



HAL
open science

Tolérance des plantes à la salinité des sols

Doan Trung Luu, Jing Zhou, Dorsaf Hmidi, Ikram Madani, Zhour, Houssein, Layla Chmaiss, Claire Corratgé-Faillie, Hervé Sentenac, Anne-Aliénor Véry

► **To cite this version:**

Doan Trung Luu, Jing Zhou, Dorsaf Hmidi, Ikram Madani, Zhour, Houssein, et al.. Tolérance des plantes à la salinité des sols. Colloque scientifique de la Société Nationale d'Horticulture de France, May 2022, Paris, France. hal-03749924

HAL Id: hal-03749924

<https://hal.science/hal-03749924>

Submitted on 22 Aug 2022

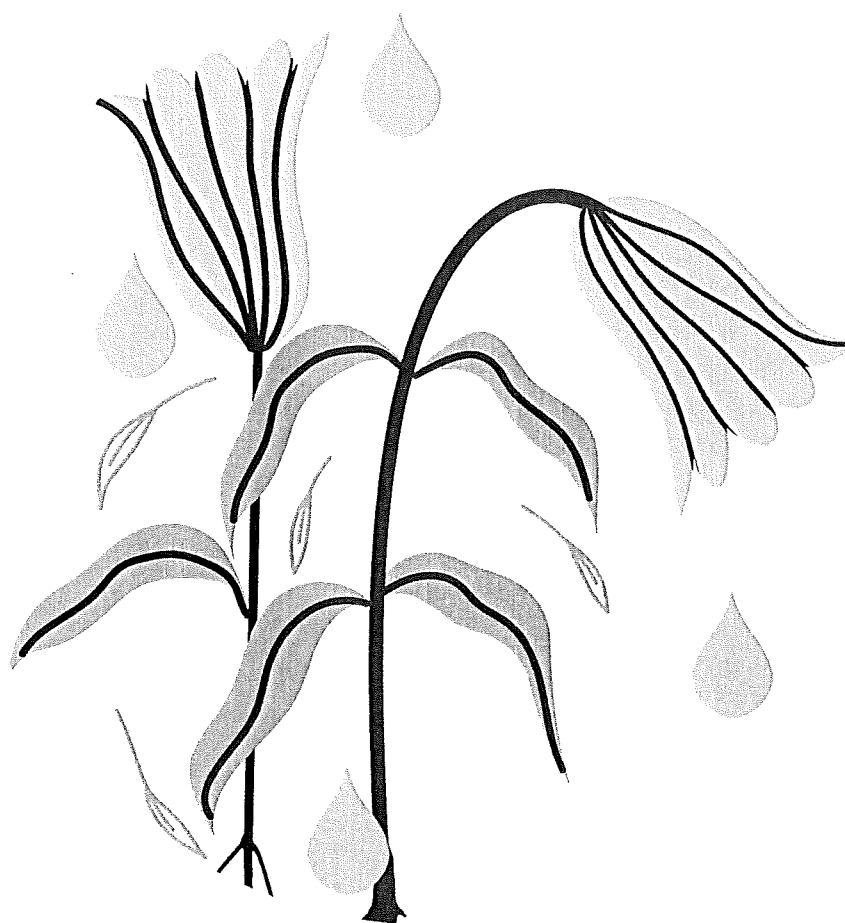
HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

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



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

L'EAU ET LA PLANTE



ACTES

• Colloque scientifique 2022 •

Société Nationale d'Horticulture de France

Antoine de Saint-Exupéry a résumé en une phrase l'essence même de l'eau *"L'eau n'est pas nécessaire à la vie, elle est la vie"*.

Au cours du paléozoïque, la flore et la faune, jusque-là marines, se sont adaptées progressivement à la vie terrestre, mais l'eau est restée un élément vital, les plantes, les communautés végétales n'échappent pas à cette règle.

Dans la plante, l'eau permet le maintien des structures cellulaires et le transport des substances nutritives.

L'importance de l'eau est telle qu'elle représente plus de 80% du poids du végétal et jusqu'à 95% du fruit de tomate. On comprend que l'absence d'eau est une situation périlleuse pour la plante en croissance. Mais des mécanismes de survie existent : ainsi les graines traversent les périodes difficiles avec seulement quelques pourcentages d'eau dans leurs tissus.

Il est rare qu'une plante se trouve dans un environnement optimal vis-à-vis de l'eau, mais les stratégies adaptatives mises en œuvre sont nombreuses, qu'il s'agisse de puiser l'eau, de résister à la carence ou à l'excès, ou encore d'éviter les pertes. Toutes ces stratégies seront développées au cours de la journée.

Enfin, la connaissance toujours plus grande de la relation entre la plante et l'eau conduit au développement de technologies qui contribuent au progrès de l'agriculture et de l'horticulture. Biochars, assainissement, « plantes à traire » et aquaponie vous sont dévoilés au cours de ce colloque de la SNHF, le 20 mai 2022 au 84 rue de Grenelle 75007 Paris.

.....

