

Université catholique de Louvain
École de biologie

 UCLouvain



Université de Namur
Département de biologie

Impact d'un stress salin sur la croissance, la reproduction et la physiologie d'hybrides de tomates entre *Solanum chilense* et *Solanum lycopersicum*

Leclef Claire

Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme
de Master en Biologie des Organismes et Écologie

Promoteur : Muriel Quinet (UCL/ELIA)

Année académique 2020-2021

Remerciements

Tout d'abord, un immense merci à Muriel Quinet pour son soutien, sa disponibilité et ses conseils. Merci pour le temps accordé aux nombreuses relectures et de m'avoir rassurée tout au long de cette année. Je ne pouvais avoir meilleure promotrice pour ce mémoire.

Je tiens également à remercier tout particulièrement Servane Bigot. Merci pour ta bonne humeur, tes conseils, tes chants et ta positivité. Merci de m'avoir soutenue et aidée durant toute cette année et d'avoir consacré autant de temps à m'expliquer mille et une choses.

Merci également à Muriel et Mathilde d'avoir pris le relais quant à la récolte de données durant le confinement.

Un tout grand merci à tous les membres du GRPV pour leur aide, leurs précieux conseils et leur bonne humeur. Merci à Servane, Lauranne, Marie et Mathilde qui apportent joie et bonne humeur au bureau, ce fut un immense plaisir de travailler à vos côtés. Je tiens également à remercier Baudouin Capelle et Brigitte Van Pee de m'avoir aidée et conseillée lors de la minéralisation et la récolte, et d'avoir pris soin de mes plantes durant le confinement.

Merci à Stanley Lutts d'avoir pris le temps de nous expliquer la fastidieuse contribution des osmolytes dans l'ajustement osmotique.

Merci également à mon jury, composé de Muriel Quinet, Servane Bigot, Stanley Lutts, Xavier Draye et Hermann Prodjinoto, pour la lecture de ce mémoire.

Merci à ma grand-mère qui m'a toujours épaulée, écoutée et accueillie durant toutes mes années d'étude.

Merci à mon copain, Maxime Duchateau, de m'avoir soutenue et rassurée dans mes moments de doute et de stress.

Merci à mes amis et ma famille pour leur soutien et leur présence. Merci de m'avoir écouté parler de tomates et de stress salin durant toute cette année. Et un tout grand merci à ma maman, pour sa participation de près ou de loin dans ce mémoire.

La salinisation des sols est une contrainte environnementale majeure dans le secteur de l'agriculture. Le stress salin affecte négativement les cultures glycophytes en diminuant les rendements et la qualité de ces cultures. L'utilisation d'eau de moindre qualité pour l'irrigation est la principale cause de la salinisation des sols. Le réchauffement climatique est un facteur aggravant dans ce processus de salinisation car il augmente la fréquence des périodes de sécheresse, ne faisant qu'augmenter les besoins en eau pour l'agriculture. Afin de réduire l'impact négatif du sel sur les cultures glycophytes, il est intéressant de se pencher sur l'utilisation d'espèces sauvages halophytes, plus résistantes au stress salin que leurs espèces parentes cultivées.

Solanum lycopersicum est une espèce sensible au stress salin. La tomate représente la culture maraichère la plus importante du point de vue économique au monde et présente également de nombreux intérêts nutritionnels. Plusieurs espèces sauvages de tomates sont connues pour leur résistance aux stress abiotiques, notamment *Solanum chilense* connue pour sa résistance au stress salin.

Ce mémoire porte donc sur la production et l'identification d'hybrides de tomates entre la tomate cultivée *S. lycopersicum* et l'espèce halophyte sauvage *S. chilense*, ainsi que sur l'impact d'un stress salin sur la croissance, la reproduction et la physiologie de ces plants. Les effets de la salinité sur les hybrides ont été comparés à ceux des parents afin de déceler une possible résistance de la part de ces hybrides. Les trois génotypes ont été soumis à 0 ou 100 mM de NaCl durant 78 jours.

Des hybrides ont été produits et présentaient un phénotype intermédiaire aux parents. Le stress salin a impacté la croissance végétative ; *S. lycopersicum* et *S. chilense* avaient moins de feuilles en condition de stress tandis que le sel a diminué la taille de *S. lycopersicum* et des hybrides. Le sel a également impacté la croissance reproductive en diminuant le nombre d'inflorescences chez les trois génotypes, mais n'a pas affecté la quantité de pollen, la réceptivité stigmatique ainsi que le nombre de fleurs par inflorescence. La salinité a impacté la photosynthèse des parents et a provoqué un ajustement osmotique chez les trois génotypes. La salinité a augmenté la concentration en sodium dans toute la plante ; *S. chilense* a accumulé plus de sodium que *S. lycopersicum*, les hybrides ayant accumulé le soluté de manière intermédiaire.

En conclusion, le stress salin a affecté les trois génotypes et les hybrides présentaient un phénotype et une résistance à la salinité intermédiaires aux parents.

Soil salinisation is a major environmental constraint in the agricultural sector. Saline stress negatively affects glycophytic crops by reducing their yields and quality. The use of lower quality water for irrigation is the main cause of soil salinisation. Global warming is an aggravating factor in the process of soil salinisation because it increases the frequency of drought periods and thus the water needs of agriculture. In order to reduce the negative impact of salt on glycophytic crops, it is interesting to look into the use of wild halophytic species, which are more resistant to saline stress than their cultivated parent species.

Solanum lycopersicum is a sensitive species to salt stress. Tomato is the most economically important market garden crop in the world and has also great nutritional interest. Several wild species of tomato are known for their resistance to abiotic stress, including *Solanum chilense* known for its resistance to saline stress.

This paper focuses on the production and identification of tomato hybrids between the cultivated tomato *S. lycopersicum* and the wild halophyte species *S. chilense*. It also focuses on the impact of salt stress on the growth, reproduction, and physiology of these plants. The effects of salinity on the hybrids were compared with those of the parents to detect possible resistance in the hybrids. The three genotypes were subjected to 0 or 100 mM NaCl for 78 days.

The hybrids presented an intermediate phenotype to the parents. Salt stress impacted vegetative growth; *S. lycopersicum* and *S. chilense* had fewer leaves under stress conditions while salt reduced the size of *S. lycopersicum* and the hybrids. Salt also impacted reproductive growth by reducing the number of inflorescences in all three genotypes but did not affect pollen quantity, stigmatic receptivity, and the number of flowers per inflorescence. Salinity impacted photosynthesis of the parents and caused osmotic adjustment in all three genotypes. Salinity increased the sodium concentration throughout the plant. *S. chilense* accumulated more sodium than *S. lycopersicum*, while the hybrids accumulated the solute intermediately.

In conclusion, saline stress affected all three genotypes and the hybrids showed intermediate phenotype and salinity resistance in comparison to the parents.

Table des matières

Remerciements	3
Résumé	5
Abstract	7
Introduction	13
Synthèse bibliographique	15
La tomate	15
Importance de la tomate dans notre agriculture : historique et culture	15
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	16
<i>Solanum chilense</i> Dun.	19
Auto-compatibilité et auto-incompatibilité	21
La salinité	23
Problématique de l'augmentation de la salinité des sols : réchauffement climatique et irrigation	23
Le stress salin en général	25
Le stress salin chez la tomate cultivée (<i>S. lycopersicum</i>)	27
Le stress salin chez <i>S. chilense</i>	30
Matériel et méthode	33
Matériel végétal	33
Conditions de culture et imposition du stress	33
Vérification des hybrides	35
Analyse des marqueurs génétiques	36
Mesures morphologiques	39
Comptages et suivi morphologique	39
Morphologie florale	40
Fertilité des fleurs	41

Récolte.....	43
Dosages physiologiques	43
Paramètres physiologiques liés à la photosynthèse.....	43
Statut hydrique	44
Dosage des éléments	45
Dosages biochimiques.....	45
Dosage de la proline.....	45
Dosage des sucres solubles totaux	46
Analyse statistique.....	46
Résultats partie 1 : production des hybrides.....	49
Taux de germination et viabilité des graines.....	49
Vérification des hybrides	50
Résultats partie 2 : effets du stress salin.....	51
Morphologie.....	51
Croissance végétative.....	51
Croissance reproductive	55
Paramètres physiologiques.....	61
Photosynthèse.....	61
Statut hydrique	63
Concentration en sucres solubles et en proline	64
Éléments minéraux	66
Sodium (Na).....	66
Potassium (K).....	67
Magnésium (Mg).....	69
Calcium (Ca)	70
Analyse en composantes principales (ACP)	71

Discussion	73
La production d'hybrides interspécifiques entre <i>S. lycopersicum</i> et <i>S. chilense</i> est possible	73
Stress salin : la résistance des hybrides à la salinité est intermédiaire par rapport à celle de leurs parents.....	76
Croissance et reproduction	76
Réponses physiologiques et dosage des éléments.....	81
Conclusion et perspectives	87
Bibliographie.....	89
Annexes	101

Introduction

La salinité représente une contrainte environnementale majeure dans le secteur de l'agriculture car elle limite la production de beaucoup de plantes cultivées dans de nombreuses régions du monde (Ahmad & Prasad, 2012). La salinité affecte négativement le développement et la croissance des plantes et va donc diminuer les rendements et la qualité de ces cultures (Ahmad & Prasad, 2012). Les problèmes de salinité se posent surtout en régions arides ou semi-arides où les cultures nécessitent une irrigation importante (Lahlou et al., 2002). Les terres irriguées représentent environ 310 millions d'hectares à l'échelle mondiale et 20 % de cette surface est affectée par la salinisation, soit 62 millions d'hectares (Hamilton, 2014). La salinisation des terres irriguées est telle que c'est une moyenne de 2000 hectares de terres irriguées au niveau des zones arides et semi-arides à travers 75 pays qui sont dégradés chaque jour par le sel, et cela depuis plus de 20 ans (Qadir et al., 2014). Cette salinisation accrue provient d'un usage de plus en plus important d'eau d'irrigation de moindre qualité, c'est-à-dire riche en sels, provoquant ainsi une dégradation de la qualité du sol (Gouaidia et al., 2012).

La tomate (*Solanum lycopersicum*) est largement consommée et produite dans le monde et représente une culture maraichère précieuse du point de vue économique (Bergougnoux, 2014). Comme la plupart des espèces cultivées, cette plante est glycophyte, c'est-à-dire sensible à la salinité, et celle-ci peut fortement réduire ses rendements (El-Mogy et al., 2018; Martínez et al., 2012). En effet, la salinité affecte la tomate dans sa croissance et sa reproduction (Ghanem et al., 2009; Grunberg et al., 1995; Parvin et al., 2019; Rozema & Flowers, 2008).

Malgré sa grande diversité apparente, *S. lycopersicum* présente une faible variabilité génétique (Deynze et al., 2007; Nesbitt & Tanksley, 2002). En vue d'augmenter cette variabilité dans le but d'identifier des génotypes résistants à la salinité, les sélectionneurs auront tendance à se tourner vers les espèces de tomates sauvages car celles-ci sont très intéressantes en termes d'amélioration variétale. En effet, ces espèces possèdent des sources de résistance génétique ou d'allèles favorables pour des caractères de résistance aux stress que ne possède pas la tomate cultivée (Spooner et al., 2005). Il existe notamment plusieurs espèces dans le genre *Solanum* qui sont résistantes à la salinité (Chetelat et al., 2009; Tal et al., 1979). Dans le cadre de cette étude, nous nous sommes intéressés à une tomate originaire du désert d'Acatama au Chili, *S. chilense*. Il s'agit d'une espèce sauvage de tomate halophyte, c'est-à-dire résistante au stress salin (Chetelat et al., 2009). La tomate cultivée étant une plante glycophyte, la sélection de génotypes résistants par croisement avec une espèce de tomate sauvage halophyte est une

stratégie visant à augmenter sa résistance à la salinité. La résistance à la salinité est en effet un problème complexe et multigénique (Hichri et al., 2017). Dans cette perspective, des hybrides ont été produits entre *S. lycopersicum* et *S. chilense*. Dans le cadre de ce mémoire, ces hybrides seront évalués et les effets du stress salin seront comparés entre ces hybrides et leurs parents. Lors de ce travail, nous allons uniquement nous intéresser à l'effet du chlorure de sodium (NaCl), sel très présent dans les sols salins et le plus étudié dans le cadre d'expériences visant à étudier les effets de la salinité (Gharbi, 2017; Parida & Das, 2005; Singh et al., 2020).

Le premier objectif de mon mémoire est donc l'identification et la description d'hybrides de tomates entre la tomate cultivée *Solanum lycopersicum* et l'espèce halophyte sauvage *Solanum chilense*. Le deuxième objectif est d'étudier l'impact d'un stress salin sur la croissance, la reproduction ainsi que sur la physiologie de ces hybrides, et de comparer les effets de la salinité entre ces hybrides et les parents. Notre hypothèse est que les hybrides présenteront une résistance intermédiaire au stress salin par rapport aux parents, voire qu'ils présenteront un effet d'hétérosis sur certains paramètres. Il est également question d'étudier les stratégies mises en place par les hybrides face à ce stress salin et de comparer ces stratégies avec celles mises en place par les parents.

Synthèse bibliographique

La tomate

Importance de la tomate dans notre agriculture : historique et culture

Originnaire de la région des Andes, la tomate (*Solanum lycopersicum*), espèce de la famille des Solanacées, fut importée en Europe au XVI^e siècle. Elle fut d'abord cultivée en tant que plante ornementale en France, mais était consommée en Espagne (Gilgenkrantz, 2012). La tomate est aujourd'hui largement répandue à travers le globe et représente actuellement la culture maraîchère la plus importante du point de vue économique au monde (Bergougnoux, 2014). Sa production ainsi que sa surface de culture ont plus que doublé ces 20 dernières années (Bergougnoux, 2014). En 2018, c'était la Chine qui dominait le marché de la tomate avec une production annuelle d'environ 61 millions de tonnes, suivie par l'Inde, les États-Unis, la Turquie et l'Égypte ((FAOSTAT, 2020), Fig. 1).

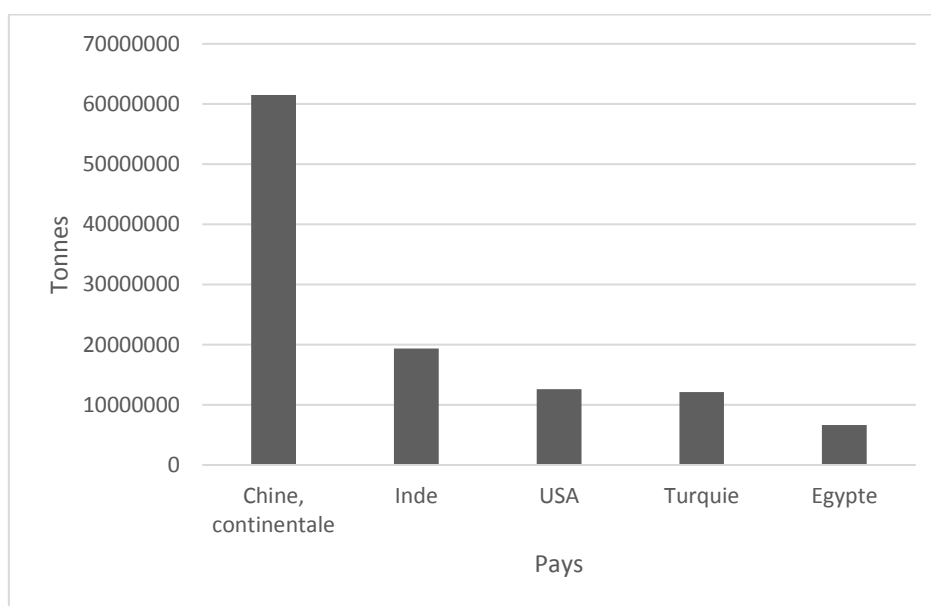


Figure 1 : Top cinq des pays producteurs de tomates fraîches en 2018 en termes de tonnes produites (FAOSTAT, 2020).

Les qualités intrinsèques du fruit ont énormément évolué au cours du temps. Chez la tomate sauvage, le fruit est petit et destiné à la propagation de l'espèce et non à nourrir l'homme (Bergougnoux, 2014). Aujourd'hui, les tomates cultivées modernes portent des fruits plus charnus, avec une grande variation de taille et de couleur. En effet, il existe aujourd'hui une très large gamme de variétés différentes (Bai & Lindhout, 2007).

En plus de sa commercialisation sur le marché des produits frais, la tomate se voit décliner sous bien des formes ; soupe, concentré, jus ou encore ketchup. Avec l'augmentation du nombre de déclinaisons possibles, la consommation de la tomate ne fait qu'augmenter également. Ses apports nutritionnels influencent également sa production car la tomate est une source importante de nutriments utiles tels que le lycopène, la bêta-carotène et la vitamine C, ces nutriments ayant tous des effets bénéfiques sur la santé humaine (Bergougnoux, 2014; Quinet et al., 2019).

La culture de la tomate est une culture à cycle court et à haut rendement. Cette culture peut se faire en champ, mais aussi en serre. Au cours du temps, la tomate a pu s'adapter à une grande diversité de conditions climatiques, rendant sa culture faisable un peu partout dans le monde. Un climat relativement frais et sec est cependant préférable pour elle et la gamme idéale de température pour la plupart des variétés se situe entre 21 et 24 °C (Singh et al., 2017). La tomate est cependant capable de résister à un certain intervalle de température, mais en deçà de 10°C et au-delà de 38°C, les tissus de la plante seront endommagés (Singh et al., 2017). De plus, la tomate fait partie des plantes de type glycophyte, c'est-à-dire non résistante au stress salin. En effet, plusieurs études ont démontré sa sensibilité à la salinité (Gharbi, 2017; Manaa et al., 2011; Martínez et al., 2014; Martínez et al., 2012; Parvin et al., 2019; Romero-Aranda et al., 2001; Singh et al., 2012; Snoussi et al., 2004; Zribi et al., 2009).

***Solanum lycopersicum* L.**

La tomate cultivée (*S. lycopersicum*) est une herbacée vivace cultivée comme une plante annuelle. Elle possède un système racinaire pivotant et ramifié sur les 30 premiers centimètres. Celui-ci est très dense et peut atteindre un mètre de profondeur (Picken et al., 1986). La partie aérienne de *S. lycopersicum* peut mesurer entre 30 centimètres et deux mètres. Cette plante présente une phase végétative courte. Généralement, la transition florale du segment initial chez la plupart des cultivars se produit lorsque la troisième feuille est en expansion. Ce phénomène se produit environ dans les trois semaines qui suivent l'expansion des cotylédons (Hurd & Cooper, 1970). Il faut alors à la tomate produire six à 11 feuilles avant l'apparition de la première inflorescence (Picken et al., 1985). Comme la tomate présente une croissance sympodiale, elle poursuivra sa croissance en hauteur par le développement de l'axillaire de la dernière feuille, en rejetant l'inflorescence sur le côté. Environ trois feuilles seront produites par ce segment sympodial avant l'initiation de la deuxième inflorescence (Wien, 1997). *Solanum lycopersicum* poursuivra sa croissance par la formation successive de segments

sympodiaux (Fig. 2). Les feuilles, dont la taille varie entre dix et 25 centimètres, sont alternes et découpées, composées de cinq à sept folioles aux lobes découpés (Picken et al., 1986).

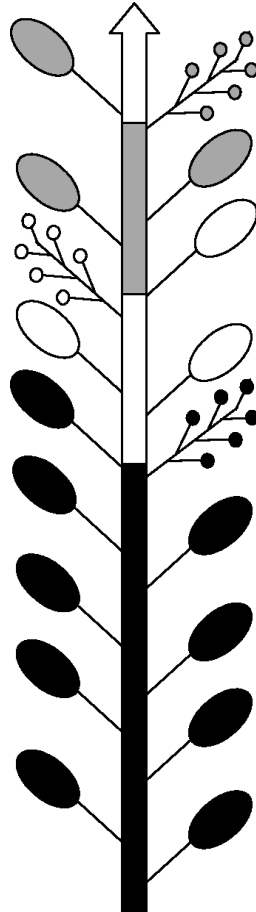


Figure 2 : Croissance sympodiale de la tomate. Le segment initial initié par le SAM (shoot apical meristem) est représenté en noir. Les segments sympodiaux suivants initiés par les méristèmes sympodiaux successifs sont représentés en blanc et gris (Quinet & Kinet, 2007).

Concernant la structure reproductive de la tomate, l'inflorescence est de type racémique. Celle-ci est constituée d'un méristème inflorescentiel persistant qui produit des fleurs latéralement (Fig. 3) (Quinet & Kinet, 2007). Les fleurs, regroupées en inflorescence, sont hermaphrodites et actinomorphes (Fig. 4). Celles-ci se composent d'un verticille central de cinq à six sépales fusionnés à la base dans un court tube. À l'extérieur de ce verticille se trouve une corolle, également pourvue d'un court tube de support et qui se termine par cinq à six lobes de pétales. Un verticille de cinq à six étamines est attaché à cette corolle grâce à de courts filaments portant des anthères allongées et latéralement fusionnées pour donner un cône creux. Enfin, le gynécée central est constitué de deux à plusieurs carpelles avec un long style qui se termine par un stigmate plutôt aplati et enfermé dans l'androcée qui l'entoure (Cooper, 1927; Sawhney & Greyson, 1973). Le pistil est donc entièrement recouvert par les anthères (Picken et al., 1986).

De plus, la fleur de la tomate cultivée est auto-compatible et souvent autogame, c'est-à-dire que le pollen de la fleur est capable de féconder l'ovule de la même fleur (Gao et al., 2014).

Le péricarpe épais de la tomate renferme de nombreuses graines, le fruit est alors considéré comme un fruit à baie (Gillaspy et al., 1993). *Solanum lycopersicum* produit des fruits de tailles, de couleurs et de formes variables selon les nombreuses variétés (Bai & Lindhout, 2007).

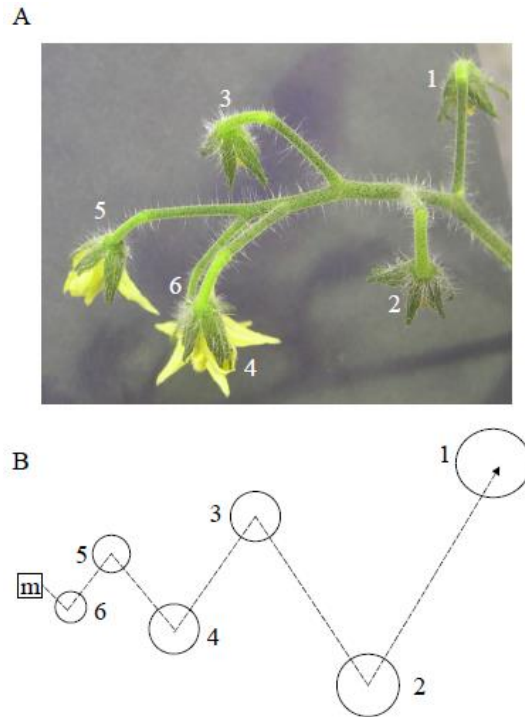


Figure 3 : Inflorescence de la tomate. (A) Vue globale d'une inflorescence. (B) La cascade florale montre le motif en zigzag : les fleurs sont représentées par les cercles, celles-ci sont numérotées dans l'ordre d'initiation et le méristème (m) est représenté par un carré (Quinet & Kinet, 2007).



Figure 4 : Fleur de tomate (Quinet & Kinet, 2007).

***Solanum chilense* Dun.**

Solanum chilense est une espèce sauvage de tomate appartenant également à la famille des Solanacées et originaire d'Amérique du Sud. Son aire de répartition s'étend du Pérou jusqu'au nord du Chili (Böndel et al., 2018). Elle est présente sur de larges zones écologiques et à différentes altitudes (de 300 à 4000 mètres) (Chetelat et al., 2009). Cette espèce a la caractéristique de résister à des conditions d'aridité extrême et de forte salinité des sols et n'est pas très exigeante en termes de température. En effet, grâce à son aire de distribution (composée de zones désertiques en plaine et en altitude), *S. chilense* résiste aussi bien aux températures élevées que basses (Chetelat et al., 2009).

Solanum chilense est plus petite que la tomate cultivée en atteignant une hauteur entre 0,8 et 1 mètre. Les feuilles sont pubescentes, imparipennées, alternes et longues d'un à six centimètres. Cependant, la taille et la forme des feuilles peuvent varier selon la population (Chetelat et al., 2009). Cette espèce sauvage présente elle aussi une croissance sympodiale et les racines sont de type pivotant et à tendance fasciculées, denses et ramifiées sur les 30 premiers centimètres (Gharbi, 2017). Ce système racinaire extrêmement profond est potentiellement adaptatif et sert donc à puiser l'eau stockée profondément dans le sol, surtout dans les environnements particulièrement secs du nord du Chili (Moyle, 2008).

Les fleurs sont rassemblées en inflorescences composées de dix à 12 fleurs pentamères. Celles-ci sont composées d'un calice à cinq sépales, d'une corolle jaune à cinq pétales et le pistil dépasse du cône d'anthères composé de cinq anthères (Fig. 5A et 5B). Avant la floraison, les jeunes boutons floraux changent progressivement de couleur, allant du vert au jaune en fonction de la lumière. Les fleurs sont également hermaphrodites et auto-incompatibles (Gao et al., 2014). L'auto-incompatibilité est la capacité des fleurs hermaphrodites à éviter l'autofécondation *via* un mécanisme génétique de reconnaissance de son propre pollen et de rejet de celui-ci. Un autre mécanisme supposé de l'auto-incompatibilité de *S. chilense* est l'exsertion du style en dehors du cône d'anthères, ce qui empêche alors le contact entre le pollen et le style de la même fleur (Igic et al., 2007).

Les fruits sont petits (environ 1,4 cm de diamètre), blancs lorsqu'ils sont immatures et blancs à verdâtres rayés de pourpre à maturité (Fig. 5C et 5D). Les graines sont de forme aplatie, plus ou moins lenticulaire et mesurent environ 1,1-1,5 mm (Fig. 5E) (Gharbi, 2017). Ses fruits ne sont pas comestibles et ne représentent donc aucun intérêt agronomique. Cependant, les variétés sauvages de tomates ont permis à la tomate cultivée d'acquérir de nombreuses caractéristiques

hautement bénéfiques, comme la résistance à certaines maladies ou à certains stress abiotiques. *Solanum chilense* fait également partie de ces espèces sauvages qui ont contribué à l'amélioration de la tomate cultivée (Labate & Robertson, 2012). En effet, l'augmentation de la quantité d'anthocyane, pigment végétal présentant une forte activité antioxydante et procurant la couleur pourpre de la tomate cultivée est contrôlée par une mutation dominante qui a été introduite à partir de cette espèce sauvage (Jones et al., 2003). Nous pouvons également citer l'acquisition d'une résistance aux bégomovirus qui a été introgressée à la tomate cultivée à partir de *S. chilense* (Ji et al., 2007).

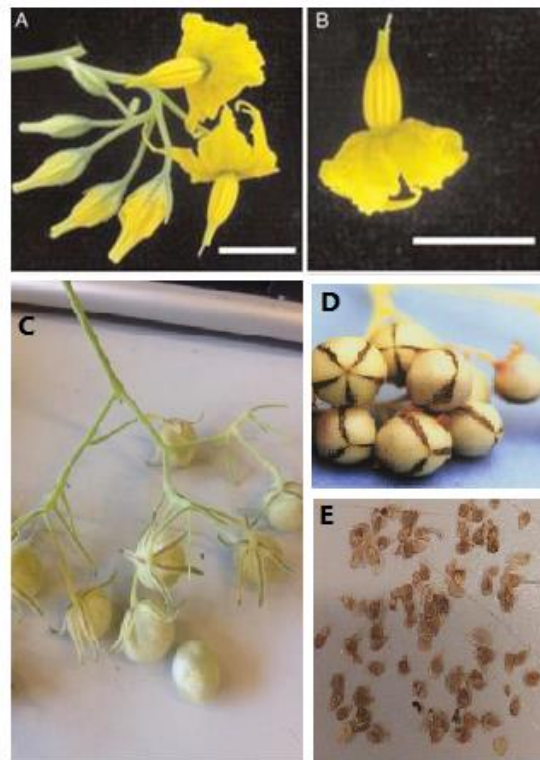


Figure 5 : Inflorescence (A), fleur (B), fruits immatures (C), fruits mûrs (D) et graines de *S. chilense* (échelle A et B : barres = 1 cm) (Gao et al., 2014; Gharbi, 2017).

Auto-compatibilité et auto-incompatibilité

Les tomates du genre *Solanum* (anciennement *Lycopersicon*) comprennent à la fois des espèces auto-incompatibles, mais également des espèces auto-compatibles (Kondo et al., 2002). Examinons les cas de *S. lycopersicum* et de *S. chilense* plus en détail.

Comme dit précédemment, la tomate cultivée est une espèce auto-compatible (Gao et al., 2014). Cependant, cette espèce est issue d'espèces auto-incompatibles suite à la perte des mécanismes contrôlant l'auto-incompatibilité. En effet, la perte de l'auto-incompatibilité chez la tomate cultivée est associée à la perte d'activité de la S-RNase (dont nous allons voir le rôle par la suite) au niveau du style ainsi qu'à la perte de la protéine HT, un des facteurs styloïdes essentiels au rejet du pollen incompatible. La perte de l'auto-incompatibilité chez la tomate cultivée est donc due à des mutations de perte de fonctions au niveau des gènes *S-RNase* et *HT* (Kondo et al., 2002).

Solanum chilense est, au contraire, auto-incompatible (Igic et al., 2007). Les Solanacées présentent une auto-incompatibilité gamétophytique. Dans le cas d'une telle auto-incompatibilité, la croissance du tube pollinique sera inhibée au niveau du style. En effet, la reconnaissance de l'allèle S se fait au niveau haploïde, et non diploïde comme c'est le cas pour l'auto-incompatibilité sporophytique (Igic et al., 2007). L'arrêt de la croissance du tube pollinique se produit alors lorsque le même allèle S est exprimé par le pollen et le pistil (Fujii et al., 2016; Takayama & Isogai, 2005). Dans le cas des Solanacées, cette auto-incompatibilité est contrôlée par un locus multiallélique, le locus S. Les déterminants du système d'auto-incompatibilité des Solanacées sont une ribonucléase et une protéine F-box. Cela va alors suggérer l'implication de l'ARN et de la dégradation des protéines du système. Le locus S comprend entre autres les gènes *S-RNase* et *SLF/SFB* (*S-locus-F-box/self-haplotype-specific-F-box*). Le premier gène correspond au déterminant féminin, qui est sécrété en grande quantité au niveau de la matrice extracellulaire du style, et le deuxième gène correspond au déterminant masculin, qui fait partie de la famille des protéines F-box. Lorsque le style est pollinisé, la S-RNase va être incorporée dans les tubes polliniques et va alors agir comme une cytotoxine qui va dégrader l'ARN du pollen et ainsi, stopper la croissance du tube pollinique. La dégradation de cet ARN ne se fera que dans les tubes d'autopollen, même si la S-RNase pénètre dans tous les tubes polliniques, quel que soit leur haplotype S. En effet, il a été démontré à l'aide d'un traceur radioactif que l'ARN du pollen est dégradé uniquement suite à une pollinisation incompatible. Les S-RNases agissent donc comme des cytotoxines hautement spécifiques qui

inhibent alors la croissance du pollen uniquement incompatible. Le déterminant masculin va fonctionner comme un composant d'un complexe E3-ubiquitine-ligase et sera impliqué dans la dégradation des protéines S-RNases par l'ubiquitine lors de croisements compatibles, ce qui permettra la croissance du tube pollinique (Fig. 6) (Fujii et al., 2016; Takayama & Isogai, 2005).

