi : 10.1007/BF02804008.

J. Qin, H. Zhao, H. Liu, M. Dai, P. Zhao, X. Chen, and X. Wu. The Difference of Lead Accumulation and Transport in Different Ecotypes of Miscanthus floridulus. *Processes*, 10(11) :2219, 2022. doi : 10.3390/pr10112219.

C. Quintela-Sabarís, M.-P. Faucon, B. Gervais-Bergeron, S. Sumail, A. van der Ent, R. Repin, J. Sugau, R. Nilus, T. Rigaudier, G. Echevarria, and S. Leguédois. Nickel hyperaccumulation is independent of the leaf economics spectrum, although it may be linked to plant water balance in an ultramafic plant community from Sabah (Malaysia). *Plant and Soil*, pages 1–17, 2025. doi : 10.1007/s11104-025-07325-6.

N. Radi, A. Hirche, and A. Boutaleb. Assessment of soil contamination by heavy metals and arsenic in Tamesguida abandoned copper mine area, Médéa, Algeria. *Environmental Monitoring and Assessment*, 195(1) :1–15, 2023. doi : 10.1007/s10661-022-10862-7.

C. Rahbek, M. K. Borregaard, A. Antonelli, R. K. Colwell, B. G. Holt, D. Nogues-Bravo, C. M. Rasmussen, K. Richardson, M. T. Rosing, R. J. Whittaker, and J. Fjeldså. Building mountain biodiversity : Geological and evolutionary processes. *Science*, 365(6458) :1114–1119, 2019a. doi : 10.1126/science.aax0151.

C. Rahbek, M. K. Borregaard, R. K. Colwell, B. Dalsgaard, B. G. Holt, N. Morueta-Holme, D. Nogues-Bravo, R. J. Whittaker, and J. Fjeldså. Humboldt's enigma : What causes global patterns of mountain biodiversity ? *Science*, 365(6458) :1108–1113, 2019b. doi : 10.1126/science.aax0149.

N. Rajakaruna. Lessons on Evolution from the Study of Edaphic Specialization. *The Botanical Review*, 84(1) :39–78, 2018. doi : 10.1007/s12229-017-9193-2.

A. P. Rajkumar, P. Qvist, R. Lazarus, F. Lescai, J. Ju, M. Nyegaard, O. Mors, A. D. Børglum, Q. Li, and J. H. Christensen. Experimental validation of methods for differential gene expression analysis and sample pooling in RNA-seq. *BMC Genomics*, 16(1) :548, 2015. doi : 10.1186/s12864-015-1767-y.

N. Rascio and F. Navari-Izzo. Heavy metal hyperaccumulating plants : How and why do they do it ? And what makes them so interesting ? *Plant Science*, 180(2) :169–181, 2011. doi : 10.1016/j.plantsci.2010.08.016.

A. Raza, S. Charagh, Z. Zahid, M. S. Mubarik, R. Javed, M. H. Siddiqui, and M. Hasanuzzaman. Jasmonic acid : a key frontier in conferring abiotic stress tolerance in plants. *Plant Cell Reports*, 40(8) :1513–1541, 2021. doi : 10.1007/s00299-020-02614-z.

R. Reboul, C. Geserick, M. Pabst, B. Frey, D. Wittmann, U. Lütz-Meindl, R. Léonard, and R. Tenhaken. Down-regulation of UDP-glucuronic Acid Biosynthesis Leads to Swollen Plant Cell Walls and Severe Developmental Defects Associated with Changes in Pectic Polysaccharides *. *Journal of Biological Chemistry*, 286(46) :39982–39992, 2011. doi : 10.1074/jbc.M111.255695.

R. D. Reeves, A. J. M. Baker, T. Jaffré, P. D. Erskine, G. Echevarria, and A. van der Ent. A global database for plants that hyperaccumulate metal and metalloid trace elements. *New Phytologist*, 218 (2) :407–411, 2018. doi : 10.1111/nph.14907.

J. Reger, M. I. Lind, M. R. Robinson, and A. P. Beckerman. Predation drives local adaptation of phenotypic plasticity. *Nature Ecology & Evolution*, 2(1) :100–107, 2018. doi : 10.1038/s41559-017-0373-6.

M. Regvar, K. Vogel, N. Irgel, T. Wraber, U. Hildebrandt, P. Wilde, and H. Bothe. Colonization of pennycresses (*Thlaspi* spp.) of the Brassicaceae by arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Plant Physiology*, 160(6) :615–626, 2003. doi : 10.1078/0176-1617-00988.

M. Regvar, D. Eichert, B. Kaulich, A. Gianoncelli, P. Pongrac, and K. Vogel-Mikuš. Biochemical characterization of cell types within leaves of metal-hyperaccumulating *Noccaea praecox* (Brassicaceae). *Plant and Soil*, 373(1) :157–171, 2013. doi : 10.1007/s11104-013-1768-z.

C. Rellstab, S. Zoller, C. Sailer, A. Tedder, F. Gugerli, K. K. Shimizu, R. Holderegger, A. Widmer, and M. C. Fischer. Genomic signatures of convergent adaptation to Alpine environments in three Brassicaceae species. *Molecular Ecology*, 29(22) :4350–4365, 2020. doi : 10.1111/mec.15648.

D. N. Reznick and C. K. Ghalambor. The population ecology of contemporary adaptations : What empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. In A. P. Hendry and M. T. Kinnison, editors, *Microevolution Rate, Pattern, Process*, pages 183–198. Springer Netherlands, Dordrecht, 2001. ISBN 978-94-010-0585-2. doi : 10.1007/978-94-010-0585-2_12.

C. M. Richards. Inbreeding Depression and Genetic Rescue in a Plant Metapopulation. *The American Naturalist*, 155(3) :383–394, 2000. doi : 10.1086/303324.

J. L. Richardson, M. C. Urban, D. I. Bolnick, and D. K. Skelly. Microgeographic adaptation and the spatial scale of evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(3) :165–176, 2014. doi : 10.1016/j.tree.2014.01.002.

C. Rizzi, V. Sara, R. Luca, M. Andrea, and L. Valeria. Levels and ecological risk of selected organic pollutants in the high-altitude alpine cryosphere - The Adamello-Brenta Natural Park (Italy) as a case study. *Environmental Advances*, 7 :100178, 2022. doi : 10.1016/j.envadv.2022.100178.

D. A. Roach and R. D. Wulff. Maternal Effects in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18 :209–235, 1987.

K. Robe, E. Izquierdo, F. Vignols, H. Rouached, and C. Dubos. The Coumarins : Secondary Metabolites Playing a Primary Role in Plant Nutrition and Health. *Trends in Plant Science*, 26(3) :248–259, 2021. doi : 10.1016/j.tplants.2020.10.008.

M. D. Robinson, D. J. McCarthy, and G. K. Smyth. edgeR : a Bioconductor package for differential expression analysis of digital gene expression data. *Bioinformatics*, 26(1) :139–140, 2010. doi : 10.1093/bioinformatics/btp616.

A. Rogivue, K. Leempoel, A. Guillaume, R. Choudhury, F. Felber, M. Kasser, S. Joost, C. Parisod, and F. Gugerli. Locally specific genome-wide signatures of adaptation to environmental variation at high resolution in an alpine plant, 2024.

A. Rogivue, K. Leempoel, A. S. Guillaume, R. R. Choudhury, F. Felber, M. Kasser, S. Joost, C. Parisod, and F. Gugerli. Locally specific genome-wide signatures of adaptation to environmental variation at high resolution in an alpine plant. *Molecular Ecology*, 34(4) :e17646, 2025. doi : 10.1111/mec.17646.

A. M. Rosser and S. A. Mainka. Overexploitation and Species Extinctions. *Conservation Biology*, 16(3) : 584–586, 2002.

M. Rossi and D. Gasquet. Panorama géologique des exploitations minières dans les Alpes françaises. *Collection EDYTEM. Cahiers de géographie*, 17(1) :23–40, 2014. doi : 10.3406/edyte.2014.1271.

M. Rossi and D. Gasquet. Conséquences environnementales et gestion des mines abandonnées et dispersées dans les Alpes françaises. pages 115–132. 2017. ISBN 978-2-89481-241-9.

F. Rota, P. Carnicero, G. Casazza, J. Nascimbene, P. Schönswetter, and C. Wellstein. Survival in nunatak and peripheral glacial refugia of three alpine plant species is partly predicted by altitudinal segregation. *Molecular Ecology*, 33(9) :e17343, 2024. doi : 10.1111/mec.17343.

P. Ryser and W. R. Sauder. Effects of heavy-metal-contaminated soil on growth, phenology and biomass turnover of *Hieracium piloselloides*. *Environmental Pollution*, 140(1) :52–61, 2006. doi : 10.1016/j.envpol.2005.06.026.

T. Sabadková, M. Janiga, J. Korňan, and T. Pitoňáková. Mercury in the feathers of Golden eagle (Aquila chrysaetos) from Western Carpathian, Slovakia. *Environmental Science and Pollution Research*, 31 (18) :26527–26535, 2024. doi : 10.1007/s11356-024-32673-8.

B. M. Sahoo, R. B.V.V., B. Banik, and D. P. Borah. Polyaromatic Hydrocarbons (PAHs) : Structures, Synthesis and their Biological Profile. *Current Organic Synthesis*, 17, 2020. doi : 10.2174/1570179417666200713182441.

S. Sakaguchi, K. Horie, N. Ishikawa, S. Nishio, J. R. P. Worth, K. Fukushima, M. Yamasaki, and M. Ito. Maintenance of soil ecotypes of *Solidago virgaurea* in close parapatry via divergent flowering time and selection against immigrants. *Journal of Ecology*, 107(1) :418–435, 2019. doi : 10.1111/1365-2745.13034.

O. E. Sala, F. Stuart Chapin, III, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, and D. H. Wall. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287(5459) :1770–1774, 2000. doi : 10.1126/science.287.5459.1770.

H. E.-D. M. Saleh and R. Aglan. *Heavy Metals*. IntechOpen, 2018. ISBN 978-1-78923-360-5.

M. Salinitro, A. Tassoni, S. Casolari, F. de Laurentiis, A. Zappi, and D. Melucci. Heavy Metals Bioindication Potential of the Common Weeds Senecio vulgaris L., Polygonum aviculare L. and Poa annua L. *Molecules (Basel, Switzerland)*, 24(15) :2813, 2019. doi : 10.3390/molecules24152813.

J. B. M. Sambatti and K. J. Rice. Local adaptation, patterns of selection, and gene flow in the californian serpentine sunflower (helianthus exilis). *Evolution*, 60(4) :696–710, 2006. doi : 10.1111/j.0014-3820.2006.tb01149.x.

H. San Clemente and E. Jamet. N-glycoproteins in Plant Cell Walls : A Survey. *Plants*, 11(23) :3204, 2022. doi : 10.3390/plants11233204.

A. San Miguel, P. Ravanel, and M. Raveton. A comparative study on the uptake and translocation of organochlorines by Phragmites australis. *Journal of Hazardous Materials*, 244-245 :60–69, 2013. doi : 10.1016/j.jhazmat.2012.11.025.

W. Sanchez, T. Burgeot, and J.-M. Porcher. A novel "Integrated Biomarker Response" calculation based on reference deviation concept. *Environmental Science and Pollution Research*, 20(5) :2721–2725, 2013. doi : 10.1007/s11356-012-1359-1.

O. Savolainen, M. Lascoux, and J. Merilä. Ecological genomics of local adaptation. *Nature Reviews Genetics*, 14(11) :807–820, 2013. doi : 10.1038/nrg3522.

G. Schaaf, A. Schikora, J. Häberle, G. Vert, U. Ludewig, J.-F. Briat, C. Curie, and N. von Wirén. A Putative Function for the Arabidopsis Fe–Phytosiderophore Transporter Homolog AtYSL2 in Fe and Zn Homeostasis. *Plant and Cell Physiology*, 46(5) :762–774, 2005. doi : 10.1093/pcp/pci081.

H. Schat, R. Vooijs, and E. Kuiper. IDENTICAL MAJOR GENE LOCI FOR HEAVY METAL TOLERANCES THAT HAVE INDEPENDENTLY EVOLVED IN DIFFERENT LOCAL POPULATIONS AND SUBSPECIES OF *SILENE VULGARIS*. *Evolution*, 50(5) :1888–1895, 1996. doi : 10.1111/j.1558-5646.1996.tb03576.x.

D. Scherrer and C. Körner. Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of Biogeography*, 38(2) :406–416, 2011. doi : 10.1111/j.1365-2699.2010.02407.x.

M. Schiavon, M. Pilon, M. Malagoli, and E. A. H. Pilon-Smits. Exploring the importance of sulfate transporters and ATP sulphurylases for selenium hyperaccumulation—a comparison of Stanleya pinnata and Brassica juncea (Brassicaceae). *Frontiers in Plant Science*, 6, 2015. doi : 10.3389/fpls.2015.00002.

P. Schroeder, C. A. Belis, J. Schnelle-Kreis, R. Herzig, A. S. H. Prevot, M. Raveton, M. Kirchner, and M. Catinon. Why air quality in the Alps remains a matter of concern. The impact of organic pollutants in the alpine area. *Environmental Science and Pollution Research*, 21(1) :252–267, 2014. doi : 10.1007/s11356-013-2058-2.

W. Schwab. Metabolome diversity : too few genes, too many metabolites ? *Phytochemistry*, 62(6) : 837–849, 2003. doi : 10.1016/S0031-9422(02)00723-9.

P. Schönswetter, I. Stehlik, R. Holderegger, and A. Tribsch. Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology*, 14(11) :3547–3555, 2005. doi : 10.1111/j.1365-294X.2005.02683.x.

J. Selby, A. Jeong, K. Toll, K. Wright, and D. Lowry. Methods and discoveries in the pursuit of understanding the genetic basis of adaptation to harsh environments in mimulus. pages 243–265. 2014.

S. K. Sethy and S. Ghosh. Effect of heavy metals on germination of seeds. *Journal of Natural Science, Biology, and Medicine*, 4(2) :272–275, 2013. doi : 10.4103/0976-9668.116964.

M. I. Shad, M. A. Ashraf, R. Rasheed, I. Hussain, and S. Ali. Exogenous Coumarin Decreases Phytotoxic Effects of Manganese by Regulating Ascorbate–Glutathione Cycle and Glyoxalase System to Improve Photosynthesis and Nutrient Acquisition in Sesame (Sesamum indicum L.). *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 23(1) :251–274, 2023. doi : 10.1007/s42729-022-00983-w.

F. U. R. Shah, N. Ahmad, K. R. Masood, J. R. Peralta-Videa, and F. U. D. Ahmad. Heavy Metal Toxicity in Plants. In M. Ashraf, M. Ozturk, and M. S. A. Ahmad, editors, *Plant Adaptation and Phytoremediation*, pages 71–97. Springer Netherlands, Dordrecht, 2010. ISBN 978-90-481-9369-1 978-90-481-9370-7. doi : 10.1007/978-90-481-9370-7_4.

A. Sharma, B. Shahzad, A. Rehman, R. Bhardwaj, M. Landi, and B. Zheng. Response of Phenylpropanoid Pathway and the Role of Polyphenols in Plants under Abiotic Stress. *Molecules*, 24(13) :2452, 2019. doi : 10.3390/molecules24132452.

A. Sharma, S. Sinharoy, and N. C. Bisht. The mysterious non-arbuscular mycorrhizal status of Brassicaceae species. *Environmental Microbiology*, 25(5) :917–930, 2023. doi : 10.1111/1462-2920.16339.

R. Sharma, R. Bhardwaj, N. Handa, V. Gautam, S. K. Kohli, S. Bali, P. Kaur, A. K. Thukral, S. Arora, P. Ohri, and A. P. Vig. Chapter 10 - Responses of Phytochelatins and Metallothioneins in Alleviation of Heavy Metal Stress in Plants : An Overview. In P. Ahmad, editor, *Plant Metal Interaction*, pages 263–283. Elsevier, 2016. ISBN 978-0-12-803158-2. doi : 10.1016/B978-0-12-803158-2.00010-2.

S. Sharma, S. Negi, P. Kumar, and M. Irfan. Cellular strategies for surviving the alpine extremes : methylerythritol phosphate pathway-driven isoprenoid biosynthesis and stress resilience. *Protoplasma*, pages 1–20, 2025. doi : 10.1007/s00709-025-02062-0.

S. S. Sharma and K.-J. Dietz. The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. *Journal of Experimental Botany*, 57(4) :711–726, 2006. doi : 10.1093/jxb/erj073.

X. Sheng, Z. Zhaohui, and W. Zhihui. Effects of heavy metals on moss diversity and analysis of moss indicator species in Nancha manganese mining area, Southwestern China. *Global Ecology and Conservation*, 28 :e01665, 2021. doi : 10.1016/j.gecco.2021.e01665.

T. Shoji, K. Inai, Y. Yazaki, Y. Sato, H. Takase, N. Shitan, K. Yazaki, Y. Goto, K. Toyooka, K. Matsuoka, and T. Hashimoto. Multidrug and Toxic Compound Extrusion-Type Transporters Implicated in Vacuolar Sequestration of Nicotine in Tobacco Roots. *Plant Physiology*, 149(2) :708–718, 2009. doi : 10.1104/pp.108.132811.

S. A. Sianta and K. M. Kay. Parallel evolution of phenological isolation across the speciation continuum in serpentine-adapted annual wildflowers. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 288 (1948) :20203076, 2021. doi : 10.1098/rspb.2020.3076.

A. Singh, R. K. Sharma, M. Agrawal, and F. M. Marshall. Health risk assessment of heavy metals via dietary intake of foodstuffs from the wastewater irrigated site of a dry tropical area of India. *Food and Chemical Toxicology*, 48(2) :611–619, 2010. doi : 10.1016/j.fct.2009.11.041.

P. K. Singh, R. Singh, and S. Singh. Cinnamic acid induced changes in reactive oxygen species scavenging enzymes and protein profile in maize (Zea mays L.) plants grown under salt stress. *Physiology and Molecular Biology of Plants : An International Journal of Functional Plant Biology*, 19(1) :53–59, 2013. doi : 10.1007/s12298-012-0126-6.

L. Skuza, I. Szućko-Kociuba, E. Filip, and I. Bożek. Natural Molecular Mechanisms of Plant Hyperaccumulation and Hypertolerance towards Heavy Metals. *International Journal of Molecular Sciences*, 23 (16) :9335, 2022. doi : 10.3390/ijms23169335.

M. Slatkin. Linkage disequilibrium — understanding the evolutionary past and mapping the medical future. *Nature Reviews Genetics*, 9(6) :477–485, 2008. doi : 10.1038/nrg2361.

J. M. Smith and J. Haigh. The hitch-hiking effect of a favourable gene. *Genetical Research*, 23(1) :23–35, 1974. doi : 10.1017/S0016672300014634.

J. Smyčka, C. Roquet, M. Boleda, A. Alberti, F. Boyer, R. Douzet, C. Perrier, M. Rome, J.-G. Valay, F. Denoeud, K. Šemberová, N. E. Zimmermann, W. Thuiller, P. Wincker, I. G. Alsos, E. Coissac, PhyloAlps consortium, and S. Lavergne. Tempo and drivers of plant diversification in the European mountain system. *Nature Communications*, 13(1) :2750, 2022. doi : 10.1038/s41467-022-30394-5.

W.-Y. Song, J. Park, C. Eisenach, M. Maeshima, Y. Lee, and E. Martinoia. ABC Transporters and Heavy Metals. 2014. doi : 10.5167/UZH-106509.

K. Srogi. Monitoring of environmental exposure to polycyclic aromatic hydrocarbons : a review. *Environmental Chemistry Letters*, 5(4) :169–195, 2007. doi : 10.1007/s10311-007-0095-0.

R. D. Stipanovic, A. A. Bell, and C. R. Howell. Naphthofuran precursors of sesquiterpenoid aldehydes in diseased *Gossypium*. *Phytochemistry*, 14(8) :1809–1811, 1975. doi : 10.1016/0031-9422(75)85299-X.

G. C. Stotz, C. Salgado-Luarte, V. M. Escobedo, F. Valladares, and E. Gianoli. Global trends in phenotypic plasticity of plants. *Ecology Letters*, 24(10) :2267–2281, 2021. doi : 10.1111/ele.13827.

P. Streb and G. Cornic. Photosynthesis and Antioxidative Protection in Alpine Herbs. In *Plants in Alpine Regions*, pages 75–97. Springer, Vienna, 2012. ISBN 978-3-7091-0136-0. doi : 10.1007/978-3-7091-0136-0_7.

J. Stöcklin, P. Kuss, and A. R. Pluess. Genetic diversity, phenotypic variation and local adaptation in the alpine landscape : case studies with alpine plant species. *Botanica Helvetica*, 119(2) :125–133, 2009. doi : 10.1007/s00035-009-0065-1.

M. Su, G. Huang, Q. Zhang, X. Wang, C. Li, Y. Tao, S. Zhang, J. Lai, C. Yang, and Y. Wang. The LEA protein, ABR, is regulated by ABI5 and involved in dark-induced leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Science*, 247 :93–103, 2016. doi : 10.1016/j.plantsci.2016.03.009.

F. Sultana and A. Ghosh. Exploring the evolutionary landscape and structural resonances of ferritin with insights into functional significance in plant. *Biochimie*, 227 :217–230, 2024. doi : 10.1016/j.biochi.2024.07.014.

D. Sun, X. Zhang, Z. Zeng, H. Feng, Z. Yin, N. Guo, Y. Tang, R. Qiu, L. Q. Ma, and Y. Cao. Novel Phosphate Transporter-B PvPTB1 ;1/1 ;2 Contribute to Efficient Phosphate Uptake and Arsenic Accumulation in As-Hyperaccumulator Pteris vittata. *Environmental Science & Technology*, 58(17) : 7346–7356, 2024. doi : 10.1021/acs.est.3c09335.

X. Sun, F. Wang, H. Cai, C. Zhao, W. Ji, and Y. Zhu. Functional characterization of an Arabidopsis prolyl aminopeptidase AtPAP1 in response to salt and drought stresses. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 114(3) :325–338, 2013. doi : 10.1007/s11240-013-0328-9.

O. Sytar, P. Kumari, S. Yadav, M. Brestic, and A. Rastogi. Phytohormone Priming : Regulator for Heavy Metal Stress in Plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 38(2) :739–752, 2019. doi : 10.1007/s00344-018-9886-8.

O. Sytar, S. Ghosh, H. Malinska, M. Zivcak, and M. Brestic. Physiological and molecular mechanisms of metal accumulation in hyperaccumulator plants. *Physiologia Plantarum*, 173(1) :148–166, 2021. doi : 10.1111/ppl.13285.

I. N. Talke, M. Hanikenne, and U. Krämer. Zinc-dependent global transcriptional control, transcriptional deregulation, and higher gene copy number for genes in metal homeostasis of the hyperaccumulator Arabidopsis halleri. *Plant Physiology*, 142(1) :148–167, 2006. doi : 10.1104/pp.105.076232.

S. Tarigholizadeh, S. Sushkova, V. D. Rajput, A. Ranjan, J. Arora, T. Dudnikova, A. Barbashev, S. Mandzhieva, T. Minkina, and M. H. Wong. Transfer and degradation of PAHs in the soil–plant system : a review. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 72(1) :46–64, 2024. doi : 10.1021/acs.jafc.3c05589.

J. Teixeira, A. Gaspar, E. M. Garrido, J. Garrido, and F. Borges. Hydroxycinnamic Acid Antioxidants : An Electrochemical Overview. *BioMed Research International*, 2013(1) :251754, 2013. doi : 10.1155/2013/251754.

A. Tellier, K. Hodgins, W. Stephan, and E. Stukenbrock. Rapid evolutionary adaptation : Potential and constraints. *Molecular Ecology*, 33(10) :e17350, 2023. doi : 10.1111/mec.17350.

F. Thevenon, S. Guédron, M. Chiaradia, J.-L. Loizeau, and J. Poté. (Pre-) historic changes in natural and anthropogenic heavy metals deposition inferred from two contrasting Swiss Alpine lakes. *Quaternary Science Reviews*, 30(1) :224–233, 2011. doi : 10.1016/j.quascirev.2010.10.013.

G. W. Thomas. Soil pH and Soil Acidity. In *Methods of Soil Analysis*, pages 475–490. John Wiley & Sons, Ltd, 1996. ISBN 978-0-89118-866-7. doi : 10.2136/sssabookser5.3.c16.

P. T. Thuong, T. M. Hung, T. M. Ngoc, D. T. Ha, B. S. Min, S. J. Kwack, T. S. Kang, J. S. Choi, and K. Bae. Antioxidant activities of coumarins from Korean medicinal plants and their structure–activity relationships. *Phytotherapy Research*, 24(1) :101–106, 2010. doi : 10.1002/ptr.2890.

A. Tigano and V. L. Friesen. Genomics of local adaptation with gene flow. *Molecular Ecology*, 25(10) : 2144–2164, 2016. doi : 10.1111/mec.13606.

I. Till-Bottraud and M. Gaudeul. Intraspecific Genetic Diversity in Alpine Plants. In *Mountain Biodiversity*. Routledge, 2002. ISBN 978-0-429-34258-5.

D. Tilman and C. Lehman. Human-caused environmental change : Impacts on plant diversity and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10) :5433–5440, 2001. doi : 10.1073/pnas.091093198.

G. H. Tilstone and M. R. Macnair. Nickel tolerance and copper - nickel co - tolerance in *Mimulus guttatus* from copper mine and serpentine habitats. *Plant and Soil*, 191(2) :173–180, 1997. doi : 10.1023/A:1004234604143.

V. B. Tognetti, P. Mühlenbock, and F. Van Breusegem. Stress homeostasis – the redox and auxin perspective. *Plant, Cell & Environment*, 35(2) :321–333, 2012. doi : 10.1111/j.1365-3040.2011.02324.x.

G. M. Tordoff, A. J. M. Baker, and A. J. Willis. Current approaches to the revegetation and reclamation of metalliferous mine wastes. *Chemosphere*, 41(1) :219–228, 2000. doi : 10.1016/S0045-6535(99)00414-2.

P. Tremolada, N. Guazzoni, R. Comolli, M. Parolini, S. Lazzaro, and A. Binelli. Polychlorinated biphenyls (PCBs) in air and soil from a high-altitude pasture in the Italian Alps : evidence of CB-209 contamination. *Environmental Science and Pollution Research*, 22(24) :19571–19583, 2015. doi : 10.1007/s11356-015-5115-1.

M. Trovato, D. Funck, G. Forlani, S. Okumoto, and R. Amir. Editorial : Amino Acids in Plants : Regulation and Functions in Development and Stress Defense. *Frontiers in Plant Science*, 12, 2021. doi : 10.3389/fpls.2021.772810.

H. Tsugawa, T. Cajka, T. Kind, Y. Ma, B. Higgins, K. Ikeda, M. Kanazawa, J. VanderGheynst, O. Fiehn, and M. Arita. MS-DIAL : data-independent MS/MS deconvolution for comprehensive metabolome analysis. *Nature Methods*, 12(6) :523–526, 2015. doi : 10.1038/nmeth.3393.

S. Tumurbaatar, N. Kováts, and K. Hubai. Phytotoxicity Testing of Atmospheric Polycyclic Aromatic Hydrocarbons. *Atmosphere*, 15(9) :1143, 2024. doi : 10.3390/atmos15091143.

T. L. Turner, E. C. Bourne, E. J. Von Wettberg, T. T. Hu, and S. V. Nuzhdin. Population resequencing reveals local adaptation of Arabidopsis lyrata to serpentine soils. *Nature Genetics*, 42(3) :260–263, 2010. doi : 10.1038/ng.515.

G. Tóth, T. Hermann, G. Szatmári, and L. Pásztor. Maps of heavy metals in the soils of the European Union and proposed priority areas for detailed assessment. *Science of The Total Environment*, 565 : 1054–1062, 2016. doi : 10.1016/j.scitotenv.2016.05.115.

A. Ukalska-Jaruga and B. Smreczak. The Impact of Organic Matter on Polycyclic Aromatic Hydrocarbon (PAH) Availability and Persistence in Soils. *Molecules*, 25(11) :2470, 2020. doi : 10.3390/molecules25112470.

S. Ur Rahman, Y. Li, S. Hussain, B. Hussain, W.-u.-D. Khan, L. Riaz, M. Nadeem Ashraf, M. Athar Khaliq, Z. Du, and H. Cheng. Role of phytohormones in heavy metal tolerance in plants : A review. *Ecological Indicators*, 146 :109844, 2023. doi : 10.1016/j.ecolind.2022.109844.

J. E. Van De Mor, H. Schat, P. D. Moerland, E. V. L. Van Themaat, S. Van Der Ent, H. Blankestijn, A. Ghandilyan, S. Tsiatsiani, and M. G. Aarts. Expression differences for genes involved in lignin, glutathione and sulphate metabolism in response to cadmium in Arabidopsis thaliana and the related Zn/Cd-hyperaccumulator Thlaspi caerulescens. *Plant, Cell & Environment*, 31(3) :301–324, 2008. doi : 10.1111/j.1365-3040.2007.01764.x.

B. van der Rest, A.-M. Boisson, E. Gout, R. Bligny, and R. Douce. Glycerophosphocholine Metabolism in Higher Plant Cells. Evidence of a New Glyceryl-Phosphodiester Phosphodiesterase. *Plant Physiology*, 130(1) :244–255, 2002. doi : 10.1104/pp.003392.

H. van Es. A New Definition of Soil. *CSA News*, 62(10) :20–21, 2017. doi : 10.2134/csa2017.62.1016.

A. VanWallendael, A. Soltani, N. C. Emery, M. M. Peixoto, J. Olsen, and D. B. Lowry. A Molecular View of Plant Local Adaptation : Incorporating Stress-Response Networks. *Annual Review of Plant Biology*, 70(1) :559–583, 2019. doi : 10.1146/annurev-arplant-050718-100114.

J. P. Vareda, A. J. M. Valente, and L. Durães. Assessment of heavy metal pollution from anthropogenic activities and remediation strategies : A review. *Journal of Environmental Management*, 246 :101–118, 2019. doi : 10.1016/j.jenvman.2019.05.126.

P. S. Variyar, A. Banerjee, J. J. Akkarakaran, and P. Suprasanna. Chapter 12 - Role of Glucosinolates in Plant Stress Tolerance. In P. Ahmad and S. Rasool, editors, *Emerging Technologies and Management of Crop Stress Tolerance*, pages 271–291. Academic Press, San Diego, 2014. ISBN 978-0-12-800876-8. doi : 10.1016/B978-0-12-800876-8.00012-6.

X. Vekemans and C. Lefèbvre. On the evolution of heavy-metal tolerant populations in Armeria maritima : evidence from allozyme variation and reproductive barriers. *Journal of Evolutionary Biology*, 10(2) : 175–191, 1997. doi : 10.1046/j.1420-9101.1997.10020175.x.

N. Verbruggen, C. Hermans, and H. Schat. Molecular mechanisms of metal hyperaccumulation in plants. *New Phytologist*, 181(4) :759–776, 2009. doi : 10.1111/j.1469-8137.2008.02748.x.

P. Vergeer and W. E. Kunin. Adaptation at range margins : common garden trials and the performance of *Arabidopsis lyrata* across its northwestern European range. *New Phytologist*, 197(3) :989–1001, 2013. doi : 10.1111/nph.12060.

J.-P. Verta and A. Jacobs. The evolutionary significance of post-transcriptional gene regulation. *Heredity*, 132(3) :117–119, 2024. doi : 10.1038/s41437-024-00674-5.

D. VILE, GARNIER, B. SHIPLEY, G. LAURENT, M.-L. NAVAS, C. ROUMET, S. LAVOREL, S. DÍAZ, J. G. HODGSON, F. LLORET, G. F. MIDGLEY, H. POORTER, M. C. RUTHERFORD, P. J. WILSON, and I. J. WRIGHT. Specific Leaf Area and Dry Matter Content Estimate Thickness in Laminar Leaves. *Annals of Botany*, 96(6) :1129–1136, 2005. doi : 10.1093/aob/mci264.

K. Vishwakarma, N. Upadhyay, N. Kumar, G. Yadav, J. Singh, R. K. Mishra, V. Kumar, R. Verma, R. G. Upadhyay, M. Pandey, and S. Sharma. Abscisic Acid Signaling and Abiotic Stress Tolerance in Plants : A Review on Current Knowledge and Future Prospects. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2017. doi : 10.3389/fpls.2017.00161.

V. Vives-Peris, M. F. López-Climent, R. M. Pérez-Clemente, and A. Gómez-Cadenas. Root Involvement in Plant Responses to Adverse Environmental Conditions. *Agronomy*, 10(7) :942, 2020. doi : 10.3390/agronomy10070942.

C. Vogel and E. M. Marcotte. Insights into the regulation of protein abundance from proteomic and transcriptomic analyses. *Nature Reviews Genetics*, 13(4) :227–232, 2012. doi : 10.1038/nrg3185.

C. Voisin, C. Dentant, D. Rioux, and F. C. Boucher. Introgression of an isolated *Primula* lineage suggests the existence of a glacial refugium in the Écrins range (Southwestern French Alps). *Alpine Botany*, 133 (1) :21–33, 2023. doi : 10.1007/s00035-022-00288-9.

A. Vorwieger, C. Gryczka, A. Czihal, D. Douchkov, J. Tiedemann, H.-P. Mock, M. Jakoby, B. Weisshaar, I. Saalbach, and H. Bäumlein. Iron assimilation and transcription factor controlled synthesis of riboflavin in plants. *Planta*, 226(1) :147–158, 2007. doi : 10.1007/s00425-006-0476-9.

M. N. Vázquez, Y. R. Guerrero, L. M. González, and W. T. d. l. Noval. Brassinosteroids and Plant Responses to Heavy Metal Stress. An Overview. *Open Journal of Metal*, 03(02) :34–41, 2013. doi : 10.4236/ojmetal.2013.32A1005.

S. M. Wadgymar, M. L. DeMarche, E. B. Josephs, S. N. Sheth, and J. T. Anderson. Local Adaptation : Causal Agents of Selection and Adaptive Trait Divergence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 53(Volume 53, 2022) :87–111, 2022. doi : 10.1146/annurev-ecolsys-012722-035231.

M. I. Walash, A. M. El-Brashy, M. E.-S. Metwally, and A. A. Abdelal. Spectrophotometric determination of penicillamine and carbocisteine based on formation of metal complexes. *Farmaco (Societa Chimica Italiana : 1989)*, 59(6) :493–503, 2004. doi : 10.1016/j.farmac.2003.11.016.

A. Wallner, M. Blatzer, M. Schrettl, B. Sarg, H. Lindner, and H. Haas. Ferricrocin, a siderophore involved in intra- and transcellular iron distribution in Aspergillus fumigatus. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(12) :4194–4196, 2009. doi : 10.1128/AEM.00479-09.

J. Wang, C. Yu, and G. Fu. Warming reconstructs the elevation distributions of aboveground net primary production, plant species and phylogenetic diversity in alpine grasslands. *Ecological Indicators*, 133 : 108355, 2021. doi : 10.1016/j.ecolind.2021.108355.

P. Wang, W.-C. Liu, C. Han, S. Wang, M.-Y. Bai, and C.-P. Song. Reactive oxygen species : Multidimensional regulators of plant adaptation to abiotic stress and development. *Journal of Integrative Plant Biology*, 66(3) :330–367, 2024. doi : 10.1111/jipb.13601.

C. R. Warren. Rapid Measurement of Chlorophylls with a Microplate Reader. *Journal of Plant Nutrition*, 31(7) :1321–1332, 2008. doi : 10.1080/01904160802135092.

M. Weber, A. Trampczynska, and S. Clemens. Comparative transcriptome analysis of toxic metal responses in Arabidopsis thaliana and the Cd2+-hypertolerant facultative metallophyte Arabidopsis halleri. *Plant, Cell & Environment*, 29(5) :950–963, 2006. doi : 10.1111/j.1365-3040.2005.01479.x.

Z. Wei, C. Zhongbing, Y. Xiuqin, S. Luying, M. Huan, and Z. Sixi. Integrated transcriptomics and metabolomics reveal key metabolic pathway responses in *Pistia stratiotes* under Cd stress. *Journal of Hazardous Materials*, 452 :131214, 2023. doi : 10.1016/j.jhazmat.2023.131214.

D. Weisman, M. Alkio, and A. Colón-Carmona. Transcriptional responses to polycyclic aromatic hydrocarbon-induced stress in Arabidopsis thalianareveal the involvement of hormone and defense signaling pathways. *BMC Plant Biology*, 10(1) :1–13, 2010. doi : 10.1186/1471-2229-10-59.

W. W. Wenzel and F. Jockwer. Accumulation of heavy metals in plants grown on mineralised soils of the Austrian Alps. *Environmental Pollution*, 104(1) :145–155, 1999. doi : 10.1016/S0269-7491(98)00139-0.

D. Whitman and A. Agrawal. What is Phenotypic Plasticity and Why is it Important ? In D. Whitman and T. Ananthakrishnan, editors, *Phenotypic Plasticity of Insects*. Science Publishers, 2009. ISBN 978-1-57808-423-4 978-1-4398-4296-6. doi : 10.1201/b10201-2.

B. Wildi and C. Lütz. Antioxidant composition of selected high alpine plant species from different altitudes. *Plant, Cell & Environment*, 19(2) :138–146, 1996. doi : 10.1111/j.1365-3040.1996.tb00235.x.

Y. Willi, J. V. Buskirk, and A. A. Hoffmann. Limits to the Adaptive Potential of Small Populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37(Volume 37, 2006) :433–458, 2006. doi : 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110145.

D. E. Winkler, R. J. Butz, M. J. Germino, K. Reinhardt, and L. M. Kueppers. Snowmelt Timing Regulates Community Composition, Phenology, and Physiological Performance of Alpine Plants. *Frontiers in Plant Science*, 9 :1140, 2018. doi : 10.3389/fpls.2018.01140.

L. M. Wootton, F. C. Boucher, C. Pouchon, C. Roquet, E. Coissac, J. Renaud, I. G. Alsos, P. G. Valla, L. Husson, M. Bernet, C. Perrier, R. Douzet, M. Rome, J.-G. Valay, A. Alberti, F. Denoeud, N. E. Zimmermann, P. Wincker, W. Thuiller, and S. Lavergne. The late rise of sky-island vegetation in the European Alps. *Nature Plants*, pages 1–12, 2025. doi : 10.1038/s41477-025-02001-0.

J. Wright, M. Stanton, and R. Scherson. Local adaptation to serpentine and non-serpentine soils in Collinsia sparsiflora. *Evolutionary Ecology Research*, 8 :1–21, 2006.

J. W. Wright and M. L. Stanton. *Collinsia sparsiflora* in serpentine and nonserpentine habitats : using F2 hybrids to detect the potential role of selection in ecotypic differentiation. *New Phytologist*, 173(2) : 354–366, 2007. doi : 10.1111/j.1469-8137.2006.01925.x.

K. M. Wright, D. Lloyd, D. B. Lowry, M. R. Macnair, and J. H. Willis. Indirect Evolution of Hybrid Lethality Due to Linkage with Selected Locus in Mimulus guttatus. *PLoS Biology*, 11(2) :e1001497, 2013. doi : 10.1371/journal.pbio.1001497.

G.-L. Wu, Y. Liu, D. Wang, and J. Zhao. Divergent successions to shrubs- and forbs-dominated meadows decrease ecosystem multifunctionality of hillside alpine meadow. *CATENA*, 236 :107718, 2024. doi : 10.1016/j.catena.2023.107718.

M. Wójcik, S. Dresler, E. Jawor, K. Kowalczyk, and A. Tukiendorf. Morphological, physiological, and genetic variation between metallicolous and nonmetallicolous populations of *Dianthus carthusianorum*. *Chemosphere*, 90(3) :1249–1257, 2013. doi : 10.1016/j.chemosphere.2012.09.068.

R. Xiao, J. Bai, J. Wang, Q. Lu, Q. Zhao, B. Cui, and X. Liu. Polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in wetland soils under different land uses in a coastal estuary : Toxic levels, sources and relationships with soil organic matter and water-stable aggregates. *Chemosphere*, 110 :8–16, 2014. doi : 10.1016/j.chemosphere.2014.03.001.

S. Xu, E. Hu, Y. Cai, Z. Xie, X. Luo, L. Zhan, W. Tang, Q. Wang, B. Liu, R. Wang, W. Xie, T. Wu, L. Xie, and G. Yu. Using clusterProfiler to characterize multiomics data. *Nature Protocols*, 19(11) : 3292–3320, 2024. doi : 10.1038/s41596-024-01020-z.

E. V. Yakovleva, D. N. Gabov, B. M. Kondratenok, and Y. A. Dubrovskiy. Two-year monitoring of PAH in the soils and *Pleurozium schreberi* under the impact of coal mining. *Polycyclic Aromatic Compounds*, 41(10) :2055–2070, 2021. doi : 10.1080/10406638.2019.1709213.

T. Yang and B. W. Poovaiah. Calcium/calmodulin-mediated signal network in plants. *Trends in Plant Science*, 8(10) :505–512, 2003. doi : 10.1016/j.tplants.2003.09.004.

C. Yao, B. Wang, J. Zhang, M. Faheem, Q. Feng, M. Hassan, X. Zhang, X. Lee, and S. Wang. Formation mechanisms and degradation methods of polycyclic aromatic hydrocarbons in biochar : A review. *Journal of Environmental Management*, 357 :120610, 2024. doi : 10.1016/j.jenvman.2024.120610.

U. Yaqoob, N. Jan, P. V. Raman, K. H. M. Siddique, and R. John. Crosstalk between brassinosteroid signaling, ROS signaling and phenylpropanoid pathway during abiotic stress in plants : Does it exist ? *Plant Stress*, 4 :100075, 2022. doi : 10.1016/j.stress.2022.100075.

S. Yeaman. Local Adaptation by Alleles of Small Effect. *The American Naturalist*, 186 Suppl 1 :S74–89, 2015. doi : 10.1086/682405.

F. Yetişsin and F. Kurt. Gallic acid (GA) alleviating copper (Cu) toxicity in maize (Zea mays L.) seedlings. *International Journal of Phytoremediation*, 22(4) :420–426, 2020. doi : 10.1080/15226514.2019.1667953.

Z. Yuan, S. Shi, X. Wu, S. Wang, and W. Tian. Aliphatic and polycyclic aromatic compounds in coal and coal-based solid wastes : Relationship with coal-forming paleoenvironment and implications for environmental pollution. *Science of The Total Environment*, 951 :175394, 2024. doi : 10.1016/j.scitotenv.2024.175394.

H. G. Zechmeister. Correlation between altitude and heavy metal deposition in the Alps. *Environmental Pollution*, 89(1) :73–80, 1995. doi : 10.1016/0269-7491(94)00042-C.

H. Zeng, L. Xu, A. Singh, H. Wang, L. Du, and B. W. Poovaiah. Involvement of calmodulin and calmodulin-like proteins in plant responses to abiotic stresses. *Frontiers in Plant Science*, 6, 2015. doi : 10.3389/fpls.2015.00600.

M. Zhan, H. Li, J. You, X. Meng, K. Guan, M. Zheng, J. Gao, and Z. Yang. *SbXTH7*, acting downstream of transcription factor SbHY5, regulates aluminum tolerance by modulating cell wall hemicellulose content and aluminum accumulation in sweet sorghum [*Sorghum bicolor* (L.)]. *Industrial Crops and Products*, 214 :118485, 2024. doi : 10.1016/j.indcrop.2024.118485.

J. Zhang, F. Liu, H. Huang, R. Wang, and B. Xu. Occurrence, risk and influencing factors of polycyclic aromatic hydrocarbons in surface soils from a large-scale coal mine, Huainan, China. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 192 :110269, 2020a. doi : 10.1016/j.ecoenv.2020.110269.

J. Zhang, M. Zhang, H. Song, J. Zhao, S. Shabala, S. Tian, and X. Yang. A novel plasma membrane-based NRAMP transporter contributes to Cd and Zn hyperaccumulation in *Sedum alfredii* Hance. *Environmental and Experimental Botany*, 176 :104121, 2020b. doi : 10.1016/j.envexpbot.2020.104121.

L. Zhang, Y. Ren, Q. Xu, Y. Wan, S. Zhang, G. Yang, J. Huang, K. Yan, C. Zheng, and C. Wu. SiCEP3, a C-terminally encoded peptide from Setaria italica, promotes ABA import and signaling. *Journal of Experimental Botany*, 72(18) :6260–6273, 2021. doi : 10.1093/jxb/erab267.

M. Zhang, X. Hu, M. Zhu, M. Xu, and L. Wang. Transcription factors NF-YA2 and NF-YA10 regulate leaf growth via auxin signaling in Arabidopsis. *Scientific Reports*, 7(1) :1395, 2017a. doi : 10.1038/s41598-017-01475-z.

S. Zhang, H. Yao, Y. Lu, X. Yu, J. Wang, S. Sun, M. Liu, D. Li, Y.-F. Li, and D. Zhang. Uptake and translocation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) and heavy metals by maize from soil irrigated with wastewater. *Scientific Reports*, 7(1) :12165, 2017b. doi : 10.1038/s41598-017-12437-w.

W. Zhang, X. Nie, T. Zhao, and X. Liu. The Impact of Coal Pollution on Soil Microbial Diversity and Community Structure. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 25(1) :1706–1722, 2025. doi : 10.1007/s42729-025-02232-2.

M. Zheng, C. Zhu, T. Yang, J. Qian, and Y.-F. Hsu. GSM2, a transaldolase, contributes to reactive oxygen species homeostasis in Arabidopsis. *Plant Molecular Biology*, 104(1) :39–53, 2020. doi : 10.1007/s11103-020-01022-x.

A. Zimmer, T. Beach, S. Luzzadder-Beach, A. Rabatel, J. Lopez Robles, R. Cruz Encarnación, and A. J. A. M. Temme. Physico-chemical properties and toxicity of young proglacial soils in the Tropical Andes and Alps. *CATENA*, 237 :107748, 2024. doi : 10.1016/j.catena.2023.107748.

P. Zimmermann, E. Tasser, G. Leitinger, and U. Tappeiner. Effects of land-use and land-cover pattern on landscape-scale biodiversity in the European Alps. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 139 (1) :13–22, 2010. doi : 10.1016/j.agee.2010.06.010.

D. L. Zuluaga, N. S. Graham, A. Klinder, A. E. E. van Ommen Kloeke, A. R. Marcotrigiano, C. Wagstaff, R. Verkerk, G. Sonnante, and M. G. M. Aarts. Overexpression of the MYB29 transcription factor affects aliphatic glucosinolate synthesis in Brassica oleracea. *Plant Molecular Biology*, 101(1) :65–79, 2019. doi : 10.1007/s11103-019-00890-2.

P. J. Zwack and A. M. Rashotte. Interactions between cytokinin signalling and abiotic stress responses. *Journal of Experimental Botany*, 66(16) :4863–4871, 2015. doi : 10.1093/jxb/erv172.

I. Öncel, E. Yurdakulol, Y. Keleş, L. Kurt, and A. Yıldız. Role of antioxidant defense system and biochemical adaptation on stress tolerance of high mountain and steppe plants. *Acta Oecologica*, 26 (3) :211–218, 2004. doi : 10.1016/j.actao.2004.04.004.

M. Žebre, R. R. Colucci, F. Giorgi, N. F. Glasser, A. E. Racoviteanu, and C. Del Gobbo. 200 years of equilibrium-line altitude variability across the European Alps (19012100). *Climate Dynamics*, 56(3) : 1183–1201, 2021. doi : 10.1007/s00382-020-05525-7.

Supplementary data A : Chapitre I, Ecophysiologie de plantes sensibles exposées aux déchets miniers

Supplementary data

Using integrated biomarkers to assess ecological risk from multi-metal and metalloid soil contamination

Deville-Cavellin Marion Sarah[1], Guillevic Floriane[2], Gonindard-Melodelima Christelle[1], Campillo-Cressot Sylvain[3], Laporte Frédéric[1], Arnoldi Cindy[1], Rossi Magali[2], Foulquier Arnaud[1], Raveton Muriel[1,*]

[1] Université Grenoble-Alpes, Université Savoie Mont-Blanc, CNRS, LECA, F-38000 Grenoble, France

[2] Université Savoie Mont-Blanc, CNRS, EDYTEM, F-73000, Chambéry, France

[3] Université Grenoble Alpes, CNRS, IRD, ISTERRE, F-38000, Grenoble, France

*Corresponding author: muriel.raveton@univ-grenoble-alpes.fr

Number of pages: 17

Number of figures: 4

Number of tables: 11

Supplementary Information detailing 'Materials and Methods'

2.1. Site description and soil sampling

The soils sieved to 5.6 mm and 2 mm, were used for major and trace element analysis (Service d'Analyses Roches et Minéraux, CNRS National Facility, Nancy, France). After a lithium tetraborate fusion of each sample, the resulting solutions were analyzed by ICP-OES to determine the major element concentrations, expressed as oxide weight (SiO_2, Al_2O_3, K_2O, CaO, MgO, P_2O_5, TiO_2, Fe_2O_3 and MnO) and by ICP-MS for trace element concentrations according to the established protocols of Carignan et al. (2001).

The TMM loadings in the soils from the sampling site were assessed using the indices listed below (Kowalska et al., 2018) and referring to the same pedo-geochemical background as described in Guillevic et al. (2023b):

$$Single\ Pollution\ Index\ (PI) = \frac{Cn}{GB} \quad (1')$$

where *Cn* is the concentration of each metal/metalloid in soil, *GB* is the value of the pedo-geochemical background.

$$Sum\ of\ contamination\ (PIsum) = \sum_{i=1}^{n} PI \quad (2')$$

where *n* is the number of total metals/metalloids measured.

$$Pollution\ Load\ Index\ (PLI) = \sqrt[n]{\mathrm{PI}_1 \times \mathrm{PI}_2 \times \ldots \times \mathrm{PI}_n} \quad (3')$$

where *n* is the number of total metals/metalloids measured.

$$Nemerow\ Pollution\ Index\ (PINemerow) = \sqrt{\frac{\left(\frac{1}{n}\sum_{i-1}^{n} \mathrm{PI}\right)^2 + \mathrm{PI}_{\max}^2}{n}} \quad (4')$$

where PI_{max} is the maximum value for the Single Pollution Index of all metals/metalloids and *n* is the number of metals/metalloids.

$$Exposure\ Factor\ (ExF) = \sum \frac{Cn - Cav}{Cav} \quad (5')$$

where *Cav* is the average concentration of metals/metalloids in soil.

2.2. Soil abiotic properties and microbial enzyme activities

Soil carbon-nitrogen content

Solution of K_2SO_4 (0.5 M; 50 mL) was used to extract soil nitrate ($N\text{-}NO_3^-$), ammonium ($N\text{-}NH_4^+$) and total nitrogen contents (N) (Blondel et al., 2017) from 10 g of fresh (FW) soil. After 1h of stirring period at 250 rpm, the solutions were filtered on Whatman glass microfiber filters (2.5 µm pore size) and stored at -20°C. The nitrite content was determined using a colorimetric method involving the diazotisation reaction of sulfanilamide, followed by the subsequent coupling reaction with N-(1-naphthyl)ethylenediamine dihydrochloride. Nitrate was reduced to nitrite using vanadium chloride, and then the nitrite was measured. Ammonium was measured using a colorimetric method based on the monochloramine produced by the alkaline hydrolysis reaction with sodium dichloroisocyanurate. Solutions were analysed using an automated photometric analyser (Gallery Plus: Thermo Fisher Scientific, Waltham, Massachusetts, USA). Soil subsamples (10-20 mg) were air dried (7 days, 60°C) and ground to powder to measure total C and N contents using a FlashEA 1112 elemental analyzer (Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, USA).

Soil extracellular enzyme activities

Each fresh soil sample was mixed with sodium acetate buffer (pH 5.6) (*w/v* 1 :72). The soil slurries were incubated with a specific substrate solution for each enzyme (*v/v* 4:1), and standard curves were generated by mixing (in the same ratio; *v/v* 4:1) each soil slurry with fluorometric reagents: 4-methylumbelliferone or 7-amino-4-methylcoumarin. Microplates were incubated for 3h (dark, 175 rpm, 20°C), and centrifuged at 2900 *g* for 3 min. Soil slurries (250 µL) were then transferred into a black

Greiner microplate and scanned on a Varioskan Flash (Thermo Scientific) reader using excitation at 365 nm and emission at 450 nm.

2.6 Plant traits

Chlorophyll and phenol contents

The organs of *A. thaliana* (6w: the youngest rosette leaves; 10w: youngest mature siliques) were ground in liquid nitrogen. The tissue mixture (15 mg) was suspended and ground in 80 µL of ethanol (HPLC-grade) for 30s. After a centrifugation at 12000 rpm (1 min, 4°C), the supernatant was collected and stored at 4°C. The pellet was resuspended in ethanol (80 µL), ground and centrifuged as described above (5 extraction steps were performed). The pooled supernatants were used for pigment absorbance measurements at 649 nm and 665 nm using a Varioskan Flash (Thermo Scientific). The following equations were used to calculate the concentrations of chlorophyll *a* and *b* concentrations (Lichtenthaler, 1996; Warren, 2008):

$$Chla\ (\mu g\ mg^{-1}) = (13.36 \times A_{664} - 5.19 \times A_{649}) \times \frac{Total\ volume}{Fresh\ weight\ (mg)} \quad (6')$$

$$Chlb\ (\mu g\ mg^{-1}) = (27.43 \times A_{649} - 8.12 \times A_{664}) \times \frac{Total\ volume}{Fresh\ weight\ (mg)} \quad (7')$$

The phenol contents were measured using 100 µL of the same previous ethanol-extracted samples, 500 µL of Folin-Ciocalteu reagent (10%) and 400 µL of Na_2CO_3 (75 g L^{-1}) (Blainski et al., 2013). After incubation (40°C, 5 min) and centrifugation (1 min, 13000g), 200 µL of supernatant were collected for absorbance measurements at 735 nm (Varioskan Flash). A calibration curve of gallic acid (0 to 200 mg L^{-1}) was used to express total phenolic compound contents in mg 'gallic acid equivalent' mg^{-1} FW.
At 6w and 10w, the ratio of [Chl_a+Chl_b]/[phenols] ratio was calculated for rosette-leaves and siliques.

Blainski, A., Lopes, G.C., De Mello, J.C.P., 2013. Application and analysis of the Folin Ciocalteu method for the determination of the total phenolic content from *Limonium Brasiliense* L. Molecules 18, 6852–6865. https://doi.org/10.3390/molecules18066852

Carignan, J., Hild, P., Mevelle, G., Morel, J., Yeghicheyan, D., 2001. Routine analyses of trace elements in geological samples using flow injection and low pressure on-line liquid chromatography coupled to ICP-MS: A study of geochemical reference materials BR, DR-N, UB-N, AN-G and GH. Geostand. Newsl. 25, 187–198. https://doi.org/10.1111/j.1751-908X.2001.tb00595.x

Kowalska, J.B., Mazurek, R., Gąsiorek, M., Zaleski, T., 2018. Pollution indices as useful tools for the comprehensive evaluation of the degree of soil contamination–A review. Environ. Geochem. Health 40, 2395–2420. https://doi.org/10.1007/s10653-018-0106-z

Lichtenthaler, H.K., 1996. Vegetation stress: An introduction to the stress concept in plants. J. Plant Physiol. 148, 4–14. https://doi.org/10.1016/S0176-1617(96)80287-2

Warren, C.R., 2008. Rapid measurement of chlorophylls with a microplate reader. J. Plant Nutr. 31, 1321–1332. https://doi.org/10.1080/01904160802135092

Table S1. List of primers used for RT-qPCR metallothionein expression analyses.

AtMT primers were published by Kim and Kang (2018); ***ACT*** primers were published by Czechowski et al. (2005)

Name	Locus	Primer sequence (5' to 3')	qPCR temperature (°C)
AtMT1c	AT1G07610	*FW* CCTGCAAATGTGGTGATTCGT *RV* ACAGTTACAGCTTGACCCGCA	62
AtMT2a	AT3G09390	*FW* GCGAGACAACCACAACTGAG *RV* TGCAGGTGCAAGGATCACAC	59
AtMT2b	AT5G02380	*FW* GTGGAAGCTGTGGTTGTGG *RV* AACGAAAGTCTCGCCGGAAG	60
AtMT3	AT3G15353	*FW* TGCTGACAAGACCCAGTGC *RV* GCAAGTGCAGTTGACGCAG	61
ACT	AT3G18780	*FW* CTTGCACCAAGCAGCATGAA *RV* CCGATCCAGACACTGTACTTCCTT	61.8

Czechowski, T., Stitt, M., Altmann, T., Udvardi, M.K., Scheible, W.-R., 2005. Genome-wide identification and testing of superior reference genes for transcript normalization in *Arabidopsis*. Plant Physiol. 139, 5–17. https://doi.org/10.1104/pp.105.063743

Kim, Y.-O., Kang, H., 2018. Comparative expression analysis of genes encoding metallothioneins in response to heavy metals and abiotic stresses in rice (*Oryza sativa*) and *Arabidopsis thaliana*. Biosci. Biotechnol. Biochem. 82, 1656–1665. https://doi.org/10.1080/09168451.2018.1486177

Table S2. Description and calculation of chlorophyll fluorescence parameters (OJIP test) (Küpper et al., 2019)**.**

ABS, Photon flux absorbed by the antenna of photosystem II (*PSII*) units; Q_B, secondary (electron acceptor) plastoquinone of PSII; ***RC***, reaction centre; TR_0, the specific trapping flux at time zero; V_j, relative variable fluorescence at 2 ms (J-step).

Parameters	Description
	Basic fluorescence parameters
F_0	First reliable fluorescence value after the onset of actinic illumination (F50µs) (O level)
F_J	Fluorescence value at 2ms (J level)
F_I	Fluorescence value at 30ms (I level)
F_m	Maximum fluorescence value under saturating illumination
$F_V = F_m - F_0$	Maximum variable fluorescence
$V_i = (F_I - F_0)/(F_m - F_0)$	Relative variable fluorescence at 30 ms
	Quantum yields and efficiencies
Phi_P$_0$ $= 1 - (F_0/F_m)$ (or F_V/F_m)	Maximal quantum yield of PSII photochemistry
Phi_D$_0$ $= 1 -$ Phi_P$_0 = F_0/F_m$	Quantum yield of energy dissipation
F_V/F_0	Maximum ratio of quantum yields of photochemical and concurrent non-photochemical processes in PSII
	Specific energy fluxes
DI$_0$/RC$= (ABS/RC) - (TR_0/RC)$	Dissipated energy flux per RC
	Performance indices
PI_ABS=$(RC/ABS).(F_V/F_0).(1 - V_j)/V_j$	Performance index for energy conservation from photons absorbed by PSII antenna, to the reduction of QB

Fig. S1. Soil (PN1-PN2-PN3) properties collected at 6 and 10 weeks of *Arabidopsis thaliana* cultivation.

(A) Statistical analyses. Data were analyzed using two-way analysis of variance (2-way ANOVA). Multiple comparisons of means were performed using the post-hoc Fisher's PLSD (partial least squares difference) test to determine time and soil type effects.

Soil contents in N-NO_3^- (B) and N-NH_4^+ contents (C), total N-contents (D), total C-contents (E) and potential nitrogen mineralization rates (F). Data are presented as the mean ± SD (n = 5). Statistical analysis was performed with a Kruskal-Wallis test followed by the post-hoc Wilcoxon test. *P*-values were adjusted using the Benjamini-Hochberg correction. Superscripts ^{a,b,c,d} indicate differences at a significant level of 0.05.

A

	P-value of 2-way ANOVA (Fisher's PLSD)				
	NO_3^-	NH_4^+	Total N-content	Total C-content	PNM
Time	**0.024**	**0.005**	ns	ns	**<0.0001**
Soil	ns	**<0.0001**	ns	**<0.0001**	**0.003**
Time*Soil	ns	**0.0009**	ns	ns	ns

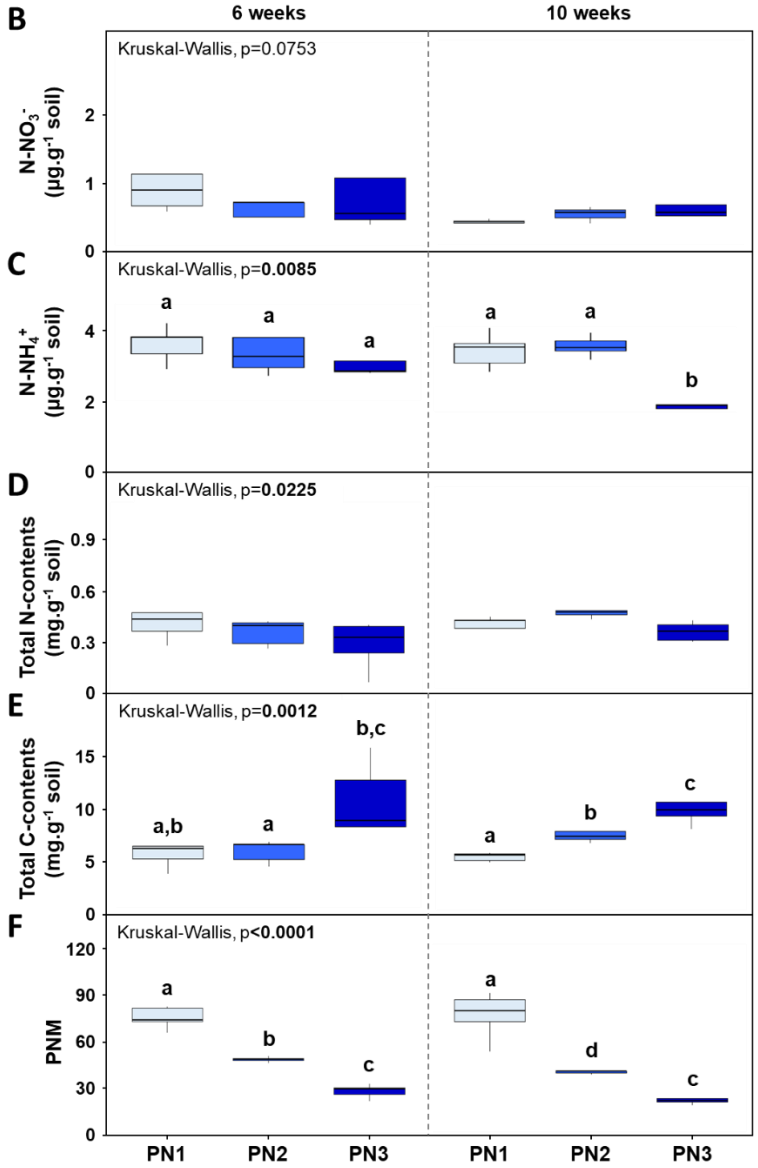


Fig. S2. Soil (PN1-PN2-PN3) extracellular enzyme activities at 6 and 10 weeks of *Arabidopsis thaliana* culture

(A) Statistical analyses. Data were analyzed using two-way analysis of variance (2-way ANOVA). Multiple comparisons of means were performed using the post-hoc Fisher's PLSD (partial least squares difference) test to determine time and soil type effects.

Extracellular enzyme activity for (B) N-rich substrates, (C) C-rich substrates (EEC), (EEN), (D) P-rich sustrates (EEP).

Data are presented as the mean ± SD (n = 5). Statistical analysis was performed with a Kruskal-Wallis test followed by the post-hoc Wilcoxon test. *P*-values were adjusted using the Benjamini-Hochberg correction. Superscripts ^{a,b,c,d} indicate differences at a significant level of 0.05.

A

	P-value of 2-way ANOVA (Fisher's PLSD)			
	EEN	**EEC**	**EEP**	**TEI**
Time	**<0.0001**	**<0.0001**	ns	ns
Soil	**0.0005**	**<0.0001**	**<0.0001**	**<0.0001**
Time*Soil	ns	ns	ns	ns

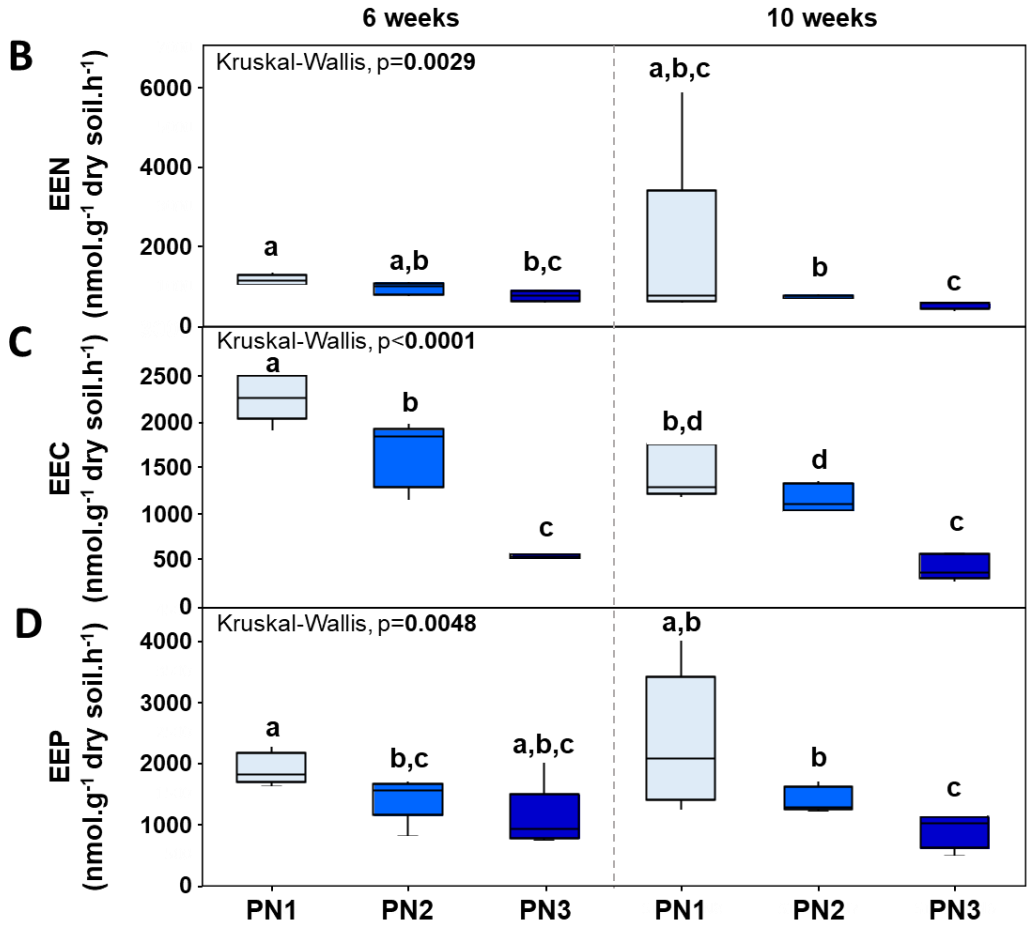


Table S3. Metal contamination of *Arabidopsis thaliana* rosettes and siliques after 6 and 10 weeks of cultivation on PN1-PN2-PN3 soils from Peisey-Nancroix site.

Data are presented as the mean ± SD (n = 5). Statistical analysis was performed with a Kruskal-Wallis (*KW*) test followed by the post-hoc Wilcoxon test. *P*-values were adjusted using the Benjamini-Hochberg correction. Superscripts ^{a,b} indicate differences at a significant level of 0.05.
Ba was Not Analyzed; Ni was <LOD (0.12 µg kg^{-1})

	Soil sampling sites			***KW*-test**	**LOQ/LOD**
	PN1	**PN2**	**PN3**	(*P*-value)	(µg kg^{-1})
Rosette contamination (mg kg^{-1}) at 6 weeks					
V	1.6 ± 1.1 ^{a}	0.9 ± 0.4 ^{a}	9.5 ± 6.9 ^{b}	**0.0070**	1.32/0.79
Cr	4.3 ± 2.7 ^{a}	2.4 ± 0.8 ^{a}	26.5 ± 17.4 ^{b}	**0.0053**	4.28/2.57
Co	5.1 ± 2.6	3.1 ± 0.7	12.2 ± 9.9	0.1600	0.09/0.05
Cu	17.7 ± 7.7	19.8 ± 3.1	105.0 ± 84.9	0.1010	2.03/1.22
Zn	229.5 ± 93.1	220.2 ± 27.5	1485.5 ± 1173.6	0.0872	1.50/0.90
As	1.8 ± 1.2 ^{a}	1.1 ± 0.4 ^{a}	10.5 ± 9.1 ^{b}	**0.0124**	1.61/0.96
Sr	187.9 ± 74.7	203.6 ± 33.2	612.8 ± 462.6	0.1740	14.34/8.6
Mo	4.8 ± 2.1 ^{a}	3.5 ± 1.0 ^{a}	38.0 ± 27.9 ^{b}	**0.0093**	2.46/1.48
Cd	19.1 ± 9.0	18.5 ± 3.6	144.9 ± 120.2	0.1470	0.05/0.03
Sb	0.7 ± 0.5 ^{a}	0.5 ± 0.2 ^{a}	3.7 ± 2.6 ^{b}	**0.0140**	0.63/0.38
Ta	0.01 ± 0.01 ^{a}	0.01 ± 0.004 ^{a}	0.05 ± 0.03 ^{b}	**0.0185**	0.05/0.03
Pb	50.1 ± 23.9 ^{a}	66.0 ± 10.5 ^{a}	288.5 ± 203.2 ^{b}	**0.0104**	4.61/2.77
Silique contamination (mg kg^{-1}) at 10 weeks					
V	0.3 ± 0.1 ^{a}	0.2 ± 0.0 ^{a}	0.5 ± 0.2 ^{b}	**0.0037**	0.28/0.17
Cr	1.0 ± 0.2 ^{a}	0.9 ± 0.5 ^{ab}	1.9 ± 0.8 ^{b}	**0.0271**	1.04/0.62
Co	1.8 ± 0.5	2.4 ± 0.4	2.9 ± 1.4	0.1640	0.04/0.02
Cu	12.4 ± 1.7 ^{a}	14.6 ± 1.6 ^{ab}	17.5 ± 3.4 ^{b}	**0.0240**	1.78/1.06
Zn	95.1 ± 12.5 ^{a}	90.6 ± 7.2 ^{a}	128.1 ± 19.7 ^{b}	**0.0122**	4.36/2.61
As	0.9 ± 0.1	0.7 ± 0.2	1.0 ± 0.3	0.0686	0.39/0.24
Sr	78.2 ± 14.7 ^{a}	94.5 ± 6.3 ^{a}	34.1 ± 11.2 ^{b}	**0.0037**	2.74/1.64
Mo	12.6 ± 7.8	7.6 ± 2.7	6.3 ± 1.1	0.1020	0.71/0.43
Cd	3.3 ± 0.8	6.1 ± 0.8	4.5 ± 2.8	0.0898	0.02/0.01
Sb	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.4 ± 0.2	0.2080	0.21/0.12
Ta	0.02 ± 0.01 ^{a}	0.02 ± 0.01 ^{a}	0.08 ± 0.03 ^{b}	**0.0087**	0.12/0.07
Pb	3.0 ± 1.5	2.1 ± 1.0	4.9 ± 3.4	0.1790	1.17/0.70

Table S4. Growth stage of *Arabidopsis thaliana* (6-week-old plants) growing on PN1, PN2 and PN3 soils from Peisey-Nancroix site.

Data are presented as the mean ± SD (n = 10). Statistical analysis was performed with a Kruskal-Wallis (KW) test followed by the post-hoc Wilcoxon test. *P*-values were adjusted using the Benjamini-Hochberg correction. Superscripts [a,b] indicate differences at a significant level of 0.05.

	Selected phenotypical traits by Boyes et al. (2001)						
Soil	**Number of rosette leaves**	**Rosette area (mm^2)**	**% of rosette final size**	**1st flower buds visible (%)**	**First flower open (%)**	**Growth stage**	**KW-test** (*P*-value)
PN1	19.4 ± 0.6	376.65 ± 62.97	77.69 ± 5.15	50.00 ± 11.47	0	5,1 ± 0 [a]	**<0.0001**
PN2	17.0 ± 0.7	435.72 ± 65.46	71.05 ± 9.98	75.00 ± 9.93	10.00 ± 6.88	5.21 ± 0.07 [a]	
PN3	13.8 ± 0.6	203.15 ± 12.97	41.13 ± 6.79	0	0	2.05 ± 0.38 [b]	

Table S5. Functional traits, characteristics of the photosynthetic apparatus and transcriptomic traits of *Arabidopsis thaliana* cultivated during 6 weeks on the PN1-PN2-PN3 soils from Peisey-Nancroix site.

SLA, Specific Leaf Area; ***LDMC***, Leaf Dry Matter Content; ***Chl***, Total of Chlorophyll *a* and *b*. Data are presented as the mean ± SD (n = 5). Statistical analysis was performed with a Kruskal-Wallis (KW) test followed by the post-hoc Wilcoxon test. *P*-values were adjusted using the Benjamini-Hochberg correction. Superscripts ^{a,b} indicate differences at a significant level of 0.05.

	Soil sampling sites			**KW-test** (*P*-value)
	PN1	**PN2**	**PN3**	
Functional traits				
SLA ($cm^2\ g^{-1}$)	458.94 ± 206.25 ^{a}	560.22 ± 86.49 ^{a}	2105.34 ± 1352.72 ^{b}	**0.0075**
LDMC (g DW g^{-1} FW)	0.13 ± 0.04 ^{a}	0.09 ± 0.01 ^{a}	0.04 ± 0.02 ^{b}	**0.0060**
OJIP parameters				
F_I	43524 ± 3759 ^{a}	43688 ± 3019 ^{a}	27800 ± 8147 ^{b}	**0.0211**
F_m	51863 ± 4193 ^{a}	51341 ± 3767 ^{a}	34346 ± 9838 ^{b}	**0.0185**
F_V	43231 ± 3402 ^{a}	42322 ± 3093 ^{a}	27418 ± 7956 ^{b}	**0.0185**
V_i	0.807 ± 0.007 ^{a}	0.820 ± 0.020 ^{a}	0.760 ± 0.018 ^{b}	**0.0167**
Phi_P_0	0.834 ± 0.003 ^{a}	0.824 ± 0.010 ^{a}	0.798 ± 0.027 ^{a}	**0.0265**
Phi_D_0	0.166 ± 0.003 ^{a}	0.176 ± 0.010 ^{a}	0.202 ± 0.027 ^{a}	**0.0265**
F_V/F_0	5.014 ± 0.109 ^{a}	4.709 ± 0.328 ^{a}	4.027 ± 0.619 ^{a}	**0.0235**
DI_0/RC	0.406 ± 0.026 ^{a}	0.427 ± 0.044 ^{a}	0.509 ± 0.051 ^{a}	**0.0419**
PI_ABS	2.656 ± 0.289	2.396 ± 0.529	1.762 ± 0.833	0.1030
Metabolites				
***Chl* content** (mg g^{-1} FW)	0.509 ± 0.171	0.628 ± 0.137	0.626 ± 0.106	0.4300
Phenol content (mg g^{-1} FW)	12.303 ± 4.738	11.091 ± 0.825	11.624 ± 2.746	0.8930
***Chl*/Phenols** (u.a)	0.042 ± 0.005	0.056 ± 0.011	0.055 ± 0.009	0.0652
Transcription levels				
Log(expression) u.a.				
AtMT1c	9.96 ± 1.87 ^{a}	8.92 ± 0.83 ^{a}	5.88 ± 0.60 ^{b}	**0.0068**
AtMT2a	7.56 ± 1.69 ^{ab}	7.81 ± 1.11 ^{a}	5.68 ± 0.72 ^{b}	**0.0498**
AtMT2b	11.78 ± 1.89 ^{a}	11.71 ± 0.73 ^{a}	9.08 ± 0.61 ^{b}	**0.0263**
AtMT3	8.55 ± 1.91 ^{a}	8.10 ± 0.67 ^{a}	5.57 ± 0.46 ^{b}	**0.0178**

Table S6. Growth stage of *Arabidopsis thaliana* (10-week-old plants) growing on PN1-PN2-PN3 soils from Peisey-Nancroix site.

Data are presented as the mean ± SD (n = 10). Statistical analysis was performed with a Kruskal-Wallis (KW) test followed by the post-hoc Wilcoxon test. *P*-values were adjusted using the Benjamini-Hochberg correction. Superscripts [a,b] indicate differences at a significant level of 0.05.

	Selected phenotypical traits by Boyes et al. (2001)					
Samples	**Number of opened flowers**	**Number of total flowers**	**Mature brownish siliques (%)**	**Shattered siliques (%)**	**Growth stage**	**KW-test** (*P*-value)
PN1	2.5 ± 0.8	60.50 ± 4.15	3.91 ± 3.75	21.02 ± 3.00	9.09 ± 0.16 [a]	**<0.0001**
PN2	0.1 ± 0.1	55.00 ± 3.07	33.82 ± 3.39	20.68 ± 2.51	8.79 ± 0.25 [a]	
PN3	4.3 ± 1.1	35.80 ± 7.23	2,49 ± 1.43	0 ± 0	6,62 ± 0.08 [b]	

Table S7. Reproductive phenotypic traits of *Arabidopsis thaliana* (10-week-old) growing on the PN1-PN2-PN3 soils from Peisey-Nancroix site.

DAP, Days after planting; ***Chl,*** Total of Chlorophyll *a* and *b*. Data are presented as the mean ± SD (n = 10, excepted for *Chl*/Phenols: n = 5). Statistical analysis was performed with a Kruskal-Wallis (KW) test followed by the post-hoc Wilcoxon test. *P*-values were adjusted using the Benjamini-Hochberg correction. Superscripts [a,b] indicate differences at a significant level of 0.05.

	Soil sampling sites			KW-test (*P*-value)
	PN1	**PN2**	**PN3**	
Phenotypic traits				
Bolting time (DAP)	40.78 ± 0.40 [a]	40.13 ± 0.24 [a]	54.70 ± 1.51 [b]	**<0.0001**
Stem length (mm)	312.27 ± 15.89 [a]	273.49 ± 7.78 [a,b]	71.15 ± 19.78 [b]	**0.0082**
Total silique number	58.00 ± 3.87 [a]	54.3 ± 3.10 [a]	27.3 ± 7.44 [b]	**0.0113**
Shattered siliques (%)	21.02 ± 3.00 [a]	20.68 ± 2.51 [a]	0 ± 0 [b]	**<0.0001**
Number of seeds per silique	33.44 ± 1.48 [a]	37.77 ± 0.89 [b]	30.05 ± 1.43 [a]	**0.0057**
Metabolites				
***Chl*/Phenols** (u.a)	0.011 ± 0.001 [a]	0.006 ± 0.001 [b]	0.019 ± 0.002 [c]	**0.0025**
Transcription levels				
Log(expression) u.a.				
AtMT1c	5.68 ± 1.78 [ab]	3.80 ± 0.53 [a]	7.33 ± 0.63 [b]	**0.0171**
AtMT2a	6.75 ± 2.39 [ab]	4.91 ± 1.66 [a]	9.19 ± 0.31 [b]	**0.0276**
AtMT2b	9.16 ± 2.73 [ab]	6.64 ± 2.62 [a]	11.05 ± 0.29 [b]	**0.0276**
AtMT3	6.19 ± 1.78	4.13 ± 2.63	7.93 ± 0.99	0.1650

Table S8. Pollution indices for trace metals and metalloids calculated for the selected soils in Peisey-Nancroix site

Soil indices were calculated from Major and Minor element analyses already published in Guillevic et al. (2023b).
PLI contamination categories: ***PLI*>1**, Deterioration of soil quality.
Nemerow soil pollution classes: $PI_{Nemerow}$ **≤0.7**, Clean ; **0.7-1**, Warming limit ; **1-2**, Slight pollution ; **≥3**, Heavy pollution (Kowalska et al., 2018).

	Soil sampling spots											
Indices	**B2A**	**E3**	**G3**	**G5**	**G8**	**H11**	**H5**	**I3**	**K5**	**K9**	**M5**	**P2**
PI_{sum}	436.67	311.01	151.12	48.03	13.88	14.97	62.57	68.68	18.93	14.42	17.87	15.50
PLI	6.40	5.77	4.23	2.39	1.21	1.29	2.97	3.01	1.56	1.25	1.50	1.33
$PI_{Nemerow}$	61.53	36.76	19.76	6.15	0.75	0.71	6.89	8.02	1.16	0.78	1.03	0.85
ExF	21.91	14.33	2.60	-6.24	-9.99	-9.86	-5.79	-4.77	-9.45	-9.92	-9.64	-9.58

Table S9. Extracellular enzymatic activities in composite soils and their correlation to the TMM gradient of the Peisey-Nancroix site

Heatmap of Pearson's ***r*** coefficient (significant correlation: *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$), indicating positive (green) and negative (blue) relationships between soil TMM indices and extracellular enzymatic activities.

AG, α-Glucosidase; ***BG***, β-1,4-glucosidase; ***CB***, β-d-cellobiosidase; ***XYL***, β-xylosidase; ***NAG***, β-1,4-*N*-acetylglucosaminidase; ***LAP***, leucine aminopeptidase; ***PHOS***, phosphomonoesterase; ***TEI***, Total Enzyme activity Index.

	Enzyme activities (nmol g^{-1} soil-DW h^{-1})							
	AG	**BG**	**CB**	**XYL**	**LAP**	**NAG**	**PHOS**	***TEI***
Soil sampling sites								
B2A	73.45	778.84	237.05	208.07	1124.51	516.94	1013.90	9.13
D3	19.05	453.44	55.81	85.80	551.38	83.73	1055.70	4.21
E3	35.56	488.31	102.32	171.86	445.39	288.66	1263.18	5.94
G3	75.95	830.90	258.47	383.20	959.82	407.56	931.99	9.37
G5	87.53	924.87	261.17	327.84	742.36	395.91	975.64	9.17
G8	39.90	549.42	141.65	156.91	460.65	196.95	178.15	4.34
H11	72.94	209.91	37.92	66.23	545.44	70.68	49.48	3.03
H5	81.79	870.83	227.60	329.88	771.76	348.54	649.22	8.25
I3	80.48	883.75	279.40	317.49	743.25	296.92	608.47	8.18
K5	46.56	660.64	204.73	211.46	535.31	197.42	325.12	5.47
K9	52.98	907.31	253.44	269.79	601.49	331.15	583.86	7.32
M5	65.96	766.78	275.22	253.77	643.59	351.03	578.95	7.49
P2	78.01	999.52	318.03	318.90	816.87	454.67	598.75	9.11

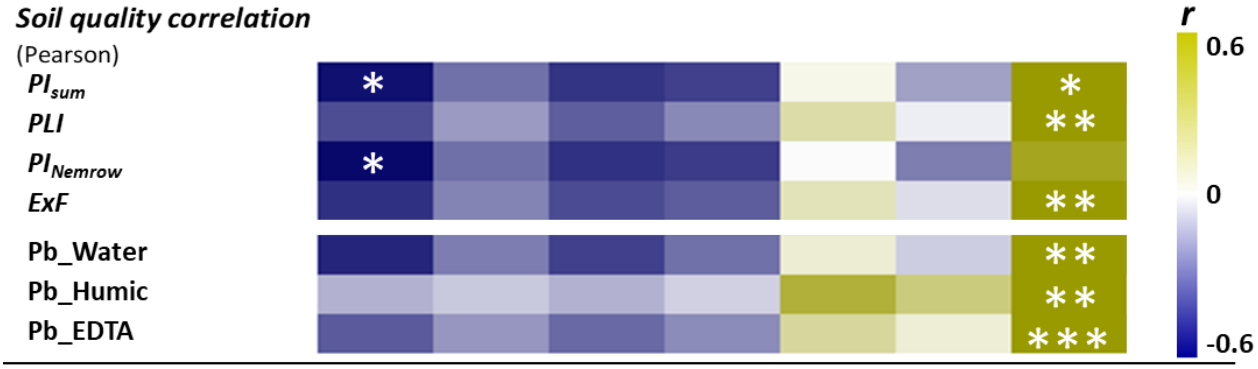


Table S10. Plant biological traits measured on *Poa pratensis*, *Taraxacum officinale*, *Geranium sylvaticum* growing on the Peisey-Nancroix site
Data are presented as the mean ± SD (n = 10). Statistical analysis was performed with a Kruskal-Wallis (KW) test followed by the post-hoc Wilcoxon test. *P*-values were adjusted using the Benjamini-Hochberg correction. ***NBI***, Nitrogen Balance Index; ***V_i***, Relative variable fluorescence at 30 ms; ***DI_0/RC***, Dissipated energy flux per Reaction Center; ***SLA***, Specific Leaf Area; ***LDMC***, Leaf Dry Matter Content; ***IBR***, Integrated Biomarker Response.

