HAL
open science

Écologie et utilisation de l'aster maritime, Tripolium pannonicum L.

Malvina Richard

To cite this version:

Malvina Richard. Écologie et utilisation de l'aster maritime, Tripolium pannonicum L.. Sciences pharmaceutiques. 2017. dumas-01985097

HAL Id: dumas-01985097

https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-01985097

Submitted on 17 Jan 2019

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

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

UNIVERSITE DE PICARDIE JULES VERNE

U.F.R. de Pharmacie

THÈSE

POUR LE DIPLÔME D'ÉTAT DE DOCTEUR EN PHARMACIE

Soutenue publiquement le 8 juin 2017

Par RICHARD Malvina

Écologie et utilisations de l'aster maritime, *Tripolium pannonicum* L.

JURY

Président : Mme BALTORA Sylvie, Professeur à l'U.F.R. de Pharmacie de l'UPJV

Membres :

Mme POPOVICI Théodora, Professeur à l'U.F.R. de Pharmacie de l'UPJV, Pharmacien

M CHABRERIE Olivier, Directeur de thèse, Maître de conférences à l'U.F.R. de Pharmacie de l'UPJV

Mme ARQUINET Sandrine, Pharmacien assistant à CRIEL S/ MER

Thèse n° 3110

Table des matières

Introduction 4

I- Le modèle d'étude : l'aster maritime 5

1- Taxonomie 5

2- Morphologie de la plante et de ses organes 10

3- Histologie et physiologie de la plante étudiée 14

4- Composition chimique de la plante 18

5- Distribution géographique 21

6- Écologie générale et milieu de vie 26

7- Gestion du milieu naturel et culture de l'aster maritime 28

II- L'écologie de l'aster maritime et son avenir 30

1- Les facteurs environnementaux abiotiques influençant les populations d'aster maritime 30

- **Sodium** 30
- **Calcium** 39
- **Azote** 40
- **Potassium** 42
- **Dioxyde de carbone** 44
- **Lumière** 46
- **Eau** 47
- **Oxygène** 47
- **pH** 48
- **Température** 48
- **Métaux** 48

2- Les facteurs biotiques influençant les populations d'aster maritime 51

- **Bactéries** 51
- **Champignons** 52

- **Herbivores** 56
- **Insectes phytophages** 57
- **Insectes pollinisateurs** 58
- **Compétition/ hybridation avec plantes** 59

3- Prédictions sur l'avenir de l'aster maritime 60

III- Les utilisations de l'aster 63

1- En pharmacologie, médecine et cosmétique 63

2- Utilisation alimentaire et production de nouveaux produits 70

3- Utilisation à visée écologique en tant que bio-filtre 75

4- Poids économique de la plante 76

Conclusion 78

Bibliographie 79

Remerciements

Je souhaiterai d'abord remercier mes parents, ainsi que mon frère, toute la famille, les amis et les collègues qui ont été une grande source d'encouragement lors de cette dernière année. Merci de m'avoir soutenu et parfois boosté afin d'en arriver là alors que je pensais ne jamais y parvenir.

Merci également à tous ces patients qui me demandent chaque fois où j'en suis dans la rédaction de la thèse et qui souhaitent savoir quand ils pourront me féliciter.

J'aimerai également remercier M Olivier Chabrerie, pour m'avoir encadrée, aidée et relue maintes fois avant d'aboutir au travail rédigé aujourd'hui. Merci de m'avoir permis de me rendre compte que même si la thèse est un travail de longue haleine, cela en vaut la peine.

Je remercie aussi les rapporteurs de cette thèse, Mme Théodora Popovici, Mme Sylvie Baltora et Sandrine Arquinet pour avoir accepté de prendre le temps de lire ce manuscrit.

Introduction

L'aster maritime, *Tripolium pannonicum*, est une plante herbacée vivace de la famille des Astéracées se développant sur le littoral, et à laquelle différents documentaires et médias régionaux s'intéressent régulièrement depuis quelques années. Cependant, les connaissances sur cette plante présente en Picardie sont peu nombreuses. Elle est souvent identifiée sous le nom d'épinard de mer ou « oreille de cochon » par la population.

Voyant qu'elle est de plus en plus consommée et utilisée sous diverses formes, il m'a paru intéressant de travailler sur les connaissances que nous avons pu établir à son sujet jusqu'à aujourd'hui et de rassembler ces connaissances sous forme d'une synthèse.

Cette plante se développe dans les marais salés littoraux comme ceux de la Baie de Somme en Picardie. C'est donc une plante que nous pouvons consommer occasionnellement. Il semble donc nécessaire de mieux connaître les différentes caractéristiques qui la définissent et qui la différencient des autres asters.

M'intéressant beaucoup à l'utilisation officinale et alimentaire que l'on peut faire des plantes dans une société dans laquelle nous souhaitons revenir à l'utilisation de produits naturels, il m'a semblé opportun d'étudier l'aster maritime, réputé pour ses diverses propriétés.

L'objectif est donc ici de réaliser une synthèse des connaissances biologiques, écologiques et d'utilisation de la plante en regroupant toutes les données bibliographiques disponibles.

Dans un premier temps, nous allons donc décrire le modèle d'étude et rassembler toutes les données biologiques sur celle-ci. Puis nous étudierons l'écologie de la plante et tous les facteurs pouvant modifier sa dynamique. En dernier lieu, nous examinerons les différentes utilisations de cette plante, qu'elles soient pharmaceutiques, médicinales, alimentaires ou cosmétiques.

I- Le modèle d'étude : l'aster maritime

1- Taxonomie

L'aster maritime est connu sous le nom latin de *Tripolium pannonicum* [1]. Auparavant, elle était également connue sous le nom *d'Aster tripolium L.*

Son nom scientifique complet est *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. La plante a également de nombreuses appellations, telles que *Aster pannonicus* ou *Tripolium vulgare* [2] qui sont les termes les plus retrouvés dans la littérature, mais elle a aussi diverses noms moins communs: *Aster macrolophus, Aster maritimus, Aster palustris, Aster pannonicus, Aster salinus* ou *Tripolium vulgare* [3].

Au fil du temps, différentes appellations scientifiques ont été utilisées pour cette plante :

- *Tripolium pannonicum subsp tripolium* (L.) Greuter ;
- *Aster tripolium L.*, 1753 ;
- *Aster tripolium L. subsp tripolium*, 1879 ;
- *Tripolium pannonicum subsp maritimum*, 1973 [4,5].

L'aster maritime est connue à l'étranger sous le nom de « Sea aster » en anglais ou « Lamsoor » en néerlandais [6]. Cette plante est également appelée aux quatre coins du monde : Astère, Aster de Hongrie et Astère attique (français), Astero et Astro marino (italien), Hvězdnice slanistá panonská (tchèque), Malmequer-da-praia (portugais), Salz-Aster et Sternblume (allemand), Seren y Morfa (gallois), Sterribloem et Zulte (néerlandais), Stiernblomst et Strand Aster (danois), Strandaster (allemand, suédois), Strandstjerne (norvégien), Yildiz çiç (turque), Aster tripolitan (albanais), Astrička panónska (slovaque), Meriasteri (finnois), Obmorska nebina (slovène), Randaster (estonien), Солончакова айстра звичайна et Солончакова айстра паннонська (ukrainien), Триполиум обыкновенный (russe), אַסְתֵּר הַבְּצוֹת (hébreu), Blue camomile, Blue chamomile, Blue daisy, Harwort, Michaelmas daisy, Musk-button, Purple chamomile, Sea starwort, Serapias turbith, Sharewort, Starwort ou Summer's farewell pour les anglo-saxons [2,7].

Il existerait deux sous-espèces de *Tripolium pannonicum* : la sous-espèce *pannonicus* et la sous-espèce *tripolium* qui seraient morphologiquement distinctes et de goût différent [8]. Ces sous-espèces se différencient également par leur habitat et par la physiologie [9]. La sous-espèce *tripolium* est une plante halophile retrouvée sur les côtes Atlantiques, alors que la sous-espèce *pannonicus* se trouve dans les prés salés continentaux [9]. Les différences morphologiques sont visibles, au niveau de la feuille, au niveau du nombre, de la forme et de la taille et de la couleur. Les deux espèces accumulent des ions inorganiques. La variété *spp tripolium* est la plus étudiée car c'est celle qui a acquis récemment une importance commerciale, par sa saveur doucement salée et la forte teneur en protéines de ses feuilles [9].

Il y a débat sur la classification de l'espèce. Selon les sources, elle peut être classée parmi le genre *Aster* ou parmi le genre *Tripolium* [10]. Sachant que les caractéristiques morphologiques de la plante sont spécifiques, les études sont en faveur de la distinction de la plante étudiée ici, l'aster maritime, dans le genre *Tripolium* [2,3]. Plus communément, elle peut être classée dans la famille des marguerites, auxquelles elle ressemble beaucoup.

L'aster maritime fait partie des dicotylédones [11]. Les dicotylédones se caractérisent par la présence de 2 cotylédons, feuilles primordiales constitutives de la graine. Les feuilles de dicotylédones ont des nervures réticulées (Image 1), les stomates sont orientés sur la partie inférieure du limbe. Les stomates sont des orifices présents dans l'épiderme des organes aériens des végétaux permettant les échanges gazeux entre la plante et l'air ambiant, ainsi que la régulation de la pression osmotique. Le limbe est la partie large et aplatie de la feuille. La fleur des dicotylédones présente généralement 4 verticilles que sont les sépales, pétales, étamines et carpelles.

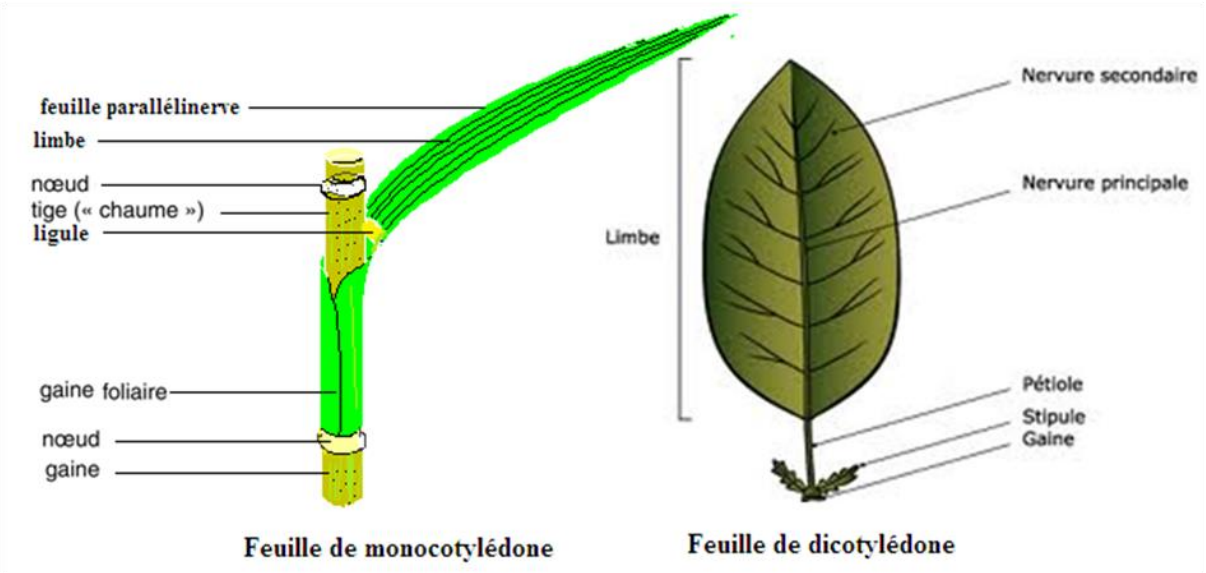


Image 1 : Schéma décrivant les différences entre dicotylédones et monocotylédones. Source *http://zerrac.usmba.ac.ma/espace-etudiants-2/polycopie-tp-bv* [12]

Image 2 : Planche botanique décrivant les différentes parties composant *Tripolium pannonicum*. Source : Flora von Deutschland, 1905 [13]. a : feuille, b : tige, c : fleur ligulée, d : fleur centrale, e : fruit, f : étamine, g : style, h : akène sans pappus

Selon le dernier manuel *Botanique*, édité en 2015, *Tripolium pannonicum* fait partie des Embryophytes caractérisant les plantes terrestres (Image 5) [14].

Les asters sont des plantes appartenant à la classe des Equitopsides, également appelés Trachéophytes permettant de définir celles-ci comme vasculaires, c'est-à-dire comportant des racines et des vaisseaux [3]. Ils font également partie des Spermatophytes, aussi appelés plantes à graines, et qui représentent les Trachéophytes les plus perfectionnés [14].

Les asters sont de la sous-classe des Angiospermes (ou Magnoliophytes) regroupant les plantes à fleurs et à ovaires, désormais appelés Triporées (ou encore Tricolpées), classés parmi les Eudicots, aujourd'hui nommés Triporées vraies, caractérisés par un pollen tri-aperturé et dicotylé [14].

Phylogénétiquement, ils font partie des Astéridées qui rassemblent la plupart des Triporées à pétales et carpelles soudées. *Tripolium pannonicum* est classé parmi les Campanulidées, ce clade étant constitué d'espèces herbacées à ovaire infère, et de pétales soudées dès leur formation, dans l'ordre des Astérales (incluant de nombreuses espèces herbacées et quelques arbres comme le *Lobelia deckenii* ou le *Dendrosenecio*), de la famille des Astéracées [1,14].

Les Astérales regroupent les fleurs composées de fleurons, contenant de l'inuline, un oligosaccharide, une molécule de stockage des nutriments et une morphologie unique d'étamines (Image 2). Les fleurons sont les fleurs régulières et tubuleuses situées au centre [15]. La fleur est dite ligulée lorsqu'elle est allongée, présente sur l'extérieur ; elle est souvent stérile et destinée à attirer les insectes. Les Astéracées peuvent être identifiées par des fleurs minuscules, réunies en inflorescences serrées les unes à côtes des autres, appelés capitules, placées à l'extrémité d'un rameau ou d'une tige, entourées d'une structure formée par des bractées florales formant un involucre (forme de coupe). Les Astéracées se caractérisent par un appareil sécréteur bien développé et par leur richesse en poly-acétyléniques et en lactones sesquiterpéniques [15].