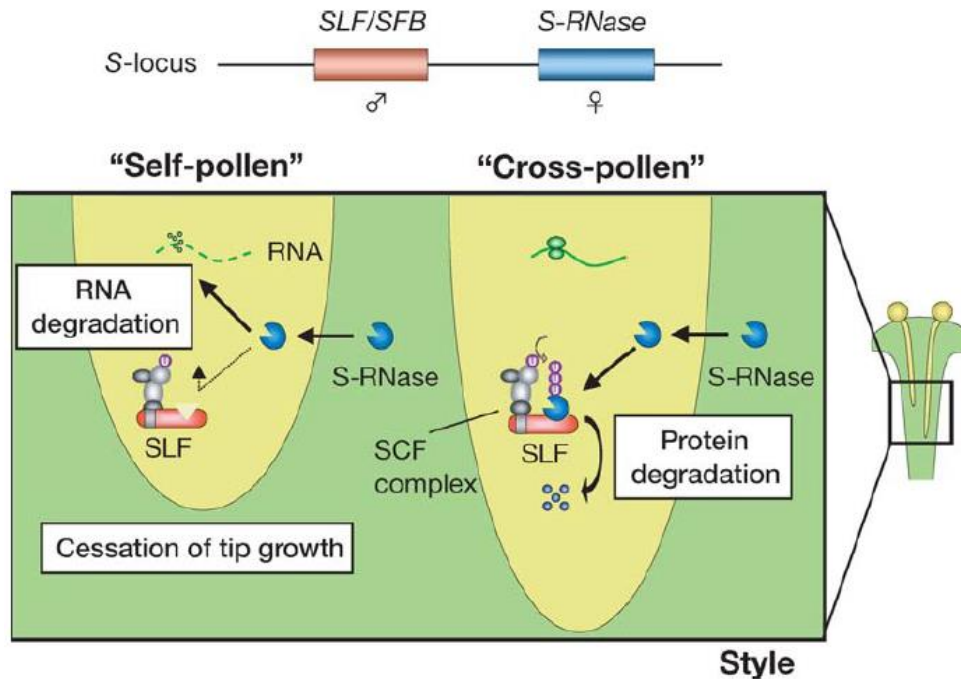


Figure 6 : Modèle moléculaire de la réponse d'auto-incompatibilité chez les Solanaceae (Takayama & Isogai, 2005).

Les croisements entre espèces auto-compatibles et auto-incompatibles sont possibles, moyennant certaines règles. En effet, lorsque l'espèce auto-incompatible est pollinisée par une espèce auto-compatible, il y aura rejet des tubes polliniques dans le pistil. Cependant, lorsqu'une espèce auto-compatible est pollinisée par une espèce auto-incompatible, les tubes polliniques atteignent bien les ovaires (Baek et al., 2015). Les croisements entre les espèces *S. chilense* et *S. lycopersicum* sont alors uniquement possibles si les fleurs de *S. lycopersicum* sont pollinisées par le pollen de *S. chilense*.

La salinité

Problématique de l'augmentation de la salinité des sols : réchauffement climatique et irrigation

À l'heure actuelle, l'eau représente le principal facteur limitant la production agricole, spécifiquement pour les zones arides et semi-arides. La solution est donc l'irrigation des cultures dans ces régions afin de maintenir la production de beaucoup de ces cultures (Lahlou et al., 2002). Selon AQUASTAT, le système mondial d'information sur l'eau de l'Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO), les besoins mondiaux d'eau pour l'irrigation en 2010 étaient de 1 500 km³ et le volume total d'eau prélevée pour l'irrigation était de 2700 km³ (AQUASTAT 2014). Selon une estimation réalisée en 2014, c'est 7 700 m³.ha⁻¹ qui étaient prélevés chaque année en moyenne pour l'irrigation (AQUASTAT 2014). Avec l'augmentation démographique actuelle, les besoins en eau pour l'irrigation ne feront qu'augmenter afin de maintenir les niveaux actuels de consommation alimentaire.

Cependant, le problème majeur de l'irrigation est le mauvais contrôle de celle-ci. En effet, l'irrigation non contrôlée engendre d'importantes dégradations de la qualité des sols et des eaux. La quantité d'eau disponible ainsi que sa qualité affectent le sol, mais aussi les cultures présentes sur ce sol (Lahlou et al., 2002). Ainsi, l'irrigation des sols de culture avec des eaux riches en sels peut entraîner la fixation de sodium *via* le complexe absorbant du sol. Nous assistons donc à une salinisation du sol, perturbant alors certaines de ses propriétés comme la tendance à la dispersion des argiles, la dégradation de sa structure, mais provoque également une perte de perméabilité du sol et conduit à l'asphyxie de certaines plantes (Gouaidia et al., 2012). La présence de sels solubles dans l'eau d'irrigation couplée au pouvoir évaporateur de l'air conduisent alors, la plupart du temps, à la salinisation du sol, particulièrement dans les zones arides et semi-arides (Lahlou et al., 2002). On parle alors de salinisation secondaire, c'est-à-dire liée à l'irrigation du sol. Cette salinisation est donc un processus qui provoque la dégradation de la qualité des sols et des eaux. Lorsque les eaux de drainage ou de nappes phréatiques sont recyclées pour l'irrigation, ce processus va alors s'auto-entretenir, comme nous pouvons le voir sur la figure 7 (Lahlou et al., 2002).

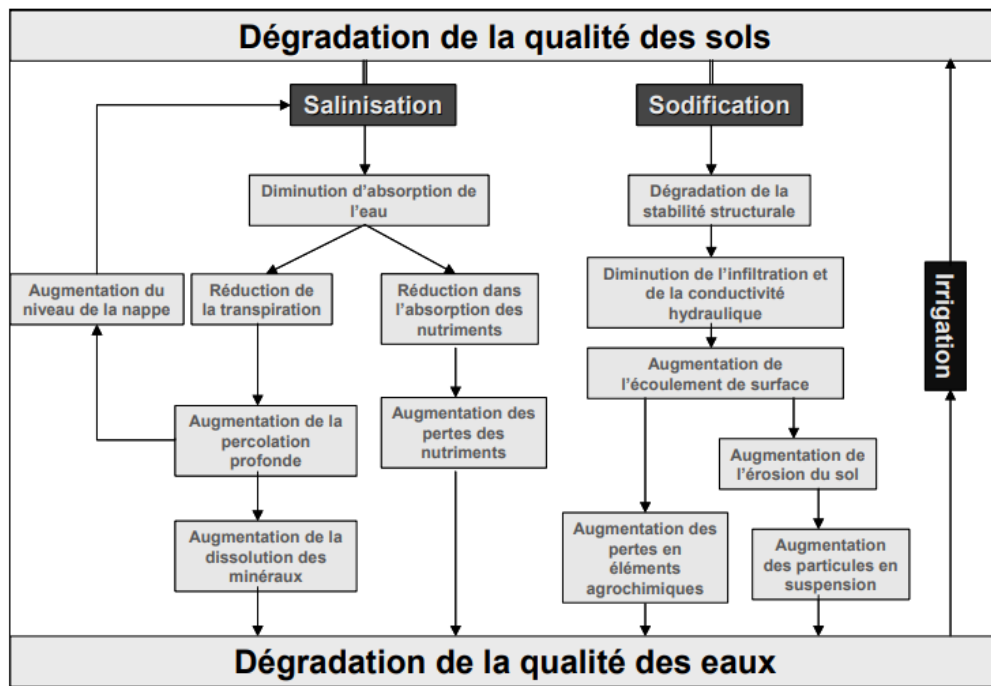


Figure 7 : Processus de dégradation de la qualité des sols suite à l'irrigation de ces sols (Lahlou et al., 2002).

Plusieurs facteurs vont influencer le degré de salinisation d'une surface irriguée. Parmi ceux-ci, nous pouvons citer la qualité du sol et de l'eau utilisée, le niveau de la nappe phréatique, mais également les conditions climatiques (Lahlou et al., 2002). Le changement climatique fait donc partie des facteurs aggravant le processus de salinisation des sols. En effet, dans ce contexte de réchauffement climatique, nous devons nous attendre à une augmentation de la fréquence des périodes de sécheresse (Ahmad & Prasad, 2012). Cela aura pour conséquence d'augmenter les besoins en eau pour les cultures. Comme les ressources en eau deviennent de plus en plus rares, la salinisation secondaire va à son tour augmenter au vu de la faible qualité des eaux utilisées pour l'irrigation des terres (Ahmad & Prasad, 2012).

Il existe également une salinisation d'origine primaire, dite naturelle, qui est un processus de salinisation permanent. En effet, la présence et la concentration en sels du sol dépendent des facteurs géologiques, géomorphiques, climatiques et hydrologiques (Metternicht & Alfred Zinck, 2008). Ainsi, tous les sels proviennent de l'altération des minéraux primaires contenus dans les roches cristallines. Les silicates et les aluminosilicates sont les principales sources des sels présents dans la nature. À la suite de cette altération, les minéraux primaires vont alors libérer des anions et des cations qui vont se combiner pour former des sels tels que des chlorures, des carbonates, des sulfates ainsi que des bicarbonates de calcium, sodium, magnésium et potassium. À partir de là, ces sels seront redistribués à la surface de la Terre et

deviendront par la suite des constituants des roches sédimentaires et des dépôts sédimentaires non consolidés. Ces sels pénétreront alors le sol à la suite de l'altération des roches dures, cristallines et sédimentaires, ou à la suite de leur libération à partir de sédiments riches en sels. Lors de précipitations, les sels les plus solubles seront alors disséminés par l'eau depuis leur zone d'origine vers des terrains situés plus bas où ils contamineront des sols qui auraient pu être sains en termes de salinité (Metternicht & Alfred Zinck, 2008). Un problème supplémentaire est que les sels minéraux présents dans la roche primaire pourraient être transportés jusque dans des réserves d'eau, comme les fleuves ou les nappes phréatiques proches de la surface. Cette eau s'infiltré alors dans les eaux d'irrigation (Gharbi, 2017). Comme dit précédemment, ce sont les zones arides et semi-arides qui seront les plus touchées par la salinisation secondaire, mais également primaire. En effet, les précipitations y sont souvent insuffisantes pour le lessivage des sels solubles du sol et le drainage y est restreint. Cela aura pour conséquence la formation de sols salins avec des concentrations de sels élevées (Gharbi, 2017).

Le stress salin en général

Le stress salin est un stress complexe et possède deux composantes : (i) une composante osmotique et (ii) une composante ionique. Le stress osmotique va perturber le fonctionnement physiologique et affecter la croissance de la plante en raison de la présence de sel à l'extérieur des racines (Rana Munns, 2005; Rana Munns & Tester, 2008). En effet, l'eau circule dans la plante depuis le sol jusqu'aux feuilles, où cette eau passera de l'état liquide à l'état gazeux au niveau des parois cellulaires des cellules du mésophylle. De là, l'eau s'échappera dans l'air ambiant en traversant l'épiderme, principalement par les stomates. Le problème est que le stress salin va exercer une contrainte qui va faire baisser le potentiel hydrique du sol. L'eau se déplaçant du sol, où le potentiel hydrique est élevé, vers l'air ambiant où le potentiel hydrique est bas, une diminution du potentiel hydrique du sol perturbera ainsi l'absorption d'eau par la plante, créant alors une sécheresse physiologique (Nguyen, 2013). Le stress ionique est plutôt dû à une accumulation d'ions dans la partie aérienne de la plante. Celle-ci étant incapable de tolérer ces ions accumulés dans ces tissus, cette accumulation peut devenir toxique selon la tolérance de la plante (Rana Munns & Tester, 2008). Dans le cas où le stress salin est causé par un excès de NaCl, le stress ionique est dû à la toxicité des ions sodium Na^+ et chlorure Cl^- qui se sont accumulés en excès dans la plante, perturbant ainsi l'homéostasie des ions cytosoliques ainsi que l'activité de certaines enzymes (Rana Munns & Tester, 2008). Quand il est présent en

excès, l'ion Na^+ peut perturber des processus métaboliques en entrant en compétition avec l'ion potassium K^+ , notamment pour sa fixation au niveau d'enzymes et de protéines importantes (Tester & Davenport, 2003). En effet, l'ion Na^+ peut se substituer à l'ion K^+ dans ses fonctions osmotiques (Mäser et al., 2002), mais ce n'est pas le cas pour les fonctions physiologiques (Mühling & Läuchli, 2002). De ce fait, la structure physico-chimique de ces deux ions est responsable d'une compétition au niveau des sites de transport et d'absorption d'ions K^+ . Cette compétition va alors conduire à une déficience de cet ion (Reid & Smith, 2000). Concernant l'ion Cl^- , il devient toxique lorsqu'il est accumulé en excès au niveau du cytoplasme car il entraîne des déséquilibres de charges électriques (Teakle & Tyerman, 2010).

Le stress salin est une contrainte environnementale importante qui limite la productivité des plantes de culture. Les effets de la salinité peuvent varier selon plusieurs facteurs, comme les conditions climatiques, les conditions du sol, l'intensité lumineuse ou encore l'espèce végétale (Tang et al., 2015). Ces effets sont par exemple une diminution de la croissance de la plante, une toxicité ionique, des perturbations au niveau du statut hydrique de la plante ou de sa photosynthèse, etc. Selon la capacité des plantes à faire face à ce stress salin, celles-ci sont classées en deux catégories : (i) les plantes glycophytes, considérées comme sensibles au stress salin qui rassemblent la plupart des plantes de culture (dont *S. lycopersicum*) et (ii) les halophytes, considérées comme des plantes résistantes au stress salin et qui ont donc développé toute une série de mécanismes de résistance (Acosta-Motos et al., 2017). Ce type de plante est donc capable de réaliser son cycle de vie dans un environnement salin où les teneurs en sel du sol peuvent atteindre 300 à 500 mM de NaCl (Flowers & Colmer, 2015). Ces plantes peuvent donc réguler leur teneur en sel *via* différentes stratégies. Les plantes glycophytes et halophytes vont donc différer dans leurs réponses au stress salin en termes de régulation osmotique, de transports d'électrons, d'assimilation de CO_2 , d'absorption d'ions toxiques, mais aussi de compartimentalisation / exclusion de ces ions, de teneurs en chlorophylle et également de production de ROS et de composés antioxydants (Koyro, 2006; Rana Munns, 2005; Stepien & Johnson, 2009; Tang et al., 2015).

Le stress salin chez la tomate cultivée (*S. lycopersicum*)

Comme dit précédemment, *S. lycopersicum* est une plante sensible à la salinité. En effet, celle-ci provoque de nombreux effets négatifs sur cette espèce. Tout d'abord, le stress salin affecte la cinétique de germination de cette tomate en la ralentissant, mais la salinité diminue également le pourcentage final de germination (Singh et al., 2012). À des stades plus avancés de la tomate, la salinité induit une réduction de la surface et de la longueur des racines, diminuant ainsi la biomasse racinaire (Munns, 2002; Parvin et al., 2019). De ce fait, une réduction du poids sec de la partie racinaire ainsi que de la partie aérienne est observée chez la tomate soumise à des conditions de stress salin (Martínez et al., 2012; Parvin et al., 2019). Cependant, c'est la partie aérienne de la plante qui semble la plus affectée par la salinité. En effet, un stress salin provoque une réduction de la croissance des parties aériennes (Singh et al., 2012).

Concernant la production de tomates, le stress salin réduit le rendement total de fruits en réduisant le poids moyen des tomates, mais la salinité n'impacte pas le nombre de fruits par plant (Martínez et al., 2012). Cependant, une étude démontre que le stress salin affecte négativement le taux de floraison, surtout chez les cultivars les plus sensibles (Rozema & Flowers, 2008). Une étude de 2009 visant à analyser l'impact de la salinité sur la physiologie reproductive précoce de la tomate cultivée par rapport à la distribution hétérogène d'ions toxiques dans les organes floraux a démontré plusieurs faits intéressants (Ghanem et al., 2009). Tout d'abord, que l'application d'un stress salin lors de la transition florale retarde l'apparition de la première inflorescence, mais réduit également la biomasse des plantules. Ensuite, lorsque le stress est appliqué pendant le développement de la première inflorescence, il a été observé une diminution de la biomasse des plantules et des racines. Il a également été démontré que le stress salin, appliqué lors de la transition florale et lors du développement de la première inflorescence, augmente le temps nécessaire à la première anthèse alors que le nombre total de fleurs sur la première inflorescence n'a pas été affecté. La quantité de pollen ainsi que sa viabilité ont diminué lorsque la salinité était appliquée pendant le développement de l'inflorescence tandis que le nombre d'événements d'avortement de fleurs a augmenté. L'étude a aussi révélé une accumulation de Na au niveau du style, des ovaires et des couches intermédiaires des anthères, mais pas au niveau du tapis et des grains de pollen. La concentration en K n'était pas significativement affectée dans ces structures. Enfin, lors d'un stress salin, une augmentation importante des sucres solubles dans les feuilles est observée tandis que ceux-ci ont diminué au niveau des inflorescences. Les auteurs concluent donc en disant que l'incapacité de l'inflorescence à se développer correctement sous conditions salines

est sans doute mieux expliquée en termes de modification des relations sources-puits plutôt que par l'accumulation d'ions toxiques (Ghanem et al., 2009). Une autre étude a montré que, lorsque les tomates avaient reçu un traitement au NaCl de concentration 10 mM, celles-ci produisaient environ 50 % de fleurs en moins que les plants de tomates témoins (Grunberg et al., 1995). Cette étude souligne également une diminution du nombre de fruits sous conditions salines, qui semble être plutôt due à une réduction du nombre de grains de pollen qu'à sa viabilité (Grunberg et al., 1995).

Le stress salin affecte également la photosynthèse. Celle-ci peut être fortement limitée suite à une exposition à des conditions salines (Acosta-Motos et al., 2017). Plusieurs facteurs peuvent engendrer cette inhibition, comme la fermeture des stomates provoquant la diminution de la concentration interne en CO₂ (Chaves et al., 2003; Khan et al., 2002), la réduction de l'expansion foliaire (James et al., 2002), la diminution de la concentration en chlorophylles, mais également des dégâts au niveau de la structure des chloroplastes (Acosta-Motos et al., 2017). Chez *S. lycopersicum*, il a été prouvé que la teneur en chlorophylle diminue lorsque le stress salin s'intensifie (Parvin et al., 2015). La salinité provoque également une baisse de la densité stomatique (Romero-Aranda et al., 2001).

La croissance de la plante est également affectée par l'accumulation excessive d'ions au niveau des organes de la partie aérienne (Rana Munns & Tester, 2008; Wasti et al., 2012). En effet, il a été prouvé que chez la tomate, le stress salin provoque une perturbation du contenu ionique au niveau des feuilles en augmentant les teneurs en ions Cl⁻ et Na⁺ et en réduisant les teneurs en ions K⁺, Ca²⁺ et Mg²⁺, augmentant ainsi le rapport des ions Na⁺ / K⁺ (El-Iklil et al., 2002; Greenway & Munns, 1980; Manaa et al., 2011; Munns, 2002; Wasti et al., 2012). Une étude a démontré, grâce à la comparaison de 55 cultivars de tomates exposés à un stress salin, que l'intensité des dégâts foliaires est proportionnelle aux teneurs en Na au sein de la plante (Dasgan et al., 2002).

Un autre effet néfaste du stress salin est l'induction d'un stress oxydatif (Parida & Das, 2005). Comme dit précédemment, un excès de sel dans le sol va induire un stress hydrique chez la plante (Munns, 2002) qui va à son tour induire une réduction de la photosynthèse (Chaves et al., 2003). Il va alors y avoir un excès d'énergie lumineuse absorbée par rapport à la capacité d'assimilation de la photosynthèse qui va favoriser la production d'espèces réactives d'oxygène (ROS). Cette accumulation va à son tour induire un stress oxydatif qui va causer une réduction de la production végétale (Gharbi, 2017). Ces ROS comprennent les ions superoxydes (O₂⁻), le

peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) ainsi que les radicaux hydroxyles (OH^\cdot). Ces réactifs sont dangereux pour la plante et peuvent provoquer des dégâts oxydatifs au niveau des lipides membranaires (Verma & Dubey, 2003), des protéines de l'ADN (Gill & Tuteja, 2010) et affectent également les propriétés des membranes cellulaires pouvant entraîner la mort cellulaire (Racchi, 2014).

Malgré sa sensibilité au stress salin, la tomate cultivée a su développer des mécanismes de résistance face à cette contrainte. En effet, il a été prouvé que chez certaines variétés de tomates, une tolérance accrue au sel était liée à leur capacité à limiter l'accumulation et le transport de Cl^- dans les organes aériens (Estañ et al., 2005). Une autre preuve de tolérance au stress salin chez la tomate cultivée est sa capacité de recirculation de Na *via* le phloème (Albacete et al., 2009; Zhang & Blumwald, 2001). Nous pouvons donc dire, sur base de ces études, que la résistance de la tomate à la salinité est directement liée à sa capacité à correctement sélectionner des systèmes de transport membranaire des ions K^+ et Na^+ (Gharbi, 2017).

D'autres études portant sur la tomate ont mis en évidence le fait que celle-ci accumule de la proline au niveau des feuilles lorsqu'elle est soumise à un stress salin (Hernandez et al., 2000; Pérez-Alfocea & Larher, 1995). Ce composé a plusieurs fonctions, comme la contribution dans l'équilibre osmotique entre le cytoplasme et la vacuole, elle intervient également dans le maintien de la stabilité des protéines et des structures membranaires contre les ROS (Ashraf et al., 2007; Maggio et al., 2002). Elle est également reconnue comme une molécule signalé lors de stress (Liang et al., 2013). Cependant, la proline serait plutôt considérée comme un symptôme de stress qu'un composé de tolérance au stress salin (Liu & Zhu, 1997; Lutts et al., 1996).

Une augmentation de la teneur en saccharose au niveau des feuilles ainsi qu'une synthèse plus rapide d'amidon dans le fruit immature ont également été observées chez la tomate lorsque celle-ci était sous conditions de stress salin (Gao et al., 1998). En effet, les sucres solubles comme le saccharose semblent jouer un rôle important dans le maintien de la pression de turgescence, qui s'avère être une stratégie de résistance au stress salin. De plus, les sucres peuvent également participer au maintien de l'intégrité membranaire lors d'une déshydratation (Farrant et al., 1993).

Le stress salin chez *S. chilense*

Comme dit précédemment, cette espèce sauvage, du fait de sa qualité d'espèce halophyte, possède des capacités de tolérance à divers stress abiotiques, et particulièrement au stress salin. En effet, c'est surtout le cas pour les populations du désert d'Atacama qui peuvent survivre sur des sols montrant un niveau élevé de salinité dont la conductivité électrique excède les 4 dS/m (Chetelat et al., 2009). Plusieurs études ont montré que *S. chilense* possédait une bien plus grande tolérance au stress salin que *S. lycopersicum* (Gharbi, 2017; Martínez et al., 2014; Martínez et al., 2012). De ce fait, *S. chilense* ne semble pas affectée par une réduction de la biomasse de la partie aérienne ni par une réduction du rendement de fruits, contrairement à la tomate cultivée (Martínez et al., 2012). Cette tomate sauvage a développé toute une série de stratégies de tolérance au stress salin. Tout d'abord, nous pouvons citer l'activation du système de défense antioxydant. En effet, nous pouvons observer une augmentation de la synthèse d'enzymes antioxydantes, telles que la superoxyde dismutase (SOD) et l'ascorbate peroxydase (APX), qui vont alors permettre une réduction de la production de ROS, générée en réponse au stress salin (Martínez et al., 2014; Zhou et al., 2011).

Solanum chilense a développé une alternative complémentaire qui consiste en l'activation de mécanismes permettant la réduction de la toxicité ionique. De ce fait, il a été montré que la présence de NaCl provoque une stimulation de gènes codant pour des ATPases situées au niveau de la membrane vacuolaire. Ce mécanisme permet alors la séquestration d'ions Na^+ à l'intérieur de la vacuole, limitant ainsi les dégâts liés à la présence en excès de cet ion dans le cytoplasme (Zhou et al., 2011). De plus, *S. chilense* est capable d'accumuler d'importantes quantités de Na au niveau de la partie aérienne, mais surtout de maintenir une nutrition en ions K^+ en présence de NaCl (Gharbi, 2017). En outre, une étude comparative a montré que le degré d'ajustement osmotique était plus élevé chez *S. chilense* que chez *S. lycopersicum* et que les ions Na^+ et K^+ étaient les principaux contributeurs de cet ajustement chez *S. chilense*, représentant respectivement 47 et 60 % de l'ajustement osmotique (Gharbi, 2017). Enfin, la résistance au stress salin de *S. chilense* peut également être due à sa capacité à maintenir un potentiel hydrique bas (Martínez et al., 2012).

Les phytohormones ont également un rôle dans la résistance au stress salin. En effet, il semblerait que cette tolérance au sel chez *S. chilense* soit liée à une augmentation d'acide salicylique, d'éthylène, de spermine et à une diminution de la production de putrescine alors que cela ne semble pas être le cas chez *S. lycopersicum* (Gharbi, 2017). L'application exogène

d'acide salicylique a pour effet d'augmenter la croissance des plantules chez ces deux espèces. De plus, cela améliore l'ajustement osmotique des plantes sous conditions salines chez les deux espèces. Cependant, lorsque cette application est couplée à un stress salin, l'impact positif de l'acide salicylique est moindre (Gharbi, 2017). En outre, la synthèse d'éthylène induite par un stress salin chez *S. chilense* est accompagnée d'une augmentation de la conductance stomatique et d'un ajustement osmotique efficace. L'éthylène joue donc un rôle important dans la résistance au stress salin chez cette espèce (Gharbi, 2017). Enfin, la plupart des composés hormonaux sont plus élevés chez la tomate sauvage que chez la tomate cultivée (Gharbi, 2017). Les résultats de ces études suggèrent donc que la capacité à utiliser des ions inorganiques (Na^+ et K^+) comme osmolytes semble améliorer la résistance au stress salin chez *S. chilense* et que certaines phytohormones semblent être impliquées dans ce processus (Gharbi, 2017).

Matériel et méthode

Matériel végétal

Cette étude porte sur une espèce de tomate sauvage (*Solanum chilense*, TGRC accession LA4107), sur la tomate cultivée (*Solanum lycopersicum* var. Ailsa Craig, TGRC accession LA2838A) et sur leurs hybrides. Les graines ont été fournies initialement par le TGRC (Tomato Genetics Resource Center, UC Davis, CA, USA) et ont été multipliées au laboratoire.

Les hybrides sont issus de croisements manuels entre *S. lycopersicum* (parent femelle) et *S. chilense* (parent mâle). Deux individus différents de *S. chilense* ont été utilisés comme parents mâles (SC1 et SC2). Des fleurs de *S. lycopersicum* var. Ailsa Craig (SL) ont été émasculées au stade bouton floral juste avant l'anthèse (toutes les autres fleurs de l'inflorescence sont retirées). Les fleurs émasculées ont été pollinisées manuellement avec du pollen soit de SC1, soit de SC2. Chaque fleur a été pollinisée par deux fois à deux jours d'intervalle. Les fruits obtenus ont été récoltés individuellement. Les graines ont été extraites fruit par fruit par macération dans du Na₂CO₃ 10 % sous agitation pendant deux à quatre heures avant d'être rincées et séchées. Les graines de chaque fruit ont été stockées séparément et chaque lot a été nommé de H1 à H13.

Par facilité, dans la suite de ce travail, nous parlons de trois génotypes pour différencier les trois groupes de plantes (*S. lycopersicum*, *S. chilense* et les hybrides).

Une première caractérisation des hybrides a été réalisée avant cette expérience (Annexe 1).

Conditions de culture et imposition du stress

Les graines de *S. chilense*, des hybrides et de *S. lycopersicum* ont respectivement été semées le 24 janvier 2020, le 3 février 2020 et le 7 février 2020 dans des bacs de semis contenant du terreau. Une plaque en verre recouvrait les bacs qui ont été placés en serre tempérée. Les graines n'ont pas été semées en même temps afin d'avoir des plantes au même stade de développement lors de l'application du stress. Les conditions des serres (température et humidité relative) sont reprises mois par mois dans le Tableau 1 (moyenne du mois et écart-type). La photopériode était de 16/8 heures et la lumière moyenne en milieu de journée fournie par des lampes LED (LumiGrow lights, 650W, rouge-bleu) était de $181,33 \pm 63,42 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

Tableau 1 : Température (°C) et humidité relative (%) de la serre tempérée

Mois	Température (°C)	Humidité relative (%)
Janvier	22,9 ± 1,4	53 ± 0,05
Février	22,6 ± 1,5	55 ± 0,06
Mars	22,9 ± 1,6	49 ± 0,1
Avril	25,6 ± 4	42 ± 0,1
Mai	26,4 ± 4,5	40 ± 0,1

Le 19 février, les plantules germées ont été individuellement mises en pot (7,5 cm x 7,5 cm) avec comme substrat, un mélange de perlite-vermiculite (50 % v/v). Les plantules sont alors arrosées avec une solution nutritive Hoagland modifiée (5 mM KNO₃, 5,5 mM Ca (NO₃)₂, 1 mM NH₄H₂PO₄, 0,5 mM MgSO₄, 25 µM KCl, 10 µM H₃BO₄, 1 µM MnSO₄, 0,25 µM CuSO₄, 1 µM ZnSO₄, 10 µM (NH₄)₆Mo₇O et 1,87 g.L⁻¹ Fe-EDTA, pH 5,5-6). Les conditions de culture ne changent pas, les plantes étant placées dans la même serre depuis le semis. Le 5 mars, les plantes sont une deuxième fois repotées (pots de 2,5 L dans le même mélange de perlite-vermiculite (50 % v/v).

L'expérience comprend alors 30 plants de *S. chilense*, 20 plants de *S. lycopersicum* et 20 plants d'hybrides (Tableau 2).

Tableau 2 : Répartition des hybrides selon les différents traitements (le numéro suivant la lettre H correspond au numéro de l'hybride et les numéros entre parenthèses correspondent au numéro de la graine ayant germé).

Traitement contrôle (0 mM de NaCl)	Traitement stress salin (100 mM de NaCl)
H7 (1,2,3)	H7 (4,5,6,7)
H9 (1,2,3,4)	H9 (5,6,7)
H13 (1,2)	H13 (3,4,5)
H5 (1)	

Le stress salin est appliqué pour la première fois le 26 février 2020. La moitié des plantes reçoit une solution nutritive Hoagland classique sans sel, et l'autre moitié reçoit la même solution nutritive, mais concentrée à 100 mM de sel (NaCl). Les plantes ont été exposées 78 jours au stress salin, la récolte ayant été faite le 13 mai 2020. Les arrosages se font trois fois par semaine, soit le lundi, le mercredi et le vendredi. Suite à la crise sanitaire, les arrosages avec la solution

nutritive, saline ou non, ne se font plus qu'une fois par semaine au lieu de trois à partir du lundi 23 mars 2020. Les autres arrosages se font avec de l'eau de pluie.

Vérification des hybrides

Une vérification des hybrides a été réalisée pour caractériser ces derniers et vérifier par marqueurs CAPS (cleaved amplified polymorphic sequences) si les plantes issues des croisements étaient bien des hybrides. Une première série de graines d'hybrides issues des croisements de SL et SC1 (lots H3, H6 et H9) et de SL et SC2 (lots H5, H7, H9, et H13) ont été semées en serre et certaines ont été comparées à leurs parents respectifs.

Sur 94 graines semées, seulement 21 ont germé. Le taux de germination était donc très bas, voire nul, pour certains hybrides. Nous avons donc décidé de ne prendre que les plantes germées issues du croisement SL x SC2 pour notre expérience ainsi que pour la vérification des hybrides.

Nous avons alors décidé de tester la viabilité des graines d'hybrides grâce à un test de coloration au tétrazolium (solution de tétrazolium à 1 % (m/v) dans un tampon KH_2PO_4 et Na_2HPO_4 à pH neutre). Pour cela, les graines sont coupées transversalement, plongées dans la solution au tétrazolium et sont placées dans une étuve à 37°C durant trois heures. Nous avons mis en place un gradient de couleur comprenant trois indices de 0 à 2, 0 correspondant à la non-coloration des graines et donc à la non-viabilité de celles-ci, 1 correspondant à une coloration légère (tâche rose sur la graine) et 2 correspondant à une coloration rose complète (Fig. 8). Les graines ayant les indices de couleur 1 et 2 sont considérées comme viables.