ÉDITION 2022
978-2-913793-56-9

TOLÉRANCE DES PLANTES À LA SALINITÉ DES SOLS

Doan Trung Luu, Jing Zhou, Dorsaf Hmidi, Ikram Madani, Houssein Zhou, Layla Chmaiss, Claire Corratgé-Faillie, Hervé Sentenac, Anne-Aliénor Véry, IPSiM, Université Montpellier, CNRS, INRAE, Institut Agro, Montpellier, doan.luu@cnrs.fr

Après le déficit hydrique, le principal stress abiotique affectant la production végétale est causé par la salinité. Sur les sols naturellement chargés en sels, seules des plantes dites « halophytes » arrivent à pousser ; certaines exigent même la présence du sel pour assurer une croissance optimale et achever leur cycle de vie. D'autre part, l'activité humaine et le changement climatique augmentent les surfaces touchées par la salinité. Chez les plantes peu tolérantes à la salinité, appelées « glycophytes », auxquelles appartiennent la quasi-totalité des espèces cultivées, l'ion sodium (Na^+) en excès dans le sol provoque une réduction de la croissance et donc du rendement. Il induit un dessèchement des feuilles, un symptôme qui rappelle ceux provoqués par la sécheresse. Na^+ pénètre par les racines et est transporté vers les parties aériennes où il intoxique les cellules et inhibe la photosynthèse.

Les mécanismes développés par les plantes pour faire face aux effets néfastes de la salinité sont très étudiés : la ré-excrétion de Na^+ par les cellules racinaires (a), la réduction de la translocation de Na^+ vers les parties aériennes par les vaisseaux du xylème (b), la recirculation de Na^+ des feuilles vers les racines par les vaisseaux du phloème (c), et la compartimentation cellulaire (dans l'épiderme) et subcellulaire (dans les vacuoles) des ions Na^+ . Ces réponses impliquent des systèmes de transport membranaire. Des enzymes impliquées dans la lutte contre le stress oxydatif provoqué par l'excès de Na^+ empêchent les dommages dans la cellule. Il existe aussi des adaptations anatomiques, par exemple avec des parois plus riches en subérine, qui empêchent le sel de pénétrer à l'intérieur de la racine. Enfin, les interactions des racines avec les micro-organismes du sol améliorent la tolérance à la salinité.

Ces connaissances sont maintenant utilisées par les améliorateurs avec comme objectif de disposer de plantes tolérantes à une irrigation même avec de l'eau de mer !

INTRODUCTION

Du fait qu'elles sont fixées au sol, les plantes terrestres ne peuvent fuir pour échapper aux contraintes de l'environnement et se réfugier dans un écosystème plus favorable. Or ces contraintes sont nombreuses et peuvent perturber leur croissance, leur développement et leur reproduction, jusqu'à causer leur mort si elles ne s'y adaptent pas. Dévorées par des animaux ou des insectes, infectées par des micro-organismes, les cultures subissent des stress biotiques qui entraînent des dégâts parfois irréversibles. En parallèle à ces stress biotiques, les plantes sont aussi confrontées aux stress abiotiques

due à un manque d'eau (sécheresse), à la salinité des sols, à une trop forte exposition lumineuse, à une forte chaleur. Après le déficit hydrique, le principal stress abiotique affectant la production végétale est la salinité des sols et en particulier l'ion sodium (Na^+) du chlorure de sodium (NaCl). Ce problème concerne 1,1 Gha dans le monde (8,7 % de la surface de la planète) et 20 à 30 % des 260 millions d'hectares de terres irriguées (Nachtergaele *et al.*, 2009). Les sols peuvent être salinisés naturellement, mais aussi suite à l'activité humaine. Le changement climatique provoque une augmentation des zones impactées.

Un certain nombre de plantes, appelées halophytes, s'adaptent aux conditions salines, mais la plupart des espèces, et en particulier la quasi-totalité des plantes d'intérêt agronomique, sont très impactées par la salinité du sol (Nieves-Cordones *et al.*, 2016). La productivité agricole et la sécurité alimentaire sont menacées, justifiant une intense activité de recherche fondamentale et appliquée sur le sujet. L'objectif des chercheurs est de limiter les effets délétères de la salinité sur les plantes cultivées, en orientant les agriculteurs vers des pratiques agricoles adaptées et en utilisant la sélection variétale ou les biotechnologies pour fournir des plantes plus tolérantes.

1. CAUSES DE LA SALINITÉ DES SOLS

La salinisation primaire désigne la présence naturelle, c'est-à-dire sans causes liées à l'activité humaine, de fortes concentrations en sels dans les sols ou les nappes phréatiques. Ce phénomène provient de l'altération des roches riches en minéraux sur des temps géologiques. Les minéraux responsables de la salinité sont surtout le NaCl, le plus soluble, les chlorures de calcium et de magnésium et, dans une moindre mesure, les carbonates et les sulfates. Un certain nombre de lacs salés, ainsi que les bords de mer abritent des écosystèmes adaptés à ces conditions extrêmes.