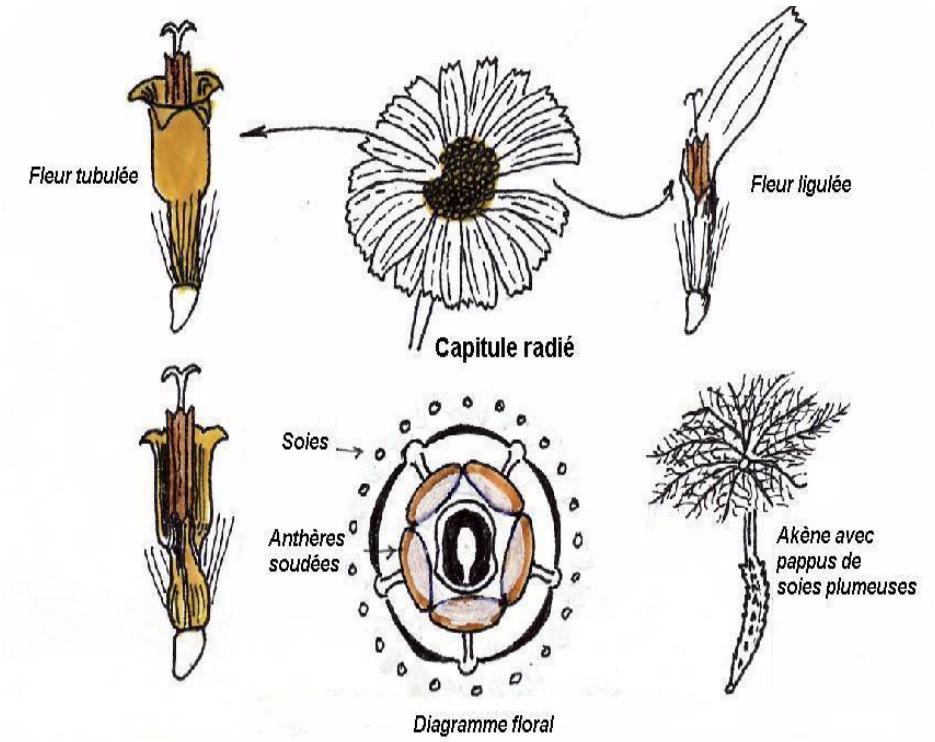


Image 3 : Schéma représentant les fleurs du groupe Asteraceae. Source : http://botanicola1.free.fr/spermaphytes-familles/asteracees_fiche.htm [16]

La fleur des Astéracées (Image 4) a des étamines soudées par leurs anthères déhiscentes (partie terminale de l'étamine s'ouvrant naturellement) vers l'intérieur. Sous les stigmates (extrémités du pistil) sont situées des « brosses à pollen » (Image 2). La croissance rapide du style (partie allongée du pistil) bifide permet un brossage du pollen et sa récupération. Une fois que le stigmate a traversé le tube formé par les anthères, les stigmates se déplient et exposent leur face gluante au pollen. Chez l'aster maritime, le capitule est radié, c'est-à-dire que les fleurs périphériques sont ligulées et entourent un disque de fleurs tubulées (Image 3).

Concernant son génome, *Tripolium pannonicum* possède un ADN à 18 chromosomes [17]. Tous les asters ont un nombre de chromosomes différent, il est donc difficile de comparer cet ADN à d'autres espèces du même groupe [18].

Image 4 : Photographie d'une fleur d'aster maritime. Source : *http://www.monde-de-lupa.fr/Invasives/Pages%20I/Aster%20pg/Aster9e.html* [19]

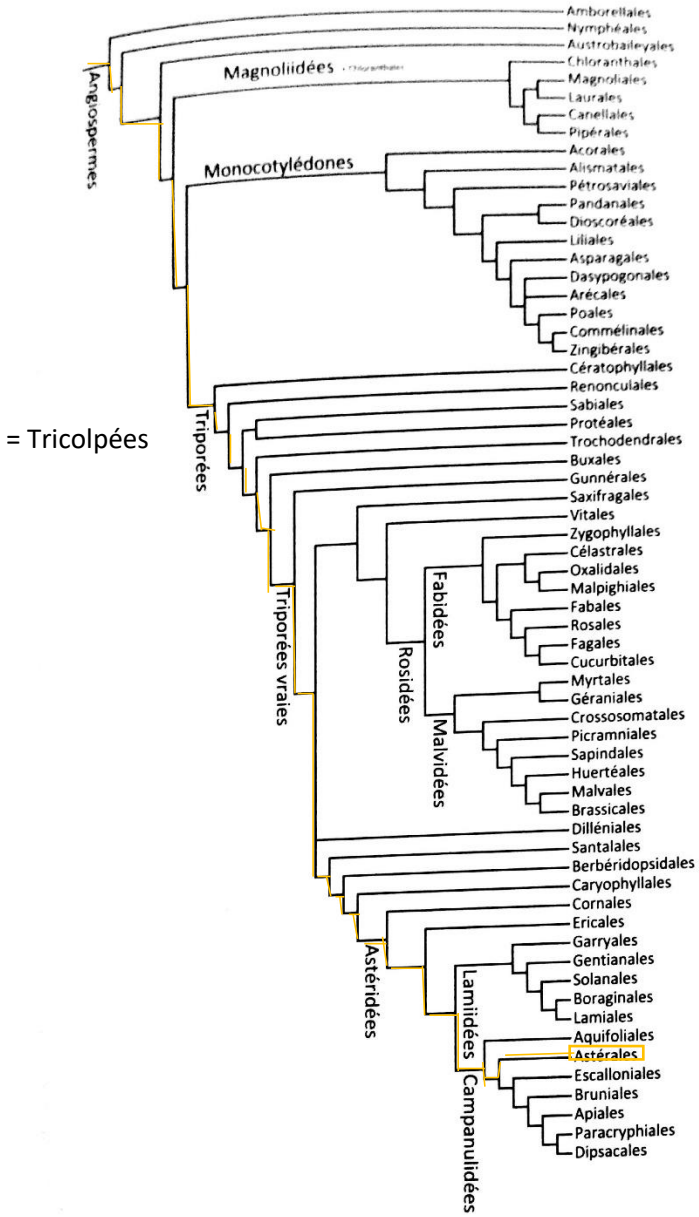


Image 5 : Cladogramme des Angiospermes selon APGIII. Source : *Botanique*, 16ème édition, 2015 [14]

2- Morphologie de la plante et de ses organes

L'aster maritime mesure de 20 à 70 centimètres de haut [20]. Le capitule mesure entre 2 et 2,5 centimètres [20].

Les **feuilles** (Image 6) sont vertes, lisses, à nervure centrale marquée ; les radicales sont elliptiques, les caulinaires, qui sont celles relatives à la tige, sont lancéolées et étroites [11,21,22]. Les feuilles sont alternes, charnues, à limbe spatulé ou lancéolé, à marges entières ou faiblement dentées, à 3 ou 5 nervures et sont longuement pétiolées pour les feuilles radicales, et sessiles (sans pétiole) pour les feuilles caulinaires [23]. La structure de la feuille d'aster maritime est homogène : les deux faces sont différentes dans la partie supérieure et identiques dans la partie inférieure de la plante [24]. Les feuilles d'aster sont trois fois plus longues que larges et elles ont une surface comprise entre 10 et 100 cm^2 [17]. Pour se protéger du sel et d'une évaporation excessive, ses feuilles charnues sont recouvertes d'un revêtement cireux [25].

Image 6 : Photographie des feuilles de *Tripolium pannonicum.* Source : *http://www.traversee-baiedesomme.com/les-plantes-de-la-baie-de-somme/* [6]

Image 7 : Photographie du plant d'aster maritime pour l'observation de la tige. Source : de *http://www.luontoportti.com/suomi/en/kukkakasvit/sea-aster* [21];

Image 8 : Photographie de la tige des feuilles de *Tripolium pannonicum*. Source : *http://www.gallowaywildfoods.com/sea-aster-identification-edibility-distribution/* [26]

Les **tiges** des feuilles (Image 8) sont glabres, charnues, creuses et très ramifiées [11]. La tige de la plante (Image 7) peut atteindre jusque 1 mètre de hauteur [22] ; elle est ascendante, juteuse, cannelée, également glabre et de couleur vert à rougeâtre [20,27]. La tige est généralement peu feuillée [22].

Les **rhizomes** sont courts, charnus, fibreux et avec un aérenchyme bien développé [23]. Ils sont profonds d'environ 10 à 50 centimètres et forment une racine adventive pivotante [17]. Le rhizome est généralement de couleur blanchâtre [28]. L'aérenchyme est souvent très développé dans les rhizomes [29].

L'aster maritime est une plante à fleurs, bisannuelle [30], possédant des **fleurs** groupées et serrées, appelées calathides, réunies en capitules, c'est-à-dire que les fleurs sont sans pédoncule, regroupées sur un réceptacle et entourées de 2-3 bractées bordées d'un liseré rouge. Le capitule est dit radié, c'est-à-dire qu'il porte deux types de fleurs nettement différenciées [31]. Les fleurs du centre (Image 9), appelé tubes, sont jaunes et hermaphrodites, les fleurs en languettes, ligulées, périphériques des capitules sont nommées pétales, et sont de couleur lilas à blanc [21,30]. Celles-ci sont unisexuées mâles [32]. L'inflorescence est un corymbe, ce qui signifie que l'ensemble des fleurs sont dans le même plan, comme dans une ombelle [23]. Les pédoncules sont insérés sur la tige de façon étagée comme dans une grappe de capitules.

La fleur est composée de plusieurs pétales (Image 10), 5 étamines, un pistil de 2 carpelles soudées, des bractées se chevauchant en 2 ou 3 lignes [21].

Image 9 : Photographie d'une fleur d'aster maritime. Source : *http://flore.normandie.pagesperso-orange.fr/npetalros.html* [33]

Image 10 : Photographie de *Tripolium pannonicum.* Source : *http://www.flora-phyto.com/plantes/aster-tripolium-l* [34]

La combinaison feuillage vert/ligules violettes/fleurons jaunes est d'ailleurs à l'origine du nom de genre latin *Tripolium* qui signifie tricolore [4].

Le **fruit** est un akène brun jaunâtre, parsemé de quelques poils et surmonté d'un pappus blanc roussâtre à soie simple (Image 11), au moins deux fois plus longues que le fruit [23]. L'akène seul mesure environ 0,5 mm alors qu'avec le pappus, il mesure environ 2 mm [27,35].

Image 11 : Photographie des fruits de *Tripolium pannonicum* en novembre. Source : http://www.actaplantarum.org/floraitaliae/viewtopic.php?t=1987 [36]

La différenciation de l'aster maritime avec les autres asters se fait sur la morphologie des capitules et il est vrai qu'il est plus facile à différencier de certaines espèces d'Astéracées que d'autres, comme la marguerite qui lui ressemble beaucoup [32]. Elle se confond également avec la lavande de mer (Image 12) qui pousse dans le même habitat, et que l'on peut distinguer par le goût des feuilles : moins intéressant, avec un arrière-goût de poisson, ainsi que leur forme, un peu plus large [26].

Image 12 : Photographie de la lavande de mer. Source : *http://www.afleurdepau.com/Flore/plumbaginaceae/limonium-vulgare/x.*htm [37]

La nature compte presque 600 espèces d'asters mais seules quelques-unes sont cultivées. Elles sont différenciées par leur époque de floraison : aster de printemps, aster d'été et aster d'automne. En général, tous les asters sont très florifères [38].

Parmi les asters lui ressemblant, on retrouve donc également *Aster alpinus* (Image 15), *Aster novi-belgii* (Image 14) et *Aster amellus* (Image 13). L'*Aster alpinus* est appelée aster des Alpes et porte également le nom de Reine Marguerite des Alpes [38]. C'est une espèce naine d'aster de printemps fleurissant abondamment du mois d'avril/mai au mois de juillet. L'*Aster novi-belgii* est appelée aster de Virginie ou aster de Nouvelle Belgique [38]. C'est un grand aster florissant à l'automne et illuminant les jardins avec ses couleurs intenses. L'*Aster amellus* est appelée œil du Christ ou aster amelle [38]. Très florifère, c'est un aster que l'on retrouve en été avec des fleurs dans de nombreux dégradés de bleu, de lavande et même parfois de roses.

Image 13 : Photographie d'*Aster amellus.* Source : *htpps://commons.wikimedia.org/wiki/File :Aster_amellus-IMG_6175.jpg* [39] ;

Image 14 : Photographie d'*Aster novi-belgii*. Source : *https://www.promessedefleurs.com/vivaces/vivaces-par-variete/asters/aster-novi-belgii-eventide-p-4073.html* [40];

Image 15 : Photographie d'*Aster alpinus. Source :* *https://common.wikimedia.org/wiki/File:Aster_alpinus_001.JPG* [41]

Comme cela a été mentionné précédemment, la plante étudiée est vivace ou bisannuelle. Les plantes vivaces sont des plantes organisées pour persister pendant plusieurs années car elles ont des parties souterraines à l'abri des intempéries permettant à la plante de perpétuer. Les plantes bisannuelles sont des plantes accumulant des réserves sur une année et fleurissant l'année suivante [42].

L'espèce est dite thérophyte, c'est-à-dire qu'elle survit à la mauvaise saison sous la forme de graines, toutes les parties végétatives étant détruites à cause du gel ou de la sécheresse, ou hémi-cryptophyte, ce qui signifie que les bourgeons persistent durant la mauvaise saison au niveau du sol [43].