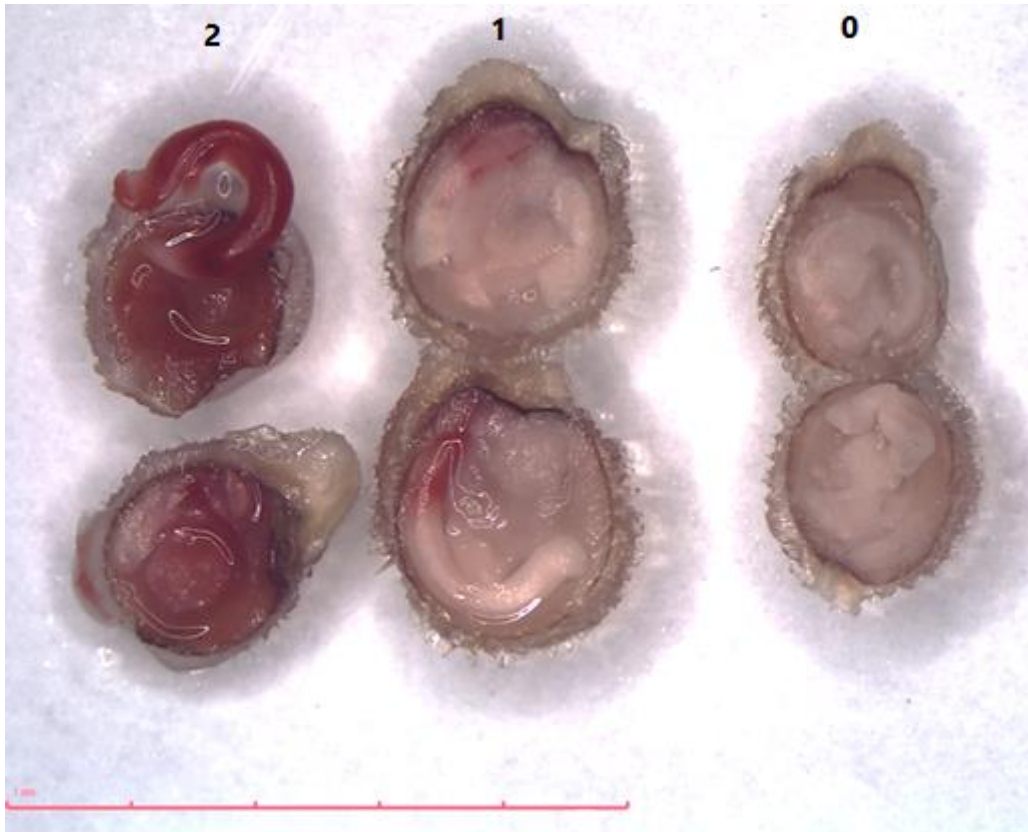


Figure 8: Indices de viabilité des graines d'hybrides

Analyse des marqueurs génétiques

Une extraction d'ADN a été réalisée pour chaque plante à partir des cotylédons, selon Fulton et al. (1995). Pour cela, les cotylédons sont broyés dans de l'azote liquide en conditions stériles. Sont alors ajoutés 750 μL de tampon d'extraction (0,35 mol/L de sorbitol 0,1 mol/L de tris-base, 5 mmol/L de EDTA- Na_2) afin d'homogénéiser les tissus broyés. S'en suit une incubation à 65°C durant 45 minutes. Les tubes sont ensuite remplis de chloroforme/alcool isoamylique (24 : 1) et la solution est mélangée en inversant les tubes. Après centrifugation, la phase aqueuse est récupérée et placée dans un nouveau tube. Un certain volume (500 à 600 μL) d'isopropanol est ajouté et les tubes sont inversés jusqu'à ce que l'ADN précipite. Le surnageant est éliminé après centrifugation et le culot est lavé à l'éthanol 70 %. Le culot est alors séché en laissant les tubes ouverts et l'ADN est resuspendu dans 50 μL d'eau Milli-Q. Une seconde incubation de 40 minutes à 65°C permet une meilleure dilution. Une fois que l'ADN est extrait, une PCR est réalisée sur base d'échantillons comprenant : 1 μL d'ADN dilué à 50 ng/ μL , 1 μL de chaque amorce, 1 μL de dNTP, 0,25 μL de Taq (enzyme polymérase) et 10 μL de tampon. Le volume est ensuite ajusté avec de l'eau à 50 μL . Les échantillons sont alors chauffés à 94°C pendant

deux minutes puis subissent 39 cycles de ; 1) 94°C durant 30 secondes, 2) 55°C durant 30 secondes et 3) 72°C durant une minute. À la fin de ces cycles, les échantillons sont chauffés à 72°C pendant cinq minutes. Suite à l'amplification, les fragments obtenus sont restreints avec des enzymes de digestion spécifiques à chaque marqueur. Pour ce faire, 0,2 µl d'enzyme de restriction et 2,5 µl de tampon sont ajoutés à 20 µl de produit PCR et 2,4 µl d'eau. La solution est incubée une nuit à 37°C pour assurer une restriction complète. Les fragments restreints sont ensuite visualisés sur gel d'agarose 1 %. Quatre marqueurs ont été testés sur tous les hybrides ainsi que sur deux individus des génotypes *S. lycopersicum* et *S. chilense* en tant que témoins. Les marqueurs ont été sélectionnés sur base de l'article de Pérez de Castro et al. (2013). Les séquences des amorces, les enzymes de restrictions utilisées et la taille des fragments sont précisées dans le Tableau 3.

Tableau 3 : Marqueurs et enzymes de restriction utilisés pour la PCR des hybrides (Pérez de Castro et al., 2013).

Marqueur	Chromosome	cM (Tomato-EXPEN2000)	Température d'amorçage	Enzyme de restriction	Tailles des fragments		Séquences des primers (5'-3')
					<i>S. lycopersicum</i>	<i>S. chilense</i>	
C2_At4g04955	2	63.5	55	<i>HinfI</i>	400	300	<u>TTGCTGTGGGAACCAAGCAGATATAG</u> TCCCAGAGAGTCTTGATCCCATGTATGC
C2_At1g28530	3	21	55	<i>DraI</i>	600	400	<u>ATTATGAAGATGTCTATACACTTCCCTAC</u> AGAGATTGCTTTTGACATAGAAATGCTT
C2At3g08760	10	39	55	<i>AluI</i>	500/600	400	<u>TCTCCAGAACGTTGTGTGTCAGAAGG</u> TCCTCATGTAGAAATGTAAGACCTTG
T0386A	11	85	52	<i>HinfI</i>	500	200/300	<u>ATGCTGATGAAAGATTGGGCGCTG</u> TTAGGCTTTGGCTTCTCGACCACT

Mesures morphologiques

Comptages et suivi morphologique

Entre le 25 février et le 13 mai, des mesures morphologiques ont été faites afin de suivre la croissance des plants de tomates.

Une mesure a été faite chaque semaine sur la totalité des plants (soit un total de 70 plants) :

- Nombre de feuilles sur la tige principale : les feuilles considérées sont les feuilles matures, c'est-à-dire complètement étalées (les cotylédons, les feuilles en formation et les feuilles mortes ne sont pas pris en compte).

Des mesures ont été réalisées une seule fois lors de l'expérience sur la totalité des plants (soit un total de 70 plants) :

- Nombre de feuilles avant la première inflorescence (mesure correspondant au temps de floraison du segment initial) : les feuilles considérées sont les feuilles matures (les cotylédons ne sont pas pris en compte).
- Nombre de feuilles entre la première et la deuxième inflorescence (mesure correspondant au temps de floraison du premier segment sympodial) : les feuilles considérées sont les feuilles matures.
- Nombre de fleurs sur la première et la deuxième inflorescence.
- Date de l'anthèse de la première fleur.

Des mesures ont été réalisées une seule fois lors de la récolte sur six plantes par condition, une condition représentant un génotype x un traitement (soit un total de 36 plantes) :

- Nombre de feuilles total sur toute la plante : les feuilles considérées sont les feuilles matures (les feuilles en formation et les feuilles mortes ne sont pas prises en compte).
- Nombre total de ramifications sur la tige principale : seules les ramifications dépassant trois centimètres ont été prises en compte.
- Nombre total d'inflorescences : les inflorescences considérées sont celles portant des fleurs ouvertes et/ou des fruits.

- Nombre d'inflorescences sur la tige principale : les inflorescences considérées sont celles portant des fleurs ouvertes et/ou des fruits.
- Nombre d'inflorescences avortées sur la tige principale.
- Taille de la plante : la taille est mesurée depuis la base du plant jusqu'à l'apex.

Morphologie florale

Afin de comparer la morphologie des fleurs des différents génotypes aux deux concentrations de NaCl, dix fleurs de chaque lot de plantes ont été récoltées en anthèse et stockées dans du FAA (Formalin-Acetic-Alcohol, 90 % (v/v), éthanol 70 %, 5 % (v/v) acide acétique glacial, 5 % (v/v) formaldéhyde 37 %). Les paramètres mesurés sont la longueur des pétales, des sépales, de l'ovaire, du pistil et des étamines, la largeur des pétales et des sépales et le nombre de sépales et de pétales (Fig. 9). La dissection des fleurs se fait à l'œil nu et l'observation ainsi que la prise de mesure à la loupe binoculaire reliée à une caméra connectée au logiciel Motic Images Plus 3.0.

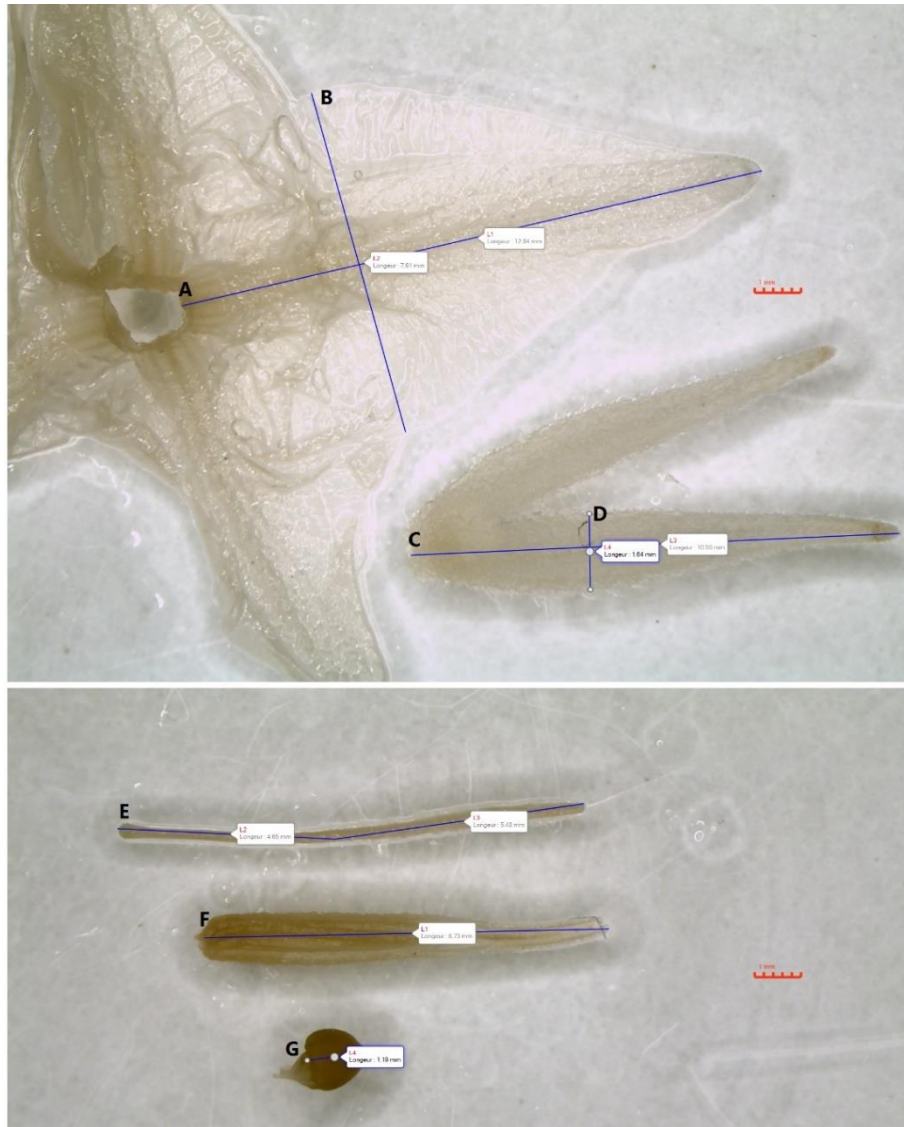


Figure 9 : Représentation des différentes mesures prises sur les organes floraux (ici, fleur de H9 en condition de stress). Légende : A ; longueur du pétale, B ; largeur du pétale, C ; longueur du sépale, D ; largeur du sépale, E ; longueur du pistil, F ; longueur d'une étamine, G ; longueur de l'ovaire (longueur de l'échelle : 1 mm).

Fertilité des fleurs

Des mesures de fertilité ont également été prises. Le nombre de grains de pollen a été estimé pour dix anthères par condition en broyant celles-ci avec 40 μ L de colorant d'Alexander (10 % d'alcool à 95 % (v/v), 0,01 % de vert de malachite (m/v), 50 % d'eau distillée (v/v), 25 % de glycérol (v/v), 0,005 % de phénol (m/v), 0,005 % de chloral hydraté (m/v), 0,05 % d'acide fushine (m/v), 0,005 % d'orange G (m/v) et 2 % d'acide acétique glacial (v/v)) (Alexander, 1969). Le mélange est vortexé pendant 20 secondes, puis deux fois 10 μ L de ce mélange sont déposés sur une lame où les gouttes sont recouvertes de lamelles de 3,24 cm². Six photos sont faites par lame sur le microscope Reichert Polyvar au grossissement x4 grâce au logiciel

ImageFocus 4. Les photos ont été analysées par l’outil macro « PollenCounter » d’ImageJ Version 1.52a afin d’automatiser le comptage des grains de pollen (Ayenan et al., 2020) (Fig. 10). L’outil macro permettant de compter le nombre de grains de pollen sur 12 photos par anthère, le nombre moyen de grains de pollen par anthère est ensuite estimé.

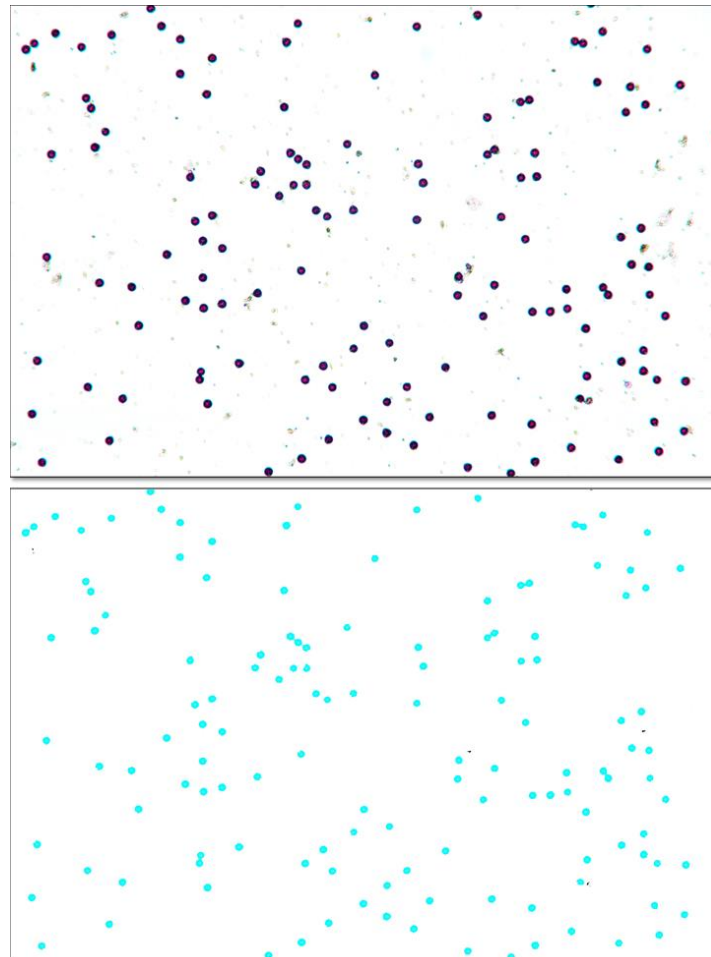


Figure 10 : En haut ; photographie d'une lamelle contenant des grains de pollen d'une anthère de *S. lycopersicum* en condition de stress salin. En bas : comptage des grains de pollen réalisé sur base de la précédente photo à l'aide de l'outil macro « PollenCounter » d'ImageJ.

La réceptivité stigmatique a également été analysée pour les trois génotypes. L'activité peroxydase est testée à la surface des stigmates de dix fleurs en anthèse par condition. Pour ce faire, les stigmates ont été immergés durant cinq minutes dans un tampon d'acétate contenant : 112,2 mM de $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 2,3 mM de 3-amino-9-éthylcarbazole dilué dans 1 ml de N-N-diméthylformamide et 0,014 % de H_2O_2 (v/v). Après ce temps d'incubation, la couleur brun-rougeâtre développée à la surface du stigmate signifie que celui-ci est réceptif. Si cette couleur n'apparaît pas, alors le stigmate n'est pas réceptif.

Récolte

Le 13 mai 2020, soit 11 semaines après l'application du stress, les différentes parties aériennes de six plantes par condition (tiges, feuilles et inflorescences) ont été récoltées et pesées séparément afin de déduire leur poids frais (PF). Toutes les parties ont ensuite été placées à l'étuve (48 heures à 70°C) afin d'en calculer le poids sec (PS). Les racines ont été laissées dans les pots pour les faire sécher à l'air libre afin de faciliter la séparation de la perlite-vermiculite et du système racinaire lors de la récolte quelques jours plus tard, puis placées à l'étuve 48 heures à 70°C pour en mesurer le PS. Les échantillons déshydratés à l'étuve ont servi aux dosages des éléments minéraux.

En parallèle, trois à quatre feuilles matures par plante (à partir des six plantes par condition comme mentionné précédemment) ont été récoltées, plongées dans l'azote liquide et stockées au -80°C afin de doser la concentration en sucres solubles ainsi que la concentration en proline.

Dosages physiologiques

Paramètres physiologiques liés à la photosynthèse

Plusieurs paramètres physiologiques liés à la photosynthèse ont été mesurés le 27 mai, soit 92 jours après le début du stress. Deux appareils ont été utilisés, un fluorimètre (FMS II, Hansatech Instruments, Norfolk, UK) et un chlorophyllomètre SPAD (Opti-Sciences, CCM-200). Les mesures ont été faites, dans la mesure du possible, sur la quatrième feuille mature de la plante en partant de l'apex. Dans le cas où ce n'était pas possible, notamment pour *S. chilense*, la mesure a été faite sur une feuille un peu plus âgée, mais néanmoins verte. Concernant le fluorimètre, les mesures ont été faites sur une foliole du milieu et pour le SPAD, sur trois folioles différentes (trois répliques). Les mesures sont faites à partir des plants qui n'ont pas été détruits lors de la récolte et sur lesquels il était possible de faire ces mesures (c'est-à-dire sur huit plants de *S. lycopersicum*, sept plants d'hybrides et sur 16 plants de *S. chilense*).

Fluorimètre

Cet appareil sert à mesurer la fluorescence de la chlorophylle. Pour cela, une pince est placée sur une feuille avec fenêtre obturatrice en position fermée pendant 30 minutes afin de placer cette partie de la feuille à l'obscurité. Suite à ces 30 minutes, deux faisceaux lumineux saturants (de l'ordre de 1800 $\mu\text{moles m}^{-1}.\text{s}^{-1}$) sont envoyés sur la partie de la feuille placée à l'obscurité (la fenêtre obturatrice est alors ouverte) à deux minutes d'intervalle. Différents paramètres de

fluorescence en lien avec l'efficacité du photosystème II (PSII) sont alors fournis par la machine. Les paramètres pris en compte sont le rapport Fv/Fm, le phiPSII et le NPQ (non-photochemical quenching). Le rapport Fv/Fm correspond au rapport de fluorescence variable et de fluorescence maximale. Il va donc traduire l'efficacité du PSII à utiliser la lumière pour la conversion photochimique. Le paramètre phiPSII traduit donc l'efficacité du PSII et mesure la proportion de lumière absorbée par ce dernier. Concernant le NPQ, il représente la part d'énergie qui n'est pas allouée à la photosynthèse. Il s'agit d'un processus durant lequel l'énergie lumineuse absorbée en excès est dissipée en chaleur. Autrement dit, le NPQ informe sur la photo-inhibition.

Chlorophyllomètre SPAD

Cet appareil de mesure indique un indice de la teneur en chlorophylle de la feuille testée (CCI : chlorophyll content index). L'appareil doit préalablement être calibré en refermant simplement la pince sur elle-même afin de la placer à l'obscurité en évitant la nervure centrale. La feuille est alors placée dans la pince et la mesure est prise trois fois pour chaque feuille.

Statut hydrique

Teneur en eau

Grâce aux valeurs de PF et de PS, la teneur en eau (W) dans les différentes parties de la plante (feuilles, tiges et inflorescence) a pu être calculée en appliquant cette formule : $W = ((PF-PS) / PF) * 100$. Cette mesure a été faite sur trois plantes par condition, soit un total de 18 plantes.

Potentiel osmotique

Par plante, une des feuilles matures préalablement stockée au -80°C suite à la récolte est découpée et placée dans un eppendorf troué. Trois cycles de gel/dégel sont alors réalisés afin d'éclater les cellules de la feuille. Les eppendorf troués sont placés dans des eppendorf non troués et sont centrifugés 15 minutes à 4°C à 5867 g. Les extraits obtenus sont récupérés et la mesure se fait à l'aide d'un osmomètre (osmomètre à pression de vapeur Wescor 5500). Trois répétitions sont faites par échantillon, avec trois échantillons par condition, et la valeur du potentiel osmotique est calculée grâce à la formule suivante : $PO (MPa) = PO (mosmol/kg) * 2,577433 / 1000$.

Dosage des éléments

Cinquante à 100 mg de matière sèche sont placés toute une nuit dans 4 ml d'acide nitrique afin de permettre la dissolution complète de la matière organique. Les échantillons sont ensuite chauffés afin d'évaporer complètement l'acide nitrique. Les résidus sont dissous avec 2 ml d'eau régale (1,5 ml d'HCl et 0,5 ml d'acide nitrique glacial) et sont chauffés jusqu'à dissolution des résidus. Les fioles jaugées de 10 ml sont alors portées au trait avec de l'eau déminéralisée et le contenu est filtré grâce à un papier filtre (Whatman, 11µm). Les échantillons sont dilués au dixième et au centième et le dosage s'effectue par spectroscopie à absorption atomique (ICE 3300, Thermo Scientific, Waltham, MA) sur les échantillons dilués. Les éléments dosés sont le Na, le K, le Ca ainsi que le Mg. Préalablement, la machine est étalonnée avec des solutions standards (Spectracer-CPACHEM; accredited through ISO/IEC17025) afin de créer une droite étalon. Les dosages des différents éléments sont faits séparément sur les feuilles, les tiges, les racines et les inflorescences pour trois plantes par condition.

Dosages biochimiques

Dosage de la proline

Cette mesure se fait sur trois plantes par condition et l'absorbance des échantillons est mesurée à deux reprises. Le protocole utilisé est celui de Bates et al. (1973). Dix millilitres d'acide sulfosalicylique sont rajoutés à 100 - 200 mg de matière fraîche broyée à l'azote liquide. Les échantillons sont placés au bain-marie à 70°C pendant 30 minutes et filtrés (Whatman, 11µm). Ensuite, 2 ml du filtrat sont prélevés et 2 ml de solution de ninhydrine ainsi que 2 ml d'acide acétique concentré (glacial) sont ajoutés. Les produits sont placés au bain-marie pendant une heure à 90°C et la réaction est directement stoppée dans de la glace. Une gamme de proline est également réalisée à différentes concentrations de proline (0 µM, 8 µM, 16 µM, 24 µM, 32 µM et 40 µM) afin de créer une droite d'étalonnage. Deux millilitres de toluène sont ajoutés aux échantillons et après les avoir vortexés, la phase supérieure colorée est prélevée et mise dans des cuvettes de quartz (le toluène dissolvant le plastique). L'absorbance des échantillons est alors lue à l'aide du spectrophotomètre (Shimadzu, 's-Herlogenbosch, the Netherlands) à 520 nm.

Dosage des sucres solubles totaux

Cette mesure se fait sur trois plantes par condition et les concentrations en sucres des échantillons ainsi que des solutions étalons sont mesurées trois fois. Le protocole utilisé est celui de Yemm & Willis (1954). Environ 250 mg de matière fraîche broyées avec de l'azote liquide sont versés dans un tube Falcon 15mL contenant 4 ml d'éthanol à 70 % (v/v). Le mélange est ensuite mis sur glace et doit réagir cinq minutes. S'ensuivent trois cycles de centrifugation : les échantillons sont centrifugés à 6654 g à 4°C durant dix minutes puis le surnageant est prélevé et filtré (Whatman, 11 µm) dans un nouveau Falcon. Le culot est récupéré et 2 ml d'éthanol sont rajoutés. Ces échantillons sont ensuite vortexés et reposent pendant cinq minutes. Les surnageants sont à chaque fois combinés au surnageant précédent. Au troisième cycle et après le filtrage du surnageant, le volume est porté à 7 ml avec de l'éthanol à 70 %. Une gamme de 0 à 500 mg de glucose/L (concentration des étalons) dans de l'éthanol à 70 % est réalisée en parallèle. Pour chacun des échantillons, 200 µL de solution sont prélevés et 1 ml de solution d'anthrone (0,25 %) est ajouté. Après 10 minutes au bain-marie à 100°C, la réaction est stoppée en déposant les échantillons dans de la glace. Après vortexage, l'absorbance des échantillons est lue à 625 nm (spectrophotomètre Shimadzu, 's-Herlogenbosch, the Netherlands).

Analyse statistique

Les tests sont réalisés grâce au logiciel R studio (version 3.6.3). Les conditions d'application de l'ANOVA, à savoir la normalité et l'homoscédasticité des variances, sont vérifiées grâce aux fonctions « shapiro.test » et « fligner.test ». Si les conditions d'applications sont remplies, un test ANOVA est alors réalisé. Cependant, lorsque ces conditions ne sont pas remplies, surtout en ce qui concerne l'homoscédasticité des données (l'ANOVA étant robuste à la non-normalité des données), la variable réponse a subi une transformation logarithmique ou racine carrée. Suite à cette transformation et si les conditions d'applications sont correctes, une ANOVA est réalisée. Des ANOVA à deux facteurs servent alors à étudier l'impact du sel et du génotype (et leur interaction) sur les paramètres physiologiques ainsi que sur les dosages, mais également sur certaines données morphologiques lorsque celles-ci le permettent (lorsque les données se rapprochent plus d'une distribution normale qu'une distribution de poisson ou lorsque les variables réponses sont continues). Lorsque les conditions d'applications ne sont toujours pas respectées, même après une transformation de la variable réponse, un test non paramétrique est réalisé (un test de Kruskal-Wallis lorsqu'aucune condition d'application n'est

remplie ou un test d'ANOVA par permutation lorsque la normalité n'est pas respectée). Ensuite, des comparaisons deux à deux sont réalisées entre traitements au sein d'un même génotype. Des comparaisons multiples entre les trois génotypes pour chacun des traitements ont également été réalisées grâce à la fonction Tukey. Des modèles linéaires généralisés de type régression de Poisson sont réalisés pour les variables de comptage (mesures morphologiques). Une analyse en composante principale (ACP) est réalisée sur l'ensemble des données afin de visualiser quelle variable permet de discriminer au mieux les différents génotypes. Les différents graphes sont réalisés grâce au logiciel Excel.

Résultats partie 1 : production des hybrides

Taux de germination et viabilité des graines

Pour rappel, des croisements ont été réalisés entre *S. lycopersicum* (SL) et deux individus de *S. chilense* (SC1 et SC2). Des graines ont été obtenues pour les deux croisements. Pour le premier croisement, une seule graine a germé sur les 45 initialement semées alors que pour le deuxième croisement, 20 graines ont germé sur les 49 qui avaient été semées (Tableau 4).

Tableau 4 : Calculs des taux de germination des hybrides.

Croisement	Numéro du fruit	Nombre de graines semées	Taux de germination (%)
SL x SC1	H6	5	0
	H8	30	0
	H3	10	10
SL x SC2	H5	5	20
	H7	12	58,33
	H9	12	58,33
	H13	20	25

Afin de voir si les taux de germination obtenus peuvent être expliqués par la viabilité des graines, ce paramètre a été analysé. Le pourcentage de viabilité des graines était supérieur chez *S. lycopersicum*, suivi des hybrides SL x SC2, de *S. chilense* et enfin, des hybrides SL x SC1 (Tableau 5). Le taux de germination des hybrides SL x SC2 est également supérieur à celui des SL x SC1 (Tableau 5). Notons que le taux de germination des parents était maximal chez *S. lycopersicum* et légèrement inférieur chez *S. chilense* (Tableau 5).

Tableau 5 : Pourcentage de viabilité et de germination des graines d'hybrides (croisements SL x SC1 et x SC2), de *S. lycopersicum* et de *S. chilense*.

Croisement / génotype	Nombre de graines testées	indice moyen +/- écart-type	% de viabilité	Taux de germination (%)
SL x SC1	8	0,75 ± 0,886	50	3,33 (n = 45)
SL x SC2	8	1,125 ± 0,835	75	40,42 (n = 49)
<i>S. lycopersicum</i>	8	1,375 ± 0,744	87,5	100 (n = 20)
<i>S. chilense</i>	8	0,625 ± 0,518	62,5	95 (n = 20)

Vérification des hybrides

Des marqueurs moléculaires ont été testés afin de vérifier la nature hybride des plantes issues du croisement SL x SC2. Les hybrides pour lesquels la PCR a fonctionné présentaient l'ensemble des bandes présentes chez *S. lycopersicum* et chez *S. chilense* pour les quatre marqueurs, montrant qu'ils sont hétérozygotes pour ces marqueurs (Fig 11). Parmi les quatre marqueurs, celui qui montre le mieux les résultats est le marqueur T0386A (après restriction par *HinfI*), une amplification ayant été obtenue pour tous les individus testés. Par ailleurs, au niveau morphologique, les hybrides avaient des traits intermédiaires entre leurs deux parents (Annexe 2). Seule la plante H 9.6 n'a pas pu être testée génétiquement suite à un souci d'extraction d'ADN, mais elle présentait les mêmes caractéristiques morphologiques que les autres hybrides.

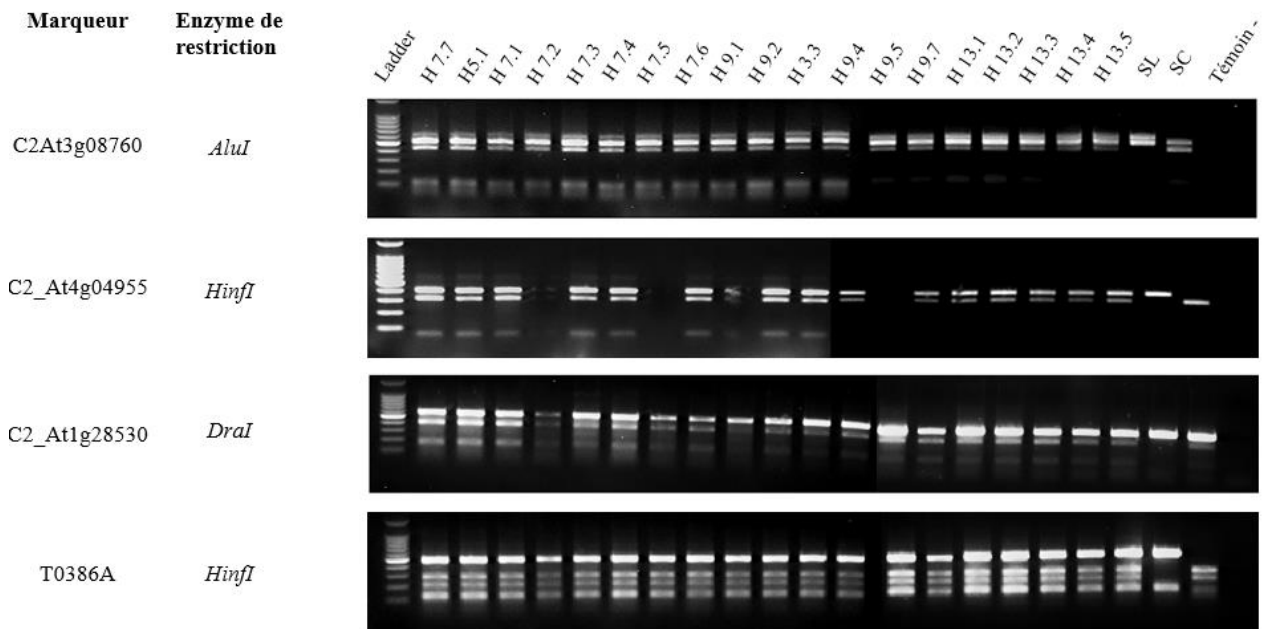


Figure 11 : Vérification des hybrides par marqueurs CAPS (cleaved amplified polymorphic sequence). Fragments PCR obtenus après restriction pour les hybrides (H7.7 à H13.5), pour *Solanum lycopersicum* (SL) et *Solanum chilense* (SC). Ladder : benchtop 100 bp.