Lorsque l'activité humaine est responsable de la salinisation des sols, on parle alors de salinisation secondaire. Entre 20 à 30 % des terres irriguées seraient concernées et chaque année, 10 millions d'hectares de terres agricoles dans le monde sont salinisés (Figure 1).

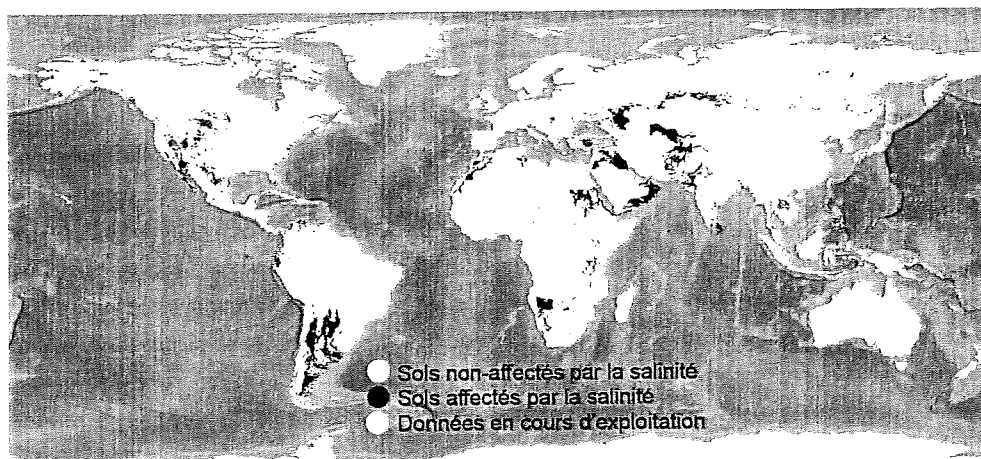


Fig. 1 : Carte des sols affectés par la salinité. Les surfaces orangées sur fond clair représentent les zones connues pour être affectées. Tous les continents sont concernés par la salinité des sols à des degrés différents. Représentation obtenue à l'aide du GloSIS Global Map Service de l'Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (www.fao.org).

Dans l'Union européenne, les pays méditerranéens sont principalement concernés par ce problème (Toth *et al.*, 2008). Puisque l'irrigation est indispensable dans les zones arides à semi-arides, l'eau d'irrigation est transférée du sol vers l'atmosphère par l'évaporation et la

transpiration des plantes, laissant des sels dissous dans le sol et augmentant la salinisation. De plus, l'irrigation avec de l'eau provenant d'aquifères chargés en sels va aussi provoquer une augmentation de la concentration en sel. Les faibles précipitations empêchent toute lixiviation pour permettre au sol de se débarrasser de cet excès en sel. En zone côtière, le pompage d'eau douce dans les aquifères provoque l'intrusion d'eau salée dans ces derniers, un phénomène exacerbé par l'élévation du niveau de la mer. Ces écosystèmes subissent aussi l'infiltration d'eau de mer par les vagues, par les embruns et les tempêtes. Par exemple, la salinisation des rizières du delta du Mékong au Vietnam, le grenier à riz du pays, est due non seulement à l'intrusion d'eau de mer, mais aussi à la réduction du débit de ce grand fleuve causée par l'utilisation intensive d'eau en amont. Plus près de nous, les vignes de Sérignan, dans l'Hérault, cultivées près du bord de mer, subissent la salinité, car l'inondation par le fleuve Orb pour la lixiviation des sols ne se produit plus régulièrement.

Cet excès de Na^+ provoque une déstructuration du sol en modifiant les propriétés physico-chimiques de ce dernier. En effet, les colloïdes argileux du sol présentent à leur surface des charges négatives qui, par répulsion électrostatique, maintiennent ces particules en suspension. Les protons ou d'autres cations neutralisent les charges de ces argiles qui s'agglutinent alors et précipitent sous forme de floculats. Les cations Ca^{2+} , Mg^{2+} et Al^{3+} permettent une bonne floculation des argiles, contrairement aux ions H^+ , K^+ , et Na^+ . L'ion Na^+ assure ainsi la floculation la moins stable par rapport aux autres cations ; il a ainsi un effet dispersant sur les argiles. Cet effet dispersant produit un

sol compact et asphyxiant pour les racines, alors qu'à l'état floculé, les argiles peuvent favoriser l'aération, la perméabilité à l'eau et le développement des micro-organismes.

Les pratiques agricoles favorisant la dissolution du sel dans de l'eau douce et l'évacuation de ces eaux chargées représentent la solution optimale pour se débarrasser du problème de salinité des sols. Que ce soit avec l'inondation des parcelles ou l'irrigation avec de l'eau douce, le drainage est crucial pour éviter l'infiltration du sel dans les couches profondes du sol. Dans les cas de réhabilitation de sols salinisés, des moyens très lourds permettent d'éliminer mécaniquement le sol contaminé par le sel, rétablissant temporairement la possibilité de culture. L'amendement chimique, par exemple avec du gypse (sulfate de calcium), suivi d'une lixiviation, permet de substituer dans les colloïdes argileux les ions Na^+ par des ions Ca^{2+} . Enfin, l'amendement par de la matière organique est aussi pratiqué.