Les plantes sont capables de produire un grand nombre de fruits principalement dispersés par le vent. Les akènes flottent pendant plusieurs jours et sont finalement dispersés par les mouvements de l'eau ou par les oiseaux aquatiques [42,44]. Les fleurs sont hermaphrodites (ont des organes mâles et femelles) et sont pollinisées par les abeilles, les mouches, les coléoptères, les lépidoptères, la plante elle-même [45]. On dit donc que la pollinisation est entomogame ou autogame et la dissémination anémochore [46]. Dans la nature, les fleurs apparaissent de juillet à septembre. Les graines nécessitent une période de stratification de 14 jours à 4 ° C dans un sol humide avant de pouvoir germer [8].

3- Histologie et physiologie de la plante étudiée

La plante étudiée, *Tripolium pannonicum*, fait partie des Trachéophytes, qui sont des plantes vasculaires. Ceux-ci se caractérisent par l'acquisition d'un appareil conducteur composé de vaisseaux ayant pour conséquence l'apparition d'un système racinaire [14]. L'aster maritime possède une organisation particulière de type rhizome. Le rhizome est une tige souterraine subaquatique remplie de réserves nutritives, ramifiée, émettant des racines adventives chaque année.

Les **rhizomes** sont hydragogues et se composent d'un rhizoderme suivi d'un parenchyme cortical et de stèle [47]. Les cellules issues du rhizoderme possèdent d'épaisses parois [47]. Sous le rhizoderme, il y a l'exoderme (ou épiderme) qui consiste en une simple couche de larges cellules.

Le parenchyme cortical est composé de cellules peu différenciées, jouant un rôle de remplissage, d'assimilation et de stockage des matières de réserve. Le cortex est représenté par un tissu parenchymateux (constitué de parties fonctionnelles) avec de nombreuses chambres aérifères, séparées par une série de cellules appelés trabéculum [47]. Le cortex, tissu cylindrique creux situé au centre de la tige et du rhizome, consiste en 7 à 10 couches de cellules environ [48]. Formé à partir du méristème fondamental, il est constitué de sclérenchyme (tissu de soutien rigide), parenchyme et collenchyme (tissu de soutien capable d'allongement). L'aérenchyme (correspondant aux chambres aérifères) est mieux développé chez les plantes inondées que chez les plantes évoluant en milieu aéré. En effet, les plantes sujettes aux conditions d'inondation sont exposées à l'hypoxie, voire l'anoxie, et stockent ainsi l'oxygène dans les rhizomes ou les tiges [24]. La stèle est la partie centrale renfermant l'ensemble des tissus conducteurs des sèves minérales et organiques [47]. Le xylème est le tissu constitué de trachées et de vaisseaux conducteurs de sève minérale alors que le phloème est le tissu conducteur de sève organique [47]. Le rhizome est ainsi parcouru de faisceaux alternés du xylème et du phloème. Quelques vaisseaux du phloème se trouvent à l'extérieur de la stèle. L'arrangement radial des vaisseaux du xylème, connectés entre eux par des cellules sclérenchymateuses et des fibres du parenchyme ont un rôle mécanique de soutien [47]. Les vaisseaux du xylème ont des parois clairement lignifiées. La lignification du cylindre central peut être liée à une salinité excessive des sols, mettant en exergue le fait que la salinité augmente la production de fibres. La lignine est alors l'élément de résistance cellulaire contre la pression osmotique élevée dans la plante [24]. Le cambium (tissu embryonnaire assurant la différenciation des cellules et la croissance des végétaux) produit plus d'éléments du xylème que d'éléments du phloème [47].

Un endoderme primaire est retrouvé dans les rhizomes de *Tripolium pannonicum*. Il est reconnaissable par des cellules très prolongées, avec des bandes de Caspary dans les parois radiales [24]. L'endoderme joue le rôle de pompe pour la poussée radiculaire, assurant le mouvement de la sève lors de la reprise de la végétation au printemps, ou lorsque le degré hygrométrique ne permet pas l'évaporation au niveau du feuillage. Dans les milieux salés, l'endoderme apparaît sous forme très développée. Le mécanisme de transport actif réside alors soit dans l'endoderme, soit dans le parenchyme du xylème [24]. Les solutions de sodium, potassium, calcium, magnésium se déplacent librement dans l'apoplaste des cellules racinaires, et passent à travers les bandes de Caspary pour atteindre l'apoplaste des vaisseaux du xylème [24].

La différence principale entre des plantes vivants en milieu sec et des plantes vivants en milieu humide et salé réside dans l'épaisseur des bandes de Caspary [24] ; ces bandes contiennent des subérines aliphatiques et aromatiques, suggérant que celles-ci sont imperméables aux ions et aux solutés de grand poids moléculaire, et perméables à l'eau et aux solutés de faible poids moléculaire. Ces bandes peuvent couvrir la quasi-totalité des parois de l'endoderme [24]. Les modifications de l'endoderme sont alors liées aux ions et à leur absorption [24].

La couche unique d'épiderme est interrompue par la présence de stomates couverts par des cuticules protectrices [47]. Sous l'épiderme, il y a deux ou trois couches de cellules chlorenchymateuses (spécialisées dans la photosynthèse), suivi par un cortex profond parenchymateux et des espaces intercellulaires. *Tripolium pannonicum* possède peu de stomates mais ceux-ci sont relativement allongés [10]. Les stomates de *Tripolium pannonicum* sont de divers types :

- anomocytique : dans ce cas, les cellules stomatiques sont entourées par des cellules épidermiques sans morphologie particulière [24] ;
- anisocytique : c'est-à-dire que les trois cellules annexes entourant les cellules stomatiques sont de taille différentes [24];
- tétracytique : les cellules stomatiques sont entourées par quatre cellules accessoires dont deux en position latérale et deux en position terminale [24].

En observant les organes végétatifs axiaux, on peut remarquer que la structure secondaire, le cambium, est commun à la tige et au rhizome de *Tripolium pannonicum* , spécialement au milieu inférieur et médian [24]. Ce qui va ainsi permettre de différencier le rhizome de la tige, ce sont les méristèmes secondaires (xylème et phloème) produits par le cambium [24]. Les cavités aérifères dans la plante sont également présentes à la fois dans le parenchyme cortical du rhizome et de la tige [24]. Ainsi, de nombreuses caractéristiques du rhizome sont communes à la tige d'aster maritime.

Les jeunes parties de la **tige** de *Tripolium pannonicum* présentent des marges de section ondulée avec des invaginations prononcées, tandis que les parties plus anciennes de la tige sont caractérisées par une forme plus régulière et arrondie [10]. Dans la tige de *Tripolium pannonicum*, le collenchyme est moins développé et se situe dans les cavités, alors que le chlorenchyme est lâche et particulièrement important. Des canaux sécrétoires se trouvent dans le cortex au-dessus du phloème. La sclérisation du cylindre central est très prononcée en raison de la présence de fibres de sclérenchymes péri-cycliques et de xylèmes très développés, qui forment un épais faisceau [10].

Les caractéristiques spécifiques de *Tripolium pannonicum* sont les parois anticlinales sinueuses des cellules épidermiques, l'absence de cire et de trichomes sur l'épiderme de la feuille, l'agencement lâche des cellules du chlorenchyme dans tous les organes examinés, la structure fine des corps lipidiques, l'irrégularité dans l'agencement des éléments du xylème à l'intérieur des faisceaux vasculaires et du collenchyme de la tige [10].

Les **feuilles** de *Tripolium pannonicum* contiennent peu de nitrates ; elles sont charnues [30] et recouvertes d'un revêtement cireux pour se protéger du sel et d'une évaporation excessive de l'eau [49]. Cette plante présente des feuilles avec deux types de trichomes multicellulaires, unisériés, non glandulaires, ainsi que de nombreux trichomes glandulaires sériques [10]. La structure de la feuille d'aster maritime est homogène, soit les deux faces sont différentes dans la partie supérieure, soit elles sont identiques dans la partie inférieure [24]. Les feuilles portent surtout sur leur face inférieure, de nombreux orifices ou stomates par lesquels s'évapore la plus grande partie de l'eau [24]. La feuille illustre la nature halophytique de la plante, même si celle-ci ne présente pas d'éléments sécrétant une substance, comme des glandes, des poils, ou autres structures glandulaires [50]. Les stomates de la feuille évoluent avec la salinité du sol [47].

Le tissu palissadique, situé dans les feuilles, consiste en de grandes cellules, riches en chloroplastes et disposées en quelques couches sur le côté ad-axial et ab-axial [10]. Ce tissu est très développé dans *Tripolium pannonicum*, et est caractérisé par un arrangement lâche de cellules palissadiques, relativement grandes par rapport à des espèces similaires [24]. Chez *Tripolium pannonicum*, les corps lipidiques sont particulièrement grands et ont une structure granulaire. Des séries peu régulières d'éléments conducteurs sont observées dans le xylème de la veine principale [24]. Des canaux sécrétoires importants, avec une lumière doublée d'une couche de cellules épithéliales sécrétoires, se trouvent au-dessus du phloème [10]. L'aster maritime contient également des thylakoïdes, membranes pigmentées se trouvant dans le chloroplaste [51].

Le nombre de feuilles, leur dimension et leur teinte varient dans le même sens que la durée quotidienne d'éclairement de la plante, se situant entre 8 et 16 heures. D'une part, les plantes éclairées sur une période quotidienne de 8 heures s'étiolent un peu, et d'autre part, celles soumises à un éclairage continu, sur 24 heures, se différencient par leur taille réduite, leurs feuilles sont moins développées que les sujets ayant reçu 12 à 16 heures de lumière quotidienne [52]. Traités avec 24 heures d'éclairage par jour, les plus longues feuilles n'atteignent que 9 à 10 centimètres alors que les feuilles des sujets traités avec 16 heures d'éclairage quotidien sont plus longues et mesurent de 10 à 13 centimètres.

L'importance du rhizome varie, lui aussi, dans le même sens que la durée d'éclairement [52]. Pour les plants traités avec un éclairage continu, la même réserve que pour le développement des appareils aériens doit être formulée: ils n'ont qu'un rhizome réduit [52].

Une grande surface foliaire est trouvée chez les plantes cultivées près du rivage ou de la marée haute. Chez les plantes cultivées en marée basse, la superficie foliaire quadruple, tandis que l'épaisseur des feuilles augmente de 30 % [53]. Les plantes qui ont en commun humidité et salinité développent des stratégies adaptatives. La lacune aérifère joue , par conséquent, un rôle avec les agents environnementaux locaux [24]. Les morphologies des graines et fleurs de l'aster semblent être différentes en fonction de la zone d'étude de la plante, tout comme la morphologie des feuilles. Dans les zones de marée, trois types d'inflorescences se produisent: avec les fleurs ligulées (forme tripolium) [54], sans fleurs ligulées (forme discoideus) [54] et une forme intermédiaire [54].

Le nombre de **graines** par capitule, le nombre de capitules par tige en fleurs, la taille et le poids des graines sont mesurés dans une étude menée en 1987 par Huiskes et Soelen. Dans les zones non marécageuses, les plantes ont de nombreuses petites graines par capitule. Le poids proportionnel du pappus est alors plus élevé que dans les populations de zones marécageuses [54].

La forme *tripolium* a les graines les plus légères et les plus nombreuses par capitule ; la forme discoïde a les graines les plus lourdes et un nombre réduit de graines par capitule. La forme intermédiaire est, comme son nom l'indique, intermédiaire. Le nombre de capitules par tige semble corrélé à des facteurs environnementaux comme l'influence riveraine le long d'un estuaire ou le stade de succession de l'habitat. Il en est de même pour le poids des graines [54].

Dans *Tripolium pannonicum*, des agrégats de cristaux d'oxalate de calcium peuvent également être observés. La présence de cristaux est une caractéristique commune des plantes supérieures, associée à la protection physique, à l'élimination de l'oxalate des processus métaboliques, au stockage du calcium et à la régulation de la lumière pendant la photosynthèse chez les plantes présentes dans les habitats ombragés [10].

Il est probable que la plasticité génétique de l'halophyte soit très large. Les plantes peuvent s'adapter à leur environnement par un certain nombre de changements physiologiques, notamment grâce à la présence de différents ions [42]. Les cellules halophytiques sont volumineuses, en raison de la forte concentration de sel dans le sol où cette espèce pousse [24].

Tripolium pannonicum fleurit en été et au début de l'automne sur des terrains salés [38]. Quand la floraison est terminée, les graines, munies d'une aigrette, sont disséminées par le vent. La pollinisation est entomogame, se faisant donc par l'intermédiaire d'insectes, ou autogame (= autofécondation) [23] ; et la dissémination est anémochore, ce qui signifie que la dispersion des graines se fait par le vent [23]. C'est une espèce qui exonde, c'est-à-dire qu'elle sort de l'eau [11]. La teneur en sel du milieu doit être d'environ 30% [55]. L'aster maritime est capable de produire un large nombre de fruits pouvant flotter pendant plusieurs jours [42]. La fleur est protandre ; elle produit d'abord les fleurs mâles avant les fleurs femelles, afin d'éviter au maximum l'autofécondation [56].

4- Composition chimique de la plante

La composition chimique exacte de *Tripolium pannonicum* peut être trouvée sur le site de l'Agence Européenne des Produits Chimiques [57].

Tripolium pannonicum contient du **tripolinolate A**, inhibant la prolifération de cellules cancéreuses et induisant l'apoptose des cellules du gliome, ainsi que 11 autres composés pouvant être cités [58] :

- alpha-tocoquinone,
- trans-phytol,
- E-ferulic acid eicosyl ester,
- E-p-coumaric acid eicosyl ester,
- (22E, 24S)-ergosta-4, 6, 8 (14), 22-tetraen-3-one,
- (22E, 24R)-ergosta-4, 6, 8 (14), 22-tetraen-3-one,
- 3,4-dicaffeoylquinic acid,
- 3,5-dicaffeoylquinic acid,
- 4,5-dicaffeoylquinic acid,
- astragalin,
- 1[(butanoyl)phloroglucinyl]β-d-glucopyranoside.