Résultats partie 2 : effets du stress salin

Morphologie

Croissance végétative

La production de feuilles sur la tige principale a augmenté avec le temps ($\chi^2=392,003$ et p-val $< 2e-16$, Fig. 12), mais à un rythme différent en fonction du génotype ($\chi^2=92,166$ et p-val $< 2e-16$, Fig. 12). En condition contrôle, *S. chilense* présentait un plus grand nombre de feuilles que les deux autres génotypes dès le début du stress mais à partir du cinquième jour, le rythme d'apparition foliaire a augmenté chez les hybrides par rapport à *S. lycopersicum* et a rattrapé le nombre de feuilles produites par *S. chilense* 26 jours après le début du stress, *S. lycopersicum* produisant moins de feuilles que les autres génotypes (Fig. 12). En condition de stress salin, *S. chilense* présentait toujours plus de feuilles que les deux autres génotypes pour lesquels il n'y avait pas de différence (Fig. 12). Globalement, le stress salin n'a pas influencé le nombre de feuilles sur la tige principale à travers le temps, principalement chez *S. chilense* et les hybrides. Cependant, chez *S. lycopersicum* et à partir du cinquième jour après l'imposition du stress, les plantes stressées produisaient plus de feuilles que les plantes témoins, ce qui peut expliquer la significativité de l'interaction entre le génotype et le sel ($\chi^2=6,890$ et p-val = 0,0319, Fig. 12).

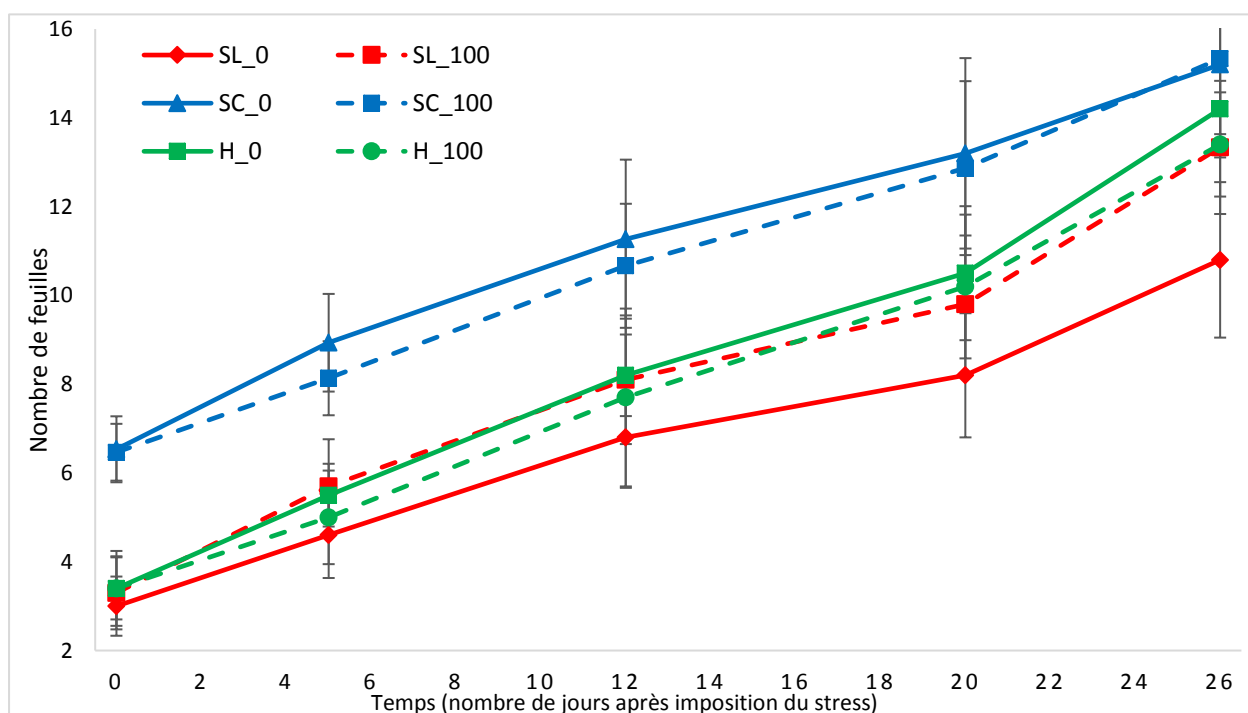


Figure 12 : Rythme d'apparition des feuilles sur la tige principale chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Le sel a diminué le nombre total de feuilles chez *S. lycopersicum* et *S. chilense* ($F_{1,30} = 32,677$ et $p\text{-val} = 3,088e-06$, Fig. 13A) mais également le nombre de ramifications sur la tige principale chez *S. chilense* et les hybrides ($\chi^2 = 31,950$ et $p\text{-val} = 1,582e-08$, Fig. 13B). Le nombre total de feuilles ($F_{2,30} = 40,281$ et $p\text{-val} = 3,182e-09$) ainsi que le nombre de ramifications ($\chi^2 = 76,732$ et $p\text{-val} = 2,2e-16$) ont été influencés par le génotype. En effet, *S. chilense* présentait un nombre de feuilles ainsi qu'un nombre de ramifications plus élevés que les hybrides, qui présentaient des valeurs supérieures à *S. lycopersicum* en condition contrôle (Fig. 13A et 13B). Il en est de même pour le nombre de ramifications en condition de stress (Fig. 13B). En ce qui concerne le nombre de feuilles, *S. lycopersicum* présentait des valeurs inférieures aux deux autres génotypes (Fig. 13A). L'interaction entre le génotype et le sel était également significative pour le nombre de feuilles total ($F_{2,30} = 3,915$ et $p\text{-val} = 0,03085$), ce qui s'explique par la diminution du nombre total de feuilles avec la salinité observée chez les parents au contraire des hybrides.

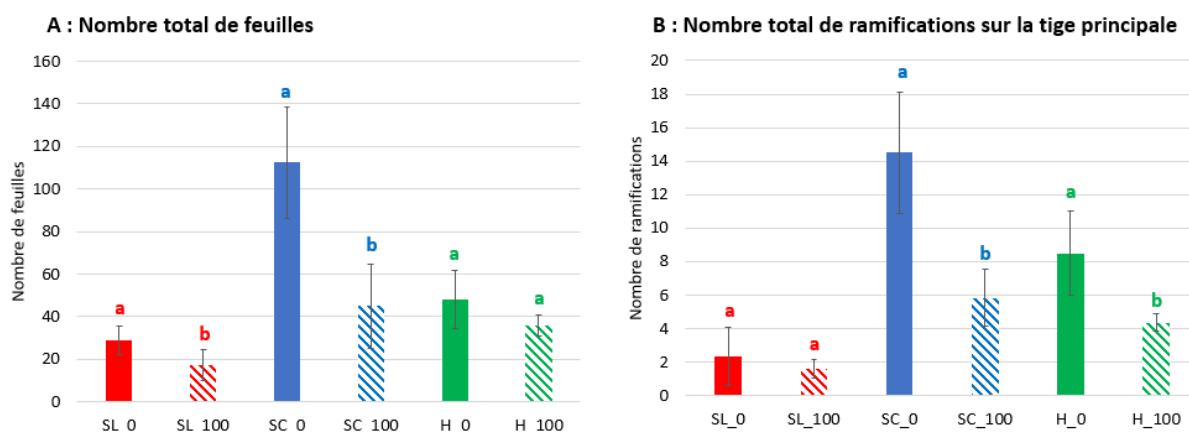


Figure 13 : Nombre total de feuilles sur l'ensemble de la plante (A) et nombre total de ramifications sur la tige principale (B) chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements au sein d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Le stress salin a provoqué une diminution de la taille chez *S. lycopersicum* ainsi que chez les hybrides mais pas chez *S. chilense* ($F_{1,30} = 34,2412$ et $p\text{-val} = 2,113e-06$, Fig. 14). La taille différait également en fonction du génotype ($F_{2,30} = 57,6077$ et $p\text{-val} = 5,329e-11$, Fig. 14). En condition contrôle, les hybrides présentaient une taille supérieure à *S. lycopersicum* qui présentait une taille supérieure à *S. chilense* tandis qu'en condition de stress salin, les hybrides présentaient une taille supérieure aux deux autres génotypes.

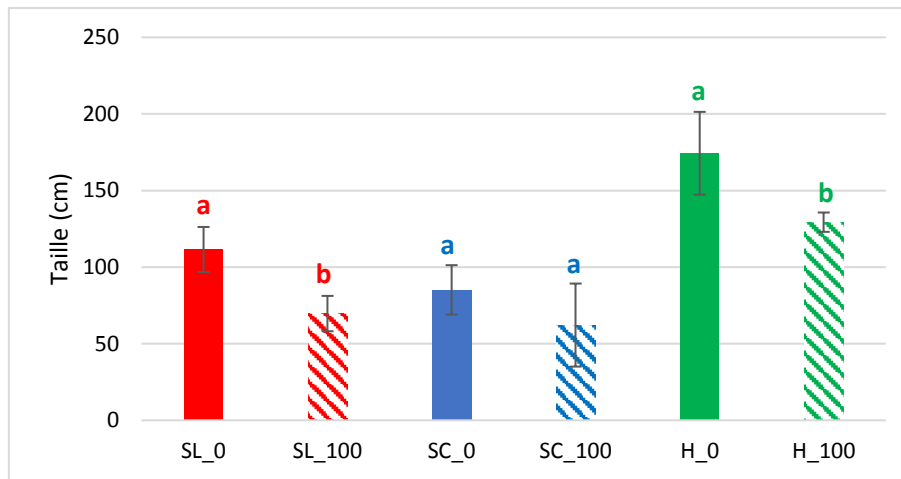


Figure 14 : Hauteur de la tige principale chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements au sein d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Ni le sel ni le génotype n'ont eu d'effet sur les poids frais et secs des feuilles (Tableau 6). Le stress salin a cependant diminué les poids des tiges ainsi que le poids sec des racines chez *S. chilense* mais pas chez les deux autres génotypes (Tableau 6). Le poids des tiges ainsi que le poids sec des racines variaient également selon le génotype (Tableau 6). En effet, en condition contrôle, les hybrides présentaient un poids frais et sec des tiges supérieur à *S. lycopersicum*, *S. chilense* présentant des valeurs intermédiaires aux deux autres génotypes. En condition de stress salin, les hybrides présentaient un poids sec et frais des tiges supérieur aux deux autres génotypes (Tableau 6). En général, les hybrides possédaient un poids sec des racines supérieur aux deux autres génotypes (Tableau 6). Enfin et concernant le rapport entre les poids secs aériens et racinaires moyens, aucune différence n'a été observée en fonction du génotype ou du traitement (Tableau 7).

Tableau 6 : Poids sec et frais (g) chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes).

Génotype	NaCl (mM)	Feuilles		Tiges		Inflorescences		Racines
		Poids frais	Poids sec	Poids frais	Poids sec	Poids frais	Poids sec	Poids sec
<i>Solanum lycopersicum</i>	0	33,69 ± 6,94 a	4,57 ± 0,29 a	36,88 ± 10,22 a	4,78 ± 1,86 a	1,34 ± 1,04 a	0,15 ± 0,11 a	3,06 ± 0,82 a
	100	34,17 ± 5,88 a	4,29 ± 2,15 a	32,99 ± 8,46 a	6,42 ± 3,32 a	3,91 ± 1,24 a	0,72 ± 0,15 a	2,76 ± 0,44 a
<i>Solanum chilense</i>	0	30,79 ± 1,99 a	5,31 ± 0,82 a	55,10 ± 6,82 a	10,15 ± 1,59 a	2,89 ± 0,89 a	0,49 ± 0,05 a	3,15 ± 0,53 a
	100	26,99 ± 12,92 a	2,96 ± 0,17 a	24,14 ± 3,58 b	3,96 ± 0,73 b	3,04 ± 0,86 a	0,49 ± 0,15 a	1,79 ± 1,2 b
Hybrides	0	41,11 ± 11,99 a	6,99 ± 2,70 a	85,18 ± 18,53 a	16,77 ± 6,40 a	4,49 ± 3,71 a	0,68 ± 0,49 a	4,81 ± 1,06 a
	100	38,07 ± 14,10 a	5,46 ± 2,12 a	60,31 ± 9,37 a	12,56 ± 3,08 a	6,03 ± 1,73 a	1,07 ± 0,39 a	3,9 ± 1,45 a
ANOVA	GEN	F _{2,12} = 1,7297 p-val = 0,2187	F _{2,12} = 2,5972 p-val = 0,1155	F _{2,12} = 22,9486 p-val = 7,93e-05***	F _{2,12} = 13,6406 p-val = 0,000813***	F _{2,12} = 3,5358 p-val = 0,06205	F _{2,12} = 3,9656 p-val = 0,0476*	F _{2,30} = 13,6146 p-val = 6,20e-05***
	NaCl	F _{1,12} = 0,2033 p-val = 0,6601	F _{1,12} = 2,9278 p-val = 0,1128	F _{1,12} = 16,0509 p-val = 0,001742**	F _{1,12} = 3,6774 p-val = 0,079264	F _{1,12} = 2,5906 p-val = 0,13348	F _{1,12} = 5,3215 p-val = 0,0397*	F _{1,30} = 5,7620 p-val = 0,02278*
	GEN*NaCl	F _{2,12} = 0,0787 p-val = 0,9247	F _{2,12} = 0,5530 p-val = 0,5892	F _{2,12} = 2,7253 p-val = 0,105738	F _{2,12} = 2,3872 p-val = 0,13403	F _{2,12} = 0,6373 p-val = 0,54573	F _{2,12} = 1,5241 p-val = 0,2572	F _{2,30} = 0,7207 p-val = 0,49464

* p-valeur < 5 %, ** p-valeur < 1 %, *** p-valeur < 0,1 %

Tableau 7 : Rapport entre le poids sec aérien moyen (g) et le poids sec racinaire moyen (g) chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl.

Génotype	NaCl (mM)	Poids sec aérien moyen	Poids sec racinaire moyen	Rapport
<i>Solanum lycopersicum</i>	0	9,50 ± 1,68	3,06 ± 0,82	3,11
<i>Solanum lycopersicum</i>	100	11,44 ± 4,22	2,76 ± 0,44	4,14
<i>Solanum chilense</i>	0	15,95 ± 1,05	3,15 ± 0,53	5,07
<i>Solanum chilense</i>	100	7,41 ± 0,8	1,79 ± 1,2	4,15
Hybrides	0	24,44 ± 8,92	4,81 ± 1,06	5,08
Hybrides	100	19,08 ± 5,22	3,90 ± 1,45	4,89

Croissance reproductive

Temps de floraison et date d'anthèse

Le génotype a eu un effet sur le temps de floraison du segment initial ($\chi^2 = 124,090$ et p-val < $2e-16$, Fig. 15) et du premier segment sympodial ($\chi^2 = 9,7706$ et p-val = $0,007557$, Fig. 15). En condition contrôle, *S. chilense* présentait un temps de floraison du segment initial et du premier segment sympodial supérieur aux deux autres génotypes (Fig. 15). De telles différences ont également été observées en condition de stress salin concernant le temps de floraison du segment initial (Fig. 15A). Cependant, aucune différence n'a été observée en condition de stress salin concernant le temps de floraison du premier segment sympodial (Fig. 15B). Le sel n'a pas influencé le temps de floraison du segment initial (Fig. 15A) mais a diminué le temps de floraison du premier segment sympodial chez *S. chilense* ($\chi^2 = 8,5045$ et p-val = $0,003543$, Fig. 15B).

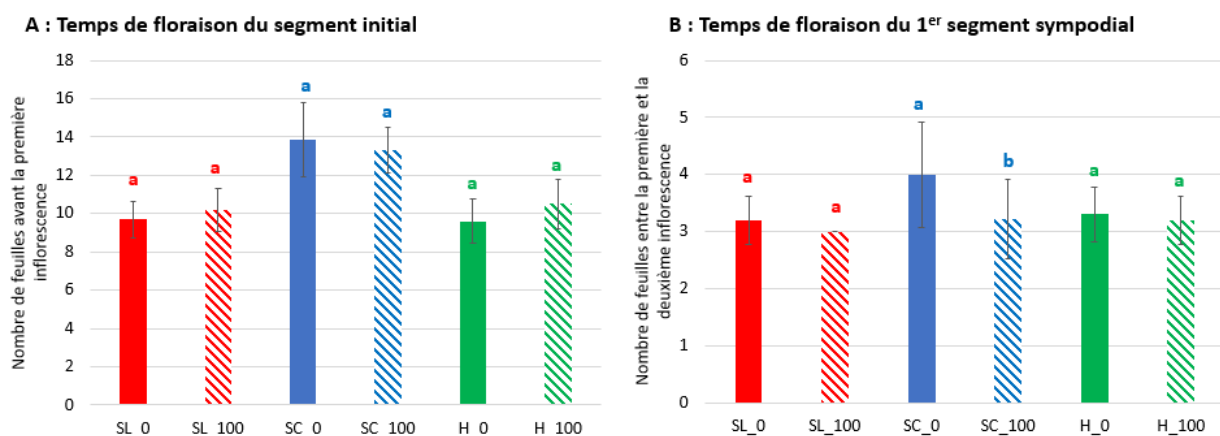


Figure 15 : Temps de floraison du segment initial (A) et du premier segment sympodial (B) calculé sur base du nombre de feuilles avant la première inflorescence (A) et entre la première et la deuxième inflorescence (B) chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements au sein d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Le sel n'a pas eu d'effet sur la date d'anthèse de la première fleur chez *S. chilense* mais a avancé la date d'anthèse de *S. lycopersicum* et à l'inverse, a retardé celle des hybrides (Tableau 8). Le génotype a également eu un effet sur la date d'anthèse (Tableau 8). En condition contrôle, l'anthèse des hybrides était plus précoce que celle de *S. chilense* qui était plus précoce que celle de *S. lycopersicum* (Tableau 8). Aucune différence n'a été détectée en condition de stress salin. L'interaction entre le sel et le génotype était également significative (Tableau 8).

Tableau 8 : Date de première anthèse calculée en fonction du nombre de jours après l'imposition du stress chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes).

Espèce	NaCl (mM)	Date d'anthèse (jours après l'imposition du stress)
<i>Solanum lycopersicum</i>	0	51,5 ± 10,03 a
	100	35,4 ± 4,43 b
<i>Solanum chilense</i>	0	41,73 ± 10,62 a
	100	39 ± 9,28 a
Hybrides	0	27,7 ± 30,2 b
	100	32,4 ± 6,78 a
GLM	GEN	$\chi^2 = 32,887$ p-val = 7,223e-08 ***
	NaCl	$\chi^2 = 5,372$ p-val = 0,0204668 *
	GEN * NaCl	$\chi^2 = 15,663$ p-val = 0,0003971 ***

* p-valeur < 5 %, ** p-valeur < 1 %, *** p-valeur < 0,1 %

Production des inflorescences

Si le nombre d'inflorescences en fleur sur la tige principale était similaire entre génotypes, *S. chilense* a produit un nombre total d'inflorescences supérieur à *S. lycopersicum* en condition contrôle et le nombre total d'inflorescences en fleur était intermédiaire chez les hybrides (Tableau 9). Le sel a diminué le nombre d'inflorescences en fleur sur la tige principale chez les trois génotypes et le nombre total d'inflorescences en fleur chez *S. chilense* et les hybrides (Tableau 9). Plusieurs inflorescences ont avorté sur la tige principale, quels que soient le génotype et la salinité, sauf chez *S. chilense* en condition de stress salin. Le sel a diminué le pourcentage d'avortement des inflorescences chez *S. chilense* et l'a augmenté chez les hybrides mais n'a pas affecté le pourcentage d'avortement des inflorescences chez *S. lycopersicum* (Tableau 9).

Tableau 9 : Nombre d'inflorescences comportant des fleurs et/ des fruits sur la tige principale, pourcentage d'avortement des inflorescences sur la tige principale et nombre total d'inflorescences comportant des fleurs et/ou des fruits sur la plante entière chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes).

	NaCl (mM)	Nombre d'inflorescences sur la tige principale	% d'avortement sur la tige principale	Nombre total d'inflorescences
<i>Solanum lycopersicum</i>	0	4 ± 1,41 a	20,83 ± 22 a	5,83 ± 1,17 a
<i>Solanum lycopersicum</i>	100	1 ± 1,09 b	37,5 ± 43,3 a	3,67 ± 1,032 a
<i>Solanum chilense</i>	0	3,17 ± 1,47 a	37,78 ± 27,32 a	25 ± 8,05 a
<i>Solanum chilense</i>	100	0,5 ± 0,55 b	0 ± 0 b	3,33 ± 2,16 b
	0	3,67 ± 1,97 a	31,11 ± 10,63 b	10,67 ± 4,41 a
Hybrides	100	1,67 ± 0,82 b	52,78 ± 16,39 a	5,17 ± 2,04 b
GLM	GEN	$\chi^2 = 2,0745$ p-val = 0,3544	$\chi^2 = 2,9808$ p-val = 0,225278	$\chi^2 = 61,011$ p-val = 5,64e-14 ***
	NaCl	$\chi^2 = 26,6305$ p-val = 2,463e-07 ***	$\chi^2 = 0,2176$ p-val = 0,640872	$\chi^2 = 101,674$ p-val < 2,2e-16 ***
	GEN * NaCl	$\chi^2 = 2,5190$ p-val = 0,2838	$\chi^2 = 12,2321$ p-val = 0,002207 **	$\chi^2 = 25,541$ p-val = 2,843e-06 ***

* p-valeur < 5 %, ** p-valeur < 1 %, *** p-valeur < 0,1 %

Seul le génotype a eu un effet sur le nombre de fleurs sur la première ($\chi^2 = 115,457$ et p-val < 2e-16) et la deuxième inflorescence ($\chi^2 = 163,545$ et p-val < 2e-16). En condition contrôle et sur la première inflorescence, *S. chilense* présentait plus de fleurs que les hybrides, qui présentaient plus de fleurs que *S. lycopersicum* (Fig. 16A). Les mêmes différences ont été observées en condition de stress salin au niveau de la deuxième inflorescence (Fig. 16B). En condition de stress salin sur la première inflorescence, *S. chilense* présentait plus de fleurs que les deux autres génotypes (Fig. 16A). Les mêmes différences ont été observées en condition contrôle au niveau de la deuxième inflorescence (Fig. 16B).

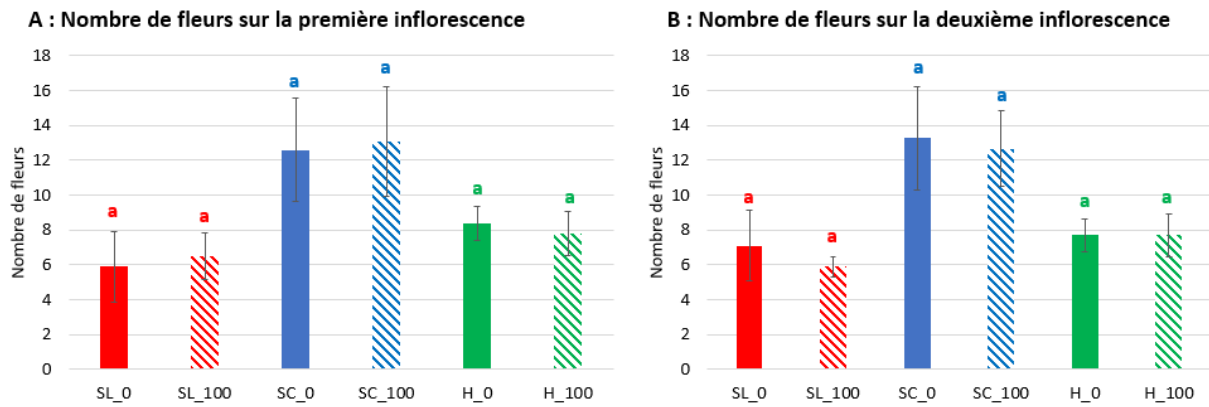


Figure 16 : Nombre de fleurs sur la première (A) et la deuxième inflorescence (B) chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements au sein d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Enfin, concernant le poids des inflorescences, aucun effet de la salinité ni du génotype n'a été observé sur le poids frais des inflorescences par plante bien qu'un effet général du sel et du génotype ait été détecté pour le poids sec (Tableau 6). Globalement, le poids sec des inflorescences était plus élevé chez les hybrides que chez *S. lycopersicum*. L'effet de la salinité n'était plus significatif lors de la comparaison des deux traitements au sein d'un même génotype (Tableau 6) mais la salinité a montré une tendance à augmenter le poids des inflorescences chez *S. lycopersicum* et les hybrides.

Morphologie des fleurs

La taille des organes floraux variait entre génotypes. *Solanum lycopersicum* présentait une longueur des sépales supérieure aux hybrides, qui présentaient une longueur supérieure à *S. chilense* ($F_{2,54} = 102,6053$ et $p\text{-val} < 2e-16$, Fig. 17A). Les hybrides présentaient quant à eux une largeur de pétales supérieure à *S. chilense* qui présentait une largeur supérieure à *S. lycopersicum* ($F_{2,53} = 70,4438$ et $p\text{-val} = 1,184e-15$, Fig. 17D). Les sépales des hybrides étaient également plus larges que ceux de leurs parents en condition contrôle ($F_{2,53} = 9,1576$ et $p\text{-val} = 0,0003837$, Fig. 17B) tandis qu'il n'y avait aucune différence entre les trois génotypes en condition de stress salin (Fig. 17B). Concernant la longueur des pétales, les hybrides présentaient une longueur supérieure aux deux autres génotypes en condition contrôle ($F_{2,54} = 13,8172$ et $p\text{-val} = 1,426e-05$, Fig. 17C) tandis que *S. chilense* présentait une longueur inférieure aux deux autres génotypes en présence de sel (Fig. 17C). Bien que l'ANOVA 2 ait détecté un effet du sel sur la longueur des sépales ($F_{1,54} = 5,9797$ et $p\text{-val} = 0,01776$), cet effet n'était plus significatif quand les comparaisons étaient réalisées au sein de chaque espèce (Fig. 17A). Le

sel n'a pas non plus influencé la largeur des sépales et la longueur des pétales (Fig.17B et C). Cependant, le stress salin a augmenté la largeur des pétales chez *S. lycopersicum* ($F_{1,53} = 8,2274$ et $p\text{-val} = 0,005911$) mais pas chez les deux autres génotypes (Fig. 17D). En effet, l'interaction était significative pour cette mesure ($F_{2,53} = 4,9581$ et $p\text{-val} = 0,010619$) ce qui montre que l'effet du sel était différent entre génotypes.

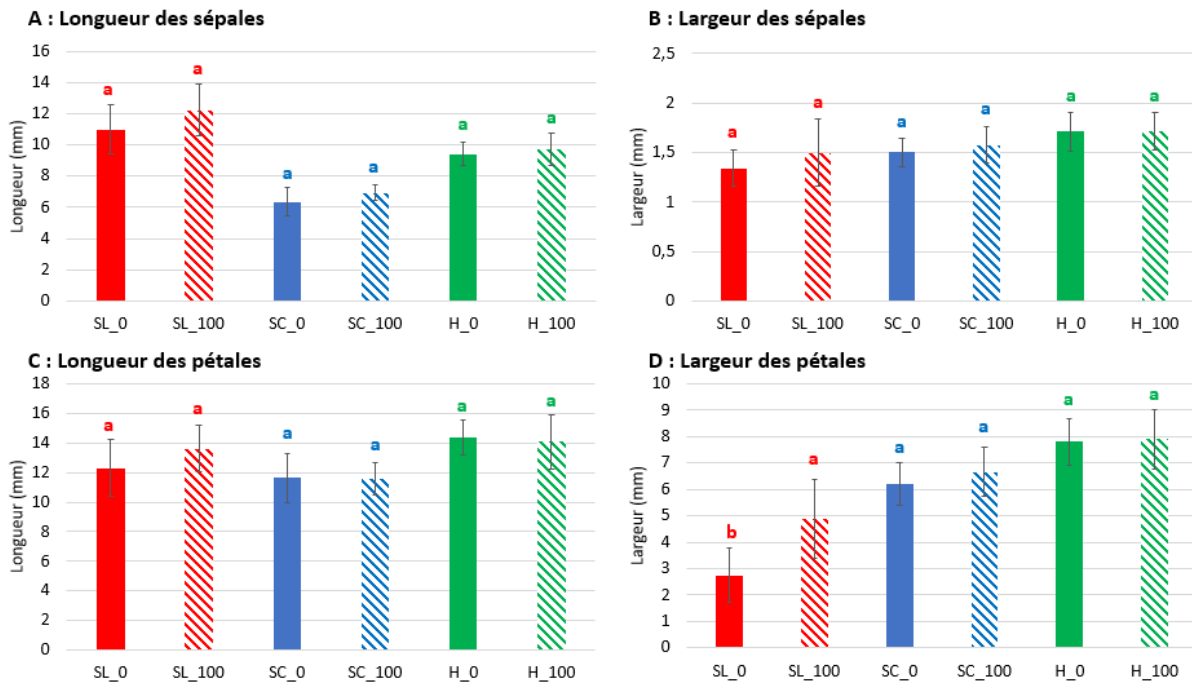


Figure 17 : Longueur des sépales (A), largeur des sépales (B), longueur des pétales (C) et largeur des pétales (D) en mm chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). Légende : SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Le stress salin n'a pas influencé les dimensions des organes sexuels des trois génotypes. En effet, aucune différence n'a été observée entre les deux traitements au sein de chaque génotype (Fig. 18). Cependant, le génotype a influencé la longueur du pistil ($F_{2,52} = 44,1191$ et $p\text{-val} = 6,274e-12$), des anthères ($F_{2,54} = 24,8513$ et $p\text{-val} = 2,23e-08$) et le diamètre de l'ovule ($\chi^2 = 13,241$ et $p\text{-val} = 0,001333$). La longueur du pistil était plus petite chez *S. lycopersicum* que chez les deux autres génotypes (Fig. 18A). En ce qui concerne la longueur des anthères, elle était plus élevée chez les hybrides que chez les autres génotypes ; les parents présentaient une longueur des anthères similaire en condition contrôle mais en condition de stress salin, celles-ci étaient plus longues chez *S. lycopersicum* que chez *S. chilense* (Fig. 18B). Le diamètre de l'ovule était supérieur chez *S. lycopersicum* comparé aux autres génotypes en condition de

stress salin tandis qu'aucune différence n'a été observée entre génotypes en condition contrôle (Fig. 18C). Enfin, le génotype a eu un effet sur l'exsertion du style ($F_{2,36} = 10,3486$ et $p\text{-val} = 0,002739$). En effet, l'exsertion du style était supérieure chez *S. chilense* en condition de stress mais aucune différence n'a été observée en condition contrôle (Fig. 18D).