2. COMPORTEMENT DES PLANTES FACE AU STRESS SALIN

Les plantes qui vivent dans les milieux salins et qui colonisent essentiellement les milieux arides et semi-arides présentent une adaptation à de fortes concentrations de sel dans le sol. Ces plantes sont divisées en trois grandes classes : les halophytes obligatoires, les halophytes facultatives, ou les non-halophytes résistantes. Les premières sont des plantes qui exigent de fortes concentrations de sels pour leur développement et leur reproduction (allant de 200 jusqu'à 500 mM de NaCl) (Flowers *et al.*, 2010). Ce groupe compte les espèces *Suaeda maritima*, *Atriplex nummularia*, *Suaeda aralocapsica*, *Limonium vulgare*, *Sarcocornia aperennis* et *Cakile maritima* (Figure 2). Les halophytes facultatives sont des plantes capables de se développer dans les milieux salins et non salins. Parmi les plantes de ce groupe, nous trouvons : *Atriplex hastata*, *Spartina townsendii* et *Mesembryanthemum crystallinum*, qui sont potentiellement utiles pour des applications écologiques, telles que la réhabilitation des écosystèmes endommagés. Elles peuvent également présenter un intérêt économique pour l'alimentation humaine (le quinoa et l'amarante par exemple), et le fourrage (Abdelly *et al.*, 2006). En France, des écosystèmes de prairies de bord de mer contenant de telles espèces sont valorisés par le pastoralisme des prés-salés avec l'obtention d'une appellation d'origine protégée. Enfin, les non-halophytes résistantes telles que l'orge (*Hordeum vulgare* et *Hordeum marinum*) sont des plantes qui tolèrent de fortes concentrations salines (200-450 mM NaCl) (Munns et Tester, 2008).

Les glycophytes, quant à elles, sont fortement sensibles au stress salin, et présentent des phénotypes de stress, qui se traduisent par la chlorose de la pointe des

feuilles, suivie de leur nécrose. Ces perturbations de croissance peuvent conduire à la mort des plantes. Ces symptômes rappellent ceux provoqués par la sécheresse.

Il existe ainsi un large éventail de niveaux de tolérance à la salinité chez les espèces végétales. Par exemple chez les céréales, l'orge (*Hordeum vulgare*) est la plus tolérante, suivi par le blé panifiable (*Triticum aestivum*) et le blé dur (*Triticum turgidum* ssp. *durum*). À l'extrémité du spectre, le riz (*Oryza sativa*) est la plus sensible (Munns et Tester, 2008) (Figure 3).



Fig. 2. Aspect général de touffe de *Cakile maritima* dans son biotope naturel, sur les plages de sable des côtes tunisiennes de la ville de Raoued. (© Dorsaf Hmidi)

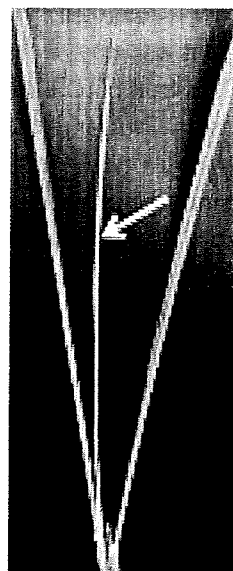


Fig. 3. Effets visuels du stress salin sur le riz. Un plant de riz a été cultivé pendant 8 semaines, puis soumis à un traitement salin (NaCl 100 mM) pendant 2 semaines. On observe la chlorose de la feuille qui émerge (flèche). (© Doan Luu)