Les asters contiennent ainsi des phénols, des tanins, peu d'alcaloïdes, de saponines et de flavonoïdes [59]. *Tripolium pannonicum* contient aussi une faible quantité de silice [60].

L'aster maritime est **riche en antioxydants** : stérols, coenzyme Q10, vitamine F, vitamine D, glycolipides et galactolipides [61] et contient des esters de caffeoyl (1, 2, 5), de glycosides flavonoïdes (3, 4, 6, 11-15), de flavonoïdes (7-9), d'esters de sinapate (10, 16, 17) et d'acide sinapinique (18) associée à l'inhibition de l'élimination des radicaux et de l'α-glucosidase [62]. En plus de molécules osmotiquement actives telles que le saccharose, des petits composés non enzymatiques aux propriétés anti-oxydantes comme l'ascorbate, les caroténoïdes et les polyphénols sont rassemblés dans les cellules végétales pour compenser le stress oxydatif causé par la salinité, potentiellement précieuse pour la qualité nutritionnelle du végétal [63]. L'halophyte *Tripolium pannonicum* a une teneur accrue en **sulfoquinovosyldiacylglycérol** [64].

Voici la concentration en nutriments minéraux dans les tissus de différents organes de *Tripolium pannonicum* [65]:

Macronutriments (%)	Feuilles	Racines
Sodium	1.25	0.9
Phosphore	0.39	0.29
Potassium	3.24	0.9
Calcium	0.96	0.37
Magnésium	0.35	0.29
Soufre	0.43	0.21
Micronutriments (mg/kg)	Feuilles	Racines
Fer	60	225
Manganèse	32	11
Zinc	26	30
Cuivre	6.8	9
Molybdène	2.7	1.3
Bore	28	7

Dans la nature, les feuilles de *Tripolium pannonicum* sont **généralement pauvres en amidon** bien qu'elles puissent être amenées à en fabriquer d'importantes quantités. L'accumulation d'amidon n'est importante qu'au-dessus de 15°C [66].

Les organes souterrains, c'est-à-dire le rhizome de *Tripolium pannonicum*, ne contiennent jamais d'amidon et sont très pauvres en sucres réducteurs. Par contre, ils sont relativement riches en sucres solubles non réducteurs, comme le saccharose et le raffinose, et accumulent des fructosanes, surtout à partir de juin [28,67]. Dans les rhizomes, la teneur en fructosanes est stable entre octobre et mars ; cette teneur est diminuée en avril et augmente progressivement de mai à juin. A partir de juillet, ces sucres sont utilisés pour la mise en place des inflorescences et des jeunes fruits [67]. A cette période, les réserves de fructosanes dans le rhizome stagnent et les sucres des tiges aériennes disparaissent complètement [67].

Les tiges présentent les mêmes particularités que les rhizomes, bien qu'elles soient plus riches en sucres réducteurs jusqu'à leur élongation en juin [67]. Dans les feuilles, les fructosanes sont présents dès le mois de mai lorsque les rhizomes ont épuisé leurs réserves. Ces sucres sont aussi présents en septembre dans les inflorescences et dans les semences en octobre. Les fructosanes ne persistent pas dans les feuilles et précèdent la formation de l'amidon [67]. En effet, *Tripolium pannonicum* forme de l'amidon au niveau des feuilles lors de l'été, spécifiquement dans les feuilles caulinaires. Les sucres solubles réducteurs que sont le glucose, le fructose et le lactose représentent à peu près 25 % des sucres contenus dans les feuilles alors que, dans le rhizome, ce pourcentage est égal à 4 % [28]. Quant aux sucres solubles non réducteurs, ils varient beaucoup dans l'année [67]. Dans un milieu enrichi en chlorure de sodium, les arabinanes, sucres présents dans l'aster maritime, se trouvent augmentés dans les parois tandis que les glucanes et les acides poly-galacturoniques se raréfient [68].

Le développement de l’aster maritime en présence de chlorure de sodium est en partie responsable de leur teneur en amidon [66]. Le chlorure de sodium est, en effet, un facteur favorisant l'accumulation de l'amidon dans les feuilles de *Tripolium pannonicum* et pouvant ralentir sa disparition [66]. Il existe une concentration optimale de chlorure de sodium pour laquelle la formation d'amidon est maximale. Cette concentration est plus élevée pour des asters issus de cultures sur sols non salés que pour des asters développés sur sols salés [66]. Plus les feuilles d'aster maritime sont riches en glucides, plus elles semblent rapidement sensibles à l'action du sodium sur l'amylogenèse [66]. Dans les feuilles de *Tripolium pannonicum* une importante activité phosphorylasique (=1,4 glucose : orthophosphate glucosyltransférase) est mise en évidence. Cette activité varie en fonction de la concentration en chlorure de sodium, comme la synthèse de l’amidon, mais l'hydrolyse de l’amidon ne varie pas en fonction de ce même facteur [66]. Ainsi, dans les feuilles de *Tripolium pannonicum*, les phosphorylases interviennent seulement dans le sens de la synthèse de l'amidon [66].

En conclusion, l’aster maritime est riche de nombreux composés intéressants pouvant expliquer par la suite ses diverses activités.

5- Distribution géographique

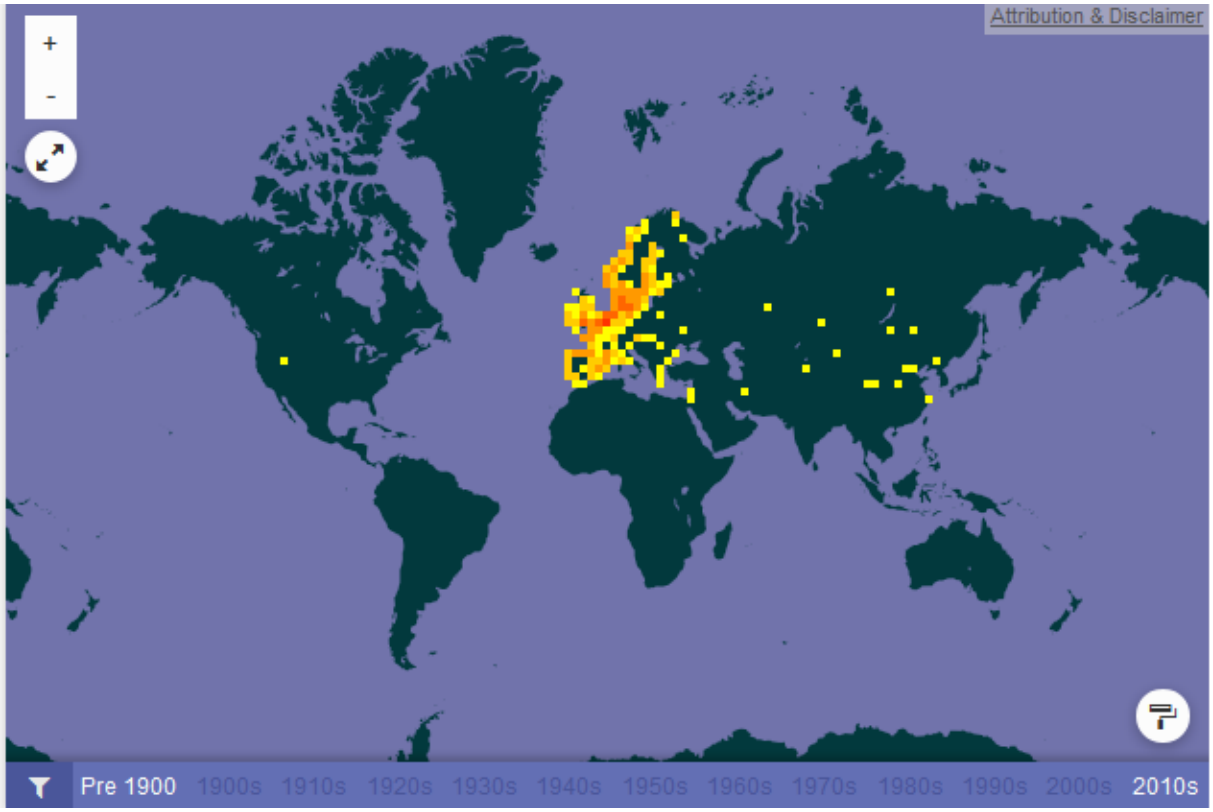


Image 16 : Distribution naturelle mondiale de *Tripolium pannonicum*. Source : *http://www.gbif.org/species/3098616*[69]

L'aster maritime est peu présente au niveau mondial (Image 16) [69]. On la retrouve spontanément dans certaines régions, alors qu'elle est cultivée et indigène dans d'autres régions du monde.

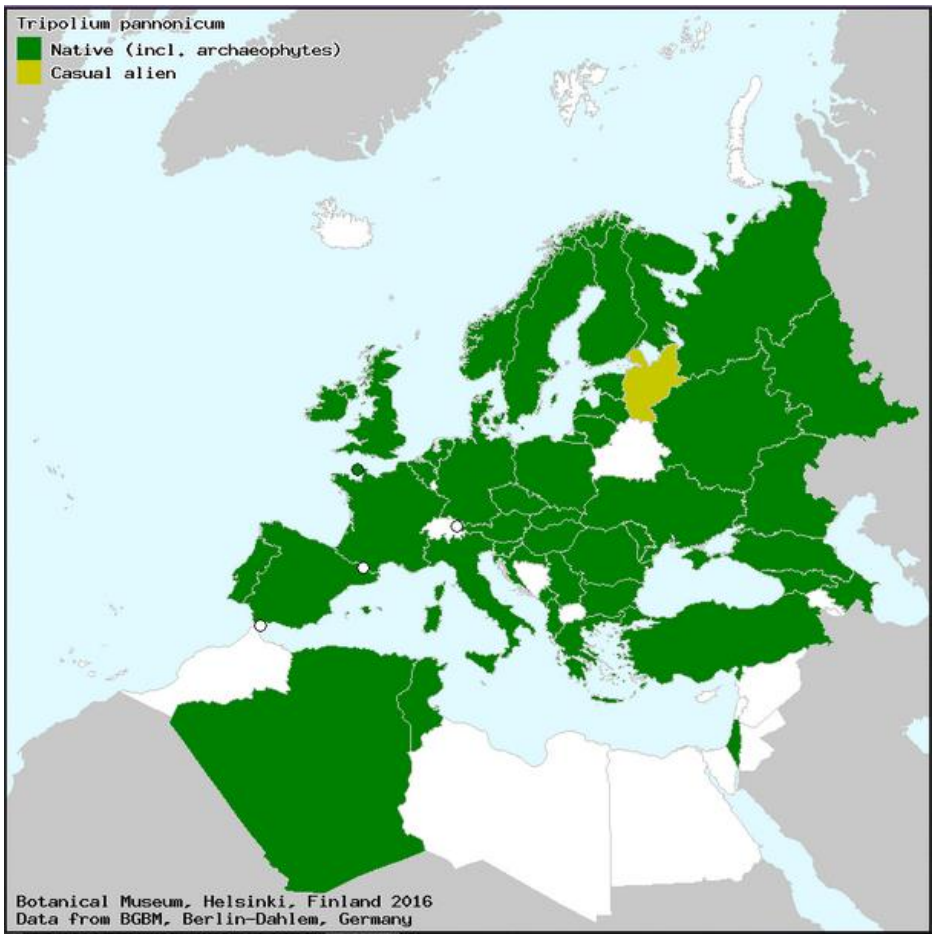


Image 17 : Distribution naturelle de l'aster maritime en Europe. Source : *The Euro+Med Plantbase Project* [2]

L'aster maritime est originaire d'Europe (Image 17), d'Afrique du Nord et des régions tempérées d'Asie [42]. En Europe, elle est présente à l'état natif dans 29 pays : Albanie, Autriche, Baléares, Belgique, Luxembourg, Grande-Bretagne, Bulgarie, Corse, Crète, Tchécoslovaquie, Danemark, Finlande, France, Allemagne, Grèce, Hollande, Hongrie, Irlande, Italie, Yougoslavie, Norvège, Pologne, Portugal, Roumanie, Russie, Sardaigne, Sicile, Espagne, Suède, Turquie [17]. On la trouve spontanément dans ces différents lieux. L'épithète *pannonicum* fait allusion à la Pannonie, cette ancienne région d'Europe centrale (vers la Hongrie) dont les steppes salées continentales hébergent aussi cet aster [4].

Cette espèce se développe en Europe sur le littoral de la Manche, au bord de l'Atlantique (Image 18) et de la Méditerranée [70], notamment au sud du Portugal [71], dans des habitats à sol fortement concentré en sel, comme les mines de potasse [42,72]. Elle est également rencontrée ponctuellement dans les marais salés de Lorraine [73].

L'aster maritime est largement présente sur les rivages, spécifiquement dans les prés salés et plus rarement dans les terres intérieures [42]. Elle pousse au niveau de crevasses, dans des zones les plus marines, argileuses sur vase gluante, appelées slikkes [74], dans des pâturages saumâtres, des estuaires, des ports abrités, dans les schorres. Les schorres sont des zones correspondant aux prés salés, représentés par les parties de grève recouvertes de vives eaux, régulièrement immergées lorsque la mer est haute [6]. Le schorre est également appelé « mollière » en patois picard [6]. L'aster maritime est plus rarement retrouvée sur quelques bords d'étang [38] mais aussi sur des falaises. Elle est notamment retrouvée à plus de 8 mètres d'altitude sur certaines falaises [17]. Elle pousse dans les marais salés, bords d'étang [38]. Elle pousse sur des sols vaseux, terres limoneuses et humides, avec une prédilection pour les sols salés. *Tripolium pannonicum* croît naturellement dans des régions tempérées proches des côtes et des lieux fangeux [22,42].