Soil sampling sites	***Poa pratensis***						***Taraxacum officinale***						***Geranium sylvaticum***					
	NBI	**V_i**	**DI_0/RC**	**SLA**	**LDMC**	***IBR***	**NBI**	**V_i**	**DI_0/RC**	**SLA**	**LDMC**	***IBR***	**NBI**	**V_i**	**DI_0/RC**	**SLA**	**LDMC**	***IBR***
B2A	53.9 ± 17.1	0.78 ± 0.03	0.4 ± 0.1	32.9 ± 5.9	0.20 ± 0.01	*7.6*	30.3 ± 5.5	0.80 ± 0.04	0.6 ± 0.04	55.5 ± 9.9	0.13 ± 0.01	*5.9*	51.4 ± 15.8	0.77 ± 0.04	0.6 ± 0.1	58.6 ± 9.6	0.11 ± 0.02	*14.0*
E3	41.8 ± 19.1	0.76 ± 0.04	0.7 ± 0.3	21.6 ± 3.2	0.25 ± 0.03	*6.9*	19.9 ± 5.3	0.75 ± 0.05	0.6 ± 0.1	52.9 ± 9.6	0.12 ± 0.02	*5.3*	34.1 ± 8.0	0.75 ± 0.04	0.7 ± 0.1	27.7 ± 2.4	0.17 ± 0.01	*8.4*
G3	32.7 ± 9.7	0.77 ± 0.06	0.6 ± 0.1	50.7 ± 6.2	0.20 ± 0.02	*6.8*	19.6 ± 4.3	0.89 ± 0.06	0.9 ± 0.3	46.1 ± 9.5	0.13 ± 0.02	*7.2*	27.6 ± 3.1	0.81 ± 0.04	0.8 ± 0.2	41.9 ± 16.8	0.18 ± 0.12	*11.4*
G5	53.3 ± 16.5	0.80 ± 0.03	0.8 ± 0.6	32.9 ± 10.5	0.31 ± 0.24	*8.0*	25.7 ± 8.9	0.84 ± 0.02	0.7 ± 0.1	62.0 ± 9.2	0.12 ± 0.02	*9.4*	33.4 ± 5.8	0.84 ± 0.02	0.7 ± 0.1	53.6 ± 9.3	0.12 ± 0.03	*5.7*
G8	53.4 ± 51.5	0.74 ± 0.05	0.5 ± 0.1	28.9 ± 3.8	0.23 ± 0.02	*4.8*	21.7 ± 4.1	0.80 ± 0.04	0.7 ± 0.1	59.2 ± 7.0	0.11 ± 0.01	*4.5*	50.8 ± 29.1	0.79 ± 0.05	0.7 ± 0.2	55.7 ± 6.4	0.12 ± 0.01	*6.8*
H11	21.2 ± 7.6	0.84 ± 0.04	0.8 ± 0.3	21.8 ± 3.7	0.30 ± 0.04	*6.0*	18.3 ± 3.2	0.86 ± 0.01	0.7 ± 0.1	35.6 ± 13.2	0.19 ± 0.03	*5.3*	25.9 ± 7.1	0.87 ± 0.01	0.7 ± 0.2	45.6 ± 13.6	0.11 ± 0.04	*8.3*
H5	40.5 ± 10.5	0.85 ± 0.05	0.7 ± 0.1	47.7 ± 20.0	0.17 ± 0.03	*12.7*	21.2 ± 6.4	0.81 ± 0.06	0.7 ± 0.1	48.5 ± 21.2	0.13 ± 0.07	*11.1*	31.9 ± 16.4	0.84 ± 0.04	0.9 ± 0.4	46.4 ± 11.4	0.13 ± 0.02	*7.8*
I3	26.5 ± 5.4	0.83 ± 0.03	0.7 ± 0.1	40.2 ± 6.6	0.28 ± 0.03	*9.9*	45.3 ± 12.9	0.82 ± 0.06	0.7 ± 0.2	68.2 ± 9.1	0.11 ± 0.04	*5.3*	19.2 ± 4.6	0.79 ± 0.05	0.9 ± 0.2	41.7 ± 8.2	0.14 ± 0.02	*6.4*
K5	25.3 ± 3.7	0.76 ± 0.06	0.6 ± 0.1	41.8 ± 16.7	0.22 ± 0.04	*9.0*	28.9 ± 6.9	0.80 ± 0.03	0.8 ± 0.1	49.7 ± 6.8	0.13 ± 0.01	*7.9*	14.3 ± 3.1	0.83 ± 0.04	1.1 ± 0.4	49.7 ± 12.9	0.14 ± 0.03	*7.3*
K9	52.3 ± 13.9	0.77 ± 0.04	0.5 ± 0.1	33.5 ± 13.3	0.19 ± 0.03	*5.9*	22.2 ± 4.9	0.82 ± 0.01	0.6 ± 0.1	76.5 ± 9.5	0.10 ± 0.01	*5.7*	42.1 ± 18.4	0.80 ± 0.04	0.6 ± 0.1	57.1 ± 13.9	0.11 ± 0.02	*8.4*
M5	16.3 ± 3.2	0.81 ± 0.03	0.9 ± 0.3	39.4 ± 11.7	0.28 ± 0.03	*7.3*	35.9 ± 9.1	0.82 ± 0.04	0.8 ± 0.2	61.1 ± 43.8	0.13 ± 0.03	*8.0*	16.5 ± 2.9	0.84 ± 0.04	0.9 ± 0.2	42.4 ± 9.3	0.14 ± 0.02	*9.3*
P2	35.9 ± 4.9	0.83 ± 0.02	0.6 ± 0.1	44.8 ± 13.8	0.23 ± 0.05	*11.0*	18.9 ± 5.6	0.84 ± 0.03	0.7 ± 0.1	51.8 ± 10.5	0.13 ± 0.02	*6.8*	23.5 ± 8.4	0.85 ± 0.03	0.9 ± 0.1	42.3 ± 11.5	0.14 ± 0.03	*8.7*
Soil effect (*P*-value, KW)	**<0.0001**	**<0.0001**	**<0.0001**	**<0.0001**	**<0.0001**		**<0.0001**	**<0.0001**	**<0.0001**	**<0.0001**	**<0.0001**		**<0.0001**	**<0.0001**	**<0.0001**	**<0.0001**	**<0.0001**	

Table S11. Correlation between soil TMM indices and plant traits

Heatmap of GLM's R^2 coefficient (significant correlation: *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$), indicating positive (green) and negative (blue) relationships between soil TMM indicees and biological traits measured in *Poa pratensis*, *Taraxacum officinale*, *Geranium sylvaticum*.

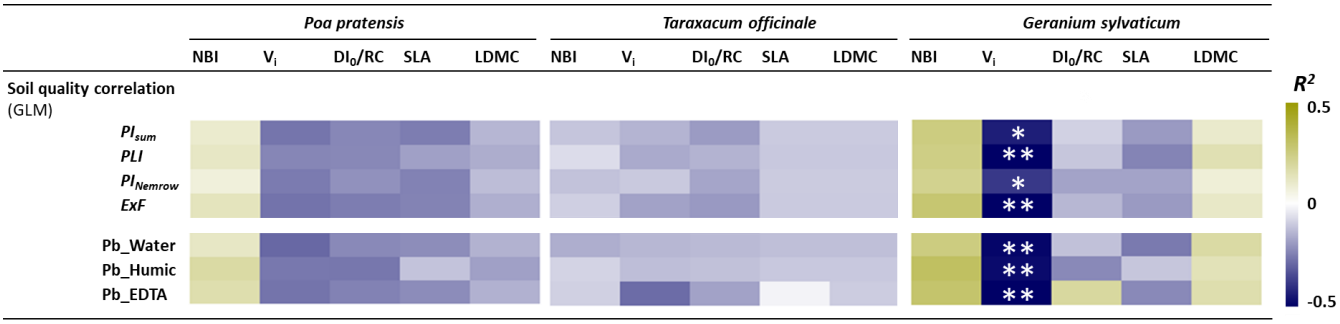
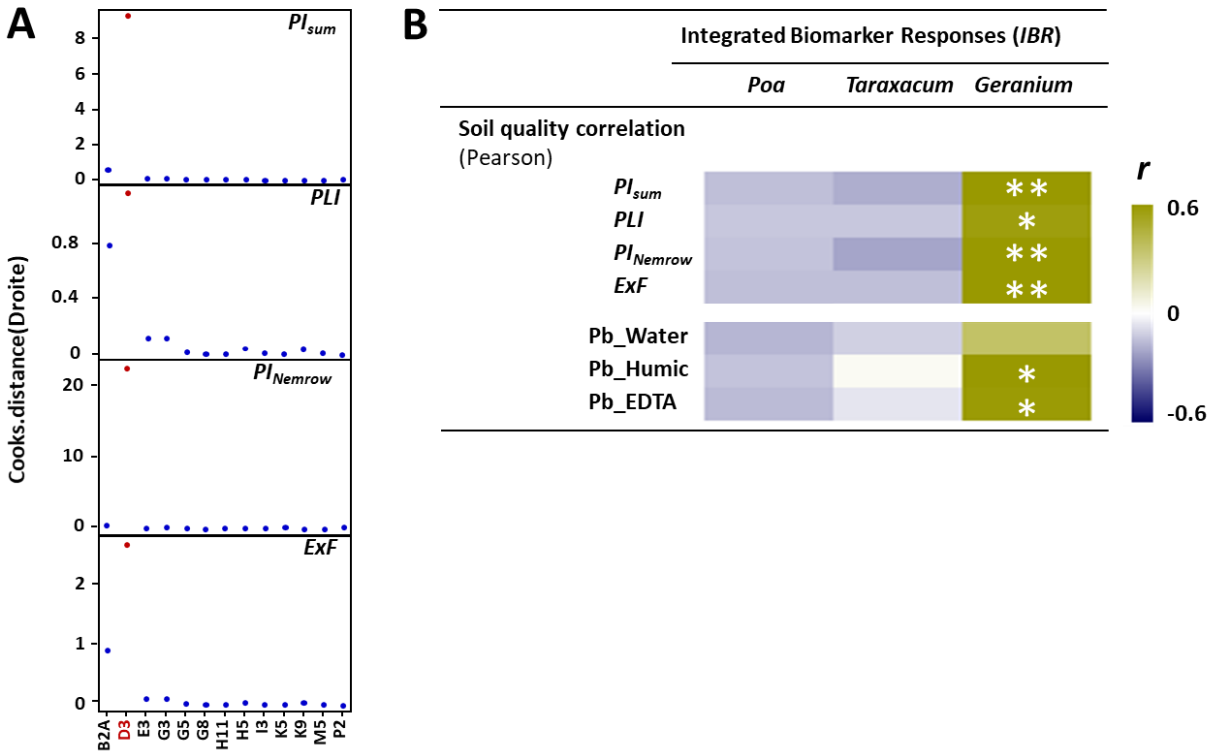


Fig. S4. Correlation between soil TMM indices and *IBR* after the removal of D3-soil outlier

A. Removing high influential data by Cook's distance.

B.Heatmap of Pearson's ***r*** coefficient (significant correlation: *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$), indicating positive (green) and negative (blue) relationships between soil TMM indices and *IBR* values calculated for *Poa pratensis*, *Taraxacum officinale*, and *Geranium sylvaticum*.



Supplementary data B : Chapitre II, Introduction

Table S1 – Relevé phytosociologique de Braun-Blanquet sur chacun des sites miniers (M-soil) et des zones sauvages (W-soil). AVA : mine d'Alpe Villar-d'Arêne, PDC : Plan des Cavalles, LB : Lac Blanc, SAR : Sarrasins, CC : Combe Charbonnière, CHAR : Chardonnet. L'échelle d'abondance/dominance retenue est celle de Braun-Blanquet : 5 — Nombre d'individus quelconques, recouvrant plus de 75% de la surface 4 — Nombre d'individus quelconques, recouvrant de 50 à 75% de la surface 3 — Nombre d'individus quelconques, recouvrant de 25 à 50% de la surface 2 — Individus abondants ou très abondants, recouvrant de 5 à 25% de la surface 1 — Individus assez abondants, recouvrement inférieur à 5% de la surface + — Individus peu abondants, recouvrement inférieur à 5% de la surface r — Individus très rares, recouvrant moins de 1% de la surface i — Individu unique 0 — Espèce non présente.

	AVA		PDC		LB		SAR		CC		CHAR	
	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil
Cardamine resedifolia	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Poa alpina	+	+	+	+	+	0	+	+	+	0	0	0
Poa cenisia	+	+	0	0	+	0	1	1	+	+	+	+
Leucanthemopsis alpina	0	+	+	+	0	0	1	1	+	+	+	1
Atocion rupestris	+	0	++	0	+	+	0	0	0	0	0	0
Cerastium arvense subsp strictum	+	0	0	0	0	0	0	0	+	+	0	1
Adenostyles leucophylla	+	+	0	0	0	0	0	0	2	2	2	0
Alchemilla alpigena	+	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rumex scutatus	+	+	0	0	0	0	0	0	+	+	0	0
Veronica fruticans	+	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0
Sedum alpestre	0	0	+	+	0	0	+	+	+	+	0	0
Juncus trifidus	+	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Festuca halleri	0	+	+	+	+	2	0	0	0	0	0	0
Noccaea rotundifolia	0	0	0	0	+	0	0	0	0	+	0	0
Campanula rotundifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	0	0
Carduus defloratus	0	+	0	0	0	0	0	0	+	0	+	0
Doronicum grandiflorum	0	0	0	0	0	0	+	+	+	+	+	0
Epilobium anagalidifolium	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	0	0
Epilobium angustifolium	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	0	0
Erysimum rhaeticum	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0
Imperatoria ostruthium	0	0	0	0	0	0	0	0	2	+	0	0
Linaria alpina	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	+	0
Gentiana alpina	0	0	+	+	0	+	0	0	0	0	0	0
Scorzoneroids montana ou pyrenaica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Silene acaulis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Arabis alpina	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sempervivum arachnoidum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thymus polytrichus	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sempervivum montanum	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	+
Luzula lutea	+	+	1	+	0	0	0	0	0	0	0	+
Alchemilla saxatilis	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anthoxanthum odoratum	+	+	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0
Avenella flexuosa	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coeloglossum viride	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Daphne mezereum	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	AVA		PDC		LB		SAR		CC		CHAR	
	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil
Euphorbia cyparissias	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Festuca pulcinelli	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gallium pumillum	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gymnocarpium dryopteris	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Helictotrichon sedenense	1	+	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0
Lotus corniculatus	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Minuartia verna	+	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	r
Plantago serpentina	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Potentilla grandiflora	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rubus idaeus	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Salix myrsinifolia	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Saxifraga moschata	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+
Scabiosa lucida	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Silene vulgaris subsp prostrata	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
Campanula cochleariifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	+	0
Dryopteris filix-mas	0	+	0	0	0	0	0	0	+	+	0	0
Jacobaea incana	0	0	0	0	0	+	+	+	+	+	0	r
Papaver alpinum	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0
Solidago virgaurea ssp. Minuta	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	0	0
Tolpis staticifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0
Adenostyles alpina	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Epilobium fleischeri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
Festuca laevigata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Galium anisophyllon	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0
Pachypleurum mutellinoides	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Scrophularia canina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trisetum distichophyllum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0
Armeria alpina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bistorta vivipara	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gentiana orbicularis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Minuartia sedoides	0	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0
Myosotis alpestris	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phyteuma hemisphaericum	0	0	+	0	0	+	0	0	0	0	0	0
Poa alpina var. vivipara	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Potentilla aurea	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0
Salix herbacea	0	0	+	5	0	+	0	0	0	0	0	0
Saxifraga bryoides	0	0	0	0	0	0	+	+	0	0	0	+
Viola calcarata	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Plantago alpina	0	0	0	+	0	***1***	0	0	0	0	0	0
Homogyne alpina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Festuca violacea	0	0	+	+	0	+	+	+	0	0	+	0

	AVA		PDC		LB		SAR		CC		CHAR	
	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil
Vaccinium uliginosum	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Viola calcarata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gentiana brachyphylla	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geum montanum	0	+	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0
Anthoxanthum alpinum	0	0	0	0	0	+	+	+	0	0	0	0
Trifolium alpinum	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0
Carex curvula	0	0	+	+	0	3	+	+	0	0	0	0
Sempervivum arachnoideum	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Veronica bellioides	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0
Scorzoneroides pyrenaica var. helvetica	0	+	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0
Ranunuculus glacialis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0
Murbeckiella pinnatifida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0
Achillea nana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0
Alchemilla alpina	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	0	+
Festuca melanopsis	0	+	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0
Cryptogramma crispa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0
Taraxacum sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0
Alchemilla pentaphyllea	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Gnaphalium supinum	0	0	0	2	0	0	+	+	0	0	0	0
Sagina saginoides	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cerastium cerastioides	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trifolium thallii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Veronica alpina	0	0	0	+	0	0	+	+	0	0	0	0
Silene suecica	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hieracium piliferum	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nardus stricta	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex foetida	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Sibbaldia procumbens	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0
Luzula spicata	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0
Hieracium glanduliferum	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0
Arenaria biflora	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0
Cardamine alpina	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0
Cirsium spinosissimum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0
Galium megalospermon	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0
Cerastium latifolium	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0
Botrychium lunaria	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0
Androsace alpina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ranunculus glacialis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+
Geum reptans	0	0	0	0	0	0	+	+	0	0	0	r
Alopecurus gerardi	0	0	0	0	0	0	+	+	0	0	0	0
Blitum bonus henricus	0	0	0	0	0	0	+	+	0	0	0	0

	AVA		PDC		LB		SAR		CC		CHAR	
	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil	M-soil	W-soil
Gentiana acaulis	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Astrantia minor	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alchemilla flabellate	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Saxifraga paniculata	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Saxifraga oppositifolia	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geranium sylvaticum	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sesleria caerulea	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agrostis alpina	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rhododendron ferrugineum	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex rupestris	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juniperus nana	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Silene bryoides	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polystichum lonchitis	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Campanula scheuzeri	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Woodsia alpina	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cystopteris fragilis	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Biscuitella laevigata	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aspenium viride	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Primula hirsutan	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Primula latifolia	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Veratrum album	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Soldanella alpina	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ranunuculus sartorianus	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gagea serotina	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Helictrochloa versicolor	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0
Sempervivum montanum	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0
Euphorbia minima	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Artemisia umbelliformis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	r
erytrichium nanum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
draba aizoides	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	r

Supplementary data C : Caractérisation de la contamination

Table S1 – Caractéristiques physico-chimique des sols minier (M) et sauvage (W). Le ratio C/N, le pourcentage de carbone (%C), le pourcentage d'azote (%N) et leur ratio (C/N) ainsi que le pH et le pourcentage de refus ont été mesuré sur les sites M et leur zone sauvage respective située entre 10-100m de distance. Un test de Wilcoxon a été appliqué pour comparer les valeurs entre les conditions M et W entre chaque paires de populations (p-value). NA : no data, mean : moyenne (n=3), sd : ecart-type. Mine de cuivre AVA (Alpe de Villar-D'Arène) et PDC (Plan des Cavalles), mine de plomb-argentifère : LB (Lac Blanc) et SAR (Sarrasins), mine de charbon : CC (Combe Charbonnière) et CHAR (Chardonnet)

		C/N			%C			%N			pH			%refus		
duo	**sol**	**mean**	**sd**	**p-value**	**mean**	**sd**	**p-value**	**mean**	**sd**	**p-value**	**mean**	**sd**	**p-value**	**mean**	**sd**	**p-value**
AVA	**M**	23.88	18.32	0.70	4.50	5.51	0.40	0.15	0.09	0.10	6.76	0.30	0.10	39.89	14.40	0.10
	W	15.73	2.74		9.71	4.30		0.60	0.17		5.58	0.23		21.04	4.87	
PDC	**M**	14.61	NA	0.40	7.71	NA	0.70	0.53	NA	0.40	4.91	0.17	0.80	26.38	6.61	0.80
	W	13.20	3.30		9.86	1.09		0.75	0.29		4.79	0.40		21.32	5.20	
LB	**M**	7.44	3.63	0.53	0.40	8.11	0.13	0.18	0.36	0.13	5.87	0.56	0.20	60.67	10.50	0.40
	W	11.16	4.78		6.55	0.17		0.63	0.21		5.20	0.31		22.55	5.06	
SAR	**M**	19.19	79.82	0.13	7.00	9.02	0.13	0.33	0.58	1.00	5.37	0.58	0.91	38.57	17.23	0.91
	W	8.43	17.13		0.91	0.50		0.19	0.16		5.21	0.29		45.14	13.71	
CC	**M**	71.37	1.04	0.50	29.15	3.67	0.50	0.41	0.27	1.00	5.31	0.22	1.00	40.66	15.69	0.07
	W	9.25	1.11		2.35	2.14		0.32	0.17		5.36	0.26		49.47	15.70	
CHAR	**M**	77.52	9.40	0.20	38.37	0.20	0.10	0.89	0.20	0.40	5.71	0.39	0.88	31.14	5.16	0.25
	W	12.35	5.55		1.04	2.19		0.23	0.12		5.65	0.61		32.41	8.53	

Table S2 – Dosages bruts des différents éléments dans le sol : ETMs, macro et micro-nutriments. Les concentrations sont en ppm (excepté Hg en ppb). Les valeurs de PI sont dans la colonne PI et correspondent au ratio des concentrations des contaminants M/W. Les tests statistiques pour comparer les doses des sols M et des sols W sont représentés dans la colonne p-value (Wilcoxon-test). Les éléments avec une p-value < 0.1 ainsi qu'avec un (PI) > 1 sont surlignés en rouge. Mine de cuivre AVA (Alpe de Villar-D'Arène) et PDC (Plan des Cavalles), mine de plomb-argentifère : LB (Lac Blanc) et SAR (Sarrasins), mine de charbon : CC (Combe Charbonnière) et CHAR (Chardonnet). NA : no data.

Duo des sols	Element	Mine	Wild	p-value	PI
AVA	Al	83969 ± 6337.45	77152.17 ± 7855.36	0.38	1.09
	As	197.61 ± 82.8	25.26 ± 5.65	0.02	7.82
	Ca	5081.59 ± 1707.13	5396.43 ± 989.88	0.66	0.94
	Cd	2.06 ± 0.8	0.5 ± 0.38	0.04	4.16
	Co	20.58 ± 3.16	14.36 ± 2.52	0.07	1.43
	Cr	73.02 ± 13.06	93.43 ± 20.25	0.18	0.78
	Cu	824.61 ± 353.15	32.23 ± 8.99	0.02	25.58
	Fe	23740.37 ± 7347.74	30781.5 ± 9283.19	0.38	0.77
	Hg	227.54 ± 171.93	100.21 ± 31.09	0.31	2.27
	K	39248.78 ± 2991.59	22690.2 ± 3943.47	0.08	1.73
	Li	59.16 ± 3.39	64.33 ± 4.37	0.18	0.92
	Mg	8259.87 ± 1405.58	9625.82 ± 2981.32	0.66	0.86
	Mn	1472.15 ± 144.15	896.78 ± 103.13	0.02	1.64
	Mo	2.31 ± 1.99	1.18 ± 0.78	0.60	1.97
	Ni	35.34 ± 11.47	41.15 ± 13.79	0.54	0.86
	P	1248.96 ± 749.92	1409.63 ± 685.28	0.38	0.89
	Pb	7735.34 ± 2925.91	128.41 ± 40.02	0.02	60.24
	S	1473.5 ± 4.95	742 ± 4.24	0.25	1.99
	Sb	110.36 ± 91.31	2.04 ± 1.37	0.04	54.00
	Se	0.26 ± 0.15	0.38 ± 0.22	0.11	0.69
	Sr	218.65 ± 26.38	151.71 ± 22.18	0.02	1.44
	Ta	0.92 ± 0.15	0.98 ± 0.06	1.00	0.93
	V	65.77 ± 8.04	96.71 ± 16.54	0.02	0.68
	Zn	231.22 ± 40.88	144.32 ± 32.15	0.02	1.60
PDC	Al	71121 ± NA	71878.4 ± 3257.5	1.00	0.99
	As	40.2 ± 2.97	35.67 ± 6.31	0.38	1.13
	Ca	5435 ± NA	5005.98 ± 2716.73	1.00	1.09
	Cd	0.24 ± 0.16	0.18 ± 0.14	1.00	1.34
	Co	14.21 ± 0.98	10.28 ± 3.9	0.11	1.38
	Cr	110.52 ± 40.68	124.73 ± 27.99	0.60	0.89
	Cu	1800.2 ± 425.64	379.11 ± 459.27	0.05	4.75
	Fe	40343 ± NA	27630.55 ± 13512.03	0.54	1.46
	Hg	125.19 ± 3.47	115.12 ± 43.61	0.77	1.09
	K	26229 ± NA	32356.44 ± 2243.56	0.54	0.81
	Li	40.11 ± 11.47	45.63 ± 5.89	0.60	0.88
	Mg	14637 ± NA	9377.3 ± 5918.05	0.54	1.56
	Mn	1913.48 ± 643.5	453.86 ± 257.42	0.05	4.22
	Mo	1.68 ± 0.34	1.26 ± 0.87	1.00	1.34
	Ni	36.71 ± 13.29	40.53 ± 10.96	0.86	0.91
	P	2212 ± NA	3228.23 ± 887.8	0.54	0.69
	Pb	121.82 ± 6.29	95.93 ± 40.02	0.38	1.27
	S	676 ± NA	965.87 ± 207.7	0.54	0.70
	Sb	16.51 ± 8.56	8.09 ± 1.65	0.05	2.04
	Se	0.8 ± 0.05	0.47 ± 0.29	0.08	1.71
	Sr	115.93 ± 37.35	190.39 ± 86.71	0.11	0.61
	Ta	0.88 ± 0.33	0.98 ± 0.16	1.00	0.90
	V	85.53 ± 24.19	100.54 ± 14.74	0.60	0.85
	Zn	63.08 ± 26.48	64.98 ± 46.71	0.66	0.97
	Al	11612.21 ± 9954.94	76415.52 ± 2188.52	0.25	0.15
	As	124.74 ± 32.73	47.95 ± 13.75	0.02	2.60
	Ca	608.53 ± 652.7	1805.39 ± 692.1	0.25	0.34
	Cd	0.71 ± 0.94	0.4 ± 0.45	0.22	1.78
	Co	1.86 ± 0.83	11.96 ± 2.06	0.02	0.16
	Cr	11.52 ± 5.41	72.41 ± 13.92	0.02	0.16
	Cu	76.27 ± 12.16	21.69 ± 4.48	0.02	3.52
	Fe	3720.71 ± 1361.47	26067.23 ± 11111.15	0.25	0.14
	Hg	549.16 ± 283.78	84.1 ± 26.83	0.08	6.53
	K	5095.24 ± 4412.68	22342.53 ± 2199.86	0.25	0.23
	Li	6.61 ± 3.31	40.53 ± 2.87	0.02	0.16
	Mg	697.18 ± 399.06	5359.92 ± 1858.39	0.25	0.13
	Mn	91.33 ± 56.88	965.05 ± 309	0.02	0.09
	Mo	0.37 ± 0.27	1.25 ± 0.7	0.05	0.30
	Ni	46.29 ± 80.77	16.62 ± 16.15	0.76	2.79
	P	0.25 ± NA	1439.29 ± 875.81	0.54	0.00

LB					
	Pb	1402.24 ± 324.54	254.29 ± 37.42	0.02	5.51
	S	10468.94 ± 9052.29	839.65 ± 396.9	0.25	12.47
	Sb	230.58 ± 55.86	11.79 ± 2.08	0.02	19.56
	Se	0.26 ± 0.18	0.33 ± 0.17	0.38	0.77
	Sr	5061.2 ± 3916.5	111.03 ± 16.39	0.02	45.59
	Ta	0.06 ± 0.04	0.93 ± 0.12	0.05	0.07
	V	12.38 ± 6.45	91.45 ± 11.75	0.02	0.14
	Zn	229.48 ± 216.35	128.38 ± 30.67	1.00	1.79
SAR	**Al**	70722.44 ± 8076.75	108565.5 ± 5958.73	0.15	0.65
	As	616.27 ± 256.6	75.5 ± 18.2	0.01	8.16
	Ca	10387.18 ± NA	NA	NA	NA
	Cd	1.14 ± 0.4	0.09 ± 0.08	0.02	12.95
	Co	15.75 ± 5.07	16.05 ± 2.65	1.00	0.98
	Cr	53.5 ± 18.61	103.11 ± 20.46	0.01	0.52
	Cu	130.86 ± 88.61	48.35 ± 14.47	0.01	2.71
	Fe	19456.45 ± 1092.49	25925.93 ± 1080.75	0.15	0.75
	Hg	1506.99 ± 641.9	94.29 ± 104.19	0.04	15.98
	K	28239.58 ± 4806.63	36587.14 ± 1970.43	0.15	0.77
	Li	26.54 ± 1.76	64.55 ± 6.81	0.01	0.41
	Mg	2707.8 ± 434.64	6121.07 ± 338.75	0.15	0.44
	Mn	2009.31 ± 731.4	893.27 ± 66.82	0.01	2.25
	Mo	0.98 ± 1.36	0.86 ± 1.07	0.39	1.14
	Ni	18.38 ± 4.73	42.59 ± 8.65	0.01	0.43
	P	1444.21 ± 300.29	1324.71 ± 23.6	1.00	1.09
	Pb	2312.39 ± 1775.59	158.51 ± 20.17	0.01	14.59
	S	874.74 ± NA	NA	NA	NA
	Sb	50.45 ± 11.94	16.88 ± 5.03	0.01	2.99
	Se	0.18 ± 0.18	0.22 ± 0.23	0.39	0.81
	Sr	30.38 ± 13.08	42.52 ± 4.36	0.10	0.71
	Ta	1.06 ± 0.11	1.22 ± 0.02	0.15	0.87
	V	69.27 ± 16.79	132.58 ± 22.79	0.01	0.52
	Zn	266.4 ± 77.33	89.29 ± 13.14	0.01	2.98
CC	**Al**	63362.09 ± 12026.6	85225.68 ± 28636.28	0.49	0.74
	As	21.93 ± 7.31	57.22 ± 19.04	0.02	0.38
	Ca	1893.62 ± 577.88	2794.36 ± 807.39	0.25	0.68
	Cd	0.27 ± 0.23	0.36 ± 0.43	0.49	0.76
	Co	19.26 ± 1.13	27.89 ± 12.04	0.36	0.69
	Cr	40.15 ± 9.72	69.16 ± 15.08	0.02	0.58
	Cu	25.53 ± 3.83	292.3 ± 597.97	0.11	0.09
	Fe	22798.32 ± 10815.45	22373.68 ± 7167.28	0.82	1.02
	Hg	540.9 ± 377.77	72.4 ± 36.49	0.27	7.47
	K	21827.24 ± 6364.3	33845.74 ± 4529.22	0.11	0.64
	Li	47.63 ± 5.19	57.06 ± 15.85	0.11	0.83
	Mg	2919.88 ± 858.59	3678.74 ± 963.79	0.49	0.79
	Mn	1810.41 ± 364.93	2262.52 ± 787.74	0.25	0.80
	Mo	1.43 ± 1.22	0.7 ± 0.85	0.15	2.06
	Ni	20.72 ± 18.08	43.72 ± 19.06	0.17	0.47
	P	1285.11 ± 560.18	2638.12 ± 820.71	0.25	0.49
	Pb	40.37 ± 4.68	63.86 ± 15.34	0.02	0.63
	S	1294.74 ± 152.36	1010.68 ± NA	0.54	1.28
	Sb	2.78 ± 2.44	9.81 ± 6.68	0.06	0.28
	Se	0.25 ± 0.19	0.33 ± 0.37	0.15	0.76
	Sr	47.54 ± 6.85	62.51 ± 12.44	0.11	0.76
	Ta	0.55 ± 0.53	1.23 ± 0.12	0.15	0.44
	V	47.17 ± 10.7	94.96 ± 27.2	0.02	0.50
	Zn	157.81 ± 100.43	140.93 ± 63.99	1.00	1.12
	Al	55447.69 ± 13848.8	71460.26 ± 7472.15	0.39	0.78
	As	167.77 ± 41.17	80.37 ± 13.58	0.05	2.09
	Ca	4554.56 ± 1807.87	1914.73 ± 210.1	0.15	2.38
	Cd	0.21 ± 0.36	0.08 ± 0.15	0.67	2.73
	Co	24.3 ± 7.97	25.39 ± 6.67	1.00	0.96
	Cr	43.33 ± 13.2	43.84 ± 8.77	1.00	0.99
	Cu	97.14 ± 26.01	32.17 ± 11.86	0.05	3.02
	Fe	21740.87 ± 4186.24	18446.61 ± 2056.23	0.39	1.18
	Hg	488.85 ± 349.19	147.49 ± 22.19	0.66	3.31
	K	17434.74 ± 3507.67	24561.99 ± 2717.09	0.15	0.71
	Li	42.39 ± 6.97	54.56 ± 8.44	0.22	0.78
	Mg	4792.71 ± 987.82	4923.07 ± 687.21	0.77	0.97
	Mn	887.69 ± 216.32	947.72 ± 217.86	0.60	0.94
	Mo	3.52 ± 6.05	0.41 ± 0.76	1.00	8.67
	Ni	38.87 ± 10.17	27.73 ± 6.75	0.22	1.40
	P	1681.28 ± NA	NA	NA	NA
	Pb	72.55 ± 20.17	40.93 ± 9.81	0.11	1.77
	S	936.78 ± NA	NA	NA	NA

Sb	18.81 ± 3.81	11.36 ± 3.05	0.11	1.66
Se	0.26 ± 0.36	0.08 ± 0.07	1.00	3.12
Sr	45.89 ± 6.06	37.22 ± 6.26	0.11	1.23
Ta	0.38 ± NA	0.78 ± NA	NA	0.49
V	75.89 ± 16.6	67.35 ± 15.05	0.38	1.13
Zn	233.39 ± 177.84	94.14 ± 17.84	0.05	2.48

Table S3 – Dosages bruts des différents éléments dans les tissus de *Cardamine resedifolia* : ETMs, macro et micro-nutriments. Les concentrations sont en ppm, excepté pour Hg qui est en ppb. Les valeurs de PI sont dans la colonne PI et correspondent au ratio des contaminants M/W. Les tests statistiques sont représentés dans la colonne p-value (Wilcoxon-test). Les éléments avec une p-value < 0.1 ainsi qu'avec un (PI) > 1 sont surlignés en rouge. Mine de cuivre AVA (Alpe de Villar-D'Arène) et PDC (Plan des Cavalles), mine de plomb-argentifère : LB (Lac Blanc) et SAR (Sarrasins), mine de charbon : CC (Combe Charbonnière) et CHAR (Chardonnet). NA : no data.

Duo des sols	Élément	Root				Shoot			
		Mine	Wild	p-value	PI	Mine	Wild	p-value	PI
AVA	Al	3156.87 ± 1071.08	1434.92 ± 234.9	0.15	2.20	605.46 ± 558.55	510.97 ± 168.66	0.773	1.18
	As	6.87 ± 7.12	0.16 ± 0.24	0.20	42.14	2.83 ± 2.72	0.12 ± 0.17	0.199	22.65
	Ca	3901.37 ± 563.27	4069.08 ± 327.52	0.77	0.96	11274.68 ± 1834.39	10849.23 ± 730.35	0.773	1.04
	Cd	5.75 ± 4.56	0.56 ± 0.12	0.05	10.26	4 ± 1.39	0.72 ± 0.1	0.0518	5.57
	Co	0.95 ± 0.66	0.61 ± 0.14	0.38	1.56	0.63 ± 0.32	0.35 ± 0.24	0.377	1.79
	Cr	2.18 ± 1.84	2.42 ± 0.97	1.00	0.90	1.3 ± 0.68	1.48 ± 0.4	0.86	0.88
	Cu	111.4 ± 58.31	5.48 ± 1.64	0.05	20.34	26.19 ± 17.47	4.64 ± 0.73	0.0518	5.64
	Fe	1931.11 ± 645.57	967.48 ± 74.39	0.15	2.00	462.35 ± 355.65	322.42 ± 178.84	1	1.43
	Hg	42.89 ± 20.62	19.05 ± NA	0.54	2.25	17.49 ± 0.97	15.51 ± NA	0.54	1.13
	K	14733.47 ± 2235.69	12590.96 ± 1033.12	0.39	1.17	17639.09 ± 2755.67	20515.24 ± 380.18	0.386	0.86
	Li	1.4 ± 1.04	0.66 ± 0.59	0.29	2.12	0.56 ± 0.44	0.47 ± 0.77	0.854	1.19
	Mg	1546.04 ± 208.35	1137.71 ± 37.35	0.15	1.36	1710.04 ± 225.46	1678.92 ± 44.71	0.773	1.02
	Mn	134.68 ± 66.69	89.83 ± 20.7	0.38	1.50	74.86 ± 16	93.23 ± 16.61	0.216	0.80
	Mo	0.39 ± 0.45	0.19 ± 0.28	0.56	2.07	0.47 ± 0.57	0.26 ± 0.4	0.845	1.83
	Ni	8.39 ± 14.81	2.26 ± 0.06	0.38	3.72	7.13 ± 12.92	1.35 ± 0.13	0.596	5.27
	P	960.01 ± 939.57	1416.99 ± 359.47	0.77	0.68	1547.7 ± 602.04	1746.52 ± 242.66	1	0.89
	Pb	1648.82 ± 602.16	5.98 ± 2.09	0.05	275.82	283.63 ± 220.16	4.72 ± 4.06	0.0518	60.09
	S	2721.68 ± 2362.23	3440.16 ± 430.72	0.77	0.79	4140.26 ± 800.32	4994.38 ± 53.96	0.149	0.83
	Sb	4.24 ± 4.45	0.06 ± 0.02	0.20	68.71	0.93 ± 1.39	0.05 ± 0	0.558	18.28
	Se	0.09 ± 0.06	0.06 ± 0.02	0.85	1.42	0.06 ± 0.02	0.04 ± 0.02	0.558	1.59
	Sr	30.93 ± 17.69	35.19 ± 7.29	0.60	0.88	32.76 ± 3.27	40.22 ± 2.16	0.0518	0.81
	Ta	0.07 ± 0.08	0.02 ± NA	0.69	3.92	0.01 ± 0	0.02 ± NA	1	0.54
	V	3.39 ± 1.87	1.89 ± 0.55	0.22	1.79	0.93 ± 0.64	0.89 ± 0.48	0.86	1.04
	Zn	282.36 ± 147.24	210.91 ± 35.12	0.86	1.34	396.08 ± 40.62	293.61 ± 18.42	0.0518	1.35
	Al	2364.04 ± 963.13	1422.79 ± 695.53	0.39	1.66	1048.14 ± 166.82	1530.87 ± 630.56	0.386	0.68
	As	2.16 ± 2.01	0.66 ± 0.74	0.15	3.26	1.91 ± 3.42	0.44 ± 0.72	1	4.31
	Ca	4407.36 ± 1039.91	4082.36 ± 557.1	0.66	1.08	6348.07 ± 479.62	7697.62 ± 2463.57	0.663	0.82
	Cd	0.46 ± 0.09	0.5 ± 0.06	0.86	0.92	0.36 ± 0.1	0.47 ± 0.21	0.596	0.76
	Co	1.48 ± 0.42	1.27 ± 0.18	0.60	1.17	1.43 ± 1.29	1.16 ± 0.21	1	1.23
	Cr	4.18 ± 2.87	3.21 ± 1.29	0.08	1.30	12.98 ± 22.01	3.02 ± 1.12	1	4.30
	Cu	233.05 ± 128.9	37.82 ± 22.76	0.11	6.16	173.86 ± 97.39	38.98 ± 51.16	0.112	4.46
	Fe	1441 ± 892.03	1151.64 ± 661.02	0.66	1.25	843.67 ± 204.12	1265.22 ± 246.38	0.245	0.67
	Hg	32.48 ± 9.73	20.25 ± NA	0.37	1.60	28 ± 6.98	25.51 ± 3.34	1	1.10
	K	10282.51 ± 2998.95	13220.45 ± 7269.33	0.66	0.78	14650.93 ± 954.26	17287.28 ± 7908.58	1	0.85
	Li	2.02 ± 0.55	0.98 ± 0.39	0.15	2.06	3.5 ± 5.42	1.28 ± 0.08	0.773	2.73
	Mg	1751.71 ± 707.68	1578.3 ± 738.12	1.00	1.11	2094.73 ± 867.16	1923.34 ± 1097.15	1	1.09
	Mn	264.74 ± 84.06	134.99 ± 18.99	0.11	1.96	234.51 ± 83.02	174.97 ± 76.77	0.377	1.34
	Mo	0.16 ± 0.17	0.16 ± 0.23	1.00	1.05	0.31 ± 0.35	0.35 ± 0.56	1	0.88
	Ni	8.13 ± 7.39	2.6 ± 2.27	0.22	3.12	11.32 ± 9.94	7.7 ± 8.29	0.86	1.47
	P	2169.82 ± 1443.76	2670.61 ± 218.02	0.66	0.81	2926.22 ± 1187.19	3086.26 ± 907.28	0.663	0.95
	Pb	16.11 ± 5.72	16.66 ± 3.78	0.86	0.97	7.22 ± 6.08	6.03 ± 1.2	0.596	1.20
	S	3315.25 ± 591.2	3097.95 ± 286.8	1.00	1.07	4263.45 ± 685.17	4868.31 ± 1501.29	1	0.88

Duo des sols	Élément	Root				Shoot			
		Mine	Wild	p-value	PI	Mine	Wild	p-value	PI
	Sb	0.33 ± 0.35	0.09 ± 0.06	0.55	3.86	0.53 ± 0.81	0.19 ± 0.25	1	2.76
	Se	0.15 ± 0.12	0.11 ± 0.1	0.55	1.42	0.08 ± 0.04	0.15 ± 0.17	1	0.55
	Sr	42.43 ± 11.25	42.39 ± 7.53	0.86	1.00	32.06 ± 7.3	52.33 ± 18.63	0.216	0.61
	Ta	0.25 ± 0.29	0.02 ± NA	0.55	12.33	0.02 ± 0.01	0.09 ± NA	1	0.20
	V	3.87 ± 1.54	2.54 ± 1.16	0.22	1.52	5.82 ± 8.45	2.35 ± 0.75	0.596	2.48
	Zn	145.95 ± 23.95	211.43 ± 42.88	0.11	0.69	215.64 ± 38.59	221.73 ± 42.65	1	0.97
LB	**Al**	1592.99 ± 352.15	3470.26 ± 3583.71	0.77	0.46	1613 ± NA	1258.79 ± 1616.16	1	1.28
	As	35.77 ± 16.19	6.9 ± 10.05	0.11	5.18	13.9 ± 9.98	1.09 ± 1.08	0.0518	12.71
	Ca	3282.56 ± 419.41	3315.18 ± 512.1	1.00	0.99	4853.43 ± 65.66	6212.23 ± 3841.83	0.773	0.78
	Cd	2.28 ± 0.3	1.71 ± 0.9	0.60	1.34	1.37 ± 0.28	0.89 ± 0.61	0.377	1.55
	Co	2 ± 1.26	1.14 ± 0.65	0.22	1.75	1.38 ± 0.15	0.65 ± 0.53	0.112	2.14
	Cr	2.38 ± 0.65	3.27 ± 3.11	0.60	0.73	2.05 ± 0.13	1.27 ± 1.06	0.377	1.61
	Cu	83.92 ± 15.53	20.13 ± 27.73	0.05	4.17	32.07 ± 10.38	5.09 ± 3.18	0.0518	6.30
	Fe	1375.74 ± 114.19	1849.66 ± 1527.25	0.77	0.74	1318 ± NA	681.21 ± 772.35	1	1.93
	Hg	314.59 ± 74.45	26.76 ± 10.75	0.15	11.76	84.97 ± 30.34	19.86 ± 10.44	0.149	4.28
	K	6222.89 ± 408.86	9034.62 ± 1265.92	0.15	0.69	12365.77 ± 1126.04	16342.89 ± 2853.08	0.149	0.76
	Li	1.14 ± 0.2	1.58 ± 1.94	0.49	0.72	0.88 ± 0.12	0.47 ± 0.74	0.481	1.86
	Mg	1102.66 ± 759.91	1725.89 ± 486.94	0.77	0.64	1358.33 ± 788.67	2077.24 ± 891.1	0.386	0.65
	Mn	105.14 ± 34.45	159.68 ± 79.83	0.60	0.66	157.32 ± 22.46	123.73 ± 36.85	0.216	1.27
	Mo	0.17 ± 0.12	0.14 ± 0.15	0.48	1.21	0.2 ± 0.16	0.18 ± 0.18	1	1.13
	Ni	26.1 ± 25.88	14.08 ± 19.1	0.22	1.85	26.59 ± 23.81	11.23 ± 15.3	0.216	2.37
	P	2001.59 ± 1294.84	1801.68 ± 420.27	1.00	1.11	3549.63 ± 1234.09	2243.5 ± 636.55	0.386	1.58
	Pb	2179.19 ± 428.5	393.88 ± 695.66	0.05	5.53	405.19 ± 197.67	35.39 ± 55.65	0.0518	11.45
	S	3541.72 ± 553.98	3106.3 ± 1061.28	0.77	1.14	5140.67 ± 1566	3768.72 ± 949.64	0.386	1.36
	Sb	46.88 ± 29.24	8.27 ± 14.85	0.11	5.67	21.43 ± 14.81	0.2 ± 0.24	0.0497	108.79
	Se	0.22 ± 0.15	0.09 ± 0.07	0.10	2.40	0.16 ± 0.09	0.07 ± 0.04	0.1	2.12
	Sr	769.81 ± 523.77	154.74 ± 101.46	0.05	4.98	885.41 ± 544.79	116.78 ± 35.62	0.0518	7.58
	Ta	0.02 ± 0	0.05 ± 0.04	1.00	0.41	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.814	0.74
	V	2.13 ± 0.49	3.92 ± 4.14	0.86	0.54	1.25 ± 0.41	1.26 ± 1.55	0.596	0.99
	Zn	585.59 ± 105.53	312.96 ± 115.26	0.05	1.87	856.19 ± 135.63	377.62 ± 124.1	0.0518	2.27
	Al	5402.4 ± NA	2998.27 ± 398.74	0.37	1.80	1894.66 ± 2672.72	4059.9 ± 4981.06	0.699	0.47
	As	54.44 ± 45.68	0.91 ± 1.53	0.37	60.10	22.2 ± 15.13	0.03 ± 0	0.371	888.07
	Ca	5382.67 ± 3438.1	4642.3 ± 1487.64	0.77	1.16	5616.32 ± 5348.53	8621.75 ± 1871.14	0.773	0.65
	Cd	2.23 ± 1.96	1.21 ± 0.54	0.15	1.85	2.33 ± 1.55	0.58 ± 0.51	0.149	3.99
	Co	2.14 ± 2.14	1.68 ± 0.21	0.66	1.28	1.39 ± 1.21	1.04 ± 0.44	0.86	1.33
	Cr	3.81 ± 4.26	3.37 ± 0.46	0.77	1.13	2.81 ± 1.95	3.4 ± 2.78	1	0.83
	Cu	101.22 ± 145.52	8.36 ± 1.86	0.08	12.10	15.14 ± 6.44	4.94 ± 1.4	0.0518	3.07
	Fe	2912.98 ± NA	1089.12 ± 637.87	0.37	2.67	1046.85 ± 1237.75	885.06 ± 811.42	1	1.18
	Hg	116.67 ± NA	18.79 ± 3.74	0.54	6.21	55.84 ± 8.61	14.12 ± 2.2	0.245	3.96
	K	9649.95 ± 4612.7	11828.11 ± 1418.14	0.77	0.82	10282.28 ± 9662.68	21034.47 ± 364.66	0.149	0.49
	Li	1.27 ± 0	1.87 ± NA	0.54	0.68	1.18 ± 0.17	0.03 ± NA	0.371	47.19
	Mg	886.46 ± 399.26	934.58 ± 396.17	0.77	0.95	769.57 ± 736.38	1962.76 ± 499.85	0.149	0.39
	Mn	289.71 ± 279.87	154.77 ± 28.62	0.66	1.87	281 ± 284.89	144.67 ± 43.99	0.86	1.94
	Mo	0.1 ± 0.13	0.03 ± 0	1.00	4.08	0.06 ± 0.07	0.03 ± 0	1	2.45
	Ni	6.12 ± 6.42	2.81 ± 2.47	0.25	2.18	4.97 ± 4.04	2.04 ± 1.86	0.149	2.44
	P	2194.68 ± 1108.01	3621.42 ± 1032.69	0.39	0.61	1947.44 ± 2287.91	3117.93 ± 2541.07	0.773	0.62
	Pb	863.74 ± 765.47	481.52 ± 229.51	0.66	1.79	212.9 ± 126.58	23.54 ± 0.52	0.0518	9.04
	S	2997.42 ± 638.11	3221.7 ± 791.14	0.77	0.93	2327.99 ± 2037.92	4455.57 ± 908.3	0.149	0.52

Duo des sols	Élément	Root				Shoot			
		Mine	Wild	p-value	PI	Mine	Wild	p-value	PI
	Sb	2.65 ± 2.84	0.05 ± 0	0.54	53.07	0.37 ± 0.64	0.05 ± 0	1	7.35
	Se	0.09 ± 0.06	0.05 ± 0	1.00	1.75	0.07 ± 0.05	0.05 ± 0	1	1.47
	Sr	27.39 ± 12.56	19.58 ± 4.92	0.38	1.40	28.68 ± 4.17	25.26 ± 2.44	0.216	1.14
	Ta	0.04 ± NA	NA	1.00	NA	0.03 ± NA	NA	1	NA
	V	3.38 ± 1.57	3.86 ± 0.47	0.66	0.87	3.31 ± 1.7	3.79 ± 3.36	1	0.87
	Zn	555.62 ± 253.94	420.93 ± 107.36	0.66	1.32	728.16 ± 232.46	452.86 ± 54.54	0.377	1.61
CC	**Al**	1853.29 ± 837.59	3268.07 ± 376.86	0.15	0.57	1393.25 ± 410.77	3428.86 ± 3436.51	1	0.41
	As	0.71 ± 0.85	1.52 ± 2.11	0.37	0.47	0.32 ± 0.34	0.68 ± 0.93	0.371	0.47
	Ca	5564.42 ± 2655	6880.45 ± 2621.75	0.39	0.81	7728.84 ± 1579.02	10076.7 ± 2575.73	0.386	0.77
	Cd	0.41 ± 0.07	1.12 ± 0.91	0.25	0.37	0.27 ± 0.05	0.59 ± 0.08	0.105	0.46
	Co	1.85 ± 0.4	1.77 ± 1.23	1.00	1.04	0.93 ± 0.24	0.75 ± 0.1	0.817	1.24
	Cr	1.92 ± 0.56	1.56 ± 2.2	0.29	1.23	2.77 ± 1.07	3.42 ± 3.08	0.817	0.81
	Cu	5.9 ± 1.2	10.12 ± 0.2	0.11	0.58	7.33 ± 4.83	5.75 ± 0.47	1	1.27
	Fe	939.55 ± 248.91	1922.5 ± NA	0.37	0.49	840.46 ± 244.01	754.13 ± 67.36	1	1.11
	Hg	59.8 ± 9.98	NA	NA	NA	46.81 ± 6.25	17.14 ± NA	0.371	2.73
	K	13213.44 ± 1468.17	16665.9 ± 2933.74	0.15	0.79	18240.27 ± 5461.75	15865.57 ± 2483.29	0.773	1.15
	Li	2.34 ± 1	1.97 ± NA	1.00	1.19	2.79 ± 1.58	0.79 ± NA	0.371	3.54
	Mg	1463.68 ± 500.27	1794.44 ± NA	1.00	0.82	2831.42 ± 1955.64	1999.48 ± 1124.71	0.773	1.42
	Mn	175.05 ± 21.42	169.81 ± 52.61	1.00	1.03	134.27 ± 18.96	130.81 ± 18.85	1	1.03
	Mo	0.95 ± 1.08	0.03 ± 0	0.64	38.18	0.68 ± 0.77	0.03 ± 0	0.637	27.30
	Ni	10.68 ± 3.77	7.61 ± 6.45	0.82	1.40	5.86 ± 3.95	3.21 ± 0.91	0.487	1.83
	P	3519.17 ± 987.4	2623.39 ± 1483.65	0.77	1.34	3325.85 ± 339.72	3020.22 ± 931.32	1	1.10
	Pb	3.28 ± 0.88	4.87 ± 0.01	0.11	0.67	5.71 ± 7.95	2.22 ± 0.97	1	2.57
	S	3409.81 ± 452.9	3839.36 ± 283.57	0.39	0.89	4497.83 ± 1337.24	4123.17 ± 161.13	0.773	1.09
	Sb	0.14 ± 0.11	0.05 ± 0	0.64	2.79	0.1 ± 0.06	0.05 ± 0	0.637	1.99
	Se	0.16 ± 0.15	0.05 ± 0	0.64	3.30	0.16 ± 0.13	0.05 ± 0	0.637	3.22
	Sr	57.57 ± 4.66	68.37 ± 5.84	0.11	0.84	43.01 ± 7.94	58.09 ± 5.67	0.247	0.74
	Ta	0.03 ± 0.01	NA	0.64	NA	0.02 ± 0.02	NA	0.637	NA
	V	1.83 ± 0.73	4.25 ± 0.66	0.11	0.43	1.92 ± 1.38	4.04 ± 3.77	0.487	0.47
	Zn	300.19 ± 58.91	327.68 ± 81.55	0.82	0.92	274.75 ± 89.39	322.3 ± 65.25	0.487	0.85
	Al	1305.92 ± NA	1592.15 ± 374.96	1.00	0.82	NA	1199.7 ± NA	NA	NA
	As	6.37 ± 6.92	1.63 ± 2.78	0.54	3.90	2.47 ± 2.37	NA	NA	98.63
	Ca	7003.01 ± 77.4	6885.87 ± 605.97	1.00	1.02	9948.99 ± 5150.5	9496.28 ± 710.74	1	1.05
	Cd	0.32 ± 0.12	0.22 ± 0.37	0.37	1.49	0.34 ± 0.12	0.22 ± 0.38	0.371	1.50
	Co	3.06 ± 1.37	1.85 ± 0.78	0.19	1.66	1.54 ± 0.63	0.96 ± 0.21	0.0809	1.61
	Cr	1.62 ± 1.01	0.81 ± 1.4	1.00	1.99	0.26 ± 0.44	0 ± 0	NA	51.93
	Cu	8.93 ± 1.75	6.1 ± 1.97	0.19	1.46	5.08 ± 1.47	3.08 ± 0.93	0.19	1.65
	Fe	673.94 ± NA	573.21 ± 72.16	0.54	1.18	NA	NA	NA	NA
	Hg	48.02 ± 0.28	19.05 ± 2.66	0.25	2.52	26.88 ± 4.4	19.17 ± 12.04	0.663	1.40
	K	15329.8 ± 2664.29	11091.17 ± 889.16	0.15	1.38	16740.38 ± 81.45	14177.14 ± 1078.44	0.149	1.18
	Li	1.02 ± NA	NA	NA	NA	0.78 ± NA	NA	NA	NA
	Mg	532.87 ± 6.8	648.32 ± 25.17	0.15	0.82	910 ± 65.89	716.99 ± 86.95	0.149	1.27
	Mn	113.29 ± 73.54	79.37 ± 17.96	1.00	1.43	85.7 ± 40.1	61.01 ± 4.08	0.383	1.40
	Mo	0.62 ± 1.02	0.03 ± 0	NA	24.67	0.41 ± 0.67	0.03 ± 0	NA	16.40
	Ni	5.14 ± 1.23	1.19 ± 2.05	0.37	4.31	7.24 ± 4.09	1.39 ± 2.4	0.371	5.22
	P	2686.47 ± 247.48	3531.5 ± 1378.81	0.39	0.76	2713.88 ± 559.73	2575.76 ± 467.96	0.773	1.05
	Pb	12.69 ± 15.49	6.62 ± 6.31	0.66	1.92	1.73 ± 0.73	2.07 ± 0.57	0.383	0.83
	S	3480.83 ± 688.78	3079.99 ± 653.37	0.77	1.13	3673.4 ± 636.38	2902.87 ± 299.04	0.386	1.27

Duo des sols	Élément	Root				Shoot			
		Mine	**Wild**	**p-value**	**PI**	**Mine**	**Wild**	**p-value**	**PI**
	Sb	0.2 ± 0.27	0.05 ± 0	NA	4.09	0.12 ± 0.12	0.05 ± 0	NA	2.41
	Se	0.21 ± 0.27	0.05 ± 0	NA	4.17	0.13 ± 0.13	0.05 ± 0	NA	2.52
	Sr	41.74 ± 3.45	36.06 ± 7.8	0.38	1.16	42.87 ± 11.55	23.88 ± 2.82	0.0809	1.80
	Ta	0.01 ± NA	NA	NA	NA	0.01 ± NA	NA	NA	NA
	V	1.32 ± 0.9	1.78 ± 0.45	0.66	0.74	0.8 ± 0.17	0.85 ± 0.24	1	0.95
	Zn	191.18 ± 14.55	259.38 ± 93.54	0.66	0.74	200.05 ± 80.93	186.57 ± 51.45	1	1.07

Table S4 – Dosages bruts des différents éléments dans les graines de *C. resedifolia* : ETMs, macro et micro-nutriments. Les valeurs de PI sont dans la colonne PI et correspondent au ratio des contaminants M/W. Les tests statistiques sont représentés dans la colonne p-value (wilcoxon-test). Les éléments avec une p-value < 0.1 ainsi qu'avec un (PI) > 1 sont surlignés en rouge. Mine de cuivre AVA (Alpe de Villar-D'Arène) et PDC (Plan des Cavalles), mine de plomb-argentifère : LB (Lac Blanc) et SAR (Sarrasins), mine de charbon : CC (Combe Charbonnière) et CHAR (Chardonnet). NA : no data.

Ore exploitation	Soil pair	PAH	M-soil	W-soil	p-value	Pollution Index (PI)
AVA	Al	1605.35 ± 1391.39	4948.95 ± 4460.93	0.32	0.38	
	As	0.03 ± 0	0.03 ± 0	1	1	
	Ca	8086.59 ± 247.13	9146.37 ± 1152.36	0.88	0.19	
	Cd	2.53 ± 0.05	0.18 ± 0.03	14.14	0.08	
	Co	0.1 ± 0.16	0.73 ± 0.89	0.13	0.38	
	Cr	1.25 ± 1.08	3.84 ± 2.69	0.33	0.08	
	Cu	28.07 ± 3.01	6.56 ± 1.19	4.28	0.08	
	Fe	0 ± 0	974.41 ± 697.49	0	0.06	
	K	7122.66 ± 749.83	6834.9 ± 2048.05	1.04	0.66	
	Li	0.03 ± 0	2.09 ± 3.57	0.01	0.5	
	Mg	970.84 ± 57	1162.01 ± 171.82	0.84	0.38	
	Mn	85.52 ± 14.81	168.97 ± 90.15	0.51	0.08	
	Mo	0.03 ± 0	0.03 ± 0	1	1	
	Ni	0.78 ± 0.34	3.32 ± 1.2	0.24	0.08	
	P	10132.39 ± 118.41	9049.87 ± 400.74	1.12	0.08	
	Pb	118.77 ± 36.55	11.78 ± 10.6	10.09	0.08	
	S	7971.61 ± 893.08	7227.71 ± 466.45	1.1	0.38	
	Sb	0.05 ± 0	0.05 ± 0	1	1	
	Se	0.05 ± 0	0.05 ± 0	1	1	
	Sr	12.6 ± 2.74	24.53 ± 13.91	0.51	0.08	
	V	1.42 ± 0.82	4.84 ± 3.27	0.29	0.08	
	Zn	66.93 ± 4.13	54.9 ± 4.66	1.22	0.08	
PDC	Al	995.38 ± 906.92	645.9 ± 1118.64	1.54	1	
	As	1.6 ± 2.72	0.03 ± 0	63.88	0.5	
	Ca	5451.68 ± 386.99	8847.41 ± 708.46	0.62	0.08	
	Cd	0.05 ± 0.04	0.02 ± 0.03	2.62	0.35	
	Co	0.31 ± 0.08	0.58 ± 0.38	0.54	0.38	
	Cr	1.99 ± 1.85	8.79 ± 6.98	0.23	0.38	
	Cu	231.21 ± 278.33	27.76 ± 9.13	8.33	0.08	
	Fe	926.29 ± 1604.37	276.98 ± 479.73	3.34	1	
	K	9018.86 ± 452.19	8716.91 ± 567.98	1.03	0.38	
	Li	0.03 ± 0	0.03 ± 0	1	1	
	Mg	1490.61 ± 72.96	1490.16 ± 216.35	1	0.66	
	Mn	101.84 ± 13.5	84.84 ± 6.99	1.2	0.38	
	Mo	0.03 ± 0	0.03 ± 0	1	1	
	Ni	4.28 ± 1.08	2.77 ± 1.09	1.55	0.38	
	P	12112.43 ± 199.16	15824.27 ± 1293.99	0.77	0.08	
	Pb	7.15 ± 3.29	1.67 ± 0.43	4.27	0.08	
	S	8401.82 ± 533.23	8408.18 ± 626.14	1	1	
	Sb	6.98 ± 12	0.05 ± 0	139.53	0.5	
	Se	0.05 ± 0	0.05 ± 0	1	1	
	Sr	14.69 ± 3.3	35.09 ± 4.31	0.42	0.08	
	V	1.76 ± 1.05	7.66 ± 3.69	0.23	0.08	
	Zn	72.99 ± 8.74	84.58 ± 4.56	0.86	0.19	
LB	Al	0.05 ± 0	0.05 ± 0	1	1	
	As	2.21 ± 3.79	0.03 ± 0	88.45	0.5	
	Ca	4484.29 ± 168.03	4733.47 ± 412.48	0.95	0.66	
	Cd	0 ± 0	0 ± 0	1	1	
	Co	0 ± 0	0 ± 0	1	1	
	Cr	0 ± 0	0 ± 0	1	1	
	Cu	19.6 ± 0.89	10.22 ± 9.46	1.92	0.66	
	Fe	0 ± 0	211.83 ± 366.89	0	0.5	
	K	10378.62 ± 170.9	11506.78 ± 1179.56	0.9	0.08	
	Li	0.03 ± 0	0.03 ± 0	1	1	
	Mg	1426.71 ± 36.52	1497.43 ± 100.23	0.95	0.66	
	Mn	112.3 ± 6.94	49.93 ± 2.53	2.25	0.08	
	Mo	0.03 ± 0	0.03 ± 0	1	1	
	Ni	9.28 ± 1.33	6.31 ± 7.3	1.47	0.66	
	P	12475.98 ± 104.85	12085.49 ± 179.33	1.03	0.08	
	Pb	43.4 ± 16.39	2.71 ± 1.52	16.02	0.08	
	S	7255.38 ± 453.47	6861.34 ± 376.43	1.06	0.38	
	Sb	0.05 ± 0	0.05 ± 0	1	1	
	Se	0.05 ± 0	0.05 ± 0	1	1	
	Sr	197.13 ± 61.86	28.45 ± 2.29	6.93	0.08	
	V	0.13 ± 0.22	0.62 ± 0.68	0.21	0.35	

	Zn	64.96 ± 2.13	46.93 ± 2.71	1.38	0.08
SAR	Al	1444.83 ± 1302.59	0.05 ± 0	28897	0.2
	As	11.46 ± 5.09	0.03 ± 0	458.55	0.06
	Ca	6870.76 ± 202.78	6134.9 ± 213.2	1.12	0.08
	Cd	0.79 ± 0.09	0 ± 0	316.16	0.06
	Co	0.23 ± 0.23	0 ± 0	45.77	0.2
	Cr	0.71 ± 1.22	0 ± 0	142.3	0.5
	Cu	12.66 ± 3.02	7.06 ± 0.07	1.79	0.08
	Fe	191.74 ± 332.09	0 ± 0	38348	0.5
	K	7686.86 ± 153.89	7064 ± 155.88	1.09	0.08
	Li	0.03 ± 0	0.03 ± 0	1	1
	Mg	1103.56 ± 29.39	1227.49 ± 35.8	0.9	0.08
	Mn	182.91 ± 36.8	64.33 ± 5.53	2.84	0.08
	Mo	0.03 ± 0	0.03 ± 0	1	1
	Ni	7.35 ± 0.35	2.34 ± 0.12	3.14	0.08
	P	11385.19 ± 345.5	11384.16 ± 431.83	1	1
	Pb	39.91 ± 31.45	1.86 ± 1.25	21.49	0.08
	S	7251.65 ± 651.68	7222.69 ± 761.29	1	1
	Sb	0.05 ± 0	0.05 ± 0	1	1
	Se	0.05 ± 0	0.05 ± 0	1	1
	Sr	8.35 ± 0.5	7.85 ± 0.49	1.06	0.19
	V	1.98 ± 0.87	0.5 ± 0.55	3.94	0.19
	Zn	110.61 ± 8.49	60.94 ± 1.13	1.82	0.08
CC	Al	783.24 ± 1356.53	512.76 ± 888.04	1.53	1
	As	0.03 ± 0	0.03 ± 0	1	1
	Ca	7834.85 ± 219.74	6788.76 ± 679.21	1.15	0.08
	Cd	0.03 ± 0.05	0.19 ± 0.01	0.16	0.08
	Co	0.14 ± 0.24	0.37 ± 0.31	0.39	0.38
	Cr	0.77 ± 1.33	0 ± 0	154.69	0.5
	Cu	7 ± 0.27	5.43 ± 2.05	1.29	0.66
	Fe	0 ± 0	228.4 ± 395.6	0	0.5
	K	10440.15 ± 728.71	6186.26 ± 507.54	1.69	0.08
	Li	0.03 ± 0	0.03 ± 0	1	1
	Mg	1536.96 ± 54.9	1092.81 ± 109.92	1.41	0.08
	Mn	91.39 ± 4.45	110.09 ± 24.62	0.83	0.66
	Mo	0.03 ± 0	0.03 ± 0	1	1
	Ni	7.05 ± 0.59	3.03 ± 0.92	2.33	0.08
	P	17590.43 ± 256.37	9370.14 ± 742.74	1.88	0.08
	Pb	0.71 ± 0.35	0.89 ± 0.77	0.79	1
	S	8246.52 ± 59.53	5972.33 ± 576.85	1.38	0.08
	Sb	0.05 ± 0	0.05 ± 0	1	1
	Se	0.05 ± 0	0.05 ± 0	1	1
	Sr	16.78 ± 0.72	20.43 ± 2.16	0.82	0.08
	V	0.77 ± 1.32	1.01 ± 0.64	0.76	0.66
	Zn	64.51 ± 0.69	49.52 ± 5.38	1.3	0.08
CHAR	Al	0.05 ± 0	1807.75 ± 1054.49	0	0.06
	As	0.03 ± 0	0.03 ± 0	1	1
	Ca	6671.23 ± 819.5	7451.87 ± 584.98	0.9	0.19
	Cd	0.11 ± 0.01	0.13 ± 0.01	0.86	0.19
	Co	0.4 ± 0.3	0.71 ± 0.3	0.56	0.38
	Cr	0 ± 0	1.39 ± 1.25	0	0.2
	Cu	5.84 ± 0.5	24.36 ± 32.99	0.24	0.66
	Fe	0 ± 0	207.64 ± 359.63	0	0.5
	K	5685.13 ± 1110.77	6092.82 ± 307.9	0.93	0.66
	Li	0.03 ± 0	0.03 ± 0	1	1
	Mg	863.98 ± 98.51	1060.47 ± 7.38	0.81	0.08
	Mn	55.11 ± 6.91	66.51 ± 9.71	0.83	0.19
	Mo	0.03 ± 0	0.03 ± 0	1	1
	Ni	4.56 ± 0.9	2.75 ± 0.48	1.66	0.08
	P	8413.08 ± 661.15	8206.16 ± 134.89	1.03	0.66
	Pb	0.71 ± 0.27	2.04 ± 0.62	0.35	0.08
	S	6832.46 ± 992.05	6418.89 ± 372.13	1.06	0.66
	Sb	0.05 ± 0	0.05 ± 0	1	1
	Se	0.05 ± 0	0.05 ± 0	1	1
	Sr	16.91 ± 0.67	13.74 ± 0.82	1.23	0.08
	V	0.39 ± 0.34	1.96 ± 0.97	0.2	0.08
	Zn	41.81 ± 3.51	45.18 ± 1.21	0.93	0.19

Table S5 – Dosages bruts des différents HAPs dans les sols minier (Mine) et sauvage (Wild). Les concentrations sont en ppb, et les tests statistiques sont représentés dans la colonne wilcox-test. Mine de cuivre AVA (Alpe de Villar-D'Arène) et PDC (Plan des Cavalles), mine de plomb-argentifère : LB (Lac Blanc) et SAR (Sarrasins), mine de charbon : CC (Combe Charbonnière) et CHAR (Chardonnet). Les éléments avec une p-val < 0.1 sont surlignés en rouge ainsi que les PI > 1. NA : no data.

		Contamination (ppb)				
Ore exploitation	**Soil pair**	**PAH**	**M-soil**	**W-soil**	**p-value**	**Pollution Index (PI)**
		Ace	0.25 ± 0.5	0.55 ± 0.16	0.309	0.45
		Ant	0.67 ± 1.13	0.56 ± 0.55	0.486	1.20
		Flu	0.87 ± 1.6	2.32 ± 3.75	0.343	0.38
		Phe	13.13 ± 22.05	14.45 ± 11.97	0.343	0.91
		SPAHlight	14.92 ± 25.26	17.89 ± 13.83	0.343	0.83
		%PAHlight	7.39 ± 3.66	13.02 ± 3.18	0.0575	0.57
		BaA	11.27 ± 16.95	10.68 ± 10.95	0.886	1.06
		BaP	9.33 ± 15.97	5.37 ± 3.64	0.343	1.74
		BbF	12.43 ± 19.04	12.59 ± 8.5	0.486	0.99
Copper	**AVA**	BGHIP	9.64 ± 17.14	4.82 ± 5.38	1.00	2.00
		BkF	9.59 ± 9.86	40.16 ± 71.72	0.886	0.24
		Chr	15.03 ± 13.02	22.34 ± 25.42	0.886	0.67
		DBahA	1.92 ± 1.68	1.54 ± 0.86	1.00	1.25
		Fla	25.23 ± 38.79	26.2 ± 27.08	0.886	0.96
		IP	6.14 ± 9.26	5.04 ± 2.35	0.343	1.22
		Pyr	18.41 ± 26.08	18.73 ± 17.57	0.686	0.98
		SPAHHeavy	119.01 ± 164.91	147.47 ± 157.17	0.486	0.81
		%PAHHeavy	92.61 ± 3.66	86.98 ± 3.18	0.0575	1.06
		SPAH	133.92 ± 190.16	165.35 ± 170.03	0.686	0.81
		Ace	0.96 ± 0.65	2.87 ± 3.83	0.686	0.33
		Ant	1.5 ± 1.27	1.09 ± 0.81	0.886	1.38
		Flu	0.94 ± 0.37	1.46 ± 0.92	0.886	0.64
		Phe	14.9 ± 11.26	15.48 ± 8.49	1.00	0.96
		SPAHlight	18.29 ± 13.26	20.9 ± 10.85	1	0.88
		%PAHlight	5.06 ± 2.97	8.84 ± 1.66	0.0575	0.57
		BaA	23.7 ± 12.79	10.83 ± 11.36	0.343	2.19
		BaP	14.62 ± 9.15	11.15 ± 7.44	0.886	1.31
		BbF	45.19 ± 28.41	27.05 ± 19.18	0.486	1.67
Copper	**PDC**	BGHIP	10.08 ± 10.57	8.25 ± 10.69	0.686	1.22
		BkF	26.58 ± 23.04	31.19 ± 42.19	0.886	0.85
		Chr	84.65 ± 66.47	42.38 ± 22.03	0.486	2.00
		DBahA	7.87 ± 5.74	4.5 ± 2.57	0.343	1.75
		Fla	39.12 ± 16.2	43.89 ± 24.38	1.00	0.89
		IP	18.54 ± 13	12.94 ± 12.21	0.486	1.43
		Pyr	30.51 ± 15.07	23.04 ± 11.49	0.486	1.32
		SPAHHeavy	300.85 ± 140.75	215.23 ± 94.15	0.486	1.40
		%PAHHeavy	94.94 ± 2.97	91.16 ± 1.66	0.0575	1.04
		SPAH	319.15 ± 153.29	236.12 ± 104.19	0.886	1.35
		Ace	0.17 ± 0.13	0.59 ± 0.47	0.116	0.29
		Ant	0.21 ± 0.12	0.15 ± 0.06	0.421	1.40
		Flu	0.28 ± 0.2	1.42 ± 1.63	0.222	0.20
		Phe	3.27 ± 1.62	3.54 ± 1.31	0.69	0.92
		SPAHlight	3.93 ± 1.94	5.7 ± 2.34	0.222	0.69
		%PAHlight	6.91 ± 1.84	8.87 ± 2.69	0.398	0.78
		BaA	4.21 ± 2.59	4.88 ± 1.54	0.31	0.86
		BaP	3.02 ± 1.88	4.15 ± 1.64	0.421	0.73
		BbF	7.52 ± 4.21	7.92 ± 3.11	0.69	0.95
Silver-Lead	**LB**	BGHIP	1.79 ± 1.85	2.86 ± 4.11	0.841	0.63
		BkF	2.4 ± 1.36	2.89 ± 1.27	0.548	0.83
		Chr	16.25 ± 10.94	12.16 ± 6.06	0.69	1.34
		DBahA	1.42 ± 1.19	1.64 ± 0.52	0.421	0.87
		Fla	6.89 ± 3.55	7.52 ± 3.23	0.69	0.92
		IP	4.59 ± 2.8	6.14 ± 1.91	0.31	0.75
		Pyr	7.18 ± 4.21	10.26 ± 4.22	0.421	0.70
		SPAHHeavy	55.25 ± 31.55	60.42 ± 20.6	0.548	0.91
		%PAHHeavy	93.09 ± 1.84	91.13 ± 2.69	0.398	1.02
		SPAH	59.18 ± 33.37	66.12 ± 21.79	0.421	0.90
		Ace	0.55 ± 0.48	0.23 ± 0.3	0.456	2.39
		Ant	0.99 ± 0.75	0.28 ± 0.29	0.0175	3.54
		Flu	1.76 ± 2.21	0.42 ± 0.33	0.0111	4.19
		Phe	12.25 ± 8.2	5.52 ± 6.58	0.209	2.22
		SPAHlight	15.56 ± 8.79	6.45 ± 7.49	0.165	2.41
		%PAHlight	18.35 ± 10.33	10 ± 1.59	0.00205	1.84
		BaA	8.74 ± 6.43	4.66 ± 5	0.456	1.88
		BaP	4.69 ± 3.7	2.56 ± 2.76	0.535	1.83

Silver-Lead	**SAR**	BbF	9.58 ± 7.53	4.8 ± 5.63	0.443	2.00
		BGHIP	1.66 ± 1.29	0.68 ± 0.71	0.165	2.44
		BkF	3.26 ± 2.5	1.71 ± 1.87	0.535	1.91
		Chr	26.52 ± 23.93	15.47 ± 17.89	0.62	1.71
		DBahA	1.28 ± 1.23	0.85 ± 1.01	0.805	1.51
		Fla	21.88 ± 16.86	10.08 ± 12.32	0.383	2.17
		IP	3.67 ± 2.61	1.89 ± 1.96	0.259	1.94
		Pyr	17.66 ± 9.15	11.05 ± 6.81	0.165	1.60
		SPAHHeavy	98.93 ± 70.58	53.75 ± 55.63	0.383	1.84
		%PAHHeavy	81.65 ± 10.33	90 ± 1.59	0.00205	0.91
		SPAH	114.49 ± 78.66	60.2 ± 63.09	0.259	1.90
Coal (anthracite)	**CC**	Ace	0.27 ± 0.25	0.09 ± 0.08	0.161	3.00
		Ant	0 ± 0	0.11 ± 0.06	0.0131	0.00
		Flu	0.22 ± 0.15	0.3 ± 0.18	1.00	0.73
		Phe	1.28 ± 1.05	2.52 ± 1.23	0.171	0.51
		SPAHlight	1.77 ± 1.27	3.01 ± 1.39	0.476	0.59
		%PAHlight	54.35 ± 39.53	9.66 ± 3.14	0.0256	5.63
		BaA	0.19 ± 0.22	3.8 ± 2.68	0.0139	0.05
		BaP	0.01 ± 0.02	1.62 ± 1.3	0.0139	0.01
		BbF	0.05 ± 0.06	3.48 ± 2.69	0.0139	0.01
		BGHIP	0.1 ± 0.12	0.43 ± 0.28	0.109	0.23
		BkF	0.03 ± 0.03	1.15 ± 0.88	0.0139	0.03
		Chr	0.35 ± 0.41	8.79 ± 5.31	0.0139	0.04
		DBahA	0.04 ± 0.05	0.53 ± 0.44	0.0422	0.08
		Fla	0.44 ± 0.52	4.31 ± 2.4	0.0139	0.10
		IP	0.05 ± 0.06	2.03 ± 1.98	0.0139	0.02
		Pyr	1.61 ± 1.87	6.99 ± 3.67	0.0247	0.23
		SPAHHeavy	2.88 ± 3.36	33.11 ± 19.93	0.0139	0.09
		%PAHHeavy	45.65 ± 39.53	90.34 ± 3.14	0.0256	0.51
		SPAH	4.65 ± 4.46	36.11 ± 21.21	0.00952	0.13
Coal (graphite)	**CHAR**	Ace	2.09 ± 2.33	0 ± NA	0.5	NA
		Ant	0.23 ± 0.12	0.35 ± NA	0.5	0.66
		Flu	3.65 ± 2.41	0.18 ± NA	0.5	20.28
		Phe	8.53 ± 4.31	4.71 ± NA	1	1.81
		SPAHlight	14.5 ± 7.86	5.24 ± NA	0.50	2.77
		%PAHlight	56.37 ± 13.97	11.57 ± NA	0.50	4.87
		BaA	0.4 ± 0.26	6.73 ± NA	0.5	0.06
		BaP	0.14 ± 0.16	2.84 ± NA	0.5	0.05
		BbF	0.2 ± 0.22	4.1 ± NA	0.5	0.05
		BGHIP	0.03 ± 0.05	1.17 ± NA	0.5	0.03
		BkF	0.06 ± 0.05	1.29 ± NA	0.5	0.05
		Chr	0.78 ± 0.73	4.67 ± NA	0.5	0.17
		DBahA	0.21 ± 0.18	1.44 ± NA	0.5	0.15
		Fla	5.42 ± 2.97	10.04 ± NA	0.5	0.54
		IP	1.52 ± 2.37	1.43 ± NA	1	1.06
		Pyr	2.22 ± 2.23	6.35 ± NA	0.5	0.35
		SPAHHeavy	10.98 ± 6.42	40.05 ± NA	0.50	0.27
		%PAHHeavy	43.63 ± 13.97	88.43 ± NA	0.50	0.49
		SPAH	25.48 ± 11.2	45.29 ± NA	0.50	0.56

Table S6 – Dosages bruts des différents HAPs dans les tissus de *Cardamine resedifolia* provenant des sols minier (Mine) et sauvage (Wild). Les concentrations sont en ppb, et les tests statistiques sont représentés dans la colonne wilcox-test. Mine de cuivre AVA (Alpe de Villar-D'Arène) et PDC (Plan des Cavalles), mine de plomb-argentifère : LB (Lac Blanc) et SAR (Sarrasins), mine de charbon : CC (Combe Charbonnière) et CHAR (Chardonnet). Les éléments avec une p-val < 0.1 sont surlignés en rouge ainsi que les PI > 1. NA : no data.

Ore exploitation	Soil pair	PAH	M-soil	W-soil	p-value	Pollution Index (PI)
		Ace	6.06 ± 11.62	0.5 ± 0.46	1.00	12.12
		Ant	0.25 ± 0.44	0.12 ± 0.04	0.59	2.08
		Flu	0.86 ± 1.2	2.02 ± 1.58	0.40	0.43
		Phe	3.57 ± 6.86	7.05 ± 4.5	0.37	0.51
		SPAHlight	10.73 ± 20.12	9.68 ± 2.99	0.40	1.11
		%PAHlight	20.13 ± 20.33	14.91 ± 1.2	1.00	1.35
		BaA	8.23 ± 6.81	6.66 ± 2.43	0.86	1.24
		BaP	2.48 ± 4.88	3.08 ± 2.28	0.37	0.81
		BbF	2.62 ± 5.15	7 ± 5.38	0.23	0.37
Copper	AVA	BGHIP	3.14 ± 4.75	2.3 ± 3.23	0.86	1.37
		BkF	1.68 ± 2.45	2.58 ± 1.68	0.40	0.65
		Chr	2.23 ± 3.09	8.88 ± 3.97	0.11	0.25
		DBahA	0.36 ± 0.62	1.09 ± 0.37	0.23	0.33
		Fla	5.51 ± 10.95	9.66 ± 6.82	0.37	0.57
		IP	1.4 ± 2.75	3.11 ± 1.1	0.37	0.45
		Pyr	6.36 ± 12.61	12.07 ± 6.02	0.37	0.53
		SPAHHeavy	34.01 ± 48.52	56.45 ± 22.43	0.40	0.60
		%PAHHeavy	79.87 ± 20.33	85.09 ± 1.2	1.00	0.94
		SPAH	44.74 ± 68.44	66.13 ± 25.39	0.40	0.68
		Ace	11.49 ± 15.46	0.36 ± 0.24	0.13	31.92
		Ant	0.12 ± 0.17	0.35 ± 0.11	0.27	0.34
		Flu	2.13 ± 0.62	1.57 ± 0.41	0.27	1.36
		Phe	12.17 ± 1.66	8.48 ± 1.38	0.13	1.44
		SPAHlight	25.91 ± 16.33	10.75 ± 1.47	0.133	2.41
		%PAHlight	15.67 ± 7.03	14.17 ± 5	0.634	1.11
		BaA	7.15 ± 3.02	4.39 ± 3.34	0.53	1.63
		BaP	3.85 ± 2.88	2.67 ± 2.52	0.53	1.44
		BbF	6.13 ± 6.06	3.41 ± 4.82	0.53	1.80
Copper	PDC	BGHIP	4.93 ± 6.11	2.66 ± 3.79	0.80	1.85
		BkF	2.17 ± 2.23	1.42 ± 1.97	0.53	1.53
		Chr	7.94 ± 3.13	8.37 ± 1.31	1.00	0.95
		DBahA	0.97 ± 0.2	0.68 ± 0.21	0.27	1.43
		Fla	28.18 ± 2.76	18.56 ± 6.85	0.13	1.52
		IP	2.82 ± 2.93	1.41 ± 1.96	0.27	2.00
		Pyr	67.86 ± 5.97	32.59 ± 21.34	0.13	2.08
		SPAHHeavy	131.99 ± 17.07	76.17 ± 40.29	0.13	1.73
		%PAHHeavy	84.33 ± 7.03	85.83 ± 5	0.63	0.98
		SPAH	157.9 ± 33.4	86.92 ± 41.72	0.13	1.82
		Ace	5.48 ± 12.66	0.82 ± 1.46	0.33	6.68
		Ant	0.04 ± 0.06	0.2 ± 0.32	0.31	0.20
		Flu	0.5 ± 0.59	3.62 ± 2.88	0.03	0.14
		Phe	3.22 ± 3.26	3.35 ± 2.41	0.52	0.96
		SPAHlight	9.25 ± 14.84	8 ± 4.43	0.43	1.16
		%PAHlight	25.57 ± 19.98	33.41 ± 4.84	0.19	0.77
		BaA	5.43 ± 4.79	2.35 ± 2.75	0.26	2.31
		BaP	0.86 ± 0.83	0.98 ± 0.67	0.64	0.88
		BbF	1.5 ± 1.66	1.45 ± 1.06	1.00	1.03
Silver-Lead	LB	BGHIP	1.88 ± 1.69	2.08 ± 2.97	0.64	0.90
		BkF	0.62 ± 0.49	0.85 ± 0.64	0.53	0.73
		Chr	2.4 ± 2.28	2.9 ± 2.54	0.43	0.83
		DBahA	0.31 ± 0.32	0.3 ± 0.22	1.00	1.03
		Fla	1.93 ± 3.13	2.16 ± 2.13	0.51	0.89
		IP	0.4 ± 0.37	0.75 ± 0.48	0.27	0.53
		Pyr	1.3 ± 2.22	1.22 ± 1.05	0.44	1.07
		SPAHHeavy	16.63 ± 9.59	15.05 ± 7.61	0.34	1.10
		%PAHHeavy	74.43 ± 19.98	66.59 ± 4.84	0.19	1.12
		SPAH	25.88 ± 20.93	23.05 ± 11.84	1.00	1.12
		Ace	1.81 ± 1.92	0.26 ± 0.24	0.06	6.96
		Ant	1.46 ± 2.39	0.15 ± 0.02	0.63	9.73
		Flu	3.06 ± 1.18	1.26 ± 1.08	0.23	2.43
		Phe	2.88 ± 0.53	4.84 ± 0.49	0.06	0.60
		SPAHlight	9.21 ± 5.8	6.52 ± 1.7	0.86	1.41
		%PAHlight	43.31 ± 9.96	22.98 ± 4.69	0.05	1.88
		BaA	1.52 ± 2.24	6.97 ± 3.89	0.23	0.22
		BaP	1.5 ± 2.24	0.27 ± 0.25	0.63	5.56
		BbF	1.51 ± 2.42	0.69 ± 0.6	0.63	2.19

Silver-Lead	**SAR**	BGHIP	0.26 ± 0.06	0.51 ± 0.07	0.06	0.51
		BkF	1.37 ± 2.18	0.29 ± 0.25	0.63	4.72
		Chr	2.59 ± 2.62	2.25 ± 2.37	0.63	1.15
		DBahA	0.58 ± 0.76	0.35 ± 0.24	1.00	1.66
		Fla	2.23 ± 1.71	1.92 ± 1.62	0.63	1.16
		IP	1.57 ± 2.26	0.62 ± 0.23	0.63	2.53
		Pyr	2.24 ± 0.59	10.04 ± 2.77	0.06	0.22
		SPAHHeavy	15.39 ± 16.06	23.91 ± 11.81	0.40	0.26
		%PAHHeavy	56.69 ± 9.96	77.02 ± 4.69	0.05	0.66
		SPAH	24.6 ± 21.83	30.43 ± 13.49	0.63	0.40
		Ace	1.03 ± 1.72	2.21 ± 3.13	1.00	0.47
		Ant	0.03 ± 0.02	0.04 ± 0.05	1.00	0.75
		Flu	0.54 ± 0.66	0 ± 0	0.33	NA
		Phe	1.4 ± 1.15	2.18 ± 0.54	0.40	0.64
		SPAHlight	3 ± 3.36	4.43 ± 2.64	0.80	0.68
		%PAHlight	27.32 ± 10.7	55.78 ± 23.4	0.24	0.49
		BaA	0.15 ± 0.25	0.44 ± 0.62	0.75	0.34
		BaP	0.18 ± 0.16	0 ± 0	0.55	NA
		BbF	0.05 ± 0.08	0.01 ± 0.02	1.00	5.00
Coal (anthracite)	**C**	BGHIP	0.35 ± 0.49	0.01 ± 0.02	0.55	35.00
		BkF	0.25 ± 0.36	0 ± 0	0.55	NA
		Chr	0.22 ± 0.28	1.22 ± 1.58	0.80	0.18
		DBahA	0.05 ± 0.09	0 ± 0	1.00	NA
		Fla	2.57 ± 2.75	0.07 ± 0.1	0.55	36.71
		IP	0 ± 0	0.05 ± 0.06	0.41	0.00
		Pyr	8.34 ± 12.38	1.38 ± 0.35	0.80	6.04
		SPAHHeavy	12.15 ± 15.37	3.19 ± 1.1	0.80	3.81
		%PAHHeavy	72.68 ± 10.7	44.22 ± 23.4	0.24	1.64
		SPAH	15.15 ± 18.72	7.62 ± 1.53	0.80	1.99
		Ace	3.42 ± 1.49	1.58 ± 1.57	0.4	2.16
		Ant	0.66 ± 0.93	0.45 ± 0.44	1	1.47
		Flu	25.33 ± 6.65	22.79 ± 23.65	0.8	1.11
		Phe	19.8 ± 10.9	16.05 ± 6.4	0.8	1.23
		SPAHlight	49.21 ± 19.97	40.87 ± 28.81	0.80	1.20
		%PAHlight	64.04 ± 0.83	56.01 ± 1.71	0.20	1.14
		BaA	3.62 ± 0.84	2.45 ± 1.05	0.4	1.48
		BaP	1.32 ± 0.11	0.48 ± 0.11	0.2	2.75
		BbF	2.01 ± 1.2	0.86 ± 0.42	0.4	2.34
Coal (graphite)	**CHAR**	BGHIP	0.56 ± 0.23	0.26 ± 0.26	0.4	2.15
		BkF	0.63 ± 0.3	0.32 ± 0.15	0.4	1.97
		Chr	1.98 ± 0.52	1.12 ± 0.89	0.4	1.77
		DBahA	1.23 ± 0.69	0.47 ± 0.29	0.4	2.62
		Fla	6.61 ± 6.62	9.16 ± 8.24	1	0.72
		IP	1.25 ± 0.22	0.95 ± 0.48	0.8	1.32
		Pyr	8.64 ± 6.04	17.09 ± 15.97	0.8	0.51
		SPAHHeavy	27.84 ± 12.21	33.16 ± 25.74	1.00	0.84
		%PAHHeavy	35.96 ± 0.83	43.99 ± 1.71	0.20	0.82
		SPAH	77.05 ± 32.17	74.03 ± 54.54	0.80	1.04

Table S7 – Facteur de bioconcentration (BCF) des métaux et des HAPs de *Cardamine resedifolia* provenant des zones minières (Mine) et des zones sauvages (Wild) selon les sites. Les BCF avec une valeur supérieur à 1 sont montrées en gras. NA : no data.