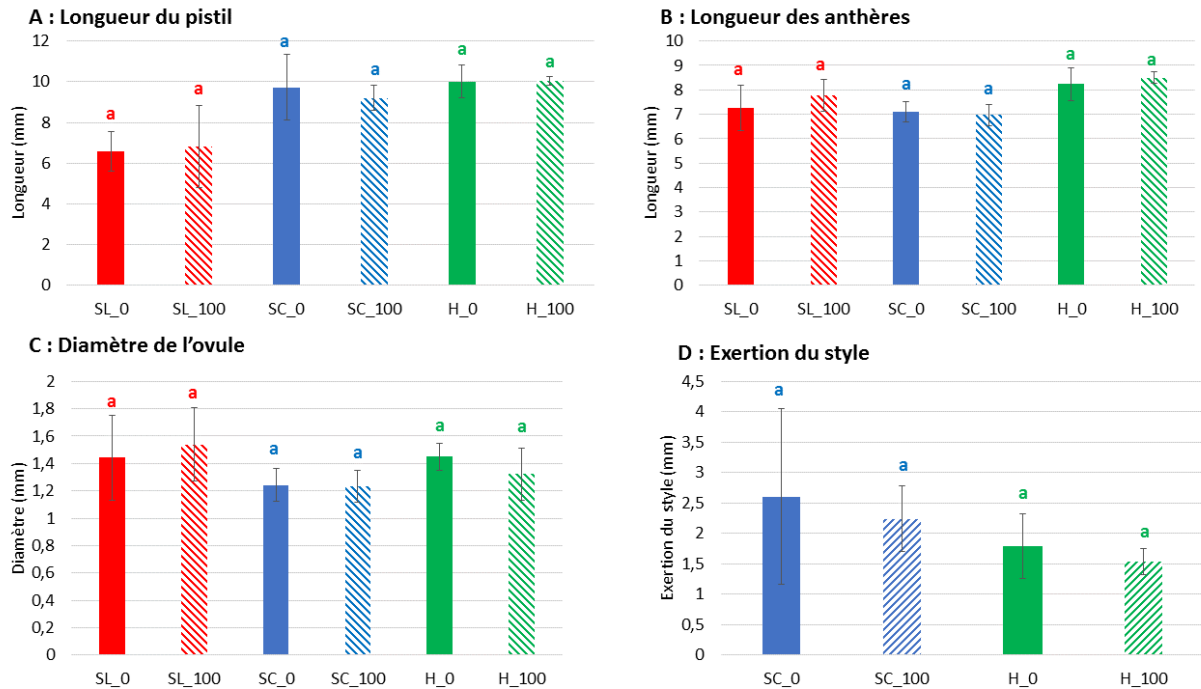


Figure 18 : Longueur du pistil (A), longueur des anthères (B), diamètre de l'ovule (C) et exsertion du style (D) en mm chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). Légende : SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Fertilité : réceptivité stigmatique et nombre de grains de pollen

Concernant la fertilité des fleurs, 100 % des stigmates étaient réceptifs. Le génotype et le sel ne semblaient donc pas avoir d'influence sur la réceptivité stigmatique. La production de grains de pollen variait entre génotypes ($F_{2,53} = 27,2340$ et $p\text{-val} = 7,318e-09$). En effet, les anthères de *S. lycopersicum* contenaient moins de pollen que les deux autres génotypes (Fig. 19). Le stress salin a augmenté le nombre de grains de pollen par anthère chez les hybrides mais ne l'a pas affecté chez les plantes parentes ($F_{1,53} = 4,0390$ et $p\text{-val} = 0,04956$, Fig. 19).

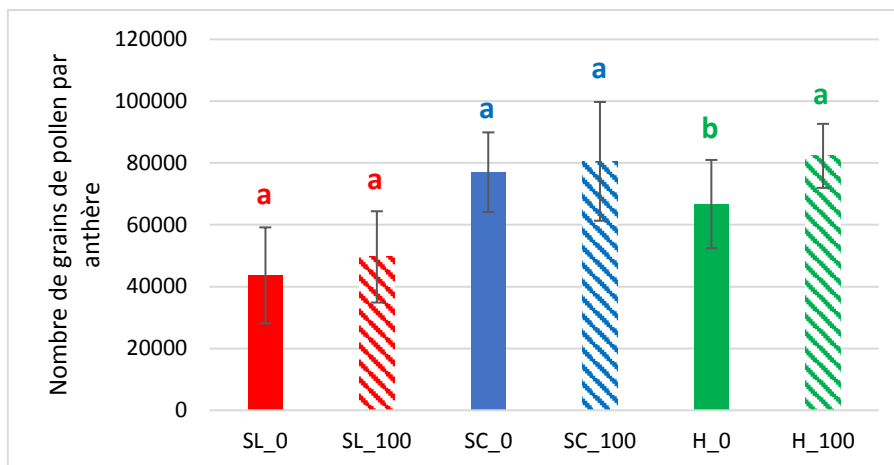


Figure 19 : Nombre de grains de pollen par anthère chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). Légende : SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Paramètres physiologiques

Photosynthèse

La teneur en chlorophylle (CCI) était plus importante chez *S. lycopersicum*, suivi des hybrides et de *S. chilense* quel que soit le traitement ($\chi^2 = 50,305$, p-val = $1,192e-11$, Fig. 20). Par ailleurs, le stress salin a augmenté le CCI chez *S. lycopersicum* et les hybrides mais pas chez *S. chilense* (Fig. 20).

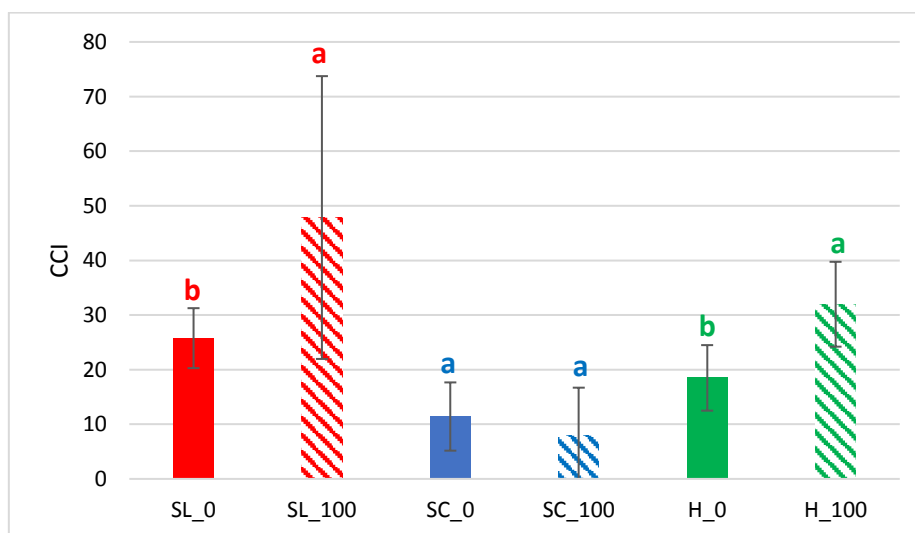


Figure 20 : CCI (Chlorophyll Content Index) chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). Légende : SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Au niveau de la fluorescence de la chlorophylle, le sel a eu un effet sur le rapport Fv/Fm ($F_{1,30} = 9,1071$ et $p\text{-val} = 0,001$), sur le phiPS2 ($F_{1,26} = 10,8538$ et $p\text{-val} = 0,002847$) mais pas sur le NPQ (Fig. 21). En effet, le stress salin a diminué le rapport Fv/Fm uniquement chez *S. chilense* (Fig. 21A). Pour le phiPS2, le stress salin a diminué cette valeur chez *S. lycopersicum* et *S. chilense* mais pas chez les hybrides (Fig. 21B). Concernant le NPQ, bien qu'il ne changeait pas significativement avec le stress salin au sein de chaque génotype, l'effet de l'interaction était significatif ($F_{2,23} = 3,6090$ et $p\text{-val} = 0,04333$) montrant une tendance du NPQ à augmenter avec la salinité chez *S. lycopersicum* et chez les hybrides et à plutôt baisser chez *S. chilense* (Fig. 21C).

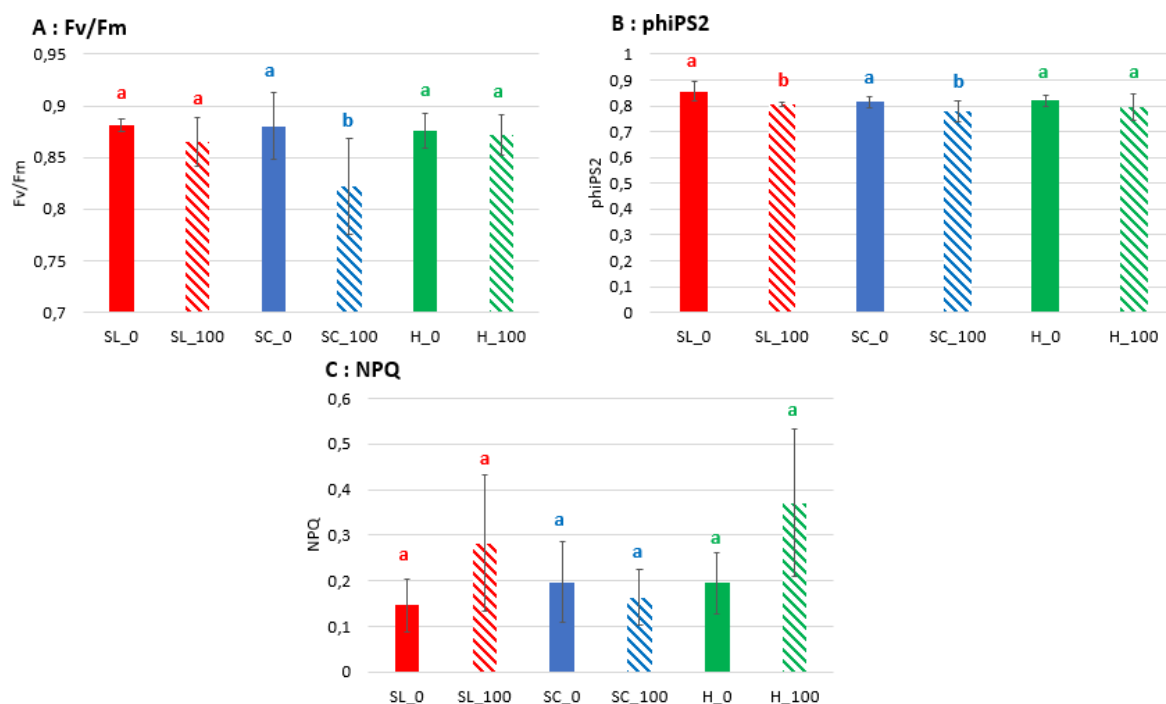


Figure 21 : Paramètres de fluorescence de la chlorophylle : Fv/Fm (rapport de fluorescence variable et de fluorescence maximale) (A), phiPS2 (efficacité du photosystème II) (B) et NPQ (non-photochemical quenching) (C) chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. (A) Fv/Fm, (B) phiPS2 et (C) NPQ. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). Légende : SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Statut hydrique

La teneur en eau des différentes parties de la plante (feuilles, tiges et inflorescences) n'a pas été influencée par le génotype ou le stress salin (Tableau 10). Cependant, les comparaisons entre traitements au sein d'un même génotype ont décelé un effet du stress salin sur la teneur en eau des inflorescences chez *S. lycopersicum*, qui diminuait avec le sel (Tableau 10).

Tableau 10 : Teneurs en eau (%) au niveau des feuilles, des tiges et des inflorescences chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes).

Espèce	NaCl (mM)	Feuilles	Tiges	Inflorescences
		Teneur en eau (%)	Teneur en eau (%)	Teneur en eau (%)
<i>Solanum lycopersicum</i>	0	86 ± 3 a	87 ± 2 a	88 ± 2 a
	100	88 ± 5 a	81 ± 5 a	82 ± 2 b
<i>Solanum chilense</i>	0	83 ± 2 a	82 ± 2 a	82 ± 7 a
	100	88 ± 4 a	84 ± 1 a	84 ± 1 a
Hybrides	0	83 ± 1 a	81 ± 4 a	81 ± 8 a
	100	85 ± 3 a	79 ± 3 a	83 ± 2 a
ANOVA	GEN	F _{2,12} = 0,8525	F _{2,12} = 2,3037	F _{2,12} = 0,7354
		p-val = 0,45061	p-val = 0,14233	p-val = 0,4997
	NaCl	F _{1,12} = 3,3291	F _{2,12} = 1,8400	F _{2,12} = 0,1213
		p-val = 0,09305	p-val = 0,19992	p-val = 0,7336
	GEN*NaCl	F _{2,12} = 0,3600	F _{2,12} = 2,9142	F _{2,12} = 1,8282
		p-val = 0,70499	p-val = 0,09299	p-val = 0,2027

En ce qui concerne l'analyse du potentiel osmotique, le stress salin l'a réduit chez les trois génotypes ($F_{1,48} = 223,7062$ et $p\text{-val} = 2,2e-16$, Fig. 22). Le potentiel osmotique différait également entre génotypes ($F_{2,48} = 38,0239$ et $p\text{-val} = 1,27e-10$). En condition contrôle, *S. lycopersicum* présentait un potentiel osmotique plus faible que les hybrides, qui possédaient un potentiel osmotique plus faible que *S. chilense* (Fig. 22). En condition de stress salin, *S. lycopersicum* présentait un potentiel osmotique plus faible que *S. chilense* et les hybrides, qui ne présentaient pas de différence entre eux (Fig. 22). De plus, l'interaction entre le génotype et le sel était significative ($F_{2,48} = 3,6668$ et $p\text{-val} = 0,03296$), ce qui montre que l'effet du stress salin est différent entre génotypes. En effet, nous pouvons observer que l'ajustement osmotique était plus élevé chez *S. chilense* ($\Delta = 0,75$) puis chez les hybrides ($\Delta = 0,61$) et enfin chez *S. lycopersicum* ($\Delta = 0,48$).

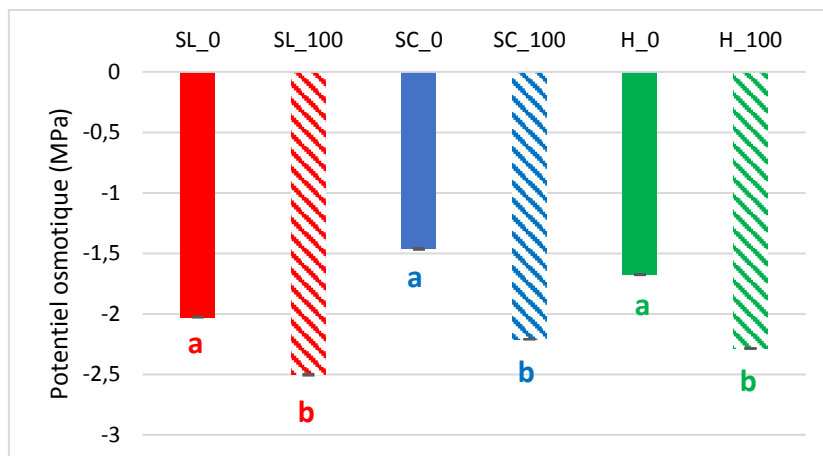


Figure 22 : Potentiel osmotique chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). Légende : SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Concentration en sucres solubles et en proline

Concernant la concentration en sucres solubles, le stress salin a augmenté cette valeur chez *S. lycopersicum* ($F_{1,52} = 10,552$, p-val = 0,003) mais pas chez les autres génotypes (Fig. 23). De plus, le génotype a influencé la concentration en sucres solubles ($\chi^2 = 9,1021$, p-val = 0,01056). En effet, en condition contrôle, *S. chilense* et les hybrides (qui ne présentaient pas de différence entre eux) contenaient une concentration plus importante que *S. lycopersicum* (Fig. 23). De telles différences n'ont pas été observées en condition de stress salin.

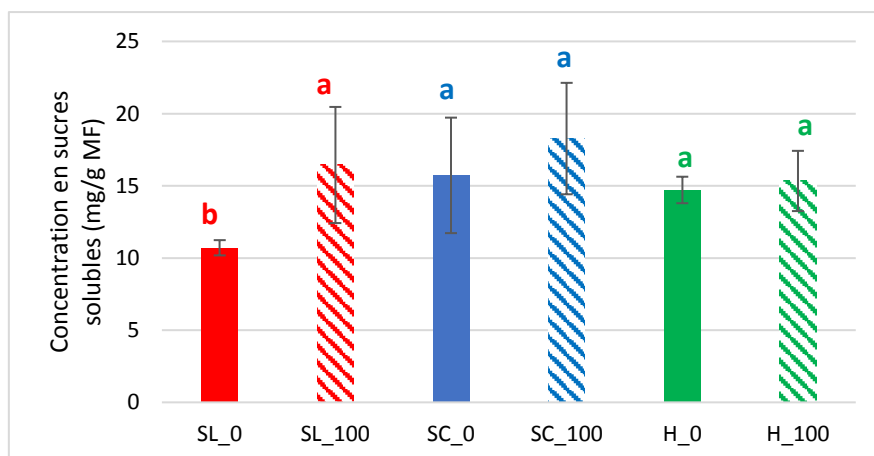


Figure 23 : Concentration en sucres solubles chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). Légende : SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

En ce qui concerne la concentration en proline, le stress salin a augmenté cette concentration chez les trois génotypes ($F_{2,30} = 85,2936$ et $p\text{-val} = 2,82e-10$, Fig. 24). Le génotype a également un effet sur la concentration en proline ($F_{2,30} = 12,6911$ et $p\text{-val} = 0,0001015$). En effet, en condition contrôle, *S. chilense* possédait une concentration en proline plus importante que *S. lycopersicum* et les hybrides, qui ne présentaient pas de différence entre eux (Fig.24).

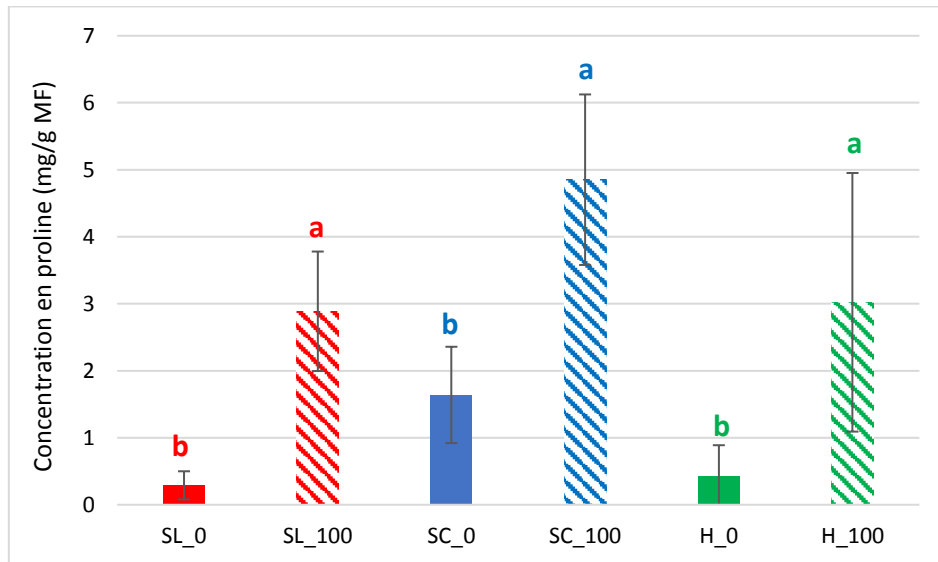


Figure 24 : Concentration en proline chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). Légende : SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Éléments minéraux

Sodium (Na)

Globalement, le stress salin a augmenté la concentration en Na dans les feuilles ($\chi^2= 12,789$ et $p\text{-val} = 0,00035$), les racines ($F_{1,12} = 92,6470$, $p\text{-val} = 5,402e-07$), les tiges ($\chi^2= 12,789$, $p\text{-val} = 0,0003486$) et les inflorescences ($F_{1,12} = 63,1344$ et $p\text{-val} = 4,031e-06$) chez les trois génotypes (Fig. 25). Au niveau des feuilles ainsi que des tiges en condition de stress salin, *S. chilense* contenait une concentration en Na supérieure à *S. lycopersicum* et les hybrides contenaient une concentration intermédiaire aux deux autres génotypes (Fig. 25A). En condition contrôle, de telles différences n'ont pas été observées (Fig. 25A). En ce qui concerne les racines et les inflorescences, quel que soit le traitement, les concentrations en Na des trois génotypes n'étaient pas différentes les unes des autres (Fig. 25B et D).

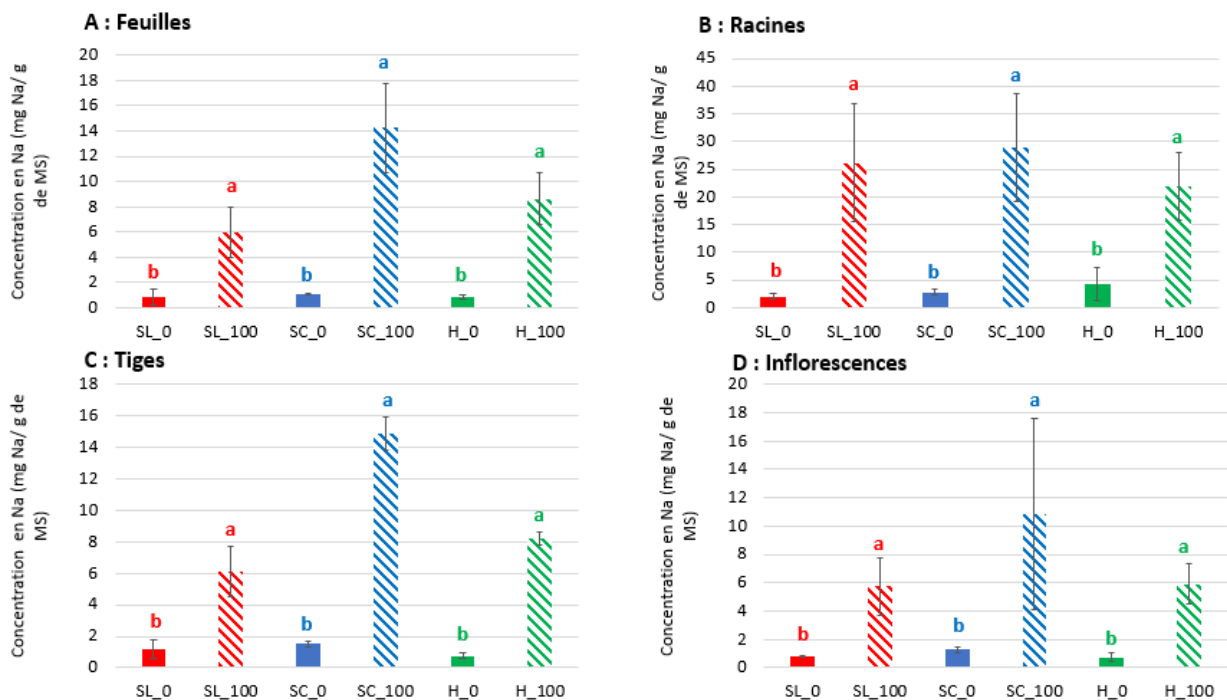


Figure 25 : Concentration en sodium au niveau des feuilles (A), des racines (B), des tiges (C) et des inflorescences (D) chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). Légende : SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Il en résulte que le rapport entre les quantités de Na des parties aériennes et des parties racinaires semblait diminuer chez *S. lycopersicum* et *S. chilense* et augmenter chez les hybrides, bien que les écarts-types des quantités moyennes aériennes et racinaires étaient élevés (Tableau 11). Nous pouvons tout de même remarquer qu'en condition de stress salin, *S. lycopersicum* accumule en moyenne moins de Na dans ses parties aériennes (environ 2,6 fois plus de Na dans les parties racinaires) que *S. chilense* et les hybrides (environ 5 fois plus de Na dans les parties racinaires) (Tableau 11).

Tableau 11 : Quantités moyennes aérienne et racinaire en sodium (mg) et rapport des quantités chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl.

Géotype	NaCl (mM)	Quantité moyenne aérienne	Quantité moyenne racinaire	Rapport
<i>Solanum lycopersicum</i>	0	28,94 ± 17,83	4,82 ± 1,52	6,01
<i>Solanum lycopersicum</i>	100	189,49 ± 38,08	71,65 ± 37,81	2,64
<i>Solanum chilense</i>	0	60,91 ± 4,66	8,21 ± 2,13	7,42
<i>Solanum chilense</i>	100	291,82 ± 44,57	59,04 ± 38,26	4,94
Hybrides	0	59,69 ± 28,28	23,41 ± 19,69	2,55
Hybrides	100	445,52 ± 172,60	95,74 ± 43,63	4,65

Potassium (K)

Concernant le potassium, le sel a eu un effet sur sa concentration au niveau des feuilles ($F_{1,12} = 32,3348$ et $p\text{-val} = 0,0001013$), des tiges ($F_{1,16} = 15,372$ et $p\text{-val} = 0,00122$) et des inflorescences ($F_{1,12} = 11,8451$ et $p\text{-val} = 0,00488$). Cette diminution de la concentration en K a été observée chez *S. chilense* et les hybrides au niveau des feuilles (Fig. 26A) et chez *S. lycopersicum* au niveau des tiges (Fig. 26C). Au niveau des racines, la concentration en K n'a pas changé que ce soit en fonction du traitement ou du génotype (Fig. 26B). Au niveau des inflorescences, bien que l'ANOVA 2 ait détecté un effet du sel, celui-ci n'apparaît pas lorsque la comparaison se fait entre traitement au sein d'un même génotype (Fig. 26D). Pour les quatre parties de la plante, les concentrations en K des trois génotypes n'étaient pas différentes les unes des autres, qu'importe le traitement (Fig. 26).

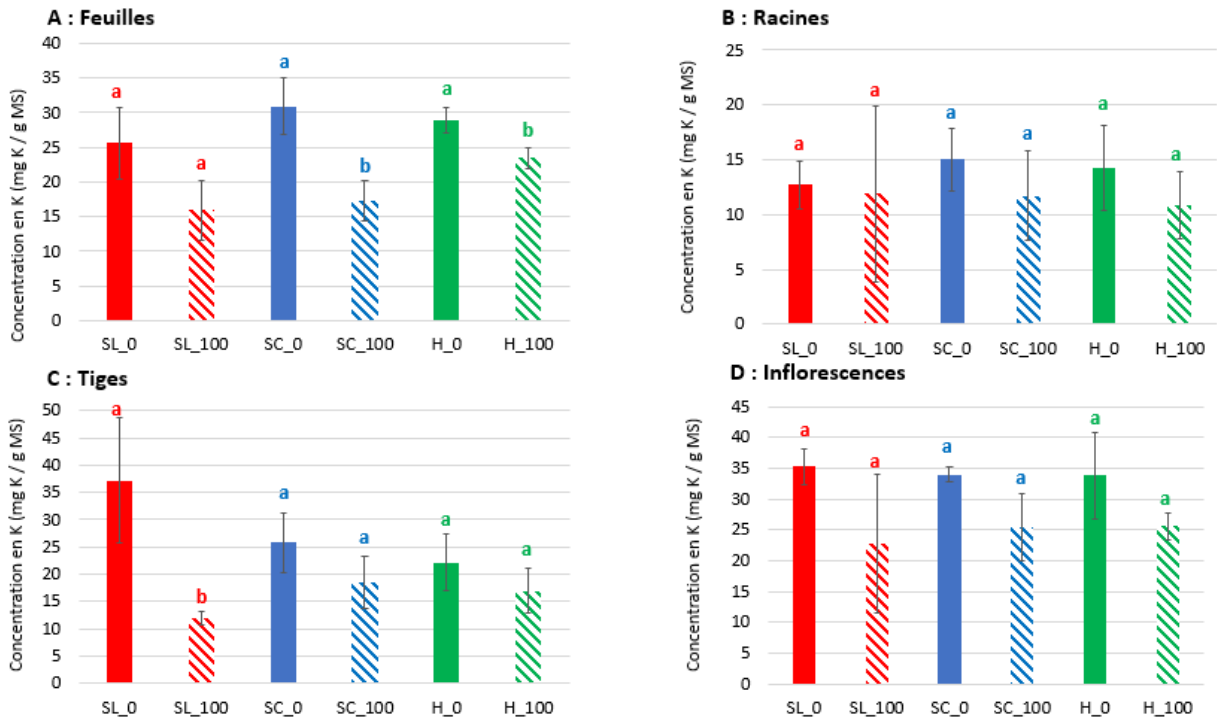


Figure 26 : Concentration en potassium au niveau des feuilles (A), des racines (B), des tiges (C) et des inflorescences (D) chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). Légende : SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Le stress salin a diminué le rapport K/Na au niveau des feuilles ($\chi^2 = 12,789$, p-val = 0,0003, Fig. 27) chez tous les génotypes ainsi qu'au niveau des racines ($F_{1,12} = 51,8690$, p-val = 1,084e-05) chez *S. lycopersicum* et *S. chilense*. Au niveau des racines, nous pouvons observer un écart-type important chez les hybrides en condition contrôle, ce qui nous indique que les différents individus réagissaient différemment (Fig. 27B). De plus, les rapports K/Na étaient toujours plus élevés au niveau des feuilles qu'au niveau des racines (Fig.27).

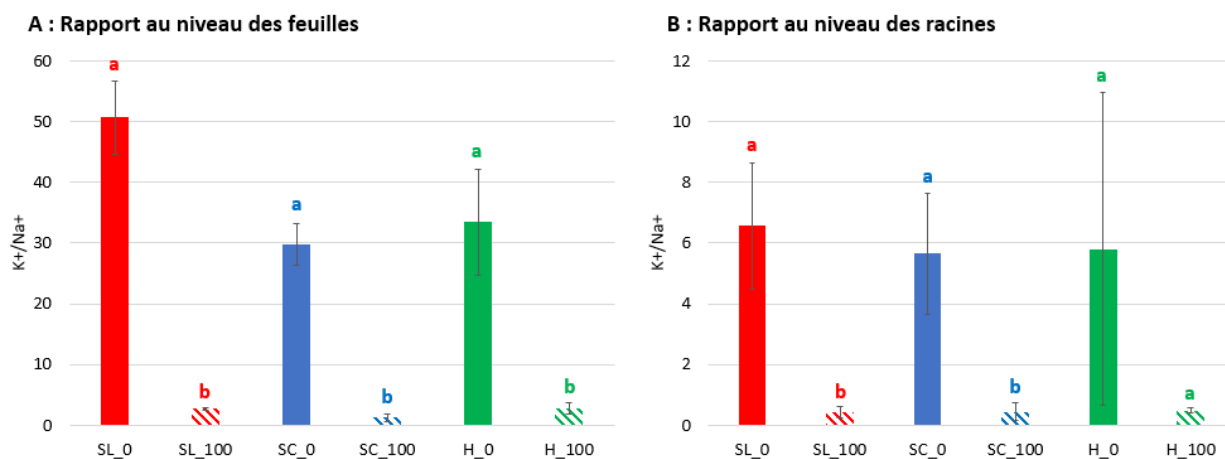


Figure 27 : Rapport des concentrations de K/Na au niveau des feuilles (A) et des racines (B) chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). Légende : SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Magnésium (Mg)

Le sel a eu un effet au niveau des racines ($F_{1,12} = 8,1529$ et $p\text{-val} = 0,01448$) et des tiges ($F_{1,12} = 6,3052$ et $p\text{-val} = 0,027357$) en diminuant la concentration en Mg chez *S. chilense* (Fig. 28B) et chez *S. lycopersicum* (Fig. 28C). Le sel a également diminué la concentration en Mg chez les hybrides au niveau des feuilles ($p\text{-val} = 0,0420$, Fig. 28A) bien que cet effet n'ait pas été décelé de façon globale lors de l'ANOVA 2. Au niveau des inflorescences, la concentration en Mg a augmenté chez *S. chilense* mais pas chez les autres génotypes ($F_{2,12} = 4,8004$ et $p\text{-val} = 0,02939$, Fig. 28D). La concentration en Mg variait également en fonction du génotype dans les tiges ($F_{2,12} = 10,3785$ et $p\text{-val} = 0,002417$) et les feuilles ($F_{2,12} = 6,9459$ et $p\text{-val} = 0,009911$). En effet, en condition contrôle, *S. lycopersicum* contenait une concentration en Mg dans les tiges supérieure aux hybrides et *S. chilense* contenait une concentration intermédiaire aux deux autres génotypes (Fig. 28C). En condition de stress salin, *S. chilense* contenait une concentration en Mg dans les tiges supérieure comparé aux hybrides et *S. lycopersicum* contenait une concentration intermédiaire aux deux autres génotypes (Fig. 28C). Au niveau des feuilles, en condition contrôle, *S. lycopersicum* contenait une concentration supérieure aux hybrides et *S. chilense* présentait une concentration intermédiaire aux deux autres génotypes (Fig. 28A). Cependant, de telles différences n'ont pas été observées en condition de stress salin pour les feuilles (Fig. 28A).