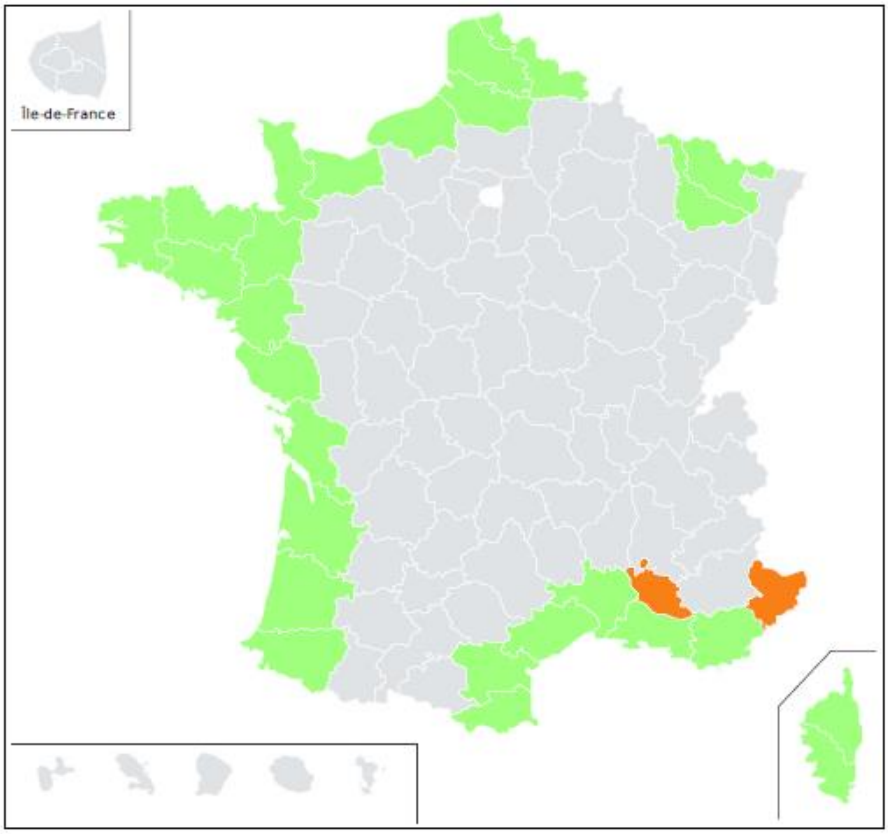


Image 18 : Répartition de l'Aster maritime sur le territoire français. Source : *http://www.tela-botanica.org/bdtfx-nn-7918-repartition* [30] . La couleur grise représente l'absence de l'espèce, la couleur verte la présence de l'espèce et la couleur orange, la disparition de l'espèce de la région concernée.

C'est une espèce communément littorale et quelquefois continentale [38]. La répartition de cette plante sur le littoral est clairsemée et ce n'est pas une espèce invasive [1,75].

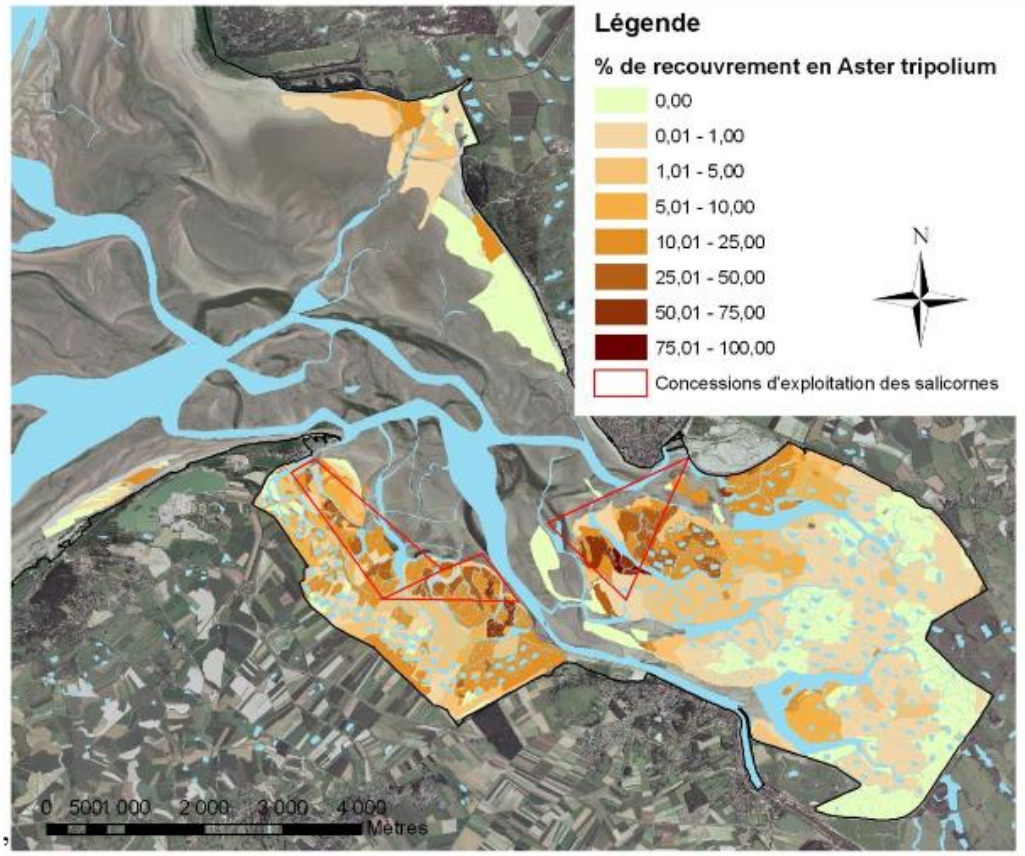


Image 19 : Représentation de la présence de *Tripolium pannonicum* en Baie de Somme. Source : *Potentiel de production de Salicornia fragilis et Aster tripolium en Baie de Somme*[43]

En France, elle est particulièrement présente en Baie de Somme (Image 19) où elle est cultivée et consommée comme condiment local.

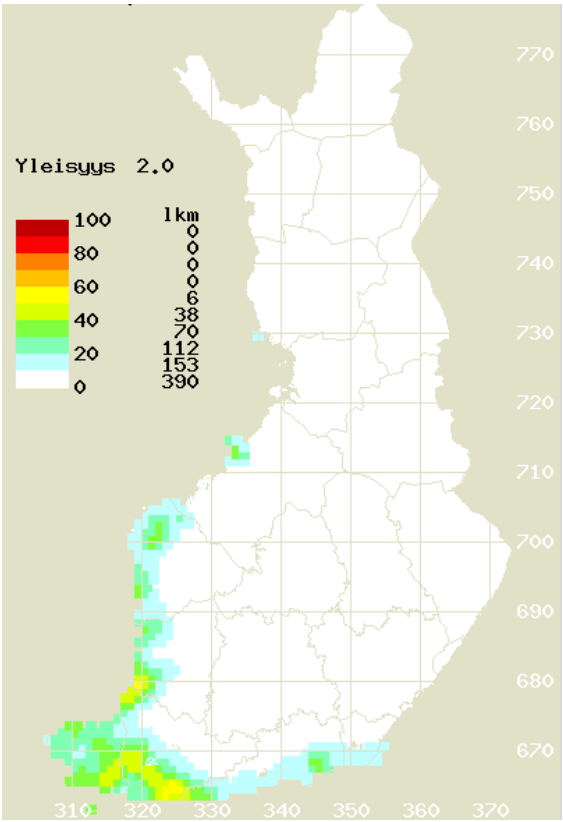


Image 20 : Répartition de l'aster maritime en Suède en 2015. Source : *http://koivu.luomus.fi/kasviatlas/maps.php?taxon=43197* [21]

Sa présence est également observée, à l'état spontané, en Suède (Image 20) [21].

Dans les pays méditerranéens, secs, voire arides ou désertiques, la présence et l'abondance d'aster maritime sont dues à sa culture. Dans ces pays, la salinisation des terres et leur stérilisation suite à une irrigation mal gérée reste un problème considérable. Parmi les candidats susceptibles d'être développés pour une culture commerciale sur de telles terres, l'aster maritime occupe une bonne place car son feuillage charnu au goût légèrement salé est parfaitement comestible et il pourrait devenir un légume-feuille d'avenir [4]. Des essais prometteurs ont commencé dans divers pays dont Israël. L'offre non saisonnière par l'importation en provenance d'Israël et du Portugal donne à ce produit des opportunités pour une plus grande disponibilité commerciale[76].

Tripolium pannonicum est aussi cultivée en divers endroits : Allemagne, Pays-Bas, Belgique, Pakistan [8,42,77].

6- Écologie générale et milieu de vie

L'aster maritime est généralement identifié comme une plante vivace bisannuelle, ce qui signifie qu'elle vit deux saisons successives. Elle pousse généralement d'avril à septembre. C'est un organisme **halophile**, c'est-à-dire s'accommodant de fortes concentrations de sel dans son milieu pour se développer. Cette plante est **hermaphrodite**, sauvage, poussant et se ressemant spontanément en pleine nature. Elle a **besoin d'eau** et supporte des températures allant jusque -20°C [38]. Des études plus récentes montreraient que la plante est plutôt vivace (vivant de nombreuses années) que bisannuelle [78].

Le type biologique (ou forme de vie) de la plante est dit **hémi-cryptophyte** ou **thérophyte** selon les flores [73,79,80].

Bilan des flores étudiées :

Flore	Nom	Taille	Floraison, type biologique	Localisation	Particularités
Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines, 4ème édition, 1992 [73]	*Aster tripolium* L.	1,5 – 10 (18) dm	Juillet à octobre ; thérophyte ou hémi-cryptophyte	Vases et prés salés, vases draguées, fossés dans les polders récents, sur des substrats relativement humides. Maritime, présente en Lorraine, Europe, Asie, Afrique du Nord	Mellifère
Flore vasculaire de Basse-Normandie, Michel Provost, Tome 2, 1998 [80]	*Aster tripolium* L, aster maritime, marguerite de mer	3 – 8 dm	Juillet à octobre	Pionnière mésophile et halophile sur vases, schorres, bords des fossés et mares des polders, terrains salés littoraux ou continentaux. Europe, Asie (ouest), Afrique (Nord)	Mellifère
Plantes de Normandie, Bernard Boullard, 2005 [81]	*Aster tripolium* L, aster maritime, marguerite de mer	5 dm	Végétal bisannuel	Commune sur le littoral normand	
Flora Gallica, Flore de France, Jean-Marc Tison et Bruno de Foucault, 2014 [79]	*Tripolium pannonicum* (Jacq) Dobrocz	1,5 – 10 dm	Juillet à octobre ; thérophyte ou hémi-cryptophyte	Tout le littoral, la Lorraine, prés salés du schorre ; paléo tempéré	
Flore de France, M Grenier et M Godron, 1850 [35]	*Aster tripolium* L.	2 – 6 dm	Août à septembre	Lieux humides du littoral de l'Océan et de la Méditerranée, marais salants de Lorraine	

L'aster maritime est une plante qui a besoin de beaucoup de **lumière** et d'**humidité**, d'un milieu marin et de températures modérées, de texture moyennement argileuse, très halophiles (Image 21) [30].

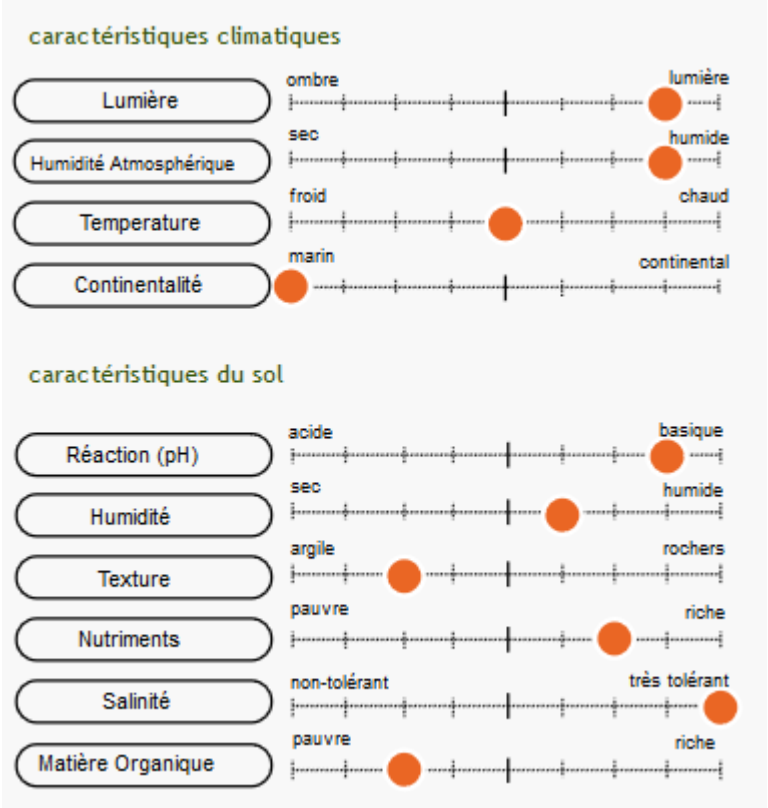


Image 21 : Ecologie de l'aster maritime. Source : *http://www.tela-botanica.org/bdtfx-nn-7918-ecologie* [30]

Tripolium pannonicum tolère donc les sols **pauvres en matière organique**, **riche en nutriments** et calcaires [38]. La plante pousse dans des prairies exposées à environ 25 centimètres au-dessus du niveau 0 de l'eau [55]. Elle a besoin d'une exposition plutôt ensoleillée et rarement ombragée [38]. La plante se développe à un pH moyen compris entre 7,2 et 8,2, soit un pH plutôt **basique** [17].

Les variations de salinité ont des conséquences sur les conditions environnementales des habitats de l'aster. Les effets du reflux, de la marée, de la pluviométrie et de l'évaporation se traduisent par des fluctuations de la salinité du sol, avec une concentration en chlorure de sodium dans les marais salés, où *Tripolium pannonicum* est observée, plus importante que celle de l'eau de mer (460 mol.m^{-3}) [82]. L'existence de gradients spatio-temporels de salinité du sol est traditionnellement considérée comme l'un des facteurs physiques les plus importants de la végétation des marais salés [83].