Copper Site	AVA		PDC	
element	BCF Mine	BCF Wild	BCF Mine	BCF Wild
Al	0.01	0.01	0.01	0.02
As	0.01	0.00	0.05	0.01
Ca	**2.22**	**2.01**	**1.17**	**1.54**
Cd	**1.94**	**1.45**	**1.52**	**2.69**
Co	0.03	0.02	0.10	0.11
Cr	0.02	0.02	0.12	0.02
Cu	0.03	0.14	0.10	0.10
Fe	0.02	0.01	0.02	0.05
Hg	0.08	0.15	0.22	0.22
K	0.45	0.90	0.56	0.53
Li	0.01	0.01	0.09	0.03
Mg	0.21	0.17	0.14	0.21
Mn	0.05	0.10	0.12	0.39
Mo	0.20	0.22	0.18	0.28
Ni	0.20	0.03	0.31	0.19
P	**1.24**	**1.24**	**1.32**	0.96
Pb	0.04	0.04	0.06	0.06
S	**2.81**	6.73	**6.31**	**5.04**
Sb	0.01	0.02	0.03	0.02
Se	0.24	0.10	0.10	0.32
Sr	0.15	0.27	0.28	0.27
Ta	0.01	0.02	0.02	0.09
V	0.01	0.01	0.07	0.02
Zn	**1.71**	2.03	**3.42**	**3.41**
SPAHlight	0.72	0.54	**1.42**	0.51
SPAHheavy	0.28	0.38	0.44	0.35
Silver-Lead Site	LB		SAR	
element	BCF Mine	BCF Wild	BCF Mine	BCF Wild
Al	0.14	0.02	0.03	0.04
As	0.11	0.02	0.04	0.00
Ca	**7.98**	**3.44**	0.54	NA
Cd	**1.93**	**2.21**	2.05	6.66
Co	0.74	0.05	0.09	0.06
Cr	0.18	0.02	0.05	0.03
Cu	0.42	0.23	0.12	0.10
Fe	0.35	0.03	0.05	0.03
Hg	0.15	0.24	0.04	0.15
K	**2.43**	0.73	0.36	0.57
Li	0.13	0.01	0.04	0.00
Mg	**1.95**	0.39	0.28	0.32
Mn	**1.72**	0.13	0.14	0.16
Mo	0.55	0.14	0.06	0.03
Ni	0.57	0.68	0.27	0.05
P	**14198.52**	**1.56**	**1.35**	**2.35**
Pb	0.29	0.14	0.09	0.15
S	0.49	**4.49**	**2.66**	NA
Sb	0.09	0.02	0.01	0.00
Se	0.60	0.22	0.40	0.22
Sr	0.17	**1.05**	0.94	0.59
Ta	0.22	0.02	0.03	NA
V	0.10	0.01	0.05	0.03
Zn	**3.73**	**2.94**	**2.73**	**5.07**
SPAHlight	**2.35**	**1.40**	0.59	**1.01**
SPAHheavy	0.30	0.25	0.15	0.44
Coal Site	CC		CHAR	
element	BCF Mine	BCF Wild	BCF Mine	BCF Wild
Al	0.02	0.04	NA	0.02
As	0.01	0.01	0.01	0.00
Ca	4.08	**3.61**	**2.18**	**4.96**
Cd	1.01	**1.65**	**1.61**	**2.91**
Co	0.05	0.03	0.06	0.04
Cr	0.07	0.05	0.01	0.00
Cu	0.29	0.02	0.05	0.10
Fe	0.04	0.03	NA	NA
Hg	0.09	0.24	0.05	0.13
K	0.84	0.47	0.96	0.58
Li	0.06	0.01	0.02	NA
Mg	0.97	0.54	0.19	0.15

Mn	0.07	0.06	0.10	0.06
Mo	0.48	0.04	0.12	0.06
Ni	0.28	0.07	0.19	0.05
P	**2.59**	**1.14**	**1.61**	NA
Pb	0.14	0.03	0.02	0.05
S	3.47	**4.08**	**3.92**	NA
Sb	0.04	0.01	0.01	0.00
Se	0.64	0.15	0.49	0.60
Sr	0.90	0.93	0.93	0.64
Ta	0.04	NA	0.03	NA
V	0.04	0.04	0.01	0.01
Zn	**1.74**	2.29	0.86	**1.98**
SPAHlight	**1.69**	**1.47**	**3.39**	**7.79**
SPAHheavy	**4.22**	0.09	**2.53**	0.82

Table S8 – Facteur de translocation (TF) des individus de *Cardamine resedifolia* provenant des sites miniers (M) et sauvage (W) selon les sites. Les moyennes des dosages des parties aériennes et des parties racinaires ont été utilisé afin de réaliser les ratio, un test de wilcoxon a été fait pour comparer ces valeurs entre les sites M et W de chaque paire. Les p-valeurs inférieure à 0.1, sont surlignées en rouge. NA : no data.

Site	Element	TF Mine	TF Wild	p-value (wilcoxon test)
AVA	Al	0.26 ± 0.31	0.37 ± 0.18	0.8
	As	0.37 ± 0.36	0.91 ± 0.15	0.1
	Ca	2.97 ± 0.91	2.68 ± 0.40	1
	Cd	1.04 ± 0.34	1.32 ± 0.31	0.3
	Co	8.42 ± 21.49	0.54 ± 0.26	0.8
	Cr	16.98 ± 44.02	0.76 ± 0.56	0.5
	Cu	0.25 ± 0.13	0.87 ± 0.11	0
	Fe	0.30 ± 0.30	0.34 ± 0.21	1
	Hg	0.46 ± 0.20	0.81 ± NA	0.7
	K	1.21 ± 0.20	1.64 ± 0.16	0.2
	Li	4.37 ± 10.13	0.72 ± 0.60	0.8
	Mg	1.13 ± 0.29	1.48 ± 0.01	0.2
	Mn	Inf ± NaN	1.06 ± 0.07	NA
	Mo	4.16 ± 8.65	1.13 ± 0.22	1
	Ni	757.28 ± 2001.74	0.60 ± 0.05	0.2
	P	2472.63 ± 4281.09	1.30 ± 0.50	1
	Pb	0.15 ± 0.07	0.71 ± 0.38	0
	S	Inf ± NaN	1.46 ± 0.20	0.8
	Sb	8.89 ± 22.32	0.87 ± 0.22	0.5
	Se	0.89 ± 0.45	0.74 ± 0.45	0.8
	Sr	889.57 ± 2168.97	1.19 ± 0.21	0
	Ta	0.46 ± 0.54	1.26 ± NA	0.7
	V	0.23 ± 0.25	0.55 ± 0.42	0.3
	Zn	11761.95 ± 28795.13	1.53 ± 0.25	0
PDC	Al	7197.58 ± 12465.71	0.76 ± 0.70	1
	As	3.80 ± 8.40	9.30 ± 20.51	0.6
	Ca	1.51 ± 0.47	1.85 ± 0.39	0.4
	Cd	17.33 ± 44.04	21.63 ± 51.13	0.9
	Co	9.64 ± 23.53	47.37 ± 114.16	0.9
	Cr	68.47 ± 176.73	123.07 ± 299.30	0.9
	Cu	0.93 ± 0.32	1.12 ± 0.59	0.4
	Fe	0.36 ± 0.40	0.61 ± 0.54	0.7
	Hg	0.74 ± 0.06	1.14 ± NA	0.7
	K	1.48 ± 0.30	1.42 ± 0.39	1
	Li	5.09 ± 10.76	8.97 ± 19.62	0.4
	Mg	1.19 ± 0.03	1.24 ± 0.49	0.7
	Mn	0.84 ± 0.28	1.37 ± 0.42	0
	Mo	3.44 ± 6.07	7.59 ± 15.94	1
	Ni	475.77 ± 1254.98	1151.45 ± 1782.46	0.4
	P	1.49 ± 0.32	1.14 ± 0.24	0.2
	Pb	17.35 ± 44.71	53.24 ± 129.36	1
	S	1.29 ± 0.03	1.59 ± 0.58	0.7
	Sb	1.72 ± 1.99	2.65 ± 3.51	0.7
	Se	0.91 ± 0.68	1.95 ± 2.45	0.4
	Sr	0.74 ± 0.06	1.16 ± 0.28	0
	Ta	0.30 ± 0.40	4.30 ± NA	0.7
	V	1.08 ± 1.11	75.27 ± 182.41	0.7
	Zn	1.74 ± 0.33	1.04 ± 0.07	0
	Al	0.44 ± 0.62	0.27 ± 0.15	1
	As	0.72 ± 0.51	10.12 ± 25.53	0.5
	Ca	1.49 ± 0.17	1.79 ± 0.87	0.8
	Cd	0.40 ± 0.32	0.38 ± 0.33	0.8
	Co	0.42 ± 0.51	0.35 ± 0.50	0.7
	Cr	0.57 ± 0.47	0.45 ± 0.11	0.4
	Cu	0.37 ± 0.12	0.52 ± 0.19	0.1
	Fe	0.51 ± 0.72	0.30 ± 0.15	1
	Hg	0.28 ± 0.12	0.72 ± 0.10	0.2
	K	1.99 ± 0.05	1.81 ± 0.20	0.4
	Li	7.04 ± 15.50	9.34 ± 23.54	0.6
	Mg	1.29 ± 0.18	1.18 ± 0.30	0.8
	Mn	1.74 ± 0.31	0.94 ± 0.34	0
	Mo	2.96 ± 5.02	2.80 ± 4.73	0.9
	Ni	1.62 ± 1.67	962.50 ± 2544.82	0.4
	P	1.99 ± 0.67	1.23 ± 0.07	0.2
	Pb	0.19 ± 0.06	0.12 ± 0.09	0.1
	S	1.50 ± 0.68	1.27 ± 0.35	0.8
	Sb	121.47 ± 296.28	1.95 ± 3.96	1
	Se	1.30 ± 1.48	1.07 ± 0.77	0.8

	Sr	1.27 ± 0.35	0.88 ± 0.31	0.1
	Ta	0.72 ± 0.54	0.42 ± 0.02	1
	V	0.39 ± 0.34	0.35 ± 0.13	0.5
	Zn	1.63 ± 0.23	1.24 ± 0.15	0
SAR	**Al**	0.85 ± 0.21	1.87 ± 1.49	0.8
	As	0.28 ± 0.26	0.80 ± 0.44	0.1
	Ca	1.73 ± 0.52	2.04 ± 0.40	0.8
	Cd	0.96 ± 0.08	0.52 ± 0.55	0.3
	Co	0.72 ± 0.03	0.71 ± 0.25	1
	Cr	0.83 ± 0.29	1.24 ± 0.79	0.6
	Cu	0.40 ± 0.28	0.68 ± 0.24	0.1
	Fe	0.83 ± 0.24	1.41 ± 1.09	0.8
	Hg	NA ± NA	NA ± NA	NA
	K	1.66 ± 0.24	1.79 ± 0.18	0.4
	Li	0.91 ± 0.10	0.80 ± 0.44	0.5
	Mg	1.32 ± 0.08	2.08 ± 0.36	0.2
	Mn	0.97 ± 0.12	0.89 ± 0.13	0.2
	Mo	0.89 ± 0.19	1.00 ± 0.00	0.3
	Ni	0.89 ± 0.11	146.86 ± 327.02	0.9
	P	1.23 ± 0.39	0.96 ± 0.38	0.8
	Pb	0.28 ± 0.20	0.07 ± 0.03	0
	S	1.21 ± 0.40	1.54 ± 0.53	0.8
	Sb	0.53 ± 0.50	1.00 ± 0.00	0.1
	Se	0.96 ± 0.06	1.00 ± 0.00	0.3
	Sr	1.48 ± 0.41	1.53 ± 0.50	0.5
	Ta	NA ± NA	NA ± NA	NA
	V	0.82 ± 0.18	1.22 ± 0.82	0.8
	Zn	1.29 ± 0.15	1.29 ± 0.46	1
CC	**Al**	0.84 ± 0.34	1.00 ± 0.94	1
	As	3.77 ± 8.24	0.72 ± 0.39	1
	Ca	1.60 ± 0.78	1.50 ± 0.20	1
	Cd	15.32 ± 38.93	0.74 ± 0.52	1
	Co	0.29 ± 0.27	0.53 ± 0.31	0.5
	Cr	36.09 ± 92.47	559.98 ± 791.37	0.9
	Cu	1.06 ± 0.80	0.57 ± 0.06	0.1
	Fe	0.51 ± 0.46	80176.06 ± 113385.56	0.8
	Hg	NA ± NA	NA ± NA	NA
	K	1.36 ± 0.28	0.95 ± 0.02	0.2
	Li	13.44 ± 33.15	0.70 ± 0.42	0.3
	Mg	1.76 ± 0.77	12042.71 ± 17028.76	0.8
	Mn	0.88 ± 0.17	0.74 ± 0.10	0.1
	Mo	9.15 ± 22.25	1.00 ± 0.00	0.6
	Ni	0.56 ± 0.40	0.58 ± 0.37	0.9
	P	0.98 ± 0.20	1.25 ± 0.35	0.4
	Pb	11.39 ± 26.03	0.46 ± 0.20	0.5
	S	1.36 ± 0.52	1.08 ± 0.04	0.8
	Sb	1.01 ± 0.69	1.00 ± 0.00	0.6
	Se	1.51 ± 1.67	1.00 ± 0.00	1
	Sr	0.75 ± 0.09	0.85 ± 0.04	0
	Ta	NA ± NA	NA ± NA	NA
	V	21.35 ± 54.35	0.89 ± 0.75	0.9
	Zn	1.03 ± 0.20	0.98 ± 0.10	0.7
	Al	0.50 ± 0.58	0.26 ± 0.40	0.2
	As	38.46 ± 84.98	0.67 ± 0.50	0.9
	Ca	1.42 ± 0.60	1.39 ± 0.14	1
	Cd	1.04 ± 0.63	59.86 ± 117.36	0.8
	Co	0.53 ± 0.15	0.58 ± 0.23	0.8
	Cr	0.24 ± 0.52	0.67 ± 0.50	0.3
	Cu	0.56 ± 0.14	0.54 ± 0.19	0.7
	Fe	0.50 ± 0.58	0.33 ± 0.50	0.7
	Hg	0.56 ± 0.09	1.02 ± 0.58	0.2
	K	1.11 ± 0.16	1.28 ± 0.12	0.3
	Li	0.95 ± 0.11	1.00 ± 0.00	0.2
	Mg	1.71 ± 0.10	1.11 ± 0.12	0
	Mn	0.90 ± 0.32	0.80 ± 0.17	0.9
	Mo	0.93 ± 0.15	1.00 ± 0.00	0.2
	Ni	1.63 ± 0.99	185.23 ± 366.08	0.9
	P	1.01 ± 0.19	0.80 ± 0.26	0.2
	Pb	0.28 ± 0.23	0.57 ± 0.41	0.2
	S	1.08 ± 0.23	0.97 ± 0.21	0.5
	Sb	0.90 ± 0.22	1.00 ± 0.00	0.2
	Se	0.91 ± 0.21	1.00 ± 0.00	0.2
	Sr	0.97 ± 0.16	0.68 ± 0.13	0
	Ta	NA ± NA	NA ± NA	NA

V	0.79 ± 0.43	0.50 ± 0.18	0.4
Zn	0.96 ± 0.29	0.79 ± 0.32	0.3

Table S9 – Hyperaccumulation of trace elements in land plants. Hyperaccumulation concentration criterion refers to the threshold above which a plant is considered a hyperaccumulator. Table from Krämer (2010)

Element	**Critical deficiency level (μg g^{-1})**	**Critical toxicity level (μg g^{-1})**	**Hyperaccumulation criterion to date (μg g^{-1})**	**Newly suggested[1] (μg g^{-1})**
Antimony (Sb)	n.r.	<2	>1000	2
Arsenic (As)	n.r.	<2–80	>1000	15
Cadmium (Cd)	n.r.	6–10	>100	5
Cobalt (Co)	n.r.	0.4–several	>1000	>300
Copper (Cu)	1–5	20–30	>1000	>300
Lead (Pb)	n.r.	0.6–28	>1000	–
Manganese (Mn)	10–20	200–3500	>10,000	10
Nickel (Ni)	0.002–0.004	10–50	>1000	390
Selenium (Se)	n.r.	3–100	>1000	20
Thallium (Tl)	n.r.	20	>1000	1
Zinc (Zn)	15–20	100–300	>10,000	>3000

Supplementary data D : Ecophysiologie d'une plante alpine hypertolérante exposée à des pollutions minières : Comment Cardamine resedifolia tolère la pression polluante ?

Traits foliaires

Table S1 – Biomarqueurs foliaires des différentes populations de *Cardamine resedifolia*. Les valeurs moyennes et leurs écart-type respectifs sont indiqués pour chaque populations ; les p-valeurs (test de wilcoxon) associé sont présents dans les colonne p-valeurs (seuil 0.05). Vi : fluorescence à 30 ms traduisant la capacité de la chaîne photosynthétique à transférer les électrons ; SLA : specific leaf area (cm2/g MF) ; LDMC : leaf dry matter content (gMS/ gMF) ; Chla/Chlb : ratio des concentrations en chlorophylle a et b respectivement ; Carotenoids : concentration en caroténoïdes (mg /g MF) ; NBI : ratio entre la concentration totale en chlorophylles (a+b) et la concentration en phénols ; Flavonoids : concentration en flavonoïdes (mg /g MF) ; Phenols : concentration en phénols (mg /g MF) ; MT : concentration en métallothionéines (mg /g MF) ; C/N : ratio du pourcentage de carbone sur le pourcentage d'azote. L'ensemble de ces données a été intégré en un marqueur : l'IBR

Biomarker :		**Vi**		**SLA (cm2/g MF)**		**LDMC (gMS/ gMF)**		**C/N**		**chla/chlb**	
Soil	**W vs M**	**mean ± sd**	**p-value**	**mean ± sd**	**p-value**	**mean ± sd**	**p-value**	**mean ± sd**	**p-value**	**mean ± sd**	**p-value**
AVA	**M**	0.59 ± 0.17	**0.01**	118.31 ± 23.35	**>0.01**	0.35 ± 0.07	**>0.01**	24.66 ± 3.7	**>0.01**	1.47 ± 0.06	0.69
AVA	**W**	0.74 ± 0.06		184.34 ± 42.34		0.25 ± 0.05		12.41 ± 1.57		1.54 ± 0.08	
PDC	**M**	0.69 ± 0.07	0.15	364.13 ± 91.47	0.93	0.11 ± 0.02	0.69	13.93 ± 1.26	0.42	1.65 ± 0.08	**0.03**
PDC	**W**	0.72 ± 0.05		436.72 ± 291.68		0.12 ± 0.04		13.32 ± 1.83		1.74 ± 0.04	
LB	**M**	0.58 ± 0.15	0.17	181.92 ± 54.43	0.55	0.2 ± 0.04	0.34	12.42 ± 0.89	0.69	1.32 ± 0.18	0.31
LB	**W**	0.66 ± 0.09		162.5 ± 27.8		0.21 ± 0.04		13.85 ± 0.49		1.51 ± 0.11	
SAR	**M**	0.62 ± 0.28	0.83	208.63 ± 55.2	0.07	0.17 ± 0.03	0.78	8.02 ± 0.73	0.69	1.88 ± 0.14	0.15
SAR	**W**	0.69 ± 0.45		157.5 ± 39.32		0.17 ± 0.03		7.54 ± 1.65		2.14 ± 0.07	
CC	**M**	0.64 ± 0.09	**0.02**	323.2 ± 122.28	**0.02**	0.13 ± 0.05	**0.04**	12.76 ± 6.13	1	2.21 ± 0.07	0.69
CC	**W**	0.71 ± 0.05		548.58 ± 153.01		0.08 ± 0.03		10.75 ± 1.01		2.26 ± 0.09	
CHAR	**M**	0.79 ± 0.05	0.23	301.48 ± 182.1	**0.03**	0.16 ± 0.05	1	7.68 ± 1.5	**>0.01**	2.09 ± 0.19	0.41
CHAR	**W**	0.76 ± 0.06		171.75 ± 37.23		0.17 ± 0.01		12.05 ± 2.13		1.93 ± 0.15	

Biomarker :		**Carotenoids (mg /g MF)**		**NBI**		**Flavonoids (mg /g MF)**		**Phenols (mg /g MF)**		**MT (mg /g MF)**	
Soil	**W vs M**	**mean ± sd**	**p-value**	**mean ± sd**	**p-value**	**mean ± sd**	**p-value**	**mean ± sd**	**p-value**	**mean ± sd**	**p-value**
AVA	**M**	0.05 ± 0.01	0.69	0.12 ± 0.03	**0.03**	1.41 ± 0.14	0.15	30.89 ± 3.67	**>0.01**	13.86 ± 3.34	**0.03**
AVA	**W**	0.08 ± 0.03		0.37 ± 0.01		1.12 ± 0.28		19.04 ± 5.65		8.88 ± 2.81	
PDC	**M**	0.08 ± 0.01	0.42	0.19 ± 0.04	**>0.01**	1.17 ± 0.14	0.31	19.73 ± 1.77	**>0.01**	14.91 ± 2.49	**>0.01**
PDC	**W**	0.09 ± 0.01		0.29 ± 0.05		1.06 ± 0.11		15.91 ± 1.29		8.35 ± 0.97	
LB	**M**	0.06 ± 0.01	0.15	0.18 ± 0.07	0.25	1.25 ± 0.17	0.22	20.14 ± 1.87	0.54	14.75 ± 2.67	**0.01**
LB	**W**	0.07 ± 0.02		0.26 ± 0		1.5 ± 0.48		20.46 ± 3.42		9.46 ± 2.29	
SAR	**M**	0.06 ± 0.02	**0.01**	0.21 ± 0.1	0.19	0.53 ± 0.18	**0.03**	14.11 ± 7.49	0.22	15.44 ± 2.22	0.05
SAR	**W**	0.13 ± 0.02		0.39 ± 0.16		0.85 ± 0.16		20.47 ± 5.38		11.02 ± 3.55	
CC	**M**	0.15 ± 0.01	0.79	0.48 ± 0.06	**0.03**	0.97 ± 0.07	0.69	18.96 ± 2.22	0.42	10.27 ± 2.27	0.31
CC	**W**	0.14 ± 0.01		0.38 ± 0.05		1.03 ± 0.14		20.6 ± 2.7		8.97 ± 2.86	
CHAR	**M**	0.13 ± 0.05	0.9	0.58 ± 0.16	0.78	0.77 ± 0.27	0.55	16.82 ± 8.01	0.9	11.08 ± 2.71	0.73
CHAR	**W**	0.16 ± 0.04		0.51 ± 0.21		0.9 ± 0.17		18.47 ± 6.02		10.89 ± 2.69	

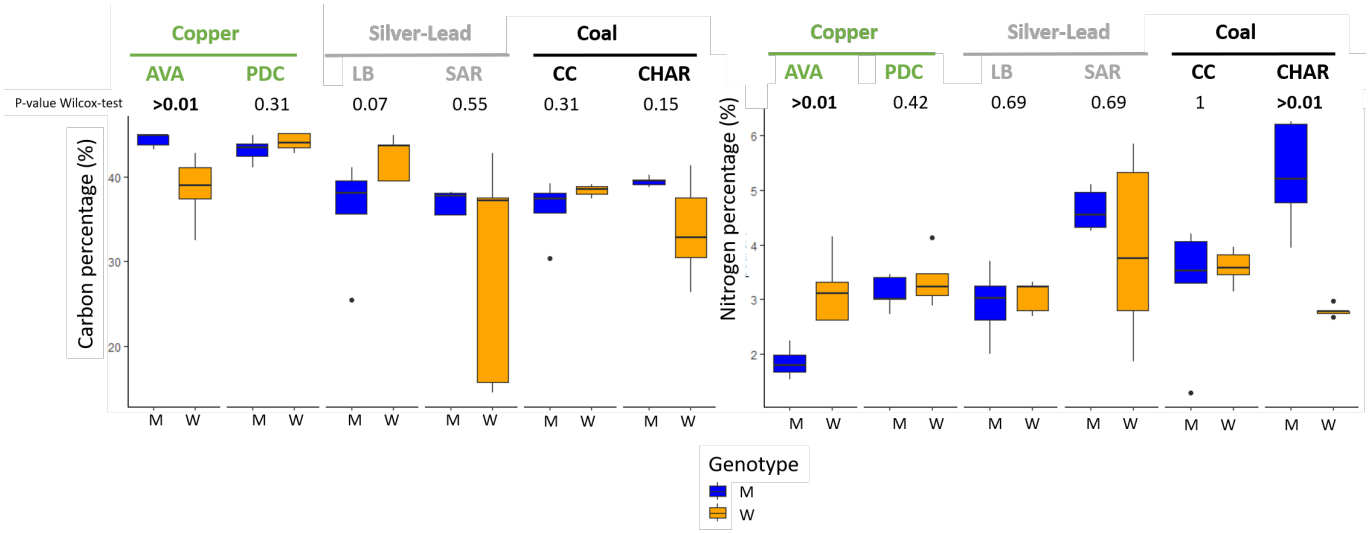


Figure 0.1 – Pourcentage de carbone et d'azote dans les tissus végétaux aériens de *Cardamine resedifolia* provenant des zones minières (M ; bleu) ou sauvages (W ; jaune). Un test de Wilcoxon a été réalisé afin de comparer les traits W et M à de chaque populations entre les zones M et W ; le résultat est écrit au sommeil des boxplot. Le type d'exploitation est indiqué en haut de la figure : vert pour les exploitation de cuivre ; gris pour les exploitation de plomb-argentifère et noir pour le charbon.

Traits omiques

Site de cuivre

Alpe de Villar d'arène, AVA

Table S2 – Résultats des expression différentielles des populations AVA-M en comparaison avec les populations AVA-W. Ce tableau présente les gènes significativement régulés (p-valeur ajustée < 0.05) entre les populations exposées à la condition M et la condition W. Gene ID, le nom du gène selon l'annotation TAIR ; Gene Symbol : abréviation du gène ; logFC, le logarithme du fold-change entre les deux conditions ; FDR, la p-valeur ajustée selon la méthode de contrôle du taux de fausses découvertes (False Discovery Rate) ;Gene Description : description du gène. Les gènes listés répondent aux critères de sélection $|\text{logFC}| \geq 1$ et $\text{FDR} < 0.05$.

Gene ID	Gene Symbol	logFC	FDR	Gene Description
AT1G06520	ATGPAT1	-1.42	3.00e-02	Encodes a membrane associated mitochondrial localized protein with glycerol-3-phosphate acyltransferase activity.Expressed in flower buds and siliques. Homozygous mutant plants are male sterile and have abnormal glycerolipid levels.
AT1G08200	AXS2	-1.03	4.70e-02	Encodes a putative UDP-D-apiose/UPD-D-xylose synthetase.
AT1G12520	ATCCS	1.67	1.40e-03	Copper/zinc superoxide dismutase copper chaperone. Localized to the chloroplast. Expressed in roots and shoots. Up-regulated in response to copper and senescence. The AtACC activates all three CuZnSOD activities located in three different subcellular compartments. Contains three domains, central, ATX-1 like and C-terminal. ATX-1 like domain essential for the copper chaperone function of AtCCS in planta.
AT1G19550	DHAR	-1.26	4.93e-02	
AT1G19570	ATDHAR1	-1.27	4.70e-02	Encodes a member of the dehydroascorbate reductase gene family. Critical for a mutualistic symbiosis between the host Arabidopsis and the root colonizing fungus Piriformospora indica.
AT1G19630	CYP722A1	-1.38	4.52e-02	member of CYP722A
AT1G20060	AT1G20060	1.2	4.70e-02	
AT1G45145	ATH5	-1.33	3.33e-02	encodes a cytosolic thioredoxin that reduces disulfide bridges of target proteins by the reversible formation of a disulfide bridge between two neighboring Cys residues present in the active site. Thioredoxins have been found to regulate a variety of biological reactions in prokaryotic and eukaryotic cells.
AT1G72140	NPF5.12	-1.24	2.20e-02	
AT1G76090	SMT3	-3.26	3.33e-02	Encodes S-adenosyl-methionine-sterol-C-methyltransferase, an enzyme in the sterol biosynthetic pathway.
AT1G76590	PLATZ2	-1.88	4.93e-02	
AT2G21620	RD2	-1.6	4.70e-02	Encodes gene that is induced in response to dessication ; mRNA expression is seen 10 and 24 hrs after start of dessication treatment.
AT2G25625	CV	-4.28	2.20e-02	
AT2G28190	AtSOD2	1.23	3.03e-02	Encodes a chloroplastic copper/zinc superoxide dismutase CSD2 that can detoxify superoxide radicals. Its expression is affected by miR398-directed mRNA cleavage.
AT2G29460	ATGSTU4	-2.13	3.70e-02	Encodes glutathione transferase belonging to the tau class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002).
AT2G38750	ANNAT4	-1.4	3.08e-02	Annexins are a family of calcium dependent membrane binding proteins though to be involved in Golgi mediated secretion. This is one of four annexins identified in Arabidopsis.
AT2G39210	PIC30	-1.52	4.70e-02	
AT2G39420	MAGL8	-2.28	2.05e-02	
AT3G02380	ATCOL2	1.17	4.93e-02	homologous to the flowering-time gene CONSTANS (CO) encoding zinc-finger proteins
AT3G08040	ATFRD3	2.74	1.62e-04	Encodes a member of the MATE (multidrug and toxin efflux family), expressed in roots but not shoots. Mutants accumulate excess iron, manganese and zinc, and express root Fe(III) chelatase activity even under iron sufficiency conditions. FRD3 is likely to function in root xylem loading of an iron chelator or other factor necessary for efficient iron uptake out of the xylem or apoplastic space and into leaf cells.
AT3G09920	PIP5K9	-1.32	1.30e-02	
AT3G17250	AT3G17250	-1.42	4.70e-02	
AT3G17860	JAI3	-1.48	4.77e-02	JAZs are direct targets of the SCFCOI1 E3 ubiquitin-ligase and JA treatment induces their proteasome-mediated degradation. Furthermore, JAI3 negatively regulates the key transcriptional activator of JA responses, AtMYC2. The C-terminal portion of JAZ3, including the Jas domain, appears to be important for JAZ3-COI1 binding in the presence of coronatine.
AT3G21215	AT3G21215	-1.04	3.03e-02	
AT3G43740	AT3G43740	-1.26	2.20e-02	
AT3G56240	AtHMP31	-2.21	1.62e-04	CCH protein belongs to a family of eukaryotic proteins that participate in intracellular copper homeostasis by delivering this metal to the secretory pathway ; mainly located along the vascular bundles of senescing leaves and petioles as well as in stem sieve elements ; hypothesized to have a role in copper mobilization from decaying organs towards reproductive structures, as a result of metalloprotein breakdown. The plant-specific C-terminal domain of the CCH protein forms amyloid-like fibrils in vitro.
AT4G05100	AtMYB74	-1.59	4.21e-02	Member of the R2R3 factor gene family.
AT4G13840	CER26	-2.09	1.38e-02	
AT4G14930	AT4G14930	-2.57	3.53e-02	
AT4G24370	PROS	-1.46	3.03e-02	
AT4G25100	ATFSD1	-1.64	1.08e-02	Fe-superoxide dismutase
AT4G30570	AT4G30570	-1.11	3.68e-02	
AT4G30780	AT4G30780	-1.38	3.00e-02	

AT5G14545		-4.55	3.68e-02	
AT5G16980	AT5G16980	-1.98	3.00e-02	
AT5G20190	AT5G20190	-1.15	3.68e-02	
AT5G20960	AAO1	1.31	3.68e-02	Encodes aldehyde oxidase AA01.
AT5G24380	ATYSL2	-1.73	4.87e-03	closest Arabidopsis homolog of Zea maize metal-phytosiderophore/metal-nicotianamine transporter ZmYS1
AT5G33290	XGD1	-1.56	2.20e-02	Acts as a xylogalacturonan xylosyltransferase within the XGA biosynthesis pathway. Involved in pectin biosynthesis.
AT5G47240	atnudt8	-1.94	4.88e-02	
AT5G61810	APC1	-1.32	4.21e-02	
AT5G66020	ATSAC1B	1.76	4.93e-02	Mutants in this gene are unable to express female sterility in response to beta-aminobutyric acid, as wild type plants do. non-consensus AT donor splice site at exon 7, TA donor splice site at exon 10, AT acceptor splice at exon 13.

Table S3 – Processus biologique (Biological process ; BP go term) significativement enrichis entre les populations AVA-M et AVA-W. ID : numéro du BP, FDR : test statistique du *false rate discovery*, Gene : gène impliqués dans l'enrichissement de la voie d'après l'annotation TAIR.

ID	Description	FDR	gene
GO :0098869	cellular oxidant detoxification	1.06E-06	AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190 AT1G19570 AT1G19550
GO :0009636	response to toxic substance	2.97E-06	AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190 AT1G45145 AT2G29460 AT1G19570 AT1G19550
GO :1990748	cellular detoxification	2.97E-06	AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190 AT1G19570 AT1G19550
GO :0097237	cellular response to toxic substance	2.97E-06	AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190 AT1G19570 AT1G19550
GO :0098754	detoxification	2.01E-05	AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190 AT2G29460 AT1G19570 AT1G19550
GO :0034614	cellular response to reactive oxygen species	2.21E-05	AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190 AT1G19570
GO :0019430	removal of superoxide radicals	4.91E-05	AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190
GO :0071450	cellular response to oxygen radical	4.91E-05	AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190
GO :0071451	cellular response to superoxide	4.91E-05	AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190
GO :0000303	response to superoxide	6.63E-05	AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190
GO :0000305	response to oxygen radical	6.63E-05	AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190
GO :0006801	superoxide metabolic process	7.59E-05	AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190
GO :0072593	reactive oxygen species metabolic process	1.31E-04	AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190 AT1G19570 AT1G19550
GO :0034599	cellular response to oxidative stress	2.74E-04	AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190 AT1G19570
GO :0000302	response to reactive oxygen species	3.57E-04	AT3G56240 AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190 AT1G19570
GO :0010193	response to ozone	5.48E-04	AT4G25100 AT2G28190 AT1G19570
GO :0062197	cellular response to chemical stress	1.34E-03	AT1G12520 AT4G25100 AT2G28190 AT1G19570
GO :0006749	glutathione metabolic process	1.40E-03	AT2G29460 AT1G19570 AT1G19550
GO :0010038	response to metal ion	1.42E-03	AT3G56240 AT5G24380 AT4G25100 AT2G28190 AT1G19570
GO :0046916	cellular transition metal ion homeostasis	2.08E-03	AT3G56240 AT3G08040 AT1G12520
GO :0046688	response to copper ion	4.91E-03	AT4G25100 AT2G28190
GO :0055070	copper ion homeostasis	4.91E-03	AT3G56240 AT1G12520
GO :0010039	response to iron ion	7.39E-03	AT5G24380 AT2G28190
GO :0019852	L-ascorbic acid metabolic process	7.81E-03	AT1G19570 AT1G19550
GO :0055076	transition metal ion homeostasis	8.06E-03	AT3G56240 AT3G08040 AT1G12520
GO :0006575	cellular modified amino acid metabolic process	8.80E-03	AT2G29460 AT1G19570 AT1G19550
GO :1901334	lactone metabolic process	9.86E-03	AT1G19570 AT1G19550
GO :0042744	hydrogen peroxide catabolic process	1.37E-02	AT1G19570 AT1G19550
GO :0006875	cellular metal ion homeostasis	1.52E-02	AT3G56240 AT3G08040 AT1G12520
GO :0010043	response to zinc ion	2.26E-02	AT5G24380 AT1G19570
GO :0009226	nucleotide-sugar biosynthetic process	2.29E-02	AT4G30570 AT1G08200
GO :0006694	steroid biosynthetic process	2.33E-02	AT1G76090 AT1G19630
GO :0098661	inorganic anion transmembrane transport	2.33E-02	AT1G72140 AT5G61810
GO :0030003	cellular cation homeostasis	2.33E-02	AT3G56240 AT3G08040 AT1G12520
GO :0006650	glycerophospholipid metabolic process	2.49E-02	AT3G09920 AT1G06520 AT5G66020
GO :0006873	cellular ion homeostasis	2.56E-02	AT3G56240 AT3G08040 AT1G12520
GO :0009225	nucleotide-sugar metabolic process	2.72E-02	AT4G30570 AT1G08200
GO :0016125	sterol metabolic process	2.76E-02	AT1G76090 AT1G19630
GO :0042743	hydrogen peroxide metabolic process	2.79E-02	AT1G19570 AT1G19550
GO :0055065	metal ion homeostasis	3.44E-02	AT3G56240 AT3G08040 AT1G12520
GO :0055082	cellular chemical homeostasis	3.47E-02	AT3G56240 AT3G08040 AT1G12520
GO :0046486	glycerolipid metabolic process	3.54E-02	AT3G09920 AT1G06520 AT5G66020
GO :0008202	steroid metabolic process	3.58E-02	AT1G76090 AT1G19630
GO :0098660	inorganic ion transmembrane transport	3.75E-02	AT1G72140 AT5G61810 AT2G39210
GO :0006767	water-soluble vitamin metabolic process	3.87E-02	AT1G19570 AT1G19550
GO :0042446	hormone biosynthetic process	4.01E-02	AT5G20960 AT1G19630
GO :0006644	phospholipid metabolic process	4.69E-02	AT3G09920 AT1G06520 AT5G66020

GO :0055080	cation homeostasis	4.69E-02	AT3G56240 AT3G08040 AT1G12520	

Table S4 – Enrichissement KEGG des DEG significatifs entre les populations AVA-M et AVA-W (pval > 0.05 et |logfc| < 0.05). La colonne p-value indique la significativité du test d'enrichissement brute, la colonne FDR représente le taux de faux positifs (false rate discovery). En raison du faible nombre de pathway KEGG identifiés, les catégories représentant une p-valeur < 0.05 sont représentées à défaut des valeurs de FDR. Enfin, geneID liste les identifiants des gènes associés à chaque catégorie.

ID	Description	pvalue	FDR	geneID
ath00480	Glutathione metabolism	0.00	0.06	AT2G29460 AT1G19570 AT1G19550
ath00053	Ascorbate and aldarate metabolism	0.01	0.09	AT1G19570 AT1G19550
ath04070	Phosphatidylinositol signaling system	0.02	0.09	AT3G09920 AT5G66020
ath00562	Inositol phosphate metabolism	0.02	0.09	AT3G09920 AT5G66020
ath04146	Peroxisome	0.03	0.10	AT4G25100 AT2G28190
ath01250	Biosynthesis of nucleotide sugars	0.04	0.10	AT4G30570 AT1G08200

Table S5 – Métabolites différentiellement exprimés entre les individus AVA-M et AVA-W (pval > 0.05 et |logfc| < 0.05). Leurs identifiant PubChemID, leurs nom simplifier ainsi que leur catégorie classyfire sont indiquées dans les colonnes de même nom. PubChem_cid indique l'identifiant PubChem lorsque celui était disponible, Name correspond au nom du composé identifié, et Classyfire_subclass précise la sous-classe chimique selon ClassyFire. Les entrées UNK indiquent que l'information n'était pas disponible.

log2.FC.	raw.pval	PubChemID	Name	Classyfire subclass
-1.75	2.13E-02	50	2-keto-L-gluconate	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.64	4.70E-02	4970828		UNK
-1.38	6.08E-03	5460027	melibiose	Fatty acyl glycosides
-1.37	3.93E-03	131836346		Coumarin glycosides
-1.33	1.43E-02	1175	urate	Purines and purine derivatives
-1.33	4.22E-03	131835631		Hydrolyzable tannins
-1.25	3.09E-02	370	gallic acid	Benzoic acids and derivatives
-1.21	2.35E-02	75107057		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.16	9.99E-03	2946636	Tryptophan alkaloids	Indolyl carboxylic acids and derivatives
-1.10	1.07E-02	54670067	ascorbic acid	Furanones
-1.08	5.20E-03	UNK		UNK
-1.00	9.04E-03	14841202		Flavonoid glycosides
1.01	3.31E-03	1072	riboflavin	Alloxazines and isoalloxazines
1.01	4.90E-02	1080	carbocysteine	Amino acids, peptides, and analogues
1.02	3.40E-02	465181		Amino acids, peptides, and analogues
1.02	3.22E-02	UNK		UNK
1.11	2.69E-03	5280406	Sinapic acid derivative	Hydroxycinnamic acids and derivatives

Table S6 – Résultats des expression différentielles des populations PDC-M en comparaison avec les populations PDC-W. Ce tableau présente les gènes significativement régulés (p-valeur ajustée < 0.05) entre les populations exposées à la condition M et la condition W. Gene ID, le nom du gène selon l'annotation TAIR ; Gene Symbol : abréviation du gène ; logFC, le logarithme du fold-change entre les deux conditions ; FDR, la p-valeur ajustée selon la méthode de contrôle du taux de fausses découvertes (False Discovery Rate) ;Gene Description : description du gène. Les gènes listés répondent aux critères de sélection $|\text{logFC}| \geq 1$ et FDR < 0.05.

GeneID	GeneSymbol	logFC	FDR	GeneName
AT1G05440	AT1G05440	-2.92	3.45e-02	
AT1G10360	ATGSTU18	-2.47	3.32e-02	Encodes glutathione transferase belonging to the tau class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002).
AT1G12230	GSM2-LIKE	1.16	2.93e-05	
AT1G12570	AT1G12570	1.79	1.29e-03	
AT1G12790	AT1G12790	1.17	8.36e-03	
AT1G48300	DGAT3	1.15	3.10e-02	
AT1G52690	LEA7	-6.07	3.10e-02	
AT1G61190	AT1G61190	-1.91	1.29e-03	
AT1G61300	AT1G61300	-1.67	1.66e-02	
AT2G17380	AP19	1.15	2.93e-05	Encodes clathrin assembly protein AP19.
AT2G18180	AT2G18180	1.98	2.82e-04	
AT2G24130	AT2G24130	-4.04	1.78e-02	
AT2G32800	AP4.3A	-1.87	4.42e-02	
AT2G47770	ATTSPO	-4.52	3.56e-02	Encodes a membrane-bound protein designated AtTSPO (Arabidopsis thaliana TSPO-related). AtTSPO is related to the bacterial outer membrane tryptophan-rich sensory protein (TspO) and the mammalian mitochondrial 18 kDa Translocator Protein (18 kDa TSPO), members of the TspO/MBR domain-containing membrane proteins. Mainly detected in dry seeds, but can be induced in vegetative tissues by osmotic or salt stress or abscisic acid treatment. Located in endoplasmic reticulum and the Golgi stacks.
AT3G02480	ABR	-4.17	2.71e-02	
AT3G02930	AT3G02930	-1.21	1.82e-02	
AT3G03240	AT3G03240	-3.1	4.42e-02	
AT3G05685	AT3G05685	-3.06	5.39e-03	
AT3G13660	AT3G13660	2.2	1.66e-02	
AT3G20340	AT3G20340	-3.12	4.42e-02	Expression of the gene is downregulated in the presence of paraquat, an inducer of photoxidative stress.
AT3G25680	AT3G25680	1.61	2.33e-05	
AT3G48350	CEP3	2.06	9.97e-05	
AT3G49160	AT3G49160	-1.28	1.98e-02	Expression of the gene is downregulated in the presence of paraquat, an inducer of photoxidative stress.
AT3G50170	AT3G50170	-1.88	1.16e-02	
AT3G55600	AT3G55600	-1.17	4.42e-02	
AT3G56090	ATFER3	-1.77	3.82e-03	Encodes FERRITIN 3, AtFER3. Ferritins are a class of 24-mer multi-meric proteins found in all kingdoms of life. Function as the main iron store in mammals. Evidence suggests that Arabidopsis ferritins are essential to protect cells against oxidative damage, but they do not constitute the major iron pool.
AT4G02850	DAAR1	2.95	4.42e-02	
AT4G12690	AT4G12690	-1.92	3.45e-02	
AT4G18250	AT4G18250	-3.29	5.55e-03	
AT4G30570	AT4G30570	-1.05	4.69e-02	
AT5G01600	ATFER1	-2.22	2.87e-03	Encodes a ferretin protein that is targeted to the chloroplast. Member of a Ferritin gene family. Gene expression is induced in response to iron overload and by nitric oxide. Expression of the gene is downregulated in the presence of paraquat, an inducer of photoxidative stress.
AT5G01690	ATCHX27	-6.86	2.42e-02	member of Putative Na+/H+ antiporter family
AT5G06510	NF-YA10	-1.83	3.10e-02	
AT5G16850	ATTERT	1.66	3.45e-02	Encodes the catalytic subunit of telomerase reverse transcriptase. Involved in telomere homeostasis. Homozygous double mutants with ATR show gross morphological defects over a period of generations. TERT shows Class II telomerase activity in vitro, indicating that it can initiate de novo telomerase synthesis on non-telomeric DNA, often using a preferred position within the telomerase-bound RNA.
AT5G47190	PRPL19	1.6	3.10e-02	
AT5G53010	AT5G53010	2.54	1.11e-02	
AT5G62720	AtNITR2 ;1	1.11	8.36e-03	

Table S7 – Processus biologique (Biological process ; BP go term) significativement enrichis entre les populations PDC-M et PDC-W. ID : numero du BP, FDR : test statistique du *false rate discovery*, Gene : gène impliqués dans l'enrichissement de la voie d'après l'annotation TAIR.

ID	Description	FDR	gene

GO :0006880	intracellular sequestering of iron ion	1.42E-02	AT5G01600 AT3G56090
GO :0097577	sequestering of iron ion	1.42E-02	AT5G01600 AT3G56090
GO :0000041	transition metal ion transport	1.42E-02	AT5G01600 AT3G56090 AT5G53010
GO :0051238	sequestering of metal ion	1.61E-02	AT5G01600 AT3G56090
GO :0010039	response to iron ion	2.13E-02	AT5G01600 AT3G56090
GO :0055080	cation homeostasis	2.13E-02	AT5G01600 AT3G56090 AT5G53010 AT5G01690
GO :0006826	iron ion transport	2.70E-02	AT5G01600 AT3G56090
GO :0006875	cellular metal ion homeostasis	2.70E-02	AT5G01600 AT3G56090 AT5G53010
GO :0006812	cation transport	2.70E-02	AT5G01600 AT3G56090 AT5G53010 AT5G01690
GO :0006879	cellular iron ion homeostasis	2.70E-02	AT5G01600 AT3G56090
GO :0098771	inorganic ion homeostasis	2.70E-02	AT5G01600 AT3G56090 AT5G53010 AT5G01690
GO :0006811	ion transport	2.70E-02	AT5G01600 AT3G56090 AT5G62720 AT5G53010 AT5G01690
GO :0050801	ion homeostasis	3.04E-02	AT5G01600 AT3G56090 AT5G53010 AT5G01690
GO :0051651	maintenance of location in cell	3.13E-02	AT5G01600 AT3G56090
GO :0030003	cellular cation homeostasis	3.13E-02	AT5G01600 AT3G56090 AT5G53010
GO :0006873	cellular ion homeostasis	3.42E-02	AT5G01600 AT3G56090 AT5G53010
GO :0051235	maintenance of location	4.05E-02	AT5G01600 AT3G56090
GO :0055072	iron ion homeostasis	4.05E-02	AT5G01600 AT3G56090
GO :0046916	cellular transition metal ion homeostasis	4.05E-02	AT5G01600 AT3G56090
GO :0055065	metal ion homeostasis	4.05E-02	AT5G01600 AT3G56090 AT5G53010
GO :0055082	cellular chemical homeostasis	4.05E-02	AT5G01600 AT3G56090 AT5G53010
GO :0007131	reciprocal meiotic recombination	4.17E-02	AT1G12790 AT3G02930
GO :0140527	reciprocal homologous recombination	4.17E-02	AT1G12790 AT3G02930
GO :0030001	metal ion transport	4.43E-02	AT5G01600 AT3G56090 AT5G53010
GO :0035825	homologous recombination	4.50E-02	AT1G12790 AT3G02930

Table S8 – Enrichissement KEGG des DEG significatifs entre les populations PDC-M et PDC-W (pval > 0.05 et $|\text{logfc}| < 0.05$). La colonne p-value indique la significativité brute du test d'enrichissement, la colonne FDR représente le taux de faux positifs (false rate discovery). En raison du faible nombre de pathway KEGG identifiés, les catégories représentant une p-valeur < 0.05 sont représentées à défaut des valeurs de FDR. Enfin, geneID liste les identifiants des gènes associés à chaque catégorie.

ID	Description	pvalue	FDR	geneID
ath00860	Porphyrin metabolism	6.10E-03	9.63E-02	AT5G01600 AT3G56090

Table S9 – Métabolites différentiellement exprimés entre les individus PDC-M et PDC-W (pval > 0.05 et $|\text{logfc}| < 0.05$). Leurs identifiant PubChemID, leurs nom simplifier ainsi que leur catégorie classyfire sont indiquées dans les colonnes de même nom. PubChem_cid indique l'identifiant PubChem lorsque celui était disponible, Name correspond au nom du composé identifié, et Classyfire_subclass précise la sous-classe chimique selon ClassyFire. Les entrées UNK indiquent que l'information n'était pas disponible.

log2.FC.	raw.pval	PubChem_cid	Name	Classyfire_subclass
-4.92	1.78E-02	364108		UNK
-4.65	2.89E-02	15800		UNK
-3.77	1.97E-02	5281657	Norlichexanthone	1-benzopyrans
-2.50	3.89E-02	75061252		Flavonoid glycosides
-2.31	3.70E-02	72732658		Hydroxycinnamic acids and derivatives
1.36	1.59E-02	UNK		UNK
1.62	4.15E-02	54676860	ascorbic acid	Furanones

Sites de plomb-argentifère

Lac blanc, LB

Table S10 – Résultats des expression différentielles des populations LB-M en comparaison avec les populations LB-W. Ce tableau présente les gènes significativement régulés (p-valeur ajustée < 0.05) entre les populations exposées à la condition M et la condition W. Gene ID, le nom du gène selon l'annotation TAIR ; Gene Symbol : abréviation du gène ; logFC, le logarithme du fold-change entre les deux conditions ; FDR, la p-valeur ajustée selon la méthode de contrôle du taux de fausses découvertes (False Discovery Rate) ;Gene Description : description du gène. Les gènes listés répondent aux critères de sélection $|\text{logFC}| \geq 1$ et FDR < 0.05.

Gene ID	Gene Symbol	logFC	FDR	Gene Description
AT1G02970	ATWEE1	1.62	8.98e-03	Protein kinase that negatively regulates the entry into mitosis.
AT1G07610	MT1C	1.32	4.87e-02	one of the five metallothioneins (MTs) genes identified in Arabidopsis. MTs are cysteine-rich proteins required for heavy metal tolerance.
AT1G07620	ATOBGM	1.04	2.45e-02	
AT1G09100	RPT5B	-1.55	2.40e-04	Encodes RPT5b (Regulatory Particle 5b), one of the six AAA-ATPases of the proteasome regulatory particle. Essential for gametophyte development. In Arabidopsis, the RPT5 subunit is encoded by two highly homologous genes, RPT5a and RPT5b. RPT5a and RPT5b show accession-dependent functional redundancy. In Wassilewskija (Ws) accession : mutant alleles of RPT5a displayed 50% pollen lethality, indicating that RPT5a is essential for male gametophyte development. In the Columbia (Col) accession, a rpt5a mutant allele did not display such a phenotype because the RPT5b Col allele complements the rpt5a defect in the male gametophyte, whereas the RPT5b Ws allele does not. Double rpt5a rpt5b mutants in Col background showed a complete male and female gametophyte lethal phenotype.
AT1G09350	AtGolS3	-2.54	1.39e-02	
AT1G09490	AT1G09490	1.04	4.90e-02	similar to Eucalyptus gunnii alcohol dehydrogenase of unknown physiological function (GI :1143445), Vigna unguiculata (gi :1854445), NOT a cinnamyl-alcohol dehydrogenase ; Location of EST gb :H37170, gb :H77227 and gb :AA605565
AT1G10360	ATGSTU18	-2.45	8.75e-03	Encodes glutathione transferase belonging to the tau class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002).
AT1G12520	ATCCS	1.57	3.44e-04	Copper/zinc superoxide dismutase copper chaperone. Localized to the chloroplast. Expressed in roots and shoots. Up-regulated in response to copper and senescence. The AtACC activates all three CuZnSOD activities located in three different subcellular compartments. Contains three domains, central, ATX-1 like and C-terminal. ATX-1 like domain essential for the copper chaperone function of AtCCS in planta.
AT1G19640	JMT	-1.72	3.44e-03	Encodes a S-adenosyl-L-methionine :jasmonic acid carboxyl methyltransferase that catalyzes the formation of methyljasmonate from jasmonic acid. Its expression is induced in response to wounding or methyljasmonate treatment.
AT1G21400	AT1G21400	-1.14	2.12e-03	
AT1G23060	MDP40	-3.19	2.07e-02	
AT1G23070	AT1G23070	-1.63	2.97e-02	
AT1G23730	ATBCA3	-2.89	2.66e-04	
AT1G25530	AT1G25530	-1.53	3.72e-02	
AT1G26680	AT1G26680	2.7	1.14e-03	
AT1G27130	ATGSTU13	-1.02	3.72e-02	Encodes glutathione transferase belonging to the tau class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002).
AT1G29050	TBL38	-1.33	1.77e-03	Encodes a member of the TBL (TRICHOME BIREFRINGENCE-LIKE) gene family containing a plant-specific DUF231 (domain of unknown function) domain. TBL gene family has 46 members, two of which (TBR/AT5G06700 and TBL3/AT5G01360) have been shown to be involved in the synthesis and deposition of secondary wall cellulose, presumably by influencing the esterification state of pectic polymers. A nomenclature for this gene family has been proposed (Volker Bischoff & Wolf Scheible, 2010, personal communication).
AT1G30400	ABCC1	1.07	2.40e-04	glutathione S-conjugate transporting ATPase (AtMRP1) mRNA. The expression of this gene is upregulated by herbicide safeners such as benoxacor and fenclorim.
AT1G30410	ABCC12	1.48	2.66e-04	member of MRP subfamily
AT1G30420	ABCC11	1.43	2.66e-04	member of MRP subfamily
AT1G33340	PICALM8	1.51	1.39e-02	
AT1G34760	GF14	-1.1	1.76e-03	Encodes a 14-3-3 protein. Binds H+-ATPase in response to blue light.
AT1G36370	MSA1	-1.15	1.39e-02	Encodes a putative serine hydroxymethyltransferase.
AT1G48130	ATPER1	3.38	1.12e-02	encodes a protein similar to the 1-cysteine (1-Cys) peroxiredoxin family of antioxidants. Expression is limited to seed (aleurone and embryo) and is not induced by ABA or drought.
AT1G49310	AT1G49310	1.6	2.07e-03	
AT1G50000	AT1G50000	1.05	1.60e-03	
AT1G51090	AtHMAD1	-2.07	3.72e-02	
AT1G55190	PRA1.F2	-1.22	2.07e-02	
AT1G59725	AT1G59725	1.12	4.87e-02	
AT1G60750	AT1G60750	1.55	4.89e-03	
AT1G61490	AT1G61490	1.17	4.40e-02	
AT1G62510	AT1G62510	3.4	2.63e-03	
AT1G62710	AEP2	-1.39	2.70e-02	Encodes a vacuolar processing enzyme belonging to a novel group of cysteine proteases that is expressed specifically in seeds and is essential for the proper processing of storage proteins.

AT1G63440	AtHMP12	1.47	9.30e-03	The Arabidopsis P-type ATPase HMA5 is involved in Cu detoxification. hma5 mutant plants exhibit Cu hypersensitivity, which is especially dramatic in roots where HMA5 is mostly expressed.
AT1G64660	ATMGL	-1.14	5.15e-03	Encodes a functional methionine gamma-lyase, a cytosolic enzyme catalyzes the degradation of methionine into methanethiol, alpha-ketobutyrate and ammonia. The catabolism of excess methionine is important to methionine homeostasis.
AT1G64960	CAP-G2	2.24	9.14e-03	
AT1G67810	SUFE2	3.14	2.04e-02	Encodes a protein capable of stimulating the cysteine desulfurase activity of CpNifS (AT1G08490) in vitro. SufE2 :GFP localizes to the chloroplasts where it is likely to play a role in iron-sulfur cluster assembly. Transcript levels for this gene are high in the pollen relative to other organs based on RT-PCR analysis.
AT1G69480	AT1G69480	-2.94	1.97e-03	
AT1G70985	AT1G70985	1.33	4.84e-02	
AT1G71200	bHLH160	-8.71	1.61e-05	
AT1G71695	AT1G71695	-2.75	2.66e-04	
AT1G73040	AT1G73040	1.54	2.97e-02	
AT1G73750	AT1G73750	1.13	3.67e-02	
AT1G75830	LCR67	-1.48	3.68e-02	Predicted to encode a PR (pathogenesis-related) protein. Belongs to the plant defensin (PDF) family with the following members : At1g75830/PDF1.1, At5g44420/PDF1.2a, At2g26020/PDF1.2b, At5g44430/PDF1.2c, At2g26010/PDF1.3, At1g19610/PDF1.4, At1g55010/PDF1.5, At2g02120/PDF2.1, At2g02100/PDF2.2, At2g02130/PDF2.3, At1g61070/PDF2.4, At5g63660/PDF2.5, At2g02140/PDF2.6, At5g38330/PDF3.1 and At4g30070/PDF3.2.
AT1G75990	AT1G75990	1.39	2.09e-03	
AT1G76520	PILS3	-1.03	1.60e-03	
AT1G76530	PILS4	-1.03	4.76e-03	
AT1G78440	ATGA2OX1	-2.11	1.21e-03	Encodes a gibberellin 2-oxidase that acts on C19 gibberellins.
AT1G80050	APT2	-1.42	4.30e-03	Encodes an adenosine phosphoribosyl transferase(E.C :2.4.2.7), a constitutively expressed enzyme involved in the one-step salvage of adenine to AMP. This isozyme has high affinity for cytokinins and is likely to be localized to the cytosol.
AT1G80130	AT1G80130	-1.53	6.55e-04	
AT1G80820	ATCCR2	-1.81	3.19e-02	Encodes an cinnamoyl CoA reductase isoform. Involved in lignin biosynthesis.
AT2G04235	AT2G04235	1.42	1.39e-02	
AT2G05440	ATGRP9	-3.07	3.33e-05	
AT2G14210	AGL44	1.43	2.97e-02	MADS box gene, transcription factor
AT2G16510	VHA-c5	-1.27	4.07e-02	
AT2G18328	ATRL4	-1.1	5.15e-03	
AT2G19590	ACO1	-2.68	2.55e-02	encodes a protein whose sequence is similar to 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase
AT2G20635	AT2G20635	1.65	3.07e-02	
AT2G20980	MCM10	-1.01	4.50e-02	Similar to MCM10, which in other organism was shown to be involved in the initiation of DNA replication.
AT2G21590	APL4	-1.47	4.89e-03	Encodes the large subunit of ADP-glucose pyrophosphorylase, the enzyme which catalyzes the first and limiting step in starch biosynthesis. The large subunit plays a regulatory role whereas the small subunit (ApS) is the catalytic isoform. Four isoforms of the large subunit (ApL1-4) have been described.
AT2G22610	MDKIN2	1.37	1.42e-02	
AT2G23120	AT2G23120	-2.04	1.22e-05	
AT2G24080	AtFDB15	-6.15	1.77e-03	
AT2G25450	GSL-OH	2.27	2.19e-03	encodes a protein whose sequence is similar to ACC oxidase
AT2G25625	CV	-6.55	3.39e-06	
AT2G26010	PDF1.3	-1.33	4.20e-02	Predicted to encode a PR (pathogenesis-related) protein. Belongs to the plant defensin (PDF) family with the following members : At1g75830/PDF1.1, At5g44420/PDF1.2a, At2g26020/PDF1.2b, At5g44430/PDF1.2c, At2g26010/PDF1.3, At1g19610/PDF1.4, At1g55010/PDF1.5, At2g02120/PDF2.1, At2g02100/PDF2.2, At2g02130/PDF2.3, At1g61070/PDF2.4, At5g63660/PDF2.5, At2g02140/PDF2.6, At5g38330/PDF3.1 and At4g30070/PDF3.2.
AT2G26020	PDF1.2b	-2.2	3.92e-03	Predicted to encode a PR (pathogenesis-related) protein. Belongs to the plant defensin (PDF) family with the following members : At1g75830/PDF1.1, At5g44420/PDF1.2a, At2g26020/PDF1.2b, At5g44430/PDF1.2c, At2g26010/PDF1.3, At1g19610/PDF1.4, At1g55010/PDF1.5, At2g02120/PDF2.1, At2g02100/PDF2.2, At2g02130/PDF2.3, At1g61070/PDF2.4, At5g63660/PDF2.5, At2g02140/PDF2.6, At5g38330/PDF3.1 and At4g30070/PDF3.2.
AT2G28190	AtSOD2	1.12	1.39e-02	Encodes a chloroplastic copper/zinc superoxide dismutase CSD2 that can detoxify superoxide radicals. Its expression is affected by miR398-directed mRNA cleavage.
AT2G30540	ROXY7	-1.06	3.68e-02	
AT2G30820	AT2G30820	2.57	8.15e-03	
AT2G30830	AT2G30830	1.53	2.46e-02	encodes a protein whose sequence is similar to 2-oxoglutarate-dependent dioxygenase
AT2G32530	ATCSLB03	1.88	2.34e-02	encodes a gene similar to cellulose synthase
AT2G32620	ATCSLB02	2.99	3.09e-02	encodes a gene similar to cellulose synthase
AT2G33570	GALS1	-1.02	3.01e-02	
AT2G34980	SETH1	-1.13	4.67e-02	Encodes a putative phosphatidylinositol-glycan synthase subunit C gene. It is involved in the first step of the glycosylphosphatidylinositol (GPI) biosynthetic pathway.
AT2G35170	AT2G35170	2.27	5.50e-03	
AT2G35470	AT2G35470	-1.04	1.19e-02	

AT2G36830	GAMMA-TIP	1.33	2.37e-02	Encodes a tonoplast intrinsic protein, which functions as water channel. It has also been shown to be able to facilitate the transport of urea and hydrogen peroxide. Highly expressed in vascular tissues of the root, stem, cauline leaves and flowers but not in the apical meristems.
AT2G37870	AT2G37870	-2.64	1.74e-03	
AT2G38750	ANNAT4	-1.55	2.20e-03	Annexins are a family of calcium dependent membrane binding proteins though to be involved in Golgi mediated secretion. This is one of four annexins identified in Arabidopsis.
AT2G42530	COR15B	-1.31	1.95e-02	
AT2G42540	AtCOR15A	-1.43	4.62e-02	A cold-regulated gene whose product is targeted to the chloroplast. Cor15am protects stromal proteins from aggregation under various stress conditions. Constitutive expression increases freezing tolerance in protoplasts in vitro and chloroplasts in vivo. NMR and x-ray diffraction studies suggest that COR15a alters the intrinsic curvature of the inner membrane of chloroplast envelope. Late Embryogenesis abundant protein (LEA).
AT2G43745	AT2G43745	-3.6	3.28e-06	
AT2G44290	LTPG13	-1.41	4.36e-03	
AT2G47015		-7.03	2.76e-04	
AT2G47670	PMEI6	-1.35	3.62e-02	
AT2G47780	LDAP2	-2.66	9.15e-03	
AT3G01900	CYP94B2	3.21	3.62e-02	member of CYP94B
AT3G04220	AT3G04220	1.29	3.72e-02	
AT3G05160	AT3G05160	-1.41	1.08e-02	
AT3G05165	AT3G05165	-1.35	2.12e-03	
AT3G05330	ATN	2.07	3.86e-04	Encodes a protein with moderate sequence similarity to the maize microtubule-binding protein TANGLED1. A single base-pair deletion (-A) at position Chr3 :1519176 in Columbia relative to the Landsberg erecta and Achkarren-2 ecotype (see ESTs DR378436 and CB26450) introduces a frame-shift and premature termination codon. The protein encoded from the Columbia gene is truncated by 29 amino acids relative to the Landsberg erecta and Achkarren-2 encoded proteins. Involved in the identification of the division plane during mitosis amd cytokinesis
AT3G06030	ANP3	2.07	3.14e-02	NPK1-related protein kinase 3
AT3G08860	PYD4	-3.15	2.95e-03	Encodes a protein that is predicted to have beta-alanine aminotransferase activity.
AT3G09080	AT3G09080	-1.56	4.26e-02	
AT3G11500	AT3G11500	-1.68	2.07e-03	
AT3G12520	SULTR4 ;2	-1.43	2.24e-03	Encodes a sulfate transporter that in induced under sulfate limitation.
AT3G13170	ATSPO11-1	1.81	1.14e-03	Encodes AtSPO11-1, one of the three Arabidopsis homologues of the archaeal DNA topoisomerase VIA subunit (topo VIA). Required for meiotic recombination. AtSPO11-1 and AtSPO11-2 have overlapping functions (i.e. both required for meiotic recombination) whereas AtSPO11-3 functions in DNA replication. AtSPO11-1 accumulates in foci in early G2. At 1 h post-S phase, no foci are observed, but by 3 h a majority (80%) of meiocytes at this time point contain >50 foci. However, by 5 h, AtSPO11-1 foci are no longer detectable. This suggests that the protein undergoes a rapid cycle of accumulation and disappearance in meiocytes over a period of between 1 and 5 h post-S phase.
AT3G17360	POK1	1.87	4.58e-02	PHRAGMOPLAST ORIENTING KINESIN 1 is one of the two Arabidopsis homologs isolated in yeast two-hybrid screen for interaction partners of maize gene TANGLED1 (TAN1). Based on sequence homology in their motor domains, POK1 and POK2 belong to the kinesin-12 class which also includes the well-characterized group of phragmoplast-associated kinesins AtPAKRPs. Both kinesins are composed of an N-terminal motor domain throughout the entire C terminus and putative cargo binding tail domains. The expression domains for POK1 constructs were more limited than those for POK2 ; both are expressed in tissues enriched for dividing cells. The phenotype of pok1/pok2 double mutants strongly resembles that of maize tan1 mutants, characterized by misoriented mitotic cytoskeletal arrays and misplaced cell walls.
AT3G17520	SSLEA	-2.02	2.10e-02	
AT3G21770	AT3G21770	-1.65	1.44e-02	
AT3G22560	AT3G22560	-2.88	1.60e-03	
AT3G23450	KRATOS	-1.52	1.71e-02	
AT3G23840	AtPNP-R1	-1.06	3.31e-02	
AT3G25100	CDC45	1.29	4.67e-02	Required for normal meiosis, may act in the last round of DNA replication prior to meiosis, sequence similar to yeast CDC45
AT3G25620	ABCG21	-1.35	4.60e-03	
AT3G27970	AT3G27970	-2.77	2.12e-03	
AT3G28130	UMAMIT44	-1.42	1.42e-02	
AT3G28570	AT3G28570	-4.9	1.33e-02	
AT3G43660	AT3G43660	-2.53	3.91e-02	
AT3G43740	AT3G43740	-1.06	1.39e-02	
AT3G47510	AT3G47510	-1.45	3.56e-02	
AT3G48350	CEP3	1.06	3.62e-02	
AT3G48510	AITR2	-5.49	8.91e-05	
AT3G48550	AT3G48550	-1.37	2.88e-02	
AT3G48900	AtSEND1	1.09	2.20e-03	
AT3G48940	AT3G48940	-5.82	3.92e-05	
AT3G49570	LSU3	-2.54	9.52e-03	
AT3G53100	AT3G53100	-1.96	2.47e-02	
AT3G53980	AT3G53980	-1.29	1.95e-02	

AT3G56240	AtHMP31	-2.41	6.26e-06	CCH protein belongs to a family of eukaryotic proteins that participate in intracellular copper homeostasis by delivering this metal to the secretory pathway ; mainly located along the vascular bundles of senescing leaves and petioles as well as in stem sieve elements ; hypothesized to have a role in copper mobilization from decaying organs towards reproductive structures, as a result of metalloprotein breakdown. The plant-specific C-terminal domain of the CCH protein forms amyloid-like fibrils in vitro.
AT3G56260	AT3G56260	-4.52	2.76e-04	
AT3G56410	AT3G56410	-1.07	3.72e-02	
AT3G56700	AtFAR6	3.37	5.18e-03	
AT3G57950	AT3G57950	4.31	2.30e-03	
AT3G60470	AT3G60470	-2.08	4.89e-03	
AT3G61390	PUB36	3.29	3.62e-02	
AT3G61400	AT3G61400	2.31	2.07e-03	1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase-like protein
AT4G01080	MOAT4	-1.19	3.71e-02	Encodes a member of the TBL (TRICHOME BIREFRINGENCE-LIKE) gene family containing a plant-specific DUF231 (domain of unknown function) domain. TBL gene family has 46 members, two of which (TBR/AT5G06700 and TBL3/AT5G01360) have been shown to be involved in the synthesis and deposition of secondary wall cellulose, presumably by influencing the esterification state of pectic polymers. A nomenclature for this gene family has been proposed (Volker Bischoff & Wolf Scheible, 2010, personal communication).
AT4G02100	AT4G02100	1.62	1.03e-02	
AT4G03100	AT4G03100	1.17	4.27e-02	
AT4G05540	AT4G05540	-5.59	1.19e-02	
AT4G08570	AtHMP33	-7.24	3.25e-07	
AT4G10380	AtNIP5 ;1	1.65	1.33e-02	Boric acid channel. Essential for efficient boron uptake and plant development under boron limitation. Also functions in arsenite transport and tolerance. Localized preferentially in outer membrane domains of root cells.
AT4G11320	AtCP2	3.3	3.62e-02	
AT4G13180	AT4G13180	-2.69	8.38e-03	
AT4G15910	ATDI21	-2.21	2.09e-03	encodes a gene whose transcript level in root and leaves increases to progressive drought stress. The transcript level is also affected by changes of endogenous or exogenous abscisic acid level. It appears to be a member of plant-specific gene family that includes late embryo-abundant and zinc- IAA-induced proteins in other plants.
AT4G16670	FL7	-1.49	2.97e-02	
AT4G16750	ERF39	-1.6	1.54e-02	encodes a member of the DREB subfamily A-4 of ERF/AP2 transcription factor family. The protein contains one AP2 domain. There are 17 members in this subfamily including TINY.
AT4G16983		-3.07	4.89e-03	
AT4G17030	AT-EXPR	-2.28	8.42e-04	Encodes EXLB1 (expansin-like B1), a member of the expansin family.
AT4G17700	AT4G17700	-7.21	4.60e-03	
AT4G17760	AT4G17760	-1.08	2.47e-02	
AT4G17990	AT4G17990	-6.15	3.48e-02	
AT4G22950	AGL19	1.2	3.62e-02	MADS-box protein AGL19
AT4G22970	AESP	1.27	4.60e-03	Encodes a separase (ESP), homologous to human and mouse separase protein. Separase is a capase family protease required for the release of sister chromatid cohesion during meiosis and mitosis. Arabidopsis separase contains a predicted 2Fe2S-ferredoxin domain that is not present in the proteins of other organisms. Also contains a putative EF-hand calcium binding domain. Mutant seeds exhibited embryo arrest at the globular stage. The endosperm also exhibited a weak titan-like phenotype. Transgenic plants expressing AESP RNA interference (RNAi) from the meiosis-specific DMC1 promoter exhibited alterations in chromosome segregation during meiosis I and II that resulted in polyads containing from one to eight microspores. Plays an essential role in embryo development. Required for the removal of cohesin from meiotic chromosomes and establishment of meiotic nuclear domains. This gene was also identified through the rsw4 mutant. Lines carrying recessive, temperature-sensitive mutations exhibit reduced anisotropic growth at 30 degrees Celsius. Microtubules and cellulose microfibrils are not depleted or disoriented in the mutants at the restrictive temperature.
AT4G23496	SP1L5	-2.94	4.35e-03	Belongs to a six-member gene family in Arabidopsis ; all members share high sequence similarity in amino- and carboxy-terminal regions. Regulates cortical microtubule organization. Mutant plants exhibit altered patterns of root, leaf and petal growth as a result of defective anisotropic cell expansion.
AT4G24260	ATGH9A3	-2.81	2.07e-03	Encodes a protein with similarity to endo-1,4-b-glucanases. KOR3 is induced by nemotodes and is expressed in syncitia induced by Heterodera schachtii.May be involved in the development and function of syncitia.
AT4G25100	ATFSD1	-1.87	2.56e-04	Fe-superoxide dismutase
AT4G25120	ATSRS2	1.56	1.02e-03	Encodes a homolog of the yeast SRS2 (Suppressor of RAD Six-screen mutant 2) helicase. The Arabidopsis SRS2 is a functional 3- to 5-helicase. Biochemical studies show that SRS2 disrupts recombinogenic DNA intermediates and facilitates single strand annealing.
AT4G25434	ATNUDT10	-2	1.12e-02	
AT4G31310	AT4G31310	-1.64	1.38e-02	
AT4G31330	AT4G31330	-1.8	3.62e-02	
AT4G31870	ATGPX7	-2.24	1.74e-03	Encodes glutathione peroxidase.
AT4G32780	FL4	-2.1	1.13e-02	
AT4G33400	DEM1	1.42	1.27e-02	
AT4G33550	AT4G33550	-2.75	1.86e-04	
AT4G34860	A/N-InvB	-2.11	1.01e-02	
AT4G36410	UBC17	1.56	2.04e-02	ubiquitin-conjugating enzyme
AT4G39235	AT4G39235	-1.23	2.46e-04	
AT5G02750	SGR9	-1.63	3.55e-02	

AT5G03190	CPUORF47	1.1	1.72e-02	
AT5G03530	ATRAB	-1.01	1.73e-02	Encodes a member of the Rab GTPase family of proteins. This protein interacts with the tail region of a myosin XI protein (AT5G43900) in a GTP-dependent manner. CFP :RabC2a appears to co-localize with peroxisomes.
AT5G03690	AtFBA4	1.06	2.97e-02	
AT5G04120	AT5G04120	-4.29	1.39e-02	
AT5G05260	CYP79A2	-2.39	3.24e-02	Encodes cytochrome P450 CYP79A2.
AT5G06710	HAT14	1.13	4.89e-03	Homeobox-leucine zipper protein.
AT5G07200	ATGA20OX3	-1.38	1.26e-02	encodes a gibberellin 20-oxidase.
AT5G07690	ATMYB29	1.45	3.33e-02	Encodes a putative transcription factor (MYB29).
AT5G11510	AtMYB3R4	1.7	1.77e-03	Arabidopsis thaliana putative c-myb-like transcription factor MYB3R-4. Functions in powdery mildew induced host endoreduplication at the site of infection.
AT5G14545		-6.11	5.14e-04	
AT5G16850	ATTERT	1.63	1.39e-02	Encodes the catalytic subunit of telomerase reverse transcriptase. Involved in telomere homeostasis. Homozygous double mutants with ATR show gross morphological defects over a period of generations. TERT shows Class II telomerase activity in vitro, indicating that it can initiate de novo telomerase synthesis on non-telomeric DNA, often using a preferred position within the telomerase-bound RNA.
AT5G19470	atnudt24	-1.66	4.60e-03	
AT5G19520	ATMSL9	1.54	3.87e-02	
AT5G19600	SULTR3 ;5	5.93	1.28e-04	Encodes sulfate transporter Sultr3 ;5.
AT5G24090	ATCHIA	-4.38	1.14e-03	Chitinase A (class III) expressed exclusively under environmental stress conditions.
AT5G24380	ATYSL2	-2.51	6.51e-07	closest Arabidopsis homolog of Zea maize metal-phytosiderophore/metal-nicotianamine transporter ZmYS1
AT5G24860	ATFPF1	-2.29	1.43e-02	encodes a small protein of 12.6 kDa that regulates flowering and is involved in gibberellin signalling pathway. It is expressed in apical meristems immediately after the photoperiodic induction of flowering. Genetic interactions with flowering time and floral organ identity genes suggest that this gene may be involved in modulating the competence to flower. There are two other genes similar to FPF1, FLP1 (At4g31380) and FLP2 (no locus name yet, on BAC F8F16 on chr 4). This is so far a plant-specific gene and is only found in long-day mustard, arabidopsis, and rice.
AT5G26120	ASD2	5.17	1.22e-05	
AT5G26140	ATLOG9	-1.8	4.67e-02	
AT5G26220	AtGGCT2 ;1	-2.83	2.18e-03	
AT5G28020	ATCYSD2	1.22	4.27e-02	Encodes cysteine synthase CysD2.
AT5G28030	DES1	1.16	2.98e-03	
AT5G37030	AT5G37030	-6.43	2.07e-03	
AT5G37140	AT5G37140	-7.16	1.14e-03	
AT5G37150	AT5G37150	-7.55	1.15e-03	
AT5G37165		-5.16	2.18e-03	
AT5G40310	AT5G40310	-2.7	2.37e-02	
AT5G40790	AITR3	-3.01	4.58e-02	
AT5G43780	APS4	1.26	2.63e-02	sulfate adenylyltransferase, ATP sulfurylase
AT5G44430	PDF1.2c	-2.45	1.60e-03	Predicted to encode a PR (pathogenesis-related) protein. Belongs to the plant defensin (PDF) family with the following members : At1g75830/PDF1.1, At5g44420/PDF1.2a, At2g26020/PDF1.2b, At5g44430/PDF1.2c, At2g26010/PDF1.3, At1g19610/PDF1.4, At1g55010/PDF1.5, At2g02120/PDF2.1, At2g02100/PDF2.2, At2g02130/PDF2.3, At1g61070/PDF2.4, At5g63660/PDF2.5, At2g02140/PDF2.6, At5g38330/PDF3.1 and At4g30070/PDF3.2.
AT5G45480	AT5G45480	-1.04	2.97e-02	
AT5G48850	ATSDI1	-3.86	4.35e-05	homologous to the wheat sulphate deficiency-induced gene sdi1. Expression in root and leaf is induced by sulfur starvation. Knockout mutants retained higher root and leaf sulfate concentrations, indicating a role in regulation of stored sulfate pools.
AT5G52090	AT5G52090	-5.17	3.76e-02	
AT5G53080	WTG1	1.34	4.79e-05	
AT5G53120	ATSPDS3	-1.13	4.40e-02	encodes a novel spermine synthase and is a paralog of previously characterized spermidine synthases, SPDS1 and SPDS2. SPDS3 forms heterodimers with SDPS2, which in turn forms heterodimers with SDPS1 in vivo. The gene does not complement speDelta3 deficiency of spermidine synthase in yeast but DOES complement speDelta4 deficiency.
AT5G59660	AT5G59660	-3.85	1.17e-05	
AT5G59670	AT5G59670	-2.45	1.67e-03	
AT5G63350	AITR6	-2.89	3.51e-02	
AT5G66595		-2.39	2.66e-04	
AT5G66700	ATHB53	-1.51	2.97e-02	Encodes a homeodomain protein. Member of HD-ZIP 1 family, most closely related to HB5. AtHB53 is auxin-inducible and its induction is inhibited by cytokinin, especially in roots therefore may be involved in root development.
AT5G67620	AT5G67620	-1.58	1.48e-02	

Table S11 – Processus biologique (Biological process ; BP go term) significativement enrichis entre les populations AVA-M et AVA-W. ID : numero du BP, FDR : test statistique du *false rate discovery*, Gene : gène impliqués dans l'enrichissement de la voie d'après l'annotation TAIR.

ID	Description	FDR	gene
GO :0009991	response to extracellular stimulus	1.83E-04	AT5G48850 AT4G33550 AT1G23730 AT5G24090 AT1G69480 AT1G21400 AT3G08860 AT1G64660 AT3G49570 AT4G10380 AT2G19590 AT2G14210 AT5G07690 AT4G31330 AT3G48350

GO :0046688	response to copper ion	1.83E-04	AT1G71200 AT4G25100 AT1G63440 AT2G28190 AT1G07610
GO :0031667	response to nutrient levels	4.79E-04	AT5G48850 AT4G33550 AT1G23730 AT1G69480 AT1G21400 AT3G08860 AT1G64660 AT3G49570 AT4G10380 AT2G19590 AT2G14210 AT5G07690 AT3G48350
GO :0098869	cellular oxidant detoxification	1.81E-03	AT4G25100 AT1G12520 AT3G49570 AT1G48130 AT2G28190
GO :0031668	cellular response to extracellular stimulus	1.81E-03	AT5G48850 AT5G24090 AT1G69480 AT1G21400 AT3G08860 AT1G64660 AT3G49570 AT4G10380 AT2G19590 AT5G07690 AT4G31330
GO :0071496	cellular response to external stimulus	1.98E-03	AT5G48850 AT5G24090 AT1G69480 AT1G21400 AT3G08860 AT1G64660 AT3G49570 AT4G10380 AT2G19590 AT5G07690 AT4G31330
GO :0006790	sulfur compound metabolic process	2.22E-03	AT5G48850 AT5G26220 AT2G25450 AT5G28030 AT1G64660 AT3G56700 AT1G10360 AT3G49570 AT1G36370 AT1G67810 AT5G43780 AT5G05260 AT5G07690 AT4G31330 AT4G01080 AT1G27130 AT5G28020
GO :0031669	cellular response to nutrient levels	5.93E-03	AT5G48850 AT1G69480 AT1G21400 AT3G08860 AT1G64660 AT3G49570 AT4G10380 AT2G19590 AT5G07690
GO :0098754	detoxification	6.74E-03	AT4G25100 AT1G12520 AT1G10360 AT1G63440 AT3G49570 AT1G48130 AT2G28190 AT1G27130
GO :0009070	serine family amino acid biosynthetic process	7.16E-03	AT5G28030 AT1G64660 AT1G36370 AT5G04120 AT5G28020
GO :1990748	cellular detoxification	7.24E-03	AT4G25100 AT1G12520 AT3G49570 AT1G48130 AT2G28190
GO :0097237	cellular response to toxic substance	7.24E-03	AT4G25100 AT1G12520 AT3G49570 AT1G48130 AT2G28190
GO :0010038	response to metal ion	7.24E-03	AT5G24380 AT3G56240 AT1G71200 AT4G25100 AT5G26220 AT5G28030 AT1G63440 AT1G36370 AT2G28190 AT1G07610
GO :0009636	response to toxic substance	1.02E-02	AT4G25100 AT1G12520 AT1G10360 AT1G63440 AT3G49570 AT1G48130 AT2G28190 AT1G27130
GO :0019430	removal of superoxide radicals	1.02E-02	AT4G25100 AT1G12520 AT2G28190
GO :0071450	cellular response to oxygen radical	1.02E-02	AT4G25100 AT1G12520 AT2G28190
GO :0071451	cellular response to superoxide	1.02E-02	AT4G25100 AT1G12520 AT2G28190
GO :0006563	L-serine metabolic process	1.03E-02	AT5G28030 AT1G36370 AT5G04120 AT5G28020
GO :0042762	regulation of sulfur metabolic process	1.03E-02	AT5G48850 AT2G25450 AT1G67810 AT5G07690
GO :0061640	cytoskeleton-dependent cytokinesis	1.18E-02	AT3G05330 AT4G33400 AT2G32530 AT2G32620 AT3G17360
GO :0044272	sulfur compound biosynthetic process	1.18E-02	AT5G48850 AT2G25450 AT5G28030 AT1G64660 AT5G43780 AT5G05260 AT5G07690 AT5G28020
GO :0000303	response to superoxide	1.21E-02	AT4G25100 AT1G12520 AT2G28190
GO :0000305	response to oxygen radical	1.21E-02	AT4G25100 AT1G12520 AT2G28190
GO :0009069	serine family amino acid metabolic process	1.21E-02	AT5G28030 AT1G64660 AT1G36370 AT5G04120 AT5G28020
GO :0006801	superoxide metabolic process	1.33E-02	AT4G25100 AT1G12520 AT2G28190
GO :0046685	response to arsenic-containing substance	1.33E-02	AT1G30400 AT4G13180 AT4G10380
GO :0000281	mitotic cytokinesis	1.33E-02	AT3G05330 AT2G32530 AT2G32620 AT3G17360
GO :2000142	regulation of DNA-templated transcription initiation	1.53E-02	AT3G48510 AT5G63350 AT5G40790
GO :0009267	cellular response to starvation	2.48E-02	AT5G48850 AT1G69480 AT1G21400 AT1G64660 AT3G49570 AT2G19590 AT5G07690
GO :0019344	cysteine biosynthetic process	2.81E-02	AT5G28030 AT1G64660 AT5G28020
GO :0016144	S-glycoside biosynthetic process	3.21E-02	AT5G48850 AT2G25450 AT5G05260 AT5G07690
GO :0019758	glycosinolate biosynthetic process	3.21E-02	AT5G48850 AT2G25450 AT5G05260 AT5G07690
GO :0019761	glucosinolate biosynthetic process	3.21E-02	AT5G48850 AT2G25450 AT5G05260 AT5G07690
GO :0007135	meiosis II	3.21E-02	AT3G13170 AT2G30820 AT2G20635
GO :0061983	meiosis II cell cycle process	3.21E-02	AT3G13170 AT2G30820 AT2G20635
GO :0000910	cytokinesis	3.82E-02	AT3G05330 AT5G11510 AT4G22970 AT4G33400 AT2G32530 AT2G32620 AT3G17360
GO :0046686	response to cadmium ion	3.82E-02	AT3G56240 AT4G25100 AT5G26220 AT5G28030 AT1G36370
GO :1900376	regulation of secondary metabolite biosynthetic process	3.82E-02	AT5G48850 AT2G25450 AT5G07690
GO :0044550	secondary metabolite biosynthetic process	3.97E-02	AT2G05440 AT5G48850 AT2G25450 AT3G56700 AT1G80820 AT5G05260 AT5G07690
GO :0015698	inorganic anion transport	4.22E-02	AT5G19600 AT1G30400 AT1G69480 AT1G80050 AT4G10380
GO :1901659	glycosyl compound biosynthetic process	4.51E-02	AT5G48850 AT2G25450 AT5G05260 AT5G07690
GO :0006534	cysteine metabolic process	4.88E-02	AT5G28030 AT1G64660 AT5G28020

Table S12 – Enrichissement KEGG des DEG significatifs entre les populations LB-M et LB-W (pval > 0.05 et |logfc| < 0.05). La colonne p-value indique la significativité brute du test d'enrichissement, la colonne FDR représente le taux de faux positifs (false rate discovery). En raison du faible nombre de pathway KEGG identifiés, les catégories représentant une p-valeur < 0.05 sont représentées à défaut des valeurs de FDR. Enfin, geneID liste les identifiants des gènes associés à chaque catégorie.