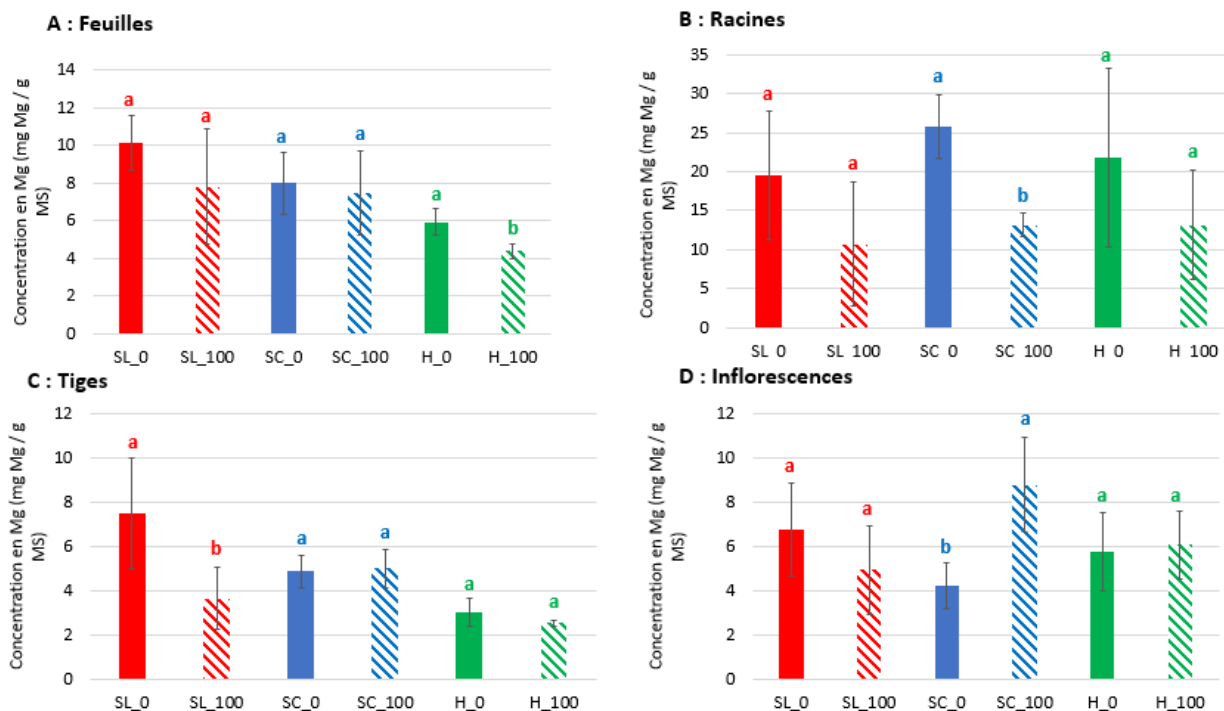


Figure 28 : Concentration en magnésium au niveau des feuilles (A), des racines (B), des tiges (C) et des inflorescences (D) chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). Légende : SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Calcium (Ca)

Pour toutes les parties de la plante et pour tous les génotypes, le stress salin n'a pas affecté la concentration en Ca (Fig. 29). Cependant, au niveau des racines, la concentration en Ca variait entre génotypes ($F_{2,12} = 33,3598$ et $p\text{-val} = 1,255e-05$). Elle était supérieure chez *S. chilense* par rapport aux autres génotypes (Fig. 29B). Au niveau des tiges, la concentration en Ca était également globalement plus élevée chez *S. chilense* ($F_{2,12} = 23,9397$ et $p\text{-val} = 6,478e-05$), surtout en condition de stress salin (Fig. 29C). La salinité avait en effet tendance à augmenter le Ca dans les tiges de *S. chilense* et à le diminuer chez *S. lycopersicum*, ce qui explique la significativité de l'interaction entre le sel et le génotype ($F_{2,12} = 4,7415$ et $p\text{-val} = 0,03038$). Enfin, que ce soit en condition contrôle ou de stress salin, les concentrations en Ca des trois génotypes n'étaient pas différentes les unes des autres au niveau des feuilles et des inflorescences (Fig. 29A et D).

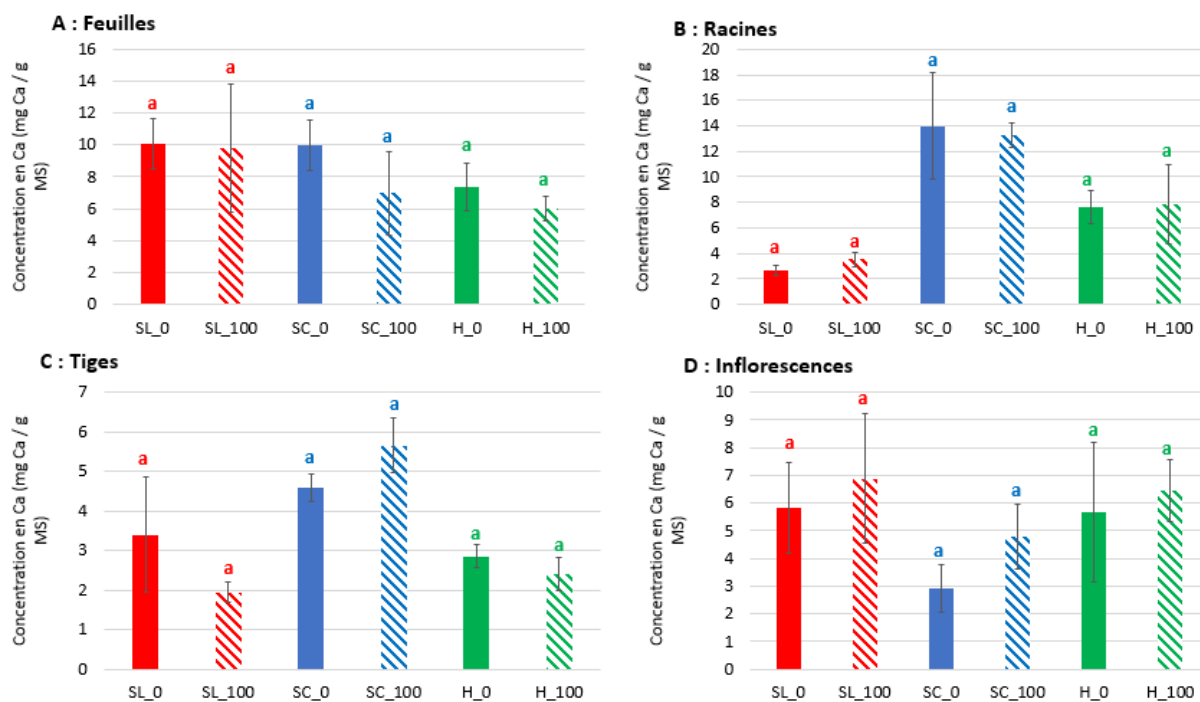


Figure 29 : Concentration en calcium au niveau des feuilles (A), des racines (B), des tiges (C) et des inflorescences (D) chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides soumis à 0 ou 100 mM de NaCl. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements d'un même génotype (des couleurs différentes sont utilisées pour chacun des génotypes). Légende : SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Analyse en composantes principales (ACP)

Afin de comprendre l'impact global du sel et du génotype sur la croissance, la reproduction et la physiologie de *S. lycopersicum*, *S. chilense* et des hybrides, une ACP sur les paramètres mesurés a été réalisée dans le but de visualiser les différences entre génotypes et conditions de salinité (Fig. 30). L'ACP montre que 21,2 % de la variance était expliquée par l'axe 1 (Dim 1) et 20,7 % par l'axe 2 (Dim 2). L'axe 1 a discriminé les génotypes en fonction de la concentration en NaCl. En effet, les principales variables réponses qui ont le plus contribué à cet axe sont la concentration en Na dans les différents organes de la plante (Na_feuille, Na_tige, Na_racine, Na_inflo) et la concentration en proline dans les feuilles (Pro) qui étaient plus importantes dans les plantes soumises au sel, ainsi que la concentration en potassium dans les feuilles (K_feuille) et le potentiel osmotique (PO) qui étaient plus importants chez les plantes témoins (Fig. 30A). L'axe 2 mettait en évidence les différents génotypes et montrait un comportement intermédiaire des hybrides par rapport à leurs parents. Les variables réponses qui ont le plus contribué à cet axe sont ; la longueur des sépales (LS) qui était plus importante chez *S. lycopersicum*, la concentration en Ca dans les racines (Ca_racine), le nombre de fleurs sur la deuxième

inflorescence (inflo2), la quantité de pollen (pollen) mais également le nombre de ramifications (nbre_ramif) qui étaient globalement plus importants chez *S. chilense* (Fig. 30A). Chez les trois génotypes, les témoins ont été séparés des plantes stressées et les différents génotypes sont bien distincts les uns des autres (Fig. 30B). Chez *S. chilense* et les hybrides, nous pouvons voir une plus grande dispersion des individus en condition de stress salin plutôt qu'en condition contrôle, ce qui suggère des réponses différentes face au stress salin chez ces génotypes (Fig. 30B). Enfin, les hybrides semblaient plus proches de *S. chilense* que *S. lycopersicum*, peu importe le traitement (Fig. 30B).

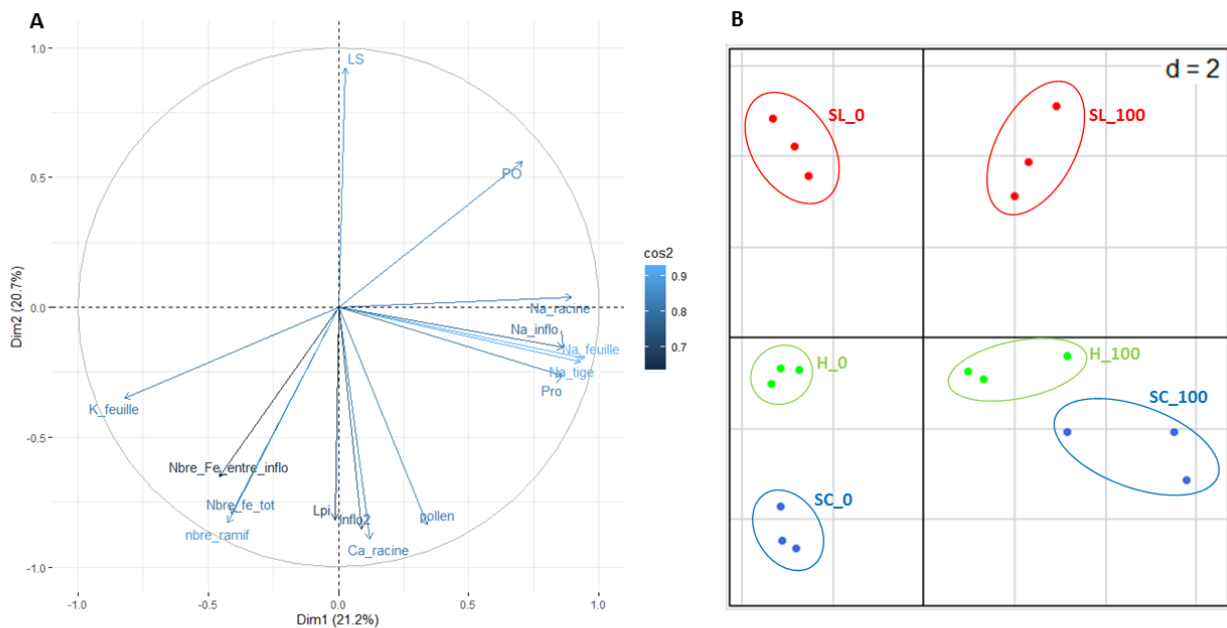


Figure 30 : Analyse en composantes principales (ACP) de la croissance végétative et reproductive, des paramètres physiologiques et des concentrations en minéraux en réponse au stress salin (0 mM ou 100 mM de NaCl) chez *Solanum lycopersicum*, *Solanum chilense* et leurs hybrides. (A) Graphique des variables de l'ACP (seules les variables dont le $\cos^2 > 0.6$ sont indiquées). (B) Graphique reprenant la position des différentes conditions selon les deux premières composantes de l'ACP (toutes les variables réponses ont été utilisées pour cette analyse). Légende : SL_0 et SL_100 = *Solanum lycopersicum* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, SC_0 et SC_100 = *Solanum chilense* à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl, H_0 et H_100 = hybrides à respectivement 0 mM et 100 mM de NaCl.

Discussion

La production d'hybrides interspécifiques entre *S. lycopersicum* et *S. chilense* est possible

Des croisements interspécifiques ont été réalisés entre *S. lycopersicum* et *S. chilense* et seuls les croisements où *S. lycopersicum* était utilisé comme parent femelle ont donné des fruits et des graines. L'utilisation de marqueurs génétiques nous a permis de confirmer la nature hybride des plantes issues du croisement entre *S. lycopersicum* et *S. chilense*. Par ailleurs, ces hybrides avaient un phénotype intermédiaire à celui des parents. Baek et al. (2015) ont montré que des croisements entre espèces auto-compatibles et auto-incompatibles sont réalisables dans le clade *Solanum* section *Lycopersicon* mais uniquement quand l'espèce auto-compatible est utilisée comme parent femelle. Certaines espèces de tomates sauvages sont en effet caractérisées par une auto-incompatibilité gamétophytique contrôlée par le locus S (Bedinger et al., 2011). Par ailleurs, une incompatibilité unilatérale, c'est-à-dire que les pistils de la tomate cultivée acceptent les tubes polliniques provenant des espèces sauvages mais que l'inverse ne se produit pas, est observée dans le cas de certains croisements interspécifiques et serait génétiquement liée à l'auto-incompatibilité (Baek et al., 2015). En plus du S-locus, d'autres facteurs sont impliqués dans ce mécanisme, bien que son contrôle génétique ne soit pas clairement identifié (Iqic et al., 2007).

Dans notre cas, *S. lycopersicum* est auto-compatible tandis que *S. chilense* est auto-incompatible (Chetelat et al., 2009; Gao et al., 2014). Quand l'espèce auto-incompatible est utilisée comme parent femelle, il y a rejet des tubes polliniques dans le pistil de l'espèce auto-incompatible (Baek et al., 2015). Des cas d'incompatibilité unilatérale ont notamment été observés lors de croisements entre six espèces auto-compatibles, sauvages ou pas (*S. lycopersicum*, *S. pimpinellifolium*, *S. galapagense*, *S. cheesmaniae*, *S. chmielewskii* et *S. neorickii*) et sept espèces auto-incompatibles (*S. arcanum*, *S. huaylasense*, *S. corneliomulleri*, *S. peruvianum*, *S. chilense*, *S. habrochaites* et *S. pennellii*) (Baek et al., 2015). De manière constante, les tubes polliniques des espèces auto-compatibles ont été rejetés au niveau des pistils de toutes les espèces auto-incompatibles, tandis que les tubes polliniques des espèces auto-incompatibles atteignaient les ovaires lors de croisement réciproque. Cette incompatibilité n'apparaît normalement pas lors de croisements entre espèces auto-compatibles. En effet, des croisements entre *S. lycopersicum* et trois espèces sauvages (*S. pimpinellifolium*, *S.*

galapagense et *S. cheesmaniae*) n'ont pas entraîné de rejet des tubes polliniques (Rick et al., 1976; Rick, 1956, 1967). C'est également le cas lors du croisement réciproque entre deux autres espèces sauvages (*S. chmielewskii* et *S. neorickii*) (Rick 1976). Cependant, un rejet du tube pollinique a été observé dans certains croisements entre paires d'espèces auto-compatibles, ce qui démontre qu'un système d'auto-incompatibilité entièrement fonctionnel n'est pas nécessaire pour le rejet du tube pollinique lors de croisements interspécifiques (Baek et al., 2015). C'est le cas lorsque *S. chmielewskii* et *S. neorickii* sont utilisés en tant que parents femelles avec *S. pimpinellifolium* (Baek et al., 2015). De plus, l'étude de Baek et al. (2015) a souligné des différences de gradations dans la force des barrières de reproduction interspécifique.

Par après, et à la suite de la mise en germination des graines d'hybrides, il a été observé qu'une majeure partie de celles-ci n'avaient pas germé. En effet, les gaines issues du croisement SL x SC1 avaient un taux de viabilité (50 %) et de germination (3,3 %) plus faible que les graines issues du croisement SL x SC2 (75 % et 40,4 %, respectivement). Ceci suggère que le génotype du parent mâle affecte la vigueur de la descendance et que des barrières postzygotiques sont peut-être présentes. Bedinger et al. (2011) ont également observé qu'en plus de l'existence d'une barrière prézygotique, bien que contournable, il existait une barrière postzygotique, provoquant ainsi une stérilité des graines et du pollen chez des hybrides interspécifiques dans le clade de la tomate. Par exemple, des croisements entre les deux espèces sauvages auto-compatibles *S. chmielewskii* et *S. neorickii* ont mis en évidence l'existence d'une barrière postzygotique réduisant la fertilité des plantes issues de ces croisements (Baek et al., 2015). De même, Rick et al. (1976) ont montré que les graines d'hybrides issues du croisement entre les espèces auto-compatibles *S. parviflorum* et *S. chmielewskii* germaient mal (5,5 %) par rapport aux graines issues de l'autopollinisation des deux espèces parentes. Ces auteurs suggèrent alors que cette difficulté de germination pourrait contribuer à l'isolement reproductif (Bedinger et al., 2011; Rick et al., 1976). Ces effets de stérilité ont été étudiés de façon plus approfondie chez les hybrides de *S. pennellii* et *S. lycopersicum* et des loci de caractères quantitatifs (QTLs) ont été détectés pour la stérilité du pollen et des graines d'hybrides entre ces deux espèces (Moyle & Nakazato, 2008). Quatre QTLs ont été identifiés pour le premier caractère et 11 pour le second (Moyle & Nakazato, 2008). Cependant, aucun QTL ne permettrait une stérilité complète chez les hybrides (Moyle & Nakazato, 2008). Ces effets de stérilité seraient donc plutôt quantitatifs, montrant une accumulation progressive des QTLs postzygotiques (Bedinger et al., 2011; Moyle & Nakazato, 2008, 2010).

Les hybrides avaient un phénotype intermédiaire par rapport à leurs parents (Fig. 30 et Annexe 2). C'était le cas notamment pour le nombre de feuilles, le nombre de ramifications, le nombre de fleurs par inflorescence, ou la longueur des sépales. Les hybrides présentaient cependant une taille supérieure aux deux autres génotypes et auraient plutôt hérité de la morphologie de *S. lycopersicum* plutôt que de l'aspect buissonnant de *S. chilense* (Annexe 2). Les hybrides présentaient également une position intermédiaire pour certains paramètres physiologiques tels que le CCI et le potentiel osmotique. Pour d'autres paramètres, les hybrides étaient plus proches d'un des deux parents : la concentration en sucres solubles dans les feuilles était similaire à celle de *S. chilense* tandis que la concentration en proline était similaire à celle de *S. lycopersicum*.

Par ailleurs, nos résultats suggèrent que les hybrides seraient auto-incompatibles, comme leur parent *S. chilense*. En effet, l'exsertion du style observée chez les hybrides semble affirmer l'héritabilité du caractère d'auto-incompatibilité (Martin, 1961). Des analyses plus approfondies seraient nécessaires pour confirmer cette hypothèse. Une étude portant sur la caractérisation d'hybrides de tomates issus de l'hybridation interspécifique entre la tomate cultivée (*S. lycopersicum*) et trois de ses parents sauvages (*S. pimpinellifolium*, *S. arcanum* et *S. pennellii*) a également montré que les hybrides présentaient certains caractères morphologiques intermédiaires aux deux parents (Ghani et al., 2020). C'était notamment le cas pour le nombre et le poids des fruits, la longueur des feuilles et la taille du plant chez la plupart de ces hybrides (Ghani et al., 2020).

La production d'hybrides interspécifiques de tomates reste une pratique courante malgré la présence de barrières prézygotiques et postzygotiques. L'utilisation d'espèces sauvages de tomates a d'ailleurs permis d'améliorer plusieurs traits de la tomate cultivée comme des résistances aux stress biotiques et abiotiques (Hajjar & Hodgkin, 2007; Labate & Robertson, 2012).

Stress salin : la résistance des hybrides à la salinité est intermédiaire par rapport à celle de leurs parents

L'objectif global de cette étude était de comparer les effets à long terme du stress salin chez *S. lycopersicum*, *S. chilense* et leurs hybrides. La question était également de savoir si les hybrides allaient présenter une réponse au sel intermédiaire aux deux parents. Les résultats montrent que les trois génotypes ont été affectés par le stress salin et que les hybrides présentaient bien une résistance intermédiaire aux deux parents (Fig. 30). Les principaux effets du NaCl sur la croissance et les paramètres physiologiques des trois génotypes sont résumés sur la figure 31.

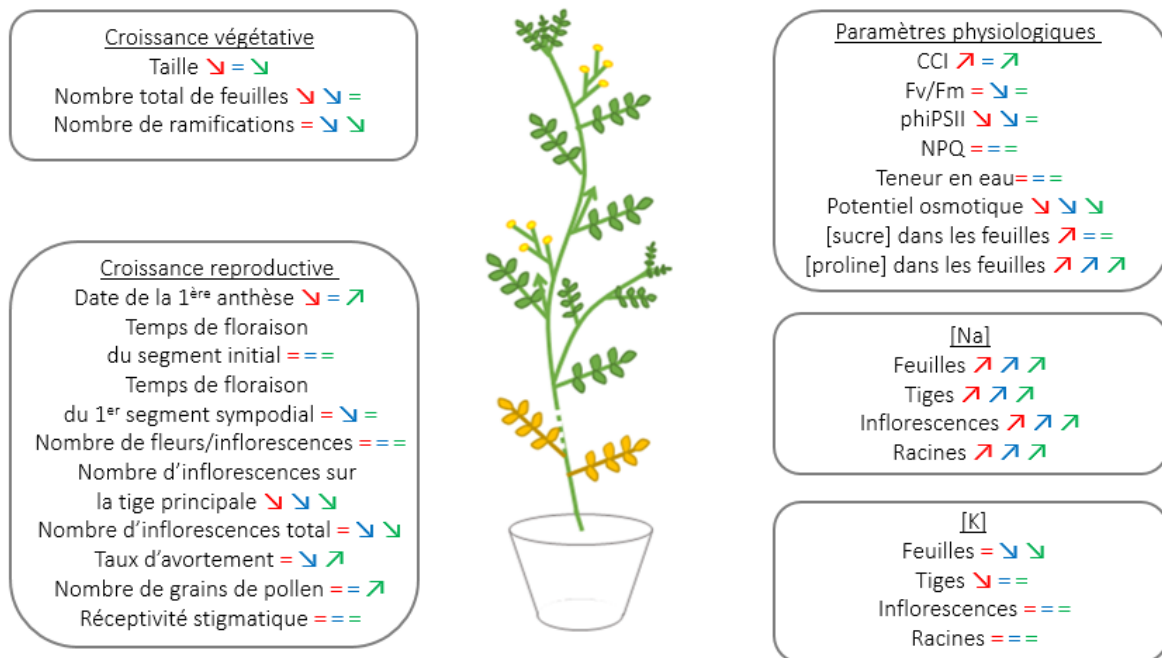


Figure 31 : Synthèse des effets du NaCl sur la croissance morphologique et reproductive, les paramètres physiologiques et les concentrations en sodium et potassium chez *S. lycopersicum* (en rouge), *S. chilense* (en bleu) et les hybrides (en vert). ↘, diminution ; ↗, augmentation ; =, pas d'effet.

Croissance et reproduction

Les trois génotypes ont survécu au stress salin et sont restés vivants jusqu'à la fin de l'expérience. Le stress salin a cependant affecté la croissance végétative des trois génotypes en diminuant la taille de *S. lycopersicum* et des hybrides, en réduisant le nombre de feuilles total de *S. lycopersicum* et de *S. chilense* ainsi qu'en réduisant le nombre de ramifications chez *S. chilense* et les hybrides. Cependant, le stress a augmenté le nombre de feuilles sur la tige

principale chez *S. lycopersicum* en début d'expérience, ce qui contraste avec des résultats antérieurs (Bigot, communication personnelle) et la littérature (Martínez et al., 2012). Malgré cette augmentation, le sel a diminué le nombre total de feuilles sur la plante entière en fin d'expérience, ce qui concorde avec la littérature. Plusieurs études travaillant sur l'effet du stress salin chez la tomate cultivée ont en effet souligné le fait que le stress salin affectait la croissance de ses parties aériennes (Gharbi, 2017; Manaa et al., 2011; Martínez et al., 2014; Parvin et al., 2019; Singh et al., 2012). Une diminution de la croissance végétative suite à une exposition au sel a également été observée chez *Solanum melongena*, *Vicia faba* ou encore chez *Capsicum annuum* (Abbas et al., 2010; Aktas et al., 2006; De Pascale & Barbieri, 1997).

En effet, les plantes sous conditions salines font souvent face à un compromis entre leur croissance et la mise en place de mécanismes de résistance ou de tolérance, tel que l'activation de différents mécanismes biochimiques ou physiologiques pour tenter de faire face au stress (Acosta-Motos et al., 2017; Parida & Das, 2005). *Solanum lycopersicum* est considérée comme une plante glycophyte tandis que *S. chilense* est considérée comme une plante halophyte (Chetelat et al., 2009; Martínez et al., 2012). En effet, *S. chilense* a montré une absence d'effet négatif du sel lors d'un traitement à faible concentration de sel (80 mM de NaCl, Martínez et al., 2012) voire une stimulation de sa croissance végétative lors d'un stress salin de courte durée (7 jours à 125 mM NaCl, Gharbi, 2017). Nos résultats contrastent avec ces observations. Tout comme dans notre expérience, des études à plus long terme montrent une diminution de la croissance végétative chez *S. chilense* lors de traitements salins de 120 et 180 mM NaCl pendant 173 jours (Bigot, communication personnelle) ou lors d'une exposition à 80 et 160 mM de NaCl durant 40 jours (Martínez et al., 2014).

De manière générale, il semblerait donc que l'impact du NaCl sur les halophytes dépendrait de la durée de l'exposition au stress salin. Une réduction de la croissance a également été observée chez d'autres plantes halophytes lors d'une exposition à des concentrations élevées de sel ou suite à une longue période de stress (Eshel et al., 2017; Lugan et al., 2010). Cependant, lors de notre expérience, la tomate cultivée semblait globalement bien supporter le stress salin à long terme en ce qui concerne sa croissance végétative, plus que dans certaines expériences à court terme (Ghanem et al., 2009; Gharbi, 2017; Parvin et al., 2019) et à long terme (Bigot, communication personnelle). Cette différence peut être partiellement expliquée par le fait que le stress salin était moins intense dans notre expérience suite à l'adaptation des arrosages pendant la période de confinement. De plus, les plantes témoins de *S. lycopersicum* avaient du mal à se développer en début d'expérience par rapport aux plantes stressées. Lors de cette

expérience, *S. lycopersicum* contenait une concentration en Na deux fois plus faible dans ses parties aériennes que lorsque les plantes étaient soumises à une concentration en sel de 120 mM durant 61 jours (Bigot, communication personnelle). Les hybrides possédaient quant à eux une réaction intermédiaire aux deux parents, montrant qu'ils étaient modérément affectés par la salinité.

Afin d'obtenir des informations sur le système racinaire, le poids sec des racines a été mesuré en fin de culture. Globalement, la salinité a peu affecté le système racinaire. Le stress a uniquement diminué la masse racinaire de *S. chilense*. Cet effet est cependant à prendre avec précaution car *S. chilense* a tendance à produire beaucoup de fines ramifications au niveau des racines, contrairement aux deux autres génotypes, ce qui rendrait l'extraction des racines de la perlite-vermiculite compliquée. Cette diminution du poids sec racinaire peut également être liée à la diminution générale de la croissance de la plante. Le rapport des poids secs aériens et racinaires n'a changé ni en fonction du sel, ni en fonction du génotype, ce qui indiquerait que les plantes n'ont probablement pas subi de stress hydrique au vu de la faible intensité du stress salin. Une diminution du rapport du poids sec aérien sur le poids sec racinaire est souvent liée à un stress hydrique survenant à la suite d'un stress salin (Hsiao & Xu, 2000). En effet, cela favoriserait la prise d'eau lors d'un stress hydrique (Acosta-Motos et al., 2017). Une augmentation de la croissance racinaire sous un stress salin favoriserait également la rétention d'ions toxiques au niveau de cet organe et contrôlerait alors leur translocation vers les parties aériennes, mécanisme observé chez les plantes de type 'excluser'. Cette réponse constituerait donc un mécanisme de résistance des plantes glycophytes dans des conditions salines (Acosta-Motos et al., 2017).

Le sel a également impacté la croissance reproductive des trois génotypes, bien que cette phase semble moins affectée que la croissance végétative. Cependant, la phase reproductive est généralement considérée comme plus sensible que la phase végétative aux stress abiotiques (Giorno et al., 2013; Samineni et al., 2011). Dans cette étude, le sel n'a pas impacté le temps de floraison du segment initial mais a diminué le temps de floraison du premier segment sympodial chez *S. chilense*. Une étude préliminaire sur l'impact du stress à long terme chez les deux parents a montré que le sel n'a pas non plus influencé les temps de floraison (Bigot, communication personnelle). Ghanem et al., (2009) avaient en revanche observé un retard du temps de floraison du segment initial chez *S. lycopersicum* à la suite d'une courte exposition au stress salin. La salinité, comme d'autres stress abiotiques, peut avoir différents effets sur le temps de floraison (Kazan & Lyons, 2016). Par exemple, un retard de floraison est observé chez

plusieurs espèces comme la tomate cultivée, le pois chiche et *Arabidopsis* en cas de stress salin (Ghanem et al., 2009; Kim et al., 2007; Vadez et al., 2007). Une floraison précoce peut également être observée chez la lentille en cas de stress hydrique (Idrissi et al., 2013).

Dans notre étude, le sel a également accéléré la date d'anthèse de la première fleur chez *S. lycopersicum* mais retardé celle des hybrides, montrant qu'ils seraient plus sensibles que leurs parents pour ce paramètre. En effet, le taux d'avortement des inflorescences sur la tige principale a augmenté avec le stress chez les hybrides, pouvant retarder la date d'anthèse de la première fleur. En revanche, le taux d'avortement n'a pas été significativement impacté par le sel chez *S. lycopersicum* et a même diminué chez *S. chilense*. Les résultats obtenus pour *S. lycopersicum* contrastent avec d'autres études qui montrent une augmentation de l'avortement des fleurs chez la tomate cultivée à la suite d'un stress salin (Bigot, communication personnelle ; Ghanem et al., 2009). Cette différence peut être expliquée par la plus faible intensité de stress de notre étude. D'après Ghanem et al. (2009), l'augmentation du taux d'avortement des fleurs chez *S. lycopersicum* suite au stress salin serait causé par des altérations du métabolisme des glucides. En effet, la compétition pour les assimilats entre le développement des organes reproducteurs d'une part, et les mécanismes de défense de la plante en réponse au stress d'autre part, est assez fréquente et peut expliquer l'avortement de structures reproductrices lors de stress (Karapanos et al., 2008; Liu et al., 2019). Le stress salin peut également avoir des effets négatifs sur le développement reproducteur d'autres espèces comme le riz, le blé ou le raisin en modifiant les temps de floraison, l'avortement des fleurs ou encore la fertilité du pollen (Baby et al., 2016; Khan & Abdullah, 2003; Zheng et al., 2010). Les hybrides semblent donc plus sensibles au stress salin compte tenu de l'augmentation du taux d'avortement de leurs fleurs, bien que l'intensité du stress appliqué fût faible. Cependant, un taux élevé d'avortement des premières fleurs indépendamment du stress a été observé chez *S. chilense* (Bigot, communication personnelle). Les hybrides ont alors peut-être hérité de ce caractère du parent sauvage.