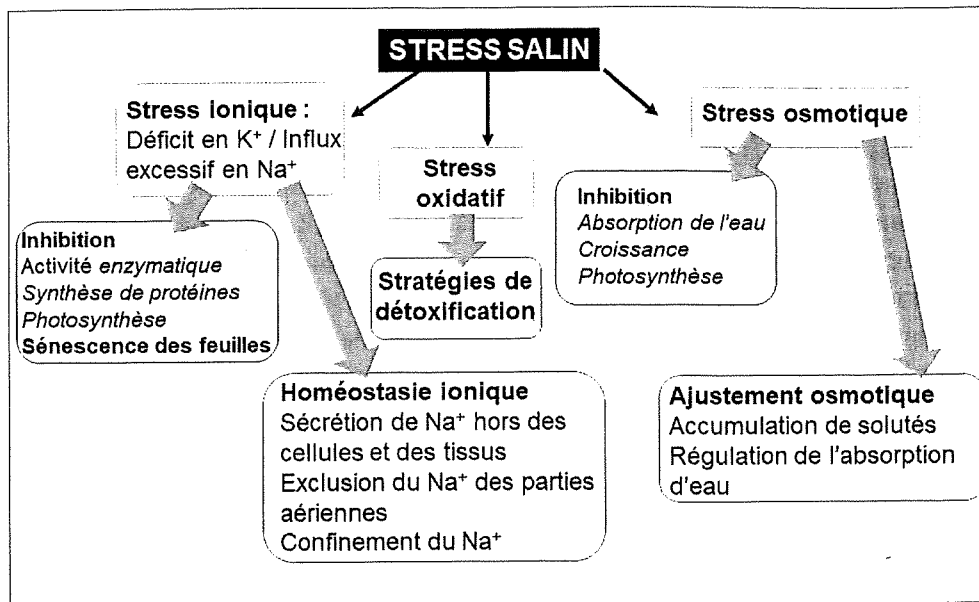


Fig. 4. Mécanismes liés à la toxicité cellulaire du Na^+ et de tolérance. Les trois familles de stress (ionique, oxydative et osmotique) générés par la salinité induisent des désordres dans la cellule (inhibition, sénescence) et des réponses (détoxification, homéostasie ionique, ajustement osmotique). Schéma adapté de (Horie *et al.*, 2012)

3. MÉCANISMES PERTURBÉS PAR L'ION SODIUM DANS LES CELLULES VÉGÉTALES

La forte concentration dans le sol de l'ion Na^+ entraîne différents processus délétères pour la croissance et le développement de la plante (Figure 4).

Premièrement, le potentiel hydrique du sol diminue à cause de la forte concentration en sel. Lorsque le stress salin est appliqué, la plante se retrouve immédiatement confrontée à un stress osmotique. Dans une situation extrême, on pourrait assister potentiellement à une sortie de l'eau des cellules racinaires vers l'extérieur de la racine, et donc à une déshydratation rapide de la plante par ses racines. Cette composante osmotique du stress salin exerce donc un effet similaire à celui du stress hydrique, puisque dans les deux cas l'eau liquide « disponible » n'est pas en quantité suffisante dans le sol pour être absorbée par les racines et assurer l'hydratation des tissus et la transpiration par les feuilles. Le stress osmotique provoqué ainsi par la salinité impacte la turgescence des cellules et la croissance de la plante.

À long terme, l'entrée du Na^+ dans les cellules racinaires ne peut être empêchée, avec comme corollaire, la translocation de cet ion vers les parties aériennes; le risque de cette contamination pour la plante est une intoxication cellulaire généralisée. Le stress salin provoque la fermeture des stomates, un phénomène contrôlé par l'hormone acide abscissique. Le transfert des électrons au travers des photosystèmes est perturbé. Le quenching non photochimique, mécanisme mis en place pour évacuer l'excès d'énergie lumineuse sous forme de fluorescence, est augmenté. Ces désordres dans la photosynthèse provoquent la production de formes activées de l'oxygène telles que

le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) pouvant endommager les photosystèmes et modifier les lipides (peroxydation), protéines et acides nucléiques.

Le stress salin a aussi un impact sur l'homéostasie de l'ion potassium (K^+) (Nieves-Cordonos *et al.*, 2016). Cet ion a un rôle essentiel dans la physiologie de la plante, dans laquelle il représente entre 2 et 5 % de la masse sèche. Son abondance dans le cytosol (environ 0,1 M) lui permet de jouer le rôle de contre-ion inorganique des charges négatives des anions minéraux, acides organiques, protéines et acides nucléiques, avec en particulier des fonctions d'activation de plus de cinquante réactions enzymatiques (Bhandal et Malik, 1988). Or les deux cations alcalins Na^+ et K^+ ont des propriétés physicochimiques proches. Le Na^+ entrerait en compétition avec le K^+ , sans pour autant assurer les mêmes fonctions que ce dernier. L'activité de nombreuses réactions enzymatiques serait inhibée par un excès de Na^+ dans le cytosol, provoquant un dysfonctionnement cellulaire généralisé, et impactant l'activité photosynthétique.

Par ailleurs, on sait que les concentrations externes et internes en K^+ contrôlent la valeur du potentiel de membrane des cellules, c'est-à-dire la différence de potentiel électrique de part et d'autre de la membrane plasmique, qui énergise cette membrane et concourt au transport des ions. C'est la pompe à protons H^+ -ATPase, une protéine transmembranaire, qui en excréant des ions H^+ crée un gradient électrochimique de H^+ (gradient de potentiel électrique et de pH) de part et d'autre de la membrane. Le stress salin provoque une dépolarisation importante de la membrane plasmique, conduisant à des fuites de K^+ à l'extérieur de la cellule, par le biais des canaux à K^+ activés par la dépolarisation (canaux dénommés KOR). De plus,

le Na^+ , du fait de ses propriétés proches du K^+ , entre en compétition avec ce dernier pour être transporté par les systèmes de transport peu sélectifs au travers de la membrane plasmique, ce qui aggrave encore plus le déficit en K^+ du cytosol. La salinité provoque donc chez la plante une carence en K^+ , bien que cet ion puisse être disponible dans le sol !