ID	Description	pvalue	FDR	geneID
ath00480	Glutathione metabolism	3.94E-04	1.79E-02	AT4G31870 AT5G26220 AT1G10360 AT1G48130 AT1G27130 AT5G53120
ath00270	Cysteine and methionine metabolism	9.96E-04	1.85E-02	AT3G08860 AT5G28030 AT1G64660 AT2G19590 AT5G28020 AT5G53120
ath01320	MAPK signaling pathway - plant	7.11E-03	7.19E-02	AT5G44430 AT2G26020 AT1G63440 AT3G06030 AT1G75830
ath00920	Sulfur metabolism	7.94E-03	7.19E-02	AT5G28030 AT5G43780 AT5G28020
ath00450	Selenocompound metabolism	1.16E-02	8.42E-02	AT1G64660 AT5G43780
ath00904	Diterpenoid biosynthesis	1.30E-02	8.42E-02	AT1G78440 AT5G07200
ath00940	Phenylpropanoid biosynthesis	4.51E-02	2.55E-01	AT1G48130 AT3G21770 AT1G80820

Table S13 – Métabolites différentiellement exprimés entre les individus LB-M et LB-W (pval > 0.05 et |logFC| < 0.05). Leurs identifiant PubChemID, leurs nom simplifier ainsi que leur catégorie classyfire sont indiquées dans les colonnes de même nom. PubChem_cid indique l'identifiant PubChem lorsque celui était disponible, Name correspond au nom du composé identifié, et Classyfire_subclass précise la sous-classe chimique selon ClassyFire. Les entrées UNK indiquent que l'information n'était pas disponible.

log2.FC.	raw.pval	PubChem_cid	Name	Classyfire_subclass
-4.44	3.55E-03	364108		UNK
-3.97	3.51E-03	15800	Ethylcoumarin-3-carboxylate	UNK
-3.55	1.83E-03	4524287	Gamma-Glutamylleucine	Amino acids, peptides, and analogues
-3.50	1.81E-03	UNK		UNK
-2.99	1.19E-03	UNK		UNK
-2.86	1.65E-03	18218218	Isoleucine-Glutamate	Amino acids, peptides, and analogues
-2.84	3.62E-04	3549397		Hybrid peptides
-2.83	6.40E-03	5320844	Quercetine glucoside	Flavonoid glycosides
-2.65	3.41E-03	5281657		1-benzopyrans
-2.55	8.92E-03	74422978		Flavonoid glycosides
-2.53	5.51E-03	UNK		UNK
-2.42	1.58E-02	UNK		UNK
-2.24	4.11E-02	72984398		Glycosylglycerols
-2.21	3.51E-03	UNK		UNK
-2.19	4.23E-04	14304554	Isoleucine-Aspartate	Amino acids, peptides, and analogues
-2.19	7.49E-03	UNK		UNK
-2.03	7.47E-03	18221980	Leu-Ala-Asp	Amino acids, peptides, and analogues
-1.98	2.37E-03	UNK		UNK
-1.86	8.31E-03	UNK		UNK
-1.80	9.83E-04	UNK		UNK
-1.79	1.48E-04	5280863	Kaempferol	Flavones
-1.77	5.00E-03	74978543		Flavonoid glycosides
-1.77	2.05E-04	9797360		Phenoxy compounds
-1.76	1.72E-04	14228859	kaempferol-3-O-hexoxyl-hexoside	Flavonoid glycosides
-1.75	1.55E-03	13845899		Flavonoid glycosides
-1.73	2.52E-04	74977625		Flavonoid glycosides
-1.69	8.91E-03	5281654	Quercetin 3'-methyl ether	Flavones
-1.68	1.63E-03	UNK		UNK
-1.68	1.23E-03	UNK		UNK
-1.67	1.14E-02	101584238		UNK
-1.65	2.22E-02	21254505		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.64	3.14E-03	162996834		UNK
-1.64	1.41E-04	13647412	kaempferol-3-o-diglucoside	Flavonoid glycosides
-1.64	1.90E-04	72954212		UNK
-1.60	2.31E-02	UNK		UNK
-1.59	2.63E-05	UNK		Fatty acyl glycosides
-1.57	1.30E-03	13888255		Flavans
-1.55	5.34E-03	13345442		Flavonoid glycosides
-1.54	1.21E-04	UNK	Caffeine	Purines and purine derivatives
-1.53	1.82E-02	74978543		Flavonoid glycosides
-1.52	4.50E-03	13915961	quercetin-3-gentiobioside	Flavonoid glycosides
-1.46	1.73E-03	74084259		Beta lactams
-1.45	6.57E-03	5320844	Spiraeoside	Flavonoid glycosides
-1.43	3.17E-02	44237157		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.43	6.08E-04	85269544		Tetracenequinones
-1.41	9.71E-03	107971	Daidzin	Isoflavonoid O-glycosides
-1.41	9.44E-03	UNK		UNK
-1.40	1.18E-04	1148	DL-Tryptophan	Indolyl carboxylic acids and derivatives
-1.39	1.55E-03	14228859	kaempferol-3-O-hexoxyl-hexoside	Flavonoid glycosides
-1.36	2.52E-03	73803273		Flavonoid glycosides
-1.36	9.67E-03	4194513		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.35	3.72E-02	446495	Maltotetraose	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.34	2.54E-02	UNK		UNK
-1.34	2.79E-03	UNK		UNK
-1.33	1.24E-03	UNK		UNK
-1.33	1.42E-03	UNK		UNK
-1.31	1.01E-02	74413470		Flavonoid glycosides
-1.29	2.02E-04	10256	Indole-3-Carboxaldehyde	Indoles
-1.28	2.39E-02	57509548		Flavonoid glycosides
-1.27	1.08E-02	162869111		UNK
-1.27	4.30E-02	14888411		Steroid lactones
-1.26	1.60E-04	UNK		UNK
-1.24	5.85E-05	798	$Indole_1$	Indoles
-1.23	3.73E-02	306		Dicarboxylic acids and derivatives
-1.22	5.32E-03	2693		Pyrroloindoles
-1.20	5.88E-03	UNK		UNK
-1.20	1.58E-03	UNK		UNK
-1.18	4.53E-02	UNK		Naphthoquinones
-1.18	2.06E-03	6611188		Phenylpyridines
-1.18	5.10E-03	676		Purine deoxyribonucleotides
-1.17	4.26E-03	74413470		Flavonoid glycosides
-1.16	3.68E-02	73086982		UNK
-1.13	1.78E-02	UNK		UNK
-1.11	4.71E-02	44237157		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.10	1.56E-02	UNK		UNK
-1.09	5.29E-03	14704527		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.09	5.30E-04	1148	L Tryptophane	Indolyl carboxylic acids and derivatives
-1.08	1.04E-03	UNK		UNK
-1.03	2.79E-02	809		Beta hydroxy acids and derivatives
-1.02	8.58E-03	71950990		Hybrid peptides
1.03	1.05E-02	74977449		Flavonoid glycosides
1.04	3.43E-02	75212968		UNK
1.05	2.58E-02	4872948		Amino acids, peptides, and analogues

1.05	3.81E-04	85290413		UNK
1.08	1.16E-02	7060		UNK
1.09	3.35E-02	773	Histidine	Amino acids, peptides, and analogues
1.09	3.75E-02	354445		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.10	2.02E-02	UNK		UNK
1.10	3.59E-02	UNK		UNK
1.11	1.26E-03	46173282		Dialkylthioethers
1.15	6.13E-03	441966		1-benzopyrans
1.15	1.81E-02	500	Guanidinobutanoate	Amino acids, peptides, and analogues
1.18	2.89E-03	59083645		UNK
1.18	8.52E-03	UNK		UNK
1.24	1.34E-03	99679		UNK
1.31	2.37E-02	73134276		UNK
1.32	5.61E-03	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.36	7.51E-05	265274	Propanoic acid	Amino acids, peptides, and analogues
1.38	5.47E-04	163076824		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.41	1.58E-03	75033596		Gamma butyrolactones
1.41	2.68E-03	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.43	7.08E-05	14183694	Siderophore	Isoquinolones and derivatives
1.48	4.24E-03	219402		Gamma butyrolactones
1.52	2.38E-03	UNK		UNK
1.53	1.51E-02	UNK		UNK
1.53	6.00E-03	798	Indole	Indoles
1.53	1.39E-03	466	galactose-1-phosphate	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.53	2.30E-05	265274	Propanoic acid	Amino acids, peptides, and analogues
1.54	1.53E-03	1166		UNK
1.61	1.00E-03	UNK		UNK
1.62	2.43E-03	UNK		UNK
1.62	1.02E-03	155488730		UNK
1.64	1.76E-02	4837325		UNK
1.67	1.47E-02	UNK		UNK
1.72	1.13E-03	44184105		Flavonoid glycosides
1.74	5.32E-03	1556287		UNK
1.77	4.80E-03	2946636		Indolyl carboxylic acids and derivatives
1.78	1.35E-03	101936028		Flavonoid glycosides
1.80	1.32E-02	74413847		Flavonoid glycosides
1.81	1.48E-02	54276302		UNK
1.84	5.78E-04	162822164		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.85	3.33E-04	118730331		O-methylated flavonoids
1.85	5.43E-03	7047		UNK
1.88	8.55E-04	UNK		UNK
1.91	4.74E-03	358022		Isosorbides
1.91	1.64E-04	73208527	Coumaroyl hexoside	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.92	2.46E-04	131831702		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.94	5.50E-03	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.98	4.47E-02	25202789	Alkaloids	Amino acids, peptides, and analogues
1.99	8.39E-03	UNK		UNK
2.14	1.73E-02	3332212		UNK
2.22	2.37E-02	51136574		Fatty acyl glycosides
2.34	2.26E-03	UNK		UNK
2.35	1.82E-04	UNK		Amino acids, peptides, and analogues
2.43	2.75E-04	99715	Asparagine	Amino acids, peptides, and analogues
2.61	2.92E-02	135437		UNK
2.62	8.42E-03	6047	L-Dopa	Amino acids, peptides, and analogues
2.82	1.83E-02	76032017		UNK
2.90	4.88E-07	131831703		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
3.33	1.02E-02	UNK		UNK
3.89	9.61E-04	75243808		Amino acids, peptides, and analogues
4.16	1.27E-04	2336361		Anilides
4.26	3.46E-02	46390147		Piperidinecarboxylic acids and derivatives

Table S14 – Résultats des expression différentielles des populations SAR-M en comparaison avec les populations SAR-W. Ce tableau présente les gènes significativement régulés (p-valeur ajustée < 0.05) entre les populations exposées à la condition M et la condition W. Gene ID, le nom du gène selon l'annotation TAIR ; Gene Symbol : abbreviation du gène ; logFC, le logarithme du fold-change entre les deux conditions ; FDR, la p-valeur ajustée selon la méthode de contrôle du taux de fausses découvertes (False Discovery Rate) ;Gene Description : description du gène. Les gènes listés répondent aux critères de sélection $|\text{logFC}| \geq 1$ et FDR < 0.05.

Gene ID	Gene Symbol	logFC	FDR	Gene Description
AT1G01070	UMAMIT28	-2.31	3.86e-02	
AT1G01100	RPP1.1	-1.02	1.83e-03	
AT1G01190	CYP78A8	-1.72	1.51e-02	member of CYP78A
AT1G01200	ATRAB-A3	1.42	1.65e-02	
AT1G01210	AT1G01210	-1.69	1.70e-06	
AT1G02050	LAP6	-1.16	2.92e-03	
AT1G02340	FBI1	-1.61	3.52e-02	Encodes a light-inducible, nuclear bHLH protein involved in phytochrome signaling. Mutants exhibit a long-hypocotyl phenotype only under far-red light but not under red light and are defective in other phytochrome A-related responses. Mutants also show blue light response defects. HFR1 interacts with COP1, co-localizes to the nuclear specks and is ubiquinated by COP1.
AT1G02520	ABCB11	2.56	3.28e-02	
AT1G02640	ATBXL2	1.95	2.25e-02	encodes a protein similar to a beta-xylosidase located in the extracellular matrix. This is a member of glycosyl hydrolase family 3 and has six other closely related members.
AT1G02870	AT1G02870	-1.35	6.26e-05	
AT1G02970	ATWEE1	-1.39	1.03e-02	Protein kinase that negatively regulates the entry into mitosis.
AT1G03250	AT1G03250	-1.33	1.03e-04	
AT1G03890	AT1G03890	2.49	1.66e-02	
AT1G03920	NDR2	-2.37	1.40e-02	
AT1G03980	ATPCS2	-1.66	6.61e-04	Encodes a protein with phytochelatin synthase activity which binds Cd2+ and Cd-glutathione complexes with high affinity. The protein has been postulated to be involved in Cd2+ tolerance. AtPCS2 expression appears to be less than that of AtPCS1, explaining the inability of endogenous AtPCS2 to substitute for AtPCS1 in the cad1-3 mutant (AtPCS1 null).
AT1G04310	ERS2	1.83	3.10e-02	encodes an ethylene receptor related to bacterial two-component histidine kinases.
AT1G04330	PH2	-6.37	6.61e-04	
AT1G04380	AT1G04380	-1.61	1.82e-03	encodes a protein similar to a 2-oxoglutarate-dependent dioxygenase
AT1G04430	AT1G04430	1.04	2.15e-02	
AT1G04580	AAO4	1.14	7.31e-03	Encodes aldehyde oxidase AAO4 preferentially expressed in developing seeds.
AT1G04650	FLIP	1.72	8.75e-04	
AT1G04890	MyoB15	-5.02	5.78e-04	
AT1G04900	AT1G04900	-1.42	2.28e-04	
AT1G05000	AtPFA-DSP1	-1.35	1.41e-02	
AT1G05057		2.3	1.11e-02	
AT1G05620	NSH2	1.35	3.22e-02	
AT1G05880	ARI12	5.41	3.68e-02	
AT1G05970	AIPP1	1.98	7.26e-04	
AT1G06030	FRK2	-1.96	2.26e-02	
AT1G06160	ERF59	5.01	8.84e-03	encodes a member of the ERF (ethylene response factor) subfamily B-3 of ERF/AP2 transcription factor family. The protein contains one AP2 domain. There are 18 members in this subfamily including ATERF-1, ATERF-2, AND ATERF-5.
AT1G06240	AT1G06240	1.14	8.35e-05	
AT1G06265		1.8	8.58e-03	
AT1G06390	ATGSK1	3.08	5.69e-05	encodes a GSK3/shaggy-like protein kinase. Gene expression is induced by NaCl and ABA but not KCl, suggesting that this gene may be involved in response to osmotic stress. This protein can interact with the BZR1 protein involved in brassinosteroid-mediated signaling in a Y2H assay and promotes BZR1 phosphorylation in protoplasts.
AT1G06750	AT1G06750	1.75	2.98e-03	
AT1G06760	H1.1	-1.27	4.58e-03	
AT1G07000	ATEXO70B2	1.7	5.78e-03	A member of EXO70 gene family, putative exocyst subunits, conserved in land plants. Arabidopsis thaliana contains 23 putative EXO70 genes, which can be classified into eight clusters on the phylogenetic tree.
AT1G07060	ATDFO	1.56	1.96e-02	
AT1G07090	LSH6	-1.8	6.73e-04	
AT1G07830	AT1G07830	-1.17	2.25e-05	
AT1G07897		-2.69	1.38e-03	
AT1G08050	AT1G08050	1.48	3.47e-04	
AT1G08100	ACH2	-4.54	7.12e-03	Encodes a high-affinity nitrate transporter.
AT1G08210	AT1G08210	1.01	6.21e-04	
AT1G08290	WIP3	1.43	1.50e-02	
AT1G08350	AT1G08350	1.13	3.13e-03	
AT1G08477		-3.36	1.85e-02	

AT1G08570	ACHT4	-1.06	9.03e-03	Encodes a member of the thioredoxin family protein. Located in the chloroplast. Shows high activity towards the chloroplast 2-Cys peroxiredoxin A, and poor activity towards the chloroplast NADP-malate dehydrogenase.
AT1G08630	THA1	1.99	4.91e-04	Encodes a threonine aldolase, involved in threonine degradation to glycine. Primarily expressed in seeds and seedlings.
AT1G08643		-5.02	2.72e-02	
AT1G08890	AT1G08890	2.77	3.94e-04	
AT1G08900	AT1G08900	1.66	8.19e-04	
AT1G08920	ESL1	1.81	4.08e-02	Encodes ESL1, a transporter for monosaccharides.
AT1G09080	BIP3	4.8	5.38e-03	
AT1G09100	RPT5B	2.77	4.58e-09	Encodes RPT5b (Regulatory Particle 5b), one of the six AAA-ATPases of the proteasome regulatory particle. Essential for gametophyte development. In Arabidopsis, the RPT5 subunit is encoded by two highly homologous genes, RPT5a and RPT5b. RPT5a and RPT5b show accession-dependent functional redundancy. In Wassilewskija (Ws) accession : mutant alleles of RPT5a displayed 50% pollen lethality, indicating that RPT5a is essential for male gametophyte development. In the Columbia (Col) accession, a rpt5a mutant allele did not display such a phenotype because the RPT5b Col allele complements the rpt5a defect in the male gametophyte, whereas the RPT5b Ws allele does not. Double rpt5a rpt5b mutants in Col background showed a complete male and female gametophyte lethal phenotype.
AT1G09200	H3.1	-1.34	1.95e-03	
AT1G09240	ATNAS3	-1.79	2.96e-02	Encodes a nicotianamine synthase.
AT1G09415	NIMIN-3	5.84	2.48e-03	encodes a kinase that physically interacts with NPR1/NIM1
AT1G09490	AT1G09490	-1.25	1.04e-02	similar to Eucalyptus gunnii alcohol dehydrogenase of unknown physiological function (GI :1143445), Vigna unguiculata (gi :1854445), NOT a cinnamyl-alcohol dehydrogenase ; Location of EST gb :H37170, gb :H77227 and gb :AA605565
AT1G10020	AT1G10020	2.08	1.15e-02	
AT1G10030	ERG28	-1.14	5.02e-04	
AT1G10095	AT1G10095	1.43	2.01e-03	
AT1G10155	ATPP2-A10	-1.01	5.35e-03	
AT1G10340	AT1G10340	1.14	4.13e-02	
AT1G10470	ARR4	-1.1	4.43e-02	Encodes a two-component response regulator. Acts redundantly with ARR3 in the control of circadian period in a cytokinin-independent manner.
AT1G10522	PRIN2	-1.03	1.02e-03	
AT1G10550	XET	2.16	4.63e-02	Encodes a membrane-localized protein that is predicted to function during cell wall modification.Overexpression of XTH33 results in abnormal cell morphology. It's expression is under epigenetic control by ATX1.
AT1G10620	AtPERK11	1.36	4.99e-02	
AT1G10920	LOV1	1.25	2.19e-02	Encodes LOV1, a disease susceptibility gene that, paradoxically, is a member of the NBS-LRR resistance gene family. Conditions susceptibility to the fungus Cochliobolus victoriae and victorin-dependent induction of defense-associated proteins. Saturation mutagenesis identified 59 lov mutations that all display reduced susceptibility to vitorin. Mutations in known defense response pathways do not prevent susceptibility to C. victoriae.
AT1G11120	DEG23	2.33	2.90e-02	
AT1G11700	AT1G11700	-1.47	3.76e-02	
AT1G12060	ATBAG5	-1.25	1.52e-03	A member of Arabidopsis BAG (Bcl-2-associated athanogene) proteins, plant homologs of mammalian regulators of apoptosis. Plant BAG proteins are multi-functional and remarkably similar to their animal counterparts, as they regulate apoptotic-like processes ranging from pathogen attack, to abiotic stress, to plant development.
AT1G12090	ELP	1.41	1.12e-03	extensin-like protein (ELP)
AT1G12200	FMO	-3.24	1.70e-06	
AT1G12240	ATBETAFRUCT4	1.07	3.47e-02	
AT1G12420	ACR8	1.18	3.95e-03	
AT1G12570	AT1G12570	-1.11	7.68e-03	
AT1G12730	AT1G12730	3.92	3.49e-05	
AT1G13100	CYP71B29	-1.22	4.70e-02	putative cytochrome P450
AT1G13470	AT1G13470	1.86	1.72e-02	
AT1G13710	CYP78A5	2.66	2.61e-03	Encodes the cytochrome P450 CYP78A5 monooxygenase. Contributes to the generation of a growth-stimulating signal distinct from the classical phytohormones that prevents proliferation arrest, promoting organ growth.
AT1G13950	ATELF5A-1	2.7	1.96e-07	Encodes eukaryotic translation initiation factor 5A (EIF-5A).In mammalian cells it functions as a shuttle protein that translocates mRNA from the nucleus to cytoplasmic ribosomes. Overexpression results in an increase in both primary and secondary xylem formation. In RNAi suppressed lines, xylem formation is reduced.
AT1G13970	AT1G13970	-3.54	5.20e-03	
AT1G14040	PHO1 ;H3	-2.37	2.87e-02	
AT1G14100	FUT8	-6.2	7.53e-03	member of Glycosyltransferase Family- 37. FUT8 was previously associated to AT1G14110
AT1G14170	AT1G14170	1.66	3.39e-02	
AT1G14210	AT1G14210	-2.44	7.73e-04	
AT1G14330	AT1G14330	1.49	8.87e-04	
AT1G14410	ATWHY1	-1.17	5.78e-03	Encodes a homolog of the potato p24 protein. Binds single strand telomeric repeats. Negatively regulates telomerase activity and telomere length.
AT1G14520	MIOX1	1.3	4.22e-02	Encodes MIOX1. Belongs to myo-inositol oxygenase gene family.
AT1G14720	ATXTH28	-1.34	1.26e-03	member of Glycoside Hydrolase Family 16
AT1G14870	AtPCR2	1.52	1.26e-02	

AT1G14880	AtPCR1	1.88	4.08e-03	
AT1G14890	AT1G14890	-1.82	1.80e-03	
AT1G15000	scpl50	-1.2	2.63e-04	
AT1G15260	AT1G15260	-1.19	1.44e-02	
AT1G15670	KFB01	1.22	4.39e-02	
AT1G15870	AT1G15870	-1.54	1.33e-03	
AT1G16260	WAKL8	3.64	5.58e-03	
AT1G16370	ATOCT6	2.04	1.62e-02	
AT1G16390	ATOCT3	5	6.63e-03	
AT1G16515	AT1G16515	-1.58	2.58e-02	
AT1G16520	NAIP2	-1.12	1.03e-02	
AT1G16780	AtVHP2 ;2	1.34	8.77e-04	Encodes a type II H+-PPases that localizes to and function as a proton pump of the Golgi apparatus in most tissues except for mature leaves.
AT1G16840	AT1G16840	1.07	8.56e-05	
AT1G17710	AtPEPC1	-1.66	3.06e-02	
AT1G17970	CTL15	1.12	2.34e-03	
AT1G18400	BEE1	-1.7	2.04e-02	
AT1G18570	AtMYB51	1.26	4.64e-03	Encodes a member of the R2R3-MYB transcription family. Involved in indole glucosinolate biosynthesis.
AT1G18590	ATSOT17	2.1	1.17e-03	encodes a desulfoglucosinolate sulfotransferase, involved in the final step of glucosinolate core structure biosynthesis. Has a broad-substrate specificity with preference with methionine-derived desulfoglucosinolates.
AT1G18620	LNG4	1.26	2.73e-02	
AT1G18670	IBS1	1.58	4.43e-02	Encodes a cyclin-dependent kinase-like protein with a ser/thr protein kinase domain and an N-terminal myristoylation sequence. Mutants in this gene are unable to express female sterility in response to beta-aminobutyric acid, as wild type plants do.
AT1G18710	AtMYB47	2.2	4.54e-02	Member of the R2R3 factor gene family.
AT1G18800	NRP2	-1.04	1.15e-02	Double nrp1-1 nrp2-1 mutants show arrest of cell cycle progression at G2/M and disordered cellular organization occurred in root tips. Localize in the nucleus and can form homomeric and heteromeric protein complexes with NRP1. Bind histones Histone2A and Histone2B and associate with chromatin in vivo.
AT1G19050	ARR7	-2.47	2.16e-02	Encodes a member of the Arabidopsis response regulator (ARR) family, most closely related to ARR15. A two-component response regulator protein containing a phosphate accepting domain in the receiver domain but lacking a DNA binding domain in the output domain. Involved in response to cytokinin and meristem stem cell maintenance. Arr7 protein is stabilized by cytokinin.
AT1G19250	FMO1	6.29	1.29e-02	FMO1 is required for full expression of TIR-NB-LRRconditioned resistance to avirulent pathogens and for basal resistance to invasive virulent pathogens. Functions in an EDS1-regulated but SA-independent mechanism that promotes resistance and cell death at pathogen infection sites.
AT1G19270	DA1	1.16	4.19e-02	
AT1G19340	AT1G19340	-1.28	2.43e-02	
AT1G19510	ATRL5	-1.17	1.02e-02	
AT1G20090	ARAC4	1.11	1.74e-02	Member of the Rho GTPase family. Functions to organize the microtubular cytoskeleton in combination with RIC1 and RIC4. These interactions affect pavement cell morphogenesis and pollen tube growth. ROP2 expression is stimulated by brassinosteroid treatment. Inhibit light-induced stomatal opening.
AT1G20430	AT1G20430	-1.16	9.31e-03	
AT1G20470	SAUR60	-1.33	2.96e-02	
AT1G20480	AT1G20480	-1.89	4.47e-02	
AT1G20780	ATPUB44	1.46	1.02e-02	Encodes a protein containing a U-box and an ARM domain.
AT1G20823	AtATL80	-3.16	4.50e-05	
AT1G21010	AT1G21010	-1.41	4.06e-02	
AT1G21200	AT1G21200	1.32	2.05e-04	
AT1G21230	WAK5	1.24	8.89e-03	encodes a wall-associated kinase
AT1G21550	AT1G21550	-1.28	3.02e-02	
AT1G22150	SULTR1 ;3	1.29	4.11e-02	sulfate transporter Sultr1 ;3
AT1G22370	AtUGT85A5	1.44	2.34e-02	
AT1G22380	AtUGT85A3	1.65	1.75e-02	Encodes a putative UDP-glucosyl transferase. At1g22380 was initially identified as encoding the protein AAF87154, which has been classified as a bHLH protein (AtbHLH152). Subsequently it has been found that the AAF87154 protein appears to be encoded by the AT1G23970 genomic locus.
AT1G22400	ATUGT85A1	1.2	3.13e-02	
AT1G22530	PATL2	3.56	2.97e-03	
AT1G22640	ATMYB3	-1.03	7.10e-03	MYB-type transcription factor (MYB3) that represses phenylpropanoid biosynthesis gene expression
AT1G22740	ATRABG3B	1.07	1.45e-03	GTP-binding protein Rab7
AT1G22882	AtSUN3	1.01	1.82e-02	
AT1G22990	AtHMP04	-4.92	6.99e-03	
AT1G23070	AT1G23070	-2.39	4.30e-04	
AT1G23130	AT1G23130	-6.07	3.83e-03	
AT1G23480	ATCSLA03	2.55	1.95e-02	encodes a gene similar to cellulose synthase
AT1G23800	ALDH2B	-1.01	5.02e-03	Encodes a mitochondrial aldehyde dehydrogenase ; nuclear gene for mitochondrial product.

AT1G23870	ATTPS9	1.94	1.23e-02	Encodes an enzyme putatively involved in trehalose biosynthesis. The protein has a trehalose synthase (TPS)-like domain that may or may not be active as well as a trehalose phosphatase (TPP)-like domain.
AT1G23890	AT1G23890	1.34	7.62e-03	
AT1G24095	AT1G24095	1.35	3.37e-02	
AT1G24170	GATL8	2	1.01e-02	Encodes a protein with putative galacturonosyltransferase activity.
AT1G24320	AT1G24320	2.16	5.43e-03	
AT1G25250	AtIDD16	-2.23	1.96e-02	
AT1G25260	RDP	-1.34	1.10e-02	
AT1G25275	AT1G25275	-1.04	2.13e-03	
AT1G25560	AtTEM1	3.55	4.17e-04	Encodes a member of the RAV transcription factor family that contains AP2 and B3 binding domains. Involved in the regulation of flowering under long days. Loss of function results in early flowering. Overexpression causes late flowering and repression of expression of FT. Novel transcriptional regulator involved in ethylene signaling. Promoter bound by EIN3. EDF1 in turn, binds to promoter elements in ethylene responsive genes.
AT1G26960	AtHB23	2.5	3.28e-04	Encodes a homeodomain leucine zipper class I (HD-Zip I) protein.
AT1G27110	AT1G27110	-5.84	2.05e-02	
AT1G27290	AT1G27290	1.2	1.58e-02	
AT1G28050	BBX13	2.2	4.67e-02	
AT1G28290	AGP31	-1.08	4.87e-02	Encodes an atypical arabinogalactan protein that is localized to the plasma membrange. AGP31 is highly expressed in flowers and vascular tissue and is repressed by jasmonic acid. AGP31 may play a role in vascular tissue function during defense and development.
AT1G28570	AT1G28570	-1.54	2.04e-04	
AT1G29720	RKFL1	-1.6	3.88e-02	
AT1G29800	AT1G29800	-1.12	3.95e-04	
AT1G29920	AB165	-1.02	2.08e-02	Encodes lhcb1.1 a component of the LHCIIb light harvesting complex associated with photosystem II.
AT1G30220	ATINT2	-3.27	6.21e-04	Inositol transporter presenting conserved extracellular loop domains homologs of plexins/semaphorin/integrin (PSI) domains from animal type I receptors.
AT1G30240	AT1G30240	-1.07	5.78e-03	
AT1G30910	AT1G30910	-2.86	8.60e-06	
AT1G30960	AtERG2	-1.31	3.52e-04	
AT1G31290	AGO3	2.19	3.75e-02	
AT1G31300	AT1G31300	1.21	8.76e-05	
AT1G31480	SGR2	1	2.88e-03	encodes a novel protein that may be part of a gene family represented by bovine phosphatidic acid-preferring phospholipase A1 (PA-PLA1)containing a putative transmembrane domain. SGR2 is involved in the formation and function of the vacuole.
AT1G31490	AT1G31490	-1.52	3.38e-03	
AT1G31760	SWIB5	-1.6	2.02e-02	
AT1G31770	ABCG14	-1.27	1.52e-02	
AT1G31820	PUT1	-1.03	1.44e-02	
AT1G32090	OSCA1.8	1.75	2.11e-04	
AT1G32350	AOX1D	2.84	3.02e-02	
AT1G32560	AtLEA4-1	-4.78	7.21e-04	
AT1G32760	AT1G32760	1.3	1.56e-02	
AT1G32870	ANAC013	1.8	6.82e-03	
AT1G33030	AT1G33030	-1.63	1.58e-02	
AT1G33470	AT1G33470	1.47	5.69e-04	
AT1G33480	ATL58	-1.63	4.47e-02	
AT1G34260	FAB1D	1.03	2.86e-03	Encodes a protein that is predicted to act as a phosphatidylinositol-3P 5-kinase, but, because it lacks a FYVE domain, it is unlikely to be efficiently targeted to membranes containing the porposed phosphatidylinositol-3P substrate. Therefore, its molecular function remains unknown.
AT1G34360	AtIF3-1	1.07	3.48e-04	
AT1G35190	AT1G35190	-1.41	3.48e-04	
AT1G35530	At-FANCM	3.07	1.70e-06	
AT1G35780	AT1G35780	-1.12	1.08e-02	
AT1G35910	AtTPPD	1.7	2.40e-02	
AT1G41830	SKS6	1.45	1.95e-03	
AT1G42560	ATMLO9	-4.71	3.49e-07	A member of a large family of seven-transmembrane domain proteins specific to plants, homologs of the barley mildew resistance locus o (MLO) protein. The Arabidopsis genome contains 15 genes encoding MLO proteins, with localization in plasma membrane. Phylogenetic analysis revealed four clades of closely-related AtMLO genes. ATMLO9 belongs to the clade III, with AtMLO5, AtMLO7, AtMLO8, and AtMLO10. The gene is expressed during early seedling growth, in cotyledon vascular system, in flowers (with strong expression in anthers) in siliques and fruit abscission zone ; not expressed in roots, or in mature rosette leaves, as shown by GUS activity patterns. The expression of several phylogenetically closely-related AtMLO genes showed similar or overlapping tissue specificity and analogous responsiveness to external stimuli, suggesting functional redundancy, co-function, or antagonistic function(s).
AT1G43160	ERF113	7.46	1.44e-02	encodes a member of the ERF (ethylene response factor) subfamily B-4 of ERF/AP2 transcription factor family (RAP2.6). The protein contains one AP2 domain. There are 7 members in this subfamily.
AT1G43910	AT1G43910	2.22	6.83e-03	

AT1G44130	AT1G44130	3.52	5.52e-04	
AT1G44890	AT1G44890	-2.83	2.07e-03	
AT1G45100	AT1G45100	-2.57	3.94e-03	
AT1G45231	TGS1	1.07	8.33e-03	
AT1G47980	AT1G47980	3.67	4.04e-06	
AT1G48100	PGX3	-2.59	6.37e-03	
AT1G48175	AtTAD2	1.14	9.04e-04	
AT1G48260	CIPK17	1.56	2.10e-02	Encodes a member of the SNF1-related kinase (SnRK) gene family (SnRK3.21), which has also been reported as a member of the CBL-interacting protein kinases (CIPK17).
AT1G48750	AT1G48750	3.08	5.45e-03	
AT1G48830	AT1G48830	-2.42	6.38e-07	
AT1G48920	ATNUC-L1	-1.3	5.16e-03	Encodes ATNUC-L1 (NUCLEOLIN LIKE 1), the predominant form of the two nucleolin proteins found in Arabidopsis. This protein is involved in rRNA processing, ribosome biosynthesis, and vascular pattern formation. PARL1 localizes to the nucleolus and parl1 mutants accumulate elevated levels of the unspliced 35S pre-rRNA. parl1 mutants also have defects in cotyledon, leaf, sepal, and petal vein patterning and have reduced stature, reduced fertility, increased bushiness, and reduced root length. The sugar-induced expression of ribosome proteins is also reduced in parl1 mutants.
AT1G49050	APCB1	1.05	9.03e-03	
AT1G49130	BBX17	4.39	1.09e-02	
AT1G49180	AT1G49180	1.14	3.37e-02	
AT1G49320	ATUSPL1	-2.25	5.64e-04	Encodes USPL1, a BURP domain protein targeted to the protein storage vacuoles. Overexpression of USPL1 affects seed development, protein storage vacuoles and lipid vesicles morphology and function.
AT1G49410	TOM6	-1.94	8.60e-06	
AT1G49450	AIW2	-1.58	3.01e-02	
AT1G49730	AT1G49730	1.15	3.09e-02	
AT1G49780	PUB26	-1.19	4.02e-02	
AT1G50180	CAR1	1.03	9.05e-04	
AT1G50240	FU	-1.48	6.08e-03	The FUSED (FU) gene belongs to Ser/Thr protein kinase family and has a key role in the hedgehog signaling pathway known to control cell proliferation and patterning in fruit flies and humans . Arabidopsis thaliana genome has a single Fu gene. Cytokinesis-defective mutants, which we named two-in-one (tio), result from mutations in Arabidopsis Fu. Phenotypic analysis of tio mutants reveals an essential role for TIO in conventional modes of cytokinesis in plant meristems and during male gametogenesis. TIO is tightly localized to the midline of the nascent phragmoplast and remains associated with the expanding phragmoplast ring. This gene was previously annotated as two gene models, AT1G50230.1 and AT1G50240.1, however the experimental evidence exists (Oh et al, Current Biology, 2005) showing that these two models are in fact single gene, named FUSED.
AT1G50740	AT1G50740	1.22	9.09e-04	
AT1G51170	AGC2-3	-1.46	1.28e-02	
AT1G51440	DALL2	-2.28	4.32e-02	Encodes a lipase that hydrolyzes phosphatidylcholine, glycolipids as well as triacylglycerols.
AT1G51790	AT1G51790	4.74	1.90e-02	
AT1G51940	AtLYK3	1.4	2.85e-03	
AT1G52030	F-ATMBP	2.46	3.32e-03	Similar to myrosinase binding proteins which may be involved in metabolizing glucosinolates and forming defense compounds to protect against herbivory. Also similar to lectins and other agglutinating factors. Expressed only in flowers.
AT1G52200	AT1G52200	2.37	4.14e-03	
AT1G52240	ATROPGEF11	-4.69	1.40e-04	Encodes a member of KPP-like gene family, homolog of KPP (kinase partner protein) gene in tomato. Also a member of the RopGEF (guanine nucleotide exchange factor) family, containing the novel PRONE domain (plant-specific Rop nucleotide exchanger), which is exclusively active towards members of the Rop subfamily .
AT1G52260	ATPDI3	4.17	6.08e-03	Encodes a protein disulfide isomerase-like (PDIL) protein, a member of a multigene family within the thioredoxin (TRX) superfamily. Unlike several other PDI family members, transcript levels for this gene are not up-regulated in response to three different chemical inducers of ER stress (dithiothreitol, beta-mercaptoethanol, and tunicamycin).
AT1G52410	AtTSA1	1.12	9.20e-03	Contains a novel calcium-binding repeat sequence. Binds TSK in vitro. Localizes to small cytoplasmic vesicles in interphase cells. In cells synchronized for cell division, TSA1 and TSK relocalize to ends of spindle microtubules that are ahead of separating chromatids during metaphase and anaphase of mitosis. May be involved in mitosis together with TSK. Expressed preferentially in the flower and shoot apex. Can form multimers.
AT1G52565	AT1G52565	2.55	1.50e-03	
AT1G53070	AT1G53070	-1.51	8.88e-04	
AT1G53080	AT1G53080	3.67	2.53e-02	
AT1G53100	AT1G53100	4.99	5.74e-04	
AT1G53140	DRP5A	-1.01	2.48e-03	Encodes DRP5A, a dynamin protein involved in cytokinesis in Arabidopsis.
AT1G53440	AT1G53440	1.06	6.37e-03	
AT1G53560	AT1G53560	1.27	3.25e-02	
AT1G53570	MAP3KA	1.36	2.21e-02	MEK kinase (MAP3Ka)
AT1G53730	SRF6	1.49	2.34e-03	
AT1G53830	ATPME2	1.49	4.38e-02	encodes a pectin methylesterase
AT1G53920	GLIP5	1.36	7.33e-03	Contains lipase signature motif and GDSL domain.
AT1G53990	GLIP3	4	6.83e-03	Contains lipase signature motif and GDSL domain.
AT1G54000	GLL22	6.35	6.76e-05	

AT1G54010	GLL23	5.5	1.68e-05	
AT1G54030	ERMO3	1.08	2.96e-02	
AT1G54280	ALA6	-2.01	2.97e-02	
AT1G54385	SINE1	-1.95	5.27e-03	
AT1G54410	AtHIRD11	1.65	1.75e-02	
AT1G54460	AT1G54460	1.49	1.49e-03	
AT1G55020	ATLOX1	1.15	1.78e-02	lipoxygenase, a defense gene conferring resistance Xanthomonas campestris
AT1G55120	AtcwINV3	-1.71	3.49e-07	Encodes a protein with fructan exohydrolase (FEH) activity acting on levan-type fructans (6-FEH, levanase). The enzyme does not have invertase activity.
AT1G55370	NDF5	-1.19	1.06e-05	
AT1G55915	WSS1A	-1.32	5.78e-03	
AT1G55930	AT1G55930	1.56	8.80e-03	
AT1G56440	SPAG	-1.23	2.75e-03	
AT1G56600	AtGolS2	-1.72	1.04e-02	
AT1G56650	ATMYB75	-2.84	1.44e-02	Encodes a putative MYB domain containing transcription factor involved in anthocyanin metabolism and radical scavenging. Essential for the sucrose-mediated expression of the dihydroflavonol reductase gene.
AT1G56720	AT1G56720	1.1	3.01e-02	
AT1G57660	AT1G57660	-1.02	5.72e-03	
AT1G57680	Cand1	1.65	2.85e-03	
AT1G58380	XW6	-1.18	1.30e-02	
AT1G58440	DRY2	1.07	1.73e-04	Encodes a putative protein that has been speculated, based on sequence similarities, to have squalene monooxygenase activity.
AT1G58450	TPR6	5.25	4.53e-04	
AT1G58470	ATRBP1	1.69	1.17e-03	encodes an RNA-binding protein
AT1G59710	AT1G59710	1.4	5.02e-03	
AT1G59725	AT1G59725	2.31	1.24e-04	
AT1G59820	ALA3	1.25	1.95e-03	Encodes a phospholipid translocase. Involved in secretory vesicle formation from trans-Golgi in peripheral columella cells at the root tip. Mutants have short primary roots and grow slower.
AT1G59940	ARR3	-1.64	4.04e-03	Type A response regulator highly similar to bacterial two-component response regulators. Rapidly induced by cytokinin. Involved in red-light signaling. Acts redundantly with ARR3 in the control of circadian period in a cytokinin-independent manner.
AT1G59950	AT1G59950	1.5	1.40e-02	
AT1G59980	ARL2	1.56	1.72e-02	
AT1G59990	EMB3108	-1.25	1.58e-04	
AT1G60010	AT1G60010	-1.01	6.61e-04	
AT1G60060	AT1G60060	1.62	4.29e-02	
AT1G60190	AtPUB19	-2.24	1.99e-02	
AT1G60200	RBM25	1.64	3.92e-02	
AT1G60505		1.13	4.18e-02	
AT1G60660	ATCB5LP	-1.12	1.84e-03	member of Cytochromes b5
AT1G60700	AT1G60700	-1.5	3.84e-02	
AT1G61100	AT1G61100	1.59	2.35e-02	
AT1G61120	GES	2.62	2.05e-02	Encodes a geranyllinalool synthase that produces a precursor to TMTT, a volatile plant defense C16-homoterpene. GES transcript levels rise in response to alamethicin, a fungal peptide mixture that damages membranes. This transcriptional response is blocked in JA biosynthetic and JA signaling mutants, but GES transcript levels still rise in response to alamethicin in mutants with salicylic acid and ethylene biosynthetic and/or signaling defects. GES transcripts also accumulate in response to a larval infestation. This enzyme does not localize to the plastids, and it may be present in the cytosol or endoplasmic reticulum.
AT1G61270	LHT3	2.49	5.75e-03	
AT1G61380	LORE	1.82	8.68e-04	
AT1G61580	ARP2	1.95	3.92e-03	
AT1G61667	AT1G61667	1.83	3.44e-02	
AT1G61795	AT1G61795	-1.17	1.83e-02	
AT1G61980	mTERF30	-1.19	2.90e-02	
AT1G62510	AT1G62510	-2.94	1.85e-02	
AT1G62840	AT1G62840	1.3	2.55e-02	
AT1G62850	AT1G62850	1.09	5.35e-06	
AT1G63250	AT1G63250	-1.06	1.72e-02	
AT1G63260	TET10	1.16	4.83e-03	Member of TETRASPANIN family
AT1G63840	AT1G63840	-1.55	1.92e-02	
AT1G64065	AT1G64065	-1.62	2.31e-02	
AT1G64185	GLXI-like ;5	-1.14	4.97e-02	
AT1G64500	AT1G64500	-1.26	5.20e-03	
AT1G65480	FT	-2.15	1.36e-03	FT, together with LFY, promotes flowering and is antagonistic with its homologous gene, TERMINAL FLOWER1 (TFL1). FT is expressed in leaves and is induced by long day treatment. Either the FT mRNA or protein is translocated to the shoot apex where it induces its own expression. Recent data suggests that FT protein acts as a long-range signal. FT is a target of CO and acts upstream of SOC1.

AT1G65610	ATGH9A2	3.77	3.95e-02	
AT1G65730	YSL7	2.27	1.36e-03	Arabidopsis thaliana metal-nicotianamine transporter YSL4
AT1G65900	AT1G65900	-2.24	2.00e-06	
AT1G66260	ALY3	1.23	1.46e-02	
AT1G66500	AT1G66500	2.3	1.38e-02	
AT1G66540	AT1G66540	-1.46	4.19e-03	
AT1G66700	PXMT1	-3.79	8.00e-03	A member of the Arabidopsis SABATH methyltransferase gene family. Encodes PXMT1, a methyltransferase that methylates 1,7-paraxanthine.
AT1G66720	AT1G66720	-5.3	1.83e-02	
AT1G66810	AtC3H14	-1.49	5.78e-03	
AT1G66860	AT1G66860	-6.39	1.75e-02	
AT1G66960	LUP5	-2.22	8.13e-03	
AT1G67290	GLOX1	-2.5	3.08e-03	
AT1G67400	AT1G67400	-1.64	3.58e-02	
AT1G67810	SUFE2	-2.21	4.95e-02	Encodes a protein capable of stimulating the cysteine desulfurase activity of CpNifS (AT1G08490) in vitro. SufE2 :GFP localizes to the chloroplasts where it is likely to play a role in iron-sulfur cluster assembly. Transcript levels for this gene are high in the pollen relative to other organs based on RT-PCR analysis.
AT1G68170	UMAMIT23	-2.42	4.60e-02	
AT1G68270	AT1G68270	-3.7	1.02e-02	
AT1G68600	AT1G68600	-2.6	7.87e-03	
AT1G68620	AT1G68620	-1.51	3.66e-04	
AT1G68670	HHO2	-1.12	4.30e-02	
AT1G68750	ATPPC4	1.64	4.34e-02	Encodes one of four Arabidopsis phosphoenolpyruvate (PEP) carboxylase proteins. But, it is more similar to bacterial PEP carboxylase than plant PEP carboxylase. Efforts to express this enzyme and to demonstrate its enzymatic activity in E.coli failed.
AT1G68870	ATSOFL2	-1.04	4.58e-02	AtSOFL1 acts redundantly with AtSOFL2 as positive regulator of cytokinin levels and cytokinin-mediated development.
AT1G69480	AT1G69480	1.86	3.94e-02	
AT1G69526	AT1G69526	2.64	1.79e-03	
AT1G69530	AT-EXP1	-2.7	3.85e-02	Member of Alpha-Expansin Gene Family. Naming convention from the Expansin Working Group (Kende et al, Plant Mol Bio). Involved in the formation of nematode-induced syncytia in roots of Arabidopsis thaliana.
AT1G69730	AT1G69730	2.77	1.15e-02	
AT1G70140	ATFH8	2.18	9.35e-03	Encodes a group I formin. Binds to F-actin barbed ends. Has severing actin filaments activity. Binds profilin. Involved in the initiation and tip growth of root hairs through regulation of actin cytoskeleton.
AT1G70250	LTPG32	2.69	8.34e-05	Encodes a Protease inhibitor/seed storage/LTP family protein
AT1G70270	AT1G70270	1.67	2.10e-02	
AT1G71050	AtHMP15	-1.72	1.08e-02	
AT1G71130	AtERF070	-1.82	4.17e-03	encodes a member of the ERF (ethylene response factor) subfamily B-5 of ERF/AP2 transcription factor family. The protein contains one AP2 domain. There are 7 members in this subfamily.
AT1G71140	DTX14	-1.59	5.79e-03	
AT1G71360	AtSUN4	1.75	5.30e-03	
AT1G71400	AtRLP12	2.2	4.78e-02	Encodes a CLAVATA2 (CLV2)-related gene. Complements the clv2 mutant when expressed under the control of the CLV2 promoter.
AT1G71695	AT1G71695	-3.05	2.16e-05	
AT1G72130	NPF5.11	2.08	8.43e-04	
AT1G72140	NPF5.12	-1	7.75e-03	
AT1G72150	PATL1	1.4	4.15e-02	novel cell-plate-associated protein that is related in sequence to proteins involved in membrane trafficking in other eukaryotes
AT1G72190	AT1G72190	1.23	5.74e-04	
AT1G72210	bHLH096	1.67	2.60e-03	
AT1G72230	AT1G72230	-2.38	4.70e-02	
AT1G72270	HDP1	1.79	2.03e-05	
AT1G72290	AtWSCP	2.27	1.46e-02	
AT1G72470	ATEXO70D1	2.76	3.60e-03	A member of EXO70 gene family, putative exocyst subunits, conserved in land plants. Arabidopsis thaliana contains 23 putative EXO70 genes, which can be classified into eight clusters on the phylogenetic tree.
AT1G72510	AT1G72510	1.69	4.19e-02	
AT1G72700	ALA5	1.53	9.08e-04	
AT1G72730	AT1G72730	-1.18	2.60e-02	
AT1G72790	AT1G72790	2.46	1.37e-02	
AT1G72920	TN9	-1.28	3.61e-02	
AT1G73066	AT1G73066	-1.74	4.69e-02	
AT1G73325	AT1G73325	-1.27	2.05e-02	
AT1G73600	AtPMT3	2.33	4.31e-04	
AT1G73630	AT1G73630	-1.79	3.16e-04	
AT1G73740	AT1G73740	1.43	7.06e-05	
AT1G73810	AT1G73810	-1.47	3.68e-02	
AT1G73850	AT1G73850	1.19	2.85e-02	
AT1G73920	AT1G73920	1.41	5.07e-04	

AT1G74240	AT1G74240	-1.14	1.09e-03	
AT1G74360	GRACE	1.84	3.46e-04	
AT1G74430	ATMYB95	1.11	1.03e-03	Encodes a putative transcription factor (MYB95).
AT1G74710	ATICS1	1.65	2.35e-02	Encodes a protein with isochorismate synthase activity. Mutants fail to accumulate salicylic acid. Its function may be redundant with that of ICS2 (AT1G18870).
AT1G74840	AT1G74840	-1.11	2.94e-02	
AT1G74880	NDH-O	-1.22	2.50e-07	Encodes subunit NDH-O of NAD(P)H :plastoquinone dehydrogenase complex (Ndh complex) present in the thylakoid membrane of chloroplasts. This subunit is thought to be required for Ndh complex assembly.
AT1G75710	AT1G75710	1.14	1.57e-03	
AT1G75780	TUB1	1.46	2.44e-02	beta tubulin gene downregulated by phytochrome A (phyA)-mediated far-red light high-irradiance and the phytochrome B (phyB)-mediated red light high-irradiance responses
AT1G75900	AT1G75900	-1.19	2.60e-02	
AT1G76430	PHT1 ;9	1.05	3.82e-02	Encodes Pht1 ;9, a member of the Pht1 family of phosphate transporters which include : Pht1 ;1/At5g43350, Pht1 ;2/At5g43370, Pht1 ;3/At5g43360, Pht1 ;4/At2g38940, Pht1 ;5/At2g32830, Pht1 ;6/At5g43340, Pht1 ;7/At3g54700, Pht1 ;8/At1g20860, Pht1 ;9/At1g76430 (Plant Journal 2002, 31 :341).
AT1G76490	AtHMGR1	1.35	1.82e-02	Encodes a 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase, which is involved in melavonate biosynthesis and performs the first committed step in isoprenoid biosynthesis. Expression is activated in dark in leaf tissue but not controlled by light in the root (confine
AT1G76540	CDKB2 ;1	-1.23	1.86e-02	Encodes a cyclin-dependent protein kinase involved in regulation of the G2/M transition of the mitotic cell cycle. Specifically binds to the cyclin CYCD4 ;1, expressed in shoot meristem, young leaves and vascular tissue during the G2/M phase. Required for proper organization of the shoot apical meristem and for hormone signaling.
AT1G76610	AT1G76610	-2.23	2.20e-02	
AT1G76700	AT1G76700	1.53	2.04e-04	
AT1G76790	IGMT5	-3.77	2.67e-11	
AT1G76800	AtVTL2	-2.04	1.74e-02	
AT1G76900	AtTLP1	1.12	8.47e-04	Member of TLP family
AT1G77410	BGAL16	-5.24	4.79e-04	
AT1G77420	MAGL5	2.66	1.07e-04	
AT1G77580	VETH3	2.27	3.39e-04	
AT1G77660	AT1G77660	2.76	8.76e-05	
AT1G77750	AT1G77750	-1.1	2.28e-03	
AT1G77940	RPL30B	-1.01	3.06e-02	
AT1G78060	AT1G78060	-1.64	6.47e-05	
AT1G78260	AT1G78260	2.5	6.08e-03	
AT1G78265		1.32	3.85e-02	
AT1G78290	SNRK2-8	-1.05	1.29e-03	
AT1G78370	ATGSTU20	-1.08	4.07e-02	Encodes glutathione transferase belonging to the tau class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002).
AT1G78430	ICR4	-5.3	2.22e-02	
AT1G78440	ATGA2OX1	-2.05	5.23e-04	Encodes a gibberellin 2-oxidase that acts on C19 gibberellins.
AT1G78660	ATGGH1	1.11	4.17e-03	The Arabidopsis protein AtGGH1 is a gamma-glutamyl hydrolase cleaving pentaglutamates to yield di- and triglutamates. The enzyme is involved in the tetrahydrofolate metabolism and located to the vacuole.
AT1G78670	ATGGH3	1.3	1.82e-04	
AT1G78770	APC6	-1.44	1.12e-05	
AT1G78950	AtBAS	1.83	1.62e-02	
AT1G79020	AT1G79020	1.09	1.69e-03	
AT1G79380	RGLG4	1.64	1.79e-03	
AT1G80390	IAA15	-2.1	1.46e-03	Member of a multigene family of Auxin responsive genes.
AT1G80540	AT1G80540	1.87	7.43e-03	
AT2G01150	RHA2B	-1.54	3.36e-03	Encodes a RING-H2 finger protein that is expressed in vascular tissue, root tips, embryos and pistils.
AT2G01220	AT2G01220	1.02	8.77e-04	
AT2G01290	RPI2	-1.76	6.06e-06	Cytosolic ribose-5-phosphate isomerase. Knockout mutation causes chloroplast dysfunction, late flowering and premature cell death.
AT2G01470	ATSEC12	1.05	9.59e-03	Sec12p-like protein (GTP exchange protein) that functionally complements yeast sec12 null mutant. Protein is localized to the ER.
AT2G01520	MLP328	-1.48	7.92e-03	
AT2G01530	MLP329	-1.83	6.21e-04	
AT2G01554	AT2G01554	-3.93	4.28e-02	
AT2G01760	ARR14	1.93	1.15e-02	member of Response Regulator : B- Type
AT2G01830	AHK4	-2.19	2.07e-04	Histidine kinase : cytokinin-binding receptor that transduces cytokinin signals across the plasma membrane
AT2G01860	CYK8	1.38	3.68e-03	
AT2G01890	ATPAP8	1.15	5.58e-03	Encodes a purple acid phosphatase (PAP) belonging to the low molecular weight plant PAP group.
AT2G02060	AT2G02060	-2.12	1.27e-02	
AT2G02170	AT2G02170	1.05	9.96e-03	
AT2G02410	AT2G02410	1.96	1.65e-05	

AT2G02810	ATUTR1	1.34	3.80e-02	Encodes a multitransmembrane hydrophobic protein that functions as transporter of UDP-galactose and UDP-glucose into the Golgi. Localized in the ER. Involved in the unfolded protein response, a mechanism that controls proper protein folding in the ER.
AT2G03640	AT2G03640	-2.29	4.27e-02	
AT2G03760	AtSOT1	6.75	3.15e-04	Encodes a brassinosteroid sulfotransferase. In vitro experiements show that this enzyme has a preference for 24-epibrassinosteroids, particularly 24-epicathasterone, but does not act on castasterone and brassinolide. It is differentially expressed during development, being more abundant in young seedlings and actively growing cell cultures. Expression is induced in response to salicylic acid and methyl jasmonate and bacterial pathogens.
AT2G04100	AT2G04100	2.84	2.53e-02	
AT2G04300	AT2G04300	5.03	2.06e-02	
AT2G04450	ATNUDT6	1.27	2.86e-02	Encodes a protein with NADH pyrophosphatase activity. Although this protein was also shown to have ADP-ribose diphosphatase activity in vitro, mutant analyses suggest that NUDX6 is involved in NADH metabolism in vivo.
AT2G04790	AT2G04790	-1.55	3.43e-02	
AT2G04845	GNAT9	-1.13	2.11e-04	
AT2G05440	ATGRP9	4.52	4.69e-02	
AT2G05530	AT2G05530	5.13	1.41e-02	
AT2G06520	PSBX	2.38	2.24e-08	Encodes a protein with sequence similarity to the spinach photosystem II subunit PsbX.
AT2G07658		-3.6	3.13e-02	
AT2G11910	AT2G11910	-1.46	3.16e-02	
AT2G12190	AT2G12190	-1.3	1.25e-03	
AT2G12462	AT2G12462	-2.23	2.64e-02	
AT2G13680	ATGSL02	3.41	3.07e-02	Responsible for the synthesis of callose deposited at the primary cell wall of meiocytes, tetrads and microspores. Required for exine formation during microgametogenesis and for pollen viability. Highest expression in meiocytes, tetrads, microspores and mature pollen.
AT2G13810	ALD1	6.22	1.10e-02	
AT2G14050	MCM9	-1.02	4.31e-03	
AT2G14210	AGL44	-2.76	3.45e-05	MADS box gene, transcription factor
AT2G14580	AtCAPE7	6.19	2.30e-02	pathogenesis related protein, encodes a basic PR1-like protein. Expresses in flowers, roots, and not in leaves and responses to ethylene and methyl jasmonate. Salicylic acid represses gene expression.
AT2G15020	AT2G15020	-1.95	2.01e-02	
AT2G15370	ATFUT5	6.39	4.99e-03	Predicted fucosyltransferase, based on similarity to FUT1, but not functionally redundant with FUT1.
AT2G15390	atfut4	3.8	1.78e-03	Predicted fucosyltransferase, based on similarity to FUT1, but not functionally redundant with FUT1.
AT2G15480	UGT73B5	1.83	1.78e-02	
AT2G16370	AtDRTS1	5.71	5.05e-04	Encodes a bifunctional dihydrofolate reductase - thymidylate synthase gene. This is unique in Arabidopsis and protozoa. Other organisms have independent genes for this function.
AT2G16510	VHA-c5	-1.67	9.20e-04	
AT2G16660	AT2G16660	1.94	1.44e-03	
AT2G16850	PIP2 ;8	1.99	3.36e-02	
AT2G17030	AtFDA11	-1.2	2.66e-02	
AT2G17260	ATGLR2	-1.46	1.56e-04	Encodes a glutamate receptor. Involved in calcium-programmed stomatal closure.
AT2G17520	ATIRE1-2	1.31	1.18e-03	Encodes a endoribonuclease/protein kinase IRE1-like protein that is predicted to form a type I transmembrane protein structure and contain kinase/endoribonuclease domains at their C-terminal halves. The transcript levels for several ER-stress responsive genes, including six protein disulfide isomerases (PDIs), BiP2, and AtbZIP60 are not affected in ire1-2 null mutants.
AT2G17640	ATSERAT3 ;1	-1.5	1.26e-05	Encodes a cytosolic serine O-acetyltransferase involved in sulfur assimilation and cysteine biosynthesis. Expressed in the vascular system. Expression is induced after long-term sulfur starvation.
AT2G17890	AtCDPK16	-3.15	3.39e-04	member of Calcium Dependent Protein Kinase
AT2G18180	AT2G18180	-1.19	1.85e-02	
AT2G18280	AtTLP2	1.57	5.49e-05	Member of TLP family
AT2G18370	AT2G18370	-2.82	2.86e-02	Predicted to encode a PR (pathogenesis-related) protein. Belongs to the lipid transfer protein (PR-14) family with the following members : At2g38540/LTP1, At2g38530/LTP2, At5g59320/LTP3, At5g59310/LTP4, At3g51600/LTP5, At3g08770/LTP6, At2g15050/LTP7, At2g18370/LTP8, At2g15325/LTP9, At5g01870/LTP10, At4g33355/LTP11, At3g51590/LTP12, At5g44265/LTP13, At5g62065/LTP14, At4g08530/LTP15.
AT2G18620	GGPPS2	1.12	3.66e-03	
AT2G18700	ATTPS11	1.56	3.94e-03	Encodes an enzyme putatively involved in trehalose biosynthesis. The protein has a trehalose synthase (TPS)-like domain that may or may not be active as well as a trehalose phosphatase (TPP)-like domain.
AT2G19190	FRK1	9.81	2.19e-04	Receptor-like protein kinase. Involved in early defense signaling.
AT2G19340	AT2G19340	1.91	1.43e-02	
AT2G20390	AT2G20390	-3.23	5.25e-06	
AT2G20680	AtMAN2	-1.12	2.48e-03	
AT2G20710	AT2G20710	-2.64	3.48e-05	
AT2G20720	AT2G20720	2.75	2.47e-03	
AT2G20800	NDB4	2.52	2.34e-03	
AT2G20875	atEPF1	-2.43	9.14e-03	Encodes a secretory peptide EPF1 involved in stomatal development. EPF1 is related to EPF2 which controls asymmetric cell divisions during stomatal devlopment.

AT2G21660	ATGRP7	-1.02	1.08e-02	Encodes a small glycine-rich RNA binding protein that is part of a negative-feedback loop through which AtGRP7 regulates the circadian oscillations of its own transcript. Gene expression is induced by cold. GRP7 appears to promote stomatal opening and reduce tolerance under salt and dehydration stress conditions, but, promotes stomatal closing and thereby increases stress tolerance under conditions of cold tolerance. Loss of function mutations have increased susceptibility to pathogens suggesting a role in mediating innate immune response. Mutants are also late flowering in a non-photoperiodic manner and are responsive to vernalization suggesting an interaction with the autonomous flowering pathway. There is a reduction of mRNA export from the nucleus in grp7 mutants. GRP7 :GFP fusion proteins can be found in the cytosol and nucleus. A substrate of the type III effector HopU1 (mono-ADP-ribosyltransferase).
AT2G21790	ATRNR1	-1.37	6.54e-03	encodes large subunit of ribonucleotide reductase involved in the production of deoxyribonucleoside triphosphates (dNTPs) for DNA replication and repair
AT2G21820	AT2G21820	-3.64	1.24e-02	
AT2G22560	NET2D	-1.17	1.15e-02	
AT2G22770	NAI1	3.43	3.96e-03	regulates the development of ER bodies. also involves in response to the endophytic fungus Piriformospora indica.
AT2G22920	FPT1	2.28	9.89e-03	
AT2G22960	FPT2	-1.19	4.14e-03	
AT2G22970	SCPL11	1.02	1.30e-02	
AT2G23770	AtLYK4	3.69	8.80e-03	
AT2G23840	AT2G23840	1.34	2.05e-04	
AT2G23930	SNRNP-G	-1.06	6.32e-05	
AT2G24300	CBP60e	1.27	2.76e-02	
AT2G25350	AT2G25350	8.83	4.79e-07	
AT2G25480	AT2G25480	-1.9	3.27e-02	
AT2G25650	GPL1	1.58	2.31e-02	
AT2G25680	MOT1	-1.77	1.00e-03	Encodes a high-affinity molybdate transporter. Mutant has reduced concentrations of molybdate in roots and shoots, and reduced shoot and root length when growing on Mo-limited medium.
AT2G25737	AT2G25737	1.63	1.23e-04	
AT2G25770	AT2G25770	5.16	2.63e-04	
AT2G26020	PDF1.2b	-1.51	1.86e-03	Predicted to encode a PR (pathogenesis-related) protein. Belongs to the plant defensin (PDF) family with the following members : At1g75830/PDF1.1, At5g44420/PDF1.2a, At2g26020/PDF1.2b, At5g44430/PDF1.2c, At2g26010/PDF1.3, At1g19610/PDF1.4, At1g55010/PDF1.5, At2g02120/PDF2.1, At2g02100/PDF2.2, At2g02130/PDF2.3, At1g61070/PDF2.4, At5g63660/PDF2.5, At2g02140/PDF2.6, At5g38330/PDF3.1 and At4g30070/PDF3.2.
AT2G26170	CYP711A1	-2.41	1.37e-05	Encodes a protein with similarity to thromboxane-A synthase, member of the CYP711A cytochrome P450 family. MAX1 is a specific repressor of vegetative axillary buds generated by the axillary meristem. Expressed in vascular traces in the rosette stem and axillary buds throughout plant development. Mutants have increased axillary branches. Along with MAX3,4 thought to mediate control of shoot branching via synthesis of a signal molecule which is transported over long distance mediated by MAX2. cDNA supports the existence of the longer transcript predicted for this locus, no cDNA isolated for shorter transcript. MAX1 downregulates 11 genes involved in flavonoid pathway (CHS, CHI, F3H, F3'H, FLS, DFR, ANS, UFGT, RT, AAC and GST).
AT2G26310	AtFAP2	-1.49	1.03e-02	
AT2G26610	AT2G26610	1.46	1.66e-02	
AT2G26640	KCS11	1.16	1.25e-03	Encodes KCS11, a member of the 3-ketoacyl-CoA synthase family involved in the biosynthesis of VLCFA (very long chain fatty acids).
AT2G26690	AtNPF6.2	-1.46	1.11e-03	
AT2G26870	NPC2	1.95	3.52e-03	
AT2G27200	LSG1-1	-1.14	5.36e-04	
AT2G27690	CYP94C1	3.52	3.95e-02	Encodes a CYP94C1. Has highest omega-hydroxylase activity with 9,10-epoxystearic acid, while also metabolized lauric acid (C12 :0) and C18 unsaturated fatty acids. Gene expression is induced in response to wounding and jasmonic acid treatment.
AT2G27820	ADT3	-2.18	2.84e-04	Encodes a plastid-localized arogenate dehydratase involved in phenylalanine biosynthesis. Not less than six genes encoding ADT were identiﬁed in the Arabidopsis genome : ADT1 [At1g11790] ; ADT2 [At3g07630] ; ADT3 [At2g27820] ; ADT4 [At3g44720] ; ADT5 [At5g22630] ; and ADT6 [At1g08250].
AT2G28200	AT2G28200	-1.1	2.28e-02	
AT2G28510	DOF2.1	-1.69	6.43e-05	
AT2G28950	ATEXP6	-1.21	3.85e-02	Encodes an expansin. Naming convention from the Expansin Working Group (Kende et al, 2004. Plant Mol Bio). Involved in the formation of nematode-induced syncytia in roots of Arabidopsis thaliana.
AT2G28990	AT2G28990	2.92	4.74e-02	
AT2G29100	ATGLR2.9	2.82	1.27e-02	member of Putative ligand-gated ion channel subunit family
AT2G29110	ATGLR2.8	3.15	2.49e-03	member of Putative ligand-gated ion channel subunit family
AT2G29120	ATGLR2.7	4.18	2.74e-04	member of Putative ligand-gated ion channel subunit family
AT2G29320	AT2G29320	-2.15	1.14e-05	
AT2G29500	HSP17.6B	-2.67	1.21e-02	
AT2G29530	AtTIM10	-1.04	1.64e-04	Encodes a small zinc finger-like protein that is a component of the mitochondrial protein import apparatus.
AT2G29660	AT2G29660	-1.05	3.14e-02	
AT2G29930	AT2G29930	1.56	1.21e-02	
AT2G29940	ABCG31	1.01	2.13e-02	

AT2G30250	ATWRKY25	1.06	3.98e-02	member of WRKY Transcription Factor ; Group I. Located in nucleus. Involved in response to various abiotic stresses - especially salt stress.
AT2G30300	AT2G30300	-3.07	1.38e-02	
AT2G30490	ATC4H	-1.13	5.02e-04	Encodes a cinnamate-4-hydroxylase. Mutations in this gene impact phenylpropanoid metabolism, growth and development.
AT2G30520	RPT2	-1.07	4.45e-02	light inducible root phototropism 2 encoding a signal transducer of the phototropic response in Arabidopsis
AT2G30600	AT2G30600	1.11	2.96e-02	
AT2G30766	FEP1	3.8	7.15e-03	
AT2G31010	AT2G31010	1.54	1.17e-02	
AT2G31060	EMB2785	-1.28	4.20e-04	
AT2G31230	ATERF15	1.77	3.95e-02	encodes a member of the ERF (ethylene response factor) subfamily B-3 of ERF/AP2 transcription factor family. The protein contains one AP2 domain. There are 18 members in this subfamily including ATERF-1, ATERF-2, AND ATERF-5.
AT2G31250	HEMA3	1.23	1.89e-03	
AT2G31730	AT2G31730	1.54	1.06e-03	
AT2G31751		-1.86	9.71e-03	
AT2G31865	atPARG2	1.56	6.69e-03	
AT2G32020	AT2G32020	-3.19	2.68e-03	
AT2G32235	AT2G32235	-1.92	4.79e-02	
AT2G32400	ATGLR3.7	1.78	6.08e-03	Glr5
AT2G32670	ATVAMP725	-1.06	3.15e-02	member of Synaptobrevin -like protein family
AT2G32870	AT2G32870	-4.9	1.06e-02	
AT2G32960	AtPFA-DSP2	-1.73	2.00e-02	
AT2G33050	AtRLP26	-1.24	2.14e-03	
AT2G33070	ATNSP2	-2.42	1.33e-02	Encodes a nitrile-specifier protein NSP2. NSP2 is one out of five (At3g16400/NSP1, At2g33070/NSP2, At3g16390/NSP3, At3g16410/NSP4 and At5g48180/NSP5) A. thaliana epithiospecifier protein (ESP) homologues that promote simple nitrile, but not epithionitrile or thiocyanate formation.
AT2G33240	ATXID	-1.13	2.01e-02	member of Myosin-like proteins
AT2G33330	PDLP3	1.5	6.95e-04	Encodes a plasmodesmal protein that affects the intercellular movement of molecules through the plasmodesmata. The protein has two DUF26 domains and a single transmembrane domain.
AT2G33500	BBX12	1.28	3.38e-03	
AT2G33560	BUBR1	1.02	2.33e-02	Encodes BUBR1. May have the spindle assembly checkpoint protein functions conserved from yeast to humans.
AT2G33640	PAT21	-1.77	6.25e-03	
AT2G33855	AT2G33855	-1.38	3.02e-02	
AT2G34070	TBL37	1.2	3.19e-02	Encodes a member of the TBL (TRICHOME BIREFRINGENCE-LIKE) gene family containing a plant-specific DUF231 (domain of unknown function) domain. TBL gene family has 46 members, two of which (TBR/AT5G06700 and TBL3/AT5G01360) have been shown to be involved in the synthesis and deposition of secondary wall cellulose, presumably by influencing the esterification state of pectic polymers. A nomenclature for this gene family has been proposed (Volker Bischoff & Wolf Scheible, 2010, personal communication).
AT2G34720	NF-YA4	-1	1.88e-03	
AT2G34770	ATFAH1	1.46	2.93e-02	encodes a fatty acid hydroxylase, required for the AtBI-1-mediated suppression of programmed cell death.
AT2G34810	AtBBE16	-1.39	2.39e-04	
AT2G35010	ATO1	1.36	5.34e-04	
AT2G35210	AGD10	1.84	3.91e-03	A member of ARF GAP domain (AGD), A thaliana has 15 members, grouped into four classes.
AT2G35230	IKU1	1.1	1.01e-02	Contains a plant-specific VQ motif. Involved in endosperm growth and seed size determination. IKU1 is expressed in the early endosperm and its progenitor, the central cell.IKU1 interacts with MINI3 in the yeast two-hybrid system.
AT2G35380	AT2G35380	-1.16	2.09e-02	
AT2G35690	ACX5	1.32	1.01e-02	Encodes an acyl-CoA oxidase. Involved in jasmonate biosynthesis. Expressed uniformly in seedlings and throughout development.
AT2G35736	AT2G35736	-1.55	2.52e-03	
AT2G35860	FLA16	-1.63	1.24e-03	
AT2G35880	WDL4	1.48	4.22e-02	
AT2G35945		-1.57	7.97e-03	
AT2G36270	ABI5	3.6	1.16e-02	Encodes a member of the basic leucine zipper transcription factor family, involved in ABA signalling during seed maturation and germination. The Arabidopsis abscisic acid (ABA)-insensitive abi5 mutants have pleiotropic defects in ABA response, including decreased sensitivity to ABA inhibition of germination and altered expression of some ABA-regulated genes. Comparison of seed and ABA-inducible vegetative gene expression in wild-type and abi5-1 plants indicates that ABI5 regulates a subset of late embryogenesis-abundant genes during both developmental stages.
AT2G36760	UGT73C2	2.16	3.94e-02	
AT2G36770	AT2G36770	2.48	6.05e-03	
AT2G36780	AT2G36780	2.56	3.96e-03	
AT2G36870	AtXTH32	-1.36	1.30e-02	
AT2G36960	TKI1	1.1	1.48e-03	Arabidopsis thaliana myb/SANT domain protein
AT2G37050	AT2G37050	2.27	7.05e-03	
AT2G37170	PIP2 ;2	-1.16	7.24e-04	a member of the plasma membrane intrinsic protein subfamily PIP2. localizes to the plasma membrane and exhibits water transport activity in Xenopus oocyte. expressed specifically in the vascular bundles and protein level increases slightly during leaf dev
AT2G37180	PIP2 ;3	-1.38	7.69e-05	a member of the plasma membrane intrinsic protein PIP2. functions as aquaporin and is involved in dessication.

AT2G37190	AT2G37190	-1.16	3.23e-02	
AT2G37440	AT2G37440	1.45	3.53e-02	
AT2G37480	AT2G37480	-2.81	7.38e-06	
AT2G37870	AT2G37870	1.83	1.51e-02	
AT2G38240	JAO4	6.8	1.17e-02	
AT2G38450	AT2G38450	-1.25	4.61e-03	
AT2G38740	Sgpp	-1.06	7.08e-03	
AT2G38790	AT2G38790	1.66	2.68e-02	
AT2G38890	AT2G38890	-1.73	3.73e-02	
AT2G38995	AT2G38995	2.42	1.09e-04	
AT2G39180	ATCRR2	1.49	3.73e-02	
AT2G39518	CASPL4D2	3.88	2.57e-02	
AT2G39710	AT2G39710	1.18	1.46e-02	Encodes a Cysteine-rich peptide (CRP) family protein
AT2G40080	ELF4	1.57	4.71e-02	Encodes a novel nuclear 111 amino-acid phytochrome-regulated component of a negative feedback loop involving the circadian clock central oscillator components CCA1 and LHY. ELF4 is necessary for light-induced expression of both CCA1 and LHY, and conversely, CCA1 and LHY act negatively on light-induced ELF4 expression. ELF4 promotes clock accuracy and is required for sustained rhythms in the absence of daily light/dark cycles. It is involved in the phyB-mediated constant red light induced seedling de-etiolation process and may function to coregulate the expression of a subset of phyB-regulated genes.
AT2G40205	AT2G40205	-1.43	7.11e-03	
AT2G40435	AT2G40435	1.03	4.21e-02	
AT2G40750	ATWRKY54	1.8	2.17e-02	member of WRKY Transcription Factor ; Group III
AT2G40940	ERS	1.59	8.76e-05	Ethylene receptor, subfamily 1. Has histidine kinase activity.
AT2G41050	AT2G41050	-1.42	4.17e-04	
AT2G41150	AT2G41150	2.51	1.24e-03	
AT2G41240	BHLH100	9.2	4.15e-02	Encodes a member of the basic helix-loop-helix transcription factor family protein.
AT2G41300	SSL1	1.11	6.08e-03	Although this enzyme is predicted to encode a strictosidine synthase (SS), it lacks a conserved catalytic glutamate residue found in active SS enzymes and it is not expected to have SS activity.
AT2G41330	AT2G41330	1.48	4.09e-02	
AT2G41360	AT2G41360	2.01	7.21e-04	
AT2G41480	AtPRX25	1.62	3.82e-02	
AT2G41660	MIZ1	-1.61	4.31e-03	Essential for hydrotropism in roots. Mutant roots are defective in hydrotropism, and have slightly reduced phototropism and modified wavy growth response. Has normal gravitropism and root elongation.
AT2G41670	SIN2	-1.07	3.93e-03	
AT2G41705	FEX	1.28	2.05e-04	
AT2G41800	TEB	1.88	2.96e-02	
AT2G42040	AT2G42040	1.2	2.40e-02	
AT2G42380	ATBZIP34	2.51	7.48e-04	Encodes a member of the BZIP family of transcription factors. Forms heterodimers with the related protein AtbZIP61. Binds to G-boxes in vitro and is localized to the nucleus in onion epidermal cells.
AT2G42570	TBL39	1.55	5.81e-03	Encodes a member of the TBL (TRICHOME BIREFRINGENCE-LIKE) gene family containing a plant-specific DUF231 (domain of unknown function) domain. TBL gene family has 46 members, two of which (TBR/AT5G06700 and TBL3/AT5G01360) have been shown to be involved in the synthesis and deposition of secondary wall cellulose, presumably by influencing the esterification state of pectic polymers. A nomenclature for this gene family has been proposed (Volker Bischoff & Wolf Scheible, 2010, personal communication).
AT2G42580	TTL3	1.9	4.66e-04	Encodes a member of the TTL family and contains a thioredoxin like domain and three tandom TPRs. Interacts physically with BRL2/VH1 and appears to play a role in brassiosteroid and auxin signaling.
AT2G42610	LSH10	-1.47	4.97e-02	
AT2G42620	AtMAX2	-1.34	8.48e-03	The mutations at MAX2 cause increased hypocotyl and petiole elongation in light-grown seedlings. Positional cloning identifies MAX2 as a member of the F-box leucine-rich repeat family of proteins. MAX2 is identical to ORE9, a proposed regulator of leaf senescence. Involved in positive regulation of light responses.
AT2G42740	RPL16A	-1.15	1.67e-02	encodes a cytosolic ribosomal protein L16, which is a constituent of 60S large ribosomal complex. Gene is expressed in root stele and anthers and expression is induced by auxin treatment.
AT2G43010	AtPIF4	-1.42	1.48e-03	Isolated as a semidominant mutation defective in red -light responses. Encodes a nuclear localized bHLH protein that interacts with active PhyB protein. Negatively regulates phyB mediated red light responses. Involved in shade avoidance response. Protein abundance is negatively regulated by PhyB.
AT2G43100	ATLEUD1	-1.23	5.64e-03	
AT2G43120	PRN2	-1.12	4.42e-02	
AT2G43375		-1.74	3.33e-02	
AT2G43520	ATTI2	1.76	2.09e-02	Encodes putative trypsin inhibitor protein which may function in defense against herbivory. Member of the defensin-like (DEFL) family.
AT2G43570	CHI	2.19	1.38e-02	
AT2G43590	AT2G43590	2.92	1.41e-02	
AT2G43610	AT2G43610	2.02	4.13e-02	
AT2G43620	AT2G43620	1.76	3.88e-02	
AT2G43900	5PTase12	1.67	1.07e-04	

AT2G43990	AT2G43990	1.75	8.77e-04	
AT2G44180	MAP2A	1.45	3.67e-03	Encodes a MAP2 like methionine aminopeptidase. In MAP1A mutant background plants show an increased sensitivity to fumagillin resulting in defects in development. Phenotype is similar to RNAi lines which knock out all MAP2/MAP1 loci.
AT2G44230	AT2G44230	-1.19	1.85e-02	
AT2G44640	AT2G44640	-1	3.06e-03	
AT2G44740	CYCP4 ;1	1.52	2.71e-02	
AT2G44745	AtWRKY12	-1.36	1.12e-02	
AT2G45130	ATSPX3	-2.04	4.17e-02	
AT2G45190	AFO	1.01	1.66e-02	Encodes a member of the YABBY family of transcriptional regulators that is involved in abaxial cell type specification in leaves and fruits. YAB1 acts in a non-cell autonomous fashion within the meristem to affect phyllotactic patterning. The non-autonomous effect on the central region of the meristem is mediated through the activity if Lateral Suppressor (LAS).
AT2G45580	CYP76C3	5.26	4.61e-05	member of CYP76C
AT2G45600	AT2G45600	-1.78	8.11e-05	
AT2G45890	ATROPGEF4	-2.49	5.65e-03	Encodes a member of KPP-like gene family, homolog of KPP (kinase partner protein) gene in tomato. Also a member of the RopGEF (guanine nucleotide exchange factor) family, containing the novel PRONE domain (plant-specific Rop nucleotide exchanger), which is exclusively active towards members of the Rop subfamily.
AT2G46150	AT2G46150	-2.81	2.06e-02	
AT2G46160	ATL67	-1.18	4.38e-02	
AT2G46430	ATCNGC3	1.81	1.44e-04	cyclic nucleotide gated channel (CNGC4), downstream component of the signaling pathways leading to HR/resistance
AT2G46490	AT2G46490	1.98	2.35e-04	
AT2G46660	CYP78A6	-1.26	4.95e-02	member of CYP78A
AT2G46690	SAUR32	-1.83	4.06e-02	
AT2G46710	ROPGAP3	1.64	2.06e-02	
AT2G46780	AT2G46780	1.99	1.34e-03	
AT2G46790	APRR9	-1.8	1.46e-02	Pseudo-response regulator PRR9. Involved in clock function. PRR7 and PRR9 are partially redundant essential components of a temperature-sensitive circadian system. CCA1 and LHY had a positive effect on PRR9. Interact with TOC1 in a yeast two-hybrid assay. Acts as transcriptional repressor of CCA1 and LHY.
AT2G46940	AT2G46940	-1.3	3.95e-02	
AT2G46970	PIL1	-1.04	1.78e-02	encodes a novel Myc-related bHLH transcription factor, which physically associated with APRR1/TOC1 and is a member of PIF3 transcription factor family.
AT2G47000	ABCB4	1.01	8.66e-03	Multidrug resistance P-glycoprotein (MDR/PGP) subfamily of ABC transporters. Functions in the basipetal redirection of auxin from the root tip. Exhibits apolar plasma membrane localization in the root cap and polar localization in tissues above.
AT2G47150	AT2G47150	5.14	1.77e-02	
AT2G47220	ATDUF5	-1.5	2.56e-02	Member of the plant-specific DUF724 protein family. Arabidopsis has 10 DUF724 proteins. Loss of function mutant has a WT phenotype
AT2G47240	CER8	1.24	1.92e-03	Encodes an acyl-CoA synthetase that acts on long-chain and very-long-chain fatty acids, involved in cuticular wax and cutin biosynthesis
AT2G47460	ATMYB12	-1.7	3.06e-02	MYB12 belongs to subgroup 7 of the R2R3-MYB family. It strongly activates the promoters of chalcone synthase (CHS), flavanone 3-hydroxylase (F3H), flavonol synthase (FLS) and - to a lesser extent - chalcone flavanone isomerase (CHI), but cannot activate the promoters of flavonoid-3'hydroxylase (F3'H) and dihydroflavonol 4-reductase (DF). The activation requires a functional MYB recognition element (MRE). Results from the myb12-1f allele indicate that an activation domain might be present in the C-terminus. Overexpression or knock-out plants do not show any obvious phenotype under greenhouse conditions. Young myb12-ko seedlings contain reduced amounts of flavonoids (quercetin and kaempferol), while seedlings as well as leaves of MYB12-OX plants displayed an increased flavonoid content. They did not show any significant difference in anthocyanin content. Expression of CHS and FLS shows a clear correlation to MYB12 expression levels. CHI and F3H show increased transcript levels in the MYB12-OX lines, but no differences in the knock-out. Even in the absence of functional MYB12, flavonol biosynthesis is not completely absent, suggesting functional redundancy. The redundant factors are MYB11 and MYB111 although MYB12 is primarily required for flavonol biosynthesis in roots.
AT2G47670	PMEI6	-1.22	2.79e-02	
AT2G47680	AT2G47680	1.09	1.08e-02	
AT2G48030	AT2G48030	2.26	3.52e-04	
AT3G01290	AtHIR2	1.29	9.12e-03	
AT3G01330	DEL3	-1.73	5.50e-03	Member of the E2F transcription factors, (cell cycle genes), key components of the cyclin D/retinoblastoma/E2F pathway.
AT3G01420	ALPHA-DOX1	5.36	8.31e-03	Encodes an alpha-dioxygenase involved in protection against oxidative stress and cell death. Induced in response to Salicylic acid and oxidative stress. Independent of NPR1 in induction by salicylic acid.
AT3G01485		-2.01	5.88e-03	
AT3G01760	LHT6	2.18	2.30e-03	
AT3G02065	AT3G02065	1.44	5.35e-06	
AT3G02170	LNG2	2.04	3.94e-03	Encodes LONGIFOLIA2 (LNG2). Regulates leaf morphology by promoting cell expansion in the leaf-length direction. The LNG2 homologue LNG1 (At5g15580) has similar function.
AT3G02410	ICME-LIKE2	2.78	1.99e-02	
AT3G02460	AT3G02460	1.13	2.23e-03	
AT3G02550	LBD41	2.12	4.92e-02	
AT3G03340	LUC7A	-2.19	1.42e-03	

AT3G03350	AT3G03350	1.14	6.05e-04	
AT3G03520	NPC3	1.72	2.44e-02	Lysophosphatidic acid phosphatase highly expressed during phosphate starvation and abiotic stresses. Role in lipid synthesis.
AT3G03680	MCTP14	1.14	2.06e-02	
AT3G03745		5.77	3.90e-03	
AT3G03900	APK3	1.22	9.86e-03	Provides activated sulfate for the sulfation of secondary metabolites, including the glucosinolates. Redundant with APK4.
AT3G04070	ANAC047	2.06	9.61e-03	
AT3G04530	ATPPCK2	-2.4	1.19e-02	Encodes a second Arabidopsis phosphoenolpyruvate carboxylase kinase gene product with a different expression pattern from PPCK1. Expression of the gene is upregulated by exposure of the plant to light.
AT3G04770	RPSAb	-1.66	1.16e-03	
AT3G04880	DRT102	2	1.32e-05	encodes a novel protein involved in DNA repair from UV damage. Isolated by functional complementation of E. coli UV-sensitive mutants (UVR genes).
AT3G04950	AT3G04950	-1.06	1.71e-02	
AT3G05170	AT3G05170	1.53	2.08e-02	
AT3G05470	FH11	1.34	2.66e-02	
AT3G05580	AUN1	1.57	1.02e-03	
AT3G05640	AtPP2CF1	-1.51	3.69e-05	
AT3G05660	AtRLP33	1.54	1.37e-02	
AT3G05685	AT3G05685	3.08	2.70e-02	
AT3G05810	AT3G05810	-1.86	4.22e-05	
AT3G05820	A/N-InvH	-2.56	3.70e-06	Encodes a putative plastid-targeted alkaline/neutral invertase.
AT3G06035	AT3G06035	-1.25	1.95e-03	
AT3G06580	GAL1	1.15	4.33e-05	Encodes a protein with galactose kinase activity. The gene was shown to complement the yeast gal1 mutant defective in the galactokinase gene GAL1.
AT3G06680	AT3G06680	-1.44	2.37e-04	
AT3G07195	AT3G07195	2.96	8.80e-03	
AT3G07255		2.04	4.96e-02	
AT3G07320	AT3G07320	1.34	3.84e-02	
AT3G07970	QRT2	-2.19	2.82e-02	Required for pollen separation during normal development. In qrt mutants, the outer walls of the four meiotic products of the pollen mother cell are fused, and pollen grains are released in tetrads.May be required for cell type-specific pectin degradation.
AT3G08040	ATFRD3	-1.36	2.02e-02	Encodes a member of the MATE (multidrug and toxin efflux family), expressed in roots but not shoots. Mutants accumulate excess iron, manganese and zinc, and express root Fe(III) chelatase activity even under iron sufficiency conditions. FRD3 is likely to function in root xylem loading of an iron chelator or other factor necessary for efficient iron uptake out of the xylem or apoplastic space and into leaf cells.
AT3G08785		-4.74	4.00e-03	
AT3G08890	AT3G08890	1.72	7.51e-06	
AT3G08990	AT3G08990	1.17	1.95e-03	
AT3G09080	AT3G09080	-3.49	2.62e-06	
AT3G09270	ATGSTU8	2.6	1.55e-02	Encodes glutathione transferase belonging to the tau class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002).
AT3G09520	ATEXO70H4	-1.87	4.20e-02	A member of EXO70 gene family, putative exocyst subunits, conserved in land plants. Arabidopsis thaliana contains 23 putative EXO70 genes, which can be classified into eight clusters on the phylogenetic tree.
AT3G10040	HRA1	2.65	5.65e-03	
AT3G10520	AHB2	-1.09	2.74e-04	class 2 non-symbiotic hemoglobin
AT3G10940	LSF2	-1.02	1.22e-02	
AT3G11110	ATL66	-1.32	1.08e-02	
AT3G11470	PPT	1.15	5.74e-04	
AT3G11500	AT3G11500	2.19	1.81e-05	
AT3G11880	AT3G11880	1.53	2.84e-04	
AT3G12110	ACT11	1.24	1.03e-02	Encodes an actin that is expressed predominantly during reproductive development.
AT3G12270	ATPRMT3	-1.1	5.82e-03	
AT3G12690	AGC1.5	1.19	7.83e-03	Encodes a putative serine/threonine kinase It is expressed specifically in pollen and appears to function redundantly with AGC1.7 to regulate polarized growth of pollen tubes.
AT3G12900	S8H	3.62	3.63e-02	
AT3G13090	ABCC6	1.88	2.39e-03	member of MRP subfamily
AT3G13100	ABCC7	2.92	4.46e-03	member of MRP subfamily
AT3G13150	AT3G13150	-1.18	4.31e-03	
AT3G13310	DJC66	-1.16	2.76e-02	
AT3G13510	AT3G13510	-1.63	1.20e-04	
AT3G13520	AGP12	2.14	3.73e-04	Encodes a GPI-anchored arabinogalactan (AG) peptide with a short 'classical' backbone of 10 amino acids, seven of which are conserved among the 4 other Arabidopsis AG peptides. These peptides may be involved in cell signaling.
AT3G13650	AT3G13650	2.04	6.47e-05	
AT3G13660	AT3G13660	5.42	6.53e-03	

AT3G13730	CYP90D1	-1.84	2.12e-04	Encodes a cytochrome P-450 gene that is involved in brassinosteroid biosynthesis, most likely in the conversion step of teasterone (TE) to 3-dehydroteasterone (3DT), and/or 6-deoxoteasterone (6-deoxoTE) to 6-deoxo-3-dehydroteasterone (6-deoxo3DT) ; or the conversion of cathasterone (CT) to TE, and/or 6-deoxocathasterone (6-deoxoCT) to 6-deoxoTE. Recently, CYP90D1 was shown to catalyse the C-23 hydroxylation of several brassinosteroids (the enzyme has a broad specificity for 22-hydroxylated substrates). Member of the CYP90C CYP450 family. Similar to Cytochrome P450 90C1 (ROT3).
AT3G13790	ATBFRUCT1	2.09	4.71e-03	Encodes a protein with invertase activity.
AT3G14060	AT3G14060	-2.9	2.47e-02	
AT3G14205	SAC2	1.09	2.60e-02	
AT3G14310	ATPME3	1.54	1.27e-02	encodes a pectin methylesterase, targeted by a cellulose binding protein (CBP) from the parasitic nematode Heterodera schachtii during parasitism.
AT3G14570	ATGSL04	1.11	1.87e-02	encodes a protein similar to callose synthase
AT3G14840	LIK1	2.05	4.17e-04	
AT3G14870	CHIQL4	1.4	4.46e-02	
AT3G15150	ATMMS21	-1.34	1.10e-02	Encodes a SUMO E3 ligase that regulates endocycle onset and meristem maintenance.
AT3G15260	AT3G15260	1.28	9.00e-07	
AT3G15352	ATCOX17	1.49	3.06e-02	Encodes protein similar to yeast COX17, a copper-binding protein that mediates the delivery of Cu to the mitochondria for the assembly of a functional cytochrome oxidase complex.
AT3G15450	AT3G15450	1.43	2.47e-02	
AT3G15500	ANAC055	2.29	3.37e-02	Encodes an ATAF-like NAC-domain transcription factor that doesn't contain C-terminal sequences shared by CUC1, CUC2 and NAM. Note : this protein (AtNAC3) is not to be confused with the protein encoded by locus AT3G29035, which, on occasion, has also been referred to as AtNAC3.
AT3G15510	ANAC056	-1.18	1.56e-02	Note of caution : not to be confused with another protein (AtNAC6 locus AT5G39610) which on occasion has also been referred to as AtNAC2.
AT3G15534	AT3G15534	-1.54	3.56e-03	
AT3G15870	AT3G15870	-2.4	1.12e-05	
AT3G15990	SPDT	-1.52	1.16e-04	Encodes sulfate transporter Sultr3 ;4.
AT3G16030	CES101	1.39	3.10e-02	
AT3G16150	ASPGB1	1.16	1.99e-02	
AT3G16390	NSP3	-2.98	1.65e-02	Encodes a nitrile-specifier protein NSP3. NSP3 is one out of five (At3g16400/NSP1, At2g33070/NSP2, At3g16390/NSP3, At3g16410/NSP4 and At5g48180/NSP5) A. thaliana epithiospecifier protein (ESP) homologues that promote simple nitrile, but not epithionitrile or thiocyanate formation.
AT3G16400	ATMLP-470	-2.68	2.70e-02	Encodes a nitrile-specifier protein NSP1 responsible for constitutive and herbivore-induced simple nitrile formation in rosette leaves. NSP1 is one out of five (At3g16400/NSP1, At2g33070/NSP2, At3g16390/NSP3, At3g16410/NSP4 and At5g48180/NSP5) A. thaliana epithiospecifier protein (ESP) homologues that promote simple nitrile, but not epithionitrile or thiocyanate formation.
AT3G16410	NSP4	-2.54	2.62e-02	Encodes a nitrile-specifier protein NSP4. NSP4 is one out of five (At3g16400/NSP1, At2g33070/NSP2, At3g16390/NSP3, At3g16410/NSP4 and At5g48180/NSP5) A. thaliana epithiospecifier protein (ESP) homologues that promote simple nitrile, but not epithionitrile or thiocyanate formation.
AT3G16490	IQD26	-1.67	1.69e-02	
AT3G16690	AtSWEET16	-1.85	1.05e-02	
AT3G16700	FAHD1b	1.43	1.40e-03	
AT3G16720	ATL2	-1.72	4.50e-03	RING-H2 protein induced after exposure to chitin or inactivated crude cellulase preparations.
AT3G16770	ATEBP	1.07	2.14e-02	Encodes a member of the ERF (ethylene response factor) subfamily B-2 of the plant specific ERF/AP2 transcription factor family (RAP2.3). The protein contains one AP2 domain. There are 5 members in this subfamily including RAP2.2 AND RAP2.12.It is localized to the nucleus and acts as a transcriptional activator through the GCC-box. It has been identified as a suppressor of Bax-induced cell death by functional screening in yeast and can also suppress Bax-induced cell death in tobacco plants. Overexpression of this gene in tobacco BY-2 cells confers resistance to H2O2 and heat stresses. Overexpression in Arabidopsis causes upregulation of PDF1.2 and GST6. It is part of the ethylene signaling pathway and is predicted to act downstream of EIN2 and CTR1, but not under EIN3.
AT3G16860	COBL8	2.38	3.80e-02	
AT3G16990	AT3G16990	1.2	4.18e-02	
AT3G17360	POK1	1.48	4.43e-02	PHRAGMOPLAST ORIENTING KINESIN 1 is one of the two Arabidopsis homologs isolated in yeast two-hybrid screen for interaction partners of maize gene TANGLED1 (TAN1). Based on sequence homology in their motor domains, POK1 and POK2 belong to the kinesin-12 class which also includes the well-characterized group of phragmoplast-associated kinesins AtPAKRPs. Both kinesins are composed of an N-terminal motor domain throughout the entire C terminus and putative cargo binding tail domains. The expression domains for POK1 constructs were more limited than those for POK2 ; both are expressed in tissues enriched for dividing cells. The phenotype of pok1/pok2 double mutants strongly resembles that of maize tan1 mutants, characterized by misoriented mitotic cytoskeletal arrays and misplaced cell walls.
AT3G17365	AT3G17365	-1.22	2.53e-02	
AT3G17609	HYH	-1.26	4.39e-02	Encodes a homolog of HY5 (HYH). Involved in phyB signaling pathway.
AT3G17640	AT3G17640	-3.69	5.01e-03	
AT3G17790	ATACP5	-1.42	3.34e-02	
AT3G18000	AtPMT1	-1.1	4.91e-02	Arabidopsis thaliana N-methyltransferase-like protein mRNA. Reduce transmission through pollen.
AT3G18040	MPK9	1.02	3.42e-02	Encodes a protein with similarity to MAP kinases (MAPK9).Expressed preferentially in guard cells and appears to be involved in reactive oxygen species mediated ABA signaling.