Le stress a également diminué le nombre total d'inflorescences par plante chez *S. chilense* et les hybrides mais pas chez *S. lycopersicum*, ce qui pourrait s'expliquer par l'absence de diminution du nombre de ramifications chez ce génotype. Le nombre d'inflorescences sur la tige principale a cependant diminué chez les trois génotypes. Le nombre total d'inflorescences a diminué de moitié chez les hybrides et par huit chez *S. chilense*, suggérant que chez cette espèce, la production d'inflorescences est fortement limitée par le sel afin de limiter les avortements ultérieurs. Il est cependant à noter que le nombre d'inflorescences produisant des

fleurs et des fruits est similaire chez les trois génotypes en conditions salines, voire légèrement supérieur chez les hybrides. Le nombre de fleurs par inflorescence n'a pas été impacté par le sel chez aucun des trois génotypes, *S. chilense* possédant toujours plus de fleurs par inflorescence que les deux autres génotypes. Ghanem et al., (2009) et Martínez et al., (2012) ne soulignent pas non plus de changement dans le nombre de fleurs par inflorescence chez les deux génotypes parents. Le sel diminue également le nombre de nouvelles inflorescences suite au stress chez le riz ainsi qu'une réduction du nombre de bourgeons floraux chez *Arabidopsis* (Barrera-Figueroa et al., 2012; Sulpice et al., 2003). Comme expliqué précédemment, une réduction du nombre d'inflorescences en réponse au stress salin pourrait s'expliquer *via* une compétition pour les assimilats tel que le sucre (Ghanem et al., 2009; Karapanos et al., 2008; Liu et al., 2019).

Enfin, le sel a eu peu d'impact sur la morphologie des fleurs et leur fertilité. Le nombre de grains de pollen n'a pas été affecté par le sel chez *S. lycopersicum* et *S. chilense*, ce qui confirme des résultats antérieurs (Bigot, communication personnelle). La quantité de pollen a même augmenté chez les hybrides. Pourtant, de nombreuses études ont observé une diminution du nombre de grains de pollen ainsi que de la viabilité pollinique chez la tomate soumise à un stress abiotique (Ghanem et al., 2009; Paupière et al., 2017). La viabilité du pollen n'a pas pu être testée dans cette étude mais nous ne pouvons pas exclure un effet du stress salin sur ce paramètre chez nos trois génotypes. Le développement du pollen est en effet généralement considéré comme l'étape la plus sensible aux stress abiotiques durant la phase reproductive (Müller et al., 2016; Santiago & Sharkey, 2019). Cependant, une augmentation du nombre de grains de pollen par anthère a également été observée à la suite d'un stress thermique chez le sarrasin commun (Aubert et al., 2020). L'augmentation du nombre de grains de pollen chez les hybrides peut s'avérer être un avantage reproductif. En effet, nous soupçonnons ce génotype d'être auto-incompatible. Il se pourrait alors que les hybrides allouent plus d'énergie dans leur reproduction afin d'augmenter leur chance de pollinisation croisée en augmentant le nombre de grains de pollen. Dans l'étude de Aubert et al., (2020), le stress thermique a augmenté la production de grains de pollen chez le sarrasin commun, qui est auto-incompatible, mais pas chez le sarrasin de Tartarie qui est auto-compatible, ce qui rappelle le cas de notre étude.

Dans le cadre de notre expérience, la réceptivité stigmatique n'a pas été impactée par le stress salin bien que celle-ci a diminué chez *S. lycopersicum* dans une étude antérieure (Bigot, communication personnelle). Cette différence pourrait de nouveau s'expliquer par l'intensité du stress qui était plus faible dans notre étude. L'effet du sel sur la production de fruits n'a pas

été étudié lors de cette expérience. Martinez et al. (2012) ont cependant montré une diminution du rendement total en fruits chez *S. lycopersicum* suite à une diminution du poids moyen des fruits, le sel ne semblant pas avoir d'impact sur le nombre total de fruits par plant. La salinité n'a cependant pas affecté le rendement total en fruits chez *S. chilense* (Martínez et al., 2012).

Réponses physiologiques et dosage des éléments

La salinité a affecté la phase claire de la photosynthèse mais de façon différente chez les trois génotypes. La teneur en chlorophylle a augmenté chez *S. lycopersicum* et les hybrides tandis que le rendement quantique du PSII a diminué chez *S. chilense* et que l'efficacité du PSII a diminué chez les deux génotypes parents. Les hybrides semblent donc se comporter plutôt comme *S. lycopersicum* pour ces paramètres et seraient même plus résistants que leurs parents au niveau de la phase claire de la photosynthèse. Bien qu'une augmentation de la concentration en chlorophylle en réponse au sel est fréquemment observée chez la tomate cultivée (Romero-Aranda et al. 2001 ; Gharbi, 2017), le contraire a également été observé (Parvin et al., 2019). Cette augmentation de la concentration en chlorophylle peut être due à un effet de concentration (Romero-Aranda et al., 2001, Parvin et al., 2019) suite à une diminution de la croissance cellulaire, souvent observée en réponse à un stress salin ou osmotique (Tenhaken, 2015). La surface foliaire n'a pas été mesurée dans cette expérience mais une étude antérieure souligne une diminution de celle-ci chez *S. lycopersicum* à la suite d'un stress salin de longue durée (Bigot, communication personnelle). Il serait cependant nécessaire d'étudier la taille des cellules du mésophylle afin de confirmer cette hypothèse. Concernant le PSII, des résultats antérieurs confirment une légère diminution de l'efficacité de PSII chez *S. lycopersicum* avec le sel, mais ne soulignent aucun effet chez *S. chilense* (Bigot, communication personnelle ; Gharbi, 2017). La diminution de l'efficacité du PSII chez *S. chilense* est cependant relativement faible dans notre étude. Des résultats montrant un impact négatif du sel sur la photosynthèse ont déjà été observés chez la tomate cultivée (Sudhir & Murthy, 2004 ; Chaves et al., 2003 ; Zribi et al. 2009 ; El-Mogy et al. 2018). Nous n'avons pas étudié la phase sombre de la photosynthèse dans cette étude mais, quel que soit l'impact de la salinité sur la photosynthèse, la synthèse de sucres n'a pas été négativement affectée par la salinité.

En effet, la concentration en sucres solubles dans les feuilles a même augmenté chez *S. lycopersicum*. Un tel effet a déjà été observé dans les feuilles de la tomate cultivée à la suite d'un stress salin (Ghanem et al., 2009; Gharbi, 2017). Cependant, comme pour l'augmentation de la concentration en chlorophylle, nous ne pouvons pas exclure que cette augmentation soit

due à un effet de concentration. De plus, les sucres solubles contribuent à l'ajustement osmotique chez les deux génotypes parents (Tapia et al., 2016 ; Gharbi , 2017), bien que leur contribution à cet ajustement soit plus importante chez *S. lycopersicum* que chez *S. chilense* (Gharbi , 2017). Le potentiel osmotique a diminué chez les trois génotypes, *S. chilense* présentant un ajustement osmotique plus important que *S. lycopersicum* et les hybrides présentant un ajustement intermédiaire aux parents. Un tel ajustement osmotique a été observé précédemment chez les deux génotypes parents à la suite d'un stress salin ou hydrique et *S. chilense* présentait généralement un ajustement osmotique plus important que la tomate cultivée (Gharbi, 2017; Martínez et al., 2014; Tapia et al., 2016). Nos résultats montrent que les sucres solubles ont contribué pour 87 % de l'ajustement osmotique chez *S. lycopersicum* contre 25 % chez *S. chilense* et seulement 7 % chez les hybrides, ce qui peut expliquer l'augmentation de la concentration en sucres solubles observée chez la tomate cultivée.

Une augmentation de la proline a également été observée chez les trois génotypes, une telle augmentation ayant déjà été observée chez les parents à la suite d'un stress salin ou hydrique (Gharbi, 2017; Tapia et al., 2016). Tout comme les sucres solubles, la proline intervient dans l'ajustement osmotique et joue un rôle dans la tolérance aux stress abiotiques (De Diego et al., 2013; Loutfy et al., 2012; Sperdouli & Moustakas, 2012). La proline était présente en concentration plus élevée chez *S. chilense* que chez les autres génotypes dans notre étude. Une plus haute concentration en proline chez *S. chilense* que chez *S. lycopersicum* a également été observée lors d'un stress hydrique (Tapia et al., 2016) alors que lors d'un stress salin de courte durée, c'était *S. lycopersicum* qui accumulait le plus de proline (Gharbi, 2017). Dans notre étude, la proline a contribué légèrement plus à l'ajustement osmotique chez *S. lycopersicum* (14 %) que chez *S. chilense* et les hybrides (11 %), et a moins contribué à l'ajustement osmotique que les sucres solubles chez les deux parents au contraire des hybrides. La contribution de ces osmolytes dans l'ajustement osmotique est supérieure chez *S. lycopersicum* que chez *S. chilense*, ce qui confirme les observations précédentes (Bigot, communication personnelle ; Gharbi, 2017). Cependant, lors d'un stress salin de courte durée, Gharbi (2017) a montré que ces composés sont marginaux dans l'ajustement osmotique de *S. chilense* et *S. lycopersicum* par rapport aux ions Na^+ et K^+ . À l'inverse, ces deux solutés sont fortement corrélés dans l'ajustement osmotique chez ces deux espèces lors d'un stress hydrique (Tapia et al., 2016).

Comme mentionné ci-dessus, les ions Na^+ et K^+ peuvent également intervenir dans l'ajustement osmotique. Plusieurs halophytes, dont *S. chilense*, sont capables de maintenir un équilibre osmotique grâce aux ions Na^+ (Hamouda et al., 2016; Gharbi, 2017). Gharbi (2017) a montré

que ces cations étaient les principaux composants responsables de l'ajustement osmotique chez les deux parents, mais surtout pour *S. chilense* (Gharbi, 2017). Dans notre étude, une augmentation de la concentration en Na a été observée chez tous les génotypes mais ce cation est intervenu de manière moins importante chez *S. lycopersicum* dans l'ajustement osmotique (13 %) que pour les deux autres génotypes, pour lesquels la contribution du Na était la même (17-18 %). Malgré une diminution globale de la concentration en K chez les trois génotypes, celui-ci est intervenu de manière plus importante chez *S. chilense* (29 %) dans l'ajustement osmotique que chez les deux autres génotypes (16 et 20 %). Dans l'étude de Gharbi (2017), les ions K⁺ et Na⁺ intervenaient respectivement pour 47 et 60 % de l'ajustement osmotique chez *S. chilense* contre 10 et 26 % chez *S. lycopersicum*. Dans notre étude, les ions K⁺ et Na⁺ intervenaient respectivement pour 29 et 18 % de l'ajustement osmotique chez *S. chilense* contre 20 et 13 % chez *S. lycopersicum*. Les hybrides quant à eux présentaient une contribution à l'ajustement osmotique des ions K⁺ et Na⁺ de respectivement 16 et 17 %. De manière générale, l'ajustement osmotique de *S. lycopersicum* et *S. chilense* était principalement géré par les sucres solubles et les ions K⁺, tandis que celui des hybrides était principalement géré par les ions K⁺ et Na⁺. L'utilisation d'ions inorganiques pour l'ajustement osmotique peut être un avantage car ils sont moins coûteux à synthétiser que les osmolytes organiques (Shabala & Shabala, 2011). Nos résultats suggèrent donc une gestion efficace de l'ajustement osmotique chez les hybrides.

Malgré le stress salin et une diminution du potentiel osmotique, le sel a eu très peu d'impact sur la teneur en eau des différentes parties de la plante. C'est également le cas dans d'autres études portant sur l'effet du stress salin à court ou long terme chez les deux génotypes parents (Gharbi, 2017; Martínez et al., 2014; Martínez et al., 2012). Cependant, une diminution du contenu en eau a été observée chez *Echinacea angustifolia* et *Eugenia myrtifolia* à la suite d'un stress salin (Acosta-Motos et al., 2015; Sabra et al., 2012). Il s'agit également d'une conséquence fréquente chez les plantes glycophytes (Acosta-Motos et al., 2017). Dans le cadre de notre étude, les différents génotypes ont probablement pu correctement maintenir leur contenu en eau grâce à la faible intensité du stress et à un ajustement osmotique efficace (Turner, 2018). D'autres mécanismes permettent de limiter voire d'éviter une perte d'eau. La réduction de la surface de la partie aérienne est considérée comme un mécanisme d'évitement qui minimise les pertes d'eau par transpiration lorsque les stomates sont fermés (Ruiz-Sánchez et al., 2000; Savé et al., 1994). Ces plantes vont donc améliorer l'équilibre hydrique de leurs feuilles grâce à une diminution de la transpiration associée à une réduction de la conductance

stomatique, ce qui a comme conséquence une diminution de la perte en eau (Acosta-Motos et al., 2017).

Les trois génotypes ont accumulé des ions Na^+ en réponse à la salinité mais ont présenté des stratégies d'accumulation différentes. Bien que la concentration en Na était similaire au niveau racinaire, *S. chilense* a accumulé plus de Na que *S. lycopersicum* au niveau des parties aériennes, les hybrides présentant des concentrations intermédiaires aux deux parents. Ces observations confirment les stratégies de 'inclure' de *S. chilense* et de 'exclure' de *S. lycopersicum* observées par (Gharbi, 2017). En effet, Gharbi (2017) a montré que *S. lycopersicum* met en place une stratégie visant à retenir les ions Na^+ au niveau des racines afin de limiter leur accumulation au niveau des parties aériennes tandis que *S. chilense* va accumuler le sel au niveau des parties aériennes (Gharbi, 2017). Une étude comparant l'effet du stress salin chez *S. pennellii*, *S. lycopersicum* et leurs hybrides a montré que l'espèce sauvage (*S. pennellii*) montrait également une plus grande accumulation de Na que la tomate cultivée au niveau de la partie aérienne et que les hybrides présentaient des valeurs intermédiaires (Perez-Alfocea et al., 1994). Cela souligne que le caractère intermédiaire de nos hybrides est également valable dans d'autres types de croisements entre espèces de tomates.

Lorsque nous regardons les quantités totales de Na accumulées, nos résultats suggèrent que les hybrides montrent une capacité partielle pour le mécanisme de type 'inclure' observé chez *S. chilense*. Cependant, une étude à long terme a montré que *S. lycopersicum* perdait sa capacité à exclure les ions Na^+ quand les concentrations étaient trop importantes (Almeida et al., 2014). *Solanum lycopersicum* finissait alors par accumuler des quantités de Na similaires à *S. chilense* dans ses parties aériennes (Bigot, communication personnelle). Une telle observation n'a pas eu lieu dans notre étude sans doute car l'intensité du stress était plus faible, mais le fait que les concentrations en Na dans les racines étaient similaires pour les trois génotypes peut être expliqué par une perte partielle de cette capacité à maintenir le Na dans les racines chez la tomate cultivée. En effet, Gharbi (2017) a observé que *S. lycopersicum* accumulait plus de Na au niveau des racines que *S. chilense* à court terme.

Le potassium a également été affecté par la salinité. Globalement, le sel a réduit la concentration de K au niveau des parties aériennes chez les trois génotypes. C'est assez fréquent chez *S. lycopersicum* lorsque les concentrations en Na augmentent (Ghanem et al., 2009; Gharbi, 2017). Chez *S. chilense*, une augmentation de la concentration en K a aussi été observée lors d'une expérience à court terme (Gharbi, 2017) mais n'a plus été observée à long terme (Bigot,

communication personnelle). Chez nos trois génotypes, la diminution de la concentration en K et l'augmentation de la concentration en Na ont provoqué une diminution du rapport K/Na, souvent signalée comme un symptôme de stress salin (Mel et al., 2019). Ce rapport était toujours plus élevé au niveau des feuilles que des racines, ce qui montre la sélectivité des feuilles en faveur du potassium (El-Iklil et al., 2002). Cependant, nous avons observé une diminution de la concentration en K au niveau des feuilles chez *S. chilense* et les hybrides mais pas chez *S. lycopersicum*. Ces résultats sont en accord avec l'étude de Perez-Alfocea et al. (1994) qui ont observé une légère diminution (voire pas de diminution du tout) du K chez la tomate cultivée alors que l'espèce sauvage et les hybrides présentaient bien une diminution de cette concentration. Une autre étude a également observé une diminution plus importante de la concentration en K chez l'halophyte *S. pennelli* que chez *S. lycopersicum* (Albaladejo et al., 2017). Les auteurs émettent l'hypothèse que cette espèce sauvage est capable de résister à une carence en ions K^+ en utilisant les ions Na^+ lors de l'osmorégulation (Albaladejo et al., 2017). Nos résultats suggèrent que *S. chilense* et les hybrides pourraient également utiliser cette stratégie mais des études supplémentaires seraient nécessaires pour confirmer cette hypothèse.

Conclusion et perspectives

En conclusion, nos résultats montrent que la création d'hybrides entre un parent femelle auto-compatible (*S. lycopersicum*) et un parent mâle auto-incompatible (*S. chilense*) est possible et que les hybrides obtenus ici présentaient un phénotype intermédiaire aux deux parents. Cependant, les hybrides présentaient des problèmes de germination et de viabilité des graines, ce qui semble être lié au parent mâle utilisé lors du croisement effectué. Les résultats ont également en partie confirmé le caractère résistant de *S. chilense*, bien que ses propriétés halophytes décrites précédemment lors d'un stress salin à court terme semblent atténuées à long terme. C'était également le cas lors d'une précédente étude à long terme. La tomate cultivée, quant à elle, n'a pas semblé être autant impactée que lors d'un stress à court terme, sans doute à cause de la faible intensité du stress appliqué lors de cette étude. Effectivement, les effets du stress salin étaient plus marqués lors d'études précédentes, à court ou long terme.

Globalement, les hybrides ont montré une résistance intermédiaire par rapport aux deux parents. Le sel a affecté le développement végétatif et reproducteur de manière différenciée chez les trois génotypes. En effet, le stress a diminué la croissance végétative des trois génotypes sans pour autant impacter le nombre total de feuilles chez les hybrides. Concernant la croissance reproductive, bien que le sel ait diminué le nombre d'inflorescences chez les trois génotypes, seuls les hybrides montrent une augmentation du taux d'avortement, ce qui se révélerait être un caractère sensible chez ce génotype. Les trois génotypes ont montré un ajustement osmotique mais différaient dans la contribution des différents osmolytes. L'ajustement osmotique était principalement dû aux sucres solubles et aux ions K^+ chez les parents tandis que les cations en assuraient la plus grande part chez les hybrides. La teneur en eau n'a pas non plus été affectée, soulignant à nouveau la faible intensité du stress appliqué. En ce qui concerne l'accumulation de Na, les stratégies respectives des deux parents sont visibles. En effet, *S. chilense* montre des propriétés de type 'includeur', *S. lycopersicum* de type 'excluteur' tandis que les hybrides auraient plutôt hérité des capacités de 'includeur' de leur parent sauvage.

Dans la suite de ce travail, plusieurs perspectives peuvent être envisagées. Tout d'abord, malgré la situation sanitaire et l'urgence de la récolte, il aurait été intéressant de pousser l'expérience sur l'impact du stress salin au niveau des fruits. Des mesures telles que le nombre de fruits par inflorescence et par plant, le poids moyen des fruits, le nombre de graines par fruit ou encore la concentration en sucre seraient intéressantes à étudier afin d'évaluer les possibles stratégies des différents génotypes face au stress salin.

Nous pourrions également doser le chlore afin d'analyser les concentrations accumulées dans les différents organes. Jusque maintenant, nous nous sommes uniquement penchés sur l'accumulation de Na mais le Cl est également présent en excès dans le milieu et pourrait affecter les plantes. Il serait donc intéressant d'étudier cet élément et de voir si une stratégie différente existe chez les trois génotypes.

Nous pourrions également doser les ROS et déterminer la présence ou non d'enzymes antioxydantes permettant une résistance au stress salin chez les hybrides, une augmentation de la synthèse d'enzymes antioxydantes ayant été détectée chez le parent sauvage résistant à la suite d'un stress salin. En effet, l'induction d'un stress oxydatif fait partie des effets néfastes d'un stress salin sur les plantes. De plus, Martínez et al. (2014) ont mis en évidence une gestion différente du stress oxydatif chez les parents et que la production d'antioxydants était un élément important de la résistance de *S. chilense* à la salinité.

Enfin, il aurait été utile de s'intéresser à une possible compétition pour la lumière entre les trois génotypes. En effet, nous nous attendions à plus de résistance de la part du parent sauvage et la photosynthèse de ce dernier a semblé être plus impactée que celle des deux autres génotypes. Cette espèce sauvage étant originaire du désert d'Acatama au Chili, nous avons émis l'hypothèse qu'elle est rarement soumise à une compétition pour la lumière et que dans son milieu naturel, elle reçoit plus d'intensité lumineuse que celle obtenue dans les serres de Louvain-la-Neuve. Les plants de *S. chilense* étaient globalement plus petits que ceux des autres génotypes et l'espace disponible pour cette expérience était assez réduit, ce qui a peut-être favorisé l'apparition de cette compétition. Une piste pour le futur serait d'augmenter la surface disponible pour la culture afin de diminuer ce biais. Dans ce sens, il serait également intéressant de cultiver *S. chilense* à différentes intensités lumineuses pour voir dans quelle mesure ce paramètre est important pour cette espèce.

Bibliographie

- Abbas, W., Ashraf, M., & Akram, N. A. (2010). Alleviation of salt-induced adverse effects in eggplant (*Solanum melongena* L.) by glycinebetaine and sugarbeet extracts. *Scientia Horticulturae*, 125(3), 188-195. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.04.008>
- Acosta-Motos, J. R., Ortuño, M. F., Bernal-Vicente, A., Diaz-Vivancos, P., Sanchez-Blanco, M. J., & Hernandez, J. A. (2017). Plant Responses to Salt Stress: Adaptive Mechanisms. *Agronomy*, 7(1), 18. <https://doi.org/10.3390/agronomy7010018>
- Acosta-Motos, J.-R., Diaz-Vivancos, P., Álvarez, S., Fernández-García, N., Sanchez-Blanco, M. J., & Hernández, J. A. (2015). Physiological and biochemical mechanisms of the ornamental *Eugenia myrtifolia* L. plants for coping with NaCl stress and recovery. *Planta*, 242(4), 829-846. <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2315-3>
- Ahmad, P., & Prasad, M. N. V. (Éds.). (2012). Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change. *Springer New York*. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0815-4>
- Aktas, H., Abak, K., & Cakmak, I. (2006). Genotypic variation in the response of pepper to salinity. *Scientia Horticulturae*, 110(3), 260-266. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.07.017>
- Albacete, A., Martínez-Andújar, C., Ghanem, M. E., Acosta, M., Sánchez-Bravo, J., Asins, M. J., Cuartero, J., Lutts, S., Dodd, I. C., & Pérez-Alfocea, F. (2009). Rootstock-mediated changes in xylem ionic and hormonal status are correlated with delayed leaf senescence, and increased leaf area and crop productivity in salinized tomato. *Plant, Cell & Environment*, 32(7), 928-938. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01973.x>
- Albaladejo, I., Meco, V., Plasencia, F., Flores, F. B., Bolarin, M. C., & Egea, I. (2017). Unravelling the strategies used by the wild tomato species *Solanum pennellii* to confront salt stress: From leaf anatomical adaptations to molecular responses. *Environmental and Experimental Botany*, 135, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.12.003>
- Alexander, M. P. (1969). Differential Staining of Aborted and Nonaborted Pollen. *Stain Technology*, 44(3), 117-122. <https://doi.org/10.3109/10520296909063335>
- AQUASTAT (2014). Consulté 2 avril 2020, à l'adresse <http://www.fao.org/3/I9253FR/i9253fr.pdf>
- Ashraf, M., Foolad, M. A., Ashraf, M., & Foolad, M. R. (2007). Improving plant abiotic-stress resistance by exogenous application of osmoprotectants glycine, betaine and proline. *Environ Exp Bot*. <https://www.scienceopen.com/document?vid=e4fc9a37-f1f8-4986-afd7-0193d39a72bc>
- Aubert, L., Konrádová, D., Kebbas, S., Barris, S., & Quinet, M. (2020). Comparison of high temperature resistance in two buckwheat species *Fagopyrum esculentum* and *Fagopyrum tataricum*. *Journal of Plant Physiology*, 251, 153222. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2020.153222>
- Ayenán, M. A. T., Danquah, A., Ampomah-Dwamena, C., Hanson, P., Asante, I. K., & Danquah, E. Y. (2020). Optimizing pollen counter for high throughput phenotyping of

- pollen quality in tomatoes. *MethodsX*, 7, 100977. <https://doi.org/10.1016/j.mex.2020.100977>
- Baby, T., Collins, C., Tyerman, S. D., & Gilliam, M. (2016). Salinity Negatively Affects Pollen Tube Growth and Fruit Set in Grapevines and Is Not Mitigated by Silicon. *American Journal of Enology and Viticulture*, 67(2), 218-228. <https://doi.org/10.5344/ajev.2015.15004>
- Baek, Y. S., Covey, P. A., Petersen, J. J., Chetelat, R. T., McClure, B., & Bedinger, P. A. (2015). Testing the SI × SC rule: Pollen–pistil interactions in interspecific crosses between members of the tomato clade (*Solanum* section *Lycopersicon*, *Solanaceae*). *American Journal of Botany*, 102(2), 302-311. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400484>
- Bai, Y., & Lindhout, P. (2007). Domestication and Breeding of Tomatoes: What have We Gained and What Can We Gain in the Future? *Annals of Botany*, 100(5), 1085-1094. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm150>
- Barrera-Figueroa, B. E., Gao, L., Wu, Z., Zhou, X., Zhu, J., Jin, H., Liu, R., & Zhu, J.-K. (2012). High throughput sequencing reveals novel and abiotic stress-regulated microRNAs in the inflorescences of rice. *BMC Plant Biology*, 12(1), 132. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-132>
- Bates, L. S., Waldren, R. P., & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 39(1), 205-207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
- Bedinger, P. A., Chetelat, R. T., McClure, B., Moyle, L. C., Rose, J. K. C., Stack, S. M., van der Knaap, E., Baek, Y. S., Lopez-Casado, G., Covey, P. A., Kumar, A., Li, W., Nunez, R., Cruz-Garcia, F., & Royer, S. (2011). Interspecific reproductive barriers in the tomato clade: opportunities to decipher mechanisms of reproductive isolation. *Sexual Plant Reproduction*, 24(3), 171-187. <https://doi.org/10.1007/s00497-010-0155-7>
- Bergougnoux, V. (2014). The history of tomato: From domestication to biopharming. *Biotechnology Advances*, 32(1), 170-189. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.11.003>
- Böndel, K. B., Nosenko, T., & Stephan, W. (2018). Signatures of natural selection in abiotic stress-responsive genes of *Solanum chilense*. *Royal Society Open Science*, 5(1), 171198. <https://doi.org/10.1098/rsos.171198>
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30(3), 239-264. <https://doi.org/10.1071/fp02076>
- Chetelat, R. T., Pertuzé, R. A., Faúndez, L., Graham, E. B., & Jones, C. M. (2009). Distribution, ecology and reproductive biology of wild tomatoes and related nightshades from the Atacama Desert region of northern Chile. *Euphytica*, 167(1), 77-93. <https://doi.org/10.1007/s10681-008-9863-6>
- Cooper, D. C. (1927). Anatomy and Development of Tomato Flower. *Botanical Gazette*, 83(4), 399-411. <https://doi.org/10.1086/333747>
- Dasgan, H. Y., Aktas, H., Abak, K., & Cakmak, I. (2002). Determination of screening techniques to salinity tolerance in tomatoes and investigation of genotype responses. *Plant Science*, 163(4), 695-703. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00091-2](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00091-2)

- De Diego, N., Sampedro, M. C., Barrio, R. J., Saiz-Fernández, I., Moncaleán, P., & Lacuesta, M. (2013). Solute accumulation and elastic modulus changes in six radiata pine breeds exposed to drought. *Tree Physiology*, 33(1), 69-80. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps125>
- De Pascale, S., & Barbieri, G. (1997). Effects of soil salinity and top removal on growth and yield of broadbean as a green vegetable. *Scientia Horticulturae*, 71(3), 147-165. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(97\)00104-0](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(97)00104-0)
- Deynze, A. V., Stoffel, K., Buell, C. R., Kozik, A., Liu, J., Knaap, E. van der, & Francis, D. (2007). Diversity in conserved genes in tomato. *BMC Genomics*, 8(1), 1-9. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-8-465>
- El-Iklil, Y., Karrou, M., Mrabet, R., & Benichou, M. (2002). Effet du stress salin sur la variation de certains metabolites chez *Lycopersicon esculentum* et *Lycopersicon sheesmanii*. *Canadian Journal of Plant Science*, 82(1), 177-183. <https://doi.org/10.4141/P00-175>
- El-Mogy, M. M., Garchery, C., & Stevens, R. (2018). Irrigation with salt water affects growth, yield, fruit quality, storability and marker-gene expression in cherry tomato. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science*, 68(8), 727-737. <https://doi.org/10.1080/09064710.2018.1473482>
- Eshel, G., Shaked, R., Kazachkova, Y., Khan, A., Eppel, A., Cisneros, A., Acuna, T., Gutterman, Y., Tel-Zur, N., Rachmilevitch, S., Fait, A., & Barak, S. (2017). *Anastatica hierochuntica*, an Arabidopsis Desert Relative, Is Tolerant to Multiple Abiotic Stresses and Exhibits Species-Specific and Common Stress Tolerance Strategies with Its Halophytic Relative, *Eutrema* (Thellungiella) *salsugineum*. *Frontiers in Plant Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01992>
- Estañ, M. T., Martinez-Rodriguez, M. M., Perez-Alfocea, F., Flowers, T. J., & Bolarin, M. C. (2005). Grafting raises the salt tolerance of tomato through limiting the transport of sodium and chloride to the shoot. *Journal of Experimental Botany*, 56(412), 703-712. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri027>
- FAOSTAT. (2020, mars 26). http://www.fao.org/faostat/fr/#rankings/countries_by_commodity
- Farrant, J. M., Pammenter, N. W., & Berjak, P. (1993). Seed development in relation to desiccation tolerance: A comparison between desiccation-sensitive (recalcitrant) seeds of *Avicennia marina* and desiccation-tolerant types. *Seed Science Research*, 3(1), 1-13. <https://doi.org/10.1017/S0960258500001513>
- Flowers, T. J., & Colmer, T. D. (2015). Plant salt tolerance: adaptations in halophytes. *Annals of Botany*, 115(3), 327-331. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu267>
- Fujii, S., Kubo, K.-I., & Takayama, S. (2016). Non-self- and self-recognition models in plant self-incompatibility. *Nature Plants*, 2(9), 16130. <https://doi.org/10.1038/nplants.2016.130>
- Fulton, T. M., Chunwongse, J., & Tanksley, S. D. (1995). Microprep protocol for extraction of DNA from tomato and other herbaceous plants. *Plant molecular biology reporter*, 13(3), 207-209. <https://doi.org/10.1007/bf02670897>
- Gao, M.-F., Peng, H.-Z., Li, S.-S., Wang, X.-L., Gao, L., Wang, M.-H., Zhao, P.-F., & Zhao, L.-X. (2014). Insight into flower diversity in *Solanum lycopersicum* and *Solanum*