7- Gestion du milieu naturel et culture de l'aster maritime

L'aster maritime est présent dans certains pâturages ; il paraît donc intéressant de connaître l'impact de l'élevage d'animaux sur la présence de l'aster dans ce milieu.

L'**impact du pâturage** des moutons sur la vitalité de l'aster est important car ces animaux se nourrissent beaucoup de cette espèce [85,86]. C'est également l'alimentation de choix des chèvres [86]. Malgré la défoliation fréquente, l'aster persiste dans les pâturages mais les plantes sont petites et souvent sans organes de floraison. La production de fleurs et de fruits peut éventuellement être empêchée par un lieu de pâturage intensif et la vitalité des plantes est réduite [86]. Les fleurs de *Tripolium pannonicum* sont sélectivement mangées par des moutons dans des lieux de pâturage intensifs et des aires proches de digues en pâturages modérés [85,86]. Pour que l'aster persiste et se répande, la reproduction est nécessaire car ce sont des plantes vivaces de courte durée de vie [86]. Le manque de plantes complètement développées influence l'écosystème des prés salés car l'aster maritime est un hôte important pour des espèces d'insectes phytophages et butinant les fleurs [86].

Les plants d'aster maritime ne se développent pas dans un pré avec plus de trois moutons par hectare, car la plante est abimée par le piétinement et l'élevage intensif. Pour avoir de beaux plants d'aster, il faut donc que ceux-ci soient produits sur des zones où l'élevage de moutons est de moins de trois moutons par hectare [86]. L'aster est donc affecté négativement par des densités élevées de moutons. Par conséquent, plus de dégâts et moins de fleurs sont souvent observés dans les prés modérément denses, ainsi que moins d'individus et de fleurs par mètre carré, comparativement aux prés de faible densité [87].

En général, les pâturages dans lesquels on retrouve du bétail augmentent considérablement les dégâts causés sur *Tripolium pannonicum* et sur le nombre de fleurs par plante car le bétail (chevaux, bovins, ovins) mange généralement cette plante lorsque la pâture se trouve proche d'une zone d'eau [87].

Dans les pâturages où la densité en bétail est élevée, l'effet aléatoire du piétinement joue un rôle important sur les plantes présentes [87]. Cela permet de constater que le pâturage diminue la minéralisation de l'azote, l'espace des pores du sol remplis d'air et l'activité des décomposeurs comparativement à une culture à long terme dans un marais salé avec des sols argileux. Le manque d'oxygène dans le sol pourrait être une explication possible de la raison pour laquelle l'aster est commun dans les zones de marais [87].

Outre les pâturages, le facteur humain peut influencer les populations de *Tripolium pannonicum*, notamment par la récolte de la plante [85].

Concernant la **cueillette de l'aster maritime**, elle se fait par des pêcheurs à pied, au couteau, le matin de bonne heure entre avril et octobre [88]. Elle est réglementée par les Affaires Maritimes et la récolte doit être déclarée tous les mois pour les personnes ayant la licence permettant de récolter l'aster maritime. Pour les particuliers, la cueillette est limitée à 500 grammes par personne et par jour [88,89].

Les prélèvements d'une partie de la biomasse, sous forme de coupe des feuilles, de fauchage ou de pâturage sont connus pour leur impact sur le développement des plantes [78]. La coupe au couteau a un effet négatif sur la majorité des appareils végétatifs aériens et souterrains de l'aster maritime. Les facteurs non affectés par la coupe sont le diamètre des tiges et la dimension des feuilles ; la dimension des feuilles est même augmentée sous l'effet de 2 coupes successives. Lors du fauchage, les asters maritimes privilégient l'appareil souterrain et sont moins investis dans la reproduction et dans le développement de l'appareil végétatif. En cas de coupe au couteau, le nombre de capitules et de semences par individu diminue mais le nombre d'akènes par capitule semble augmenter. Après une coupe de feuilles dans l'année, l'aster maritime perd plus de la moitié de sa biomasse aérienne et plus de 30 % de ses tiges. L'aster maritime n'est pas capable de compenser la perte de biomasse par une augmentation de la ramification au niveau de l'appareil aérien, ni par la production de rhizomes et de tiges, suggérant une faible plasticité des appareils végétatifs et une capacité de la plante à répondre à l'ablation d'une partie de sa biomasse plutôt lente [78].

La biomasse des espèces en compétition avec l'aster maritime n'a pas d'effet important sur le développement de l'aster maritime sauf sur la taille des feuilles de l'aster, plus larges en présence de compétiteurs [78]. Le fauchage augmente la densité et la biomasse d'asters maritimes jeunes (de moins d'un an), et a l'action inverse sur les asters maritimes âgés (de plus d'un an). Les asters âgés sont moins nombreux mais plus massiques que les jeunes mais la biomasse totale de la population d'aster maritime diminue fortement sous l'effet du fauchage. Dans ce cas, la biomasse de la spartine et, par conséquent, celle des compétitrices de l'aster maritime, augmente [78].

L'aster maritime est globalement très présent au niveau européen. Afin de subvenir aux nouveaux besoins alimentaires en Europe, il est alors cultivé.

Pour **la culture**, l'aster maritime ne nécessite aucun entretien. Les graines peuvent être récupérées pour de futurs semis car elles conservent leurs facultés de germination pendant trois ans [38]. L'espace entre deux plants de l'espèce doit être d'environ 30 centimètres et les graines doivent être recouvertes d'environ un centimètre avec de la terre [38].

En fonction de leur lieu de culture, les asters ne sont pas tout à fait semblables et sont, en effet, génétiquement différents, ce qui leur donne leur adaptabilité au milieu dans lequel elles poussent [84].

Tripolium pannonicum trouve généralement de bonnes conditions naturelles dans les marais salés et devient de plus en plus dominante, notamment en Baie de Somme [85]. Elle est également cultivée aux Pays-Bas, Portugal, Allemagne, Belgique et Pakistan [8,42,77].

II- L'écologie de l'aster maritime et son avenir

1- Les facteurs environnementaux abiotiques influençant les populations d'aster maritime

Selon de nombreuses études publiées au cours des dernières années, l'aster maritime semble sensible à différents facteurs environnementaux dont les ressources nutritives. L'effet des facteurs environnementaux abiotiques, en particulier le sel, impacte les équilibres biochimiques de la plante. Dans les paragraphes suivants, nous examinerons quelle est la réponse biochimique de la plante.

- **Sodium**

La concentration en sel du milieu est l'un des facteurs les plus importants influençant l'aster maritime. Le sel agit, à la fois, comme une contrainte ou un stress sur la plante mais les effets du sel sont aussi régulés à différents niveaux, induisant une réponse de la plante entière à la machinerie cellulaire :

➔ <u>Au niveau de la plante entière</u>

Le chlorure de sodium n'est pas essentiel à la croissance d'une plante, même si une faible concentration permet de stimuler la croissance de végétaux, excepté dans le cas de plantes halophiles ; les halophiles étant des plantes plus exigeantes en sodium. Le sodium est utilisé pour réguler l'osmolarité dans la vacuole, réduisant ainsi les besoins de la plante en d'autres macronutriments tels que le potassium [90].

Les plantes de *Tripolium pannonicum* sont différentes morphologiquement et dans le cycle de vie de la plante en fonction du milieu dans lequel elles évoluent. Deux espèces se caractérisent alors, différenciées morphologiquement, ainsi que par leur adaptation au sodium et aux inondations [91]. Les différences de zones de développement de la plante semblent ainsi être liées à des caractères génétiques spécifiques [91]. La population issue d'un milieu peu concentré en sodium a des inflorescences plus petites avec des fleurons et un cycle biennal prédominant, contrairement aux populations issus des marais salés qui ont de plus grandes inflorescences sans ou avec peu de fleurons et montrant une tendance à un cycle pérenne [42].

De plus, l'aster maritime est capable de supporter des salinités atteignant les deux tiers de celle de l'eau de mer, ce qui est considérable [4]. Parmi les mécanismes dont dispose l'aster maritime pour s'adapter au milieu, l'un concerne le stockage du sodium (un des deux composants du « sel » de mer, aussi appelé chlorure de sodium). La plante accumule d'importantes quantités de sodium dans les cellules de l'épiderme et dans les tissus sous-jacents, lui permettant de résister à l'invasion de sodium [4]. Par contre, les cellules qui contrôlent l'entrée et l'ouverture des stomates réussissent, elles, à conserver une concentration en sodium basse comme nous le verrons après. Rappelons que les stomates sont de minuscules orifices présents sur les feuilles permettant à la plante de respirer et de prélever le dioxyde de carbone pour effectuer la photosynthèse et donc permettant à la plante de se nourrir [4]. La conséquence pratique importante, c'est que les stomates vont rester ouverts et la plante va continuer à se nourrir en dépit de l'invasion par le sodium, qui, chez une plante dite « normale », induit la fermeture des stomates. En conditions naturelles, ceci s'observe bien : sur les terrains très riches en chlorure de sodium, les asters maritimes restent très petits et ne produisent que quelques capitules à la floraison, alors qu'en terrain saumâtre, plus dilué en sodium, les asters maritimes prennent un port opulent et fleurissent massivement [4].

Un sol riche en chlorure de sodium est souvent associé à une aération limitée et une circulation de l'eau réduite ; ainsi, quand l'humidité est présente, le sol devient marécageux et lorsque l'environnement est sec, le sol craque. La plante souffre alors de sécheresse physiologique car le sodium est plus hydratant que d'autres ions, ce qui explique pourquoi l'eau retenue est importante, même si le sol, riche en chlorure de sodium, est humide [24]. De plus, le sodium et le chlore sont biologiquement des osmolytes agressifs induisant un triple stress [24].

Des mécanismes tels que la compartimentation ionique dans les vacuoles empêchent une accumulation excessive de chlorure de sodium dans le stroma des chloroplastes et sont donc importants pour le maintien de la photosynthèse [92]. Les cellules mésophiles (tissus internes) des milieux nutritifs concentrés en sodium présentent de plus grandes vacuoles et ont donc une plus grande capacité à séquestrer le chlorure de sodium dans leurs compartiments que les cellules issues de milieux non concentrés [92]. Les cellules mésophiles et les tubes du phloème contiennent un plus grand nombre de vésicules, augmentant la surface de la membrane, et auraient donc un rôle dans divers processus tels que le transport, le stockage et la compartimentation du chlorure de sodium [92].

Les concentrations des tissus de la feuille de *Tripolium pannonicum* sont plus élevées que celles des tissus du rhizome pour tous les nutriments, à l'exception du magnésium, du fer, du zinc et du cuivre [65]. L'augmentation de la concentration de sodium dans les tissus des feuilles et des rhizomes de *Tripolium pannonicum* est proportionnelle à une concentration du substrat croissante (jusqu'à 17 000 $mg.L^{-1}$ de sodium) [65]. Dans *Tripolium pannonicum*, une faible concentration en chlorure de sodium (jusqu'à 50 $mmol.L^{-1}$) n'a pas d'effet sur la croissance des feuilles, bien qu'une réduction progressive de la masse de feuilles soit évidente à des concentrations plus élevées. En fait, seul un traitement au chlorure de sodium supérieur à 100 $mmol.L^{-1}$ entraîne une augmentation de la concentration en sodium dans les feuilles de *Tripolium pannonicum* [65].

En revanche, une diminution significative de la concentration en sodium s'observe dans les rhizomes de *Tripolium pannonicum* traitées avec 25 à 200 mmol.L^{-1} de chlorure de sodium [65]. Dans *Tripolium pannonicum* développé en milieu enrichi en chlorure de sodium, le phosphore est réduit dans les feuilles (25 à 200 mmol.L^{-1}) tandis qu'il est augmenté dans les rhizomes (200 à 400 mmol.L^{-1}) [65]. Dans les tissus des feuilles et des rhizomes de *Tripolium pannonicum*, 50 à 100 mmol.L^{-1} de chlorure de sodium causent une petite diminution de la concentration de potassium suivi par une augmentation lorsque la concentration en chlorure de sodium est supérieure à 100 mmol.L^{-1} [65].

Le soufre est un élément essentiel dans la réponse des plantes au stress induit dans la mesure où le rôle du glutathion est connu en tant que défenseur antioxydant. La concentration de soufre diminue dans les tissus foliaires et racinaires de *Tripolium pannonicum* alors que la concentration en sodium augmente [65]. Le traitement au chlorure de sodium entraîne une augmentation de la concentration de fer dans les feuilles et rhizomes de *Tripolium pannonicum*, ainsi qu'une augmentation de la concentration de manganèse. *Tripolium pannonicum* est un halophyte modérément tolérant où seule la croissance des parties souterraines est stimulée lorsque la plante est exposée à une salinité modérée (25 à 100 mmol.L^{-1}) [65]. Par conséquent, certains effets de concentrations élevées de minéraux sous une salinité élevée sont attribués au maintien d'une absorption constante dans une situation où la croissance de l'organe est inhibée, ce qui entraîne une augmentation de la concentration d'un minéral particulier [65]. On suppose donc que si l'absorption de manganèse, fer et cuivre augmente en même temps que la salinité du substrat, ce phénomène est lié à l'égalisation de l'absorption ionique [65].

Bien que la sensibilité au sodium pendant la germination puisse être un obstacle à la culture directe dans le sol enrichi en sodium, elle peut être résolue par la pré-cultivation et la transplantation jusqu'à l'emplacement final [8].

➔ <u>Au niveau histologique et cellulaire</u>

Les asters maritimes n'ont pas de structure glandulaire pour excréter le sodium des feuilles. Par conséquent, leurs mécanismes de tolérance au sodium fonctionnent probablement au niveau cellulaire [93].