AT3G18350	AT3G18350	1.44	1.88e-02	
AT3G18750	ATWNK6	1.38	7.36e-04	Encodes a member of the WNK family (9 members in all) of protein kinases, the structural design of which is clearly distinct from those of other known protein kinases, such as receptor-like kinases and mitogen-activated protein kinases. Its transcription is under the control of circadian rhythms.
AT3G19010	AT3G19010	-1.28	3.50e-04	
AT3G19300	AT3G19300	-1.54	2.47e-02	
AT3G19380	PUB25	-1.57	6.53e-03	
AT3G19400	AT3G19400	1.3	2.88e-02	
AT3G19508	SDHAF3	-1.38	2.46e-03	
AT3G20080	CYP705A15	2.94	3.14e-04	member of CYP705A
AT3G20160	AtGGPS8	-2.39	3.74e-03	
AT3G20350	AT3G20350	1.14	3.51e-02	
AT3G20470	ATGRP-5	1.04	3.79e-02	encodes a glycine-rich protein that is expressed more abundantly in immature seed pods than in stems and leaves. Expression is not detected in roots or flowers.
AT3G21340	AT3G21340	2.13	7.57e-04	
AT3G21465	AT3G21465	1.2	4.44e-02	
AT3G21750	UGT71B1	-1.25	1.63e-02	Encodes a glucosyltransferase that can attach glucose to a number of hydroxylated phenolic compounds as well as quercetins in vitro
AT3G21780	UGT71B6	1.65	1.40e-03	Encodes a protein with UDP-glucosyl transferase activity that was shown to preferentially glucosylates abscisic acid (ABA), and not its catabolites. Moreover, UGT71B6 was shown to have a strict preference for the naturally-occurring ABA enantiomer, (+)-ABA, and not its 'unnatural' relative, (-)-ABA. This is in contrast to the other identified UGT genes catalyzing the glucosylation of ABA which were shown to accept both stereoisomers as substrates.
AT3G21890	BBX31	-2.77	7.82e-04	
AT3G22210	AT3G22210	-2.72	5.77e-09	
AT3G22240	AthCYSTM9	2.08	2.60e-03	
AT3G22400	ATLOX5	1.42	2.87e-03	
AT3G22410	AT3G22410	4.24	3.20e-02	
AT3G22740	HMT3	-1.06	1.95e-02	homocysteine S-methyltransferase (HMT3)
AT3G22930	AtCML11	1.24	8.15e-03	Encodes a calmodulin-like protein.
AT3G23120	AtRLP38	2.97	4.88e-02	
AT3G23150	ETR2	2.91	2.53e-02	Involved in ethylene perception in Arabidopsis
AT3G23430	ATPHO1	-1.85	2.75e-04	mutant is deficient in the transfer of phosphate from root epidermal and cortical cells to the xylem. encodes protein with the mainly hydrophilic N-terminal and the C-terminal containing 6 potential membrane-spanning domains.
AT3G23550	DTX18	-2.67	2.20e-05	
AT3G23580	RNR2	-1.24	4.06e-04	Encodes one of the 3 ribonucleotide reductase (RNR) small subunit genes (RNR2A). Functionally redundant with the ribonucleotide reductase TSO2. mRNA was shown to specifically accumulate during the S-phase of the cell cycle in synchronized tobacco BY2 cells. Critical for cell cycle progression, DNA damage repair and plant development.
AT3G23590	MED33A	1.01	5.20e-03	
AT3G23620	ARPF2	-1.43	3.53e-03	
AT3G23730	XTH16	4.21	2.69e-03	
AT3G23750	BARK1	1.76	1.64e-02	
AT3G23760	AT3G23760	-1.03	1.76e-03	
AT3G23830	AtGRP4	-1.29	2.07e-03	encodes a glycine-rich RNA binding protein. Gene expression is induced by cold and reduced by ionic (salt) and non-ionic (mannitol) osmotic stress. Lines overexpressing the gene are slightly more tolerant to osmotic stress during germination.
AT3G24210	AT3G24210	1.29	3.78e-02	
AT3G24495	ATMSH7	-1.42	8.03e-03	encodes a DNA mismatch repair homolog of human MutS gene, MSH6. There are four MutS genes in Arabidopsis, MSH2, MSH3, MSH6, and MSH7, which all act as heterodimers and bind to 51-mer duplexes. MSH2*MSH7 exhibit moderate affinity for a (T/G) substrate and weak binding of (+T), suggesting MSH2*MSH7 may be specialized for lesions/base mispairs not tested or for (T/G) mispairs in special contexts.
AT3G24500	ATMBF1C	-1.73	4.71e-02	One of three genes in A. thaliana encoding multiprotein bridging factor 1, a highly conserved transcriptional coactivator. May serve as a bridging factor between a bZIP factor and TBP. Its expression is specifically elevated in response to pathogen infection, salinity, drought, heat, hydrogen peroxide, and application of abscisic acid or salicylic acid. Constitutive expression enhances the tolerance of transgenic plants to various biotic and abiotic stresses.
AT3G24503	ALDH1A	-1.19	1.48e-02	Arabidopsis thaliana aldehyde dehydrogenase AtALDH1a mRNA. a sinapaldehyde dehydrogenase catalyzes both the oxidation of coniferylaldehyde and sinapaldehyde forming ferulic acid and sinapic acid, respectively
AT3G24530	AT3G24530	1.11	7.05e-03	

AT3G25070	AtRIN4	-1.24	3.26e-04	Encodes a member of the R protein complex and may represent a virulence target of type III pili effector proteins (virulence factors) from bacterial pathogens, which is 'guarded' by R protein complex (RPM1 and RPS2 proteins). RIN4 physically interacts with RPS2 and RPM1 in vivo. Bacterial avirulence (Avr) effectors AvrB, AvrRpm1, and AvrRpt2 induce a mobility shift in RIN4 and expression of AvrRpt2 induces rapid degradation of RIN4. RIN4 contains 2 sites for AvrRpt2 autocleavage, called RCS1 and RCS2. Overexpression of RIN4 inhibits multiple phenotypes associated with AvrRpt2 function and also inhibits PAMP-induced defense signaling. Attached to the plasma membrane at its carboxyl terminus. Cleaved by AvrRpt2 at two PxFGxW motifs, one releasing a large portion of RIN4 from the plasma membrane and both exposing amino-terminal residues that destabilized the carboxyl-terminal cleavage products by targeting them for N-end ubiquitylation and proteasomal degradation. Major virulence target of the TTSE HopF2Pto.
AT3G25493		1.89	5.69e-04	
AT3G25500	AFH1	1.62	3.54e-03	Poly-L-proline-containing (PLP) protein that form part of the signal-transduction cascade that leads to rearrangement of the actin cytoskeleton. AFH1 is a nonprocessive formin that moves from the barbered end to the side of an actin filament after the nucleation event.
AT3G26440	AT3G26440	1.34	7.99e-03	
AT3G26480	AT3G26480	-2.25	2.72e-05	
AT3G26590	AT3G26590	-1.28	9.72e-05	
AT3G26670	AT3G26670	1.19	7.38e-06	
AT3G26680	ATSNM1	1.09	1.77e-03	involved in a SNM-dependent recombinational repair process of oxidatively induced DNA damage.
AT3G27220	HUP6	-1.92	2.05e-02	
AT3G27250	AITR1	-1.45	2.78e-03	
AT3G27400	PLL18	-1.5	3.90e-02	
AT3G27610	AT3G27610	1.75	5.07e-03	
AT3G27650	LBD25	1.95	4.91e-02	
AT3G27860	PDP6	-5.03	1.03e-02	
AT3G27960	CMU2	2.37	1.71e-03	
AT3G28130	UMAMIT44	-1.34	1.60e-02	
AT3G28140	AT3G28140	-1.23	1.60e-02	
AT3G28220	AT3G28220	2.15	4.69e-02	
AT3G28370	AT3G28370	-2.19	1.51e-03	
AT3G28510	AT3G28510	2.46	2.67e-02	
AT3G28580	AT3G28580	1.63	5.20e-03	
AT3G28600	AT3G28600	3.01	4.26e-02	
AT3G29030	ATEXP5	-1.28	2.73e-02	Encodes an expansin. Naming convention from the Expansin Working Group (Kende et al, 2004. Plant Mol Bio)
AT3G29060	AT3G29060	-4.7	1.03e-05	
AT3G29070	AT3G29070	-3.44	9.63e-03	
AT3G29200	ATCM1	-1.05	9.39e-04	L-ascorbate peroxidase
AT3G29375	AT3G29375	4.06	1.15e-02	
AT3G29590	AT5MAT	-2.91	1.31e-03	At3g29590 (At5MAT) encodes a malonyl-CoA :anthocyanidin 5-O-glucoside-6-O-malonyltransferase that is coordinately expressed with a epistatic 5-O-anthocyanidin glucosyltransferase (At4g14090). The enzyme is involved in the malonylation of anthocyanins in Arabidopsis.
AT3G30775	AT-POX	2.66	2.99e-03	Encodes a proline oxidase that is predicted to localize to the inner mitochondrial membrane, its mRNA expression induced by high levels of Al and by osmotic stress. The promoter contains an L-proline-inducible element.
AT3G32920	AT3G32920	-1.63	3.25e-02	
AT3G32980	AT3G32980	6.96	1.12e-05	
AT3G42830	AT3G42830	-1.44	1.14e-04	
AT3G42850	ARA2	-6.31	2.89e-03	
AT3G43740	AT3G43740	1.36	2.91e-04	
AT3G44290	ANAC060	-4.99	6.76e-05	
AT3G44450	BIC2	-2.09	9.07e-04	
AT3G44590	RPP2D	-1.28	4.91e-03	
AT3G44770	AT3G44770	4.36	1.82e-02	
AT3G44830	AT3G44830	-3.39	4.80e-03	
AT3G44990	AtXTH31	-2.65	2.23e-03	xyloglucan endo-transglycosylase
AT3G45010	scpl48	-1.24	1.92e-02	
AT3G45090	AT3G45090	1.04	9.12e-03	
AT3G45260	BIB	2.06	7.05e-04	
AT3G46020	AT3G46020	-1.77	6.73e-04	
AT3G46170	AT3G46170	-1.68	4.02e-02	
AT3G46280	AT3G46280	-2.4	4.04e-02	
AT3G46500	AT3G46500	1.17	2.56e-03	
AT3G46640	LUX	2.41	1.67e-02	Encodes a myb family transcription factor with a single Myb DNA-binding domain (type SHAQKYF) that is unique to plants and is essential for circadian rhythms, specifically for transcriptional regulation within the circadian clock. LUX is required for normal rhythmic expression of multiple clock outputs in both constant light and darkness. It is coregulated with TOC1 and seems to be repressed by CCA1 and LHY by direct binding of these proteins to the evening element in the LUX promoter.

AT3G46700	AT3G46700	-3.02	1.08e-02	
AT3G46720	AT3G46720	-1.81	1.95e-03	
AT3G47340	ASN1	3.59	1.44e-02	encodes a glutamine-dependent asparagine synthetase, the predicted ASN1 peptide contains a purF-type glutamine-binding domain, and is expressed predominantly in shoot tissues, where light has a negative effect on its mRNA accumulation. Expression is induced within 3 hours of dark treatment, in senescing leaves and treatment with exogenous photosynthesis inhibitor. Induction of gene expression was suppressed in excised leaves supplied with sugar. The authors suggest that the gene's expression pattern is responding to the level of sugar in the cell.
AT3G47420	AtG3Pp1	-1.69	5.78e-03	Encodes a Pi starvation-responsive protein AtPS3.
AT3G47460	ATSMC2	-1.03	6.79e-04	member of SMC subfamily
AT3G47500	CDF3	-1.94	4.76e-04	Dof-type zinc finger domain-containing protein, identical to H-protein promoter binding factor-2a GI :3386546 from (Arabidopsis thaliana). Interacts with LKP2 and FKF1, but its overexpression does not change flowering time under short or long day conditions.
AT3G47530	AT3G47530	-1.07	4.95e-02	
AT3G47540	AT3G47540	3.78	1.83e-03	
AT3G47600	ATMYB94	-1.37	1.65e-02	Encodes a putative transcription factor (MYB94).
AT3G47740	ABCA3	2.85	3.26e-02	member of ATH subfamily
AT3G47780	ABCA7	1.24	6.65e-04	member of ATH subfamily
AT3G48350	CEP3	-1.13	5.46e-03	
AT3G48580	XTH11	4.14	7.68e-03	
AT3G48835		-2.12	3.96e-03	
AT3G48850	MPT2	4.4	2.38e-05	
AT3G48940	AT3G48940	6.05	2.68e-06	
AT3G49160	AT3G49160	-1.09	5.62e-03	Expression of the gene is downregulated in the presence of paraquat, an inducer of photoxidative stress.
AT3G49260	iqd21	1.24	1.46e-02	
AT3G49550	AT3G49550	1.51	1.06e-02	
AT3G49620	DIN11	6.3	1.45e-02	encodes a protein similar to 2-oxoacid-dependent dioxygenase. Expression is induced after 24 hours of dark treatment, in senescing leaves and treatment with exogenous photosynthesis inhibitor. Induction of gene expression was suppressed in excised leaves supplied with sugar. The authors suggest that the gene's expression pattern is responding to the level of sugar in the cell.
AT3G50845	AT3G50845	1.1	1.55e-02	
AT3G51090	AT3G51090	1.39	2.68e-02	
AT3G51150	AT3G51150	1.87	1.44e-03	
AT3G51540	BPP7	4.39	7.82e-04	
AT3G51550	FER	1.19	2.17e-02	Encodes a synergid-expressed, plasma-membrane localized receptor-like kinase that accumulates asymetrically in the synergid membrnane at the filiform apparatus and mediates male-female gametophyte interactions during pollen tube reception.
AT3G51710	AT3G51710	-1.76	3.34e-02	
AT3G51870	AT3G51870	-1.32	2.20e-02	
AT3G51895	AST12	-1.04	4.71e-03	Encodes a sulfate transporter.
AT3G52040	AT3G52040	-1.05	3.39e-03	
AT3G52260	AT3G52260	-2.18	2.77e-06	
AT3G52720	ACA1	-1.07	4.88e-03	Encodes a putative alpha carbonic anhydrase (CAH1) located in the chloroplast stroma. Most chloroplast proteins are encoded by the nuclear genome and imported with the help of sorting signals that are intrinsic parts of the polypeptides. CAH1 takes an alternative route through the secretory pathway, and becomes N-glycosylated before entering the chloroplast.
AT3G52740	BIC1	-1.23	2.37e-03	
AT3G52810	ATPAP21	-3.64	1.31e-03	
AT3G52950	AT3G52950	-1.04	3.76e-04	
AT3G53150	UGT73D1	4.51	3.44e-02	
AT3G53160	UGT73C7	4.01	3.85e-02	
AT3G53170	AT3G53170	-1.14	1.23e-03	
AT3G53270	AT3G53270	2.07	8.56e-05	
AT3G53280	CYP71B5	3.2	4.06e-02	cytochrome P450 monooxygenase
AT3G53400	AT3G53400	-1.17	2.31e-02	
AT3G53420	AtPIP2;1	-1.12	2.48e-03	a member of the plasma membrane intrinsic protein subfamily PIP2. localizes to the plasma membrane and exhibits water transport activity in Xenopus oocyte. expressed specifically in the vascular bundles and protein level increases slightly during leaf dev. When expressed in yeast cells can conduct hydrogen peroxide into those cells.
AT3G53720	ATCHX20	-1.08	8.13e-04	member of Putative Na+/H+ antiporter family. Involved in the osmoregulation through K(+) fluxes and possibly pH modulation of an active endomembrane system in guard cells.
AT3G53730	AT3G53730	-1.07	2.95e-04	
AT3G53810	LecRK-IV.2	-1.81	4.66e-04	
AT3G54030	BSK6	1.74	6.52e-04	
AT3G54240	AT3G54240	4.4	4.96e-03	
AT3G54260	TBL36	-2.11	1.31e-02	Encodes a member of the TBL (TRICHOME BIREFRINGENCE-LIKE) gene family containing a plant-specific DUF231 (domain of unknown function) domain. TBL gene family has 46 members, two of which (TBR/AT5G06700 and TBL3/AT5G01360) have been shown to be involved in the synthesis and deposition of secondary wall cellulose, presumably by influencing the esterification state of pectic polymers. A nomenclature for this gene family has been proposed (Volker Bischoff & Wolf Scheible, 2010, personal communication).

AT3G54870	ARK1	1	1.43e-02	Armadillo-repeat containing kinesin-related protein. Plays a role during transition to root-hair tip growth.Mutants have short, branched root hairs and an excess of endoplasmic microtubles. Phenotype suggests ARK1 plays a role in modulating microtubule depolymerization during root hair tip growth.
AT3G55100	ABCG17	3.7	1.71e-02	
AT3G55260	ATHEX2	1.05	4.68e-03	Encodes a protein with β-hexosaminidase activity (the enzyme is active with p-nitrophenyl-β-N-acetylglucosaminide as substrate but displayed only a minor activity toward p-nitrophenyl-β-N-acetylgalactosaminide). The enzyme displays no distinct preference for a specific terminal GlcNAc residue and indeed cleaved the asialoagalactodabsylglycopeptide GnGn to a mixture of products.
AT3G55700	UGT76F1	2.69	1.46e-04	
AT3G55710	AT3G55710	1.84	4.83e-03	
AT3G55840	AT3G55840	1.93	3.50e-02	
AT3G55880	SUE4	1.28	3.02e-02	A gain-of-function mutant of SUE4 exhibited improved low sulphur tolerance.
AT3G55950	ATCRR3	1.4	3.33e-02	
AT3G55970	ATJRG21	7.22	5.42e-03	
AT3G56060	AT3G56060	-1.7	3.82e-02	
AT3G56070	ROC2	-1.28	6.40e-04	rotamase cyclophilin 2 (ROC2) exhibiting peptidyl-prolyl cis-trans isomerase activity involved in signal transduction.
AT3G56080	AT3G56080	-1.61	1.20e-02	
AT3G56090	ATFER3	-1.4	1.80e-03	Encodes FERRITIN 3, AtFER3. Ferritins are a class of 24-mer multi-meric proteins found in all kingdoms of life. Function as the main iron store in mammals. Evidence suggests that Arabidopsis ferritins are essential to protect cells against oxidative damage, but they do not constitute the major iron pool.
AT3G56170	CAN	2.05	7.18e-03	Encodes a calcium-dependent nuclease with similarity to staphylococcal nuclease.
AT3G56410	AT3G56410	1.84	4.50e-05	
AT3G56480	SCAB3	1.05	1.70e-02	
AT3G56500	AT3G56500	-3.95	3.77e-02	
AT3G56880	AT3G56880	-1.79	5.81e-03	
AT3G56930	PAT4	1.14	4.10e-02	
AT3G57240	AtBG3	2.36	2.66e-02	encodes a member of glycosyl hydrolase family 17
AT3G57520	AtSIP2	1.32	4.72e-02	
AT3G57680	CtpB	1.26	2.22e-02	
AT3G57730	ZRK3	4.54	4.36e-05	
AT3G58100	PDCB5	-1.35	6.71e-03	Encodes a member of the X8-GPI family of proteins. It localizes to the plasmodesmata and is predicted to bind callose.
AT3G58120	ATBZIP61	2.85	1.87e-02	Encodes a member of the BZIP family of transcription factors. Forms heterodimers with the related protein AtbZIP34. Binds to G-boxes in vitro and is localized to the nucleus in onion epidermal cells.
AT3G58620	TTL4	1.41	3.76e-04	
AT3G58990	IPMI	-1.02	3.08e-03	
AT3G59845	AT3G59845	-4.76	9.26e-03	
AT3G59900	ARGOS	4.43	1.66e-02	Encodes ARGOS (Auxin-Regulated Gene Involved in Organ Size). Inducible by auxin. Involved in lateral organ size control. Transgenic plants expressing sense or antisense ARGOS cDNA display enlarged or reduced aerial organs, respectively. The alteration in organ size is attributable mainly to changes in cell number and the duration of organ growth.
AT3G60220	ATL4	-1.35	2.88e-02	Encodes a putative RING-H2 zinc finger protein ATL4 (ATL4).
AT3G61310	AHL11	1.15	5.64e-03	
AT3G61380	TRM14	1.09	3.79e-02	
AT3G61490	AT3G61490	-1	1.14e-02	
AT3G61550	ATL68	-1.21	4.44e-02	
AT3G61890	ATHB-12	-1.12	1.83e-02	Encodes a homeodomain leucine zipper class I (HD-Zip I) protein. Loss of function mutant has abnormally shaped leaves and stems.
AT3G62010	AT3G62010	1.06	3.04e-02	
AT3G62060	AtPAE6	1.31	4.73e-02	
AT3G62630	AT3G62630	1.57	3.64e-02	
AT3G62660	GATL7	1.27	1.19e-02	Encodes a protein with putative galacturonosyltransferase activity.
AT3G62810	LYRM7	-1.66	8.60e-06	
AT3G63060	EDL3	-1.78	2.72e-02	
AT3G63130	ATRANGAP1	-1.34	6.03e-07	Encodes a RAN GTPase activating protein involved in nuclear import, cell plate formation and mitotic spindle formation.
AT3G63180	ATTKL	1.11	1.40e-04	
AT3G63280	ATNEK4	-1.88	4.65e-04	Encodes AtNek4, a member of the NIMA-related serine/threonine kinases (Neks) that have been linked to cell-cycle regulation in fungi and mammals. Plant Neks might be involved in plant development processes.
AT3G63380	ACA12	4.68	1.17e-02	
AT3G66652	AT3G66652	-4.19	1.41e-06	
AT4G00200	AHL7	1.18	1.30e-02	
AT4G00520	AT4G00520	1.01	1.28e-02	
AT4G00530	AT4G00530	-1.2	3.27e-02	
AT4G00590	AT4G00590	1.51	8.00e-03	
AT4G00600	AT4G00600	1.95	5.35e-04	
AT4G00700	MCTP9	3.4	4.77e-02	
AT4G00860	AT0ZI1	-1.96	4.40e-08	putative pathogenesis-related protein whose transcript level is induced in response to ozone and pathogenic Pseudomonas strains.

AT4G00950	MEE47	2.25	4.34e-06	
AT4G01010	ATCNGC13	3.97	1.14e-06	member of Cyclic nucleotide gated channel family
AT4G01120	ATBZIP54	1.37	1.09e-03	bZIP (basic leucine zipper) transcription factor that binds to the G-box regulatory element found in many plant promoters. GBF2 nuclear localization is increased by blue light
AT4G01130	AT4G01130	1.85	5.07e-04	
AT4G01410	AT4G01410	-1.08	3.93e-03	
AT4G01700	AT4G01700	2.19	7.06e-05	
AT4G01970	AtSTS	-2.27	1.40e-03	Encodes a putative stachyose synthetase.
AT4G02100	AT4G02100	1.67	2.88e-03	
AT4G02380	AtLEA5	1.23	3.61e-02	Encodes AtLEA5 (late embryogenesis abundant like protein). Also known as SENESCENCE-ASSOCIATED GENE 21 (SAG21). Has a role on oxidative stress tolerance. mRNA levels are elevated in response to various stresses.
AT4G02670	AtIDD12	-1.72	7.39e-03	
AT4G02700	SULTR3 ;2	3.17	3.96e-04	
AT4G03010	AT4G03010	-1.43	3.02e-02	
AT4G03100	AT4G03100	1.13	1.89e-02	
AT4G03110	AtBRN1	1.4	2.78e-02	Encodes a putative RNA-binding protein that is located in the cytoplasm and is involved in the hypersensitive response and positively regulates salicylic acid-mediated immunity.
AT4G03210	XTH9	2.38	1.98e-02	encodes a member of xyloglucan endotransglucosylase/hydrolases (XTHs) that catalyze the cleavage and molecular grafting of xyloglucan chains function in loosening and rearrangement of the cell wall. Gene is expressed in shoot apex region, flower buds, flower stalks and internodes bearing flowers.
AT4G03230	AT4G03230	1.72	3.55e-03	
AT4G03400	DFL2	1.24	1.77e-02	Encodes a GH3-related gene involved in red light-specific hypocotyl elongation. Analysis of sense and antisense transgenic plants suggests that DFL2 is located downstream of red light signal transduction and determines the degree of hypocotyl elongation.
AT4G03820	AT4G03820	1.01	2.95e-02	
AT4G03960	AtPFA-DSP4	-1.05	2.21e-02	
AT4G04220	AtRLP46	1.73	2.09e-02	
AT4G04340	osca1	1.59	7.12e-04	
AT4G04800	ATMSRB3	1.03	2.20e-05	
AT4G05030	AT4G05030	2.08	3.61e-02	
AT4G05440	BICE1	-1.1	2.89e-03	
AT4G06410		2.65	6.31e-03	
AT4G07950	AT4G07950	-1.86	8.56e-05	
AT4G08555	AT4G08555	4.96	1.64e-03	
AT4G09685		-2.75	8.05e-03	
AT4G10450	AT4G10450	-1	4.34e-03	
AT4G10510	AT4G10510	-2.69	2.27e-03	
AT4G10520	AT4G10520	2.34	2.96e-02	
AT4G10530	AT4G10530	3.05	2.18e-02	
AT4G10540	SBT3.8	-3.75	8.76e-05	
AT4G11050	AtGH9C3	2.68	1.21e-03	
AT4G11690	ABO8	-1.74	2.17e-05	
AT4G11720	GCS1	-2.01	1.16e-03	Encodes HAP2 with the following predicted motifs : an N-terminal secretion signal, a single transmembrane domain and a C-terminal histidine-rich domain. HAP2 is expressed only in the haploid sperm and is required for pollen tube guidance and fertilization. Predominantly localized to sperm endoplasmic reticulum membranes. May also reside in other endomembranes, including the plasma membrane.
AT4G11900	AT4G11900	-2.92	3.49e-07	
AT4G11980	ATNUDT14	1.26	2.35e-04	
AT4G11990	TPXL2	2.55	3.96e-03	
AT4G12110	ATSMO1-1	-1.01	4.09e-02	Encodes a member of the SMO1 family of sterol 4alpha-methyl oxidases. More specifically functions as a 4,4-dimethyl-9beta,19-cyclopropylsterol-4alpha- methyl oxidase.
AT4G12120	ATSEC1B	1.17	2.53e-03	member of KEULE Gene Family
AT4G12300	CYP706A4	-1.18	1.36e-02	member of CYP706A
AT4G12310	CYP706A5	-2.6	1.01e-06	member of CYP706A
AT4G12320	CYP706A6	-2.26	3.94e-05	member of CYP706A
AT4G12420	SKU5	1.55	2.57e-02	Encodes a protein of unknown function involved in directed root tip growth. It is a member of 19-member gene family and is distantly related structurally to the multiple-copper oxidases ascorbate oxidase and laccase, though it lacks the copper-binding domains. The protein is glycosylated and GPI-anchored. It is localized to the plasma membrane and the cell wall. The gene is expressed most strongly in expanding tissues.
AT4G12620	ATORC1B	-1.15	3.59e-02	Origin Recognition Complex subunit 1b. Involved in the initiation of DNA replication. Regulated transcriptionally during cell cycle, peaking at G1/S-phase. Target of E2F/DF family of transcription factors. Interacts with ORC2 and ORC5. Highly expressed in proliferating cells. Expression levels are independent of light regime.
AT4G13170	AT4G13170	-1.17	2.46e-03	
AT4G13180	AT4G13180	4.07	1.82e-04	
AT4G13410	ATCSLA15	2.94	3.84e-02	encodes a gene similar to cellulose synthase

AT4G13690	AT4G13690	-2.65	2.27e-04	
AT4G13880	AtRLP48	3.68	3.93e-03	
AT4G13940	ATSAHH1	-1.03	1.07e-03	Encodes a S-adenosyl-L-homocysteine hydrolase required for DNA methylation-dependent gene silencing.
AT4G14060	AT4G14060	-2.46	1.07e-03	
AT4G14320	API2	-1.08	2.92e-03	
AT4G14560	AXR5	-1.43	5.79e-03	auxin (indole-3-acetic acid) induced gene (IAA1) encoding a short-lived nuclear-localized transcriptional regulator protein.
AT4G14615	AT4G14615	-1.16	7.38e-06	
AT4G14780	AT4G14780	-2.54	1.20e-02	
AT4G14819	AT4G14819	-3.09	3.11e-02	
AT4G15236	ABCG43	2.01	3.67e-02	
AT4G15260	AT4G15260	1.09	7.45e-03	
AT4G15380	CYP705A4	3.18	6.53e-03	member of CYP705A
AT4G15770	AT4G15770	-1.16	1.17e-02	
AT4G15885	AT4G15885	1	3.32e-02	
AT4G15920	AtSWEET17	-1.03	5.63e-04	
AT4G16350	CBL6	1.39	2.34e-02	Calcium sensor protein. Binds CIPK14.
AT4G16390	SVR7	-1.09	1.44e-02	
AT4G16480	ATINT4	1.39	2.84e-03	Encodes a high affinity H+ :myo-inositol symporter. The only other compound shown to be transported was pinitol, a methylated derivative of myo-inositol.
AT4G16563	AT4G16563	4.57	8.91e-04	
AT4G16620	UMAMIT8	-1.23	3.67e-02	
AT4G16700	PSD1	-1.23	3.28e-02	Encodes a mitochondrial phosphatidylserine decarboxylase. Expressed mainly in roots and flowers.
AT4G16770	AT4G16770	1.78	5.78e-04	
AT4G17030	AT-EXPR	1.88	1.61e-03	Encodes EXLB1 (expansin-like B1), a member of the expansin family.
AT4G17380	ATMSH4	-2.58	2.78e-04	Encodes the Arabidopsis homolog of MSH4, a meiosis-specific member of the MutS-homolog family of genes. It is expressed only in floral tissues and only during early meiotic prophase I, preceding the synapsis of homologous chromosomes. It is involved in the early steps of recombination.
AT4G17470	CRSH	4.77	4.99e-03	
AT4G17660	PBL20	4.67	4.04e-02	
AT4G17770	ATTPS5	-1.15	8.28e-03	Encodes an enzyme putatively involved in trehalose biosynthesis. The protein has a trehalose synthase (TPS)-like domain that may or may not be active as well as a trehalose phosphatase (TPP)-like domain. Phosphorylated TPS5 extracted from Arabidopsis cells binds directly to 14-3-3 isoforms.
AT4G17810	EMB3022	-2.13	2.39e-02	
AT4G17880	MYC4	-1.27	4.68e-03	
AT4G18170	ATWRKY28	-1.45	4.81e-02	member of WRKY Transcription Factor ; Group II-c
AT4G18490	AT4G18490	-1.5	9.68e-03	
AT4G19230	CYP707A1	1.22	3.86e-02	Encodes a protein with ABA 8'-hydroxylase activity, involved in ABA catabolism. Member of the CYP707A gene family. CYP707A1 appears to play an important role in determining the ABA levels in dry seeds. Gene involved in postgermination growth. Overexpression of CYP707A1 leads to a decrease in ABA levels and a reduction in after-ripening period to break dormancy.
AT4G19380	AT4G19380	1.76	4.35e-02	
AT4G19410	AtPAE7	1.05	4.71e-02	
AT4G19420	PAE8	1.24	1.37e-02	
AT4G19430	AT4G19430	7.52	2.76e-06	
AT4G19520	AT4G19520	2.11	9.22e-04	
AT4G19530	AT4G19530	5.65	5.15e-06	Encodes a TIR-NB-LRR resistance protein. Transient expression in tobacco induces cell death.
AT4G20280	TAF11	-1.37	6.03e-07	Encodes TAF11, a putative TBP-associated factor (TBP : TATA binding protein).
AT4G20325	AT4G20325	-1.08	1.27e-02	
AT4G21060	AtGALT2	-1.12	6.21e-04	
AT4G21120	AAT1	2.09	1.03e-04	Encodes a member of the cationic amino acid transporter (CAT) subfamily of amino acid polyamine choline transporters. Mediates efficient uptake of Lys, Arg and Glu in a yeast system.
AT4G21380	ARK3	3.78	2.72e-04	encodes a putative receptor-like serine/threonine protein kinases that is similar to Brassica self-incompatibility (S) locus. Expressed in root. Shoot expression limited to limited to the root-hypocotyl transition zone and at the base of lateral roots as well as in axillary buds, and pedicels.
AT4G21390	B120	1.08	1.18e-02	
AT4G21480	STP12	-2.94	2.55e-02	Putative sugar transporter. Expressed in nematode-induced root syncytia.
AT4G21680	AtNPF7.2	4.97	2.33e-02	Encodes a nitrate transporter (NRT1.8). Functions in nitrate removal from the xylem sap. Mediates cadmium tolerance.
AT4G22270	ATMRB1	1.02	4.50e-03	Encodes a plasma membrane protein involved in the positive regulation of organ size development. Overexpression results in organ size enlargement.
AT4G22530	AT4G22530	-2.1	1.48e-03	
AT4G22590	TPPG	1.09	3.69e-03	
AT4G22758	AT4G22758	-3.38	1.44e-02	
AT4G22930	DHOASE	2.06	1.50e-05	Encodes dihydroorotase (PYR4).
AT4G23000	AT4G23000	-1.21	1.24e-02	
AT4G23070	ATRBL7	3.93	1.33e-02	

AT4G23320	CRK24	3.22	1.26e-02	Encodes a cysteine-rich receptor-like protein kinase.
AT4G23440	TN17	1.89	7.87e-03	
AT4G23496	SP1L5	-4.42	3.68e-04	Belongs to a six-member gene family in Arabidopsis ; all members share high sequence similarity in amino- and carboxy-terminal regions. Regulates cortical microtubule organization. Mutant plants exhibit altered patterns of root, leaf and petal growth as a result of defective anisotropic cell expansion.
AT4G23510	AT4G23510	1.62	4.91e-02	
AT4G24220	5[beta]-StR	1.32	3.41e-03	encodes a novel protein containing mammalian death domain involved in programmed cell death. Gene is expressed in vascular system and mutants carrying dominant mutation in the gene have defective vascular patterning. Gene expression is induced specifically by wounding.
AT4G24780	PLL19	-1.99	4.31e-02	
AT4G24810	AT4G24810	-1.01	1.71e-02	similar to ABC1 family protein, contains InterPro domain ABC1 protein (InterPro :IPR004147)
AT4G24860	AT4G24860	1.23	6.09e-04	
AT4G25110	AtMC2	6.44	1.72e-03	
AT4G25630	ATFIB2	-1.24	3.45e-02	encodes a fibrillarin, a key nucleolar protein in eukaryotes which associates with box C/D small nucleolar RNAs (snoRNAs) directing 2'-O-ribose methylation of the rRNA. This gene also encodes a novel box C/D snoRNA, U60.2f in its fifth intron that accumulates in seedlings and that their targeted residue on the 25 S rRNA is methylated.
AT4G25740	AT4G25740	-1.12	4.37e-03	
AT4G25970	PSD3	1.13	5.23e-04	Encodes the major form of the two non-mitochondrail phosphatidylserine decarboxylase. Located at the ER.
AT4G25980	AT4G25980	1.55	3.89e-02	
AT4G26060	AT4G26060	1.27	5.05e-04	
AT4G26090	RPS2	2.56	1.07e-02	Encodes a plasma membrane protein with leucine-rich repeat, leucine zipper, and P loop domains that confers resistance to Pseudomonas syringae infection by interacting with the avirulence gene avrRpt2. RPS2 protein interacts directly with plasma membrane associated protein RIN4 and this interaction is disrupted by avrRpt2.
AT4G26110	ATNAP1 ;1	-1.24	8.80e-06	Encodes a member of a small gene family of proteins with similarity to nucleosome assembly proteins.May function in nucleotide excision repair. Loss of function mutations have no obvious visible phenotypes but do seem to affect transcription of NER related genes.
AT4G26130	AT4G26130	1.07	3.24e-02	
AT4G26150	CGA1	-1.92	1.31e-02	Encodes a member of the GATA factor family of zinc finger transcription factors.
AT4G26270	PFK3	2.82	1.17e-02	
AT4G26455	AtWIP1	1.18	9.23e-06	
AT4G26690	GDPDL3	1.34	4.71e-02	Glycerophosphoryl diester phosphodiesterase-like protein involved in cell wall cellulose accumulation and pectin linking. Impacts root hair, trichome and epidermal cell development.
AT4G27030	FAD4	-1.27	2.07e-04	Encodes an unusual palmitate desaturase that is highly substrate specific. It introduces a delta-3 trans double bond at palmitate at the sn-2 position of phosphatidylglycerol.
AT4G27260	GH3.5	1.86	2.34e-02	encodes an IAA-amido synthase that conjugates Asp and other amino acids to auxin in vitro. Lines carrying insertions in this gene are hypersensitive to auxin.
AT4G27350	AT4G27350	1.06	1.63e-02	
AT4G27370	ATVIIIB	3.17	6.03e-04	member of Myosin-like proteins
AT4G27450	HUP54	2.09	6.27e-03	
AT4G27570	UGT79B3	-1.1	2.20e-02	
AT4G27740	AT4G27740	1.17	1.48e-02	
AT4G27860	MEB1	1.9	6.80e-03	
AT4G27870	AT4G27870	1.11	1.56e-02	
AT4G27970	SLAH2	4.09	2.52e-04	Encodes a protein with ten predicted transmembrane helices. The SLAH2 protein has similarity to the SLAC1 protein involved in ion homeostasis in guard cells. But, it is not expressed in guard cells and cannot complement a slac1-2 mutant suggesting that it performs a different function. SLAH2 :GFP localizes to the plasma membrane.
AT4G28190	ULT	2.97	1.75e-02	Encodes a novel Cys-rich protein with a B-box like domain that acts as a negative regulator of meristem cell accumulation in inflorescence and floral meristems as loss-of-function ult1 mutations cause inflorescence meristem enlargement, the production of extra flowers and floral organs, and a decrease in floral meristem determinacy. Acts opposite to CLF which represses AG, but preventing deposition of CLF repressive methylation marks.
AT4G28310	AT4G28310	-1.75	9.55e-03	
AT4G28740	AT4G28740	-1.85	5.73e-06	
AT4G28940	AT4G28940	3.83	3.09e-02	
AT4G29210	GGT3	-1.13	3.96e-03	The gene encodes a gamma-glutamyltransferase (AKA gamma-glutamyl transpeptidase, EC 2.3.2.2) that is located in the vacuole and is most active in roots. The encoded enzyme is involved in the initial degradation of glutathione conjugates in this cell compartment. It is also induced by xenobiotics and contributes to xenobiotics metabolism. Note that conflicting nomenclature exists in the literature : At4g29210 is named as GGT3 in Plant J. 2007 Mar 49(5) :878-88 ; At4g29210 is named as GGT4 and At1g69820 as GGT3 in Plant Physiol. 2007 Aug 144(4) :1715-32.
AT4G29310	AT4G29310	1.47	2.83e-02	
AT4G29400	AT4G29400	-1.24	6.62e-04	
AT4G29440	ISTL4	1.38	6.62e-03	
AT4G29890	AT4G29890	1.2	2.88e-04	
AT4G30110	ATHMA2	1.07	1.72e-02	encodes a protein similar to Zn-ATPase, a P1B-type ATPases transport zinc
AT4G30180	AT4G30180	2.35	3.82e-02	

AT4G30270	MERI-5	2.29	9.03e-03	encodes a protein similar to endo xyloglucan transferase in sequence. It is also very similar to BRU1 in soybean, which is involved in brassinosteroid response.
AT4G30450	AT4G30450	-1.15	1.85e-02	
AT4G30460	AT4G30460	-1.81	8.11e-05	
AT4G30490	AT4G30490	1.53	2.39e-03	
AT4G30610	BRS1	1.06	4.30e-02	Encodes a secreted glycosylated serine carboxypeptidase with broad substrate preference that is involved in brassinosteroid signalling via BRI1. It is proteolytically processed in vivo by a separate as yet unidentified protease.
AT4G31330	AT4G31330	-2.74	4.20e-04	
AT4G31520	AT4G31520	1.16	9.77e-03	
AT4G31870	ATGPX7	5.62	4.58e-09	Encodes glutathione peroxidase.
AT4G31980	AT4G31980	-1.89	1.53e-02	
AT4G31985	AT4G31985	-1.09	6.37e-03	
AT4G32300	SD2-5	1.06	7.37e-03	
AT4G32410	ANY1	1.06	4.09e-02	Encodes a cellulose synthase isomer. CESA1 mutants have cellulose defect in the primary cell wall. Multiple lines of evidence suggest that CESA1, along with CESA3 and CESA6 are present in the same plasma membrane complex for cellulose biosynthesis. lasma membrane complex for cellulose biosynthesis. As inferred from the null role of secondary wall-type CesAs, included in a set of five primary wall-type CesAs that may support trichome cell wall thickening.
AT4G32650	ATKC1	-1.9	1.48e-03	Encodes KAT3, a member of the Shaker family of voltage-gated potassium channel subunits. Does not form functional potassium channel on its own. Involved in down-regulating AKT1 and KAT1 channel activity by forming heteromers with AKT1 or KAT1. The Shaker family K+ ion channels include five groups based on phylogenetic analysis (FEBS Letters (2007) 581 : 2357) : I (inwardly rectifying conductance) : AKT1 (AT2G26650), AKT5 (AT4G32500) and SPIK (also known as AKT6, AT2G25600) ; II (inward rectifying channel) : KAT1 (AT5G46240) and KAT2 (AT4G18290) ; III (weakly inward rectifying channel) : AKT2 (AT4G22200) ; IV (regulatory subunit involved in inwardly rectifying conductance formation) : KAT3 (also known as AtKC1, AT4G32650) ; V (outward rectifying channel) : SKOR (AT3G02850) and GORK (AT5G37500).
AT4G32915	AT4G32915	-1.12	3.27e-07	
AT4G32940	AEP3	1.45	3.90e-02	Encodes a vacuolar processing enzyme belonging to a novel group of cysteine proteinases that is expressed in vegetative organs and is upregulated in association with various types of cell death and under stressed conditions. They are essential in processing seed storage proteins and for mediating the susceptible response of toxin-induced cell death.
AT4G32950	AT4G32950	-2.58	4.23e-02	
AT4G33030	SQD1	-1.23	9.16e-03	involved in sulfolipid biosynthesis
AT4G33040	ROXY21	-1.31	1.19e-02	
AT4G33110	AT4G33110	1.84	7.99e-03	
AT4G33120	AT4G33120	1.73	1.99e-02	
AT4G33260	AtCDC20.2	1.22	4.36e-02	putative cdc20 protein (CDC20.2)
AT4G33420	Prx47	2.76	5.72e-03	
AT4G33666	AT4G33666	4.52	3.75e-02	
AT4G33820	AT4G33820	3.25	1.28e-02	
AT4G33870	AT4G33870	-2.73	9.08e-04	
AT4G34131	UGT73B3	1.17	3.77e-02	
AT4G34510	KCS17	2	3.21e-02	Encodes KCS17, a member of the 3-ketoacyl-CoA synthase family involved in the biosynthesis of VLCFA (very long chain fatty acids).
AT4G34610	BLH6	-1.19	1.16e-03	
AT4G34630	AT4G34630	-1.02	1.91e-02	
AT4G34880	AT4G34880	1.81	3.42e-02	
AT4G34980	SLP2	-1.71	2.92e-03	Serine protease similar to subtilisin.
AT4G35310	ATCPK5	1.13	9.69e-03	calmodulin-domain protein kinase CDPK isoform 5 (CPK5)
AT4G35320	AT4G35320	1.16	2.82e-02	
AT4G35370	AT4G35370	-1.78	3.49e-07	
AT4G35750	AT4G35750	-1.11	1.93e-02	
AT4G35770	ATSEN1	2.53	1.24e-02	Senescence-associated gene that is strongly induced by phosphate starvation. Transcripts are differentially regulated at the level of mRNA stability at different times of day. mRNAs are targets of the mRNA degradation pathway mediated by the downstream (DST) instability determinant.
AT4G36150	AT4G36150	1.31	2.72e-04	
AT4G36240	GATA7	-1.23	4.08e-03	Encodes a member of the GATA factor family of zinc finger transcription factors.
AT4G36490	ATSFH12	3.4	3.14e-05	
AT4G36570	ATRL3	-1.24	3.84e-03	
AT4G36590	AGL40	2.36	3.88e-02	
AT4G36700	AT4G36700	-1.51	5.00e-03	
AT4G36920	AP2	1.07	3.36e-02	Encodes a floral homeotic gene, a member of the AP2/EREBP (ethylene responsive element binding protein) class of transcription factors and is involved in the specification of floral organ identity, establishment of floral meristem identity, suppression of floral meristem indeterminancy, and development of the ovule and seed coat. AP2 also has a role in controlling seed mass. Dominant negative allele I28, revealed a function in meristem maintenance-mutant meristems are smaller than normal siblings. AP2 appears to act on the WUS-CLV pathway in an AG independent manner.
AT4G36945	AT4G36945	1.14	2.98e-02	

AT4G36980	AT4G36980	1.02	4.82e-02	
AT4G37330	CYP81D4	1.91	5.89e-03	member of CYP81D
AT4G37430	CYP81F1	1.85	1.79e-03	Encodes a member of the CYP81F cytochrome P450 monooxygenase subfamily.
AT4G37680	HHP4	-1.12	6.90e-03	heptahelical transmembrane protein HHP4
AT4G37870	PCK1	-1.04	1.40e-02	Encodes a putative phosphoenolpyruvate carboxykinase (ATP-dependent).
AT4G38420	sks9	2.3	8.56e-05	
AT4G38490	SECE2	-1.16	2.37e-04	
AT4G38700	AT4G38700	3.15	1.64e-02	
AT4G38730	AVI2H	2.01	1.94e-06	
AT4G39010	AtGH9B18	-1.26	4.31e-02	
AT4G39130	AT4G39130	-5.04	1.92e-02	
AT4G39270	AT4G39270	1.58	3.75e-02	
AT4G39830	AO	2.45	2.82e-03	
AT5G01100	FRB1	1.75	4.14e-02	
AT5G01210	AT5G01210	2.03	5.60e-03	
AT5G01600	ATFER1	-1.71	1.93e-03	Encodes a ferretin protein that is targeted to the chloroplast. Member of a Ferritin gene family. Gene expression is induced in response to iron overload and by nitric oxide. Expression of the gene is downregulated in the presence of paraquat, an inducer of photoxidative stress.
AT5G01620	TBL35	1.02	3.44e-03	Encodes a member of the TBL (TRICHOME BIREFRINGENCE-LIKE) gene family containing a plant-specific DUF231 (domain of unknown function) domain. TBL gene family has 46 members, two of which (TBR/AT5G06700 and TBL3/AT5G01360) have been shown to be involved in the synthesis and deposition of secondary wall cellulose, presumably by influencing the esterification state of pectic polymers. A nomenclature for this gene family has been proposed (Volker Bischoff & Wolf Scheible, 2010, personal communication).
AT5G01630	ATBRCA2(V)	1.65	8.80e-03	Ortholog of breast cancer susceptibility protein 2. Essential at meiosis. Interacts with with both Rad51 and Dss1(I) or both Dmc1 and Dss1(I) in a tripartite complex.
AT5G01690	ATCHX27	9.94	2.67e-04	member of Putative Na+/H+ antiporter family
AT5G01740	AT5G01740	-2.14	4.30e-02	
AT5G01810	ATPK10	2.16	7.05e-03	Encodes a CBL-interacting serine/threonine protein kinase, also has similarities to SOS2 kinase.
AT5G01840	ATOFP1	-2.09	1.44e-03	Encodes a member of the plant specific ovate protein family. Members of this family have been shown to bind to KNOX and BELL-like TALE class homeodomain proteins. This interaction may mediate relocalization of the TALE homeodomain from the nucleus to the cytoplasm. Functions as a transcriptional repressor that suppresses cell elongation.
AT5G01900	ATWRKY62	3.04	4.97e-02	member of WRKY Transcription Factor ; Group III
AT5G02550	AT5G02550	1.74	3.56e-02	
AT5G02760	APD7	3.9	1.34e-02	
AT5G03120	AT5G03120	1.42	2.67e-02	
AT5G03150	JKD	1.76	3.85e-02	JKD is a nuclear-localized putative transcription factor with three zinc finger domains. jkd mutants show a number of root patterning defects including ectopic periclinal divisions in the cortex, increased cell numbers in the cortical and epidermal layers, a disrupted QC marker expression pattern, and disorganized QC and columella cells. jkd mutants also have a reduced number of meristematic cells in their roots. JKD can interact with the SCR and SHR proteins implicated in root patterning, as well as another zinc finger transcription factor, MAGPIE. All of these interactions require the first zinc finger in JKD according to a Y2H assay. There are also transcriptional interactions among these proteins. The initiation of JKD transcription does not appear to depend on SCR and SHR, but later expression in the post-embryonic QC cells and ground tissue initials is reduced in scr and shr mutants. JKD also appears to be required for SCR transcription beginning in the embryo. There is also some evidence that JKD plays a role in promoting the movement of SHR into the nucleus, particularly in QC cells, but this may be indirect.
AT5G03190	CPUORF47	-1.02	7.84e-03	
AT5G03585		3.83	3.20e-03	
AT5G03670	TRM28	-1.75	4.06e-02	
AT5G03700	AT5G03700	-1.65	2.00e-03	
AT5G03710	AT5G03710	-3.51	2.81e-02	
AT5G04340	AtZAT6	-1.53	3.00e-02	putative c2h2 zinc finger transcription factor mRNA,
AT5G04930	ALA1	1.02	3.62e-03	Encodes a putative aminophospholipid translocase (p-type ATPase) involved in chilling response.
AT5G05250	AT5G05250	2.17	3.75e-02	
AT5G05270	AtCHIL	-1.64	5.10e-04	
AT5G05280	ATL73	-1.84	2.58e-02	
AT5G05540	SDN2	1.56	4.36e-04	
AT5G05600	JAO2	2.67	4.74e-02	
AT5G05630	LAT1	3.16	4.91e-04	
AT5G05640	AT5G05640	-2.58	2.61e-02	

AT5G05690	CBB3	-1	3.05e-03	Encodes a member of the CP90A family, a cytochrome P450 monooxygenase which converts 6-deoxocathasterone to 6-deoxoteasterone in the late C6 oxidation pathway and cathasterone to teasterone in the early C6 oxidation pathway of brassinolide biosynthesis. Expressed in cotyledons and leaves. Mutants display de-etiolation and derepression of light-induced genes in the dark, dwarfism, male sterility and activation of stress-regulated genes in the light. The expression of the gene using a CPD promoter :LUC fusion construct was shown to be under circadian and light control. Additionally, the circadian regulation was shown to be independent of BR levels as it remains unchanged in bri1mutant lines. CPD appears to be involved in the autonomous pathway that regulates the transition to flowering, primarily through a BRI1-mediated signaling pathway that affects FLC expression levels, as uncovered by double mutant analyses.
AT5G05720	AT5G05720	6.31	1.65e-04	
AT5G05840	BDR6	-1.46	1.01e-02	
AT5G06720	ATPA2	2.74	2.63e-02	
AT5G06930	AT5G06930	1.47	4.05e-02	
AT5G06990	AT5G06990	2.75	3.54e-02	
AT5G07000	ATST2B	2.95	3.75e-02	Encodes a member of the sulfotransferase family of proteins. Although it has 85% amino acid identity with ST2A (At5g07010), this protein is not able to transfer a sulfate group to 11- or 12-hydroxyjasmonic acid in vitro. It may be able to act on structurally related jasmonates.
AT5G07010	ATST2A	2.89	2.25e-02	Encodes a sulfotransferase that acts specifically on 11- and 12-hydroxyjasmonic acid. Transcript levels for this enzyme are increased by treatments with jasmonic acid (JA), 12-hydroxyJA, JA-isoleucine, and 12-oxyphytodienoic acid (a JA precursor).
AT5G07140	AT5G07140	-1.83	1.05e-03	
AT5G07150	AT5G07150	2.31	2.22e-04	
AT5G07240	IQD24	-1.04	4.14e-03	
AT5G07380	AT5G07380	2.73	1.35e-02	
AT5G07820	AT5G07820	1.06	3.71e-02	
AT5G07870	AT5G07870	-2.59	3.41e-02	
AT5G08000	E13L3	2.3	1.19e-02	Encodes a member of the X8-GPI family of proteins. It localizes to the plasmodesmata and binds callose.
AT5G08240	AT5G08240	2.39	3.64e-02	
AT5G08320	AT5G08320	1.18	7.99e-03	
AT5G08565	SPT4-1	-1.71	1.24e-02	
AT5G08590	ASK2	1.56	3.50e-02	Encodes a member of SNF1-related protein kinases (SnRK2) whose activity is activated by ionic (salt) and non-ionic (mannitol) osmotic stress. Similar to the calcium/calmodulin-dependent protein kinase subfamily and the SNF1 kinase subfamily.
AT5G08600	AT5G08600	-1.56	9.12e-03	
AT5G08780	AT5G08780	1.65	2.81e-02	
AT5G09220	AAP2	-1.72	9.07e-04	member of AAAP family
AT5G09225	AT5G09225	2.27	5.67e-05	
AT5G09230	AtSRT2	-1.13	1.16e-04	Encodes SRT2, a member of the SIR2 (sirtuin) family HDAC (histone deacetylase) (SRT1/AT5g55760, SRT2/AT5G09230).
AT5G09450	AT5G09450	-2.28	3.49e-05	
AT5G09460	SACL1	-2.27	7.45e-03	
AT5G09740	HAC11	1.06	4.69e-02	Encodes an enzyme with histone acetyltransferase activity. HAM2 primarily acetylate histone H4, but also display some ability to acetylate H3. Prior acetylation of lysine 5 on histone H4 reduces radioactive acetylation by either HAM2.
AT5G10200	SAV4	-1.01	1.42e-03	
AT5G10390	H3.1	-1.26	4.79e-04	
AT5G10625	AT5G10625	3.43	2.97e-02	
AT5G10820	AT5G10820	1.25	5.05e-04	
AT5G10930	CIPK5	-1.71	3.90e-02	Encodes CBL-interacting protein kinase 5 (CIPK5).
AT5G11190	SHN2	1.64	1.60e-02	encodes a member of the ERF (ethylene response factor) subfamily B-6 of ERF/AP2 transcription factor family. The protein contains one AP2 domain. There are 12 members in this subfamily including RAP2.11.
AT5G11260	HY5	-1.02	1.06e-02	Basic leucine zipper (bZIP) transcription factor. Nuclear localization. Involved in light-regulated transcriptional activation of G-box-containing promoters. Negatively regulated by Cop1. Although cytokinins do not appear to affect the gene's promoter activity, they appear to stabilize the protein. HY5 plays a role in anthocyanin accumulation in far-red light and blue light, but not in red light or in the dark. Mutant studies showed that the gene product is involved in the positive regulation of the PHYA-mediated inhibition of hypocotyl elongation. Binds to G- and Z-boxes, and other ACEs, but not to E-box. Loss of function mutation shows ABA resistant seedling phenotypes suggesting involvement for HY5 in mediating ABA responses. Binds to the promoter of ABI5 and regulates its expression.
AT5G11540	AtGulLO3	1.03	1.44e-02	
AT5G11650	MAGL13	-1.17	3.86e-03	
AT5G12000	AT5G12000	-1.59	2.58e-02	
AT5G12170	CLT3	1.53	2.53e-03	Encodes one of the CRT-Like transporters (CLT1/AT5G19380, CLT2/AT4G24460, CLT3/AT5G12170). Required for glutathione homeostasis and stress responses. Mutants lacking these transporters are heavy metal-sensitive, glutathione(GSH)-deficient, and hypersensitive to Phytophthora infection.
AT5G12270	AT5G12270	-1.06	2.49e-02	
AT5G12320	AT5G12320	-1	3.94e-03	
AT5G13180	ANAC083	-1.48	1.48e-03	Encodes a NAC domain transcription factor that interacts with VND7 and negatively regulates xylem vessel formation.
AT5G13740	ZIF1	1.36	1.71e-02	Encodes ZIF1 (ZINC-INDUCED FACILITATOR1), a member of the Major Facilitator Superfamily (MFS) of membrane proteins which are found in all organisms and transport a wide range of small, organic molecules. Involved in a mechanism of Zn sequestration, possibly by transport of a Zn ligand or Zn-ligand complex into vacuoles.

AT5G14180	MPL1	4.5	1.02e-02	
AT5G14200	ATIMD1	-1.1	7.28e-03	The AtIMD1 is one out of 3 genes encoding the enzyme 3-isopropylmalate dehydrogenase involved in leucine biosynthesis in Arabidopsis. Its subcellular location has been targeted to plastids. Encodes methylthioalkylmalate dehydrogenase. Involved in glucosinolate biosynthesis, in methionine chain elongation.
AT5G14470	AtGALK2	-2.36	1.17e-02	
AT5G14570	ATNRT2.7	-2.39	1.01e-04	Encodes ATNRT2.7, a nitrate transporter that controls nitrate content in seeds. Expression is detected in reproductive organs and peaks in seeds. Localized to the vacuolar membrane.
AT5G14700	AT5G14700	-1.02	1.63e-03	
AT5G14740	BETA	1.96	1.58e-05	Encodes a beta carbonic anhydrase likely to be localized in the cytoplasm. Expression of its mRNA is seen in etiolated seedlings and points to a possible nonphotosynthetic role for this isoform.
AT5G14920	GASA14	2.25	3.28e-02	
AT5G15840	BBX1	-1.41	3.20e-02	Encodes a protein showing similarities to zinc finger transcription factors, involved in regulation of flowering under long days. Acts upstream of FT and SOC1.
AT5G15850	ATCOL1	-1.62	1.59e-02	Homologous to the flowering-time gene CONSTANS.
AT5G16050	GF14	-1.27	6.19e-04	Encodes GF14 upsilon chain, a 14-3-3 gene family member.
AT5G16410	AT5G16410	4.29	4.64e-04	
AT5G16570	GLN1 ;4	1.76	2.93e-04	Encodes a cytosolic glutamine synthetase, the enzyme has high affinity with substrate ammonium
AT5G16600	AtMYB43	-1.22	6.76e-03	Encodes a putative transcription factor (MYB43).
AT5G16950	AT5G16950	-1.04	4.60e-03	
AT5G17240	SDG40	-1.61	1.74e-02	
AT5G17490	AtRGL3	1.57	4.58e-02	DELLA subfamily member involved in GA signal transduction
AT5G17680	AT5G17680	1.2	3.04e-04	
AT5G17700	AT5G17700	-1.09	1.90e-02	
AT5G17720	AT5G17720	3.46	2.59e-02	
AT5G17800	AtMYB56	-2.59	4.00e-03	Member of the R2R3 factor gene family.
AT5G17810	WOX12	-3.6	1.51e-02	Encodes a WUSCHEL-related homeobox gene family member with 65 amino acids in its homeodomain. Proteins in this family contain a sequence of eight residues (TLPLFPMH) downstream of the homeodomain called the WUS box.
AT5G17890	CHS3	2.92	2.96e-02	Encodes a protein that appears to be involved in defense responses. Contains TIR, NB-LRR and LIM domains. A gain of function allele exhibits cold dependent phenotypes including apparent activation of defense responses and an increased freezing tolerance.
AT5G18180	AT5G18180	-1.04	1.14e-03	
AT5G19110	AT5G19110	1.25	1.26e-02	
AT5G19160	TBL11	-1.2	1.37e-02	Encodes a member of the TBL (TRICHOME BIREFRINGENCE-LIKE) gene family containing a plant-specific DUF231 (domain of unknown function) domain. TBL gene family has 46 members, two of which (TBR/AT5G06700 and TBL3/AT5G01360) have been shown to be involved in the synthesis and deposition of secondary wall cellulose, presumably by influencing the esterification state of pectic polymers. A nomenclature for this gene family has been proposed (Volker Bischoff & Wolf Scheible, 2010, personal communication).
AT5G19200	TSC10B	1.01	2.68e-02	
AT5G19260	FAF3	-2.46	1.23e-04	
AT5G19520	ATMSL9	-2.11	1.37e-03	
AT5G19740	LAMP1	1.09	1.01e-02	
AT5G19875	AT5G19875	-1.28	1.30e-04	
AT5G20030	AT5G20030	1.89	4.50e-05	
AT5G20150	ATSPX1	-2.19	3.45e-03	
AT5G20230	ATBCB	2.43	1.50e-02	Al-stress-induced gene
AT5G20250	DIN10	3.48	4.03e-02	encodes a member of glycosyl hydrolase family 36. Expression is induced within 3 hours of dark treatment, in senescing leaves and treatment with exogenous photosynthesis inhibitor. Induction of gene expression was suppressed in excised leaves supplied with sugar. The authors suggest that the gene's expression pattern is responding to the level of sugar in the cell.
AT5G20410	ATMGD2	4.49	1.18e-03	Encodes a type B monogalactosyldiacylglycerol (MGDG) synthase. Strongly induced by phosphate deprivation, and in non-photosynthetic tissues. Does not contribute to galactolipid synthesis under Pi-sufficient conditions but does under Pi starvation.
AT5G20850	ATRAD51	-1.09	3.52e-02	Encodes a homolog of yeast RAD51. Its mRNA is most abundant in early flower buds and is expressed at high levels in exponentially growing cells in suspension cultures and is induced in response to gamma radiation.
AT5G20960	AAO1	1.92	1.62e-05	Encodes aldehyde oxidase AA01.
AT5G21960	ERF016	-2.79	1.15e-02	encodes a member of the DREB subfamily A-5 of ERF/AP2 transcription factor family. The protein contains one AP2 domain. There are 15 members in this subfamily including RAP2.1, RAP2.9 and RAP2.10.
AT5G21970	AT5G21970	-1.02	1.46e-04	
AT5G22090	EAR1	-1.17	7.14e-03	
AT5G22100	AT5G22100	-1.13	1.72e-02	
AT5G22330	ATTIP49A	-1.01	6.03e-04	
AT5G22450	SCS1	1.11	1.91e-04	
AT5G22460	AT5G22460	-1.52	6.36e-03	
AT5G23230	NIC2	1.6	4.68e-02	
AT5G23350	AT5G23350	-1.52	2.01e-02	
AT5G23360	AT5G23360	-1.92	8.46e-03	
AT5G23730	EFO2	-1.11	2.47e-02	

AT5G23750	AT5G23750	1.61	1.96e-02	
AT5G23810	AAP7	2.46	1.28e-07	Encodes nonfunctional amino acid transporter. AAP7 is the most distantly related member of the AAP family, a group of well characterized amino acid transporters within the ATF1 superfamily. Expression of this gene has not been detected with RNA gel blots or promoter GUS studies.
AT5G23850	AT5G23850	2.33	2.95e-04	
AT5G23860	TUB8	1.41	2.00e-02	beta-tubulin, preferentially expressed in endodermal and phloem cells of primary roots and in the vascular tissues of leaves, stems, and flowers.
AT5G23950	AT5G23950	-1.65	2.79e-02	
AT5G24010	AT5G24010	1.57	1.94e-02	
AT5G24030	SLAH3	1.48	2.19e-02	Encodes a protein with ten predicted transmembrane helices. The SLAH3 protein has similarity to the SLAC1 protein involved in ion homeostasis in guard cells. Although it is not expressed in guard cells, it can complement an slac1-2 mutant suggesting that it performs a similar function. SLAH3 :GFP localizes to the plasma membrane.
AT5G24090	ATCHIA	-2.49	1.47e-02	Chitinase A (class III) expressed exclusively under environmental stress conditions.
AT5G24160	SQE6	-1.18	5.72e-03	
AT5G24280	GMI1	1.18	6.08e-03	
AT5G24290	MEB2	3.97	5.07e-03	
AT5G24530	AtDMR6	1.98	3.69e-02	Encodes a putative 2OG-Fe(II) oxygenase that is defense-associated but required for susceptibility to downy mildew.
AT5G24620	AT5G24620	1.21	3.85e-02	
AT5G24770	ATVSP2	-3.2	6.05e-03	Has acid phosphatase activity dependent on the presence of divalent cations (Mg2+, Co2+, Zn2+, Mn2+) and anti-insect activity. Insects fed with the protein show a retarded development. Induced in response to abscisic acid, jasmonic acid, salt, water deficiency and wounding.
AT5G24780	ATVSP1	-3.06	7.50e-03	encodes an acid phosphatase similar to soybean vegetative storage proteins. Gene expression is induced by wounding and jasmonic acid.
AT5G24810	ABC1K11	1.5	1.00e-02	
AT5G24860	ATFPF1	-1.73	4.67e-02	encodes a small protein of 12.6 kDa that regulates flowering and is involved in gibberellin signalling pathway. It is expressed in apical meristems immediately after the photoperiodic induction of flowering. Genetic interactions with flowering time and floral organ identity genes suggest that this gene may be involved in modulating the competence to flower. There are two other genes similar to FPF1, FLP1 (At4g31380) and FLP2 (no locus name yet, on BAC F8F16 on chr 4). This is so far a plant-specific gene and is only found in long-day mustard, arabidopsis, and rice.
AT5G25120	CYP71B11	-1.17	1.53e-03	putative cytochrome P450
AT5G25130	CYP71B12	-1.12	3.08e-03	putative cytochrome P450
AT5G25140	CYP71B13	-1.03	2.70e-02	putative cytochrome P450
AT5G25180	CYP71B14	-1.98	4.88e-06	putative cytochrome P450
AT5G25240	AT5G25240	4.22	1.33e-04	
AT5G25250	FLOT1	2.22	1.10e-02	
AT5G25260	flot2	2.96	6.93e-03	
AT5G25350	EBF2	2.18	6.62e-03	Arabidopsis thaliana EIN3-binding F-box protein 2 (EBF2) mRNA. Part of the SCF complex, it is located in the nucleus and is involved in the ethylene-response pathway.
AT5G25820	AT5G25820	1.46	3.51e-03	
AT5G25840	AT5G25840	-1.01	3.06e-03	
AT5G26200	AT5G26200	-1.61	1.69e-02	
AT5G26220	AtGGCT2;1	-1.8	3.53e-02	
AT5G26720	AT5G26720	-2.43	3.35e-02	
AT5G27010	AT5G27010	1.01	2.45e-02	
AT5G27030	TPR3	1.03	5.94e-03	
AT5G27120	AT5G27120	-1.16	5.72e-03	SAR DNA-binding protein, putative, strong similarity to SAR DNA-binding protein-1 (Pisum sativum) GI :3132696; contains Pfam profile PF01798 : Putative snoRNA binding domain; has similarity to MAR binding NOP58 protein
AT5G27200	ACP5	-2.58	3.66e-02	encodes an acyl carrier protein
AT5G27660	AtPARK13	-1.19	2.39e-04	
AT5G27670	h2a.w.7	-1.12	1.10e-02	Encodes HTA7, a histone H2A protein.
AT5G27680	RECQSIM	-2.85	1.50e-07	DNA helicase
AT5G27700	EVR1L1	-1.28	2.39e-04	
AT5G28150	AT5G28150	1.08	5.87e-03	
AT5G28237	AT5G28237	2.85	4.22e-02	
AT5G33300	AT5G33300	-1.58	7.34e-03	
AT5G35525	AT5G35525	2.19	7.55e-03	
AT5G35670	iqd33	-1.73	7.95e-03	
AT5G36220	CYP81D1	2.37	1.57e-02	member of CYP81D
AT5G36790	AT5G36790	6.97	4.29e-03	
AT5G37450	AT5G37450	1.65	6.85e-03	
AT5G37550	AT5G37550	-2.38	2.97e-03	
AT5G37670	HSP15.7	-3.45	2.34e-05	
AT5G38030	DTX30	-1.25	5.32e-03	
AT5G38890	AT5G38890	1.51	1.68e-05	

AT5G39030	MDS4	-1.17	7.39e-03	
AT5G39050	PMAT1	1.31	3.56e-02	
AT5G39220	AT5G39220	1.5	1.29e-02	
AT5G39450	AT5G39450	1.09	7.71e-04	
AT5G39720	AIG2L	-1.04	2.88e-02	
AT5G39850	AT5G39850	1.18	4.50e-02	
AT5G39860	BHLH136	-3.99	2.81e-04	Encodes PRE1 (PACLOBUTRAZOL RESISTANCE1). PRE1 and IBH1 form a pair of antagonistic HLH/bHLH transcription factors that function downstream of BZR1 to mediate brassinosteroid regulation of cell elongation. BNQ1 is directly and negatively regulated by AP3 and PI in petals.Required for appropriate regulation of flowering time.
AT5G39890	HUP43	-1.92	1.95e-03	
AT5G39940	AT5G39940	-1.17	5.42e-03	
AT5G39970	AT5G39970	3.5	3.51e-02	
AT5G40230	UMAMIT37	1.32	4.01e-02	
AT5G40290	AT5G40290	-1.03	3.67e-02	
AT5G40405	AT5G40405	1.41	2.32e-05	
AT5G40510	AT5G40510	-4.27	2.28e-05	
AT5G40610	GPDHp	-1.36	1.24e-03	
AT5G40630	AT5G40630	-2.64	6.43e-03	
AT5G40780	AtLHT1	1.33	2.23e-02	Encodes LHT1 (lysine histidine transporter), a high-affinity transporter for cellular amino acid uptake in both root epidermis and leaf mesophyll.
AT5G40790	AITR3	-3.35	1.48e-02	
AT5G40800	AITR4	-2.14	6.09e-04	
AT5G40960	AT5G40960	-1.47	8.27e-03	
AT5G41315	GL3	-1.1	1.01e-02	encodes a basic helix loop helix domain protein that interacts with GL1 in trichome development.
AT5G41550	AT5G41550	-1.32	3.32e-02	
AT5G41730	AT5G41730	2.36	2.62e-02	
AT5G42100	ATBG_PPAP	1.06	8.96e-03	encodes a plasmodesmal (Pd)-associated membrane protein involved in plasmodesmal callose degradation, i.e. beta-1,3-glucanase (EC 3.2.1.39), and functions in the gating of Pd
AT5G42250	AT5G42250	2.69	7.94e-06	
AT5G42690	AT5G42690	1.13	1.11e-02	
AT5G43150	AT5G43150	-2.07	2.67e-03	
AT5G43390	AT5G43390	-2.08	3.96e-04	
AT5G43420	ATL16	1.41	5.11e-03	
AT5G43440	AT5G43440	1.7	8.45e-04	encodes a protein whose sequence is similar to ACC oxidase
AT5G43450	AT5G43450	1.19	6.08e-03	encodes a protein whose sequence is similar to ACC oxidase
AT5G43640	RPS15E	-6.29	5.16e-03	
AT5G43850	ARD4	-1.47	5.20e-05	
AT5G43890	SUPER1	3.31	3.51e-02	Encodes a YUCCA-like putative flavin monooxygenase, the activation tagging mutant has increased level of IAA, increased auxin response and phenotype of auxin overproduction, rescues erecta mutant phenotype
AT5G43910	AT5G43910	1.23	1.55e-02	
AT5G43980	PDLP1	1.33	2.70e-02	Encodes a plasmodesmal protein that affects the intercellular movement of molecules through the plasmodesmata. The cytoplasmic C-terminal portion of the protein is connected to the apoplastic N-terminal portion of the protein by a single transmembrane domain (TMD). It is transported to the plasmodesmata through the secretory pathway. PDLP1 has two DUF26 domains and a signal peptide, but the proper localization of the protein appears to depend on the TMD.
AT5G44210	ATERF-9	-1.97	3.60e-02	encodes a member of the ERF (ethylene response factor) subfamily B-1 of ERF/AP2 transcription factor family (ATERF-9). The protein contains one AP2 domain. There are 15 members in this subfamily including ATERF-3, ATERF-4, ATERF-7, and leafy petiole.
AT5G44316	ABCI9	-1.17	2.47e-03	
AT5G44400	AtBBE26	-1.29	4.59e-02	
AT5G44410	AtBBE27	1.81	5.74e-04	
AT5G44520	AT5G44520	-1.56	1.41e-06	
AT5G44640	BGLU13	6.73	2.86e-03	
AT5G45110	ATNPR3	1.01	4.27e-02	Encodes a paralog of NPR1. Involved in negative regulation of defense responses against bacterial and oomycete pathogens. npr3 mutants has elevated level of PR1 expression. Interacts with TGA2, TGA3, TGA5 and TGA6 in yeast two hybrid assays.
AT5G45220	AT5G45220	2.58	3.49e-05	
AT5G45310	AT5G45310	-5.18	3.43e-02	
AT5G45510	AT5G45510	1.06	2.39e-04	
AT5G46160	AT5G46160	-1.07	2.67e-04	
AT5G46410	SSP4	1.14	2.04e-04	Encodes a SCP1-like small phosphatase (SSP). Three SSPs form a unique group with long N-terminal extensions : AT5G46410 (SSP4), AT5G11860 (SSP5), AT4G18140 (SSP4b). SSP4 and SSP4b were localized exclusively in the nuclei, whereas SSP5 accumulated in both nuclei and cytoplasm. All three SSPs encodes active CTD phosphatases like animal SCP1 family proteins, with distinct substrate specificities : SSP4 and SSP4b could dephosphorylate both Ser2-PO(4) and Ser5-PO(4) of CTD, whereas SSP5 dephosphorylated only Ser5-PO(4).
AT5G46450	AT5G46450	2.6	4.66e-04	

AT5G46470	RPS6	6.63	1.26e-05	Encodes RPS6 (RESISTANT TO P. SYRINGAE 6), a member of the TIR-NBS-LRR class resistance protein.
AT5G46910	JMJ13	1.2	1.33e-02	
AT5G47060	AT5G47060	-1.09	1.60e-02	
AT5G47190	PRPL19	-1.78	4.67e-03	
AT5G47230	ATERF-5	-1.63	3.50e-02	encodes a member of the ERF (ethylene response factor) subfamily B-3 of ERF/AP2 transcription factor family (ATERF-5). The protein contains one AP2 domain. There are 18 members in this subfamily including ATERF-1, ATERF-2, AND ATERF-5.
AT5G48400	ATGLR1.2	3.74	1.35e-02	member of Putative ligand-gated ion channel subunit family
AT5G48410	ATGLR1.3	3.08	3.96e-03	member of Putative ligand-gated ion channel subunit family
AT5G48500	AT5G48500	-1.29	1.20e-02	
AT5G48540	AT5G48540	-1.98	7.17e-04	
AT5G48930	HCT	1.12	6.32e-03	At5g48930 has been shown to encode for the hydroxycinnamoyl-Coenzyme A shikimate/quinate hydroxycinnamoyltransferase (HCT) both synthesizing and catabolizing the hydroxycinnamoylesters (coumaroyl/caffeoyl shikimate and quinate) involved in the phenylpropanoid pathway. Influence on the accumulation of flavonoids which in turn inhibit auxin transport and reduce plant growth.
AT5G49100	AT5G49100	-1.29	3.66e-02	
AT5G49680	AT5G49680	1.1	4.88e-03	Conserved among eukaryotes, similar to Arabidopsis SABRE. The phenotype of the kip/sab double mutant suggests related functions for both genes, however, the KIP protein is mostly required for tip-growth. Predicted to be targeted to the secretory pathway. mRNA was detected in all organs, with most abundance in pollen and roots.
AT5G49900	AT5G49900	1.21	2.51e-02	
AT5G50130	AT5G50130	-1.58	1.26e-03	
AT5G50360	AITR5	-3.05	1.11e-02	
AT5G50930	AtMHF1	-1.43	3.72e-03	
AT5G50950	FUM2	1.14	2.14e-02	Encodes a fumarase enzyme initially shown to be in the mitochondria through proteomic studies but later shown to be present in the cytosol using an RFP fluorescent protein tag. It appears to be important for the accumulation of fumarate from malate in leaves in the light, and helps to promote nitrogen assimilation under high nitrogen conditions. It does not appear to be necessary for lipid metabolism and seedling growth.
AT5G51070	CLPD	1.01	9.65e-03	ATP-dependent Clp protease regulatory subunit
AT5G51130	AT5G51130	-1.38	6.43e-04	
AT5G51190	ERF105	-1.84	2.47e-02	encodes a member of the ERF (ethylene response factor) subfamily B-3 of ERF/AP2 transcription factor family. The protein contains one AP2 domain. There are 18 members in this subfamily including ATERF-1, ATERF-2, AND ATERF-5.
AT5G51440	HSP23.5	2.18	4.71e-02	
AT5G52420	PRCE3	-1.39	1.26e-03	
AT5G52640	ATHS83	-2.44	1.06e-02	Encodes a cytosolic heat shock protein AtHSP90.1. AtHSP90.1 interacts with disease resistance signaling components SGT1b and RAR1 and is required for RPS2-mediated resistance.
AT5G52790	AT5G52790	2.15	3.31e-03	
AT5G52882	AT5G52882	2.12	6.73e-04	
AT5G52900	MAKR6	2.64	4.62e-04	
AT5G53010	AT5G53010	-3	8.77e-04	
AT5G53110	ATL96	5.33	3.26e-02	
AT5G53250	AGP22	4.68	3.66e-04	
AT5G53450	FBN11	1.35	3.27e-02	
AT5G53486	AT5G53486	-1.7	4.34e-06	
AT5G53500	AT5G53500	1.12	4.50e-05	
AT5G54380	THE1	1.21	3.61e-02	Encodes THESEUS1 (THE1), a receptor kinase regulated by Brassinosteroids and required for cell elongation during vegetative growth.
AT5G54400	AT5G54400	-1.31	1.13e-02	
AT5G54630	AT5G54630	-2	2.54e-03	
AT5G55060	AT5G55060	1.18	7.44e-03	
AT5G55450	AtLTP4.4	2.63	4.48e-04	
AT5G55470	ATNHX3	-3.84	9.55e-04	member of Sodium proton exchanger family
AT5G55570	AT5G55570	-1.11	2.19e-04	
AT5G55620	AT5G55620	-1.31	2.58e-03	
AT5G55900	AT5G55900	-1.47	1.70e-03	
AT5G55970	DDR1	-1.14	1.26e-02	
AT5G56090	COX15	-1.08	1.63e-03	Encodes a homolog of COX15. Microarray analysis show a 3.2 fold increase in transcription after treatment with rotenone, an electron transport chain inhibitor.
AT5G56300	GAMT2	-1.93	2.50e-02	A member of the Arabidopsis SABATH methyltransferase gene family. Encodes GAMT2, a methyltransferase that uses S-adenosine-L-methionine (SAM) as a methyl donor to methylate the carboxyl group of GAs, resulting in the methyl esters of GAs (MeGAs). Expressed most highly in the siliques during seed development.
AT5G57150	AT5G57150	1.03	2.68e-02	
AT5G57160	ATLIG4	2.71	1.50e-07	Encodes the Arabidopsis orthologue of the yeast and mammalian DNA ligase IV. Involved in the repair of DNA damage but, unlike in yeast, not required for T-DNA integration. Interacts with the Arabidopsis homologue of XRCC4.
AT5G57340	AT5G57340	1.08	2.72e-02	
AT5G57550	XTH25	5.1	1.07e-02	xyloglucan endotransglycosylase-related protein (XTR3)

AT5G58020	AtRTF2	-1.23	1.14e-05	
AT5G58080	ARR18	6.7	2.17e-04	member of Response Regulator : B- Type
AT5G58760	DDB2	-1.12	3.31e-02	Encodes a DDB1a interacting protein DDB2 required for UV-B tolerance and genomic integrity.
AT5G58780	AtcPT5	-2.05	4.97e-02	
AT5G58940	CRCK1	1.15	2.06e-02	Arabidopsis thaliana calmodulin-binding receptor-like kinase mRNA
AT5G59240	AT5G59240	-2.02	4.17e-04	
AT5G59660	AT5G59660	3.74	1.12e-05	
AT5G59670	AT5G59670	3.06	1.04e-04	
AT5G59730	ATEXO70H7	-1.1	2.47e-02	A member of EXO70 gene family, putative exocyst subunits, conserved in land plants. Arabidopsis thaliana contains 23 putative EXO70 genes, which can be classified into eight clusters on the phylogenetic tree.
AT5G59760	AT5G59760	-3.31	2.84e-04	
AT5G59820	AtZAT12	-1.29	3.90e-02	Encodes a zinc finger protein involved in high light and cold acclimation. Overexpression of this putative transcription factor increases the expression level of 9 cold-responsive genes and represses the expression level of 15 cold-responsive genes, including CBF genes. Also, lines overexpressing this gene exhibits a small but reproducible increase in freeze tolerance. Because of the repression of the CBF genes by the overexpression of this gene, the authors speculate that this gene may be involved in negative regulatory circuit of the CBF pathway.
AT5G59970	AT5G59970	-1.14	3.12e-04	
AT5G59990	AT5G59990	-2.46	2.14e-02	
AT5G60250	AT5G60250	-1.22	4.19e-02	
AT5G60470	EGRET	4.92	2.07e-04	
AT5G61280	AT5G61280	-2.79	1.65e-02	
AT5G61380	APRR1	1.06	3.48e-02	Pseudo response regulator involved in the generation of circadian rhythms. TOC1 appears to shorten the period of circumnutation speed. TOC1 contributes to the plant fitness (carbon fixation, biomass) by influencing the circadian clock period. PRR3 may increase the stability of TOC1 by preventing interactions between TOC1 and the F-box protein ZTL. Expression of TOC1 is correlated with rhythmic changes in chromatin organization.
AT5G61520	AT5G61520	1.11	5.22e-03	
AT5G61560	PUB51	1.55	1.35e-02	
AT5G61570	AT5G61570	2.18	1.65e-02	
AT5G61640	ATMSRA1	-1.82	7.44e-04	ubiquitous enzyme that repairs oxidatively damaged proteins
AT5G61730	ABCA9	-2.89	2.03e-04	member of ATH subfamily
AT5G62100	ATBAG2	-1.22	8.01e-03	A member of Arabidopsis BAG (Bcl-2-associated athanogene) proteins, plant homologs of mammalian regulators of apoptosis. Plant BAG proteins are multi-functional and remarkably similar to their animal counterparts, as they regulate apoptotic-like processes ranging from pathogen attack, to abiotic stress, to plant development.
AT5G62130	AT5G62130	-1.06	4.29e-02	
AT5G62140	AT5G62140	-1.34	3.45e-03	
AT5G62240	TPXL8	-3.25	2.05e-02	
AT5G62280	AT5G62280	3.93	2.01e-02	
AT5G62360	PMEI13	3.77	5.63e-03	
AT5G62390	ATBAG7	1.14	1.69e-02	A member of Arabidopsis BAG (Bcl-2-associated athanogene) proteins, plant homologs of mammalian regulators of apoptosis. Plant BAG proteins are multi-functional and remarkably similar to their animal counterparts, as they regulate apoptotic-like processes ranging from pathogen attack, to abiotic stress, to plant development. Localized to the ER. Necessary for the proper maintenance of the unfolded protein response during heat and cold tolerance.
AT5G62900	AT5G62900	-1	2.59e-02	
AT5G62920	ARR6	-4	1.52e-02	Encodes a Type-A response regulator that is responsive to cytokinin treatment. Its C-ter domain is very short in comparison to other Arabidopsis ARRs (17 total). Arr6 protein is stabilized by cytokinin.
AT5G62960	AT5G62960	1.64	1.87e-02	
AT5G62990	emb1692	-1.37	1.78e-03	
AT5G63000	AT5G63000	-1.19	5.64e-04	
AT5G63030	GRXC1	1.56	2.76e-06	
AT5G63260	AT5G63260	1.15	9.14e-03	
AT5G63450	CYP94B1	9.02	3.06e-03	member of CYP94B
AT5G63540	ATRMI1	-2.74	5.47e-03	Encodes RMI1. Suppresses somatic crossovers. Essential for resolution of meiotic recombination intermediates.
AT5G63560	FACT	-2.85	9.23e-03	
AT5G63580	ATFLS2	-2.43	1.68e-05	encodes a protein whose sequence is similar to flavonol synthase
AT5G63990	AT5G63990	1.34	3.72e-03	
AT5G64060	anac103	2.58	4.13e-03	
AT5G64410	ATOPT4	1.42	2.25e-03	oligopeptide transporter
AT5G64570	ATBXL4	1.81	2.67e-02	Encodes a beta-d-xylosidase that belongs to family 3 of glycoside hydrolases.
AT5G64620	ATC/VIF2	2.43	2.73e-02	Plant cell wall (CWI) and vacuolar invertases (VI) play important roles in carbohydrate metabolism, stress responses and sugar signaling.
AT5G64750	ABR1	3.48	4.24e-02	Encodes a putative transcription factor containing an AP2 domain. Is a member of the ERF (ethylene response factor) subfamily B-4 of ERF/AP2 transcription factor family. Expressed in response to ABA, osmotic stress, sugar stress and drought. Mutants are hypersensitive to these stresses. May be involved in regulation of ABA mediated stress response.
AT5G64810	ATWRKY51	2.87	1.12e-02	member of WRKY Transcription Factor ; Group II-c

AT5G65020	ANNAT2	-1.88	1.12e-02	Annexins are calcium binding proteins that are localized in the cytoplasm. When cytosolic Ca2+ increases, they relocate to the plasma membrane. They may be involved in the Golgi-mediated secretion of polysaccharides.
AT5G65158	PLAT3	-2.27	8.01e-04	
AT5G65280	GCL1	2.52	3.13e-02	Encodes a protein with reported similarity to GCR2 a putative G protein coupled receptor thought to be an ABA receptor. Loss of function mutations in GCL1 show no ABA response defects based on assays of seed germination and seedling development.GCL1 also has similarity to LANCL1 and LANCL2, human homologs of bacterial lanthionine synthetase.
AT5G65870	ATPSK5	-1.84	1.96e-07	Probable phytosulfokines 5 precursor, coding for a unique plant peptide growth factor.
AT5G65970	ATMLO10	4.31	7.42e-03	A member of a large family of seven-transmembrane domain proteins specific to plants, homologs of the barley mildew resistance locus o (MLO) protein. The Arabidopsis genome contains 15 genes encoding MLO proteins, with localization in plasma membrane. Phylogenetic analysis revealed four clades of closely-related AtMLO genes. ATMLO10 belongs to the clade III, with AtMLO5, AtMLO7, AtMLO8, and AtMLO9. The gene is expressed in root and cotyledon vascular system, in root-shoot junction and lateral root primordia and in developing siliques, as shown by GUS activity patterns. The expression of several phylogenetically closely-related AtMLO genes showed similar or overlapping tissue specificity and analogous responsiveness to external stimuli, suggesting functional redundancy, co-function, or antagonistic function(s
AT5G66400	ATDI8	-1.95	4.88e-03	Belongs to the dehydrin protein family, which contains highly conserved stretches of 7-17 residues that are repetitively scattered in their sequences, the K-, S-, Y- and lysine rich segments. ABA- and drought-induced glycine-rice dehydrin protein. The ABA-induced expression of RAB18 was reduced following ACC application, indicating that ethylene inhibits the ABA signaling pathway. RAB18 is also expressed in response to the formation of the phospholipid diacylglycerol pyrophosphate. COR47 and RAB18 double overexpressor plants are cold tolerant. Expressed in guard cells.
AT5G66420	AT5G66420	1.65	1.24e-08	
AT5G66460	AtMAN7	-1.5	4.14e-03	
AT5G66470	AtERG1	-1.4	4.22e-05	
AT5G66520	CREF7	-1.24	3.33e-03	
AT5G66595		1.56	1.38e-02	
AT5G66631	AT5G66631	-1.23	2.45e-03	
AT5G66900	NRG1.1	1.3	3.72e-03	
AT5G66920	sks17	2.52	9.65e-03	
AT5G67160	EPS1	1.13	1.82e-02	Encodes a member of the BAHD acyltransferase superfamily. Mutants have enhanced susceptibility to virulent and avirulent pathogens and are defective in pathogen induced SA biosynthesis. EPS1 may act upstream of SA biosynthesis as application of SA can rescue the mutant phenotype.
ATCG00350	PSAA	-1.96	2.96e-02	Encodes psaA protein comprising the reaction center for photosystem I along with psaB protein ; hydrophobic protein encoded by the chloroplast genome.
ATCG00420	NDHJ	-2	7.34e-03	Encodes NADH dehydrogenase subunit J. Its transcription is increased upon sulfur depletion.
ATCG00560	PSBL	1.76	2.65e-04	PSII L protein
ATCG00570	PSBF	1.48	1.02e-02	PSII cytochrome b559
ATCG00580	PSBE	1.85	2.16e-02	PSII cytochrome b559. There have been many speculations about the function of Cyt b559, but the most favored at present is that it plays a protective role by acting as an electron acceptor or electron donor under conditions when electron flow through PSII is not optimized.