4. MÉCANISMES D'ADAPTATION ET DE TOLÉRANCE À LA SALINITÉ CHEZ LES PLANTES

Les plantes sont classées en deux catégories, les inclusives et les exclusives, en fonction de leur type d'adaptation à la salinité. Dans le type « incluser », les plantes utilisent la stratégie osmotique où le sel entrant dans les racines transite vers les parties aériennes où il est « retiré » du cytoplasme et très efficacement accumulé dans les vacuoles des cellules. Pour le type « excluser », les plantes ont la caractéristique de maintenir un niveau d'accumulation faible de Na^+ dans les tissus. Cette stratégie d'évitement repose sur l'excrétion du sel à la surface des feuilles par l'intermédiaire de glandes spécialisées (chez certaines espèces), ou bien sur la capacité à rediriger le sel vers les racines par l'intermédiaire du phloème, ou encore sur le contrôle de la translocation du sel des racines aux parties aériennes. Dans ce dernier cas, ce sont les cellules racinaires qui assurent la protection des parties aériennes, en limitant la quantité de sodium transportée par le xylème et/ou en ré-excrétant une partie du sodium absorbé par les racines dans le milieu extérieur.

Les mécanismes de tolérance à la salinité peuvent être classés en trois catégories (Munns et Tester, 2008) selon qu'ils concernent :

- (i) Le stress oxydatif généré au niveau cellulaire, qui doit être géré pour éviter un emballement.
- (ii) La réponse au stress osmotique, qui implique les mêmes réponses que pour la sécheresse.
- (iii) Le stress ionique dû à l'entrée massive de Na^+ , qui peut être contrecarrée grâce à l'intervention des systèmes de transport membranaire du Na^+ et/ou du K^+ .

• (i) Le stress oxydatif est géré par l'accumulation dans les cellules de molécules antioxydantes (polyphénols, flavonoïdes, ascorbate...) et par l'augmentation de l'activité enzymatique antioxydante avec la catalase, la

superoxyde dismutase et la peroxydase. La forme activée de l'oxygène H_2O_2 a des effets néfastes mais joue cependant un rôle de signalisation cellulaire dans la tolérance au sel en activant les mécanismes de défense.

• (ii) Le stress osmotique généré par la salinité perturbe l'équilibre hydrique dans les tissus. En réponse à ce désordre, des mécanismes empêchent le fonctionnement des aquaporines dans les racines (Boursiac *et al.*, 2005). Les aquaporines sont des protéines formant des canaux membranaires qui favorisent le transport de l'eau au travers des membranes. En conditions normales, elles permettent l'absorption de l'eau de la solution du sol vers l'intérieur des cellules. L'eau est ainsi acheminée jusqu'aux vaisseaux du xylème et transférée vers les parties aériennes grâce à la force de succion exercée sur toute la colonne d'eau par l'évapotranspiration au niveau des stomates. L'inhibition de la fonction des aquaporines dans la racine lors des étapes précoces du stress salin (moins d'une heure) permet à la plante de se protéger rapidement de la déshydratation. Dans les étapes plus tardives, la cellule végétale synthétise et accumule dans le cytosol des solutés organiques compatibles (le saccharose, la proline et la glycine bêtaïne) afin d'équilibrer la pression osmotique.

• (iii) Pour gérer le stress ionique, la stratégie majeure consiste à éviter d'accumuler le Na^+ dans le cytosol et dans les parties aériennes (Maathuis *et al.*, 2014). Cela peut impliquer différents processus :

1. La sécrétion de l'excès d'ions Na^+ hors des cellules épidermiques racinaires. Elle fait intervenir un système de transport de Na^+ appelé SOS1. Cette protéine de la membrane plasmique sécrète Na^+ hors de la cellule grâce à une activité d'antiport Na^+/H^+ : l'expulsion active de Na^+ est couplée dans la protéine à une ré-entrée de H^+ qui énergise le transport.
2. Le confinement des ions Na^+ dans la vacuole s'effectue grâce à l'activité de l'antiport Na^+/H^+ appelé NHX1, qui sécrète l'ion Na^+ dans la vacuole en échange d'un ion H^+ .
3. La protection des tissus photosynthétiques implique aussi d'empêcher la translocation des ions Na^+ vers les parties aériennes par la sève xylémique dans les vaisseaux du xylème. Des transporteurs membranaires de la famille HKT, sélectifs de Na^+ et localisés dans la membrane plasmique du parenchyme du xylème racinaire, assurent une ré-absorption de l'ion Na^+ présent dans la sève xylémienne (« dessalage » de

la sève). L'ion Na^+ est ainsi retenu dans ces cellules parenchymateuses où il est confiné dans les vacuoles.

- Certains transporteurs HKT peuvent aussi être exprimés dans les cellules adjacentes aux vaisseaux du phloème dans les feuilles. L'influx de Na^+ dans ces cellules permet de charger cet ion dans la sève phloémienne pour son retour vers les racines (Berthomieu *et al.*, 2003).