- chilense* using comparative biological approaches. *Canadian Journal of Plant Science*, 95(3), 467-478. <https://doi.org/10.4141/cjps-2014-237>
- Gao, Z., Sagi, M., & Lips, S. H. (1998). Carbohydrate metabolism in leaves and assimilate partitioning in fruits of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) as affected by salinity. *Plant Science*, 135(2), 149-159. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(98\)00085-5](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(98)00085-5)
- Ghanem, M. E., Elteren, J. van, Albacete, A., Quinet, M., Martínez-Andújar, C., Kinet, J.-M., Pérez-Alfocea, F., & Lutts, S. (2009). Impact of salinity on early reproductive physiology of tomato (*Solanum lycopersicum*) in relation to a heterogeneous distribution of toxic ions in flower organs. *Functional Plant Biology*, 36(2), 125-136. <https://doi.org/10.1071/FP08256>
- Ghani, M. A., Abbas, M. M., Amjad, M., Ziaf, K., Ali, B., Shaheen, T., Awan, F. S., & Khan, A. N. (2020). Production and characterisation of tomato derived from interspecific hybridisation between cultivated tomato and its wild relatives. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 95(4), 506-520. <https://doi.org/10.1080/14620316.2019.1689182>
- Gharbi, E. (2017). Interactions entre l'acide salicylique, les polyamines et l'éthylène chez *Solanum lycopersicum* et sa parente sauvage *Solanum chilense* exposées à la toxicité saline [UCL - Université Catholique de Louvain]. <https://dial.uclouvain.be/pr/boreal/object/boreal:186328>
- Gilgenkrantz, S. (2012). Histoire de la tomate à travers son génome. *médecine/sciences*, 28(11), 1000-1002. <https://doi.org/10.1051/medsci/20122811022>
- Gill, S. S., & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(12), 909-930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>
- Gillaspy, G., Ben-David, H., & Gruissem, W. (1993). Fruits: À Developmental Perspective. *The Plant Cell*, 5(10), 1439-1451.
- Giorno, F., Wolters-Arts, M., Mariani, C., & Rieu, I. (2013). Ensuring Reproduction at High Temperatures: The Heat Stress Response during Anther and Pollen Development. *Plants*, 2(3), 489-506. <https://doi.org/10.3390/plants2030489>
- Gouaidia, L., Guefaïfia, O., Boudoukha, A., LaidHemila, M., & Martin, C. (2012). Évaluation de la salinité des eaux souterraines utilisées en irrigation et risques de dégradation des sols : exemple de la plaine de Meskiana (Nord-Est Algérien). *Physio-Géo. Géographie physique et environnement, Volume 6*, 141-160. <https://doi.org/10.4000/physio-geo.2632>
- Greenway, H., & Munns, R. (1980). Mechanisms of Salt Tolerance in Nonhalophytes. *Annual Review of Plant Physiology*, 31(1), 149-190. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.31.060180.001053>
- Grunberg, K., Fernández-Muñoz R, & Cuartero J. (1995). Growth, flowering, and quality and quantity of pollen of tomato plants grown under saline conditions. *Acta Horticulturae*, 412, 484-489.
- Hajjar, R., & Hodgkin, T. (2007). The use of wild relatives in crop improvement: a survey of developments over the last 20 years. *Euphytica*, 156(1), 1-13. <https://doi.org/10.1007/s10681-007-9363-0>

- Hamilton. (2014). World Losing 2,000 Hectares of Farm Soil Daily to Salt-Induced Degradation - *United Nations University*. <https://unu.edu/media-relations/releases/world-losing-2000-hectares-of-farm-soil-daily-to-salt-induced-degradation.html>
- Hamouda, I., Badri, M., Mejri, M., Cruz, C., Siddique, K. H. M., & Hessini, K. (2016). Salt tolerance of *Beta macrocarpa* is associated with efficient osmotic adjustment and increased apoplastic water content. *Plant Biology*, 18(3), 369-375. <https://doi.org/10.1111/plb.12419>
- Hernandez, S., Deleu, C., & Larher, F. (2000). Accumulation de proline dans les tissus foliaires de tomate en réponse à la salinité. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, 323(6), 551-557. [https://doi.org/10.1016/S0764-4469\(00\)00167-0](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(00)00167-0)
- Hichri, I., Muhovski, Y., Zizkova, E., Dobre, P., Gharbi, E., & Lutts, S. (2017). The *Solanum lycopersicum* WRKY transcription factor SIWRKY3 is involved in salt stress tolerance in tomato. *Frontiers in Plant Science*, 8, 18 p.
- Hsiao, T. C., & Xu, L.-K. (2000). Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. *Journal of Experimental Botany*, 51(350), 1595-1616. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.350.1595>
- Hurd, R. G., & Cooper, A. J. (1970). The Effect of Early Low Temperature Treatment on the Yield of Single-Inflorescence Tomatoes. *Journal of Horticultural Science*, 45(1), 19-27. <https://doi.org/10.1080/00221589.1970.11514328>
- Idrissi, O., Chafika, H., & Nsarellah, N. (2013). Comparaison de lignées avancées de lentille sous stress hydrique durant la phase de floraison et formation des gousses. *Institut National de la Recherche Agronomique du Maroc*. B, 9.
- Igic, B., Smith, W. A., Robertson, K. A., Schaal, B. A., & Kohn, J. R. (2007). Studies of self-incompatibility in wild tomatoes: I. S-allele diversity in *Solanum chilense* Dun. (*Solanaceae*). *Heredity*, 99(5), 553-561. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6801035>
- James, R. A., Rivelli, A. R., Munns, R. E., & von Caemmerer, S. (2002). Factors affecting CO₂ assimilation, leaf injury and growth in salt-stressed durum wheat. *Journal Article*. <https://doi.org/10.1071/FP02069>
- Ji, Y., Schuster, D. J., & Scott, J. W. (2007). Ty-3, a begomovirus resistance locus near the Tomato yellow leaf curl virus resistance locus Ty-1 on chromosome 6 of tomato. *Molecular Breeding*, 20(3), 271-284. <https://doi.org/10.1007/s11032-007-9089-7>
- Jones, C. M., Mes, P., & Myers, J. R. (2003). Characterization and Inheritance of the Anthocyanin fruit (Aft) Tomato. *Journal of Heredity*, 94(6), 449-456. <https://doi.org/10.1093/jhered/esg093>
- Karapanos, I. C., Mahmood, S., & Thanopoulos, C. (2008). Fruit set in solanaceous vegetable crops as affected by floral and environmental factors. *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 1, 88-105.
- Kazan, K., & Lyons, R. (2016). The link between flowering time and stress tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 67(1), 47-60. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv441>

- Khan, M. A., & Abdullah, Z. (2003). Salinity–sodicity induced changes in reproductive physiology of rice (*Oryza sativa*) under dense soil conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 49(2), 145-157. [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(02\)00066-7](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(02)00066-7)
- Khan, M. H., Singha, K. L. B., & Panda, S. K. (2002). Changes in antioxidant levels in *Oryza sativa* L. roots subjected to NaCl-salinity stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 24(2), 145-148. <https://doi.org/10.1007/s11738-002-0004-x>
- Kim, S.-G., Kim, S.-Y., & Park, C.-M. (2007). A membrane-associated NAC transcription factor regulates salt-responsive flowering via FLOWERING LOCUS T in Arabidopsis. *Planta*, 226(3), 647-654. <https://doi.org/10.1007/s00425-007-0513-3>
- Kondo, K., Yamamoto, M., Matton, D. P., Sato, T., Hirai, M., Norioka, S., Hattori, T., & Kowiyama, Y. (2002). Cultivated tomato has defects in both S-RNase and HT genes required for stylar function of self-incompatibility. *The Plant Journal*, 29(5), 627-636. <https://doi.org/10.1046/j.0960-7412.2001.01245.x>
- Koyro, H.-W. (2006). Effect of salinity on growth, photosynthesis, water relations and solute composition of the potential cash crop halophyte *Plantago coronopus* (L.). *Environmental and Experimental Botany*, 56(2), 136-146. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.02.001>
- Labate, J. A., & Robertson, L. D. (2012). Evidence of cryptic introgression in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) based on wild tomato species alleles. *BMC Plant Biology*, 12(1), 133. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-133>
- Lahlou, M., Badraoui, M., Soudi, B., Goumari, A., & Tessier, D. (2002). Modélisation de l'impact de l'irrigation sur le devenir salin et sodique des sols. 19 p. <http://hal.cirad.fr/cirad-00180360>
- Liang, X., Zhang, L., Natarajan, S. K., & Becker, D. F. (2013). Proline Mechanisms of Stress Survival. *Antioxidants & Redox Signaling*, 19(9), 998-1011. <https://doi.org/10.1089/ars.2012.5074>
- Liu, H., Wang, C., Chen, H., & Zhou, B. (2019). Genome-wide transcriptome analysis reveals the molecular mechanism of high temperature-induced floral abortion in *Litchi chinensis*. *BMC Genomics*, 20(1), 127. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5493-8>
- Liu, J., & Zhu, J. K. (1997). Proline accumulation and salt-stress-induced gene expression in a salt-hypersensitive mutant of Arabidopsis. *Plant Physiology*, 114(2), 591-596.
- Loutfy, N., El-Tayeb, M. A., Hassanen, A. M., Moustafa, M. F. M., Sakuma, Y., & Inouhe, M. (2012). Changes in the water status and osmotic solute contents in response to drought and salicylic acid treatments in four different cultivars of wheat (*Triticum aestivum*). *Journal of Plant Research*, 125(1), 173-184. <https://doi.org/10.1007/s10265-011-0419-9>
- Lugan, R., Niogret, M.-F., Leport, L., Guégan, J.-P., Larher, F. R., Saviouré, A., Kopka, J., & Bouchereau, A. (2010). Metabolome and water homeostasis analysis of *Thellungiella salsuginea* suggests that dehydration tolerance is a key response to osmotic stress in this halophyte. *The Plant Journal*, 64(2), 215-229. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04323.x>
- Lutts, S., Kinet, J. M., & Bouharmont, J. (1996). Effects of salt stress on growth, mineral nutrition and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in rice (*Oryza*

- sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance. *Plant Growth Regulation*, 19(3), 207-218. <https://doi.org/10.1007/BF00037793>
- Maggio, A., Miyazaki, S., Veronese, P., Fujita, T., Ibeas, J. I., Damsz, B., Narasimhan, M. L., Hasegawa, P. M., Joly, R. J., & Bressan, R. A. (2002). Does proline accumulation play an active role in stress-induced growth reduction? *The Plant Journal*, 31(6), 699-712. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2002.01389.x>
- Manaa, A., Ahmed, H. B., Smiti, S., & Faurobert, M. (2011). Salt-Stress Induced Physiological and Proteomic Changes in Tomato (*Solanum lycopersicum*) Seedlings. *OMICS: A Journal of Integrative Biology*, 15(11), 801-809. <https://doi.org/10.1089/omi.2011.0045>
- Martin, F. W. (1961). The Inheritance of Self-Incompatibility in Hybrids of *Lycopersicon Esculentum* Mill. x *L. Chilense* Dun. *Genetics*, 46(11), 1443-1454.
- Martínez, J. P., Antúnez, A., Araya, H., Pertuzé, R., Fuentes, L., Lizana, X. C., & Lutts, S. (2014). Salt stress differently affects growth, water status and antioxidant enzyme activities in *Solanum lycopersicum* and its wild relative *Solanum chilense*. *Australian Journal of Botany*, 62(5), 359-368. <https://doi.org/10.1071/BT14102>
- Martínez, J.-P., Antúnez, A., Pertuzé, R., Acosta, M. D. P., Palma, X., Fuentes, L., Ayala, A., Araya, H., & Lutts, S. (2012). Effects of saline water on water status, yield and fruit quality of wild (*Solanum chilense*) and domesticated (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) tomatoes. *Experimental Agriculture*, 48(4), 573-586. <https://doi.org/10.1017/S001447971200066X>
- Mäser, P., Eckelman, B., Vaidyanathan, R., Horie, T., Fairbairn, D. J., Kubo, M., Yamagami, M., Yamaguchi, K., Nishimura, M., Uozumi, N., Robertson, W., Sussman, M. R., & Schroeder, J. I. (2002). Altered shoot/root Na⁺ distribution and bifurcating salt sensitivity in Arabidopsis by genetic disruption of the Na⁺ transporter AtHKT1. *FEBS Letters*, 531(2), 157-161. [https://doi.org/10.1016/S0014-5793\(02\)03488-9](https://doi.org/10.1016/S0014-5793(02)03488-9)
- Mel, V. C., Bado, V. B., Ndiaye, S., Djaman, K., Aissata Bama Nati, D., Manneh, B., & Futakuchi, K. (2019). Predicting rice yield under salinity stress using K/Na ratio variable in plant tissue. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 50(11), 1321-1329. <https://doi.org/10.1080/00103624.2019.1614605>
- Metternicht, G., & Alfred Zinck, J. (2008). Soil Salinity and Salinization Hazard. In G. Metternicht & J. Alfred Zinck (Éds.), *Remote Sensing of Soil Salinization*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420065039.pt1>
- Moyle, L. C. (2008). Ecological and Evolutionary Genomics in the Wild Tomatoes (*solanum* Sect. *Lycopersicon*). *Evolution*, 62(12), 2995-3013. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00487.x>
- Moyle, L. C., & Nakazato, T. (2008). Comparative Genetics of Hybrid Incompatibility: Sterility in Two *Solanum* Species Crosses. *Genetics*, 179(3), 1437-1453. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.083618>
- Moyle, L. C., & Nakazato, T. (2010). Hybrid Incompatibility “Snowballs” Between *Solanum* Species. *Science*, 329(5998), 1521-1523. <https://doi.org/10.1126/science.1193063>
- Mühling, K. H., & Läuchli, A. (2002). Effect of salt stress on growth and cation compartmentation in leaves of two plant species differing in salt tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 159(2), 137-146. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-00701>

- Müller, F., Xu, J., Kristensen, L., Wolters-Arts, M., de Groot, P. F. M., Jansma, S. Y., Mariani, C., Park, S., & Rieu, I. (2016). High-temperature-induced defects in tomato (*Solanum lycopersicum*) anther and pollen development are associated with reduced expression of B-Class floral patterning genes. *PLOS ONE*, *11*(12), 1-14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167614>
- Munns, R. (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment*, *25*(2), 239-250. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x>
- Munns, Rana. (2005). Genes and Salt Tolerance: Bringing Them Together. *The New Phytologist*, *167*(3), 645-663. JSTOR.
- Munns, Rana, & Tester, M. (2008). Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, *59*(1), 651-681. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>
- Nesbitt, T. C., & Tanksley, S. D. (2002). Comparative sequencing in the genus *Lycopersicon*. Implications for the evolution of fruit size in the domestication of cultivated tomatoes. *Genetics*, *162*(1), 365-379.
- Nguyen, C. T. (2013). Identification et caractérisation d'un canal chlorure, AtCLCg, impliqué dans la réponse au stress salin chez *Arabidopsis thaliana*. 249.
- Parida, A. K., & Das, A. B. (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *60*(3), 324-349. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2004.06.010>
- Parvin, K., Ahamed, K. U., Islam, M. M., & Haque, M. N. (2015). Response of tomato plant under salt stress: Role of exogenous calcium. *Journal of Plant Sciences*, *10*(6), 222-233. <https://doi.org/10.3923/jps.2015.222.233>
- Parvin, K., Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M. H. M. B., Nahar, K., Mohsin, S. M., & Fujita, M. (2019). Comparative Physiological and Biochemical Changes in Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under Salt Stress and Recovery: Role of Antioxidant Defense and Glyoxalase Systems. *Antioxidants*, *8*(9), 350. <https://doi.org/10.3390/antiox8090350>
- Paupière, M. J., van Haperen, P., Rieu, I., Visser, R. G. F., Tikunov, Y. M., & Bovy, A. G. (2017). Screening for pollen tolerance to high temperatures in tomato. *Euphytica*, *213*(6), 130. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-1927-z>
- Pérez de Castro, A., Julián, O., & Díez, M. J. (2013). Genetic control and mapping of *Solanum chilense* LA1932, LA1960 and LA1971-derived resistance to Tomato yellow leaf curl disease. *Euphytica*, *190*(2), 203-214. <https://doi.org/10.1007/s10681-012-0792-z>
- Perez-Alfocea, F., Guerrier, G., Estan, M. T., & Bolarin, M. (1994). Comparative salt responses at cell and whole-plant levels of cultivated and wild tomato species and their hybrid. *Journal of Horticultural Science*, *69*(4), 639-644. <https://doi.org/10.1080/14620316.1994.11516495>
- Pérez-Alfocea, F., & Larher, F. (1995). Sucrose and proline accumulation and sugar efflux in tomato leaf discs affected by NaCl and polyethylene glycol 6000 iso-osmotic stresses. *Plant Science*, *107*(1), 9-15. [https://doi.org/10.1016/0168-9452\(95\)04087-B](https://doi.org/10.1016/0168-9452(95)04087-B)
- Picken, A. J. F., Hurd, R., & Vince-Prue D. (1985). *Lycopersicon esculentum*, Handbook of flowering. *Voll III CRC Press* (Vol. 3).
- Picken, A. J. F., Stewart, K., & Klapwijk, D. (1986). Germination and vegetative development. In J. G. Atherton & J. Rudich (Éds.), *The Tomato Crop: A scientific basis for*

- improvement* (p. 111-166). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-3137-4_3
- Qadir, M., Quillérou, E., Nangia, V., Murtaza, G., Singh, M., Thomas, R. J., Drechsel, P., & Noble, A. D. (2014). Economics of salt-induced land degradation and restoration. *Natural Resources Forum*, 38(4), 282-295. <https://doi.org/10.1111/1477-8947.12054>
- Quinet, M., Angosto, T., Yuste-Lisbona, F. J., Blanchard-Gros, R., Bigot, S., Martinez, J.-P., & Lutts, S. (2019). Tomato Fruit Development and Metabolism. *Frontiers in Plant Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01554>
- Quinet, M., & Kinet, J.-M. (2007). Transition to Flowering and Morphogenesis of Reproductive Structures in Tomato. *International Journal of Plant Developmental Biology*, 1(1), 64.
- Racchi, M. L. (2014). Correction: Racchi, M.L. Antioxidant Defenses in Plants with Attention to Prunus and Citrus spp. *Antioxidants* 2013, 2, 340-369. *Antioxidants*, 3(1), 189-189. <https://doi.org/10.3390/antiox3010189>
- Reid, R. J., & Smith, F. A. (2000). The limits of sodium/calcium interactions in plant growth. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27(7), 709-715.
- Rick, Ch M., Kesicki, E., Fobes, J. F., & Holle, M. (1976). Genetic and biosystematic studies on two new sibling species of *Lycopersicon* from interandean Perú. *Theoretical and applied genetics*, 47(2), 55-68. <https://doi.org/10.1007/BF00281917>
- Rick, Charles M. (1956). Genetic and Systematic Studies on Accessions of *Lycopersicon* from the Galapagos Islands. *American Journal of Botany*, 43(9), 687-696. <https://doi.org/10.2307/2438834>
- Rick, Charles M. (1967). Fruit and pedicel characters derived from Galápagos Tomatoes'. *Economic Botany*, 21(2), 171. <https://doi.org/10.1007/BF02897867>
- Romero-Aranda, R., Soria, T., & Cuartero, J. (2001). Tomato plant-water uptake and plant-water relationships under saline growth conditions. *Plant Science*, 160(2), 265-272. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(00\)00388-5](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(00)00388-5)
- Rozema, J., & Flowers, T. (2008). Ecology. Crops for a salinized world. *Science (New York, N.Y.)*, 322(5907), 1478-1480. <https://doi.org/10.1126/science.1168572>
- Ruiz-Sánchez, M. C., Domingo, R., Torrecillas, A., & Pérez-Pastor, A. (2000). Water stress preconditioning to improve drought resistance in young apricot plants. *Plant Science*, 156(2), 245-251. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(00\)00262-4](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(00)00262-4)
- Sabra, A., Daayf, F., & Renault, S. (2012). Differential physiological and biochemical responses of three *Echinacea* species to salinity stress. *Scientia Horticulturae*, 135, 23-31. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.11.024>
- Samineni, S., Siddique, K. H. M., Gaur, P. M., & Colmer, T. D. (2011). Salt sensitivity of the vegetative and reproductive stages in chickpea (*Cicer arietinum* L.): Podding is a particularly sensitive stage. *Environmental and Experimental Botany*, 71(2), 260-268. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.12.014>
- Santiago, J. P., & Sharkey, T. D. (2019). Pollen development at high temperature and role of carbon and nitrogen metabolites. *Plant, Cell & Environment*, 42(10), 2759-2775. <https://doi.org/10.1111/pce.13576>

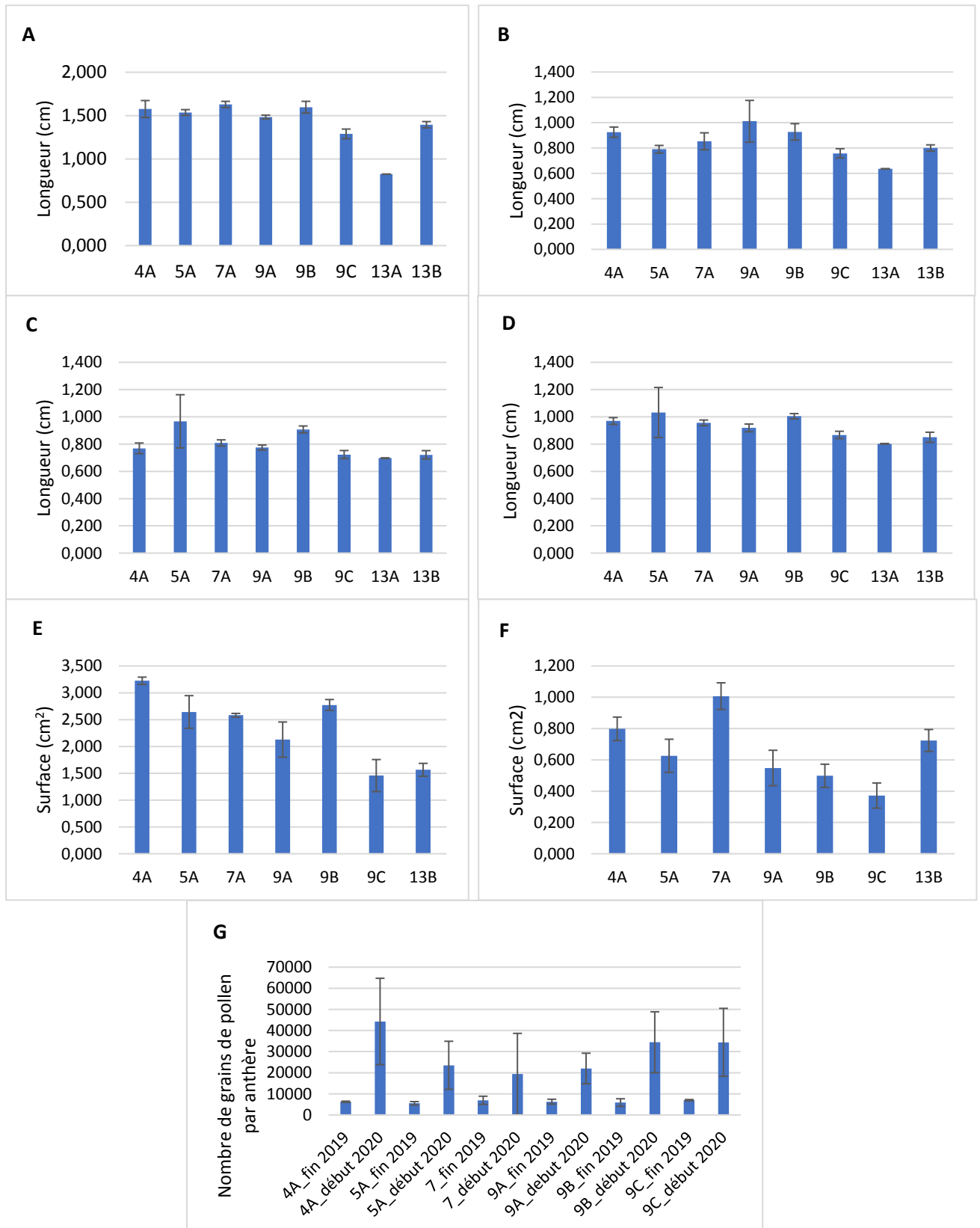
- Savé, R., Olivella, C., Biel, C., Adillón, J., & Rabella, R. (1994). Seasonal patterns of water relationships, photosynthetic pigments and morphology of *Actinidia deliciosa* plants of the Hayward and Tomuri cultivars. *Agronomie*, *14*(2), 121-126.
- Sawhney, V. K., & Greyson, R. I. (1973). Morphogenesis of the Stamenless-2 Mutant in Tomato. I. Comparative Description of the Flowers and Ontogeny of Stamens in the Normal and Mutant Plants. *American Journal of Botany*, *60*(6), 514-523. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1973.tb05952.x>
- Shabala, S., & Shabala, L. (2011). Ion transport and osmotic adjustment in plants and bacteria. *BioMolecular Concepts*, *2*(5), 407-419. <https://doi.org/10.1515/BMC.2011.032>
- Singh, A. K., Singh, M. K., Singh, V., Singh, R., Raghuvanshi, T., & Singh, C. (2017). Debilitation in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) as result of heat stress. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, *6*(6), 1917-1922.
- Singh, H., Kumar, P., Kumar, A., Kyriacou, M. C., Colla, G., & Roupshael, Y. (2020). Grafting Tomato as a Tool to Improve Salt Tolerance. *Agronomy*, *10*(2), 263. <https://doi.org/10.3390/agronomy10020263>
- Singh, J., Sastry, E. V. D., & Singh, V. (2012). Effect of salinity on tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) during seed germination stage. *Physiology and molecular biology of plants: an international journal of functional plant biology*, *18*(1), 45-50. <https://doi.org/10.1007/s12298-011-0097-z>
- Snoussi, S. A., Halitim, A., & Valles, V. (2004). Absorption hydrique en milieu salin chez la tomate et le haricot. *Cahiers Agricultures*, *13*(3), 283-287 (1).
- Sperdoui, I., & Moustakas, M. (2012). Interaction of proline, sugars, and anthocyanins during photosynthetic acclimation of *Arabidopsis thaliana* to drought stress. *Journal of Plant Physiology*, *169*(6), 577-585. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2011.12.015>
- Spooner, D. M., Peralta, I. E., & Knapp, S. (2005). Comparison of AFLPs with other markers for phylogenetic inference in wild tomatoes [*Solanum* L. section *Lycopersicon* (Mill.) Wettst.]. *TAXON*, *54*(1), 43-61. <https://doi.org/10.2307/25065301>
- Stepien, P., & Johnson, G. N. (2009). Contrasting Responses of Photosynthesis to Salt Stress in the Glycophyte *Arabidopsis* and the Halophyte *Thellungiella*: Role of the Plastid Terminal Oxidase as an Alternative Electron Sink. *Plant Physiology*, *149*(2), 1154-1165. JSTOR.
- Sudhir, P., & Murthy, S. D. S. (2004). Effects of salt stress on basic processes of photosynthesis. *Photosynthetica*, *42*(4), 481-486. <https://doi.org/10.1007/S11099-005-0001-6>
- Sulpice, R., Tsukaya, H., Nonaka, H., Mustardy, L., Chen, T. H. H., & Murata, N. (2003). Enhanced formation of flowers in salt-stressed *Arabidopsis* after genetic engineering of the synthesis of glycine betaine. *The Plant Journal*, *36*(2), 165-176. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01873.x>
- Takayama, S., & Isogai, A. (2005). Self-incompatibility in plants. *Annual Review of Plant Biology*, *56*(1), 467-489. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144249>
- Tal, M., Katz, A., Heikin, H., & Dehan, K. (1979). Salt tolerance in the wild relatives of the cultivated tomato: proline accumulation in *Lycopersicon esculentum* mill., *L. peruvianum* mill. and *Solanum pennelli* cor. treated with NaCl and polyethylene

- glycole. *New Phytologist*, 82(2), 349-355. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1979.tb02660.x>
- Tang, X., Mu, X., Shao, H., Wang, H., & Brestic, M. (2015). Global plant-responding mechanisms to salt stress: physiological and molecular levels and implications in biotechnology. *Critical Reviews in Biotechnology*, 35(4), 425-437. <https://doi.org/10.3109/07388551.2014.889080>
- Tapia, G., Méndez, J., & Inostroza, L. (2016). Different combinations of morpho-physiological traits are responsible for tolerance to drought in wild tomatoes *Solanum chilense* and *Solanum peruvianum*. *Plant Biology*, 18(3), 406-416. <https://doi.org/10.1111/plb.12409>
- Teakle, N. L., & Tyerman, S. D. (2010). Mechanisms of Cl⁻ transport contributing to salt tolerance. *Plant, Cell & Environment*, 33(4), 566-589. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02060.x>
- Tenhaken, R. (2015). Cell wall remodeling under abiotic stress. *Frontiers in Plant Science*, 5(771), 1-9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00771>
- Tester, M., & Davenport, R. (2003). Na⁺ Tolerance and Na⁺ Transport in Higher Plants. *Annals of Botany*, 91(5), 503-527. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg058>
- Turner, N. C. (2018). Turgor maintenance by osmotic adjustment: 40 years of progress. *Journal of Experimental Botany*, 69(13), 3223-3233. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery181>
- Vadez, V., Krishnamurthy, L., Serraj, R., Gaur, P. M., Upadhyaya, H. D., Hoisington, D. A., Varshney, R. K., Turner, N. C., & Siddique, K. H. M. (2007). Large variation in salinity tolerance in chickpea is explained by differences in sensitivity at the reproductive stage. *Field Crops Research*, 104(1), 123-129. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.05.014>
- Verma, S., & Dubey, R. S. (2003). Lead toxicity induces lipid peroxidation and alters the activities of antioxidant enzymes in growing rice plants. *Plant Science*, 164(4), 645-655. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(03\)00022-0](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(03)00022-0)
- Wasti, S., Mimouni, H., Smiti, S., Zid, E., & Ben Ahmed, H. (2012). Enhanced Salt Tolerance of Tomatoes by Exogenous Salicylic Acid Applied Through Rooting Medium. *OMICS: A Journal of Integrative Biology*, 16(4), 200-207. <https://doi.org/10.1089/omi.2011.0071>
- Wien, H. C. (1997). The physiology of vegetable crops. *CAB INTERNATIONAL*. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=GB9721274>
- Yemm, E. W., & Willis, A. J. (1954). The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochemical Journal*, 57(3), 508-514. <https://doi.org/10.1042/bj0570508>
- Zhang, H.-X., & Blumwald, E. (2001). Transgenic salt-tolerant tomato plants accumulate salt in foliage but not in fruit. *Nature Biotechnology*, 19(8), 765-768. <https://doi.org/10.1038/90824>
- Zheng, C., Jiang, D., Cai, J., Dai, T. B., & Cao, W. X. (2010). Post-anthesis salinity and waterlogging and their combination affect uptake of potassium and sodium ions and starch accumulation in grain of wheat. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 4756-4764.
- Zhou, S., Sauv e, R. J., Liu, Z., Reddy, S., Bhatti, S., Hucko, S. D., Fish, T., & Thannhauser, T. W. (2011). Identification of Salt-induced Changes in Leaf and Root Proteomes of the Wild Tomato, *Solanum chilense*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 136(4), 288-302. <https://doi.org/10.21273/JASHS.136.4.288>

- Zribi, L., Fatma, G., Fatma, R., Salwa, R., Hassan, N., & Néjib, R. M. (2009a). Application of chlorophyll fluorescence for the diagnosis of salt stress in tomato “*Solanum lycopersicum* (variety Rio Grande)”. *Scientia Horticulturae*, 120(3), 367-372. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.11.025>
- Zribi, L., Fatma, G., Fatma, R., Salwa, R., Hassan, N., & Néjib, R. M. (2009b). Application of chlorophyll fluorescence for the diagnosis of salt stress in tomato “*Solanum lycopersicum* (variety Rio Grande)”. *Scientia Horticulturae*, 120(3), 367-372. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.11.025>

Annexes

Annexe 1 : Première caractérisation des hybrides ; longueur des pétales (A), des sépales (B), des anthères (C) et du pistil (D en cm, surface des pétales (E) et sépales (F) en cm² et quantité de pollen en nombre de grains de pollen par anthère (G).



Annexe 2 : Comparaison du port global, des feuilles et des fleurs de *S. lycopersicum* (A), des hybrides (B) et de *S. chilense* (C) en condition contrôlée.