Lorsque la concentration en sodium dans le xylème augmente proportionnellement à la concentration dans le sol, le transport du sodium vers la tige augmente si rapidement que la vitesse de séquestration du sodium par les vacuoles peut être insuffisante, causant des dommages au niveau des membranes cellulaires [82]. Le potentiel hydrique du sol diminue avec l'augmentation de la concentration en sodium. En combinaison avec la conductance hydraulique du système sol-rhizome-tige, cette diminution entraîne un transport insuffisant de l'eau vers la tige pour limiter la perte d'eau par évaporation, et la déshydratation des tiges peut alors se produire [82]. Il semble donc prudent que *Tripolium pannonicum* ait un «système d'alerte», sous la forme de concentration en sodium à proximité des cellules stomatiques, initiant une réduction du transport de l'eau vers la tige avec une réponse bien plus rapide que l'augmentation de la concentration en sodium dans le sol [82].

➔ Au niveau des stomates

Il y a des interactions spécifiques sodium-calcium agissant sur la conductance du stomate. Dans l'épiderme de l'aster maritime, la conductance stomatique est inhibée par des concentrations externes en sodium [90]. La réduction du transport en eau autour de la membrane plasmique est due aux effets de la salinité sur le calcium dans le cytosol et à la chaîne de déphosphorylation de l'eau [90]. Lorsque *Tripolium pannonicum* est cultivé à haute salinité, la fermeture stomatique est induite par la présence d'ions sodium dans l'apoplaste entourant les cellules de garde (= cellules stomatiques). L'apparition de ce système dans les halophytes tels que *Tripolium pannonicum*, et pas chez les glycophytes, comme *Aster amellus*, pourtant étroitement apparentés, suggère qu'il pourrait être un facteur important dans le réseau des attributs physiologiques requis pour la tolérance au sodium [82].

Le contenu en sodium des feuilles de *Tripolium pannonicum* semble également toujours plus faible que dans les feuilles d'autres espèces d'Astéracées malgré l'exposition à un même milieu nutritif [94]. Le chlorure de sodium se concentre dans les cellules subsidiaires et épidermiques et particulièrement dans le tissu mésophile (tissu interne de la feuille), ce qui permet de suggérer qu'un mécanisme existe pour limiter son entrée dans la cellule, comme nous l'avons déjà dit. Les cellules stomatiques accumulent du sodium lorsque les plantes poussent dans des conditions de haute teneur en sodium, mais le sodium ne remplace pas complètement le potassium présent dans les cellules. En fait, les cellules stomatiques ont une capacité importante à détecter la concentration adjacente ou intérieure en sodium, et à répondre en régulant ses relations avec l'eau et en augmentant la concentration en sodium dans les tiges [94]. L'augmentation proportionnelle de sodium dans les cellules stomatiques de *Tripolium pannonicum* est plus faible que dans les cellules de plantes halophiles avoisinantes [94]. L'apport de chlorure de sodium aux cellules stomatiques inhibe fortement l'ouverture du stomate, cet effet apparaissant malgré l'entrée d'ions sodium dans ces cellules [94].

Les stomates de *Tripolium pannonicum* isolés sur l'épiderme se ferment donc en présence de chlorure de sodium mais s'ouvrent avec du chlorure de potassium. Lorsque *Tripolium pannonicum* se développe en milieu hautement salé, les ions sodium s'accumulent dans la feuille et se trouvent en concentrations élevées dans toutes les cellules, à l'exception des cellules stomatiques, où le potassium reste l'élément prédominant [82]. Les canaux potassiques de la membrane plasmatique ont des propriétés similaires dans *Tripolium pannonicum* et dans *Aster amellus*, et dans les deux espèces, une perméabilité significative au sodium est mise en évidence [82]. L'halophyte est capable d'initier la régulation négative de l'absorption de potassium en désactivant cette régulation. Ainsi, les changements dans la concentration en sodium de l'apoplaste entourant les cellules stomatiques de *Tripolium pannonicum* sont capables de réguler le taux d'évaporation pour accomplir un contrôle de la quantité de sodium délivrée du rhizome à la tige [82].

Lorsque les cellules stomatiques sont en contact avec des concentrations élevées en chlorure de potassium, l'ouverture des canaux calciques est supprimée d'une manière similaire à d'autres espèces, telles que *Commelina communis* L. [95]. Cependant, en présence de chlorure de sodium, ces ions calcium ont l'effet opposé, réduisant la réponse de fermeture du canal [95]. L'augmentation de la présence d'ions calcium réduit l'effet du sodium sur la conductance stomatique dans la plante entière ainsi que dans l'épiderme isolé [95]. Cette constatation est cohérente avec le rôle bien établi du calcium dans l'augmentation de la résistance à la salinité : en présence de calcium en concentration élevée, la plante peut tolérer une plus grande consommation de sodium et donc le besoin d'évaporation est réduit pour limiter la fermeture stomatique partielle [95]. Par conséquent, la réponse de fermeture des stomates aux ions sodium peut apporter une contribution importante à la tolérance envers la salinité de cette espèce [95].

Alors que la capacité des cellules de l'aster maritime à accumuler du sodium dans les vacuoles devient difficile, la concentration des ions sodium dans l'apoplaste autour des cellules stomatiques croît [94]. Cette réponse de l'organisme cause la clôture partielle des stomates, réduit l'évaporation et augmente l'efficacité de l'utilisation d'eau [94]. Des apports croissants en calcium réduisent les effets du sodium sur la conductance stomatique de la plante, tout comme sur l'épiderme isolé [94]. En présence de calcium, la plante peut tolérer un apport en sodium plus important ; c'est pourquoi le besoin d'évaporation est moins important pour réduire la fermeture du stomate [94].

La concentration croissante d'ions sodium dans l'apoplaste autour des cellules stomatiques dans les asters maritimes provoquant une fermeture partielle des stomates, elle réduit l'évaporation et augmente l'efficacité de l'utilisation de l'eau. Ces mécanismes de tolérance à la salinité par régulation ionique dépendent de la dilution du sodium, de la compartimentation et de l'excrétion par pompe, canal ou anti-porteur dans la membrane plasmique et le tonoplaste [93].

➔ <u>Au niveau chimique</u>

Tripolium pannonicum est considéré comme un halophyte facultatif puisque les concentrations optimales en sodium pour la germination et la croissance sont relativement faibles, atteignant des niveaux de concentrations d'environ 3% de chlorure de sodium [42].

Comme nous l'avons vu précédemment, les effets de concentrations importantes en minéraux sous une teneur en sodium élevée sont attribués au maintien d'une absorption constante lorsque la croissance organique est inhibée, entraînant une hausse de la concentration spécifique d'un minéral[65]. Ainsi, si l'absorption de métaux augmente en même temps que la salinité du substrat, ceci est lié à l'équilibre ionique retrouvé [65].

De nombreux métabolites intéressants en pharmacognosie, ayant une valeur nutritive et alimentaire tels que les acides phénoliques, acides ascorbiques, flavonoïdes, reflétant la capacité anti-oxydante, sont analysés pour connaître le potentiel des plantes dans une étude menée en 2014 par Boestfleish *et al.* [83]. Selon cette étude, la quantité d'acide ascorbique, d'acide déhydro-ascorbique et d'acide ascorbique total augmente clairement avec la concentration en chlorure de sodium. Les concentrations en phénols et flavonoïdes augmentent avec la croissance de la plante en présence de chlorure de sodium [83]. La concentration en chlorophylle et en caroténoïde augmente, elle aussi, avec l'augmentation de la salinité. L'augmentation des concentrations en chlorure de sodium n'induit pas de meilleure capacité anti-oxydante, bien qu'il y ait clairement une augmentation des antioxydants potentiels [83], mais la capacité anti-oxydante totale des halophytes est plus importante que celle des fruits et légumes habituellement vendus sur les marchés, démontrant le potentiel de ces espèces en tant qu'aliments fonctionnels et nutritifs [83].

Dans les feuilles d'aster maritime, l'activité pectinestérase est d'autant plus faible que le milieu nutritif sur lequel les plantes évoluent est enrichi en chlorure de sodium [96]. Ainsi, la méthylation des acides uroniques des composés pectiques demeure forte en présence de chlorure de sodium, permettant une meilleure plasticité des parois, une meilleure croissance cellulaire et une hausse de la capacité d'échange cationique [96].

L'aster maritime accumule, en fait, plus de potassium que de sodium. L'osmolarité de la sève dans la feuille augmente alors avec la concentration en sodium [97]. Le taux d'évaporation diminue, ainsi que l'assimilation de dioxyde de carbone, avec l'augmentation de la concentration en sodium. En fait, *Tripolium pannonicum* augmente proportionnellement les niveaux de désactivation non photochimique avec des concentrations croissantes de sodium. Dans l'aster maritime, avec une concentration importante en sodium, l'activité P-ATPase diminue, l'activité V-ATPase reste stable alors que F-ATPase augmente [97]. L'activité F-ATPase est liée au passage de protons (H^+) dans le chloroplaste, l'activité V-ATPase est liée au passage de ces ions, hydrolysés, dans les vacuoles de la plante, alors que l'activité P-ATPase concerne des ions potassium ou calcium transportés contre leur gradient de potentiel pour maintenir le potentiel électrochimique de la membrane [97].

L'activité ATPase est importante dans l'aster maritime. Les halophytes exposés au sodium montrent aussi une augmentation du taux de production d'oxygène. Les halophytes s'adaptent rapidement pour contrôler les taux d'activité ATPase consécutifs à l'exposition au sodium, contrairement à d'autres espèces végétales. La tolérance au sodium n'est donc pas apportée par une variation des acides aminés [98].

La capacité à contrôler la fuite de composés phosphorylés en dehors du chloroplaste dans des conditions salines est plus importante chez les halophytes que chez les glycophytes, comme nous venons de le démontrer [98]. En effet, quelques-unes des enzymes présentes dans l'aster maritime, comme le chloroplaste ATP-ase, semblent tolérantes au sodium, pendant que les activités catalytiques d'autres enzymes, comme le pyruvate kinase et l'enzyme malique, sont inhibées par l'ajout de chlorure de sodium [98]. L'acide glutamique et l'acide aspartique peuvent être séparés et les résidus acides de ces acides aminés sont importants pour la tolérance au sodium des halophiles [98]. La F-ATPase, comme exemple d'enzyme tolérante au sodium, peut être isolée des feuilles d'aster maritime. *Tripolium pannonicum* a donc des capacités prononcées, en cas d'exposition au sodium, pour la fuite de composés phosphorylés sur les chloroplastes [98].

La tolérance au sodium des plantes halophytiques repose, pour l'essentiel, sur l'absorption ionique contrôlée et la compartimentation des ions sodium, potassium et chlore dans les vacuoles, ainsi que la synthèse de solutés organiques compatibles dans le cytoplasme [63]. En plus de molécules osmotiquement actives, un amas de composés non enzymatiques avec des propriétés anti-oxydantes est rassemblé dans les cellules végétales pour compenser le stress oxydatif causé par la salinité, cet amas étant potentiellement précieux pour la qualité nutritionnelle du produit végétal [63]. La composition chimique des feuilles change avec la salinité, présentant des niveaux élevés de conductivité électrique des solutés solubles totaux et des composés antioxydants non enzymatiques : acide ascorbique, polyphénols [63].

La salinisation peut entraîner une carence en micronutriments provenant de l'alcalinisation du sol ou de la compétition ionique. Par conséquent, la chlorose foliaire, qui se produit dans les plantes irriguées avec de l'eau salée, peut être attribuée soit au fer, soit à la carence en nitrate, comme cela sera étudiée plus tard [63]. L'acide ascorbique joue un rôle important dans la récupération des espèces réactives à l'oxygène, dont la production est élevée pendant les stress biotiques et abiotiques, y compris la salinité. Vu ainsi, l'augmentation significative de la teneur en polyphénols dans les feuilles de *Tripolium pannonicum* en réponse à la salinité augmente non seulement la tolérance au sodium de l'espèce, mais améliore également la qualité chimique en tant que légume [63].

Une réduction de la chlorophylle et du β-carotène avec une salinité croissante, phénomène courant chez les glycophytes et les halophytes, n'est pas observée chez les feuilles de *Tripolium pannonicum*, favorisant sa tolérance au sodium et la bonne performance de ce produit vert commercialisable, également cultivé en conditions d'irrigation et de salinité élevées. En effet, des niveaux d'irrigation de l'eau modérément concentrés en sodium améliorent le rendement et la qualité du légume récolté [63].

Même si la teneur en chlorophylle des feuilles de *Tripolium pannonicum* sur une base fraîche ne modifie pas les feuilles à salinité accrue, la teneur en chlorophylle sur une base de surface double en raison de l'augmentation de l'épaisseur des feuilles à une salinité accrue [99].

➔ <u>Mécanismes de régulation osmotique du sodium</u>

En ce qui concerne les quatre contraintes majeures de la salinité sur la croissance des plantes que sont les effets osmotiques, la restriction de l'échange gazeux (dioxyde de carbone), la toxicité ionique et le déséquilibre nutritionnel, l'effet osmotique est la principale contrainte affectant la plante *Tripolium pannonicum*, qui réagit à cela en diminuant significativement le potentiel hydrique des feuilles et le potentiel osmotique de tous les organes [77]. Lorsque le potentiel hydrique des feuilles est inférieur à celui de la solution nutritive, les plantes semblent capables de prendre suffisamment d'eau afin de maintenir un bilan hydrique positif. Cependant, il ne peut être complètement exclu que le transport de l'eau à travers la plante est entravé et que le potentiel hydrique, visiblement négatif à des niveaux élevés de salinité, est un signe de déshydratation [77].

L’ajustement osmotique est principalement dû à l'accumulation de sodium et de chlorure; leur contribution au potentiel osmotique des feuilles est passée d'environ 20 % à plus de 40 % pour les feuilles jeunes et de 9 à 19 % pour les feuilles adultes à un peu moins de 40 % respectivement [77]. *Tripolium pannonicum* assure l'approvisionnement en eau et en éléments nutritifs, la pression de turgescence et la croissance par accumulation de chlorure de sodium [77]. En utilisant cette stratégie, *Tripolium pannonicum* économise de l'énergie dans la mesure où il n'a pas besoin de synthétiser de grandes quantités de solutés compatibles ou d'absorber activement les nutriments minéraux pour l'ajustement osmotique [77].