La tolérance de la plante à la salinité est augmentée si la compétition entre Na^+ et K^+ au niveau des systèmes de transport membranaire (cf. plus haut) tourne à l'avantage de ce dernier cation. Cela est réalisé en particulier grâce à l'expression de systèmes d'influx de K^+ ayant une plus grande affinité pour ce cation que pour Na^+ (Véry *et al.*, 2014). Ces systèmes aident au maintien d'un rapport K^+/Na^+ cytosolique élevé. Par exemple, chez le riz, des mutations inactivant individuellement les gènes *AKT1*, *HAK1* ou *HAK5*, qui codent des systèmes de transport de K^+ , augmentent la sensibilité à la salinité. De plus, le maintien du potentiel de membrane à des valeurs physiologiques et une augmentation de l'activité des pompes à protons concourent à l'influx de K^+ (Chen *et al.*, 2007). L'ensemble de ces observations démontre que la nutrition en K^+ joue un rôle majeur dans la tolérance à la salinité des sols (Figure 5).

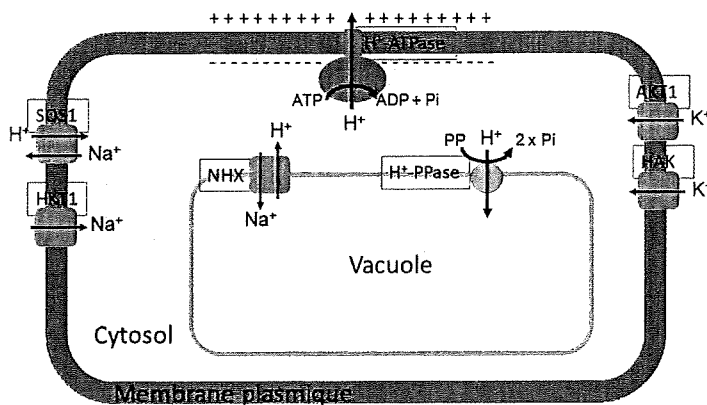


Fig. 5. Systèmes de transport du K^+ et Na^+ impliqués dans la tolérance à la salinité.

5. BIOTECHNOLOGIE DE LA TOLÉRANCE À LA SALINITÉ

Les chercheurs disposent d'une somme importante de connaissances sur les mécanismes concourant à la tolérance des plantes à la salinité. Ces connaissances ont déjà été appliquées avec certains succès en biotechnologie végétale. Des plantes transgéniques surexprimant des

transporteurs NHX ou des pompes à protons (H^+ -PPases) de la membrane vacuolaire, ou des antiports Na^+/H^+ de la membrane plasmique présentent une tolérance accrue à la salinité. De plus, la détoxification améliorée des formes activées de l'oxygène lors du stress oxydatif et la synthèse de solutés compatibles pour répondre au stress osmotique sont également corrélées à une tolérance accrue à la salinité chez des plantes transgéniques. Cependant ces résultats, réalisés dans des conditions de laboratoire, donc très restreintes, ou à des stades de développement limités, n'ont pas été largement testés en champs. Une autre piste d'ingénierie reposant sur la manipulation génétique de l'homéostasie hydrique des plantes exposées à la salinité a été tentée, par exemple en modifiant l'expression de certaines aquaporines. Malheureusement, plusieurs tentatives n'ont pas donné de résultats concluants ; ce qui suggère qu'une expression des aquaporines régulée finement dans les tissus et dans le temps serait sans doute plus pertinente pour l'ingénierie de la tolérance au stress salin. Il ne fait pas de doute que les aquaporines jouent un rôle dans la réponse au stress salin mais celui-ci doit encore être précisé.

Les experts s'accordent sur l'importance des approches génomiques, en particulier chez des espèces modèles d'intérêt agronomique. Ainsi, si l'espèce dispose d'une grande variation naturelle du caractère tolérance/sensibilité au stress salin, une approche pangénomique peut être particulièrement pertinente. Elle permet d'associer des variations génétiques trouvées chez de nombreux individus d'une population avec un trait phénotypique (tolérance/sensibilité à la salinité). Il faut, pour cela, caractériser phénotypiquement les membres de grandes collections constituées, afin d'isoler de la variation allélique naturelle à un locus donné. L'enjeu ici pour les agronomes est de trouver des cultivars adaptés à la salinité dans leur environnement agricole. Les gènes et leurs allèles identifiés comme particulièrement intéressants pour la tolérance à la salinité peuvent ensuite être introgressés dans des cultivars élités.

L'utilisation de l'édition du génome (CRISPR-Cas9) peut aussi être envisagée pour modifier directement le génome des cultivars élités. Le cas d'école de telles approches concerne la découverte du locus *Saltol* chez le riz (Platten *et al.*, 2013). Ce locus porte, entre autres, un gène codant pour un transporteur de Na^+ de la famille HKT, important pour maintenir un rapport K^+/Na^+ élevé dans les parties aériennes. De plus, d'autres gènes portés par ce locus sont en cours de caractérisation, dont une Mannose-Binding Lectine SALT (Kaur *et al.*, 2020), déjà décrite pour son rôle dans la protection cellulaire.

Actuellement, des programmes d'introgression du locus *SalTol* dans des cultivars élites sont développés par différents instituts de recherche, dont l'IRRI (International Rice Research Institute).