Table S15 – Processus biologique (Biological process ; BP go term) significativement enrichis entre les populations SAR-M et SAR-W. ID : numero du BP, FDR : test statistique du *false rate discovery*, Gene : gène impliqués dans l'enrichissement de la voie.

ID	Description	FDR	gene
GO :0016998	cell wall macromolecule catabolic process	4.11E-04	AT1G78060 AT4G01700 AT3G47540 AT3G44990 AT4G33820 AT2G36870 AT2G43570 AT2G43590 AT1G02640 AT5G64570 AT2G43620 AT2G43610
GO :0009827	plant-type cell wall modification	8.26E-03	AT4G34980 AT5G66460 AT5G62360 AT1G48100 AT4G30270 AT3G29030 AT2G47670 AT3G07970 AT2G34070 AT2G28950 AT1G69530 AT4G39010 AT1G10550
GO :0015698	inorganic anion transport	1.54E-02	AT3G29060 AT3G48850 AT1G20823 AT5G14570 AT3G15990 AT2G41705 AT2G01830 AT3G23430 AT1G72130 AT2G25680 AT3G51895 AT4G15380 AT1G08100 AT1G72140 AT1G51790 AT5G24030 AT1G14040 AT1G76430 AT1G69480
GO :0071230	cellular response to amino acid stimulus	2.34E-02	AT2G17260 AT2G29120 AT2G29110 AT5G48410 AT2G32400 AT2G29100 AT5G48400
GO :0006880	intracellular sequestering of iron ion	2.34E-02	AT3G56090 AT5G01600 AT5G24290 AT4G27860 AT4G27870 AT1G76800
GO :0000160	phosphorelay signal transduction system	2.44E-02	AT2G40940 AT5G09230 AT2G01830 AT2G46490 AT1G25560 AT1G59940 AT5G25350 AT1G06160 AT5G62920 AT3G16770 AT1G19050 AT2G40750 AT3G23150 AT2G38790 AT1G04310 AT5G47230 AT1G67400 AT5G44210 AT2G31230 AT3G24500
GO :0009736	cytokinin-activated signaling pathway	2.73E-02	AT2G01830 AT5G58080 AT1G59940 AT3G15150 AT2G01760 AT4G26150 AT2G46790 AT5G62920 AT1G31770 AT1G19050 AT5G61380 AT1G15670 AT1G10470 AT1G68870
GO :0097577	sequestering of iron ion	2.73E-02	AT3G56090 AT5G01600 AT5G24290 AT4G27860 AT4G27870 AT1G76800
GO :0009723	response to ethylene	3.15E-02	AT2G40940 AT5G09230 AT1G58440 AT2G46490 AT1G25560 AT5G10200 AT5G25350 AT4G15260 AT1G06160 AT1G59950 AT1G56650 AT3G59900 AT5G62280 AT3G16770 AT3G51550 AT2G40750 AT2G14580 AT3G23150 AT2G38790 AT2G47460 AT1G04310 AT5G65280 AT5G47230 AT5G43890 AT1G67400 AT5G44210 AT4G02380 AT4G32940 AT2G31230 AT5G17490 AT1G73066 AT3G24500

GO :0071369	cellular response to ethylene stimulus	3.36E-02	AT2G40940 AT5G09230 AT2G46490 AT1G25560 AT5G25350 AT4G15260 AT1G06160 AT3G59900 AT5G62280 AT3G16770 AT2G40750 AT3G23150 AT2G38790 AT1G04310 AT5G47230 AT1G67400 AT5G44210 AT2G31230 AT3G24500
GO :2000068	regulation of defense response to insect	3.42E-02	AT4G31870 AT4G39830 AT3G22400 AT3G55970 AT2G38240 AT5G05600
GO :0071368	cellular response to cytokinin stimulus	3.42E-02	AT2G01830 AT5G58080 AT1G59940 AT3G15150 AT2G01760 AT4G26150 AT2G46790 AT5G62920 AT1G31770 AT1G19050 AT5G61380 AT1G15670 AT1G10470 AT1G68870
GO :1901699	cellular response to nitrogen compound	3.42E-02	AT2G14210 AT5G14570 AT2G17260 AT2G29120 AT2G29110 AT5G48410 AT4G17880 AT2G32400 AT1G08100 AT3G01420 AT2G23770 AT2G29100 AT5G48400
GO :0044036	cell wall macromolecule metabolic process	3.60E-02	AT1G78060 AT4G01700 AT5G16410 AT4G21060 AT1G14720 AT2G15390 AT3G47540 AT3G44990 AT1G53730 AT2G20680 AT3G23730 AT5G01620 AT2G15370 AT1G14100 AT3G48580 AT4G30270 AT5G57550 AT4G33820 AT2G36870 AT2G43570 AT2G43590 AT3G45010 AT4G03210 AT1G02640 AT5G64570 AT2G43620 AT2G43610 AT1G10550 AT4G26690
GO :0010411	xyloglucan metabolic process	4.23E-02	AT1G14720 AT2G15390 AT3G44990 AT3G23730 AT2G15370 AT1G14100 AT3G48580 AT4G30270 AT5G57550 AT2G36870 AT4G03210 AT1G10550
GO :0072507	divalent inorganic cation homeostasis	4.23E-02	AT2G17260 AT2G29120 AT5G53010 AT2G29110 AT5G52790 AT5G48410 AT2G32400 AT1G22990 AT1G71050 AT2G29100 AT5G48400 AT3G49260 AT5G13740 AT4G30110 AT1G14040
GO :0071456	cellular response to hypoxia	4.23E-02	AT5G37670 AT1G68620 AT1G25560 AT1G50740 AT4G19520 AT5G39890 AT3G30775 AT2G01150 AT5G20150 AT3G10040 AT3G56880 AT4G27450 AT5G25250 AT4G26270 AT1G19250 AT5G20230 AT5G47060 AT3G27220 AT3G23150 AT3G13310 AT5G04340 AT1G21550 AT1G72920 AT1G05880 AT5G24530 AT4G34131 AT5G59820 AT5G20250 AT1G68670 AT3G24500 AT3G02550
GO :0009963	positive regulation of flavonoid biosynthetic process	4.23E-02	AT2G26170 AT5G48930 AT5G41315 AT1G56650 AT2G47460
GO :0043200	response to amino acid	4.23E-02	AT2G17260 AT2G29120 AT2G29110 AT5G48410 AT5G66400 AT2G32400 AT2G29100 AT5G48400
GO :0036294	cellular response to decreased oxygen levels	4.23E-02	AT5G37670 AT1G68620 AT1G25560 AT1G50740 AT4G19520 AT5G39890 AT3G30775 AT2G01150 AT5G20150 AT3G10040 AT3G56880 AT4G27450 AT5G25250 AT4G26270 AT1G19250 AT5G20230 AT5G47060 AT3G27220 AT3G23150 AT3G13310 AT5G04340 AT1G21550 AT1G72920 AT1G05880 AT5G24530 AT4G34131 AT5G59820 AT5G20250 AT1G68670 AT3G24500 AT3G02550
GO :0071453	cellular response to oxygen levels	4.23E-02	AT5G37670 AT1G68620 AT1G25560 AT1G50740 AT4G19520 AT5G39890 AT3G30775 AT2G01150 AT5G20150 AT3G10040 AT3G56880 AT4G27450 AT5G25250 AT4G26270 AT1G19250 AT5G20230 AT5G47060 AT3G27220 AT3G23150 AT3G13310 AT5G04340 AT1G21550 AT1G72920 AT1G05880 AT5G24530 AT4G34131 AT5G59820 AT5G20250 AT1G68670 AT3G24500 AT3G02550
GO :0051238	sequestering of metal ion	4.23E-02	AT3G56090 AT5G01600 AT5G24290 AT4G27860 AT4G27870 AT1G76800
GO :0010410	hemicellulose metabolic process	4.23E-02	AT1G78060 AT1G14720 AT2G15390 AT3G44990 AT3G23730 AT5G01620 AT2G15370 AT1G14100 AT3G48580 AT4G30270 AT5G57550 AT4G33820 AT2G36870 AT3G45010 AT4G03210 AT1G02640 AT5G64570 AT1G10550
GO :0009873	ethylene-activated signaling pathway	4.24E-02	AT2G40940 AT5G09230 AT2G46490 AT1G25560 AT5G25350 AT1G06160 AT3G16770 AT2G40750 AT3G23150 AT2G38790 AT1G04310 AT5G47230 AT1G67400 AT5G44210 AT2G31230 AT3G24500
GO :0009735	response to cytokinin	4.32E-02	AT2G01830 AT5G58080 AT3G10520 AT1G59940 AT2G01890 AT2G47000 AT3G15150 AT2G01760 AT4G26150 AT2G46790 AT5G62920 AT1G31770 AT3G16770 AT1G19050 AT5G61380 AT1G15670 AT1G10470 AT1G68870
GO :0002213	defense response to insect	4.32E-02	AT4G31870 AT4G39830 AT3G22400 AT3G55970 AT5G24770 AT2G35690 AT5G14180 AT2G38240 AT5G05600
GO :0010015	root morphogenesis	4.51E-02	AT3G32980 AT5G53500 AT1G54000 AT1G52240 AT2G01830 AT1G26960 AT2G48030 AT4G21060 AT3G21340 AT3G51540 AT3G05580 AT2G46780 AT1G69526 AT3G46720 AT1G53730 AT3G22400 AT5G25820 AT4G13880 AT5G49680 AT1G13970 AT5G01210 AT2G45890 AT1G78260 AT1G53920 AT2G47000 AT5G05840 AT1G24170 AT3G15150 AT1G18800 AT1G10020 AT4G26270 AT4G23070 AT2G43590 AT3G54870 AT3G21750 AT1G20090 AT1G55020 AT1G23480 AT5G62280 AT4G16350 AT1G61100 AT4G17810 AT4G36945 AT4G28940 AT3G22410 AT3G53150 AT5G39970 AT5G07820 AT1G65610 AT5G40230 AT3G46280 AT5G06930 AT3G56930 AT1G72510 AT2G35880 AT4G26690 AT4G23510

Table S16 – Enrichissement KEGG des DEG significatifs entre les populations SAR-M et SAR-W (pval > 0.05 et |logfc| < 0.05). La colonne p-value indique la significativité brute du test d'enrichissement, la colonne FDR représente le taux de faux positifs (false rate discovery). En raison du faible nombre de pathway KEGG identifiés, les catégories représentant une p-valeur < 0.05 sont représentées à défaut des valeurs de FDR. Enfin, geneID liste les identifiants des gènes associés à chaque catégorie.

ID	Description	pvalue	FDR	geneID
ath00908	Zeatin biosynthesis	6.30E-04	7.22E-02	AT2G36780 AT2G36770 AT1G22380 AT1G22370 AT1G22400 AT3G53160 AT2G36760
ath04712	Circadian rhythm - plant	1.78E-03	1.02E-01	AT1G65480 AT5G11260 AT1G56650 AT2G46790 AT5G15850 AT5G23730 AT5G15840 AT5G61380 AT3G17609
ath04075	Plant hormone signal transduction	9.65E-03	3.48E-01	AT5G65870 AT1G06390 AT2G40940 AT2G01830 AT5G58080 AT5G16570 AT2G17890 AT1G78290 AT1G80390 AT2G43010 AT1G59940 AT4G14560 AT5G25350 AT4G35310 AT2G01760 AT2G36270 AT5G62920 AT3G23750 AT4G03400 AT1G19050 AT2G14580 AT4G27260 AT3G23150 AT1G20470 AT1G04310 AT5G08590 AT5G43890 AT2G46690 AT5G45110 AT1G10470 AT5G17490
ath00940	Phenylpropanoid biosynthesis	1.50E-02	3.48E-01	AT3G32980 AT1G77420 AT2G30490 AT4G33870 AT4G33420 AT5G48930 AT3G24503 AT2G35380 AT5G06720 AT2G41480 AT4G25980
ath00052	Galactose metabolism	1.52E-02	3.48E-01	AT1G55120 AT4G01970 AT3G13790 AT1G56600 AT4G26270 AT1G12240 AT5G20250 AT3G57520
ath00520	Amino sugar and nucleotide sugar metabolism	3.02E-02	5.77E-01	AT3G06580 AT3G47540 AT3G42850 AT3G55260 AT4G33030 AT5G14470 AT2G43570 AT2G43590 AT5G24090 AT1G06030 AT5G64570 AT2G43620 AT2G43610
ath00941	Flavonoid biosynthesis	3.71E-02	6.08E-01	AT5G63580 AT2G30490 AT5G05270 AT5G48930
ath00909	Sesquiterpenoid and triterpenoid biosynthesis	4.43E-02	6.35E-01	AT1G58440 AT5G24160 AT1G78950

Table S17 – Métabolites différentiellement exprimés entre les individus SAR-M etSAR-W (pval > 0.05 et |logfc| < 0.05). Leurs identifiant PubChemID, leurs nom simplifier ainsi que leur catégorie classyfire sont indiquées dans les colonnes de même nom. PubChem_cid indique l'identifiant PubChem lorsque celui était disponible, Name correspond au nom du composé identifié, et Classyfire_subclass précise la sous-classe chimique selon ClassyFire. Les entrées UNK indiquent que l'information n'était pas disponible.

log2.FC.	raw.pval	PubChem	Name	Classyfire_subclass
-3.19	1.06E-03	131836670		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-2.65	3.38E-03	539093		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-2.45	3.04E-03	7027	gluconolactone	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-2.42	1.86E-02	162821629		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-2.35	1.19E-04	UNK		Stilbene glycosides
-2.26	1.26E-02	73131638		UNK
-2.11	2.97E-03	73836028	Pseudopteradienoic acid	Furoic acid and derivatives
-2.10	2.42E-05	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.99	5.94E-04	UNK		UNK
-1.97	6.69E-03	122		Medium-chain keto acids and derivatives
-1.90	6.50E-04	2074	aklavin	UNK
-1.86	1.74E-02	1178		Imidazoles
-1.85	5.46E-03	6199	psoralen	Furanocoumarins
-1.84	5.40E-03	1072		Alloxazines and isoalloxazines
-1.82	1.66E-02	1655	Estradiol	Sulfated steroids
-1.81	4.21E-03	4966455		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.80	1.40E-02	608		Gamma butyrolactones
-1.80	1.94E-03	330587		UNK
-1.80	1.78E-02	UNK		Alcohols and polyols
-1.79	5.70E-03	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.77	4.51E-04	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.77	4.06E-03	162869103		Benzenediols
-1.76	6.63E-03	53779314	Sinapoylmalate	Hydroxycinnamic acids and derivatives
-1.75	1.64E-03	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.74	4.00E-04	938		Pyridinecarboxylic acids and derivatives
-1.73	2.57E-03	UNK		UNK
-1.73	9.02E-04	10461749		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.71	7.41E-03	1094		Alcohols and polyols
-1.70	5.79E-03	1094		Alcohols and polyols
-1.65	1.27E-03	23757167		Fatty acyl glycosides
-1.64	2.69E-03	110210240		Amino acids, peptides, and analogues
-1.64	3.26E-02	71		UNK
-1.60	7.73E-03	65270	Cysteine-glycine	Amino acids, peptides, and analogues
-1.58	9.85E-04	5280863	Kaempferol	Flavones
-1.56	9.25E-03	47		Short-chain keto acids and derivatives
-1.54	2.64E-02	71		UNK
-1.53	1.35E-03	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.52	6.17E-03	142054		UNK
-1.51	1.99E-04	163094845		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.51	2.07E-02	UNK	Cysteinylserine	Amino acids, peptides, and analogues
-1.51	7.99E-05	162949979		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.51	5.18E-03	UNK		UNK
-1.48	6.53E-04	UNK		UNK
-1.48	1.05E-04	5280343	Quercetin	Flavones
-1.48	1.06E-03	14228859	kaempferol-3-O-hexoxyl-hexoside	Flavonoid glycosides
-1.46	4.77E-02	53420823	Butanoic acid	Amino acids, peptides, and analogues
-1.45	1.08E-03	5282166	Baimaside	Flavonoid glycosides
-1.44	2.16E-03	2074	aklavin	UNK
-1.40	7.62E-03	38		Short-chain keto acids and derivatives
-1.39	2.42E-02	2752680		UNK
-1.36	2.33E-04	4635114		Purine deoxyribonucleotides
-1.35	4.81E-02	53395276		UNK
-1.33	2.22E-04	73835220		Beta lactams
-1.31	3.40E-02	163022622		UNK
-1.31	2.78E-02	325	Cuminol	Monoterpenoids
-1.30	4.77E-03	162996834		UNK
-1.28	2.15E-02	71965084		UNK
-1.28	2.60E-02	317195	Toxol	Acetophenones
-1.26	1.88E-02	162921800		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.25	1.46E-03	45359849		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.23	2.56E-03	13425799		UNK
-1.19	4.53E-03	135521407		Pyrazoles
-1.18	1.61E-02	4628688		Glycerophosphoinositols
-1.16	3.08E-02	15624543		Alcohols and polyols
-1.14	1.40E-03	162800648		Fatty acyl glycosides
-1.14	6.51E-03	51136431		Terpene glycosides
-1.14	1.19E-03	UNK		UNK
-1.14	4.34E-03	UNK		Tricarboxylic acids and derivatives
-1.12	3.20E-02	1		UNK
-1.12	4.47E-03	139531443		Tricarboxylic acids and derivatives
-1.09	2.03E-03	1704		Phenyl sulfoxides
-1.04	1.77E-03	UNK		Fatty acyl glycosides
1.01	3.44E-02	UNK		UNK
1.01	8.63E-03	4970828		UNK
1.01	3.05E-02	5316316		Beta hydroxy acids and derivatives
1.03	5.23E-03	163168632		Ethers
1.06	1.58E-02	73147440		Pyrazoles
1.06	4.05E-02	122169981		Imidazolidines
1.06	6.35E-03	140709	Lysylvaline	Amino acids, peptides, and analogues
1.08	2.46E-04	6323311	Ferricrocin	Amino acids, peptides, and analogues
1.08	3.70E-03	163051451		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.09	3.60E-03	UNK		UNK
1.10	4.47E-02	46173282		UNK
1.10	4.04E-02	259321	Leucine-alanine	Amino acids, peptides, and analogues
1.11	3.20E-02	123689		Carboximidic acids
1.12	3.88E-03	4636		Xylenes
1.13	6.06E-04	163025549		Terpene glycosides
1.20	1.59E-02	UNK		UNK

1.21	1.22E-03	UNK		UNK
1.24	8.95E-03	1769700		Benzylisoquinolines
1.25	1.85E-04	UNK		UNK
1.26	1.36E-04	75952089		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.26	9.42E-03	75107057		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.26	4.02E-03	78150747		Morpholines
1.26	4.35E-02	10398471		Fatty acids and conjugates
1.26	1.83E-04	57509528		UNK
1.26	1.19E-02	18218182	Asparaginyl-leucine	Amino acids, peptides, and analogues
1.28	3.76E-02	7420		Benzoic acids and derivatives
1.28	1.50E-02	31545		UNK
1.29	3.76E-02	73835220		Beta lactams
1.29	1.39E-03	122169981		Imidazolidines
1.31	3.83E-03	16409631		Indolecarboxylic acids and derivatives
1.32	1.95E-03	85123923		UNK
1.32	7.91E-03	85540348		UNK
1.37	1.65E-03	4869502		Pyranocoumarins
1.44	3.62E-03	1112		Fatty acids and conjugates
1.46	2.86E-04	611	Glutamic acid	Amino acids, peptides, and analogues
1.47	1.44E-02	14079475	Zuccagin	Flavones
1.49	8.20E-03	UNK		UNK
1.51	2.37E-06	UNK	Kaempferol glycoside	Flavonoid glycosides
1.52	6.32E-06	3281521		UNK
1.54	2.70E-03	71826632		Isoflav-2-enes
1.56	2.98E-02	1059	pyrroline hydroxycarboxylic acid	Amino acids, peptides, and analogues
1.57	4.81E-03	11671		Alpha hydroxy acids and derivatives
1.57	2.12E-07	UNK		UNK
1.58	1.02E-02	UNK		UNK
1.58	1.44E-04	122173938		Carbonyl compounds
1.60	1.39E-02	7295525		UNK
1.62	1.96E-03	1285259		UNK
1.62	4.72E-03	181976		Beta hydroxy acids and derivatives
1.62	3.52E-02	203615		Benzenesulfonyl compounds
1.62	2.46E-04	543743		UNK
1.65	4.71E-05	45359929	Rhamnetin 3-sophoroside	Flavonoid glycosides
1.66	1.01E-02	5460027	melibiose	Fatty acyl glycosides
1.69	5.45E-03	74406		Dicarboxylic acids and derivatives
1.69	1.07E-02	56593444		Amino acids, peptides, and analogues
1.72	3.19E-05	162935814		UNK
1.72	1.84E-05	UNK		UNK
1.74	2.79E-04	131834084		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.78	1.91E-07	348159		Alcohols and polyols
1.81	8.90E-03	162822164		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.82	5.42E-04	141857		UNK
1.83	5.14E-04	559083		UNK
1.83	7.01E-06	UNK		UNK
1.87	5.95E-04	14237625	Leonuriside	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.88	9.05E-04	74505375		Benzoic acids and derivatives
1.89	3.98E-07	75536032		UNK
1.90	4.23E-05	70007640		Hydroxycinnamic acids and derivatives
1.92	5.11E-04	UNK		UNK
1.93	5.09E-03	936		Pyridinecarboxylic acids and derivatives
1.93	1.62E-02	745	Glutathione	Amino acids, peptides, and analogues
1.94	2.05E-02	73812535		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.95	6.14E-03	UNK		UNK
1.96	5.67E-04	1923		8-hydroxyquinolines
1.99	9.41E-06	74318948		Hydroxycinnamic acids and derivatives
1.99	5.21E-03	1166		Pyrimidine nucleotide sugars
2.01	8.08E-03	44260071		O-methylated flavonoids
2.02	1.73E-02	UNK		UNK
2.04	7.83E-04	1183		Methoxyphenols
2.09	1.03E-03	54670067	Ascorbic acid	Furanones
2.10	2.16E-04	UNK		UNK
2.12	1.33E-02	14258194		Cyclic purine nucleotides
2.12	1.21E-03	441966	Khelloside	1-benzopyrans
2.12	7.40E-04	53405655		Hydroxycinnamic acids and derivatives
2.14	7.35E-06	23724475		Pyrimidine nucleotide sugars
2.22	1.69E-02	4628688	myo-inositol	Glycerophosphoinositols
2.31	7.14E-03	76211590	benzoic acid	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
2.35	1.50E-03	637775	Sinapic acid	Hydroxycinnamic acids and derivatives
2.43	9.79E-03	23190894		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
2.44	5.78E-03	445858	Ferulic acid	Hydroxycinnamic acids and derivatives
2.49	9.67E-07	53779314	Sinapoymalate	Hydroxycinnamic acids and derivatives
2.49	1.35E-02	449	Mevalonate	Fatty acids and conjugates
2.49	1.71E-02	6057	Tyrosine	Amino acids, peptides, and analogues
2.51	1.53E-03	7417		Carbonyl compounds
2.54	6.85E-05	85142499		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
2.58	3.79E-04	73205983		Hydroxycinnamic acids and derivatives
2.59	1.56E-02	440113		Phenylacetaldehydes
2.63	1.78E-02	76922		UNK
2.63	8.68E-05	1253552		Anisoles
2.64	1.20E-05	131835661		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
2.65	9.72E-06	UNK		UNK
2.65	1.06E-04	71676744		UNK
2.66	4.77E-02	11234		UNK
2.69	4.59E-03	162956309		Coumarin glycosides
2.73	4.03E-05	75243808		Amino acids, peptides, and analogues
2.74	1.90E-02	UNK		UNK
2.84	3.94E-03	2284	Baclofen	Amino acids, peptides, and analogues
2.87	9.49E-05	5280406	1-O-Sinapoyl-beta-D-glucose	Hydroxycinnamic acids and derivatives
2.88	6.03E-03	25111005		UNK
2.89	2.51E-05	76211590		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
3.06	4.47E-02	926	BETA-NICOTINAMIDE ADENINE DINUCLEOTIDE	UNK

3.12	1.99E-02	UNK		Pyrimidine deoxyribonucleotides
3.13	2.72E-02	135437		UNK
3.15	1.05E-02	UNK		UNK
3.18	6.15E-03	163083225		Amino acids, peptides, and analogues
3.21	1.80E-03	92225732		UNK
3.21	8.49E-05	UNK		UNK
3.21	1.19E-03	3035981		Amines
3.31	4.53E-02	72169255		UNK
3.31	1.50E-02	2518	Caffeic acid	Hydroxycinnamic acids and derivatives
3.32	3.05E-03	15510		Alkylthiols
3.52	8.22E-03	10819612		Flavonoid glycosides
3.55	2.14E-03	4837748		Amino acids, peptides, and analogues
3.75	3.95E-03	2747835		UNK
3.81	8.31E-04	2747844		UNK
3.84	3.86E-03	2747844		UNK
4.73	5.82E-03	99640033		UNK
4.85	4.27E-04	UNK		UNK

Sites de charbon

Combe charbonnière, CC

Table S18 – Résultats des expression différentielles des populations CC-M en comparaison avec les populations CC-W. Ce tableau présente les gènes significativement régulés (p-valeur ajustée < 0.05) entre les populations exposées à la condition M et la condition W. Gene ID, le nom du gène selon l'annotation TAIR ; Gene Symbol : abbreviation du gène ; logFC, le logarithme du fold-change entre les deux conditions ; FDR, la p-valeur ajustée selon la méthode de contrôle du taux de fausses découvertes (False Discovery Rate) ;Gene Description : description du gène. Les gènes listés répondent aux critères de sélection $|\text{logFC}| \geq 1$ et FDR < 0.05.

Gene ID	Gene Symbol	logFC	FDR	Gene Description
AT1G04890	MyoB15	4.75	4.12e-03	
AT1G10410	AT1G10410	1.68	4.03e-02	
AT1G42560	ATMLO9	3.07	1.84e-03	A member of a large family of seven-transmembrane domain proteins specific to plants, homologs of the barley mildew resistance locus o (MLO) protein. The Arabidopsis genome contains 15 genes encoding MLO proteins, with localization in plasma membrane. Phylogenetic analysis revealed four clades of closely-related AtMLO genes. ATMLO9 belongs to the clade III, with AtMLO5, AtMLO7, AtMLO8, and AtMLO10. The gene is expressed during early seedling growth, in cotyledon vascular system, in flowers (with strong expression in anthers) in siliques and fruit abscission zone ; not expressed in roots, or in mature rosette leaves, as shown by GUS activity patterns. The expression of several phylogenetically closely-related AtMLO genes showed similar or overlapping tissue specificity and analogous responsiveness to external stimuli, suggesting functional redundancy, co-function, or antagonistic function(s).
AT1G45191	BGLU1	1.6	4.60e-02	beta-glucosidase related protein, similar to beta-glucosidase GI :3820531 from (Pinus contorta) ; contains Pfam profile : PF00232 Glycosyl hydrolase family 1
AT1G48460	AT1G48460	-1.49	2.00e-02	
AT1G60750	AT1G60750	2.82	5.90e-03	
AT1G61040	VIP5	1	4.96e-02	Encodes a yeast Paf1C subunit homolog required for the expression of the MADS box gene FLC and other members of the FLC/MAF MADS-box gene family.
AT1G62810	CuAO1	-2.38	3.04e-02	
AT1G72660	Drg1-3	2.52	8.57e-05	
AT1G79690	AtND	1.54	2.99e-02	
AT2G03270	AT2G03270	1.02	5.90e-03	
AT2G14210	AGL44	3.24	1.40e-04	MADS box gene, transcription factor
AT2G16510	VHA-c5	-2.08	3.35e-02	
AT2G16850	PIP2 ;8	2.84	3.70e-02	
AT2G25350	AT2G25350	-8.72	1.84e-03	
AT2G25450	GSL-OH	-3.13	4.41e-02	encodes a protein whose sequence is similar to ACC oxidase
AT2G25530	AT2G25530	1.47	3.03e-02	
AT2G30830	AT2G30830	-3.74	3.60e-02	encodes a protein whose sequence is similar to 2-oxoglutarate-dependent dioxygenase
AT2G32235	AT2G32235	4.26	7.10e-03	
AT2G36490	AtROS1	1.84	2.41e-02	A repressor of transcriptional gene silencing. Functions by demethylating the target promoter DNA. Interacts physically with RPA2/ROR1. In the ros1 mutants, an increase in methylation is observed in a number of gene promoters. Among the loci affected by ros1, a few (RD29A and At1g76930) are affected in cytosine methylation in all sequence contexts (CpG, CpNpG or CpNpN), although many others are affected primarily in non-CpG contexts.
AT2G38770	EMB2765	-1.33	1.39e-02	
AT3G02460	AT3G02460	1.4	1.86e-02	
AT3G03240	AT3G03240	3.63	4.18e-02	
AT3G13940	AT3G13940	-5.75	4.48e-02	
AT3G15000	MORF8	-1.21	1.24e-02	
AT3G16800	EGR3	2.06	2.06e-03	
AT3G21460	ROXY3	1.83	4.03e-02	
AT3G44190	AT3G44190	-2.06	8.57e-05	
AT4G07960	ATCSLC12	3.2	8.34e-03	encodes a gene similar to cellulose synthase
AT4G09950	IAN13	1.95	4.63e-02	
AT4G28640	IAA11	1.05	4.03e-02	Auxin induced gene, IAA11 (IAA11).
AT4G28780	AT4G28780	1.7	2.99e-02	
AT4G31870	ATGPX7	-3.21	4.18e-02	Encodes glutathione peroxidase.
AT4G37250	AT4G37250	1.27	8.60e-03	
AT4G39880	AT4G39880	-1.04	4.44e-02	
AT5G01030	AT5G01030	2.02	4.18e-02	
AT5G10150	SOK2	5.16	1.78e-02	
AT5G20040	ATIPT9	-1.23	1.86e-02	Encodes tRNA isopentenyltransferase AtIPT9.
AT5G22020	AT5G22020	1.03	4.64e-02	
AT5G23810	AAP7	1.3	2.35e-02	Encodes nonfunctional amino acid transporter. AAP7 is the most distantly related member of the AAP family, a group of well characterized amino acid transporters within the ATF1 superfamily. Expression of this gene has not been detected with RNA gel blots or promoter GUS studies.
AT5G24760	AT5G24760	1.07	2.10e-02	

AT5G27550	AT5G27550	3.97	2.06e-03	
AT5G45095	AT5G45095	5.61	1.98e-02	
AT5G45960	AT5G45960	1.22	3.67e-03	
AT5G46450	AT5G46450	-4.82	2.06e-03	
AT5G46530	AT5G46530	-2.81	2.99e-02	
AT5G51030	AT5G51030	1.74	4.15e-02	
AT5G54080	AtHGO	1.36	4.44e-02	homogentisate 1,2-dioxygenase

For Biological process in CC population, nothing is significant

Table S19 – Enrichissement KEGG des DEG significatifs entre les populations CC-M et CC-W (pval > 0.05 et $|\text{logfc}| < 0.05$). La colonne p-value indique la significativité brute du test d'enrichissement, la colonne FDR représente le taux de faux positifs (false rate discovery). En raison du faible nombre de pathway KEGG identifiés, les catégories représentant une p-valeur < 0.05 sont représentées à défaut des valeurs de FDR. Enfin, geneID liste les identifiants des gènes associés à chaque catégorie.

ID	Description	pvalue	FDR	geneID
ath00350	Tyrosine metabolism	9.11E-05	1.92E-03	AT5G24760 AT1G62810 AT5G54080
ath00590	Arachidonic acid metabolism	2.57E-02	2.34E-01	AT5G51030
ath00950	Isoquinoline alkaloid biosynthesis	4.58E-02	2.34E-01	AT1G62810

Table S20 – Métabolites différentiellement exprimés entre les individus CC-M et CC-W (pval > 0.05 et |logfc| < 0.05). Leurs identifiant PubChemID, leurs nom simplifier ainsi que leur catégorie classyfire sont indiquées dans les colonnes de même nom. PubChem_cid indique l'identifiant PubChem lorsque celui était disponible, Name correspond au nom du composé identifié, et Classyfire_subclass précise la sous-classe chimique selon ClassyFire. Les entrées UNK indiquent que l'information n'était pas disponible.

log2.FC.	raw.pval	PubChemID	Name	Classyfire subclass
-7.76	7.49E-03	163057908		Hydrazines and derivatives
-7.50	2.43E-03	199	agmatine	Guanidines
-4.89	4.36E-02	UNK		UNK
-4.64	3.24E-03	21298950		Guanidines
-4.09	1.28E-02	UNK		UNK
-4.06	1.66E-03	51043673		UNK
-3.59	1.99E-02	19922802		Amino acids, peptides, and analogues
-2.70	3.42E-03	75986679		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-2.59	3.42E-04	738	Glutamine	Amino acids, peptides, and analogues
-2.47	4.26E-02	53462251	xylopyranose	Benzoic acids and derivatives
-2.46	6.52E-03	85142499		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-2.43	7.04E-04	45783238		Fatty acyl glycosides
-2.41	1.89E-02	439227	pipecolic acid	Amino acids, peptides, and analogues
-2.40	9.40E-06	UNK		UNK
-2.40	2.67E-03	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-2.32	1.70E-02	6267	asparagine	Amino acids, peptides, and analogues
-2.29	4.50E-03	232	arginine	Amino acids, peptides, and analogues
-2.28	7.25E-05	3281521	hirsueteine	UNK
-2.16	4.71E-03	30215		Oxazoles
-2.06	1.56E-05	75536032		UNK
-2.05	7.29E-03	1059		Amino acids, peptides, and analogues
-1.92	1.69E-03	163025549		Terpene glycosides
-1.87	3.09E-03	74318948		Hydroxycinnamic acids and derivatives
-1.85	6.40E-06	76119184		Amino acids, peptides, and analogues
-1.75	8.52E-04	UNK		UNK
-1.66	1.27E-04	4966253		UNK
-1.59	4.44E-03	53012094		Anilides
-1.56	1.26E-02	123689		Carboximidic acids
-1.49	1.55E-03	UNK		UNK
-1.48	4.02E-06	1021	porphobilinogen	Amines
-1.45	2.19E-03	163063039		Amino acids, peptides, and analogues
-1.44	2.52E-05	UNK		UNK
-1.41	4.25E-02	53395276		UNK
-1.41	2.69E-02	71082	ornithine	Amino acids, peptides, and analogues
-1.35	1.43E-04	UNK		UNK
-1.32	2.07E-03	UNK		UNK
-1.28	6.82E-06	162869103		Benzenediols
-1.22	2.07E-02	131834084		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.22	2.06E-02	53481910		Purine ribonucleotides
-1.16	3.40E-04	162949979		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.15	2.74E-03	7338	propenylguaiacol	Methoxyphenols
-1.11	8.92E-03	139531443		Tricarboxylic acids and derivatives
-1.10	1.46E-02	UNK		Tricarboxylic acids and derivatives
-1.08	3.22E-02	75114999		UNK
-1.04	3.17E-02	53420823	glutamylornithine	Amino acids, peptides, and analogues
-1.02	3.79E-02	5280406	SINAPOYL BETA D GLUCOSE	Hydroxycinnamic acids and derivatives
-1.00	1.55E-02	53779314		Hydroxycinnamic acids and derivatives
1.01	5.98E-03	53945541		Hydroxycinnamic acids and derivatives
1.04	4.33E-02	71	oxoadipic acid	UNK
1.16	1.18E-02	4628688	myo-inositol	Glycerophosphoinositols
1.16	4.54E-02	7295525		UNK
1.16	2.08E-02	9840292		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.36	3.75E-02	4477868		Purine ribonucleotides
1.37	2.72E-02	162861995		Purine ribonucleotides
1.39	4.18E-02	UNK		UNK
1.70	1.46E-02	UNK		UNK
1.84	1.29E-02	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
2.52	1.43E-02	1166	UDP-beta-D-galacto	Pyrimidine nucleotide sugars
2.63	5.99E-03	24883455		Medium-chain hydroxy acids and derivatives

Table S21 – Résultats des expression différentielles des populations CHAR-M en comparaison avec les populations CHAR-W. Ce tableau présente les gènes significativement régulés (p-valeur ajustée < 0.05) entre les populations exposées à la condition M et la condition W. Gene ID, le nom du gène selon l'annotation TAIR ; Gene Symbol : abbreviation du gène ; logFC, le logarithme du fold-change entre les deux conditions ; FDR, la p-valeur ajustée selon la méthode de contrôle du taux de fausses découvertes (False Discovery Rate) ;Gene Description : description du gène. Les gènes listés répondent aux critères de sélection $|\text{logFC}| \geq 1$ et FDR < 0.05.

Gene ID	Gene Symbol	logFC	FDR	Gene Description
AT1G01355	AT1G01355	3.1	2.05e-02	
AT1G01470	AtLEA14	-1.08	4.74e-02	Encodes late-embryogenesis abundant protein whose mRNA levels are induced in response to wounding and light stress. Might be involved in protection against dessication.
AT1G01560	ATMPK11	-1.04	2.21e-02	member of MAP Kinase
AT1G02730	ATCSLD5	1.69	9.52e-03	Encodes a gene similar to cellulose synthase. Knock-out mutant has reduced growth, reduced xylan level and reduced xylan synthase activity in stems.
AT1G03210	AT1G03210	-1.67	1.94e-02	
AT1G03220	SAP2	-4.48	1.18e-02	
AT1G03780	AtTPX2	2.08	1.35e-02	Homolog of vertebrate TPX2. Protein has three domains involved in nuclear targeting, one in nuclear export and two in microtubule binding. Involved in mitotic spindle assembly during late prophase and early prometaphase.
AT1G03840	IDD3	-1.68	2.53e-02	MGP is a nuclear-localized putative transcription factor with three zinc finger domains. MGP can interact with three proteins implicated in root patterning : SCR, SHR, and JKD in Y2H assays, and these interactions depend on the first zinc finger in MGP. MGP appears to be a direct transcriptional target of SHR and SCR, based on promoter binding assays, though it is not expressed in the QC, based on in situ hybridizations.
AT1G03940	AT1G03940	-2.42	4.13e-02	
AT1G04070	ATTOM22-I	-1.34	3.98e-03	Subunit of the TOM complex, a translocase in the outer mitochondrial membrane that selectively allows proteins with a mitochondrial targeting sequence to enter the mitochondrion.
AT1G04330	PH2	-2.89	1.24e-02	
AT1G04380	AT1G04380	-1.8	1.39e-03	encodes a protein similar to a 2-oxoglutarate-dependent dioxygenase
AT1G04570	AT1G04570	-1.46	4.59e-02	
AT1G04580	AAO4	1.43	3.98e-03	Encodes aldehyde oxidase AAO4 preferentially expressed in developing seeds.
AT1G04680	AT1G04680	1.2	1.96e-03	
AT1G04890	MyoB15	-4.5	1.65e-02	
AT1G05260	PER3	2.14	4.65e-02	Encodes a cold-inducible cationic peroxidase that is involved in the stress response. In response to low temperature, RCI3 transcripts accumulate in the aerial part and in roots of etiolated seedlings but only in roots of light-grown seedlings.
AT1G05680	UGT74E2	-3.11	3.08e-02	Encodes a UDP-glucosyltransferase, UGT74E2, that acts on IBA (indole-3-butyric acid) and affects auxin homeostasis. The transcript and protein levels of this enzyme are strongly induced by H2O2 and may allow integration of ROS (reactive oxygen species) and auxin signaling. This enzyme can also transfer glycosyl groups to several compounds related to the explosive TNT when this synthetic compound is taken up from the environment.
AT1G06080	ADS1	3.03	7.31e-03	homologous to delta 9 acyl-lipid desaturases of cyanobacteria and acyl-CoA desaturases of yeast and mammals. expression down-regulated by cold temperature.
AT1G06760	H1.1	-1.19	1.10e-02	
AT1G06800	DALL4	-1.03	8.53e-03	Encodes a lipase that hydrolyzes phosphatidylcholine, glycolipids as well as triacylglycerols.
AT1G07230	NPC1	-1.21	9.18e-04	
AT1G07240	UGT71C5	-1.12	1.11e-02	
AT1G07728		-1.61	3.52e-02	
AT1G07840	AT1G07840	-1.28	3.07e-03	
AT1G07900	LBD1	-3.31	1.29e-02	
AT1G08050	AT1G08050	-1.32	4.17e-03	
AT1G08230	AT1G08230	-2.02	4.76e-02	
AT1G08310	AT1G08310	-3.9	3.37e-03	
AT1G08315	AT1G08315	-1.06	2.44e-02	
AT1G08450	AtCRT3	-1.17	5.95e-03	Encodes one of three Arabidopsis calreticulins. In CRT-deficient mouse fibroblasts, this protein restores ER Ca2+ levels. Non-receptor component required for EFR-mediated immunity. Mutants show de-repressed anthocyanin accumulation in the presence of elf18, and EFR accumulation and signalling.
AT1G09010	AT1G09010	1.08	6.79e-03	
AT1G09240	ATNAS3	-2.02	1.96e-02	Encodes a nicotianamine synthase.
AT1G09350	AtGolS3	-3.05	1.09e-03	
AT1G09560	GLP5	-1.12	2.36e-02	germin-like protein (GLP5)
AT1G09750	AT1G09750	3.07	1.94e-02	
AT1G10040	AT1G10040	-1.22	8.12e-03	
AT1G10070	ATBCAT-2	-4.56	3.65e-05	Encodes a chloroplast branched-chain amino acid aminotransferase. Complements the yeast leu/iso-leu/val auxotrophy mutant.
AT1G10640	AT1G10640	1.82	1.80e-02	

AT1G11000	ATMLO4	2.59	1.10e-03	A member of a large family of seven-transmembrane domain proteins specific to plants, homologs of the barley mildew resistance locus o (MLO) protein. The Arabidopsis genome contains 15 genes encoding MLO proteins, with localization in plasma membrane. Phylogenetic analysis revealed four clades of closely-related AtMLO genes. ATMLO4 belongs to the clade I, with AtMLO11 and AtMLO14. The gene is expressed during early seedling growth, in roots and lateral root primordia, in flower and fruit abscission zone, in vascular system of root, cotyledons and young leaves, it was not expressed in mature rosette leaves, as shown by GUS activity patterns. The expression of several phylogenetically closely-related AtMLO genes showed similar or overlapping tissue specificity and analogous responsiveness to external stimuli, suggesting functional redundancy, co-function, or antagonistic function(s).
AT1G11160	KTN80.1	1.09	2.14e-02	
AT1G11170	AT1G11170	-1.78	2.84e-03	
AT1G11190	BFN1	-2.15	3.74e-02	Encodes a bifunctional nuclease that acts on both RNA and DNA involved in nucleic acid degradation to facilitate nucleotide and phosphate recovery during senescence. It has mismatch-specific endonuclease activity with wide recognition of single base mismatches as well as the ability to cleave indel types of mismatches (heteroduplexes with loops).
AT1G11390	ABC1K10a	1.05	1.09e-04	
AT1G11530	ATCXXS1	-1.58	1.06e-02	Encodes a monocysteinic thioredoxin, thioredoxin in which the second cysteine of the redox site is replaced by a serine, with low disulfide reductase but efficient disulfide isomerase activity.
AT1G11850	AT1G11850	1.77	2.72e-02	
AT1G12210	RFL1	1.35	2.70e-02	RFL1 has high sequence similarity to the adjacent disease resistance (R) gene RPS5.
AT1G12500	AT1G12500	1.3	3.98e-03	
AT1G12570	AT1G12570	1.69	3.72e-04	
AT1G12700	RPF1	1.23	8.12e-03	
AT1G12940	ATNRT2.5	-1.46	4.42e-02	member of High affinity nitrate transporter family
AT1G13470	AT1G13470	-2.62	3.63e-03	
AT1G13520	AT1G13520	-2.93	1.95e-02	
AT1G13750	ATPAP1	-1.24	1.98e-02	
AT1G14630	AT1G14630	2.08	3.00e-02	
AT1G14720	ATXTH28	-1	2.14e-02	member of Glycoside Hydrolase Family 16
AT1G14750	SDS	-1.26	3.47e-02	Encodes a meiotic cyclin-like protein, distinct from all other known Arabidopsis cyclins. It is not required for meiotic DSB formation but is necessary for meiotic DSB repair via the homologous chromosome.
AT1G14870	AtPCR2	-2.13	5.95e-03	
AT1G14880	AtPCR1	-2.2	7.65e-03	
AT1G15360	AtSHN1	2.59	2.12e-02	Encodes a member of the ERF (ethylene response factor) subfamily B-6 of ERF/AP2 transcription factor family. The protein contains one AP2 domain. There are 12 members in this subfamily including RAP2.11. This gene is involved in wax biosynthesis. Over-expression of the gene results in glossy leaf phenotype and increased drought tolerance. Two closely related genes, AT5G25390 and AT5G11190 have similar phenotypes when over-expressed. Strong expression levels in flowers. Binds to the promoter of LACS2.
AT1G15670	KFB01	-1.32	3.38e-02	
AT1G16260	WAKL8	-6.06	2.41e-02	
AT1G16310	AT1G16310	-1.2	3.73e-03	
AT1G16340	AtKDO8PS	1.57	2.08e-02	Encodes a protein with putative 3-deoxy-D-manno-octulosonic acid 8-phosphate synthetase activity. This gene share a very high sequence homology with its homologue AtkdsA1 (AT1G79500).
AT1G17020	ATSRG1	-1.79	4.44e-02	Encodes a novel member of the Fe(II)/ascorbate oxidase gene family ; senescence-related gene.
AT1G17140	ICR1	1.62	2.36e-03	Encodes a ROP/RAC effector, designated interactor of constitutive active ROPs 1 (ICR1), that interacts with GTP-bound ROPs. ICR1 is a scaffold mediating formation of protein complexes that are required for cell polarity. ICR1 is comprised of coiled-coil domains and forms complexes with itself and the exocyst vesicle-tethering complex subunit SEC3.
AT1G17710	AtPEPC1	-2.01	1.23e-02	
AT1G17830	AT1G17830	-1.64	2.98e-02	
AT1G17860	AtKTI5	-1.84	4.97e-03	
AT1G17970	CTL15	1.14	7.03e-03	
AT1G18370	ATNACK1	1.96	3.32e-02	Encodes a kinesin HINKEL. Required for cytokinesis in pollen. Mutant has cytokinesis defects ; seedling lethal.
AT1G18620	LNG4	1.94	3.47e-03	
AT1G18710	AtMYB47	2.73	2.31e-02	Member of the R2R3 factor gene family.
AT1G18880	AtNPF2.9	-1.42	2.38e-02	
AT1G19200	AT1G19200	-2.09	1.70e-02	
AT1G19540	AT1G19540	-1.02	9.85e-03	
AT1G19630	CYP722A1	-1.52	2.24e-03	member of CYP722A
AT1G19640	JMT	-1.06	3.88e-02	Encodes a S-adenosyl-L-methionine :jasmonic acid carboxyl methyltransferase that catalyzes the formation of methyljasmonate from jasmonic acid. Its expression is induced in response to wounding or methyljasmonate treatment.
AT1G20430	AT1G20430	-1.41	3.96e-03	
AT1G20450	ERD10	-1.22	4.07e-02	Encodes a gene induced by low temperature and dehydration. Inhibits e.coli growth while overexpressed. Belongs to the dehydrin protein family, which contains highly conserved stretches of 7-17 residues that are repetitively scattered in their sequences, the K-, S-, Y- and lysine rich segments. LTI29 and LTI30 double overexpressors confer cold tolerance. Localized to membranes and cytoplasm.
AT1G20860	PHT1 ;8	-3.01	2.20e-03	Encodes Pht1 ;8, a member of the Pht1 family of phosphate transporters which include : Pht1 ;1/At5g43350, Pht1 ;2/At5g43370, Pht1 ;3/At5g43360, Pht1 ;4/At2g38940, Pht1 ;5/At2g32830, Pht1 ;6/At5g43340, Pht1 ;7/At3g54700, Pht1 ;8/At1g20860, Pht1 ;9/At1g76430 (Plant Journal 2002, 31 :341).
AT1G20870	IDM3	2.64	1.13e-02	

AT1G20930	CDKB2;2	1.52	1.17e-02	Cyclin-dependent kinase, expressed in flowers and suspension cell culture, expression peaks during M phase in synchronized cultures. Required for proper organization of the shoot apical meristem and for hormone signaling. Expressed in the shoot apical meristem. Involved in regulation of the G2/M transition of the mitotic cell cycle.
AT1G21130	IGMT4	-1.61	4.78e-02	
AT1G21500	AT1G21500	1.24	1.35e-02	
AT1G21810	VETH2	1.61	3.99e-02	
AT1G22210	TPPC	-2.55	2.21e-02	
AT1G22275	ZYP1	1.44	3.82e-02	One of two nearly identical proteins (ZYP1a) identified by similarity to transverse filament (TF) proteins. These proteins are involved in chromosome synapsis during meiosis I and localize to the synaptonemal complex (SC). Single mutants have reduced fertility and double mutants (induced by RNAi) have severely reduced fertility.
AT1G22340	AtUGT85A7	-1.83	8.64e-04	
AT1G22430	AT1G22430	1.69	1.60e-03	
AT1G23130	AT1G23130	-3.71	4.84e-02	
AT1G23140	CAR8	-1.13	8.99e-03	
AT1G23205	AT1G23205	1.31	2.12e-02	
AT1G23340	AT1G23340	1.37	1.24e-02	
AT1G23830	AT1G23830	-3.44	4.11e-02	
AT1G23850	AT1G23850	-5.3	5.72e-03	
AT1G23890	AT1G23890	1.12	4.54e-02	
AT1G24020	MLP423	5.28	2.57e-03	
AT1G25370	AT1G25370	-2.3	2.13e-02	
AT1G26560	BGLU40	1.3	2.67e-03	
AT1G26760	ATXR1	1.55	1.01e-02	
AT1G26920	AT1G26920	-1.09	2.24e-02	
AT1G26945	KDR	2.82	6.25e-03	Encodes a basic helix-loop-helix (bHLH) protein involved in blue/far-red light signaling. Physically interacts with HFR1 and negatively regulates its activity.
AT1G27110	AT1G27110	-7.6	2.78e-02	
AT1G27120	GALT4	1.22	7.80e-03	
AT1G27130	ATGSTU13	-1.03	1.37e-02	Encodes glutathione transferase belonging to the tau class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002).
AT1G27150	AT1G27150	-1.92	1.12e-04	
AT1G28190	AT1G28190	-3.82	4.50e-03	
AT1G28290	AGP31	2.11	1.10e-03	Encodes an atypical arabinogalactan protein that is localized to the plasma membrange. AGP31 is highly expressed in flowers and vascular tissue and is repressed by jasmonic acid. AGP31 may play a role in vascular tissue function during defense and development.
AT1G28760	Nemp_A	-1.05	9.09e-03	
AT1G29070	PRPL34	1.12	5.08e-03	
AT1G30420	ABCC11	1.06	4.51e-03	member of MRP subfamily
AT1G30520	AAE14	1.13	6.61e-03	Encodes a chloroplast O-succinylbenzoyl-CoA ligase. Involved in phylloquinone biosynthesis. Knock mutant is seedling lethal.
AT1G31490	AT1G31490	-1.47	5.53e-03	
AT1G31790	AT1G31790	-1.46	1.56e-03	
AT1G32450	AtNPF7.3	-1.15	2.86e-02	Transmembrane nitrate transporter. Involved in xylem transport of nitrate from root to shoot. Induced in response to nitrate. Not involved in nitrate uptake. expressed in root pericycle cells.
AT1G32540	LOL1	1.41	4.19e-02	Encodes a protein with 3 plant-specific zinc finger domains that acts as a positive regulator of cell death.
AT1G32700	AT1G32700	-1.99	7.21e-04	
AT1G32920	AT1G32920	-1.58	4.02e-02	
AT1G32940	AtSBT3.5	-6.03	1.96e-02	
AT1G33040	NACA5	1.29	3.18e-02	
AT1G43790	TED6	-5.37	2.38e-02	
AT1G43910	AT1G43910	-2.81	2.84e-03	
AT1G44800	SIAR1	-1.24	1.18e-02	
AT1G47480	AT1G47480	-2.01	1.12e-02	
AT1G47740	AT1G47740	1.02	2.84e-03	
AT1G47900	AT1G47900	1.25	1.30e-03	
AT1G47960	ATC/VIF1	-1.45	4.07e-02	Plant cell wall (CWI) and vacuolar invertases (VI) play important roles in carbohydrate metabolism, stress responses and sugar signaling. This protein may inhibit their activity.
AT1G48000	AtMYB112	-2.27	2.50e-02	Encodes a putative transcription factor (MYB112).
AT1G48480	RKL1	1.08	3.33e-03	Arabidopsis thaliana receptor-like protein kinase (RKL1) gene
AT1G48880	TBL7	1.04	4.72e-02	Encodes a member of the TBL (TRICHOME BIREFRINGENCE-LIKE) gene family containing a plant-specific DUF231 (domain of unknown function) domain. TBL gene family has 46 members, two of which (TBR/AT5G06700 and TBL3/AT5G01360) have been shown to be involved in the synthesis and deposition of secondary wall cellulose, presumably by influencing the esterification state of pectic polymers. A nomenclature for this gene family has been proposed (Volker Bischoff & Wolf Scheible, 2010, personal communication).
AT1G49000	AT1G49000	-2.74	1.39e-02	
AT1G49130	BBX17	3.29	2.13e-02	
AT1G49470	AT1G49470	-1.6	9.35e-04	
AT1G49730	AT1G49730	1.92	5.95e-03	

AT1G51090	AtHMAD1	-4.09	1.34e-04	
AT1G51170	AGC2-3	-1.33	2.04e-02	
AT1G51400	AT1G51400	1.44	3.97e-04	
AT1G52080	AR791	-1.03	2.33e-02	unknown function
AT1G52150	ATHB-15	1.45	7.44e-04	Member of the class III HD-ZIP protein family. Contains homeodomain and leucine zipper domain. Critical for vascular development and negatively regulates vascular cell differentiation.
AT1G52200	AT1G52200	-5.72	1.55e-02	
AT1G52220	CURT1C	1.04	3.81e-04	
AT1G52245		1.43	1.66e-02	
AT1G52790	AT1G52790	-3.03	2.85e-02	encodes a putative oxidoreductase, 2OG-Fe(II) oxygenase family protein, similar to GS-AOP loci (GI :16118889, GI :16118887, GI :16118891, GI :16118893) ; contains PF03171 2OG-Fe(II) oxygenase superfamily domain
AT1G52855	AT1G52855	-1.4	3.30e-03	
AT1G53040	AT1G53040	1.11	1.30e-02	
AT1G53920	GLIP5	1.09	3.59e-02	Contains lipase signature motif and GDSL domain.
AT1G53990	GLIP3	-9.32	2.84e-03	Contains lipase signature motif and GDSL domain.
AT1G54820	AT1G54820	2.67	8.57e-03	
AT1G55280	AT1G55280	-1.15	1.00e-02	
AT1G55365	AT1G55365	-1.97	8.53e-03	
AT1G55450	AT1G55450	-1.42	2.89e-03	
AT1G55510	BCDH	1.13	3.78e-02	branched-chain alpha-keto acid decarboxylase E1 beta
AT1G55610	BRL1	-1.03	4.87e-02	mutant has Altered vascular cell differentiation ; LRR Receptor Kinase
AT1G56120	AT1G56120	1.86	3.26e-03	
AT1G56360	ATPAP6	-3.8	5.21e-03	
AT1G58180	ATBCA6	-1.17	1.02e-02	
AT1G58340	ABS4	-2.7	4.72e-02	
AT1G59670	ATGSTU15	-1.21	3.31e-03	Encodes glutathione transferase belonging to the tau class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002).
AT1G59700	ATGSTU16	-1.18	8.64e-04	Encodes glutathione transferase belonging to the tau class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002).
AT1G59950	AT1G59950	-2.59	3.81e-04	
AT1G60000	AT1G60000	1.23	5.81e-03	
AT1G60220	OTS1	1.16	7.27e-03	Encodes a deSUMOylating enzyme. In vitro it has both peptidase activity and isopeptidase activity : it can cleave C-terminal residues from SUMO to activate it for attachment to a target protein and it can also act on the isopeptide bond between SUMO and another protein. sGFP :OTS1 protein accumulates in the nucleus. Double mutant analysis with ULP1C/OTS2 indicates that these genes are involved in salt stress responses and flowering time regulation. Over-expression of 35S :OTS1 increases salt tolerance and reduces the level of SUMO-conjugated proteins. OTS1 transcript levels do not appear to change in response to salt, but, salt stress reduces the level of OTS1 protein in a proteasome-dependent manner.
AT1G61210	DWA3	1.17	2.57e-03	
AT1G61215	BRD4	1.4	1.01e-02	Bromodomain protein with a DNA binding motif
AT1G61240	AT1G61240	1.14	2.31e-02	
AT1G61360	AT1G61360	-2.29	5.91e-05	
AT1G61490	AT1G61490	1.93	1.17e-03	
AT1G61560	ATMLO6	-2.87	4.09e-03	A member of a large family of seven-transmembrane domain proteins specific to plants, homologs of the barley mildew resistance locus o (MLO) protein. The Arabidopsis genome contains 15 genes encoding MLO proteins, with localization in plasma membrane. Phylogenetic analysis revealed four clades of closely-related AtMLO genes. ATMLO6 belongs to the clade IV, with AtMLO2, AtMLO3 and AtMLO12. The gene is expressed during early seedling growth, in roots and lateral root primordia, in flower and fruit abscission zone, in vascular system of cotyledons, young leaves and petals, in mature rosette leaves, in anthers, as shown by GUS activity patterns. The expression of several phylogenetically closely-related AtMLO genes showed similar or overlapping tissue specificity and analogous responsiveness to external stimuli, suggesting functional redundancy, co-function, or antagonistic function(s).
AT1G62380	ACO2	-1.07	4.99e-03	Encodes a protein similar to 1-aminocyclopropane-1-carboxylic oxidase (ACC oxidase). Expression of the AtACO2 transcripts is affected by ethylene.
AT1G62710	AEP2	-2.44	5.91e-05	Encodes a vacuolar processing enzyme belonging to a novel group of cysteine proteases that is expressed specifically in seeds and is essential for the proper processing of storage proteins.
AT1G62810	CuAO1	-1.76	3.48e-03	
AT1G62950	AT1G62950	1.26	6.67e-03	
AT1G62990	IRX11	-1.15	5.81e-03	Encodes a homeodomain transcription factor of the Knotted family. May be involved in secondary cell wall biosynthesis. Mutants have moderately irregular xylem development. Expression of this gene is upregulated by SND1 and MYB46.
AT1G63260	TET10	1.2	7.11e-03	Member of TETRASPANIN family
AT1G63300	AT1G63300	1.84	4.85e-03	
AT1G63710	CYP86A7	2.37	4.48e-02	Encodes a member of the CYP86A subfamily of cytochrome p450 genes. Expressed at highest level in mature stems and flowers.
AT1G63720	AT1G63720	-1.84	6.32e-03	
AT1G64370	PARCL	-1.23	3.56e-03	
AT1G64710	AT1G64710	-1.04	1.91e-02	
AT1G64960	CAP-G2	-1.69	4.94e-02	
AT1G65730	YSL7	-1.76	4.52e-02	Arabidopsis thaliana metal-nicotianamine transporter YSL4
AT1G66390	ATMYB90	-2.22	5.23e-03	production of anthocyanin pigment 2 protein (PAP2)

AT1G66540	AT1G66540	-2.46	1.09e-04	
AT1G67210	ZCCHC8B	2.27	1.97e-07	
AT1G67360	LDAP1	-1.24	1.54e-02	
AT1G67370	ASY1	2.05	6.43e-04	meiotic asynaptic mutant 1 (ASY1). ASY1 protein is initially distributed as numerous foci throughout the chromatin. During early G2, the foci are juxtaposed to the nascent chromosome axes to form a continuous axis associated signal.
AT1G67600	AT1G67600	-2.45	4.02e-02	
AT1G67750	AT1G67750	2.7	1.39e-03	
AT1G67810	SUFE2	-4.41	7.45e-04	Encodes a protein capable of stimulating the cysteine desulfurase activity of CpNifS (AT1G08490) in vitro. SufE2 :GFP localizes to the chloroplasts where it is likely to play a role in iron-sulfur cluster assembly. Transcript levels for this gene are high in the pollen relative to other organs based on RT-PCR analysis.
AT1G67920	AT1G67920	-2.47	1.94e-02	
AT1G68290	AtBFN2	-3.07	2.32e-02	Encodes a putative endonuclease but no demonstrable endonuclease activity, either towards single stranded DNA or mismatches, has been seen in vitro.
AT1G68570	AtNPF3.1	-1.21	4.35e-03	
AT1G68890	PHYLLO	1.18	1.16e-03	Homologous to the four eubacterial men genes involved in menanoquinone biosynthesis. Studies of mutants defective in this gene demonstrated its involvement in phylloquinone biosynthesis in Arabidopsis.
AT1G69490	ANAC029	-3.23	1.02e-02	Encodes a member of the NAC transcription factor gene family. It is expressed in floral primordia and upregulated by AP3 and PI. Its expression is associated with leaf senescence.
AT1G69570	CDF5	-1.31	8.20e-03	
AT1G69610	AT1G69610	-1.5	2.84e-03	
AT1G69790	PBL18	-1.96	3.25e-02	
AT1G70420	AT1G70420	-2	2.00e-02	
AT1G70830	MLP28	-1.34	1.27e-02	
AT1G70850	MLP34	-1.12	4.88e-02	
AT1G70870	AT1G70870	-1.07	3.31e-03	
AT1G70920	ATHB18	-2.53	9.77e-03	
AT1G70985	AT1G70985	-2.98	8.86e-05	
AT1G71880	ATSUC1	-1.24	1.76e-02	Sucrose transporter gene induced in response to nematodes ; member of Sucrose-proton symporter family.
AT1G71890	ATSUC5	-2.19	8.30e-03	Encodes a sucrose transporter that is expressed in the endosperm. Mutants have delayed accumulation of fatty acids and embryo maturation.
AT1G72100	AT1G72100	3.06	4.65e-02	
AT1G72416	AT1G72416	-3.34	3.40e-02	
AT1G72620	AT1G72620	5.81	2.12e-02	
AT1G73220	AtOCT1	-6.42	1.68e-02	
AT1G73325	AT1G73325	-1.46	1.10e-02	
AT1G73360	AtEDT1	1	2.76e-02	Encodes a homeobox-leucine zipper family protein belonging to the HD-ZIP IV family. It is involved in trichome branching.
AT1G73810	AT1G73810	-4.97	3.65e-05	
AT1G74000	SS3	-4.35	3.30e-03	encodes a protein similar to strictosidine synthase, which is involved in the production of monoterpene indole alkaloids. This gene belongs to a family of 13 members in Arabidopsis.
AT1G74010	AT1G74010	-4.86	4.34e-02	
AT1G74020	SS2	-1.35	7.01e-03	Encodes AtSS-2 strictosidine synthase.
AT1G74070	AT1G74070	1.08	1.24e-02	
AT1G74590	ATGSTU10	-1.87	1.09e-04	Encodes glutathione transferase belonging to the tau class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002).
AT1G74940	AT1G74940	-1.5	1.42e-02	
AT1G75040	PR-5	-2.28	3.55e-02	Thaumatin-like protein involved in response to pathogens. mRNA level of the PR-5 gene (At1g75040)is significantly changed after cutting the inflorescence stem indicating the existence of a network of signal transducing pathways as other stress-regulated genes (At5g01410, At3g17800, At1g29930)do not response to the treatment.
AT1G75280	AT1G75280	-1.43	3.39e-02	isoflavone reductase, putative, identical to SP :P52577 Isoflavone reductase homolog P3 (EC 1.3.1.-) {Arabidopsis thaliana} ; contains Pfam profile PF02716 : isoflavone reductase. Involved in response to oxidative stress.
AT1G75540	AtBBX21	-1.26	2.14e-02	
AT1G75690	LQY1	1.12	5.51e-04	
AT1G75890	AT1G75890	1.46	3.82e-02	
AT1G75900	AT1G75900	-1.3	2.06e-02	
AT1G76310	CYCB2 ;4	2.03	9.44e-03	core cell cycle genes
AT1G76360	PBL31	-1.55	8.68e-03	
AT1G76590	PLATZ2	-1.89	6.82e-03	
AT1G76955	AT1G76955	-2.21	1.59e-03	
AT1G77240	AAE2	3.25	4.88e-02	
AT1G77460	CSI3	1.01	5.23e-03	
AT1G77580	VETH3	1.89	3.17e-03	
AT1G78130	UNE2	-1.3	1.01e-03	
AT1G78340	ATGSTU22	-1.39	1.22e-03	Encodes glutathione transferase belonging to the tau class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002).
AT1G78380	ATGSTU19	-1.12	3.15e-04	Encodes a glutathione transferase that is a member of Tau GST gene family. Expression is induced by drought stress, oxidative stress, and high doses of auxin and cytokinin. naming convention according to Wagner et al. (2002) The expression of this gene is upregulated by herbicide safeners such as benoxacor and fenclorim.

AT1G78780	AT1G78780	-2.41	2.26e-02	
AT1G78830	AT1G78830	-1.86	4.25e-02	
AT1G78950	AtBAS	3.18	3.81e-04	
AT1G78960	ATLUP2	1.2	9.54e-03	Encodes a multifunctional 2-3-oxidosqualene (OS)-triterpene cyclase that can cyclize OS into lupeol, alpha- and beta-amyrin.
AT1G79620	VRLK1	1.5	2.41e-02	
AT1G79690	AtND	1.22	4.99e-03	
AT1G79700	WRI4	1.65	1.35e-02	
AT1G80130	AT1G80130	-1.51	3.81e-04	
AT1G80160	GLYI7	-1.11	3.14e-02	
AT1G80170	AT1G80170	2.23	6.69e-03	
AT1G80280	AT1G80280	2.8	6.68e-04	
AT1G80570	AT1G80570	-1.08	1.37e-02	
AT1G80820	ATCCR2	-1.35	4.74e-02	Encodes an cinnamoyl CoA reductase isoform. Involved in lignin biosynthesis.
AT1G80830	ATNRAMP1	-1.26	6.06e-03	Thought to be involved in iron homeostasis. Induced in leaves in response to iron deficiency. Transgenic plants accumulate toxic levels of iron. Gene complements yeast iron uptake mutants.
AT2G01275	AT2G01275	-1.74	1.55e-02	
AT2G01850	ATXTH27	-1.25	3.24e-02	EXGT-A3 has homology to xyloglucan endotransglucosylases/hydrolases (XTHs). Mutants in this gene show a lesion mimic phenotype associated with leaf maturation and a reduction in the number of tertiary veins. Individual tracheary elements in the mutants are shorter, but phloem transport activity is not severely affected. EXGT-A3 plays a role in xyloglucan degradation in the differentiating tracheary elements of rosette leaves.
AT2G01880	ATPAP7	-1.2	1.44e-02	
AT2G01890	ATPAP8	-2.01	5.91e-05	Encodes a purple acid phosphatase (PAP) belonging to the low molecular weight plant PAP group.
AT2G02540	ATHB21	-1.97	3.35e-02	Zinc finger homeobox protein. Expressed in vascular tissue. In a yeast one hybrid system was not able to transactivate a reporter gene.
AT2G02930	ATGSTF3	-2.42	1.61e-03	Encodes glutathione transferase belonging to the phi class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002).
AT2G02990	ATRNS1	-2.03	1.15e-02	member of the ribonuclease T2 family, responds to inorganic phosphate starvation, and inhibits production of anthocyanin. Also involved in wound-induced signaling independent of jasmonic acid.
AT2G03090	ATEXP15	2.05	4.93e-02	member of Alpha-Expansin Gene Family. Naming convention from the Expansin Working Group (Kende et al, 2004. Plant Mol Bio). Involved in the formation of nematode-induced syncytia in roots of Arabidopsis thaliana.
AT2G03310	AT2G03310	-3.26	1.31e-02	
AT2G04050	AT2G04050	-1.39	3.15e-02	
AT2G04070	AT2G04070	-2.09	1.09e-03	
AT2G04080	AT2G04080	-2.22	1.27e-02	
AT2G04515	AT2G04515	-1.97	2.12e-02	
AT2G04795	AT2G04795	-1.43	1.39e-02	
AT2G05160	AT2G05160	1.66	6.32e-03	
AT2G05790	AT2G05790	1.33	1.93e-02	
AT2G06850	EXGT-A1	2.42	3.35e-02	endoxyloglucan transferase (EXGT-A1) gene
AT2G10940	AT2G10940	2.2	4.63e-03	
AT2G11810	ATMGD3	-1.62	1.24e-02	MGD3 is the major enzyme for galactolipid metabolism during phosphate starvation. Does not contribute to galactolipid synthesis under P1-sufficient conditions.
AT2G14210	AGL44	-1.23	1.99e-02	MADS box gene, transcription factor
AT2G14890	AGP9	1.51	1.42e-02	putative proline-rich protein (At2g14890) mRNA, complete
AT2G15130	AT2G15130	-1.87	1.97e-02	
AT2G15480	UGT73B5	-1.94	4.14e-02	
AT2G16050	AT2G16050	-1.77	3.31e-04	
AT2G16430	ATPAP10	-1.36	3.57e-03	
AT2G16510	VHA-c5	1.4	8.05e-03	
AT2G17280	AT2G17280	-1.07	2.71e-03	
AT2G17705	AT2G17705	-1.2	3.30e-02	
AT2G18170	ATMPK7	-1.21	1.25e-02	
AT2G18180	AT2G18180	1.05	2.13e-02	
AT2G18245	AT2G18245	-1.46	6.79e-04	
AT2G18660	AtPNP-A	-2.66	2.84e-03	Encodes PNP-A (Plant Natriuretic Peptide A). PNPs are a class of systemically mobile molecules distantly related to expansins; their biological role has remained elusive. PNP-A contains a signal peptide domain and is secreted into the extracellular space. Co-expression analyses using microarray data suggest that PNP-A may function as a component of plant defence response and SAR in particular, and could be classified as a newly identified PR protein.
AT2G18670	ATL56	-1.9	1.07e-03	
AT2G18680	AT2G18680	-2.86	2.51e-02	
AT2G18860	AT2G18860	-1.17	3.04e-02	
AT2G19170	SLP3	1.58	6.05e-04	Encodes a novel subtilisin-like serine protease.
AT2G19400	NDR4	1.06	2.14e-02	
AT2G19900	ATNADP-ME1	-3.08	1.21e-03	The malic enzyme (EC 1.1.1.40) encoded by AtNADP-ME1 is expressed in response to developmental and cell-specific signals. The enzyme is active in vitro and appears to function as a homohexamer or homooctamer. It is believed to be a cytosolic protein.

AT2G20300	ALE2	1.28	2.71e-03	Encodes ABNORMAL LEAF SHAPE 2 (ALE2), a receptor-like protein kinase (RLK) with a cluster of basic amino acid residues followed by a cysteine-containing sequence in the putative extracellular domain. Function together with ACR4 (Arabidopsis homolog of the Crinkly4) and ALE1 in positively regulating protoderm-specific gene expression and for the formation of leafy organs. ale2 mutants have various epidermal defects, including disorganization of epidermis-related tissues, defects in the leaf cuticle and the fusion of organs.
AT2G20590	RTN17	1.99	6.71e-03	
AT2G20870	AT2G20870	7.79	2.42e-02	
AT2G21130	AT2G21130	-1.07	2.57e-03	
AT2G21660	ATGRP7	-1.3	2.75e-03	Encodes a small glycine-rich RNA binding protein that is part of a negative-feedback loop through which AtGRP7 regulates the circadian oscillations of its own transcript. Gene expression is induced by cold. GRP7 appears to promote stomatal opening and reduce tolerance under salt and dehydration stress conditions, but, promotes stomatal closing and thereby increases stress tolerance under conditions of cold tolerance. Loss of function mutations have increased susceptibility to pathogens suggesting a role in mediating innate immune response. Mutants are also late flowering in a non-photoperiodic manner and are responsive to vernalization suggesting an interaction with the autonomous flowering pathway. There is a reduction of mRNA export from the nucleus in grp7 mutants. GRP7 :GFP fusion proteins can be found in the cytosol and nucleus. A substrate of the type III effector HopU1 (mono-ADP-ribosyltransferase).
AT2G22290	ATRAB-H1D	-1.88	4.42e-02	
AT2G22770	NAI1	-4.61	4.55e-03	regulates the development of ER bodies. also involves in response to the endophytic fungus Piriformospora indica.
AT2G22850	AtbZIP6	-3.07	3.20e-02	
AT2G22990	SCPL8	-1.24	8.49e-03	sinapoylglucose :malate sinapoyltransferase. Catalyzes the formation of sinapoylmalate from sinapoylglucose. Mutants accumulate excess sinapoylglucose.
AT2G23010	SCPL9	-1.7	2.05e-03	
AT2G23790	AT2G23790	-1.61	6.39e-03	
AT2G24080	AtFDB15	5.17	3.26e-02	
AT2G25050	AT2G25050	1.79	1.39e-03	
AT2G25450	GSL-OH	-3.15	5.91e-04	encodes a protein whose sequence is similar to ACC oxidase
AT2G25470	AtRLP21	-2.06	6.32e-03	
AT2G25480	AT2G25480	3.16	5.78e-03	
AT2G25600	AKT6	4.43	2.33e-04	Encodes SPIK, a member of the Shaker family potassium ion (K+) channel. This family includes five groups based on phylogenetic analysis (FEBS Letters (2007) 581 : 2357) : I (inward rectifying channel) : AKT1 (AT2G26650), AKT5 (AT4G32500) and SPIK (also known as AKT6, AT2G25600) ; II (inward rectifying channel) : KAT1 (AT5G46240) and KAT2 (AT4G18290) ; III (weakly inward rectifying channel) : AKT2 (AT4G22200) ; IV (regulatory subunit involved in inwardly rectifying conductance formation) : KAT3 (also known as AtKC1, AT4G32650) ; V (outward rectifying channel) : SKOR (AT3G02850) and GORK (AT5G37500). Mutant plants have impaired pollen-tube growth.
AT2G25625	CV	-2.84	6.18e-03	
AT2G25735	AT2G25735	-5.48	4.08e-02	
AT2G25737	AT2G25737	1.16	8.55e-03	
AT2G26170	CYP711A1	-1.06	2.92e-02	Encodes a protein with similarity to thromboxane-A synthase, member of the CYP711A cytochrome P450 family. MAX1 is a specific repressor of vegetative axillary buds generated by the axillary meristem. Expressed in vascular traces in the rosette stem and axillary buds throughout plant development. Mutants have increased axillary branches. Along with MAX3,4 thought to mediate control of shoot branching via synthesis of a signal molecule which is transported over long distance mediated by MAX2. cDNA supports the existence of the longer transcript predicted for this locus, no cDNA isolated for shorter transcript. MAX1 downregulates 11 genes involved in flavonoid pathway (CHS, CHI, F3H, F3'H, FLS, DFR, ANS, UFGT, RT, AAC and GST).
AT2G26330	ER	1.17	3.73e-03	Homologous to receptor protein kinases. Involved in specification of organs originating from the shoot apical meristem. Contains a cytoplasmic protein kinase catalytic domain, a transmembrane region, and an extracellular leucine-rich repeat. ER has been identified as a quantitative trait locus for transpiration efficiency by influencing epidermal and mesophyll development, stomatal density and porosity of leaves. It has been implicated in resistance to the bacterium Ralstonia solanacearum and to the necrotrophic fungus Plectosphaerella cucumerina. Together with ERL1 and ERL2, ER governs the initial decision of protodermal cells to either divide proliferatively to produce pavement cells or divide asymmetrically to generate stomatal complexes.
AT2G26440	PME12	-1.36	1.61e-02	
AT2G26550	HO2	1.28	9.23e-04	Encodes a heme oxygenase-like protein lacking the conserved histidine residue at the active site that is usually involved in heme-iron coordination. It is unable to bind and degrade heme. Mutant analyses suggest a role in photomorphogenesis. The protein can bind the heme precursor, proto IX, which could be biologically significant and point to a role in the regulation of the two tetrapyrrole biosynthetic pathways.
AT2G26610	AT2G26610	1.61	1.31e-02	
AT2G26660	ATSPX2	-1.35	1.73e-03	
AT2G27120	POL2B	1.48	1.63e-02	Encodes a protein with similarity to DNA polymerase epsilon catalytic subunit. Based on yeast two hybrid analysis, not predicted to be a subunit of the DNA polymerase epsilon complex. No phenotype observed in homozygous mutant embryos or plants but in combination with TIL1-1/til1-1 heterozygotes arrest earlier than til1 homozygotes suggesting TIL2 functions redundantly with TIL1.
AT2G27190	ATPAP12	-1.3	6.69e-03	secreted purple acid phosphatase precursor
AT2G27810	ATNAT12	1.04	4.88e-04	
AT2G28105	AT2G28105	-1.61	1.94e-02	
AT2G28160	ATBHLH029	-1.36	1.59e-02	Encodes a putative transcription factor that regulates iron uptake responses. mRNA is detected in the outer cell layers of the root and accumulates in response to iron deficiency. The expression of many iron-regulated genes is dependent on FIT1. It specifically regulates FRO2 at the level of mRNA accumulation and IRT1 at the level of protein accumulation.Similar to FER in tomato and is a regulator of iron uptake.
AT2G28510	DOF2.1	-1.02	1.12e-02	

AT2G28790	AT2G28790	1.81	4.96e-02	
AT2G28950	ATEXP6	1.45	2.05e-02	Encodes an expansin. Naming convention from the Expansin Working Group (Kende et al, 2004. Plant Mol Bio). Involved in the formation of nematode-induced syncytia in roots of Arabidopsis thaliana.
AT2G29310	AT2G29310	-1.36	1.72e-02	
AT2G29760	OTP81	-1.3	3.97e-04	Encodes a chloroplast RNA editing factor.
AT2G29890	ATVLN1	-1.72	2.29e-02	Encodes a ubiquitously expressed villin-like protein, whose mRNA may be alternatively processed. Villin belongs to a superfamily of actin binding proteins called the villin/gelsolin family. Animal villins are involved in actin binding. VLN1 protein co-localizes with actin filaments in several assays. VLN1 binds and bundles F-actin in a calcium-independent manner. It does not nucleate, cap or sever actin filaments and it stabilizes actin filaments, protecting them from ADF-mediated depolymerization.
AT2G30010	TBL45	1.82	3.82e-02	Encodes a member of the TBL (TRICHOME BIREFRINGENCE-LIKE) gene family containing a plant-specific DUF231 (domain of unknown function) domain. TBL gene family has 46 members, two of which (TBR/AT5G06700 and TBL3/AT5G01360) have been shown to be involved in the synthesis and deposition of secondary wall cellulose, presumably by influencing the esterification state of pectic polymers. A nomenclature for this gene family has been proposed (Volker Bischoff & Wolf Scheible, 2010, personal communication).
AT2G30250	ATWRKY25	-1.49	1.21e-02	member of WRKY Transcription Factor ; Group I. Located in nucleus. Involved in response to various abiotic stresses - especially salt stress.
AT2G30830	AT2G30830	-2.27	2.66e-02	encodes a protein whose sequence is similar to 2-oxoglutarate-dependent dioxygenase
AT2G30870	ATGSTF10	-1.07	1.83e-02	early dehydration-induced gene ERD13 homologous to tobacco and maize glutathione S-transferases. Encodes glutathione transferase belonging to the phi class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002)
AT2G31880	EVR	-1.45	3.28e-02	Encodes a putative leucine rich repeat transmembrane protein that is expressed in response to Pseudomonas syringae. Expression of SRRLK may be required for silencing via lsiRNAs. Regulates cell death and innate immunity.
AT2G31900	ATMYO5	1.56	1.90e-02	Encodes an novel myosin isoform.
AT2G32830	PHT1 ;5	-5.5	2.25e-04	Encodes Pht1 ;5, a member of the Pht1 family of phosphate transporters which include : Pht1 ;1/At5g43350, Pht1 ;2/At5g43370, Pht1 ;3/At5g43360, Pht1 ;4/At2g38940, Pht1 ;5/At2g32830, Pht1 ;6/At5g43340, Pht1 ;7/At3g54700, Pht1 ;8/At1g20860, Pht1 ;9/At1g76430 (Plant Journal 2002, 31 :341).
AT2G32910	AT2G32910	-1.17	4.47e-02	
AT2G32970	AT2G32970	1.13	1.09e-03	
AT2G33240	ATXID	1.02	4.09e-02	member of Myosin-like proteins
AT2G33385	arpc2b	1.57	1.83e-02	
AT2G33530	scpl46	1.68	1.31e-03	
AT2G34170	DEG21	2.02	1.80e-02	
AT2G34940	BP80-3 ;2	2.25	6.81e-03	
AT2G34960	CAT5	-1.1	2.91e-03	Encodes a member of the cationic amino acid transporter (CAT) subfamily of amino acid polyamine choline transporters. Mediates efficient uptake of Lys, Arg and Glu in a yeast system. Localized to the plasma membrane.
AT2G34980	SETH1	-1.41	6.29e-03	Encodes a putative phosphatidylinositol-glycan synthase subunit C gene. It is involved in the first step of the glycosylphosphatidylinositol (GPI) biosynthetic pathway.
AT2G35190	ATNPSN11	1.21	4.14e-02	plant-specific SNARE located in cell plate of dividing cells. cofractionates with the cytokinesis-specific syntaxin, KNOLLE, which is required for the formation of the cell plate.
AT2G35945		-1.27	2.01e-02	
AT2G36000	EMB3114	1.16	1.12e-04	
AT2G36460	FBA6	-3.13	4.99e-11	
AT2G36490	AtROS1	1.75	1.09e-03	A repressor of transcriptional gene silencing. Functions by demethylating the target promoter DNA. Interacts physically with RPA2/ROR1. In the ros1 mutants, an increase in methylation is observed in a number of gene promoters. Among the loci affected by ros1, a few (RD29A and At1g76930) are affected in cytosine methylation in all sequence contexts (CpG, CpNpG or CpNpN), although many others are affected primarily in non-CpG contexts.
AT2G36970	AT2G36970	-1.66	6.68e-04	
AT2G37460	UMAMIT12	-1.15	8.19e-03	
AT2G37640	ATEXP3	1.76	3.23e-02	member of Alpha-Expansin Gene Family. Naming convention from the Expansin Working Group (Kende et al, 2004. Plant Mol Bio). Involved in the formation of nematode-induced syncytia in roots of Arabidopsis thaliana.
AT2G38110	ATGPAT6	1.98	3.04e-03	Encodes a protein with glycerol-3-phosphate acyltransferase activity.
AT2G38430	AT2G38430	-1.08	9.49e-03	
AT2G38465	AT2G38465	-1.11	2.88e-02	
AT2G38760	ANN3	-1.02	8.11e-03	Annexins are calcium binding proteins that are localized in the cytoplasm. When cytosolic Ca2+ increases, they relocate to the plasma membrane.
AT2G38790	AT2G38790	-2.92	1.78e-03	
AT2G38940	ATPT2	-1.32	1.42e-02	Encodes Pht1 ;4, a member of the Pht1 family of phosphate transporters which include : Pht1 ;1/At5g43350, Pht1 ;2/At5g43370, Pht1 ;3/At5g43360, Pht1 ;4/At2g38940, Pht1 ;5/At2g32830, Pht1 ;6/At5g43340, Pht1 ;7/At3g54700, Pht1 ;8/At1g20860, Pht1 ;9/At1g76430 (Plant Journal 2002, 31 :341).
AT2G39210	PIC30	-1.08	3.94e-02	
AT2G39400	MAGL6	-5.01	6.81e-03	
AT2G40160	TBL30	1.58	4.00e-02	Encodes a member of the TBL (TRICHOME BIREFRINGENCE-LIKE) gene family containing a plant-specific DUF231 (domain of unknown function) domain. TBL gene family has 46 members, two of which (TBR/AT5G06700 and TBL3/AT5G01360) have been shown to be involved in the synthesis and deposition of secondary wall cellulose, presumably by influencing the esterification state of pectic polymers. A nomenclature for this gene family has been proposed (Volker Bischoff & Wolf Scheible, 2010, personal communication).

AT2G40200	AT2G40200	-1.92	2.57e-02	
AT2G40330	PYL6	-3.14	3.79e-02	Encodes a member of the PYR (pyrabactin resistance)/PYL(PYR1-like)/RCAR (regulatory components of ABA receptor) family proteins with 14 members. PYR/PYL/RCAR family proteins function as abscisic acid sensors. Mediate ABA-dependent regulation of protein phosphatase 2Cs ABI1 and ABI2.
AT2G40490	HEME2	1	2.57e-02	
AT2G41380	AT2G41380	-1.52	7.01e-03	
AT2G41860	CPK14	-1.59	4.55e-02	member of Calcium Dependent Protein Kinase
AT2G42380	ATBZIP34	4.46	6.24e-05	Encodes a member of the BZIP family of transcription factors. Forms heterodimers with the related protein AtbZIP61. Binds to G-boxes in vitro and is localized to the nucleus in onion epidermal cells.
AT2G42530	COR15B	-3.04	4.62e-07	
AT2G42540	AtCOR15A	-2.5	1.34e-04	A cold-regulated gene whose product is targeted to the chloroplast. Cor15am protects stromal proteins from aggregation under various stress conditions. Constitutive expression increases freezing tolerance in protoplasts in vitro and chloroplasts in vivo. NMR and x-ray diffraction studies suggest that COR15a alters the intrinsic curvature of the inner membrane of chloroplast envelope. Late Embryogenesis abundant protein (LEA).
AT2G42840	PDF1	6.73	5.38e-03	Encodes a putative extracellular proline-rich protein is exclusively expressed in the L1 layer of vegetative, inflorescence and floral meristems and the protoderm of organ primordia.
AT2G42990	AT2G42990	3.43	9.08e-04	
AT2G43040	NPG1	1.36	4.34e-02	encodes a calmodulin-binding protein that is expressed specifically in pollen and is required for pollen development.
AT2G43150	EXT21	2.2	3.31e-03	
AT2G43510	ATTI1	-3.77	3.23e-02	Member of the defensin-like (DEFL) family. Encodes putative trypsin inhibitor protein which may function in defense against herbivory.
AT2G43570	CHI	-2.75	7.80e-03	
AT2G43620	AT2G43620	-4.86	1.16e-03	
AT2G43820	ATSAGT1	2.32	1.66e-04	Induced by Salicylic acid, virus, fungus and bacteria.Involved in the tryptophan synthesis pathway. Independent of NPR1 for their induction by salicylic acid. UGT74F1 transfers UDP :glucose to salicylic acid (forming a glucoside (SAG) and a glucose ester (SGE)), benzoic acid, and athranilate in vitro. UGT74F2 shows a weak ability to catalyze the formation of the p-aminobenzoate-glucose ester in vitro. But, UGT75B1 appears to be the dominant pABA acylglucosyltransferase in vivo based on assays in leaves, flowers, and siliques. The true biological substrate(s) of UGT74F2 are not known, but mutant plants lacking UGT74F2 have a decreased level of SAG and SGE.
AT2G43840	UGT74F1	1.47	3.69e-02	UGT74F1 transfers UDP :glucose to salicylic acid (forming a glucoside), benzoic acid, quercetin, and athranilate in vitro. UGT74F1 shows a weak ability to catalyze the formation of the p-aminobenzoate-glucose ester in vitro. But, UGT75B1 appears to be the dominant pABA acylglucosyltransferase in vivo based on assays in leaves, flowers, and siliques. The true biological substrate(s) of UGT74F1 are not known, but mutant plants lacking UGT74F1 have a decreased level of salicylate glucoside.
AT2G43900	5PTase12	1.75	2.73e-04	
AT2G44040	AT2G44040	1.08	4.32e-02	
AT2G44490	BGLU26	-1.72	2.13e-04	Encodes a glycosyl hydrolase that localizes to peroxisomes and acts as a component of an inducible preinvasion resistance mechanism. Required for mlo resistance.
AT2G44740	CYCP4 ;1	1.83	8.90e-03	
AT2G44750	TPK2	-1.11	1.96e-02	Encodes a thiamine pyrophosphokinase capable of producing thiamine pyrophosphate from free thiamine.
AT2G44910	ATHB-4	-2.11	1.89e-02	Encodes a homeodomain protein whose expression displays a dependence on phyB for both red and far-red light response. Also involved in the shade avoidance syndrome.
AT2G45130	ATSPX3	-2.54	6.81e-03	
AT2G45210	SAG201	-2.18	8.87e-03	
AT2G45650	AGL6	1.09	2.14e-02	sequence suggests this encodes a MADS-box transcription factor
AT2G45900	TRM13	2.12	3.06e-02	
AT2G45910	PUB33	-2.02	9.32e-04	
AT2G46430	ATCNGC3	-1.07	2.39e-02	cyclic nucleotide gated channel (CNGC4), downstream component of the signaling pathways leading to HR/resistance
AT2G46810	MYC70	2.56	1.12e-02	
AT2G46970	PIL1	-1.43	2.75e-03	encodes a novel Myc-related bHLH transcription factor, which physically associated with APRR1/TOC1 and is a member of PIF3 transcription factor family.
AT2G47180	AtGolS1	1.4	1.82e-02	
AT2G47190	ATMYB2	-3.2	2.95e-02	Encodes a MYB transcription factor that possesses an R2R3 MYB DNA binding domain and is known to regulate the expression of salt- and dehydration-responsive genes. Has been shown to bind calmodulin.
AT2G47500	AT2G47500	1.57	8.55e-03	
AT2G47880	CEPD2	-1.33	3.41e-02	
AT3G01480	ATCYP38	1.15	5.91e-05	Encodes a chloroplast cyclophilin functioning in the assembly and maintenance of photosystem II (PSII) supercomplexes.
AT3G01680	AtSEOR1	1.27	1.17e-02	
AT3G01860	AT3G01860	-1.26	6.32e-03	
AT3G01960	AT3G01960	-1.56	4.72e-02	
AT3G02140	AFP4	-3.05	4.47e-02	Encodes a protein that acts in the nucleus and is an important negative regulator of ABA and salt stress responses, and could play a critical role in controlling root elongation, floral initiation and starch degradation.
AT3G02550	LBD41	-3.91	5.53e-03	
AT3G02810	LIP2	6.87	3.60e-04	
AT3G02930	AT3G02930	-1.08	1.12e-02	
AT3G03310	ATLCAT3	-1.18	3.55e-04	
AT3G03530	AtNPC4	-3.63	9.21e-03	PHOSPHOESTERASE FAMILY PROTEIN, NPC4 is significantly induced upon phosphate starvation and plays an important role in the supply of inorganic phosphate and diacylglycerol from membrane-phospholipids during phosphate deprivation.

AT3G03540	NPC5	-2.45	3.27e-02	Encodes a nonspecific phospholipase C. Located in the cytosol. Involved in the conversion of phospholipids to glycolipids under phosphate deprivation conditions.
AT3G04010	AT3G04010	-1.25	1.47e-02	
AT3G04530	ATPPCK2	-2.55	5.53e-03	Encodes a second Arabidopsis phosphoenolpyruvate carboxylase kinase gene product with a different expression pattern from PPCK1. Expression of the gene is upregulated by exposure of the plant to light.
AT3G04720	AtPR4	-2.4	3.30e-02	Encodes a protein similar to the antifungal chitin-binding protein hevein from rubber tree latex. mRNA levels increase in response to ethylene and turnip crinkle virus infection.
AT3G05390	AT3G05390	-5.75	4.76e-02	
AT3G05470	FH11	1.72	7.47e-03	
AT3G05820	A/N-InvH	-1.11	1.19e-02	Encodes a putative plastid-targeted alkaline/neutral invertase.
AT3G05880	RCI2A	-1.26	1.41e-02	Induced by low temperatures, dehydration and salt stress and ABA. Encodes a small (54 amino acids), highly hydrophobic protein that bears two potential transmembrane domains.
AT3G05890	LTI6b	-1.26	3.56e-02	
AT3G06140	LUL4	1.5	4.72e-02	
AT3G06470	ELO2	1.19	2.94e-02	
AT3G06490	AtMYB108	-3.31	2.89e-02	putative transcription factor MYB108 (MYB108) mRNA,
AT3G06880	AT3G06880	1.79	6.79e-03	
AT3G07150	AT3G07150	-1.22	4.10e-02	
AT3G08030	AthA2-1	1.33	1.73e-02	
AT3G08660	AT3G08660	1.23	4.06e-02	
AT3G09580	AT3G09580	1.21	3.43e-02	
AT3G10160	ATDFC	1.15	3.81e-04	Encodes a protein with tetrahydrofolylpolyglutamate synthase activity that is located in the mitochondrial matrix.
AT3G10310	AT3G10310	2.01	8.49e-03	
AT3G11260	WOX5	-2.22	1.38e-02	Arabidopsis thaliana WOX5 protein mRNA
AT3G11660	NHL1	-1.45	1.35e-03	encodes a protein whose sequence is similar to tobacco hairpin-induced gene (HIN1) and Arabidopsis non-race specific disease resistance gene (NDR1). Expression of this gene is induced by cucumber mosaic virus. Localization of the gene product is similar to that of NHL3 (plasma membrane) but it is yet inconclusive.
AT3G13065	SRF4	2.16	2.32e-02	
AT3G13810	AtIDD11	-1	4.55e-02	
AT3G14220	AT3G14220	-1.06	8.95e-03	
AT3G14280	AT3G14280	-1.69	1.13e-02	
AT3G14560	AT3G14560	-1.25	5.23e-03	
AT3G14570	ATGSL04	1.66	1.37e-03	encodes a protein similar to callose synthase
AT3G14620	CYP72A8	-1.87	3.81e-04	putative cytochrome P450
AT3G14650	CYP72A11	-1.3	3.72e-03	putative cytochrome P450
AT3G14990	AtDJ1A	-1.48	3.95e-05	
AT3G15353	ATMT3	-1.75	7.55e-04	metallothionein, binds to and detoxifies excess copper and other metals, limiting oxidative damage
AT3G15500	ANAC055	-2.35	4.49e-02	Encodes an ATAF-like NAC-domain transcription factor that doesn't contain C-terminal sequences shared by CUC1, CUC2 and NAM. Note : this protein (AtNAC3) is not to be confused with the protein encoded by locus AT3G29035, which, on occasion, has also been referred to as AtNAC3.
AT3G15510	ANAC056	-1.54	3.27e-03	Note of caution : not to be confused with another protein (AtNAC6 locus AT5G39610) which on occasion has also been referred to as AtNAC2.
AT3G16000	MFP1	1.01	4.45e-03	encodes a DNA-binding protein that binds to plastid DNA non-specifically and is associated with nucleoids and thylakoid membranes. The expression of the gene is correlated with the development of thylakoid membranes.
AT3G16030	CES101	-1.94	2.67e-02	
AT3G16240	AQP1	2.09	1.93e-02	Delta tonoplast intrinsic protein, functions as a water channel and ammonium (NH3) transporter. Highly expressed in flower, shoot, and stem. Expression shows diurnal regulation and is induced by ammonium (NH3). Protein localized to vacuolar membrane.
AT3G16650	PRL2	-1.44	2.43e-03	
AT3G16660	AT3G16660	-2.33	1.75e-02	
AT3G17180	scpl33	-2.04	1.20e-04	
AT3G18750	ATWNK6	1.49	7.64e-04	Encodes a member of the WNK family (9 members in all) of protein kinases, the structural design of which is clearly distinct from those of other known protein kinases, such as receptor-like kinases and mitogen-activated protein kinases. Its transcription is under the control of circadian rhythms.
AT3G20250	APUM5	-1.14	5.60e-03	Encodes a member of the Arabidopsis Pumilio (APUM) proteins containing PUF domain (eight repeats of approximately 36 amino acids each). PUF proteins regulate both mRNA stability and translation through sequence-specific binding to the 3' UTR of target mRNA transcripts.
AT3G20380	AT3G20380	-1.24	3.59e-02	
AT3G20660	AtOCT4	-2.01	1.82e-02	
AT3G20810	JMJ30	-1.95	4.88e-02	
AT3G20820	AT3G20820	1.14	8.20e-03	
AT3G21420	LBO1	-2.68	1.25e-02	
AT3G22120	CWLP	1.34	6.71e-03	cell wall-plasma membrane linker protein homolog (CWLP)
AT3G22790	NET1A	1.05	6.76e-03	
AT3G22910	ACA13	-4.64	3.35e-02	

AT3G22930	AtCML11	-1.1	4.27e-02	Encodes a calmodulin-like protein.
AT3G23340	ckl10	1	3.75e-02	
AT3G23510	AT3G23510	1.34	1.45e-02	
AT3G23670	KINESIN-12B	1.88	3.09e-02	Microtubule motor kinesin PAKRP1L/Kinesin-12B. Together with PAKRP1/Kinesin-12A, serve as linkers of the plus ends of antiparallel microtubules in the phragmoplast.
AT3G23870	ENOR3L2	-1.32	5.59e-03	
AT3G25280	AtNPF4.2	4.07	1.39e-03	
AT3G25560	AtNIK2	1.42	2.29e-02	
AT3G25717	DVL6	-1.96	4.76e-02	
AT3G25980	AtMAD2	1.36	2.95e-02	Encodes MAD2 (MITOTIC ARREST-DEFICIENT 2). May have the spindle assembly checkpoint protein functions conserved from yeast to humans.
AT3G26160	CYP71B17	-1.39	3.11e-02	putative cytochrome P450
AT3G26170	CYP71B19	-1.16	2.91e-02	putative cytochrome P450
AT3G26180	CYP71B20	-1.34	2.67e-03	putative cytochrome P450
AT3G26440	AT3G26440	-1.27	2.25e-02	
AT3G26490	AT3G26490	1.14	4.78e-02	
AT3G26720	AT3G26720	1.14	6.68e-04	
AT3G28130	UMAMIT44	-1.36	1.14e-02	
AT3G28210	PMZ	-1.74	3.35e-02	Encodes a putative zinc finger protein (PMZ).
AT3G28220	AT3G28220	2.36	4.18e-02	
AT3G28510	AT3G28510	-3.68	3.52e-03	
AT3G28540	AT3G28540	-1.24	4.88e-02	
AT3G28580	AT3G28580	-1.4	1.87e-02	
AT3G28857	PRE5	1.7	2.91e-02	
AT3G29590	AT5MAT	-1.72	4.02e-02	At3g29590 (At5MAT) encodes a malonyl-CoA :anthocyanidin 5-O-glucoside-6-O-malonyltransferase that is coordinately expressed with a epistatic 5-O-anthocyanidin glucosyltransferase (At4g14090). The enzyme is involved in the malonylation of anthocyanins in Arabidopsis.
AT3G43740	AT3G43740	-1.86	3.65e-05	
AT3G44220	NHL17	2.38	1.17e-02	
AT3G44340	CEF	1.19	4.60e-05	homologous to yeast and animal Sec24 proteins ; expression in yeast cells enhances their survival under oxidative stress conditions.
AT3G45010	scpl48	-1.67	4.77e-03	
AT3G45770	AT3G45770	-1.25	3.81e-04	
AT3G45850	AT3G45850	1.21	2.88e-02	
AT3G45940	AT3G45940	-1.04	4.82e-02	
AT3G46020	AT3G46020	-1.59	6.70e-03	
AT3G46670	UGT76E11	-2.14	3.43e-02	
AT3G46780	PTAC16	1.05	3.15e-04	
AT3G47660	AT3G47660	1.38	3.92e-02	
AT3G49210	WSD6	-2.5	3.27e-03	
AT3G49260	iqd21	1.62	2.84e-03	
AT3G50740	UGT72E1	-5.82	3.31e-03	UGT72E1 is an UDPG :coniferyl alcohol glucosyltransferase which specifically glucosylates sinapyl- and coniferyl aldehydes. The enzyme is thought to be involved in lignin metabolism.
AT3G50830	ATCOR413-PM2	-1.03	3.74e-02	cold acclimation protein WCOR413-like protein beta form. Transcript is not detectable.
AT3G51000	AT3G51000	-1.12	5.53e-03	
AT3G51430	SSL5	-1.2	5.05e-03	Although this enzyme is predicted to encode a strictosidine synthase (SS), it lacks a conserved catalytic glutamate residue found in active SS enzymes and it is not expected to have SS activity.
AT3G51440	AT3G51440	-2.43	1.12e-02	
AT3G51490	TMT3	2.07	3.81e-04	
AT3G51660	MDL3	-1.53	1.88e-02	
AT3G51740	IMK2	1.8	8.64e-04	encodes a leucine-repeat receptor kinase expressed in inflorescence meristem. Locus association was made from performing sequence analysis with IMK3 (MRLK) whose locus association was provided by the authors.
AT3G52180	ATPTPKIS1	-1.02	8.70e-03	Encodes a plant-specific protein phosphatase that contains a protein tyrosine phosphatase (PTP) catalytic domain and a kinase interaction sequence (KIS) domain. This protein interacts with the plant SnRK AKIN11. Binds starch. Localized in the chloroplast.
AT3G52400	ATSYP122	-2.79	3.04e-02	syntaxin protein, involved in the negative regulation of defense pathways such as programmed cell death, salicylic acid signalling pathway, jasmonic acid signalling pathway
AT3G52820	ATPAP22	-1.89	2.79e-02	
AT3G52900	AT3G52900	1.29	3.68e-02	
AT3G53190	AT3G53190	2.64	5.81e-03	
AT3G53490	AT3G53490	-1.15	3.06e-02	
AT3G53680	AT3G53680	1.08	2.36e-03	
AT3G54150	EFD	-2.08	1.83e-03	
AT3G54400	AT3G54400	1.5	1.19e-02	

AT3G54420	ATCHITIV	-2.26	1.37e-02	encodes an EP3 chitinase that is expressed during somatic embryogenesis in 'nursing' cells surrounding the embryos but not in embryos themselves. The gene is also expressed in mature pollen and growing pollen tubes until they enter the receptive synergid, but not in endosperm and integuments as in carrot. Post-embryonically, expression is found in hydathodes, stipules, root epidermis and emerging root hairs.
AT3G54700	PHT1;7	-3.84	6.26e-03	Encodes Pht1;7, a member of the Pht1 family of phosphate transporters which include : Pht1;1/At5g43350, Pht1;2/At5g43370, Pht1;3/At5g43360, Pht1;4/At2g38940, Pht1;5/At2g32830, Pht1;6/At5g43340, Pht1;7/At3g54700, Pht1;8/At1g20860, Pht1;9/At1g76430 (Plant Journal 2002, 31 :341).
AT3G55630	ATDFD	1.27	3.93e-02	
AT3G55646	AT3G55646	-1.13	2.79e-02	
AT3G55880	SUE4	-1.91	8.99e-03	A gain-of-function mutant of SUE4 exhibited improved low sulphur tolerance.
AT3G56060	AT3G56060	-2.19	4.99e-02	
AT3G56170	CAN	-1.89	1.92e-02	Encodes a calcium-dependent nuclease with similarity to staphylococcal nuclease.
AT3G56410	AT3G56410	-1.25	6.32e-03	
AT3G56480	SCAB3	1.51	2.42e-03	
AT3G56710	SIB1	-1.45	2.62e-02	Sig1 binding protein; interacts with Sig1R4. As well as Sig1, SibI is imported into chloroplasts and its expression is light-dependent in mature chloroplasts.
AT3G56810	AT3G56810	1.2	4.60e-02	
AT3G56960	PIP5K4	1.13	1.43e-02	Encodes a protein with phosphatidylinositol-4-phosphate 5-kinase activity that plays a role in pollen tip growth. The enzyme localizes to the apical plasma membrane and adjacent cytosolic region of pollen tubes. Overexpression of this gene leads to increased deposition of pectin in the cell wall at the tip of the pollen tube and causes altered pollen tube morphology.
AT3G57060	CAP-D2	1.7	3.16e-03	
AT3G57157		-4.11	1.22e-03	
AT3G57240	AtBG3	-3.39	6.74e-03	encodes a member of glycosyl hydrolase family 17
AT3G57380	AT3G57380	-2.8	2.98e-02	
AT3G58160	ATMYOS3	1.48	5.66e-03	Class XI myosin gene expressed in flowers from 4-6 week old plants and leaves from 3 week old plants
AT3G58480	AT3G58480	1.82	8.81e-04	
AT3G58650	TRM7	1.24	3.23e-02	
AT3G58710	ATWRKY69	-1.62	1.42e-02	member of WRKY Transcription Factor; Group II-e
AT3G59220	ATPIRIN1	-3.01	1.01e-02	encodes a cupin-domain containing protein that is similar to pirins which interact with a CCAAT box binding transcription factor. The protein interacts with GPA1 (G protein alpha-subunit) in vitro. Mutants in the gene are affected in germination and early seedling development.
AT3G59570	AT3G59570	1.6	4.27e-03	
AT3G60520	AT3G60520	-1.27	5.08e-03	
AT3G61070	PEX11E	-1.08	8.97e-04	member of the peroxin11 (PEX11) gene family, integral to peroxisome membrane, controls peroxisome proliferation.
AT3G61210	AT3G61210	-2.13	5.23e-04	
AT3G61410	AT3G61410	-3.67	1.09e-03	
AT3G61460	BRH1	-2.27	4.16e-03	Encodes a novel ring finger protein and forms an N-terminal hydrophobic domain and a C-terminal RING-H2 signature. Expression is down regulated by brassinolide.
AT3G61830	ARF18	1.08	6.76e-03	
AT3G61880	CYP78A9	-3.35	2.92e-03	Encodes a cytochrome p450 monooxygenase. Overexpression of this gene allows fruit growth independently of fertilization. The gene is normally expressed only in floral organs(during the Arabidopsis stage 14 flower) and in the funiculus at anthesis.
AT3G61920	AT3G61920	1.18	4.72e-02	
AT3G62110	AT3G62110	1.35	6.79e-03	
AT3G62390	TBL6	1.54	1.39e-02	Encodes a member of the TBL (TRICHOME BIREFRINGENCE-LIKE) gene family containing a plant-specific DUF231 (domain of unknown function) domain. TBL gene family has 46 members, two of which (TBR/AT5G06700 and TBL3/AT5G01360) have been shown to be involved in the synthesis and deposition of secondary wall cellulose, presumably by influencing the esterification state of pectic polymers. A nomenclature for this gene family has been proposed (Volker Bischoff & Wolf Scheible, 2010, personal communication).
AT3G62740	BGLU7	-2.17	3.73e-03	
AT3G62750	BGLU8	-1.92	4.38e-03	
AT3G62860	MAGL12	-2.08	5.91e-05	
AT3G62960	ROXY8	-1.18	2.22e-02	
AT3G63240	AT3G63240	1.07	2.95e-02	
AT3G63280	ATNEK4	-2	5.29e-04	Encodes AtNek4, a member of the NIMA-related serine/threonine kinases (Neks) that have been linked to cell-cycle regulation in fungi and mammals. Plant Neks might be involved in plant development processes.
AT3G63445		1.37	1.67e-02	
AT4G00430	PIP1;4	-1.02	9.49e-03	a member of the plasma membrane intrinsic protein subfamily PIP1.
AT4G00600	AT4G00600	-2.07	2.00e-03	
AT4G00760	APRR8	1.45	1.55e-03	Encodes a response-regulator like protein.
AT4G00780	AT4G00780	-1.47	2.53e-02	
AT4G00940	AtDOF4.1	-1.78	3.35e-03	
AT4G00980	AT4G00980	1.54	2.98e-03	
AT4G01130	AT4G01130	1.43	1.16e-02	
AT4G01430	UMAMIT29	-3.47	4.44e-02	
AT4G01470	ATTIP1.3	-2.37	1.39e-02	Encodes AtTIP1;3, functions as water and urea channels in pollen.

AT4G01480	AtPPa5	-1.4	5.28e-04	Encodes a protein that might have inorganic pyrophosphatase activity.
AT4G01575	AtKPI-2	1.84	2.72e-02	
AT4G01600	AT4G01600	-1.39	1.68e-02	
AT4G01730	AT4G01730	2.25	5.18e-03	
AT4G01780	AT4G01780	1.44	1.93e-02	
AT4G02100	AT4G02100	2.29	1.96e-03	
AT4G02290	AtGH9B13	2.6	4.80e-03	
AT4G02370	AT4G02370	-1	2.70e-02	
AT4G02520	ATGSTF2	-2.56	4.16e-03	Encodes glutathione transferase belonging to the phi class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002). The expression of this gene is upregulated by herbicide safeners such as benoxacor and fenclorim.
AT4G02760	AT4G02760	2.03	1.20e-04	
AT4G03205	hemf2	1.2	3.78e-02	
AT4G03950	AT4G03950	-2.98	4.23e-03	
AT4G03960	AtPFA-DSP4	-1.07	2.14e-02	
AT4G04470	PMP22	-1.06	8.10e-04	22-kD peroxisomal membrane protein, an integral membrane protein embedded in the lipid bilayer.
AT4G05100	AtMYB74	-1.21	2.95e-02	Member of the R2R3 factor gene family.
AT4G05120	ATENT3	-1.37	5.53e-03	Encodes an equilibrative nucleoside transporter AtENT3. Mutations of this locus allow mutants to grow on uridine analogue fluorouridine.
AT4G05190	ATK5	1.96	1.78e-02	ATK5 encodes a kinesin protein involved in microtubule spindle morphogenesis. It acts as a minus-end directed motor as well as a plus-end tracking protein (+TIP). Localizes to mitotic spindle midzones and regions rich in growing plus-ends within phragmoplasts.
AT4G08290	UMAMIT20	-3.61	7.56e-05	
AT4G08300	UMAMIT17	-1.94	3.14e-03	
AT4G08455	AT4G08455	-1.15	4.85e-02	
AT4G08570	AtHMP33	-4.01	9.73e-04	
AT4G09820	AtTT8	-2.55	5.30e-03	TT8 is a regulation factor that acts in a concerted action with TT1, PAP1 and TTG1 on the regulation of flavonoid pathways, namely proanthocyanidin and anthocyanin biosynthesis. Affects dihydroflavonol 4-reductase gene expression. It is thought that a ternary complex composed of TT2, TT8 and TTG1 is necessary for correct expression of BAN in seed endothelium. Also important for important for marginal trichome development.
AT4G10520	AT4G10520	-3.23	4.41e-02	
AT4G10530	AT4G10530	-4.99	4.49e-02	
AT4G10540	SBT3.8	-1.38	4.76e-02	
AT4G10955	AT4G10955	1.36	3.12e-02	
AT4G10960	UGE5	-1.05	2.88e-02	Encodes a protein with UDP-D-glucose 4-epimerase activity.
AT4G11260	ATSGT1B	-1.4	1.04e-04	Functions in plant disease resistance signaling, SCF(TIR1) mediated degradation of Aux/IAA proteins and HSP90 mediated degradation of R resistance proteins. AtSGT1a and AtSGT1b are functionally redundant in the resistance to pathogenes. AtSGT1b was more highly expressed than AtSGT1. The N-terminal TPR domain of AtSGT1a reduces the steady-state level of Arabidopsis SGT1 proteins whereas the same domain from AtSGT1b enhances SGT1 accumulation. The TPR domain is dispensable for SGT1 resistance.
AT4G11440	AT4G11440	-1.14	2.14e-02	
AT4G11720	GCS1	2.28	2.73e-04	Encodes HAP2 with the following predicted motifs : an N-terminal secretion signal, a single transmembrane domain and a C-terminal histidine-rich domain. HAP2 is expressed only in the haploid sperm and is required for pollen tube guidance and fertilization. Predominantly localized to sperm endoplasmic reticulum membranes. May also reside in other endomembranes, including the plasma membrane.
AT4G11780	TRM10	3.2	1.13e-02	
AT4G11890	ARCK1	-2.05	1.76e-02	
AT4G12030	BASS5	1.29	2.97e-02	Required for the biosynthesis of methionine-derived glucosinolates. Involved in the transport of 2-keto acids between chloroplasts and the cytosol.
AT4G12080	AHL1	-3.39	2.24e-03	
AT4G12290	CuAO	-1.23	2.71e-03	
AT4G12470	AZI1	-2.68	1.87e-03	Encodes AZI1 (AZELAIC ACID INDUCED 1). Involved in the priming of salicylic acid induction and systemic immunity triggered by pathogen or azelaic acid.
AT4G12480	EARLI1	-2.71	2.82e-02	a putative lipid transfer protein, vernalization-responsive and cold-induced
AT4G12500	AT4G12500	-2.73	9.29e-04	
AT4G14020	AT4G14020	-1.39	3.56e-03	
AT4G14060	AT4G14060	-1.13	3.40e-02	
AT4G14750	IQD19	1.67	4.77e-03	
AT4G14780	AT4G14780	-3.29	1.52e-03	
AT4G14819	AT4G14819	2.74	3.85e-02	
AT4G15248	BBX30	-2.04	1.75e-02	
AT4G15430	AT4G15430	-3.18	4.62e-07	
AT4G15550	IAGLU	-1.02	3.74e-02	UDP-glucose :indole-3-acetate beta-D-glucosyltransferase
AT4G15890	CAP-D3	2.04	2.89e-02	
AT4G16190	AT4G16190	-1.19	5.86e-03	
AT4G16600	PGSIP8	-2.7	1.41e-02	
AT4G16780	ATHB-2	-1.24	2.99e-02	Encodes a homeodomain-leucine zipper protein that is rapidly and strongly induced by changes in the ratio of red to far-red light. It is also involved in cell expansion and cell proliferation and in the response to auxin.
AT4G16970	AT4G16970	2.72	2.37e-02	
AT4G16983		3.02	1.33e-02	

AT4G17000	AT4G17000	-1.4	4.85e-02	
AT4G17250	AT4G17250	-1.54	9.49e-03	
AT4G18195	ATPUP8	-2.06	2.39e-02	Member of a family of proteins related to PUP1, a purine transporter. May be involved in the transport of purine and purine derivatives such as cytokinins, across the plasma membrane.
AT4G18197	ATPUP7	-1.89	6.22e-03	Member of a family of proteins related to PUP1, a purine transporter. May be involved in the transport of purine and purine derivatives such as cytokinins, across the plasma membrane.
AT4G18205	AtPUP21	-1.68	8.29e-03	
AT4G18210	ATPUP10	-1.37	1.31e-02	Member of a family of proteins related to PUP1, a purine transporter. May be involved in the transport of purine and purine derivatives such as cytokinins, across the plasma membrane.
AT4G18220	AT4G18220	-1.71	7.31e-03	
AT4G18230	AT4G18230	1.07	1.03e-02	
AT4G18470	SNI1	1.56	1.49e-02	Negative regulator of systemic acquired resistance (SAR), repressor of pathogenesis-related PR gene expression which is removed by NPR1 upon induction of SAR. Encodes leucine-rich nuclear protein. Conserved in plants, with putative orthologs found in several plant species. Many NPR1-dependent PR gene are specifically derepressed in the sni1 mutant. The structural similarity of SNI1 to Armadillo repeat proteins implies that SNI1 may form a scaffold for interaction with proteins that modulate transcription. Histone modification may be involved in SNI1-mediated repression of PR genes.
AT4G18640	MDIS2	1.39	2.62e-02	Required for root hair elongation during tip growth.
AT4G18700	ATWL4	-1.05	2.50e-02	Encodes CBL-interacting protein kinase 12 (CIPK12).
AT4G18890	BEH3	-1.54	3.56e-03	
AT4G19020	CMT2	1.2	8.73e-05	
AT4G19370	MWL-2	-2.73	3.98e-03	
AT4G19810	ChiC	-2.34	4.06e-02	
AT4G19880	AT4G19880	-1.22	5.97e-04	
AT4G20030	AT4G20030	-1.45	7.21e-04	
AT4G20110	BP80-3 ;1	-1.91	1.33e-02	
AT4G20240	CYP71A27	-2.62	3.72e-04	putative cytochrome P450
AT4G20260	ATPCAP1	-1.1	4.51e-03	Encodes a Ca2+ and Cu2+ binding protein. N-terminal myristylation on glycine 2 appears to enable it to associate tightly with the plasma membrane. Recombinant PCaP1 interacts strongly with phosphatidylinositol 3,5-bisphosphate (PtdIns(3,5)P2) and PtdIns (3,4,5)P3, and weakly with PtdIns(3,5)P2 and PtdIns(4,5). It also interacts with calmodulin (CaM) in a calcium-dependent manner. CaM does not interfere with PCaP1 membrane localization but does weaken interactions between it and the PtdInsPs. PCaP1 has an apparent Kd of 10 uM for Cu2+ and can bind six ions per protein. Transcript levels for PCaP1 first fall and then rise following exposure to CuCl2. Mannitol, sorbitol, and the flg22 oligopeptide also increase expression levels.
AT4G20940	GHR1	1.14	3.70e-03	
AT4G21120	AAT1	-1.07	4.64e-02	Encodes a member of the cationic amino acid transporter (CAT) subfamily of amino acid polyamine choline transporters. Mediates efficient uptake of Lys, Arg and Glu in a yeast system.
AT4G21270	ATK1	1.92	1.07e-02	Encodes a kinesin-like motor protein heavy chain. Loss of function mutations have reduced fertility and are defective in spindle formation in male meiosis.
AT4G21323	AT4G21323	1.24	2.26e-02	
AT4G21534	SPHK2	-1.33	6.68e-03	
AT4G21980	APG8A	-1.11	6.08e-04	Encodes APG8, a component of autophagy conjugation pathway. Delivered to the lumens of vacuole under nitrogen-starvation condition. Highest expression in flowers. mRNA abundance increased during dark-induced carbon starvation. Predominantly cytoplasmic with or without N starvation. Upon concanamycin A the protein accumulates in the central vacuole as punctuate structures that resemble autophagic bodies. This localization is more abundant upon N starvation.
AT4G22110	AT4G22110	1.57	2.14e-02	
AT4G22250	AT4G22250	2.91	2.53e-02	
AT4G22690	CYP706A1	-1.14	1.10e-02	member of CYP706A
AT4G22710	CYP706A2	-1.15	1.18e-02	member of CYP706A
AT4G22870	AT4G22870	-2.22	1.47e-02	
AT4G22880	ANS	-2.72	1.69e-03	encodes leucoanthocyanidin dioxygenase, which is involved in proanthocyanin biosynthesis. Mutant analysis suggests that this gene is also involved in vacuole formation.
AT4G23300	CRK22	-5.52	1.24e-02	Encodes a cysteine-rich receptor-like protein kinase.
AT4G23420	AT4G23420	-1.12	2.42e-03	
AT4G23430	AtTic32-IVa	-1.41	1.09e-04	
AT4G23600	CORI3	-1.17	1.75e-02	Encodes cystine lyase which is expected to be involved in amino acid metabolism, providing the plant with cysteine and the generation of precursors of ethylene biosynthesis. mRNA levels are elevated in response to wounding.
AT4G23920	ATUGE2	-1.2	2.30e-04	Encodes a protein with UDP-D-glucose 4-epimerase activity. Involved in growth and cell wall carbohydrate biosynthesis.
AT4G24140	AT4G24140	1.72	6.61e-03	
AT4G24510	CER2	2.23	7.31e-03	Involved in C28 to C30 fatty acid elongation.
AT4G24810	AT4G24810	1.35	3.98e-03	similar to ABC1 family protein, contains InterPro domain ABC1 protein (InterPro :IPR004147)
AT4G24860	AT4G24860	1.18	2.75e-03	
AT4G24890	ATPAP24	-1.06	2.15e-02	
AT4G25000	AMY1	-1.98	1.66e-03	Predicted to be secreted protein based on signalP prediction. Involved in starch mobilization. Mutants are defective in alpha-amylase activity. (Note : AMY1 has been found in the literature to be referred to as AMY3, which is not to be confused with AMY3/At1g69830).

AT4G25080	CHLM	1.02	4.31e-04	Encodes a protein with methyltransferase activity responsible for the methylation of magnesium protoporphyrin IX. Mutants defective in this gene are affected in chlorophyll biosynthesis and show a reduction in the accumulation of a number of major thylakoid-associated proteins including components of PSI (LHCI), PSII (LHCII, D1, CP43) and the cytochrome b6f complex (Cytf). By contrast, no significant changes were detected for the proteins of the stroma and the chloroplast envelope.
AT4G25310	AT4G25310	1.95	9.69e-03	
AT4G25433	AT4G25433	-6.82	8.81e-03	
AT4G25870	AT4G25870	1.17	2.93e-02	
AT4G25940	PICALM2b	-1.37	4.72e-02	
AT4G26660	AT4G26660	1.74	2.58e-02	
AT4G26810	AT4G26810	-1.84	6.79e-04	
AT4G26950	AT4G26950	-2.02	1.69e-03	
AT4G27020	AT4G27020	-1.19	4.72e-03	
AT4G27300	AT4G27300	-1.25	4.16e-03	
AT4G27370	ATVIIIB	1.8	3.79e-02	member of Myosin-like proteins
AT4G27820	BGLU9	-2.11	1.02e-03	
AT4G27830	AtBGLU10	-2.65	7.21e-04	
AT4G27900	AT4G27900	-1.18	4.43e-03	
AT4G27960	UBC9	-1.14	6.54e-07	ubiquitin conjugating enzyme
AT4G28100	AT4G28100	1.07	1.27e-02	
AT4G28230	AT4G28230	2	8.68e-03	
AT4G28250	ATEXPB3	2.54	1.59e-02	putative beta-expansin/allergen protein. Naming convention from the Expansin Working Group (Kende et al, 2004. Plant Mol Bio). Involved in the formation of nematode-induced syncytia in roots of Arabidopsis thaliana.
AT4G28650	MIK1	2.01	2.00e-02	
AT4G28780	AT4G28780	1.69	9.18e-04	
AT4G29170	ATMND1	-1.09	4.49e-02	A homolog of yeast, mouse and human mnd1delta protein. Null mutants exhibit normal vegetative and flower development ; however, during prophase I, chromosomes become fragmented resulting in random distribution of the fragments between polyads. Both male and female meiosis are defective and strong accumulation of AtRAD51 was observed in the inflorescence nuclei of mutant plants. Similarly to its yeast and animal homologues, AtMnd1 might play a role in DSB repair during meiosis.
AT4G29460	PLA2-GAMMA	-1.47	4.37e-02	
AT4G29700	AT4G29700	-3.19	2.41e-02	
AT4G29730	MSI5	2.19	2.67e-04	cell cycle-related repressor genes encoding WD-repeat proteins.
AT4G30270	MERI-5	-2.02	2.57e-02	encodes a protein similar to endo xyloglucan transferase in sequence. It is also very similar to BRU1 in soybean, which is involved in brassinosteroid response.
AT4G30610	BRS1	1.22	3.13e-02	Encodes a secreted glycosylated serine carboxypeptidase with broad substrate preference that is involved in brassinosteroid signalling via BRI1. It is proteolytically processed in vivo by a separate as yet unidentified protease.
AT4G30650	AT4G30650	-1.14	1.46e-03	
AT4G30850	HHP2	-1.54	4.55e-02	heptahelical transmembrane protein homologous to human adiponectin receptors and progestin receptors
AT4G31240	AtNRX2	-1.74	5.20e-04	
AT4G31250	PRK7	1.02	1.96e-02	
AT4G31330	AT4G31330	-1.82	2.12e-02	
AT4G31890	AT4G31890	1.32	3.31e-03	
AT4G31920	ARR10	-1.66	1.99e-02	Encodes an Arabidopsis response regulator (ARR) protein that acts in concert with other type-B ARRs in the cytokinin signaling pathway.
AT4G31980	AT4G31980	-2.02	1.27e-02	
AT4G32300	SD2-5	-1.16	8.55e-03	
AT4G32460	AthA1-1	2.19	1.39e-02	
AT4G32650	ATKC1	1.62	1.41e-02	Encodes KAT3, a member of the Shaker family of voltage-gated potassium channel subunits. Does not form functional potassium channel on its own. Involved in down-regulating AKT1 and KAT1 channel activity by forming heteromers with AKT1 or KAT1. The Shaker family K+ ion channels include five groups based on phylogenetic analysis (FEBS Letters (2007) 581 : 2357) : I (inwardly rectifying conductance) : AKT1 (AT2G26650), AKT5 (AT4G32500) and SPIK (also known as AKT6, AT2G25600) ; II (inward rectifying channel) : KAT1 (AT5G46240) and KAT2 (AT4G18290) ; III (weakly inward rectifying channel) : AKT2 (AT4G22200) ; IV (regulatory subunit involved in inwardly rectifying conductance formation) : KAT3 (also known as AtKC1, AT4G32650) ; V (outward rectifying channel) : SKOR (AT3G02850) and GORK (AT5G37500).
AT4G32940	AEP3	-2.16	4.82e-03	Encodes a vacuolar processing enzyme belonging to a novel group of cysteine proteinases that is expressed in vegetative organs and is upregulated in association with various types of cell death and under stressed conditions. They are essential in processing seed storage proteins and for mediating the susceptible response of toxin-induced cell death.
AT4G32950	AT4G32950	-3.54	1.55e-02	
AT4G33050	AtIQM1	-1.43	2.14e-02	
AT4G33110	AT4G33110	1.77	2.11e-02	
AT4G34160	CYCD3	1.77	2.00e-02	encodes a cyclin D-type protein involved in the switch from cell proliferation to the final stages of differentiation. The gene is transcriptionally regulated by cytokinin and brassinosteroid. Protein interacts with cyclin-dependent kinase inhibitor ICK1.
AT4G34180	CYCLASE1	-1.05	2.91e-03	
AT4G34220	RDK1	2.36	5.70e-03	
AT4G34230	ATCAD5	-1.01	3.88e-02	Encodes a catalytically active cinnamyl alcohol dehydrogenase which uses p-coumaryl aldehyde as a preferred substrate. It can also use sinapyl, caffeyl, coniferyl and d-hydroxyconiferyl aldehydes as substrates.

AT4G34510	KCS17	-2.16	1.70e-02	Encodes KCS17, a member of the 3-ketoacyl-CoA synthase family involved in the biosynthesis of VLCFA (very long chain fatty acids).
AT4G34760	SAUR50	1.99	2.81e-02	
AT4G34860	A/N-InvB	-2.42	1.39e-03	
AT4G34950	MFS1	-1.06	2.22e-02	
AT4G35440	ATCLC-E	1.34	3.65e-05	Enclodes a choride channel protein that is localized to the thlakoid membrane.
AT4G35750	AT4G35750	-1.29	9.46e-03	
AT4G36350	ATPAP25	-3.51	1.24e-03	
AT4G36380	ROT3	-1.17	3.14e-02	Encodes a cytochrome P-450 gene that is involved in leaf blade expansion by controlling polar cell expansion in the leaf length direction. Member of the CYP90C CYP450 family. ROT3 was shown to be involved in brassinosteroid biosynthesis, most likely in the conversion step of typhasterol (TY) to castasterone (CS). As 6-deoxo-CS was unable to restore the phenotype of rot3-1, it has been postulated that ROT3 might be specifically involved in the conversion of TY to CS in the C6-oxidation pathway of brassinolide. Recently, CYP90C1 was shown to catalyse the C-23 hydroxylation of several brassinosteroids (the enzyme has a broad specificity for 22-hydroxylated substrates).
AT4G36490	ATSFH12	1.98	2.05e-02	
AT4G36500	AT4G36500	-1.82	2.18e-03	
AT4G36920	AP2	-1.17	3.18e-02	Encodes a floral homeotic gene, a member of the AP2/EREBP (ethylene responsive element binding protein) class of transcription factors and is involved in the specification of floral organ identity, establishment of floral meristem identity, suppression of floral meristem indeterminancy, and development of the ovule and seed coat. AP2 also has a role in controlling seed mass. Dominant negative allele I28, revealed a function in meristem maintenance-mutant meristems are smaller than normal siblings. AP2 appears to act on the WUS-CLV pathway in an AG independent manner.
AT4G37030	AT4G37030	-3.41	1.23e-02	
AT4G37370	CYP81D8	-1.95	2.87e-03	member of CYP81D
AT4G37520	AT4G37520	-1.68	4.79e-03	
AT4G37530	AT4G37530	-1.5	3.03e-02	
AT4G37680	HHP4	-1.31	2.79e-03	heptahelical transmembrane protein HHP4
AT4G37800	XTH7	1.68	2.71e-03	
AT4G38320	HHP5	-1.78	3.73e-03	heptahelical transmembrane protein HHP5
AT4G38580	ATFP6	-1.1	1.59e-02	putative farnesylated protein (At4g38580) mRNA, complete
AT4G38740	ROC1	-1.44	2.67e-03	Encodes cytosolic cyclophilin ROC1.
AT4G38950	AT4G38950	1.84	3.22e-03	
AT4G39210	APL3	-1.11	1.18e-02	Encodes the large subunit of ADP-Glucose Pyrophosphorylase which catalyzes the first, rate limiting step in starch biosynthesis. The large subunit plays a regulatory role whereas the small subunit (ApS) is the catalytic isoform. Four isoforms (ApL1-4) have been identified. ApL3 is the major large subunit isoform present in inflorescences, fruits and roots.
AT4G39890	AtRABH1c	-1.32	1.02e-03	
AT4G40010	SNRK2-7	-1.68	8.49e-03	encodes a member of SNF1-related protein kinases (SnRK2) whose activity is activated by ionic (salt) and non-ionic (mannitol) osmotic stress.
AT5G01030	AT5G01030	1.26	3.60e-02	
AT5G01180	AtNPF8.2	1.47	7.44e-03	Encodes a dipeptide transporter expressed in pollen and ovules during early seed development. GFP-tagged PTR5 localizes to the plasma membrane.
AT5G01210	AT5G01210	-1.89	2.12e-02	
AT5G01220	SQD2	-1.47	8.45e-03	involved in sulfolipid biosynthesis
AT5G01540	LecRK-VI.2	-1.29	4.00e-02	Encodes LecRKA4.1, a member of the lectin receptor kinase subfamily A4 (LecRKA4.1 At5g01540; LecRKA4.2 At5g01550; LecRKA4.3 At5g01560). Together with other members of the subfamily, functions redundantly in the negative regulation of ABA response in seed germination.
AT5G01890	PXC2	1.32	1.78e-02	
AT5G02580	AT5G02580	-2.62	3.31e-03	
AT5G02950	PDP5	2.03	3.14e-03	
AT5G03150	JKD	2.76	2.23e-02	JKD is a nuclear-localized putative transcription factor with three zinc finger domains. jkd mutants show a number of root patterning defects including ectopic periclinal divisions in the cortex, increased cell numbers in the cortical and epidermal layers, a disrupted QC marker expression pattern, and disorganized QC and columella cells. jkd mutants also have a reduced number of meristematic cells in their roots. JKD can interact with the SCR and SHR proteins implicated in root patterning, as well as another zinc finger transcription factor, MAGPIE. All of these interactions require the first zinc finger in JKD according to a Y2H assay. There are also transcriptional interactions among these proteins. The initiation of JKD transcription does not appear to depend on SCR and SHR, but later expression in the post-embryonic QC cells and ground tissue initials is reduced in scr and shr mutants. JKD also appears to be required for SCR transcription beginning in the embryo. There is also some evidence that JKD plays a role in promoting the movement of SHR into the nucleus, particularly in QC cells, but this may be indirect.
AT5G03710	AT5G03710	2.6	3.02e-02	
AT5G03890	AT5G03890	-2.76	3.80e-02	
AT5G04080	AthCYSTM12	-1.17	6.29e-03	
AT5G04330	CYP84A4	-1.03	2.57e-02	
AT5G04475		-1.48	2.00e-02	
AT5G04980	AT5G04980	-1.03	1.90e-02	
AT5G05460	AtENGase85A	-2.08	8.23e-04	
AT5G05480	AT5G05480	-1.06	1.93e-02	

AT5G05940	ATROPGEF5	1.41	4.76e-02	Encodes a member of KPP-like gene family, homolog of KPP (kinase partner protein) gene in tomato. Also a member of the RopGEF (guanine nucleotide exchange factor) family, containing the novel PRONE domain (plant-specific Rop nucleotide exchanger), which is exclusively active towards members of the Rop subfamily.
AT5G05950	MEE60	-1.07	7.80e-03	
AT5G06300	LOG7	-2.78	2.18e-03	
AT5G06570	AT5G06570	-1.58	2.03e-02	
AT5G06670	Kin7.5	1.07	1.90e-02	
AT5G06710	HAT14	1.02	7.39e-03	Homeobox-leucine zipper protein.
AT5G07010	ATST2A	-3.19	2.32e-02	Encodes a sulfotransferase that acts specifically on 11- and 12-hydroxyjasmonic acid. Transcript levels for this enzyme are increased by treatments with jasmonic acid (JA), 12-hydroxyJA, JA-isoleucine, and 12-oxyphytodienoic acid (a JA precursor).
AT5G07030	AT5G07030	1.29	7.72e-03	
AT5G07100	WRKY26	-5.48	4.50e-02	Encodes WRKY DNA-binding protein 26 (WRKY26).
AT5G07610	AT5G07610	-2.01	2.73e-02	
AT5G07660	SMC6A	1.14	4.50e-03	Encodes SMC6A (STRUCTURAL MAINTENANCE OF CHROMOSOMES 6A), a component of the SMC5/6 complex. SMC5/6 complex promotes sister chromatid alignment and homologous recombination after DNA damage.
AT5G07680	ANAC079	-1.53	2.72e-02	
AT5G08030	AtGDPD6	-2.15	1.55e-02	
AT5G09300	AT5G09300	-1.89	1.75e-03	
AT5G09350	PI-4KBETA2	2.54	6.76e-03	Encodes a phosphatidylinositol 4-OH kinase, PI-4Kbeta2. Arabidopsis contains 12 PI-4Ks in three separate families : PI-4Kalphs, PI-4kbeta, and PI-4Kgamma. PI-4Kbeta2 is 83% identical to PI-4kbeta1 encoded by At5g64070. Important for polarized root hair growth as the loss of this gene and its close relative PI-4kbeta1, leads to the formation of abnormal root hairs.
AT5G09930	ABCF2	-1.64	1.93e-02	member of GCN subfamily
AT5G10140	AGL25	-1.23	6.03e-04	MADS-box protein encoded by FLOWERING LOCUS C - transcription factor that functions as a repressor of floral transition and contributes to temperature compensation of the circadian clock. Expression is downregulated during cold treatment. Vernalization, FRI and the autonomous pathway all influence the state of FLC chromatin. Both maternal and paternal alleles are reset by vernalization, but their earliest activation differs in timing and location. Histone H3 trimethylation at lysine 4 and histone acetylation are associated with active FLC expression, whereas histone deacetylation and histone H3 dimethylation at lysines 9 and 27 are involved in FLC repression. Expression is also repressed by two small RNAs (30- and 24-nt) complementary to the FLC sense strand 3 to the polyA site. The small RNAs are most likely derived from an antisense transcript of FLC. Interacts with SOC1 and FT chromatin in vivo. Member of a protein complex.
AT5G10150	SOK2	6.72	3.73e-03	
AT5G10510	AIL6	1.72	1.97e-02	Encodes an AP2-domain transcription factor involved in root stem cell identity and root development.
AT5G11110	ATSPS2F	-1.17	1.78e-02	Encodes a protein with putative sucrose-phosphate synthase activity.Involved in pollen exine formation.
AT5G11420	AT5G11420	2.48	3.80e-03	
AT5G11540	AtGulLO3	1.04	1.99e-02	
AT5G11600	AT5G11600	-1.2	9.29e-04	
AT5G11650	MAGL13	-1.04	1.31e-02	
AT5G11930	ROXY20	-2.26	6.32e-03	
AT5G12420	WSD7	-1.95	2.70e-02	
AT5G13080	ATWRKY75	-3.57	4.43e-02	WRKY75 is one of several transcription factors induced during Pi deprivation. It is nuclear localized and regulated differentially during Pi starvation. RNAi mediated suppression of WRKY75 made the plants more susceptible to Pi stress as indicated by the higher accumulation of anthocyanin during Pi starvation.
AT5G13840	CCS52B	2.3	8.90e-03	
AT5G13870	EXGT-A4	1.99	1.14e-02	EXGT-A4, endoxyloglucan transferase,
AT5G13970	AT5G13970	-1.06	1.69e-02	
AT5G14545		-2.6	2.48e-02	
AT5G14740	BETA	1.24	4.50e-03	Encodes a beta carbonic anhydrase likely to be localized in the cytoplasm. Expression of its mRNA is seen in etiolated seedlings and points to a possible nonphotosynthetic role for this isoform.
AT5G14940	AT5G14940	-1.36	2.17e-03	
AT5G15120	HUP29	-1.94	2.12e-02	
AT5G15230	GASA4	1.51	2.38e-02	gibberellin-regulated (GASA4)
AT5G15410	ATCNGC2	-1.01	1.93e-02	'defense, no death' gene (DND1) encodes a mutated cyclic nucleotide-gated cation channel; Same as CNGC2 (article ID 229) : Cyclic nucleotide gated channel, activated by cAMP, conducts K+ and other monovalent cations but excludes Na+, does not contain the GYG amino acid sequence found in other channels with this conductivity profile. Conducts Ca2+ into cells which is linked to the generation of NO and the NO signaling pathway involved in the innate immune response to pathogens.
AT5G15530	BCCP2	2.13	3.97e-04	biotin carboxyl carrier protein isoform 2 (BCCP2) mRNA,
AT5G16080	AtCXE17	-2.62	2.09e-03	
AT5G16250	AT5G16250	1.44	4.63e-02	
AT5G16390	BCCP	1.09	7.55e-04	Encodes for the biotin carboxyl-carrier subunit of the multi-enzyme plastidial acetyl-coenzyme A carboxylase complex.
AT5G16570	GLN1;4	-1.15	1.67e-02	Encodes a cytosolic glutamine synthetase, the enzyme has high affinity with substrate ammonium
AT5G16990	AT5G16990	-1.84	3.27e-02	molecular function has not been defined, was shown involved in oxidative stress tolerance.
AT5G17000	AT5G17000	-1.66	4.58e-02	
AT5G17220	ATGSTF12	-1.68	5.70e-03	Encodes glutathione transferase belonging to the phi class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002). Mutants display no pigments on leaves and stems.

AT5G17420	ATCESA7	1.06	1.10e-02	Encodes a xylem-specific cellulose synthase that is phosphorylated on one or more serine residues (on either S185 or one of S180 or S181).
AT5G17760	AT5G17760	-2.03	2.10e-03	
AT5G18130	AT5G18130	-1.23	1.94e-02	
AT5G18310	AT5G18310	-1.27	4.48e-02	
AT5G18470	AT5G18470	-3.39	7.31e-03	
AT5G19430	C3HC4	-1.09	3.30e-03	
AT5G19730	AT5G19730	2.1	1.06e-04	
AT5G19860	AT5G19860	-1.25	5.29e-03	
AT5G20150	ATSPX1	-1.92	1.08e-02	
AT5G20410	ATMGD2	4.75	6.79e-04	Encodes a type B monogalactosyldiacylglycerol (MGDG) synthase. Strongly induced by phosphate deprivation, and in non-photosynthetic tissues. Does not contribute to galactolipid synthesis under Pi-sufficient conditions but does under Pi starvation.
AT5G20630	ATGER3	1.36	4.46e-02	Encodes a germin-like protein. Its transcripts are more abundant in RNA from leaves collected in the evening, suggesting some kind of circadian regulation.
AT5G20740	AT5G20740	3.63	5.71e-04	
AT5G20790	AT5G20790	-2.18	4.64e-02	
AT5G22270	SIED1	-3.1	3.30e-02	
AT5G22400	AT5G22400	1.72	3.61e-03	
AT5G22430	AT5G22430	5.88	2.85e-02	
AT5G22460	AT5G22460	-1.43	8.34e-03	
AT5G22500	FAR1	2.15	4.84e-03	Encodes a member of the eight-member gene family encoding alcohol-forming fatty acyl-CoA reductases (FARs) identified in Arabidopsis thaliana. Three of the FARs, FAR1 (At5g22500), FAR4 (At3g44540) and FAR5 (At3g44550), are shown to generate the fatty alcohols found in root, seed coat, and wound-induced leaf tissue.
AT5G22920	AtRZPF34	1.08	3.83e-02	
AT5G23090	NF-YB13	-1.2	4.55e-02	
AT5G23230	NIC2	-1.95	9.41e-03	
AT5G23240	AtDjC17	-1.08	2.83e-02	
AT5G23660	AtSWEET12	-2.67	6.48e-04	homolog of the Medicago nodulin MTN3
AT5G23950	AT5G23950	-1.72	1.95e-02	
AT5G24230	AT5G24230	1.93	1.22e-03	
AT5G24580	AtHMP47	2.97	1.34e-04	
AT5G25370	PLDALPHA3	-1.72	5.95e-03	member of C2-PLD subfamily. Analyses on the gene structures/sequences, overall amino acid sequences, and domain structures indicate that PLDalpha3 is most closely related to other two PLDalphas than to other PLDs. Phylogenetic analysis has not identified a true ortholog for PLDalpha3. Involved in hyperosmotic response.
AT5G25460	DGR2	1.99	8.40e-04	
AT5G25790	AT5G25790	2.43	8.64e-04	
AT5G25930	AT5G25930	-1.71	1.62e-02	
AT5G26010	AT5G26010	-3.8	5.59e-03	
AT5G26340	ATSTP13	-2.17	1.85e-02	Encodes a protein with high affinity, hexose-specific/H+ symporter activity. The activity of the transporter appears to be negatively regulated by phosphorylation. Importantly, microarray analysis, as well as the study of the expression of this gene in mutants involved in programmed cell death (PCD) demonstrated a tight correlation between this gene's expression and PCD.
AT5G26670	AtPAE10	2.07	5.40e-03	
AT5G27093		-5.22	1.23e-02	
AT5G28300	AtGT2L	-1.76	4.44e-02	
AT5G33290	XGD1	-1.48	3.18e-03	Acts as a xylogalacturonan xylosyltransferase within the XGA biosynthesis pathway. Involved in pectin biosynthesis.
AT5G33406	AT5G33406	1.56	2.64e-02	
AT5G35380	AT5G35380	1.25	4.40e-02	
AT5G38310	AT5G38310	-5.56	1.47e-02	
AT5G38630	ACYB-1	-1.02	8.34e-03	Encodes for cytochrome b561.
AT5G38840	AT5G38840	-1.24	4.42e-02	
AT5G39050	PMAT1	-2.06	4.05e-02	
AT5G39670	CML46	-2.42	3.03e-02	
AT5G39720	AIG2L	-1.08	2.96e-02	
AT5G39790	PTST	1.18	2.92e-03	Encodes a chloroplast localized protein with starch binding activity that may be involved in carbohydrate metabolism.
AT5G39890	HUP43	-2.04	1.42e-03	
AT5G40010	AATP1	-1.66	3.01e-03	
AT5G40310	AT5G40310	-2.03	2.86e-02	
AT5G40450	RBB1	-2.65	5.91e-03	
AT5G40610	GPDHp	1.46	1.01e-03	
AT5G40690	AT5G40690	-2.06	1.40e-02	
AT5G40780	AtLHT1	-1.43	2.00e-02	Encodes LHT1 (lysine histidine transporter), a high-affinity transporter for cellular amino acid uptake in both root epidermis and leaf mesophyll.
AT5G40800	AITR4	-1.42	2.25e-02	
AT5G41210	ATGSTT1	-1.21	1.78e-02	Encodes glutathione transferase belonging to the theta class of GSTs. Naming convention according to Wagner et al. (2002).
AT5G41460	AT5G41460	1.09	7.97e-03	

AT5G41690	AT5G41690	1.57	3.04e-02	
AT5G42010	AT5G42010	-1.7	8.45e-03	
AT5G42440	AT5G42440	-2.41	2.76e-02	
AT5G42800	DFR	-3.48	1.16e-03	dihydroflavonol reductase. Catalyzes the conversion of dihydroquercetin to leucocyanidin in the biosynthesis of anthocyanins.
AT5G42980	ATH3	-1.09	3.98e-03	encodes a cytosolic thioredoxin that reduces disulfide bridges of target proteins by the reversible formation of a disulfide bridge between two neighboring Cys residues present in the active site. Thioredoxins have been found to regulate a variety of biological reactions in prokaryotic and eukaryotic cells.
AT5G43420	ATL16	-2.07	2.98e-03	
AT5G43450	AT5G43450	-1.09	4.02e-02	encodes a protein whose sequence is similar to ACC oxidase
AT5G43530	RAD5B	2.06	4.13e-02	
AT5G43780	APS4	-1.8	9.18e-04	sulfate adenylyltransferase, ATP sulfurylase
AT5G44530	AT5G44530	1.49	6.69e-03	
AT5G45310	AT5G45310	-5.89	2.82e-02	
AT5G45350	GPRP2	-1.01	2.81e-02	
AT5G45580	GFR	-1.69	8.55e-03	
AT5G45950	AT5G45950	3.02	3.84e-04	
AT5G46050	AtNPF5.2	-1.61	2.79e-02	Encodes a di- and tri-peptide transporter involved in responses to wounding, virulent bacterial pathogens, and high NaCl concentrations. The protein is predicted to have 12 transmembrane helicies.
AT5G46870	BPL5	-1.94	2.27e-02	
AT5G47060	AT5G47060	-1.26	7.73e-03	
AT5G47090	AT5G47090	-1.18	2.14e-02	
AT5G47190	PRPL19	1.94	6.20e-03	
AT5G47330	AT5G47330	-3.07	1.41e-02	
AT5G47500	PME5	3.16	1.08e-02	
AT5G47740	AT5G47740	-3.36	8.55e-03	
AT5G47860	AT5G47860	-1.11	4.24e-03	
AT5G47960	ATRABA4C	-1.64	3.31e-03	Encodes a small molecular weight g-protein.
AT5G48300	ADG1	-1.18	2.54e-02	Encodes the small subunit of ADP-glucose pyrophosphorylase. The small subunit is the catalytic isoform responsible for ADP-glucose pyrophosphorylase activity. The presence of the small subunit is required for large subunit stability. Two isoforms of the small subunit (ApS1 and ApS2) have been described. ApS1 is the major small subunit isoform present in all plant tissues tested.
AT5G48310	RASD1	1.94	3.03e-02	
AT5G48540	AT5G48540	-1.45	1.55e-02	
AT5G48560	CIB2	-1.91	2.05e-03	
AT5G48740	AT5G48740	1.61	4.55e-02	
AT5G48900	AT5G48900	2.32	8.51e-04	
AT5G49430	AT5G49430	1.09	5.93e-04	
AT5G49500	AT5G49500	-1.01	4.67e-02	
AT5G49600	AT5G49600	-5.47	7.77e-03	
AT5G51600	ATMAP65-3	1.62	4.45e-02	Mutant has defective roots. Essential for giant cell ontogenesis. Role in organizing the mitotic microtubule array during both early and late mitosis in all plant organs.
AT5G52750	AT5G52750	-2.33	4.71e-03	
AT5G52860	ABCG8	2.66	3.04e-02	
AT5G53010	AT5G53010	1.61	3.50e-02	
AT5G53080	WTG1	-1.31	8.73e-05	
AT5G53120	ATSPDS3	-1.2	8.70e-03	encodes a novel spermine synthase and is a paralog of previously characterized spermidine synthases, SPDS1 and SPDS2. SPDS3 forms heterodimers with SDPS2, which in turn forms heterodimers with SDPS1 in vivo. The gene does not complement speDelta3 deficiency of spermidine synthase in yeast but DOES complement speDelta4 deficiency.
AT5G53150	AT5G53150	1.17	1.38e-02	
AT5G53460	GLT1	1.52	1.60e-03	NADH-dependent glutamate synthase
AT5G53550	ATYSL3	-1.45	4.89e-04	
AT5G53730	NHL26	-1.17	1.61e-02	
AT5G54060	UF3GT	-1.9	1.11e-02	
AT5G54590	CRLK1	1.43	5.53e-03	
AT5G54940	AT5G54940	-1.14	9.94e-03	
AT5G54960	PDC2	-1.28	3.61e-03	pyruvate decarboxylase-2
AT5G55050	AT5G55050	-1.65	3.11e-02	
AT5G55340	AT5G55340	-6.01	1.96e-02	
AT5G55370	AT2	-3.29	4.21e-02	
AT5G55450	AtLTP4.4	-1.81	1.83e-02	
AT5G55480	GDPDL4	1.91	2.99e-02	Glycerophosphoryl diester phosphodiesterase-like protein involved in cell wall cellulose accumulation and pectin linking. Impacts root hair, trichome and epidermal cell development.
AT5G55520	AT5G55520	2.29	2.04e-02	
AT5G55730	FLA1	1.12	4.51e-03	fasciclin-like arabinogalactan-protein 1 (Fla1)
AT5G56120	AT5G56120	3.37	3.87e-03	

AT5G56580	ANQ1	1.34	4.88e-02	Encodes a member of the MAP Kinase Kinase family of proteins. It can phosphorylate MPK12 in vitro and it can be dephosphorylated by MKP2 in vitro.
AT5G56850	AT5G56850	1.33	1.29e-02	
AT5G57130	SMXL5	1.71	4.12e-02	
AT5G57200	PICALM2a	-1.59	3.44e-02	
AT5G57970	AT5G57970	1.66	1.35e-02	
AT5G58070	ATTIL	-1.17	4.80e-03	Encodes a temperature-induced lipocalin TIL1. Involved in thermotolerance. Peripherally associated with plasma membrane.
AT5G58580	ATL63	-1.3	2.85e-02	
AT5G58650	PSY1	-1.25	2.79e-02	Encodes PSY1, an18-aa tyrosine-sulfated glycopeptide that promotes cellular proliferation and expansion. PSY1 is widely expressed in various tissues, including shoot apical meristem, and is highly up-regulated by wounding. Perception of PSY1 depends on At1g72300, a leucine-rich repeat receptor kinase (LRR-RK).
AT5G58960	CHIQL10	-1.41	2.75e-03	Mutant plants display impaired light-regulation of the hypocotyl randomization response.
AT5G59790	SOK5	-1.18	2.26e-02	
AT5G60150	AT5G60150	2.27	3.46e-02	
AT5G60270	LecRK-I.7	-1.27	9.60e-03	
AT5G60670	RPL12C	5.65	5.29e-03	
AT5G60950	COBL5	-1.37	1.58e-02	
AT5G60970	TCP5	-1.37	7.11e-03	TCP gene involved in heterochronic control of leaf differentiation.
AT5G61280	AT5G61280	-2.83	1.11e-03	
AT5G61320	CYP89A3	-1.79	1.84e-02	member of CYP89A
AT5G61430	ANAC100	-1.7	1.25e-02	
AT5G61520	AT5G61520	-1.16	1.40e-02	
AT5G61660	AT5G61660	-1.51	1.22e-03	
AT5G62230	ERL1	1.64	1.75e-03	Encodes a receptor-like kinase that, together with ER and ERL2 governs the initial decision of protodermal cells to either divide proliferatively to produce pavement cells or divide asymmetrically to generate stomatal complexes. It is important for maintaining stomatal stem cell activity and preventing terminal differentiation of the meristemoid into the guard mother cell. Along with erl2 functionally compensates for loss of erecta during integument development.
AT5G62380	ANAC101	1.91	1.55e-02	Encodes a NAC-domain transcription factor involved in xylem formation. Induces transdifferentiation of various cells into metaxylem vessel elements. Located in the nucleus. Expression induced in the presence of auxin, cytokinin and brassinosteroids.
AT5G62550	AT5G62550	1.5	5.66e-03	
AT5G63180	AT5G63180	2.37	6.24e-05	
AT5G63310	ATNDPK2	1.02	7.11e-03	Maintains intracellular dNTP levels except ATP. Plays a role in response to oxidative stress and UV. Involved in phytochrome-mediated light signaling. Participates in auxin-regulated processes, partly through the modulation of auxin transport. H-bonding with His-197 inside the nucleotide-binding pocket is critical for NDPK2 functioning.
AT5G63850	AAP4	-1.07	3.80e-02	Amino acid transporter whose expression is downregulated by dehydration.
AT5G64000	ATSAL2	-2.31	1.58e-02	3'(2'),5'-bisphosphate nucleotidase
AT5G64230	AT5G64230	-1.45	2.93e-02	
AT5G64870	FLOT3	-1.59	1.42e-02	
AT5G65050	AGL31	-1.94	2.42e-03	Originally published as Agamous like MADS-box protein AGL31. One of a group of MADS box genes involved in control of flowering time. Four variant sequences have been identified for this locus but have not been characterized for differences in expression pattern and/or function.
AT5G65060	AGL70	-1.71	1.88e-02	MADS domain protein - flowering regulator that is closely related to FLC
AT5G65440	AT5G65440	1.13	1.20e-02	
AT5G65450	UBP17	2.04	1.04e-04	Encodes a ubiquitin-specific protease.
AT5G65500	PUB50	-1.69	1.52e-03	
AT5G65590	SCAP1	-1.6	2.84e-03	
AT5G65640	bHLH093	1.04	8.76e-03	
AT5G66020	ATSAC1B	1.34	4.41e-02	Mutants in this gene are unable to express female sterility in response to beta-aminobutyric acid, as wild type plants do. non-consensus AT donor splice site at exon 7, TA donor splice site at exon 10, AT acceptor splice at exon 13.
AT5G66230	AT5G66230	2.43	7.80e-03	
AT5G66310	AT5G66310	1.85	3.16e-02	
AT5G66520	CREF7	1.09	1.41e-02	
AT5G66710	AT5G66710	-3.34	5.51e-04	
AT5G67080	MAPKKK19	-3.22	1.34e-02	member of MEKK subfamily
AT5G67210	IRX15-L	-3	5.29e-03	
AT5G67460	AT5G67460	1.4	3.02e-02	
ATCG00350	PSAA	-1.85	4.77e-02	Encodes psaA protein comprising the reaction center for photosystem I along with psaB protein ; hydrophobic protein encoded by the chloroplast genome.
ATCG00810	RPL22	1.23	1.63e-03	encodes a chloroplast ribosomal protein L22, a constituent of the large subunit of the ribosomal complex
ATCG01110	NDHH	1.03	3.31e-02	Encodes the 49KDa plastid NAD(P)H dehydrogenase subunit H protein. Its transcription is regulated by an ndhF-specific plastid sigma factor, SIG4.
ATMG00020		-2.56	4.64e-02	
ATMG01360	COX1	-1.68	3.78e-02	cytochrome c oxidase subunit 1
ATMG01390		-3.7	4.40e-03	

Table S22 – Processus biologique (Biological process ; BP go term) significativement enrichis entre les populations CHAR-M et CHAR-W. ID : numero du BP, FDR : test statistique du *false rate discovery*, Gene : gène impliqués dans l'enrichissement de la voie.

ID	Description	FDR	gene
GO :0009991	response to extracellular stimulus	6.59E-04	AT1G78380 AT4G21980 AT5G20410 AT2G18670 AT1G67750 AT5G53460 AT2G26660 AT1G43910 AT2G16430 AT5G14740 AT4G20260 AT3G04530 AT4G34220 AT2G27190 AT2G45130 AT1G74020 AT5G47060 AT5G01220 AT3G55880 AT1G58180 AT5G20150 AT2G02990 AT2G11810 AT5G61430 AT2G04080 AT3G20660 AT2G14210 AT4G31330 AT4G34950 AT2G47190 AT1G05680 AT3G03540 AT2G47880 AT1G55510 AT1G78830 AT5G13080
GO :0046283	anthocyanin-containing compound metabolic process	9.25E-04	AT4G27830 AT5G42800 AT4G22880 AT4G09820 AT5G17220 AT1G08450 AT5G47740 AT5G54060 AT2G02990 AT4G31920 AT1G75040 AT3G29590 AT1G03940 AT3G61920
GO :0009407	toxin catabolic process	1.52E-03	AT1G74590 AT1G78380 AT1G59700 AT1G78340 AT2G02930 AT1G59670 AT4G02520 AT5G17220 AT1G27130 AT5G41210 AT2G30870
GO :0009718	anthocyanin-containing compound biosynthetic process	4.96E-03	AT5G42800 AT4G22880 AT4G09820 AT5G47740 AT5G54060 AT2G02990 AT1G75040 AT3G29590 AT1G03940 AT3G61920
GO :0009636	response to toxic substance	7.49E-03	AT1G74590 AT1G78380 AT1G59700 AT2G04070 AT1G78340 AT1G22430 AT2G02930 AT1G59670 AT5G42980 AT4G02520 AT5G17220 AT2G04080 AT1G27130 AT4G23600 AT5G41210 AT2G30870 AT1G64710 AT4G22110 AT2G04050 AT1G32540 AT1G58340
GO :0098754	detoxification	7.49E-03	AT1G74590 AT1G78380 AT1G59700 AT2G04070 AT1G78340 AT1G22430 AT2G02930 AT1G59670 AT4G02520 AT5G17220 AT2G04080 AT1G27130 AT5G41210 AT2G30870 AT1G64710 AT4G22110 AT2G04050 AT1G32540 AT1G58340
GO :0031667	response to nutrient levels	7.49E-03	AT4G21980 AT5G20410 AT1G67750 AT5G53460 AT2G26660 AT1G43910 AT2G16430 AT5G14740 AT4G20260 AT3G04530 AT2G27190 AT2G45130 AT1G74020 AT5G47060 AT5G01220 AT3G55880 AT1G58180 AT5G20150 AT2G02990 AT2G11810 AT5G61430 AT2G14210 AT2G47190 AT3G03540 AT2G47880 AT1G55510 AT1G78830 AT5G13080
GO :0031668	cellular response to extracellular stimulus	7.49E-03	AT1G78380 AT4G21980 AT5G20410 AT2G18670 AT2G26660 AT1G43910 AT2G16430 AT4G20260 AT3G04530 AT4G34220 AT2G27190 AT2G45130 AT1G74020 AT5G01220 AT3G55880 AT5G20150 AT2G02990 AT2G11810 AT2G04080 AT3G20660 AT4G31330 AT2G47190 AT1G05680 AT3G03540 AT2G47880
GO :0007018	microtubule-based movement	8.81E-03	AT4G38950 AT3G10310 AT2G47500 AT4G21270 AT4G05190 AT5G06670 AT5G55520 AT4G26660 AT3G45850 AT3G23670 AT5G66310 AT1G18370
GO :0071496	cellular response to external stimulus	9.68E-03	AT1G78380 AT4G21980 AT5G20410 AT2G18670 AT2G26660 AT1G43910 AT2G16430 AT4G20260 AT3G04530 AT4G34220 AT2G27190 AT2G45130 AT1G74020 AT5G01220 AT3G55880 AT5G20150 AT2G02990 AT2G11810 AT2G04080 AT3G20660 AT4G31330 AT2G47190 AT1G05680 AT3G03540 AT2G47880
GO :0002376	immune system process	1.05E-02	AT1G61360 AT2G44490 AT4G12500 AT2G18670 AT2G43620 AT1G61490 AT4G12470 AT4G36500 AT2G21660 AT1G55450 AT5G43420 AT1G56120 AT5G47960 AT5G52750 AT1G08450 AT2G39400 AT4G18205 AT1G76360 AT1G70920 AT4G22690 AT4G22710 AT1G04330 AT5G11650 AT3G54420 AT1G27130 AT1G49000 AT5G40690 AT5G25930 AT3G51660 AT5G15410 AT1G67920 AT1G13520 AT2G04515 AT4G34950 AT2G46430 AT3G16030 AT5G42440 AT4G12480 AT3G52400 AT1G69790 AT5G01540 AT5G39050 AT2G25735 AT1G32540 AT5G18310
GO :0009812	flavonoid metabolic process	1.20E-02	AT4G15430 AT2G36970 AT4G27830 AT5G42800 AT4G22880 AT4G09820 AT5G17220 AT1G08450 AT5G41460 AT5G47740 AT1G73325 AT5G54060 AT2G02990 AT4G31920 AT2G26170 AT1G75040 AT3G29590 AT1G03940 AT3G61920
GO :0016036	cellular response to phosphate starvation	1.80E-02	AT5G20410 AT2G26660 AT2G16430 AT3G04530 AT2G27190 AT2G45130 AT5G01220 AT5G20150 AT2G02990 AT2G11810 AT2G47190 AT3G03540
GO :0009828	plant-type cell wall loosening	3.49E-02	AT4G28250 AT2G28950 AT4G30270 AT1G73360 AT2G37640 AT2G03090
GO :0042594	response to starvation	3.49E-02	AT4G21980 AT5G20410 AT2G26660 AT1G43910 AT2G16430 AT4G20260 AT3G04530 AT2G27190 AT2G45130 AT1G74020 AT5G47060 AT5G01220 AT3G55880 AT5G20150 AT2G02990 AT2G11810 AT5G61430 AT2G47190 AT3G03540 AT2G47880 AT1G78830
GO :0009267	cellular response to starvation	4.13E-02	AT4G21980 AT5G20410 AT2G26660 AT1G43910 AT2G16430 AT4G20260 AT3G04530 AT2G27190 AT2G45130 AT1G74020 AT5G01220 AT3G55880 AT5G20150 AT2G02990 AT2G11810 AT2G47190 AT3G03540 AT2G47880
GO :0009404	toxin metabolic process	4.73E-02	AT1G74590 AT1G78380 AT1G59700 AT1G78340 AT2G02930 AT1G59670 AT4G02520 AT5G17220 AT1G27130 AT5G41210 AT2G30870 AT1G13520 AT4G15550 AT5G39050

Table S23 – Enrichissement KEGG des DEG significatifs entre les populations CHAR-M et CHAR-W (pval > 0.05 et $|\text{logfc}| < 0.05$). La colonne p-value indique la significativité brute du test d'enrichissement, la colonne FDR représente le taux de faux positifs (false rate discovery). En raison du faible nombre de pathway KEGG identifiés, les catégories représentant une p-valeur < 0.05 sont représentées à défaut des valeurs de FDR. Enfin, geneID liste les identifiants des gènes associés à chaque catégorie.