Les connaissances acquises sur les halophytes sont utiles pour la recherche translationnelle (Somasundaram *et al.*, 2020) dont l'objectif est de traduire les connaissances fondamentales en botanique en applications concrètes pour la recherche appliquée. On peut avoir pour stratégie, par exemple, de renforcer les adaptations anatomiques telles que les barrières apoplastiques faites de subérine pour empêcher le sel de pénétrer à l'intérieur de la racine, ou les glandes excrétales du sel hors des tissus foliaires.

Enfin, il est nécessaire d'intégrer les micro-organismes interagissant avec les plantes, et en particulier ceux ayant un effet bénéfique sur la nutrition minérale. En effet, des bactéries de la rhizosphère appelées génériquement PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) et les champignons symbiotiques mycorrhiziens permettent, entre autres, une meilleure nutrition minérale des plantes, et en particulier en K⁺. L'effet bénéfique sur la tolérance au stress salin de micro-organismes rhizosphériques est maintenant documenté (Porcel *et al.*, 2016).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Berthomieu P, Conéjéro G, Nublait A, Brackenbury WJ, Lambert C, Savio C, Uozumi N, Oiki S, Yamada K, Cellier F, Gosti F, Simonneau T, Essah PA, Tester M, Véry AA, Sentenac H, Casse F (2003) Functional analysis of AtHKT1 in Arabidopsis shows that Na⁺ recirculation by the phloem is crucial for salt tolerance. *The EMBO Journal* 22 (9):2004-2014.
- Bhandal IS, Malik CP (1988) Potassium Estimation, Uptake, and Its Role in the Physiology and Metabolism of Flowering Plants. In: Bourne GH, Jeon KW, Friedlander M (eds) *International Review of Cytology*, vol 110. Academic Press, pp 205-254.
- Boursiac Y, Chen S, Luu D-T, Sorieul M, van den Dries N, Maurel C (2005) Early effects of salinity on water transport in Arabidopsis roots. Molecular and cellular features of aquaporin expression. *Plant Physiol* 139 (2):790-805
- Chen Z, Pottosin II, Cuin TA, Fuglsang AT, Tester M, Jha D, Zepeda-Jazo I, Zhou M, Palmgren MG, Newman IA, Shabala S (2007) Root plasma membrane transporters controlling K⁺/Na⁺ homeostasis in salt-stressed barley. *Plant physiology* 145 (4):1714-1725.
- Flowers TJ, Galal HK, Bromham L (2010) Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants. *Functional Plant Biology* 37 (7):604-612.
- Horie T, Karahara I, Katsuhara M (2012) Salinity tolerance mechanisms in glycophytes: An overview with the central focus on rice plants. *Rice (NY)* 5 (1):11-11.
- Kaur N, Sagar A, Sharma P, Ashish, Pati PK (2020) Structural insights into rice *SalTol* QTL located *SALT* protein. *Scientific Reports* 10 (1):16589.
- Maathuis FJM, Ahmad I, Patishtan J (2014) Regulation of Na⁺ fluxes in plants. *Frontiers in Plant Science* 5.
- Munns R, Tester M (2008) Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59 (1):651-681
- Nachtergaele FO, van Velthuizen HT, Verelst L (2009) *Harmonized World Soil Database*. FAO, Rome, Italy, and IIASA, Laxenburg, Austria,
- Nieves-Cordones M, Al Shiblawi FR, Sentenac H (2016) Roles and Transport of Sodium and Potassium in Plants. In: Sigel A, Sigel H, Sigel RKO (eds) *The Alkali Metal Ions: Their Role for Life*. Springer International Publishing, Cham, pp 291-324.
- Platten JD, Egdane JA, Ismail AM (2013) Salinity tolerance, Na⁺ exclusion and allele mining of HKT1;5 in *Oryza sativa* and *O. glaberrima*: many sources, many genes, one mechanism? *BMC Plant Biology* 13 (1):32.
- Porcel R, Aroca R, Azcon R, Ruiz-Lozano JM (2016) Regulation of cation transporter genes by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice plants subjected to salinity suggests improved salt tolerance due to reduced Na⁺ root-to-shoot distribution. *Mycorrhiza* 26 (7):673-684.
- Somasundaram S, Véry AA, Vinekar RS, Ishikawa T, Kumari K, Pulipati S, Kumaresan K, Corratgé-Faillie C, Sowdhamini R, Parida A, Shabala L, Shabala S, Venkataraman G (2020) Homology Modeling Identifies Crucial Amino-Acid Residues That Confer Higher Na⁺ Transport Capacity of OcHKT1;5 from *Oryza coarctata* Roxb. *Plant Cell Physiol* 61 (7):1321-1334.
- Toth G, Adhikari K, Varallyay G, Toth T, Bodis K, Stolbovoy V (2008) Updated map of salt affected soils in the European Union. In: Toth G, Montanarella, L. and Rusco, E. (ed) *Threats to Soil Quality in Europe*. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg, pp 65-77
- Véry A-A, Nieves-Cordones M, Daly M, Khan I, Fizames C, Sentenac H (2014) Molecular biology of K⁺ transport across the plant cell membrane: What do we learn from comparison between plant species? *Journal of Plant Physiology* 171 (9):748-769.