ID	Description	pvalue	FDR	geneID
ath04814	Motor proteins	1.10E-04	6.02E-03	AT4G38950 AT3G58160 AT1G52245 AT2G31900 AT5G06670 AT3G45850 AT3G23670 AT5G66310 AT1G18370 AT4G27370 AT2G33240
ath00999	Biosynthesis of various plant secondary metabolites	1.36E-04	6.02E-03	AT2G44490 AT1G59950 AT1G78950 AT4G27830 AT4G27820 AT1G26560 AT3G62740 AT3G62750 AT1G09240
ath00480	Glutathione metabolism	3.03E-04	8.93E-03	AT1G74590 AT1G78380 AT1G59700 AT1G78340 AT2G02930 AT1G59670 AT4G02520 AT5G17220 AT5G53120 AT1G27130 AT5G41210 AT2G30870
ath00940	Phenylpropanoid biosynthesis	2.99E-03	6.61E-02	AT3G62860 AT3G50740 AT4G37520 AT2G22990 AT5G04330 AT4G37530 AT4G34230 AT1G05260 AT1G80820

ath04142	Lysosome	8.10E-03	1.10E-01	AT2G01890 AT1G62710 AT4G32940 AT4G16190 AT1G80830 AT2G16510 AT5G47330 AT2G01880
ath00500	Starch and sucrose metabolism	8.15E-03	1.10E-01	AT2G44490 AT4G27830 AT4G27820 AT4G25000 AT1G26560 AT3G62740 AT3G62750 AT4G02290 AT4G39210 AT5G11110 AT1G22210 AT5G48300
ath00910	Nitrogen metabolism	8.69E-03	1.10E-01	AT5G53460 AT5G14740 AT1G58180 AT5G16570 AT1G12940
ath00350	Tyrosine metabolism	1.25E-02	1.31E-01	AT1G22430 AT4G12290 AT1G62810 AT1G64710 AT4G22110
ath00565	Ether lipid metabolism	1.33E-02	1.31E-01	AT1G07230 AT5G25370 AT3G03530 AT3G03540
ath00562	Inositol phosphate metabolism	1.80E-02	1.59E-01	AT1G07230 AT5G09350 AT3G03530 AT3G56960 AT5G64000 AT3G03540 AT5G66020
ath00040	Pentose and glucuronate interconversions	2.36E-02	1.79E-01	AT5G63180 AT5G19730 AT5G48900 AT1G67750 AT1G04680 AT3G53190
ath00520	Amino sugar and nucleotide sugar metabolism	2.42E-02	1.79E-01	AT4G23920 AT2G43620 AT2G43570 AT1G02730 AT4G39210 AT3G54420 AT5G48300 AT4G10960 AT4G19810
ath00564	Glycerophospholipid metabolism	2.75E-02	1.87E-01	AT3G03310 AT1G07230 AT5G40610 AT2G38110 AT5G25370 AT3G03530 AT5G08030 AT3G03540
ath00460	Cyanoamino acid metabolism	2.96E-02	1.87E-01	AT2G44490 AT4G27830 AT4G27820 AT1G26560 AT3G62740 AT3G62750
ath00941	Flavonoid biosynthesis	3.66E-02	2.16E-01	AT5G42800 AT4G22880 AT4G22870

Table S24 – Métabolites différentiellement exprimés entre les individus CHAR-M et CHAR-W (pval > 0.05 et |logfc| < 0.05). Leurs identifiant PubChemID, leurs nom simplifier ainsi que leur catégorie classyfire sont indiquées dans les colonnes de même nom. PubChem_cid indique l'identifiant PubChem lorsque celui était disponible, Name correspond au nom du composé identifié, et Classyfire_subclass précise la sous-classe chimique selon ClassyFire. Les entrées UNK indiquent que l'information n'était pas disponible.

log2.FC.	raw.pval	PubChemID	Name	Classyfire subclass
-1.50	3.37E-03	UNK		Tricarboxylic acids and derivatives
-2.13	1.40E-02	53463000		Flavans
-2.07	1.14E-02	677	butanoic acid	Fatty acids and conjugates
-1.95	3.79E-02	23724672		Purine ribonucleotides
-2.66	5.97E-03	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.34	6.74E-03	UNK		Stilbene glycosides
-1.08	6.89E-03	57509528		UNK
-1.48	6.95E-03	163063039		Amino acids, peptides, and analogues
-2.73	1.84E-04	45359849		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-2.16	5.53E-03	4966253		UNK
-1.67	4.87E-03	139531443	acetic acid	Tricarboxylic acids and derivatives
-1.12	5.58E-03	12110170	PRENYLFLAVONOIDS	Flavans
-1.46	9.82E-03	73836028		Furoic acid and derivatives
-1.75	1.79E-05	75952089		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.61	2.22E-03	350		Amino acids, peptides, and analogues
2.57	3.49E-03	1166	GLUCOSE-URIDINE	Pyrimidine nucleotide sugars
-1.64	4.66E-03	465181		Amino acids, peptides, and analogues
-2.46	1.31E-04	443024	acanthoside B	UNK
1.09	3.00E-02	2747835		UNK
-1.20	6.59E-03	85123923		UNK
-2.98	1.50E-05	2074	AKLAVIN	UNK
-2.56	1.55E-06	2074	AKLAVIN	UNK
-2.38	1.56E-04	162793883		1-benzopyrans
2.13	4.39E-03	7315495		UNK
1.77	5.23E-03	7427	trehalose	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.54	9.36E-04	UNK		UNK
-2.23	2.99E-04	10461749		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.18	4.23E-02	2747844		UNK
-1.73	2.54E-03	162935814		UNK
-1.28	1.84E-02	49867926		Anilides
-1.80	2.01E-02	45360248		Terpene glycosides
-1.52	2.37E-02	20584232		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-2.28	1.60E-04	UNK		UNK
-1.54	1.13E-02	78072552		Hydrolyzable tannins
1.41	8.13E-03	348159	Caffeoyl quinic acid	Alcohols and polyols
-1.65	1.83E-02	UNK		UNK
-2.21	8.83E-05	1072	riboflavin B2	Alloxazines and isoalloxazines
1.58	1.06E-03	UNK		UNK
1.48	8.83E-03	4479887		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
2.35	3.14E-02	72680932		Flavonoid glycosides
-2.69	1.05E-03	85286595		Steroidal glycosides
-2.71	1.31E-05	163098690		Furanoisoflavonoids
-1.77	7.77E-03	162956944		Furanoisoflavonoids
1.59	2.42E-03	76043909		UNK
-1.64	4.20E-03	4342730		Rotenoids
-1.09	1.58E-02	UNK		Flavonoid glycosides
-1.86	5.96E-04	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.51	1.02E-02	162890285		UNK
-1.71	1.40E-02	75528900		Terpene lactones
-2.21	3.24E-03	1285259		UNK
-1.51	3.69E-02	UNK		UNK
3.18	2.43E-02	163083225		Amino acids, peptides, and analogues
1.16	4.92E-02	121541653		Pyranoisoflavonoids
-1.68	5.19E-03	UNK		UNK
-1.05	3.39E-02	UNK		UNK
1.88	1.39E-03	129894957		Benzoic acids and derivatives
1.95	6.67E-03	4837748		Amino acids, peptides, and analogues
-1.90	3.98E-04	UNK		UNK
-2.93	2.57E-07	110210240		Amino acids, peptides, and analogues
-1.64	1.20E-02	74193136		Terpene glycosides
-1.85	2.10E-04	45359929	rhamnetin 3-sophoroside	Flavonoid glycosides
-1.59	1.37E-02	163103382		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-3.54	6.89E-05	163022622		UNK
1.70	1.60E-02	926		UNK
-1.47	1.26E-02	UNK		UNK
-1.34	8.77E-03	163025549		Terpene glycosides
1.68	1.92E-02	181976	hydroxyglutaric acid	Beta hydroxy acids and derivatives
-2.18	4.18E-02	449	mavalonic acid	Fatty acids and conjugates
-2.11	1.90E-03	6106	leucine	Amino acids, peptides, and analogues
-1.48	8.39E-04	6106	leucine	Amino acids, peptides, and analogues
-1.41	6.63E-04	19	dihydrobenzoic acid	Benzoic acids and derivatives
-1.04	9.69E-04	6989	thymol	Monoterpenoids
-1.29	1.81E-03	325	benzenemethanol	Monoterpenoids
2.12	4.47E-02	7417		Carbonyl compounds
1.79	2.29E-02	71	oxoadipic acid	UNK
-2.28	3.08E-04	7057	Naphthylamine	UNK
-1.45	2.74E-02	1094		Alcohols and polyols
1.85	3.70E-02	UNK		UNK
-2.27	4.60E-02	1050	pyridoxal	Pyridine carboxaldehydes
-1.58	1.03E-02	5225329		Amino acids, peptides, and analogues

1.93	2.90E-02	71	oxoadipic acid	UNK
-1.41	3.01E-02	UNK		Carbonyl compounds
1.46	2.83E-02	1374	2-(hydroxymethyl)piperidine-3	UNK
-2.75	4.29E-03	6057	tyrosine	Amino acids, peptides, and analogues
-2.35	1.75E-04	1148	tryptophan	Indolyl carboxylic acids and derivatives
1.87	5.80E-03	30215	fema 4394	Oxazoles
1.52	4.00E-03	UNK		UNK
1.35	7.35E-03	UNK		UNK
2.26	5.16E-04	309	aconitic acid	Tricarboxylic acids and derivatives
1.48	1.14E-02	72740287		Amines
-1.93	5.78E-04	142054	benzene	UNK
-2.67	1.16E-04	92904	indole-3-lactic acid	Indolyl carboxylic acids and derivatives
-2.56	3.07E-02	123689		Carboximidic acids
-1.36	1.08E-03	2752680		UNK
2.65	2.56E-02	23190894	UHFFFAOYSA-N	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.15	2.18E-03	57168372		Carbonyl compounds
-1.39	8.78E-03	53945541		Hydroxycinnamic acids and derivatives
-1.07	1.90E-02	53395276		UNK
2.42	3.75E-02	466	hexose-1-phosphate	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.45	1.81E-03	4652		Amino acids, peptides, and analogues
-2.05	2.04E-02	3364668		Amino acids, peptides, and analogues
-1.17	1.11E-02	75114999		UNK
-1.93	4.82E-03	1651	adenosine	UNK
-2.73	4.95E-05	1148	tryptophan	Indolyl carboxylic acids and derivatives
1.95	5.70E-03	24496	selenohomocystine	Amino acids, peptides, and analogues
-1.84	3.60E-04	76084327		UNK
-1.24	1.05E-03	53779314		Hydroxycinnamic acids and derivatives
-1.24	5.25E-03	15624543		Alcohols and polyols
-1.53	4.86E-03	82018758		UNK
-2.39	3.20E-03	162822164		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.06	7.25E-03	53462251	beta-d-xylopyranose	Benzoic acids and derivatives
-1.46	2.93E-03	324796	homoarbutin	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
2.94	5.42E-03	18	2	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-2.38	6.68E-03	643		Imidazoles
-2.47	3.63E-02	163076824		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.42	2.91E-02	14730853		Glycosylglycerols
-1.90	2.33E-02	74033878		Glycosylglycerols
-1.17	2.67E-02	UNK		UNK
-2.87	3.02E-02	163076824		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.28	3.91E-02	64513019		Anisoles
-2.36	3.79E-03	UNK		Phenylbenzodioxanes
-1.69	3.94E-03	129713899		Acetophenones
-1.59	6.71E-03	317195		Acetophenones
1.25	2.62E-02	14878381	methionylalanine	Amino acids, peptides, and analogues
-1.81	4.11E-02	14462253		Fatty acyl glycosides
-1.90	2.02E-02	76211590	benzoic acid	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.57	1.22E-03	76211590	benzoic acid	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.88	2.02E-02	6030		Pyrimidine ribonucleotides
-1.50	1.25E-02	5218787		Fatty acyl glycosides
-1.27	2.23E-02	131836670		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-2.01	2.23E-03	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
2.59	1.94E-02	4628688	myo-inositol	Glycerophosphoinositols
-1.70	1.80E-03	85790543		UNK
-2.60	1.99E-02	74959682		Fatty acyl glycosides
-1.35	1.99E-03	5028252		Pyrimidines and pyrimidine derivatives
-1.83	6.81E-06	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.60	1.28E-02	91637457		Phenylbenzofurans
-2.02	9.07E-04	75967040		UNK
-2.53	1.03E-02	252		Pterins and derivatives
-2.14	3.14E-03	1655		Sulfated steroids
-1.83	3.09E-04	135521407		Pyrazoles
-1.20	1.84E-02	131832851		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.42	9.39E-03	71295695		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.88	3.04E-02	UNK		UNK
-1.60	3.62E-03	6199	PSORALEN	Furanocoumarins
-2.54	2.40E-03	71965084		UNK
-1.20	3.57E-02	1072	hyflavin	Alloxazines and isoalloxazines
-1.25	2.29E-02	51064372		Pyrimidine 2'-deoxyribonucleosides
2.18	9.86E-03	5460027	melibiose	Fatty acyl glycosides
3.17	1.19E-02	11234	glycero-3-Phosphocholine	UNK
-1.10	2.60E-02	131835661		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-2.42	6.59E-06	131834084		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.16	7.83E-04	85225621	ascleposide e	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
2.34	2.02E-03	162997389		Phenylnaphthalenes
3.04	6.87E-03	UNK		UNK
-1.17	1.81E-02	1704	phosphonic acid	Phenyl sulfoxides
1.37	3.22E-03	1059		Amino acids, peptides, and analogues
-1.78	1.45E-05	162921800		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-1.81	7.44E-04	16081697		Fatty acyl glycosides

-1.39	1.14E-04	23757167		Fatty acyl glycosides
-1.30	8.01E-04	45782982		UNK
-2.49	1.29E-03	21155632		Flavans
-1.39	2.69E-04	51136431		Terpene glycosides
-1.26	6.03E-04	8016188		UNK
1.88	4.41E-02	75986679		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
1.84	4.45E-03	906	sialic acid	Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-2.02	1.63E-03	44715644		Flavonoid glycosides
-1.62	7.18E-04	UNK		Fatty acyl glycosides
-1.34	2.43E-03	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates
-2.65	1.07E-03	4966938		Amino acids, peptides, and analogues
-2.07	9.25E-03	71826632		Isoflav-2-enes
-2.12	3.99E-04	UNK		UNK
1.06	2.46E-03	73147440		Pyrazoles
1.91	4.95E-02	UNK		Carbohydrates and carbohydrate conjugates

Supplementary data E : Chapitre II, Histoire démographique et mécanismes évolutifs : de la plasticité à l'adaptation locale

Table S1 – Summary of read filtering statistics for each sample. The table shows the number of raw sequencing reads per sample (Total), the number of reads discarded due to missing the expected restriction site (NoRadTag), and those removed due to low base-call quality (LowQuality). The remaining reads after filtering (Retained) were used for downstream analyses such as alignment and variant calling.

Soil type	Site	Total	NoRadTag	LowQuality	Retained
M	AVA	7887932	186798	1204307	6496827
M	AVA	6333338	145698	945117	5242523
M	AVA	4118240	81728	582959	3453553
M	AVA	3333342	134210	515092	2684040
M	AVA	1801604	51860	304635	1445109
M	AVA	2550030	82099	429459	2038472
M	AVA	2935930	38909	425200	2471821
M	AVA	4307782	149313	770978	3387491
M	AVA	4885202	88835	456945	4339422
M	AVA	4795330	172087	560556	4062687
W	AVA	7890264	190182	1438415	6261667
W	AVA	4144220	71656	841319	3231245
W	AVA	3127868	95997	487593	2544278
W	AVA	2913092	112770	473615	2326707
W	AVA	1490898	41012	337466	1112420
W	AVA	2445128	118067	1091890	1235171
W	AVA	1606642	60864	318029	1227749
W	AVA	3647030	52275	452186	3142569
W	AVA	6495714	54861	972135	5468718
M	CC	3334068	24917	436822	2872329
M	CC	6117508	47865	788827	5280816
M	CC	3352656	62899	413032	2876725
M	CC	3340238	24045	423847	2892346
M	CC	5057188	44092	591231	4421865
M	CC	4322720	74329	621367	3627024
M	CC	1450300	18098	189514	1242688
M	CC	1637912	45172	234468	1358272
M	CC	1415512	29388	205545	1180579
W	CC	1922758	48599	223811	1650348
W	CC	2687324	22799	356847	2307678
W	CC	1615724	81677	204177	1329870
W	CC	1833446	42136	344503	1446807
W	CC	1374936	9256	145285	1220395
W	CC	1400394	24288	182069	1194037
W	CC	1620102	15017	190324	1414761
W	CC	1779678	16514	228725	1534439
W	CC	525718	39623	91319	394776
W	CC	885074	48926	100851	735297
M	CHAR	7247782	27722	1328366	5891694
M	CHAR	16660684	79902	2564681	14016101
M	CHAR	4917750	82155	772331	4063264
M	CHAR	9281368	32644	1485579	7763145
M	CHAR	6153466	109967	951723	5091776
M	CHAR	15149416	46588	2204652	12898176
M	CHAR	6904882	65264	876290	5963328
M	CHAR	3907740	32051	508621	3367068
M	CHAR	3780542	65006	481897	3233639
M	CHAR	3381670	51928	412699	2917043
W	CHAR	2000646	39702	249297	1711647
W	CHAR	1212426	61154	145715	1005557
W	CHAR	1742660	29277	215151	1498232
W	CHAR	1873694	26088	202857	1644749
W	CHAR	853230	19797	117884	715549
W	CHAR	2333970	20340	245424	2068206
W	CHAR	2255660	8731	261789	1985140
W	CHAR	833180	12582	118913	701685
M	LB	6472114	248404	1117757	5105953
M	LB	1573362	29587	225156	1318619
M	LB	3541274	47800	669431	2824043
M	LB	3431500	77151	693721	2660628
M	LB	2935228	94274	404319	2436635
M	LB	1950876	105792	289461	1555623
M	LB	2747770	52907	383086	2311777
M	LB	4387624	57177	731297	3599150
M	LB	4795638	107820	801734	3886084
M	LB	7242426	90296	1107059	6045071
W	LB	3229624	67879	685569	2476176
W	LB	2341584	22111	579815	1739658
W	LB	4000904	43198	1015036	2942670
W	LB	18691388	28019	4671075	13992294
W	LB	9079282	89132	2377414	6612736
W	LB	4916680	33440	903269	3979971
W	LB	3011584	42996	406391	2562197
W	LB	5917130	61137	1107451	4748542
W	LB	7367868	24312	1090052	6253504
W	LB	3424004	90630	526691	2806683
M	PDC	2897318	40686	493825	2362807
M	PDC	1190088	27398	239485	923205
M	PDC	4085606	44752	763431	3277423
M	PDC	3986630	111979	766598	3108053

Soil type	Site	Total	NoRadTag	LowQuality	Retained
M	PDC	3897758	49298	829673	3018787
M	PDC	4241746	117726	876734	3247286
M	PDC	3635440	24511	709542	2901387
M	PDC	2364360	67469	301267	1995624
M	PDC	3658846	64660	593758	3000428
W	PDC	4826774	173325	990932	3662517
W	PDC	7242150	69007	1795256	5377887
W	PDC	4963284	20636	932430	4010218
W	PDC	4861050	148141	922502	3790407
W	PDC	3374352	120385	668909	2585058
W	PDC	8741394	102344	2160067	6478983
W	PDC	5890926	122599	1133155	4635172
W	PDC	7614138	59112	1800016	5755010
W	PDC	5089202	69894	863089	4156219
W	PDC	2406550	96544	404079	1905927
M	SAR	5473502	27423	733970	4712109
M	SAR	2761606	17123	359887	2384596
M	SAR	5891196	132827	804863	4953506
M	SAR	7916164	115686	905117	6895361
M	SAR	7160878	48332	925443	6187103
M	SAR	2728868	27271	324965	2376632
M	SAR	3176054	91327	365609	2719118
W	SAR	3552294	46014	485327	3020953
W	SAR	2565084	19565	298810	2246709
W	SAR	2868182	25668	273961	2568553
W	SAR	1740014	10814	194021	1535179
W	SAR	2620932	95313	297119	2228500
W	SAR	3188980	33366	330503	2825111
W	SAR	2956182	21139	286918	2648125
W	SAR	2606642	12768	245460	2348414
W	SAR	2371172	41307	291983	2037882

Table S2 – Read filtering summary and SNPs statistics for ddRAD-seq datasets used in phylogenetic reconstruction and SNP outlier detection

This table summarizes the number of loci and SNPs retained after successive filtering steps applied to the ddRAD-seq data. Separate filtering pipelines were applied for (i) phylogenetic analysis and (ii) detection of SNPs outliers associated with adaptation. Filters included maximum depth (maxDP), minimum depth (minDP), minimum genotype quality (minGQ), proportion of missing data (max-missing), and minimum allele count (mac). Additional steps included thinning to reduce linkage and removal of individuals with high proportions of missing data. For each population or dataset, we report the number of loci retained, the total number of sites, the number of variant sites remaining after filtering, the number of genotyped sites, and the final number of individuals retained. Also shown are the number of genomic sites covered by multiple loci and the average number of base pairs genotyped per locus.

Table S2 : Read filtering summary and SNPs statistics for ddRAD-seq datasets used in phylogenetic reconstruction and SNP outlier detection

	Soil	Number of loci detected with populations	VCF filters		Include Invariant sites
			maxDP 200 minDP 5 minGQ 20 max-missing 0.4 mac2	**remove high_missing_individuals.txt**	
Phylogenetic analysis	**AVA, PDC, CC, CHAR, LB, SAR**	Kept 300327 loci, composed of 73396745 sites; 48 of those sites were filtered, 133381 variant sites remained. 40985133 genomic sites, of which 11480041 were covered by multiple loci (28.0%). Mean genotyped sites per locus: 193.18bp (stderr 0.13).	After filtering, kept 43910 out of a possible 117328 Sites	After filtering, kept 106 out of 115 Individuals	3841317 bp
SNP outliers detection			**VCF filters**		
	Soil	**Number of loci detected with populations after filtering populations pairs (mac 2)**	**maxDP 200 minDP 5 minGQ 20 max-missing 0.4**	**remove high_missing_individuals.txt**	**-thin 200**
	AVA	Kept 117328 loci, composed of 117328 sites; 0 of those sites were filtered, 31039 variant sites remained. 104865 genomic sites, of which 2638 were covered by multiple loci (2.5%). Mean genotyped sites per locus: 0.92bp (stderr 0.00).	After filtering, kept 12074 out of a possible 31039 Sites	After filtering, kept 18 out of 18 Individuals	After filtering, kept 5380 out of a possible 12074 Sites
	PDC	Kept 117328 loci, composed of 117328 sites; 0 of those sites were filtered, 60336 variant sites remained. 107223 genomic sites, of which 2611 were covered by multiple loci (2.4%). Mean genotyped sites per locus: 0.94bp (stderr 0.00).	After filtering, kept 29474 out of a possible 60336 Sites	After filtering, kept 17 out of 18 Individuals	After filtering, kept 11760 out of a possible 29474 Sites
	CC	Kept 117328 loci, composed of 117328 sites; 0 of those sites were filtered, 25040 variant sites remained. 96816 genomic sites, of which 2288 were covered by multiple loci (2.4%). Mean genotyped sites per locus: 0.85bp (stderr 0.00).	After filtering, kept 10954 out of a possible 25040 Sites	After filtering, kept 10954 out of a possible 10954 Sites	After filtering, kept 5200 out of a possible 10954 Sites
	CHAR	Kept 117328 loci, composed of 117328 sites; 0 of those sites were filtered, 24021 variant sites remained. 94905 genomic sites, of which 2025 were covered by multiple loci (2.1%). Mean genotyped sites per locus: 0.83bp (stderr 0.00)	After filtering, kept 9313 out of a possible 24021 Sites	After filtering, kept 11 out of 16 Individuals	After filtering, kept 4820 out of a possible 9313 Sites
	LB	Kept 117328 loci, composed of 117328 sites; 0 of those sites were filtered, 48735 variant sites remained. 105924 genomic sites, of which 2605 were covered by multiple loci (2.5%). Mean genotyped sites per locus: 0.93bp (stderr 0.00).	After filtering, kept 18567 out of a possible 48735 Sites	After filtering, kept 18 out of 19 Individuals	After filtering, kept 8133 out of a possible 18567 Sites
	SAR	Kept 117328 loci, composed of 117328 sites; 0 of those sites were filtered, 39972 variant sites remained. 102750 genomic sites, of which 2454 were covered by multiple loci (2.4%). Mean genotyped sites per locus: 0.90bp (stderr 0.00).	After filtering, kept 22358 out of a possible 39972 Sites	After filtering, kept 16 out of 16 Individuals	After filtering, kept 9260 out of a possible 22358 Sites

Table S3 – Functional characteristics of genes under selection : molecular function, biological process and KEGG pathways

This supplementary material presents all the candidate genes identified using various methods for *outlier* SNPs detection, along with their alignment to the *Arabidopsis thaliana* genome. A potential linkage disequilibrium was considered within a window of ± 2500 bp. Functional characteristics of these genes were annotated using Gene Ontology (GO) terms and associated KEGG pathways. Additionally, relevant literature was consulted to identify genes involved in stress responses.

Table S7 : Functional characteristics of genes under selection: molecular function, biological process and KEGG pathways

Soil	Category	ID	Gene Acronym	Gene Name	Molecular Function (goterm)	Biological Process (goterm)	Kegg Pathway	Role	DOI
AVA	Cell wall organization	AT1G24170	LGT9	Nucleotide-diphospho-sugar transferases superfamily protein(LGT9)	GO:0016757~glycosyltransferase activity,GO:0047262~polygalacturonate 4-alpha-galacturonosyltransferase activity,	GO:0045489~pectin biosynthetic process,GO:0071555~cell wall organization,			
AVA		AT1G57590		Pectinacetylesterase family protein(AT1G57590)	GO:0003735~structural constituent of ribosome,GO:0004540~RNA nuclease activity,GO:0052793~pectin acetylesterase activity,	GO:0043161~proteasome-mediated ubiquitin-dependent protein catabolic process,GO:0071555~cell wall organization,			
AVA		AT5G50420		O-fucosyltransferase family protein(AT5G50420)	GO:0046922~peptide-O-fucosyltransferase activity,	GO:0006004~fucose metabolic process,GO:0036066~protein O-linked fucosylation,			
AVA	Gene expression	AT1G69300		tRNA-Asn(AT1G69300)	GO:0030533~triplet codon-amino acid adaptor activity,	GO:0006412~translation,GO:0006414~translational elongation,			
AVA		AT3G09600	RVE8	Homeodomain-like superfamily protein(RVE8)	GO:0003677~DNA binding,GO:0003700~DNA-binding transcription factor activity,GO:0043565~sequence-specific DNA binding,	GO:0006355~regulation of DNA-templated transcription,GO:0010628~positive regulation of gene expression,GO:0032922~circadian regulation of gene expression,GO:0042752~regulation of circadian rhythm,GO:0042753~positive regulation of circadian rhythm,GO:0045944~positive regulation of transcription by RNA polymerase II,GO:0048573~photoperiodism, flowering,	ath00563:Glycosylphosphatidylinositol (GPI)-anchor biosynthesis,		
AVA		AT3G09620		P-loop containing nucleoside triphosphate hydrolases superfamily protein(AT3G09620)	GO:0003723~RNA binding,GO:0003724~RNA helicase activity,GO:0005524~ATP binding,GO:0016787~hydrolase activity,GO:0016887~ATP hydrolysis activity,	GO:0008150~biological_process,			
AVA		AT2G18000	TAF14	TBP-associated factor 14(TAF14)		GO:0006355~regulation of DNA-templated transcription,GO:0009908~flower development,GO:0009909~regulation of flower development,GO:0030154~cell differentiation,GO:0048510~regulation of timing of transition from vegetative to reproductive phase,GO:2000028~regulation of photoperiodism, flowering,			
AVA	Other	AT1G24160		triadin(AT1G24160)	GO:0003674~molecular_function,				
AVA		AT1G69280		uncharacterized protein(AT1G69280)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0008150~biological_process,			
AVA		AT1G74680		Exostosin family protein(AT1G74680)	GO:0003674~molecular_function,GO:0016757~glycosyltransferase activity,	GO:0006486~protein glycosylation,			
AVA		AT1G74690	IQD31	IQ-domain 31(IQD31)	GO:0003674~molecular_function,GO:0005516~calmodulin binding,				
AVA		AT1G75980		Single hybrid motif superfamily protein(AT1G75980)	GO:0003674~molecular_function,GO:0003785~actin monomer binding,GO:0051015~actin filament binding,	GO:0008150~biological_process,			
AVA		AT1G75990		PAM domain, PCI/PINT associated module, protein(AT1G75990)	GO:0030234~enzyme regulator activity,	GO:0006511~ubiquitin-dependent protein catabolic process,GO:0030163~protein catabolic process,GO:0042176~regulation of protein catabolic process,			
AVA		AT2G17930		Phosphatidylinositol 3- and 4-kinase family protein with FAT domain-containing protein(AT2G17930)	GO:0004674~protein serine/threonine kinase activity,GO:0005515~protein binding,		ath03050:Proteasome,		
AVA		AT2G17972		uncharacterized protein(AT2G17972)	GO:0003674~molecular_function,		ath03082:ATP-dependent chromatin remodeling,		
AVA		AT2G17980	SM	Sec1/munc18-like (SM) proteins superfamily(ATSLY1)	GO:0019905~syntaxin binding,	GO:0015031~protein transport,GO:0016192~vesicle-mediated transport,			
AVA		AT2G17990		polyamine-modulated factor 1 binding protein(AT2G17990)	GO:0005515~protein binding,	GO:0007034~vacuolar transport,GO:0009639~response to red or far red light,GO:0009959~negative gravitropism,GO:0080171~lytic vacuole organization,			
AVA		AT2G19390		serine/arginine repetitive matrix protein(AT2G19390)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0008150~biological_process,			
AVA		AT3G08680		Leucine-rich repeat protein kinase family protein(AT3G08680)	GO:0004672~protein kinase activity,GO:0005515~protein binding,GO:0005524~ATP binding,GO:0016301~kinase activity,				
AVA		AT4G14280		ARM repeat superfamily protein(AT4G14280)	GO:0003674~molecular_function,				
AVA		AT4G14290		alpha/beta-Hydrolases superfamily protein(AT4G14290)	GO:0003674~molecular_function,		ath03083:Polycomb repressive complex,ath04120:Ubiquitin mediated proteolysis,ath04141:Protein processing in endoplasmic reticulum,		
AVA		AT5G50410		ribonucleoside-diphosphate reductase subunit beta(AT5G50410)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0008150~biological_process,	ath03083:Polycomb repressive complex,ath04120:Ubiquitin mediated proteolysis,ath04141:Protein processing in endoplasmic reticulum,		
AVA		AT1G24159		Interleukin-1 receptor-associated kinase 4 protein(AT1G24159)	GO:0003674~molecular_function,GO:0016301~kinase activity,	GO:0008150~biological_process,	ath03040:Spliceosome,ath04141:Protein processing in endoplasmic reticulum,ath04144:Endocytosis,	The RLCK-VII and LRR-VIII subfamilies are broadly overrepresented in genes upregulated under abiotic stress	doi: 10.1016/j.plaphy.2013.02.007

AVA	Response to stress	AT1G57600		MBOAT membrane bound O-acyl transferase family protein(AT1G57600)	GO:0008374~O-acyltransferase activity,GO:0016409~palmitoyltransferase activity,	GO:0019432~triglyceride biosynthetic process,		the various functions of MBOAT enzymes in lipid biosynthesis, stress responsive, and developmental processes	doi: 10.1016/j.plaphy.2013.02.007
AVA		AT3G08690	UBC11	ubiquitin-conjugating enzyme 11(UBC11)	GO:0004842~ubiquitin-protein transferase activity,GO:0005515~protein binding,GO:0005524~ATP binding,GO:0061631~ubiquitin conjugating enzyme activity,	GO:0000209~protein polyubiquitination,GO:0006511~ubiquitin-dependent protein catabolic process,GO:0016567~protein ubiquitination,	ath04120 : Ubiquitin mediated proteolysis ath04141 : Protein processing in endoplasmic reticulum	UBCs function in an ubiquitously occurring system of protein degradation, activated during environmental stresses.	doi: 10.1016/S0014-5793(97)00509-7
AVA		AT3G08700	UBC12	ubiquitin-conjugating enzyme 12(UBC12)	GO:0005524~ATP binding,GO:0016740~transferase activity,GO:0061631~ubiquitin conjugating enzyme activity,	GO:0016567~protein ubiquitination,	ath04120 : Ubiquitin mediated proteolysis ath04141 : Protein processing in endoplasmic reticulum	UBCs function in an ubiquitously occurring system of protein degradation, activated during environmental stresses.	doi: 10.1016/S0014-5793(97)00509-7
AVA	Response to stress / gene expression	AT1G69290	PPR	Pentatricopeptide repeat (PPR) superfamily protein(AT1G69290)	GO:0003674~molecular_function,			Pentatricopeptide repeat (PPR) proteins are a large family of modular RNA-binding proteins which mediate several aspects of gene expression primarily in organelles but also in the nucleus. These proteins facilitate processing, splicing, editing, stability and translation of RNAs. PPRs play important roles in various biotic and abiotic stresses	doi: 10.1038/s41598-018-21269-1 & doi: 10.1016/j.biochi.2015.04.004
AVA		AT2G17970	2OG	2-oxoglutarate (2OG) and Fe(II)-dependent oxygenase superfamily protein(AT2G17970)	GO:0003729~mRNA binding,GO:0005515~protein binding,GO:0032451~demethylase activity,GO:0046872~metal ion binding,GO:1990931~mRNA N6-methyladenosine dioxygenase activity,	GO:0006402~mRNA catabolic process,GO:0070988~demethylation,	ath03040:Spliceosome,	The 2-Oxoglutatrate-dependent dioxygenases (2OGDs) comprise the 2-Oxoglutatrate and Fe(II)-dependent dioxygenases (2ODD) enzyme families that facilitate the biosynthesis of various compounds like gibberellin, ethylene.The 2OGDs are also involved in various catabolism pathways, such as auxin and salicylic acid catabolism and canhave a role under abiotic stresses, i.e., drought and salt	https://doi.org/10.7717/peerj.16449
AVA		AT3G09440	Hsp 70	Heat shock protein 70 (Hsp 70) family protein(AT3G09440)	GO:0002020~protease binding,GO:0003729~mRNA binding,GO:0005515~protein binding,GO:0005524~ATP binding,GO:0140662~ATP-dependent protein folding chaperone,	GO:0006457~protein folding,GO:0009408~response to heat,GO:0009615~response to virus,		Heat shock proteins (HSPs) are one of the strategies for plants to adapt to abiotic stress. When the plant suffers from high temperature, drought, high salt, low temperature, and heavy metals, HSP70s rapidly accumulate to maintain the stability of the protein and biological macromolecules to improve the resistance of the plant	https://doi.org/10.1016/j.jksus.2010.06.022 https://doi-org.sid2nomade-1.grenet.fr/10.1186/s12870-023-04653-6 DOI10.1016/j.tplants.2004.03.006
AVA		AT5G50423		Putative membrane lipoprotein(AT5G50423)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0008150~biological_process,GO:0031640~killing of cells of another organism,GO:0050832~defense response to fungus,			
AVA		AT5G11250	TIR-NBS-LRR class	Disease resistance protein (TIR-NBS-LRR class)(AT5G11250)	GO:0043531~ADP binding,	GO:0006952~defense response,GO:0007165~signal transduction,GO:0080135~regulation of cellular response to stress,		interleukin l receptor-nucleotide binding site-leucine-rich repeat (TIR-NBS-LRR) disease resistance proteins, which are closely related to the plant tolerance to biotic and environmental stresses. TIR-NBS-LRR gene expression is probably involved in regulating plant response to pathogen attack.	https://doi-org.sid2nomade-1.grenet.fr/10.1111/j.1365-3040.2011.02418.x

AVA	Response to stress / cellular stress signalisation	AT5G11260	bZIP	Basic-leucine zipper (bZIP) transcription factor family protein(HY5)	GO:0000976~transcription cis-regulatory region binding,GO:0000981~DNA-binding transcription factor activity, RNA polymerase II-specific,GO:0003677~DNA binding,GO:0003690~double-stranded DNA binding,GO:0003700~DNA-binding transcription factor activity,GO:0005515~protein binding,	GO:0006355~regulation of DNA-templated transcription,GO:0009409~response to cold,GO:0009585~red, far-red light phototransduction,GO:0009640~photomorphogenesis,GO:0009737~response to abscisic acid,GO:0009738~abscisic acid-activated signaling pathway,GO:0009740~gibberellic acid mediated signaling pathway,GO:0009787~regulation of abscisic acid-activated signaling pathway,GO:0009958~positive gravitropism,GO:0009963~positive regulation of flavonoid biosynthetic process,GO:0010017~red or far-red light signaling pathway,GO:0010099~regulation of photomorphogenesis,GO:0010114~response to red light,GO:0010218~response to far red light,GO:0010224~response to UV-B,GO:0031539~positive regulation of anthocyanin metabolic process,GO:0042753~positive regulation of circadian rhythm,GO:0045944~positive regulation of transcription by RNA polymerase II,		The basic leucine zipper (bZIP) transcription factor genes play important roles in many biological processes and plant responses to abiotic and biotic stresses, such as drought stress	https://doi.org/10.1186/s12864-021-07624-z
AVA		AT5G11270	OCP3	overexpressor of cationic peroxidase 3(OCP3)	GO:0000981~DNA-binding transcription factor activity, RNA polymerase II-specific,GO:0003677~DNA binding,GO:0004601~peroxidase activity,GO:0005515~protein binding,	GO:0002229~defense response to oomycetes,GO:0006952~defense response,GO:0009414~response to water deprivation,GO:0009620~response to fungus,GO:0009682~induced systemic resistance,GO:0009737~response to abscisic acid,GO:0009738~abscisic acid-activated signaling pathway,GO:0009787~regulation of abscisic acid-activated signaling pathway,GO:0009867~jasmonic acid mediated signaling pathway,GO:0010118~stomatal movement,GO:0031347~regulation of defense response,GO:0042742~defense response to bacterium,GO:0050832~defense response to fungus,GO:2000022~regulation of jasmonic acid mediated signaling pathway,GO:2000071~regulation of defense response by callose deposition,	ath04712:Circadian rhythm - plant,		
AVA	Cell wall organiszation	AT1G69295	PDCB4	plasmodesmata callose-binding protein 4(PDCB4)	GO:0001872~(1->3)-beta-D-glucan binding,GO:0030247~polysaccharide binding,		ath00040:Pentose and glucuronate interconversions	Encodes a member of the X8-GPI family of proteins. It localizes to the plasmodesmata and is predicted to bind callose.	doi: 10.1111/nph.70032
AVA	Response to stress / gene expression	AT2G17975		zinc finger, Ran-binding, family protein(AT2G17975)	GO:0003723~RNA binding,GO:0003729~mRNA binding,GO:0046872~metal ion binding,	GO:0009737~response to abscisic acid,GO:0070935~3'-UTR-mediated mRNA stabilization,			
AVA	secondary metabolism	AT5G49650	XK-2	xylulose kinase-2(XK-2)	GO:0004856~D-xylulokinase activity,GO:0005524~ATP binding,	GO:0005997~xylulose metabolic process,GO:0016117~carotenoid biosynthetic process,GO:0042732~D-xylose metabolic process,	ath00514:Other types of O-glycan biosynthesis,		
AVA	Transporter	AT1G66780	DTX8	MATE efflux family protein(AT1G66780)	GO:0015297~antiporter activity,GO:0042910~xenobiotic transmembrane transporter activity,	GO:1990961~xenobiotic detoxification by transmembrane export across the plasma membrane,	ath03082:ATP-dependent chromatin remodeling,	multidrug and toxin extrusion transporter	doi:10.1093/jxb/erz246
AVA		AT3G09450		fusaric acid resistance family protein(AT3G09450)	GO:0022857~transmembrane transporter activity,	GO:0055085~transmembrane transport,			
PDC	Gene expression	AT1G76290		AMP-dependent synthetase and ligase family protein(AT1G76290)	GO:0003674~molecular_function,GO:0016874~ligase activity,	GO:0006631~fatty acid metabolic process,GO:0008150~biological_process			
		AT1G76310	CYCB2;4	CYCLIN B2;4(CYCB2;4)	GO:0005515~protein binding,GO:0016538~cyclin-dependent protein serine/threonine kinase regulator activity,	GO:0044772~mitotic cell cycle phase transition,GO:0051301~cell division			
		AT1G76300	SmD3	snRNP core protein SMD3(SmD3)	GO:0003723~RNA binding,	GO:0000387~spliceosomal snRNP assembly,GO:0000398~mRNA splicing, via spliceosome,GO:0042742~defense response to bacterium	ath03040:Spliceosome,		
LB	Response to stress / Cell wall organization / Secondary metabolism	AT1G64160	DIR5	Disease resistance-responsive, dirigent-like protein, family protein(DIR5)	GO:0042349~guiding stereospecific synthesis activity,	GO:0009699~phenylpropanoid biosynthetic process,GO:1901599~(-)-pinoresinol biosynthetic process		Encodes a dirigent protein involved in the synthesis of (-)pinoresinol. Dirigent proteins impart stereoselectivity on the phenoxy radical coupling reaction yielding optically active lignans from two molecules of coniferyl alcohol.	DOI: 10.1093/jxb/erx141
LB	Transporter / Photonsynthesis	AT1G64150	UPF0016	Uncharacterized protein family (UPF0016)	GO:0005384~manganese ion transmembrane transporter activity,GO:0015085~calcium ion transmembrane transporter activity,GO:0015095~magnesium ion transmembrane transporter activity,	GO:0006816~calcium ion transport,GO:0006828~manganese ion transport,GO:0010270~photosystem II oxygen evolving complex assembly,GO:0019722~calcium-mediated signaling,GO:0070588~calcium ion transmembrane transport		members of UPF0016 are located in the plasma membrane, where their main function is the export of excess Mn2+ to prevent Mn toxicity	DOI: 10.3389/fpls.2021.697848

LB	Response to stress	AT3G56640	SEC15A	exocyst complex component sec15A(SEC15A)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0006886~intracellular protein transport,GO:0009846~pollen germination,GO:0009860~pollen tube growth,GO:0060321~acceptance of pollen,GO:0090522~vesicle tethering involved in exocytosis		Encodes a member of the exocyst complex gene family. The exocyst is a protein complex involved in tethering vesicles to the plasma membrane during regulated or polarized secretion. igure 5b (see also Figure S4) shows support for a novel Exocyst complex sec15A noncanonical target sliced by miR1511, a legume-validated miRNA recently shown to canonically target ABC transporter-like Aluminum Sensitive Protein3 transcripts (validated in Supporting Information S4) which function in aluminum detoxification and phosphate/reactive oxygen signaling associated with evolved drought/soil acidity tolerances in bean.	DOI: 10.1002/tpg2.20350
LB	Photosynthesis	AT3G56650	PPD6	thylakoid lumenal protein, Mog1/PsbP/DUF1795-like photosystem II reaction center PsbP family protein, (PPD6)	GO:0005509~calcium ion binding,GO:0005515~protein binding,	GO:0015979~photosynthesis			
CHAR	cell wall organization	AT5G44400	ATBBE26	FAD-binding Berberine family protein (AT5G44400)	GO:0016491~oxidoreductase activity,GO:0071949~FAD binding,				DOI: 10.1074/jbc.M115.659631
CHAR		AT1G48100	PGX3	Pectin lyase-like superfamily protein(AT1G48100)	GO:0004650~polygalacturonase activity,	GO:0005975~carbohydrate metabolic process,GO:0009831~plant-type cell wall modification involved in multidimensional cell growth, GO:0030245~cellulose catabolic process,GO:0071555~cell wall organization,			
CHAR		AT1G75680	GH9B7	glycosyl hydrolase 9B7(GH9B7)	GO:0008810~cellulase activity,				
CHAR	Cellular stress signalisation?	AT4G25580	AT4G25580	CAP160 protein(AT4G25580)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0009737~response to abscisic acid,			
CHAR		AT1G21630	AT1G21630	Calcium-binding EF hand family protein(AT1G21630)	GO:0005509~calcium ion binding,				DOI: 10.1016/j.sajb.2022.04.045
CHAR		AT1G79640	MAK4K8	Protein kinase superfamily protein(MAK4K8)P(AT1G79640)	GO:0004672~protein kinase activity,GO:0005515~protein binding,GO:0005524~ATP binding,GO:0043539~protein serine/threonine kinase activator activity,	GO:0016310~phosphorylation,			DOI: 10.1093/plphys/kiae176
CHAR	Cellular stress signalisation	AT5G03470	ATB' ALPHA	Protein phosphatase 2A regulatory B subunit family protein(ATB' ALPHA)	GO:0005515~protein binding,GO:0019888~protein phosphatase regulator activity,	GO:0007165~signal transduction,GO:0009554~megasporogenesis,GO:0009556~microsporogenesis,GO:0009742~brassinosteroid mediated signaling pathway,GO:0042325~regulation of phosphorylation,GO:0051177~meiotic sister chromatid cohesion,	ath03015:mRNA surveillance pathway,		
CHAR		AT5G14420	RGLG2	RING domain ligase2(RGLG2)	GO:0004842~ubiquitin-protein transferase activity,GO:0005515~protein binding,GO:0046872~metal ion binding,GO:0061630~ubiquitin protein ligase activity,	GO:0009690~cytokinin metabolic process,GO:0009738~abscisic acid-activated signaling pathway,GO:0009850~auxin metabolic process,GO:0070534~protein K63-linked ubiquitination,GO:0080148~negative regulation of response to water deprivation,			
CHAR		AT1G03935		ncRNA(AT1G03935)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0000154~rRNA modification,		ncRNAs have emerged as key regulators of plant development and stress responses, playing crucial roles in gene expression regulation at transcriptional and post-transcriptional levels.	DOI: 10.1016/j.plaphy.2024.108950
CHAR		AT1G60525		ncRNA(AT1G60525)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0008150~biological_process,		ncRNAs have emerged as key regulators of plant development and stress responses, playing crucial roles in gene expression regulation at transcriptional and post-transcriptional levels.	DOI: 10.1016/j.plaphy.2024.108950

CHAR	Gene expression	AT1G60545		ncRNA(AT1G60545)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0008150~biological_process,		ncRNAs have emerged as key regulators of plant development and stress responses, playing crucial roles in gene expression regulation at transcriptional and post-transcriptional levels.	DOI: 10.1016/j.plaphy.2024.108950
CHAR		AT1G70581		ncRNA(AT1G70581)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0008150~biological_process,		ncRNAs have emerged as key regulators of plant development and stress responses, playing crucial roles in gene expression regulation at transcriptional and post-transcriptional levels.	DOI: 10.1016/j.plaphy.2024.108950
CHAR		AT4G26488		ncRNA(AT4G26488)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0008150~biological_process,		ncRNAs have emerged as key regulators of plant development and stress responses, playing crucial roles in gene expression regulation at transcriptional and post-transcriptional levels.	DOI: 10.1016/j.plaphy.2024.108950
CHAR		AT4G25435		tRNA-Lys(AT4G25435)	GO:0030533~triplet codon-amino acid adaptor activity,	GO:0006412~translation,GO:0006414~translational elongation,		tRNA-derived small RNAs (tsRNAs) represent a novel category of small non-coding RNAs and serve as a new regulator of gene expression at both transcriptional and post-transcriptional levels	DOI: 10.3389/fpls.2023.1131977
CHAR		AT4G25585		tRNA-Ser(AT4G25585)	GO:0030533~triplet codon-amino acid adaptor activity,	GO:0006412~translation,GO:0006414~translational elongation,	ath00970:Aminoacyl-tRNA biosynthesis,	tRNA-derived small RNAs (tsRNAs) represent a novel category of small non-coding RNAs and serve as a new regulator of gene expression at both transcriptional and post-transcriptional levels	DOI: 10.3389/fpls.2023.1131977
CHAR		AT5G03445		tRNA-Tyr(AT5G03445)	GO:0030533~triplet codon-amino acid adaptor activity,	GO:0006412~translation,GO:0006414~translational elongation,		tRNA-derived small RNAs (tsRNAs) represent a novel category of small non-coding RNAs and serve as a new regulator of gene expression at both transcriptional and post-transcriptional levels	DOI: 10.3389/fpls.2023.1131977
CHAR		AT5G03452		tRNA-Phe(AT5G03452)	GO:0030533~triplet codon-amino acid adaptor activity,	GO:0006412~translation,GO:0006414~translational elongation,		tRNA-derived small RNAs (tsRNAs) represent a novel category of small non-coding RNAs and serve as a new regulator of gene expression at both transcriptional and post-transcriptional levels	DOI: 10.3389/fpls.2023.1131977
CHAR		AT5G39895		tRNA-Ala(AT5G39895)	GO:0030533~triplet codon-amino acid adaptor activity,	GO:0006412~translation,GO:0006414~translational elongation,		tRNA-derived small RNAs (tsRNAs) represent a novel category of small non-coding RNAs and serve as a new regulator of gene expression at both transcriptional and post-transcriptional levels	DOI: 10.3389/fpls.2023.1131977
CHAR		AT1G03280		Transcription factor TFIIE, alpha subunit(AT1G03280)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0006367~transcription initiation at RNA polymerase II promoter,	ath03022:Basal transcription factors,		
CHAR		AT1G48110	ECT7	evolutionarily conserved C-terminal region 7(ECT7)	GO:0003729~mRNA binding,GO:1990247~N6-methyladenosine-containing RNA reader activity,	GO:0043488~regulation of mRNA stability,GO:0061157~mRNA destabilization,			
CHAR		AT1G52150	ATHB-15	Homeobox-leucine zipper family protein / lipid-binding START domain-containing protein(ATHB-15)	GO:0000976~transcription cis-regulatory region binding,GO:0003677~DNA binding,GO:0003700~DNA-binding transcription factor activity,GO:0008289~lipid binding,	GO:0009855~determination of bilateral symmetry,GO:0009965~leaf morphogenesis,GO:0010014~meristem initiation,GO:0010073~meristem maintenance,GO:0010075~regulation of meristem growth,GO:0010087~phloem or xylem histogenesis,GO:0030154~cell differentiation,GO:0048263~determination of dorsal identity,GO:0080060~integument development,GO:1905392~plant organ morphogenesis,			
CHAR		AT1G53645		hydroxyproline-rich glycoprotein family protein(AT1G53645)	GO:0003729~mRNA binding,				

CHAR		AT1G70600	UL15x	Ribosomal protein L18e/L15 superfamily protein(UL15x)(AT1G70600)	GO:0003729~mRNA binding,GO:0003735~structural constituent of ribosome,	GO:0006412~translation,	ath03010:Ribosome,		
CHAR		AT1G75660	XRN3	5'-3' exoribonuclease 3(XRN3)	GO:0003676~nucleic acid binding,GO:0004534~5'-3' RNA exonuclease activity,GO:0008270~zinc ion binding,	GO:0000967~rRNA 5'-end processing,GO:0006364~rRNA processing,GO:0006397~mRNA processing,GO:0010587~miRNA catabolic process,GO:0060149~negative regulation of post-transcriptional gene silencing,GO:0071035~nuclear polyadenylation-dependent rRNA catabolic process,	ath03008:Ribosome biogenesis in eukaryotes,ath03018:RNA degradation,		
CHAR		AT1G75660	XRN3	5'-3' exoribonuclease 3(XRN3)					
CHAR		AT1G75670		DNA-directed RNA polymerase(AT1G75670)	GO:0003674~molecular_function,				
CHAR		AT2G03710	SEP4	K-box region and MADS-box transcription factor family protein(SEP4)	GO:0000977~RNA polymerase II transcription regulatory region sequence-specific DNA binding,GO:0000978~RNA polymerase II cis-regulatory region sequence-specific DNA binding,GO:0000981~DNA-binding transcription factor activity, RNA polymerase II-specific,GO:0003677~DNA binding,GO:0003700~DNA-binding transcription factor activity,GO:0005515~protein binding,GO:0046983~protein dimerization activity,	GO:0010076~maintenance of floral meristem identity,GO:0030154~cell differentiation,GO:0045944~positive regulation of transcription by RNA polymerase II,GO:0048440~carpel development,GO:0048441~petal development,GO:0048442~sepal development,GO:0048443~stamen development,			
CHAR		AT3G02060		DEAD/DEAH box helicase(AT3G02060)	GO:0003674~molecular_function,GO:0003676~nucleic acid binding,GO:0003677~DNA binding,GO:0004386~helicase activity,GO:0005524~ATP binding,GO:0016787~hydrolase activity,GO:0016887~ATP hydrolysis activity,				
CHAR		AT3G06290	SAC3B	SAC3/GANP/Nin1/mts3/eIF-3 p25 family(SAC3B)	GO:0003674~molecular_function,				
CHAR		AT3G23880		F-box and associated interaction domains-containing protein(AT3G23880)	GO:0003674~molecular_function,				
CHAR		AT3G23890	TOPII	topoisomerase II(TOPII)	GO:0003677~DNA binding,GO:0003916~DNA topoisomerase activity,GO:0003918~DNA topoisomerase type II (double strand cut, ATP-hydrolyzing) activity,GO:0005524~ATP binding,GO:0008094~ATP-dependent activity, acting on DNA,GO:0046872~metal ion binding,	GO:0006265~DNA topological change,GO:0007059~chromosome segregation,			
CHAR		AT3G23900	RRM	RNA recognition motif (RRM)-containing protein(AT3G23900)	GO:0003723~RNA binding,GO:0003729~mRNA binding,GO:0046872~metal ion binding,	GO:1901652~response to peptide,			
CHAR		AT4G25440	ZFWD1	zinc finger WD40 repeat protein 1(ZFWD1)	GO:0003674~molecular_function,GO:0003677~DNA binding,GO:0046872~metal ion binding,				
CHAR		AT5G03480		RNA-binding (RRM/RBD/RNP motifs) family protein(AT5G03480)	GO:0003723~RNA binding,	GO:0008150~biological_process,			
CHAR		AT5G10070	AT5G10070	RNase L inhibitor protein-like protein(AT5G10070)	GO:0106388~18S rRNA aminocarboxypropyltransferase activity,GO:1904047~S-adenosyl-L-methionine binding,	GO:0000455~enzyme-directed rRNA pseudouridine synthesis,			
CHAR		AT5G39930	CLPS5	CLP1-similar protein 5(CLPS5)	GO:0005524~ATP binding,GO:0051731~polynucleotide 5'-hydroxyl-kinase activity,	GO:0031124~mRNA 3'-end processing,	ath03015:mRNA surveillance pathway,		
CHAR	Gene expression / Secondary metabolism	AT1G70270	AT1G70270	transcription factor(AT1G70270)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0006355~regulation of DNA-templated transcription,			
CHAR	Metabolism	AT4G25600	P4H12	Oxoglutarate/iron-dependent oxygenase(AT4G25600)	GO:0004656~procollagen-proline 4-dioxygenase activity,GO:0005506~iron ion binding,GO:0031418~L-ascorbic acid binding,		ath00330:Arginine and proline metabolism,ath01100:Metabolic pathways,	Hydrogen Peroxide-induced Cell Death in Arabidopsis	DOI: 10.1080/15216540500090793
CHAR		AT1G60550	ECHID	enoyl-CoA hydratase/isomerase D(ECHID)	GO:0008935~1,4-dihydroxy-2-naphthoyl-CoA synthase activity,GO:0016853~isomerase activity,	GO:0009234~menaquinone biosynthetic process,GO:0042372~phylloquinone biosynthetic process,	ath00130:Ubiquinone and other terpenoid-quinone biosynthesis,ath01100:Metabolic pathways,ath01110:Biosynthesis of secondary metabolites,ath01240:Biosynthesis of		
CHAR		AT4G26510	UKL4	uridine kinase-like 4(UKL4)	GO:0004845~uracil phosphoribosyltransferase activity,GO:0004849~uridine kinase activity,GO:0005524~ATP binding,GO:0005525~GTP binding,GO:0043771~cytidine kinase activity,	GO:0044206~UMP salvage,GO:0044211~CTP salvage,	ath00240:Pyrimidine metabolism,ath01100:Metabolic pathways,ath01232:Nucleotide metabolism,		
CHAR		AT5G21170	AKINBETA1	5'-AMP-activated protein kinase beta-2 subunit protein(AKINBETA1)	GO:0005515~protein binding,GO:0005524~ATP binding,GO:0016301~kinase activity,GO:0019887~protein kinase regulator activity,GO:1901982~maltose binding,	GO:0006633~fatty acid biosynthetic process,GO:0042128~nitrate assimilation,GO:0043562~cellular response to nitrogen levels,			
CHAR	Metabolism / Secondary metabolism	AT1G18500	MAML-4	methylthioalkylmalate synthase-like 4(MAML-4)	GO:0003852~2-isopropylmalate synthase activity,GO:0046872~metal ion binding,	GO:0009098~L-leucine biosynthetic process,	ath00290:Valine, leucine and isoleucine biosynthesis,ath00620:Pyruvate metabolism,ath01100:Metabolic pathways,ath01110:Biosynthesis of secondary metabolites,ath01210:2-Oxocarboxylic acid metabolism,ath01230:Biosynthesis of		
CHAR		AT1G03270	DUF21	CBS domain protein with a domain protein (DUF21)(AT1G03270)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0010960~magnesium ion homeostasis,			

CHAR		AT1G03290	ERC2	ELKS/Rab6-interacting/CAST family protein				
CHAR		AT1G03300		agenet domain protein (DOMAIN OF UNKNOWN FUNCTION 724 1)(ATDUF1)	GO:0003674~molecular_function,			
CHAR		AT1G03820		E6-like protein(AT1G03820)	GO:0003674~molecular_function,			
CHAR		AT1G03830		guanylate-binding family protein(AT1G03830)	GO:0003682~chromatin binding,GO:0003924~GTPase activity,GO:0005525~GTP binding,			
CHAR		AT1G03930	ADK1	dual specificity kinase 1(ADK1)	GO:0004674~protein serine/threonine kinase activity,GO:0004712~protein serine/threonine/tyrosine kinase activity,GO:0005524~ATP binding,GO:0106310~protein serine kinase activity,	GO:0007165~signal transduction,		
CHAR		AT1G03940		HXXXD-type acyl-transferase family protein(AT1G03940)	GO:0003674~molecular_function,GO:0016740~transferase activity,GO:0016746~acyltransferase activity,			
CHAR		AT1G05085		uncharacterized protein(AT1G05085)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0008150~biological_process,		
CHAR		AT1G05090		dentin sialophosphoprotein-like protein(AT1G05090)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0008150~biological_process,		
CHAR		AT1G07840		Sas10/Utp3/C1D family(AT1G07840)	GO:0003674~molecular_function,			
CHAR		AT1G07850	DUF604	transferring glycosyl group transferase (DUF604)(AT1G07850)	GO:0016740~transferase activity,GO:0016757~glycosyltransferase activity,	GO:0008150~biological_process,		
CHAR		AT1G18486		uncharacterized protein(AT1G18486)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0008150~biological_process,		
CHAR		AT1G21651		zinc ion binding protein(AT1G21651)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0008150~biological_process,		
CHAR		AT1G53650	CID8	CTC-interacting domain 8(CID8)	GO:0003723~RNA binding,GO:0005515~protein binding,	GO:0009555~pollen development,		
CHAR		AT1G60530	DRP4A	Dynamin related protein 4A(DRP4A)	GO:0003924~GTPase activity,GO:0005525~GTP binding,GO:0008017~microtubule binding,			
CHAR		AT1G60560		SWIM zinc finger family protein(AT1G60560)	GO:0008270~zinc ion binding,			
CHAR		AT1G61640		Protein kinase superfamily protein(AT1G61640)	GO:0003674~molecular_function,GO:0016301~kinase activity,			
CHAR		AT1G70280		NHL domain-containing protein(AT1G70280)	GO:0003674~molecular_function,			
CHAR		AT1G70590		F-box family protein(AT1G70590)	GO:0005515~protein binding,			
CHAR		AT2G03720	MRH6	Adenine nucleotide alpha hydrolases-like superfamily protein(MRH6)	GO:0003674~molecular_function,GO:0016787~hydrolase activity,	GO:0048765~root hair cell differentiation,		
CHAR		AT3G03930		kinase-like protein(AT3G03930)	GO:0003674~molecular_function,GO:0016301~kinase activity,	GO:0008150~biological_process,		
CHAR		AT3G06300	P4H2	P4H isoform 2(P4H2)	GO:0004656~procollagen-proline 4-dioxygenase activity,GO:0005506~iron ion binding,GO:0016705~oxidoreductase activity, acting on paired donors, with incorporation or reduction of molecular oxygen,GO:0031418~L-ascorbic acid binding,GO:0051213~dioxygenase activity,	GO:0018401~peptidyl-proline hydroxylation to 4-hydroxy-L-proline,GO:0080147~root hair cell development,		
CHAR		AT3G56140	DUF399 and DUF3411	DUF399 family protein, putative (DUF399 and DUF3411)(AT3G56140)	GO:0003674~molecular_function,			
CHAR		AT3G56150	EIF3C	eukaryotic translation initiation factor 3C(EIF3C)	GO:0003723~RNA binding,GO:0003729~mRNA binding,GO:0003743~translation initiation factor activity,GO:0005515~protein binding,GO:0031369~translation initiation factor binding,	GO:0001732~formation of cytoplasmic translation initiation complex,		
CHAR		AT3G56750		plant/protein(AT3G56750)	GO:0016757~glycosyltransferase activity,	GO:0008150~biological_process,		
CHAR		AT4G00960		Protein kinase superfamily protein(AT4G00960)	GO:0004672~protein kinase activity,GO:0004674~protein serine/threonine kinase activity,GO:0005524~ATP binding,GO:0106310~protein serine kinase activity,			
CHAR		AT4G20140	GSO1	Leucine-rich repeat transmembrane protein kinase(GSO1)	GO:0004672~protein kinase activity,GO:0004674~protein serine/threonine kinase activity,GO:0005515~protein binding,GO:0005524~ATP binding,GO:0106310~protein serine kinase activity,	GO:0009611~response to wounding,GO:0009793~embryo development ending in seed dormancy,GO:0035987~endodermal cell differentiation,GO:0042659~regulation of cell fate specification,GO:0045184~establishment of protein localization,GO:0051302~regulation of cell division,GO:0055075~potassium ion homeostasis,GO:0090558~plant epidermis development,GO:0090708~specification of plant organ axis polarity,GO:0160073~Casparian strip assembly,GO:2000067~regulation of root morphogenesis,GO:2000280~regulation of root development,		
CHAR		AT4G23530	DUF793	ROH1, putative (DUF793)(AT4G23530)	GO:0003674~molecular_function,			
CHAR		AT4G23540		ARM repeat superfamily protein				

CHAR		AT4G26490	LEA	Late embryogenesis abundant (LEA) hydroxyproline-rich glycoprotein family(AT4G26490)	GO:0003674~molecular_function,				
CHAR		AT4G26500	CPSUFE	chloroplast sulfur E(CPSUFE)	GO:0005515~protein binding,GO:0008047~enzyme activator activity,	GO:0009793~embryo development ending in seed dormancy,GO:0016226~iron-sulfur cluster assembly,			
CHAR		AT4G27980	DUF3444	trichohyalin-like protein (DUF3444)(AT4G27980)	GO:0003674~molecular_function,				
CHAR		AT4G28000		P-loop containing nucleoside triphosphate hydrolases superfamily protein(AT4G28000)	GO:0005524~ATP binding,GO:0016887~ATP hydrolysis activity,	GO:0008150~biological_process,			
CHAR		AT4G28080	TPR	Tetratricopeptide repeat (TPR)-like superfamily protein(AT4G28080)	GO:0003729~mRNA binding,	GO:0006996~organelle organization,GO:0019750~chloroplast localization,GO:0051640~organelle localization,			
CHAR		AT5G03390	DUF295	hypothetical protein (DUF295)(AT5G03390)	GO:0003674~molecular_function,				
CHAR		AT5G03440		zinc finger protein(AT5G03440)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0008150~biological_process,			
CHAR		AT5G03450		Transducin/WD40 repeat-like superfamily protein(AT5G03450)	GO:0004842~ubiquitin-protein transferase activity,	GO:0016567~protein ubiquitination,GO:0036297~interstrand cross-link repair,			
CHAR		AT5G03460		uncharacterized protein(AT5G03460)	GO:0003674~molecular_function,				
CHAR		AT5G03930		F-box protein(AT5G03930)	GO:0003674~molecular_function,				
CHAR		AT5G10050		NAD(P)-binding Rossmann-fold superfamily protein(AT5G10050)	GO:0016491~oxidoreductase activity,				
CHAR		AT5G10060							
CHAR		AT5G14430		S-adenosyl-L-methionine-dependent methyltransferases superfamily protein(AT5G14430)	GO:0008168~methyltransferase activity,	GO:0032259~methylation,			
CHAR		AT5G14440	SURF2	Surfeit locus protein 2 (SURF2)(AT5G14440)	GO:0003674~molecular_function,				
CHAR		AT5G21222		protein kinase family protein(AT5G21222)	GO:0003729~mRNA binding,GO:0004672~protein kinase activity,GO:0005524~ATP binding,				
CHAR		AT5G22480		ZPR1 zinc-finger domain protein(AT5G22480)	GO:0008270~zinc ion binding,	GO:0008150~biological_process,			
CHAR		AT5G26160		light-independent protochlorophyllide reductase subunit(AT5G26160)	GO:0003674~molecular_function,				
CHAR		AT5G39900		Small GTP-binding protein(AT5G39900)	GO:0003924~GTPase activity,GO:0005525~GTP binding,GO:0043022~ribosome binding,	GO:0006412~translation,GO:0045727~positive regulation of translation,			
CHAR		AT5G39940		FAD/NAD(P)-binding oxidoreductase family protein(AT5G39940)	GO:0003674~molecular_function,				
CHAR	other	AT5G54300	DUF761	cotton fiber-like protein (DUF761)(AT5G54300)	GO:0003674~molecular_function,				
CHAR	Photosynthesis	AT1G79630		Protein phosphatase 2C family protein(AT1G79630)	GO:0004722~protein serine/threonine phosphatase activity,GO:0017018~myosin phosphatase activity,GO:0046872~metal ion binding,				
CHAR		AT5G01530	LHCB4.1	light harvesting complex photosystem II(LHCB4.1)	GO:0003729~mRNA binding,GO:0016168~chlorophyll binding,GO:0019904~protein domain specific binding,GO:0046872~metal ion binding,	GO:0009765~photosynthesis, light harvesting,	ath00196:Photosynthesis - antenna proteins,ath01100:Metabolic pathways,		
CHAR		AT5G03940	CPSRP54	chloroplast signal recognition particle 54 kDa subunit(CPSRP54)	GO:0003924~GTPase activity,GO:0005048~signal sequence binding,GO:0005515~protein binding,GO:0005525~GTP binding,GO:0008312~7S RNA binding,GO:0016887~ATP hydrolysis activity,GO:0019904~protein domain specific binding,	GO:0006614~SRP-dependent cotranslational protein targeting to membrane,GO:0045038~protein import into chloroplast thylakoid membrane,GO:0070208~protein heterotrimerization,	ath03060:Protein export,		
CHAR		AT5G54290	CcdA	cytochrome c biogenesis protein family(CcdA)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0010190~cytochrome b6f complex assembly,GO:0017004~cytochrome complex assembly,GO:0045454~cell redox homeostasis,			
CHAR	Protein transport	AT1G03950	VPS2.3	vacuolar protein sorting-associated protein 2.3(VPS2.3)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0007034~vacuolar transport,GO:0015031~protein transport,GO:0016192~vesicle-mediated transport,	ath04144:Endocytosis,		
CHAR		AT1G21650	SECA2	Preprotein translocase SecA family protein(SECA2)	GO:0005524~ATP binding,GO:0016464~chloroplast protein-transporting ATPase activity,	GO:0006605~protein targeting,GO:0006886~intracellular protein transport,GO:0009793~embryo development ending in seed dormancy,GO:0017038~protein import,	ath03060:Protein export,		
CHAR		AT4G27990	YLMG1-2	YGGT family protein(YLMG1-2)	GO:0003674~molecular_function,				
CHAR		AT5G47480		RGPR-like protein(AT5G47480)	GO:0005515~protein binding,	GO:0006914~autophagy,GO:0015031~protein transport,GO:0048208~COPII vesicle coating,			

CHAR	Response to stress	AT3G46690		UDP-Glycosyltransferase superfamily protein(AT3G46690)	GO:0008194~UDP-glycosyltransferase activity,GO:0016757~glycosyltransferase activity,			Family 1 glycosyltransferases, also referred to as uridine diphosphate-dependent glycosyltransferases (UGTs), glycosylate small molecules such as secondary metabolites and xenobiotics. In plants, UGTs are recognised for their multiple functionalities ranging from roles in growth regulation and development, in protection against pathogens and abiotic stresses and in adaptation to changing environments.	DOI: 10.1016/j.biotechadv.2023.108182
CHAR		AT3G46700		UDP-Glycosyltransferase superfamily protein(AT3G46700)	GO:0008194~UDP-glycosyltransferase activity,GO:0016757~glycosyltransferase activity,			Family 1 glycosyltransferases, also referred to as uridine diphosphate-dependent glycosyltransferases (UGTs), glycosylate small molecules such as secondary metabolites and xenobiotics. In plants, UGTs are recognised for their multiple functionalities ranging from roles in growth regulation and development, in protection against pathogens and abiotic stresses and in adaptation to changing environments.	DOI: 10.1016/j.biotechadv.2023.108182
CHAR		AT3G09440	Hsp 70	Heat shock protein 70 (Hsp 70) family protein(AT3G09440)	GO:0002020~protease binding,GO:0003729~mRNA binding,GO:0005515~protein binding,GO:0005524~ATP binding,GO:0140662~ATP-dependent protein folding chaperone,		ath03040:Spliceosome,ath04141:Protein processing in endoplasmic reticulum,ath04144:Endocytosis,	Heat shock proteins (HSPs) are one of the strategies for plants to adapt to abiotic stress. When the plant suffers from high temperature, drought, high salt, low temperature, and heavy metals, HSP70s rapidly accumulate to maintain the stability of the protein and biological macromolecules to improve the resistance of the plant	https://doi.org/10.1016/j.jksus.2010.06.022 https://doi-org.sid2nomade-1.grenet.fr/10.1186/s12870-023-04653-6 DOI10.1016/j.tplants.2004.03.006
CHAR		AT1G07870		Protein kinase superfamily protein(AT1G07870)	GO:0004672~protein kinase activity,GO:0004674~protein serine/threonine kinase activity,GO:0005524~ATP binding,GO:0106310~protein serine kinase activity,	GO:0006952~defense response,GO:0071456~cellular response to hypoxia,			
CHAR		AT3G56740	UBA	Ubiquitin-associated (UBA) protein(AT3G56740)	GO:0004252~serine-type endopeptidase activity,GO:0005515~protein binding,	GO:0010286~heat acclimation,GO:0050832~defense response to fungus,		UBIQUITIN-ASSOCIATED DOMAIN-CONTAINING PROTEIN 2 (UBAC2), a conserved endoplasmic reticulum (ER) protein implicated in ER protein quality control. UBAC2 proteins are delivered to the vacuole under ER stress in an autophagy-dependent manner.	doi: 10.1105/tpc.18.00334
CHAR		AT3G56760		Protein kinase superfamily protein(AT3G56760)	GO:0004672~protein kinase activity,GO:0004674~protein serine/threonine kinase activity,GO:0005524~ATP binding,GO:0046872~metal ion binding,GO:0106310~protein serine kinase activity,	GO:0000302~response to reactive oxygen species,	ath04075:Plant hormone signal transduction,ath04626:Plant-pathogen interaction,		
CHAR		AT4G00970	CRK41	cysteine-rich RLK, RECEPTOR-like protein kinase, 41(CRK41)	GO:0004674~protein serine/threonine kinase activity,GO:0005524~ATP binding,GO:0106310~protein serine kinase activity,			The Lectin RLK (LecRLK) family is believed to play crucial roles in saccharide signaling as well as stress perception	DOI: 10.3390/plants12061285
CHAR		AT4G25590	ADF7	actin depolymerizing factor 7(ADF7)	GO:0003779~actin binding,GO:0051015~actin filament binding,	GO:0030042~actin filament depolymerization,		The involvement of ADFs in modulating the microfilaments' dynamic changes has significant implications for various physiological processes, including plant growth, development, and stress response.	DOI: 10.3389/fpls.2023.1278311

CHAR		AT5G03455	CDC25	Rhodanese/Cell cycle control phosphatase superfamily protein(CDC25)	GO:0004725~protein tyrosine phosphatase activity,GO:0005515~protein binding,GO:0008794~arsenate reductase (glutaredoxin) activity,GO:0030611~arsenate reductase activity,GO:0046872~metal ion binding,	GO:0006468~protein phosphorylation,GO:0046685~response to arsenic-containing substance,GO:0051238~sequestering of metal ion,GO:0051301~cell division,			
CHAR		AT5G22470		poly ADP-ribose polymerase 3(AT5G22470)	GO:0003950~NAD+-protein poly-ADP-ribosyltransferase activity,GO:0008270~zinc ion binding,GO:0016779~nucleotidyltransferase activity,	GO:0006950~response to stress,	ath03410:Base excision repair,		
CHAR		AT5G39890	DUF1637	2-aminoethanethiol dioxygenase, putative (DUF1637)(AT5G39890)	GO:0005506~iron ion binding,GO:0017172~cysteine dioxygenase activity,GO:0046872~metal ion binding,	GO:0001666~response to hypoxia,GO:0018171~peptidyl-cysteine oxidation,GO:0070483~detection of hypoxia,GO:0071456~cellular response to hypoxia,			
CHAR	Response to stress / cellular stress signalisation	AT5G01540	LECRKA4.1	lectin receptor kinase a4.1(LECRKA4.1)	GO:0004672~protein kinase activity,GO:0004674~protein serine/threonine kinase activity,GO:0005515~protein binding,GO:0005524~ATP binding,GO:0016301~kinase activity,GO:0030246~carbohydrate binding,GO:0106310~protein serine kinase activity,	GO:0002221~pattern recognition receptor signaling pathway,GO:0009737~response to abscisic acid,GO:0009738~abscisic acid-activated signaling pathway,GO:0009845~seed germination,GO:0042742~defense response to bacterium,		The Lectin RLK (LecRLK) family is believed to play crucial roles in saccharide signaling as well as stress perception	DOI: 10.1093/mp/sst033
CHAR		AT5G01550	LECRKA4.2	lectin receptor kinase a4.1(LECRKA4.2)	GO:0004672~protein kinase activity,GO:0004674~protein serine/threonine kinase activity,GO:0005524~ATP binding,GO:0030246~carbohydrate binding,	GO:0009738~abscisic acid-activated signaling pathway,GO:0009845~seed germination,		The Lectin RLK (LecRLK) family is believed to play crucial roles in saccharide signaling as well as stress perception	DOI: 10.1093/mp/sst033
CHAR		AT1G07860		Serine/Threonine-kinase RLCKVII protein(AT1G07860)	GO:0003674~molecular_function,				DOI: 10.1186/s12864-023-09303-7
CHAR		AT1G18670	IBS1	Protein kinase superfamily protein(IBS1)	GO:0004674~protein serine/threonine kinase activity,GO:0005524~ATP binding,	GO:0002229~defense response to oomycetes,GO:0042742~defense response to bacterium,GO:1900426~positive regulation of defense response to bacterium,GO:1902290~positive regulation of defense response to oomycetes,GO:2000031~regulation of salicylic acid mediated signaling pathway,			
CHAR		AT3G03940		Protein kinase family protein(AT3G03940)	GO:0003677~DNA binding,GO:0004672~protein kinase activity,GO:0005515~protein binding,GO:0005524~ATP binding,GO:0016301~kinase activity,	GO:0001932~regulation of protein phosphorylation,GO:0006468~protein phosphorylation,GO:0009740~gibberellic acid mediated signaling pathway,GO:0009788~negative regulation of abscisic acid-activated signaling pathway,			
CHAR		AT3G25510	TIR-NBS-LRR class	disease resistance protein (TIR NBS-LRR class) family protein(AT3G25510)	GO:0005524~ATP binding,GO:0043531~ADP binding,	GO:0006952~defense response,GO:0007165~signal transduction,GO:0008150~biological_process,			
CHAR		AT5G01520	AIRP2	RING/U-box superfamily protein(AIRP2)	GO:0004842~ubiquitin-protein transferase activity,GO:0005515~protein binding,GO:0046872~metal ion binding,GO:0061630~ubiquitin protein ligase activity,	GO:0006511~ubiquitin-dependent protein catabolic process,GO:0009651~response to salt stress,GO:0009737~response to abscisic acid,GO:0009789~positive regulation of abscisic acid-activated signaling pathway,GO:0016567~protein ubiquitination,			
CHAR	Response to stress / metabolism	AT1G18490	DUF1637	2-aminoethanethiol dioxygenase, putative (DUF1637)(AT1G18490)	GO:0005506~iron ion binding,GO:0017172~cysteine dioxygenase activity,GO:0046872~metal ion binding,	GO:0018171~peptidyl-cysteine oxidation,GO:0070483~detection of hypoxia,GO:0071456~cellular response to hypoxia,			
CHAR	Response to stress / Oxydant stress	AT5G39950	TRX2	thioredoxin 2(TRX2)	GO:0005515~protein binding,GO:0015035~protein-disulfide reductase activity,GO:0016671~oxidoreductase activity, acting on a sulfur group of donors, disulfide as acceptor,GO:0016712~oxidoreductase activity, acting on paired donors, with incorporation or reduction of molecular oxygen, reduced flavin or flavoprotein as one donor, and incorporation of one atom of oxygen,	GO:0000103~sulfate assimilation,			
CHAR	Response to stress ?	AT1G18485	PPR	Pentatricopeptide repeat (PPR) superfamily protein(AT1G18485)	GO:0003729~mRNA binding,GO:0008270~zinc ion binding,				DOI: 10.3390/ijms222011274
CHAR	Secondary metabolism / Response to stress	AT4G25434	NUDT10	nudix hydrolase homolog 10(NUDT10)	GO:0000210~NAD+ diphosphatase activity,GO:0035529~NADH pyrophosphatase activity,GO:0046872~metal ion binding,GO:0047631~ADP-ribose diphosphatase activity,GO:0051287~NAD binding,	GO:0008150~biological_process,	ath00230:Purine metabolism,ath00760:Nicotinate and nicotinamide metabolism,	Linked to nicotinate and nicotinamide synthesis, itself involved in TMM tolerance	DOI: 10.1016/j.eti.2021.101725
CHAR	Transporter	AT5G03380	ATHMP43	Heavy metal transport/detoxification superfamily protein(AT5G03380)	GO:0046872~metal ion binding,	GO:0071456~cellular response to hypoxia,		Heavy metal-associated proteins (HMPs) participate in heavy metal detoxification.	DOI: 10.3389/fgene.2020.00477
CHAR		AT4G25450	ABCB28	non-intrinsic ABC protein 8(ABCB28)	GO:0005524~ATP binding,GO:0016887~ATP hydrolysis activity,GO:0022857~transmembrane transporter activity,GO:0042626~ATPase-coupled transmembrane transporter activity,GO:0140359~ABC-type transporter activity,	GO:0055085~transmembrane transport,	ath02010:ABC transporters,	The overexpression of ABCB28 and ABCB29 influenced stomatal regulation and resulted in significantly improved water use efficiency and survival rates during salt and drought stresses.	DOI: 10.3390/plants13010007
CHAR		AT1G61630	ENT7	equilibrative nucleoside transporter 7(ENT7)	GO:0005337~nucleoside transmembrane transporter activity,	GO:0015858~nucleoside transport,GO:1901642~nucleoside transmembrane transport,			
CHAR		AT3G02050	KUP3	K+ uptake transporter 3(KUP3)	GO:0015079~potassium ion transmembrane transporter activity,	GO:0071805~potassium ion transmembrane transport,			
CHAR		AT3G09430		peptide transporter family protein(AT3G09430)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0008150~biological_process,			

CHAR		**AT4G20150**	excitatory amino acid transporter(AT4G20150)	GO:0003674~molecular_function,	GO:0008150~biological_process,		

Table S4 – Paramètres des inférences démographiques réalisées avec *dadi* pour chaque paire de sols. `Soil pair` : paire de populations étudiées ; `Model` : modèle démographique testé ; `Replicate` : réplication de l'inférence ; `log-likelihood` : log-vraisemblance du modèle ; `AIC` : critère d'information d'Akaike ; `chi-squared` : test du χ^2 pour l'adéquation du modèle ; `theta` : paramètre θ (diversité effective) ; `optimized_params` : valeurs optimisées des paramètres du modèle ; ΔAIC : différence d'AIC par rapport au meilleur modèle ; `likelihood` : probabilité relative du modèle ; ω : poids d'Akaike. Les valeurs en gras indiquent le meilleur modèle pour chaque paire de sols (AIC le plus faible et poids d'Akaike le plus élevé).

Soil pair	Model	Replicate	log-likelihood	AIC	chi-squared	theta	optimized_params	Δ AIC	likelihood	ω
PDC	**founder_asym**	**Round_4_Replicate_77**	**-343.26**	**696.52**	**452.95**	**620.65**	**0.5181,3.9788,0.0201,0.9498,0.3098**	**0**	**1**	**0.7369159**
PDC	vic_asym_mig	Round_4_Replicate_6	-345.29	698.58	450.07	705.21	4.4474,0.0176,1.3666,0.4159	2.06	0.357007	0.2630841
PDC	founder_nomig	Round_4_Replicate_25	-388.01	782.02	551.78	485.11	3.3645,0.1368,0.0703	85.5	2.716E-19	2.001E-19
PDC	founder_sym	Round_4_Replicate_7	-392.27	792.54	565.9	518.71	0.4867,1.625,1.2234,0.0103	96.02	1.411E-21	1.04E-21
PDC	vic_no_mig	Round_4_Replicate_18	-420.13	844.26	615.42	519.15	0.1202,0.2816	147.74	8.292E-33	6.111E-33
PDC	vic_sym_mig	Round_4_Replicate_57	-420.28	846.56	616	519.56	0.0127,0.1191,0.2785	150.04	2.626E-33	1.935E-33
AVA	**founder_asym**	**Round_4_Replicate_6**	**-323.7**	**657.4**	**441.98**	**511.8**	**0.1595,0.6798,1.7888,1.6396,0.4922**	**0**	**1**	**0.998395**
AVA	vic_asym_mig	Round_2_Replicate_43	-331.44	670.88	477.93	351.42	0.5083,0.9556,7.7424,0.2938	13.48	0.0011826	0.0011807
AVA	founder_sym	Round_4_Replicate_10	-332.47	672.94	472.79	444.96	0.2555,0.938,1.8601,0.4997	15.54	0.0004222	0.0004215
AVA	vic_sym_mig	Round_4_Replicate_46	-338.51	683.02	495.85	344.16	0.6728,9.5927,0.3749	25.62	2.733E-06	2.729E-06
AVA	founder_nomig	Round_4_Replicate_16	-358.82	723.64	496.41	483.84	0.1014,0.1519,0.5	66.24	4.132E-15	4.125E-15
AVA	vic_no_mig	Round_2_Replicate_47	-400.34	804.68	635.15	431.34	0.1996,0.2644	147.28	1.044E-32	1.042E-32
CC	**founder_sym**	**Round_4_Replicate_37**	**-364.17**	**736.34**	**1054.1**	**323.38**	**0.2023,0.5161,6.164,0.4993**	**0**	**1**	**0.3053553**
CC	founder_asym	Round_4_Replicate_60	-363.19	736.38	1048.5	334.59	0.1816,0.495,0.5927,6.6166,0.497	0.04	0.9801987	0.2993089
CC	vic_asym_mig	Round_4_Replicate_78	-364.59	737.18	1064.7	236.34	0.324,0.4284,9.6034,0.2624	0.84	0.6570468	0.2006327
CC	vic_sym_mig	Round_4_Replicate_15	-365.62	737.24	1104.4	233.92	0.3594,9.9522,0.2842	0.9	0.6376282	0.1947031
CC	founder_nomig	Round_4_Replicate_63	-450.77	907.54	1085.2	385.88	0.0976,0.2611,0.4998	171.2	6.674E-38	2.038E-38
CC	vic_no_mig	Round_4_Replicate_1	-490.31	984.62	1303.5	328.65	0.3457,0.2587	248.28	1.221E-54	3.728E-55
CHAR	**founder_nomig**	**Round_4_Replicate_19**	**-222.93**	**451.86**	**399.98**	**423.22**	**0.3505,0.1953,0.499**	**0**	**1**	**0.7546549**
CHAR	founder_asym	Round_4_Replicate_42	-222.84	455.68	407.64	429.59	0.2995,0.0521,0.8142,0.2327,0.4993	3.82	0.1480804	0.1117496
CHAR	vic_no_mig	Round_3_Replicate_11	-225.97	455.94	418.43	411.61	0.2155,0.4998	4.08	0.1300287	0.0981268
CHAR	vic_sym_mig	Round_4_Replicate_9	-226.27	458.54	419.22	411.58	0.0124,0.2167,0.5	6.68	0.035437	0.0267427
CHAR	vic_asym_mig	Round_4_Replicate_54	-226.39	460.78	420.65	411.49	0.0134,0.0318,0.2186,0.4994	8.92	0.0115624	0.0087256
CHAR	founder_sym	Round_4_Replicate_3	-236.25	480.5	444.15	339.94	0.5188,0.9067,9.2412,0.4981	28.64	6.038E-07	4.557E-07
LB	**founder_sym**	**Round_4_Replicate_50**	**-429.93**	**867.86**	**683.29**	**602.33**	**0.2102,1.2101,1.9078,0.4998**	**0**	**1**	**0.9497795**
LB	founder_asym	Round_4_Replicate_69	-431.87	873.74	696.73	555.57	0.2885,1.1516,0.8322,4.3399,0.4953	5.88	0.0528657	0.0502108
LB	vic_asym_mig	Round_4_Replicate_10	-441.44	890.88	731.81	451.85	0.926,0.6047,7.9124,0.4163	23.02	1.003E-05	9.526E-06
LB	vic_sym_mig	Round_4_Replicate_22	-446.26	898.52	739.09	449.99	0.8039,9.8004,0.35	30.66	2.199E-07	2.089E-07
LB	founder_nomig	Round_4_Replicate_42	-561.34	1128.7	1061.2	605.26	0.0893,0.129,0.4997	260.82	2.31E-57	2.194E-57
LB	vic_no_mig	Round_1_Replicate_33	-632.28	1268.6	1287.1	548.59	0.1745,0.257	400.7	9.752E-88	9.262E-88
SAR	**vic_asym_mig**	**Round_4_Replicate_5**	**-341.54**	**691.08**	**472.66**	**695.34**	**0.011,8.5401,7.9704,0.117**	**0**	**1**	**0.921753**
SAR	vic_no_mig	Round_2_Replicate_24	-346.76	697.52	461.29	648.64	0.0746,0.1882	6.44	0.0399551	0.0368287
SAR	founder_nomig	Round_4_Replicate_36	-346.33	698.66	462.33	643.61	0.2602,0.0772,0.147	7.58	0.0225956	0.0208276
SAR	vic_sym_mig	Round_4_Replicate_30	-346.85	699.7	461.32	648.88	0.0132,0.0741,0.1864	8.62	0.0134335	0.0123824
SAR	founder_sym	Round_4_Replicate_20	-346.5	701	462.94	645.23	0.2299,0.0126,0.0768,0.1651	9.92	0.0070129	0.0064642
SAR	founder_asym	Round_4_Replicate_41	-346.81	703.62	464.51	643.18	0.2667,0.0492,0.1194,0.0783,0.1454	12.54	0.0018922	0.0017442