Ces mécanismes sont très énergivores et limitent la production de biomasse ou des mécanismes d'adaptation. L'accumulation de sodium est plus faible dans les racines principales. Ceci est probablement dû à la sélectivité K^+/Na^+ accrue des racines latérales qui sont le site principal d'exclusion du sodium et servent de «filtre à sodium» [77]. Comme les pétioles présentent une diminution de la sélectivité (alors que la sélectivité des feuilles augmente), ils forment un second "filtre" ou plutôt un "tampon sodium", empêchant une accumulation excessive de chlorure de sodium et une toxicité ionique dans les feuilles photo-synthétiquement actives [77]. Malgré certains signes de toxicité ionique et de déséquilibre nutritionnel, ces facteurs ne semblent pas être principalement responsables de la tolérance limitée de *Tripolium pannonicum* à la salinité [77].

Un autre moyen de réduire l'accumulation de sodium dans *Tripolium pannonicum* est le transfert de chlorure de sodium dans les feuilles anciennes. En effet, les feuilles anciennes présentent des signes de toxicité de sodium et/ou de chlorure avant de dépérir. La priorité de *Tripolium pannonicum* ne semble pas être la réduction de la perte aqueuse, mais plutôt la minimisation de la photo-respiration, la maximisation de la photosynthèse ainsi que le gain d'énergie [77]. La forte demande énergétique pour les mécanismes de tolérance à la salinité semble contribuer à la tolérance limitée à la salinité de *Tripolium pannonicum* [77].

Afin de maintenir un bilan hydrique positif, les plantes traitées avec une concentration importante en sodium augmentent la résistance stomatique. La fermeture des stomates entraîne une diminution significative de la photosynthèse et donc de l’efficacité de l’utilisation de l’eau. Le taux d'assimilation de l’eau ainsi altéré contribue à la diminution significative de la croissance (réduction de 50 % du rendement maximal entre 50 % et 75 % de salinité de l’eau de mer), ainsi qu’à l’augmentation de la consommation d'énergie, nécessaire pour divers mécanismes de tolérance à la salinité, comme la synthèse améliorée de solutés compatibles (proline, glucides) et de protéines induites par le stress [77].

La photosynthèse de *Tripolium pannonicum* est dite CAM [17], c’est-à-dire qu’elle est une voie de fixation du carbone qui s’adapte aux conditions arides de l’environnement. Ce métabolisme CAM est un métabolisme d’acide crassulacéen. Il permet de transformer l’énergie lumineuse en énergie chimique et donc le dioxyde de carbone en différents sucres. La nuit, les stomates s’ouvrent, le dioxyde de carbone entre et se fixe sur un acide en C3, devenant un acide organique en C4. Le jour, les stomates sont fermés et, se met en route la phase photochimique, donnant de l’énergie. La photosynthèse CAM se caractérise par une croissance lente, constante et on la trouve généralement sur des sols à réserve en eau réduite.

Les fluctuations environnementales des marais salés requièrent une haute plasticité physiologique, résultant de fortes variations phénotypiques et biochimiques entre les plantes au niveau individuel, au niveau des populations et des espèces [83]. L'aster maritime n'accumule pas de composés secondaires lorsqu'il est exposé à une salinité supérieure à 15 $g.kg^{-1}$ d'eau. Cela indique que ce niveau de salinité est optimal et qu'il est insuffisant pour induire une réponse au stress ou refléter un ajustement des mécanismes antioxydants et des mécanismes de résistance à l'augmentation du stress [83]. L'aster maritime ne montre pas de différence en fonction du temps passé dans des conditions en milieu nutritif riche ou non en sodium [83].

➔ Effet du sodium associé au chlore

Le sodium et le chlore sont biologiquement des « osmolytes agressifs » qui induisent une triple contrainte avec le sodium, les ions et la déshydratation par leurs caractéristiques. L'éthylène intervient comme une phytohormone impliquée dans les réactions aux différentes contraintes environnementales et induit ainsi, par l'intermédiaire des cellules apoptotiques (c'est-à-dire de mort programmée), la formation de l'aérenchyme. La formation de l'aérenchyme est exprimée par la séparation et désintégration cellulaire, suivi de l'agrandissement des espaces entre les cellules dégradées [24]. La présence claire de cet aérenchyme peut expliquer le fait que cette plante halophile puisse pousser en cas d'inondation [24].

L'adaptation de l'aster maritime à la salinité peut s'effectuer par ajustement osmotique, par l'intermédiaire de sodium et de chlore accumulés. Cette plante possède des caractéristiques typiques des halophytes (succulence, neutralisation de l'excès de sel, absorption racinaire restreinte, sécrétion de sodium) mais elle ne possède pas de mécanismes de tolérance à la sécheresse. En réponse au stress sodique, des osmo-protecteurs tels que la proline, la glycine bétaïne, le tréhalose, et d'autres sont synthétisés dans la plupart des plantes. Dans l'aster maritime, la proline et la glycine bétaïne sont donc également accumulées sous stress sodique [100]. Le sodium et le chlore dans les vacuoles, ainsi que la proline ou glycine bétaïne dans le cytosol indiquent que les halophytes peuvent développer la capacité à isoler le sodium [100]. Par conséquent, nous suggérons que le sodium et le chlore sont utilisés comme régulateurs du potentiel osmotique, avec le sodium et le chlore localisés dans les vacuoles et osmo-protecteurs dans le cytosol, pour ajuster l'équilibre osmotique entre le cytosol et la vacuole dans l'aster maritime. Les feuilles soumises à des conditions d'inondation ne récupèrent pas complètement de la photosynthèse par saturation en dioxyde de carbone, ce qui indique que des dommages irréversibles se sont produits dans les feuilles déshydratées ayant perdu leur turgescence [100].

Dans les feuilles basses, il y a chlorose inter-veineuse, ressemblant à des symptômes de manque de magnésium. La croissance des plantes est sensible au chlore. La présence de chlore réduit significativement la photosynthèse alors que la croissance des plantes est hautement corrélée à la photosynthèse [90]. Il existe deux types de sites de liaisons pour le chlore, la plus forte étant la principale ou seule activatrice de l'évolution en oxygène, alors que la plus faible cause l'enrichissement en ions chlorure [51].

Nous retiendrons donc que le sodium agit à tous les niveaux dans la croissance de *Tripolium pannonicum* et est lié à de nombreux autres composés. Les mécanismes de régulation du sodium sont également très importants dans la plante.

Le facteur qui influence la croissance de toutes les plantes de la famille des Astéracées est le calcium [90]. Après l'influence du sodium sur l'aster maritime, il paraît donc utile d'étudier l'influence du calcium.

- **Calcium**

Chez toutes les espèces d'Astéracées, le calcium est nécessaire. La capacité du calcium à former des liens intermoléculaires donne un rôle important pour maintenir l'intégrité et la structure des membranes et des parois cellulaires. Le calcium est aussi un second messager de nombreux signaux de transduction internes aux cellules [90]. Lorsque le calcium est introduit en présence de chlorure de sodium, la concentration de calcium empêche la réduction de la conductance stomatique de l'aster maritime [90]. Par contre, en présence de chlorure de potassium, la concentration en calcium réduit la conductance stomatique. Ces réponses sont liées aux interactions sodium-calcium dans la membrane plasmique des cellules stomatiques et aux effets des flux de sodium, de calcium et de potassium [90]. La salinité réduit l'évaporation des feuilles mais la supplémentation en calcium n'altère pas ce taux d'évaporation [90].

Pour expliquer cela, le transport d'eau est un facteur pouvant limiter la croissance de la plante et étant affecté par le ratio sodium-calcium dans les rhizomes et feuilles. L'augmentation de calcium empêche alors complètement l'inhibition de la conductance hydraulique, mais l'élongation de la feuille reste partiellement inhibée [90]. Le calcium inhibe la croissance en sodium de la plupart des plantes. Dans des conditions nutritives en milieu enrichi en chlorure de sodium, la plupart des espèces répondent favorablement à une supplémentation en calcium. L'augmentation de calcium peut affecter la longueur et croissance des plantes sous haute concentration saline [90]. La réduction du transport en eau autour de la membrane plasmique est donc due aux effets de la salinité sur le calcium dans le cytosol et à la chaîne de déphosphorylation de l'eau [90].

Le calcium est connu pour jouer un rôle particulier dans la tolérance à la salinité. La concentration accrue de calcium dans les cellules a, en fait, un effet protecteur contre la concentration élevée de sodium, y compris contre la minimisation de la fuite de potassium du cytosol, ainsi qu'il protège l'intégrité de la membrane contre le remplacement du sodium, du calcium et du magnésium [65].

Lorsque la capacité des cellules de l'aster maritime à accumuler du sodium dans les vacuoles est outrepassée, la concentration des ions sodium dans l'apoplaste autour des cellules stomatiques augmente [94]. Ce phénomène entraîne, comme nous l'avons démontré, une clôture partielle des stomates, réduit l'évaporation et augmente l'efficacité de l'utilisation d'eau. Des apports croissants en calcium réduisent les effets du sodium sur la conductance des stomates dans la plante entière et donc au niveau de l'épiderme également [94]. Lorsque les cellules stomatiques sont en présence de chlorure de potassium, l'ouverture des canaux calcium est supprimée [94]. En présence de chlorure de sodium, les ions calcium ont l'effet opposé et réduisent la réponse de fermeture du canal [94]. tout comme sur l'épiderme isolé [94]. En présence de calcium, la plante peut donc tolérer un apport en sodium plus important ; c'est pourquoi il y a un besoin diminué en évaporation pour réduire la fermeture du stomate [94,95]. Ce phénomène, présent chez *Tripolium pannonicum* , l'est d'une manière similaire chez d'autres espèces, comme par exemple *Commelina communis* L [95].

Finalement, nous retiendrons que le calcium protège les cellules d'une concentration trop élevée en sodium par l'intermédiaire de mécanismes liés à l'osmolarité, au niveau des stomates.

Après avoir étudié deux des facteurs les plus importants à la croissance des plantes, il semble intéressant de voir comment l'azote, élément nutritif limitant pour la plupart des plantes, interagit sur l'aster maritime.

- **Azote**

Nous allons ici étudier les effets de l'azote sur l'aster ainsi que la composition chimique de l'aster maritime.

La concentration naturelle en azote de l'aster maritime, *Tripolium pannonicum,* est comprise entre 10 et 20 $mg.g^{-1}$ [17]. Les effluents salins utilisés pour la culture des halophytes doivent contenir une concentration de nitrate d'au moins 10 $mg.L^{-1}$ [101].

Tripolium pannonicum est une plante cultivée pour le commerce, donc récoltée en grandes quantités ; cela entraîne la chlorose des feuilles, liée à des carences en azote et fer [63]. L'enzyme nitrate réductase catalyse la première étape et limite la réduction de nitrates en nitrites dans l'assimilation des nitrates des végétaux [63]. L'activité nitrate réductase est multipliée par trois suite à un enrichissement du sol en fer. Cette augmentation de l'activité nitrate réductase est associée à une décroissance de la concentration en nitrates dans la feuille [63]. En conclusion, la déficience en fer, ajoutée à la chlorose des feuilles réduit la qualité de la feuille d'aster maritime en tant que légume dans la mesure où elle permet l'augmentation de la concentration en nitrates de la feuille [63]. La diminution des ressources d'irrigation en eau et l'augmentation de la salinisation des sols sont des problèmes persistants dans les zones arides et semi-arides. La formation de chélate de fer est donc importante pour prévenir la chlorose des feuilles qui apparaît lors de la culture intensive de *Tripolium pannonicum* en milieu aride [63].

Le devenir et les effets des macronutriments azote et phosphore et des métaux lourds zinc, cuivre et cadmium ne sont que légèrement affectées par l'addition de sédiments dans les écosystèmes de marais salés [102].

Des apports élevés en azote et en phosphore sont observés chez *Tripolium pannonicum*. Cela en fait un bon candidat dans le traitement de la pollution de l'eau[103]. Le besoin croissant d'un développement de culture respectueuse de l'environnement peut, en partie, être résolu en utilisant des plantes halophytiques dans des systèmes d'aquaculture multi-trophique éliminant les déchets d'azote [104]. Deux espèces, *Salicornia europaea* et *Tripolium pannonicum*, sont identifiées comme étant potentiellement candidates à ce système en raison de leur tolérance au sodium, de leurs capacités d'élimination de l'azote et de leur grande valeur commerciale en tant qu'aliment de consommation humaine [104]. Les plants de *Salicornia europaea* produisent moins de biomasse lorsqu'ils sont cultivés dans NH_4^+ par rapport à une culture sous NO_3^- ou NH_4NO_3, tandis que la biomasse de *Tripolium pannonicum* n'est pas affectée par la forme dans laquelle l'azote est fourni pour la culture [104].

Tandis que l'absorption maximale de NH_4-N de *Salicornia europaea* ne diffère pas entre les différentes cultures, l'absorption de NH_4-N dans *Tripolium pannonicum* est plus élevée dans les plants privés de nutriments [104]. Lorsque seul NO_3^- est fourni et que les plantes ne sont pas privées de nutriments, l'absorption maximale de NO_3-N est faible, plus faible qu'en conditions de privation. La comparaison de l'absorption d'azote des plantes privées ou non de substrats démontre la nécessité d'une interprétation prudente des taux d'absorption d'azote dans différentes conditions [104]. *Salicornia europaea* et *Tripolium pannonicum* sont , par conséquent, capables d'une production de biomasse élevée et d'élimination de l'azote, ce qui en fait des espèces à inclure dans l'intégration d'aquaculture multi-trophique efficace [104].

Avec des périodes croissantes d'apport de NO_3^- hebdomadaires, le poids sec de *Tripolium pannonicum* s'accroît. Lorsque l'apport de NO_3^- est fourni plus de 48 heures par semaine, le poids sec et la teneur en azote organique dans les tiges n'augmente pas, alors que la teneur en NO_3^- dans les tiges et les rhizomes évolue [105]. Avec une nutrition alternée de solution contenant NO_3^- et Cl^-, la teneur en NO_3^- dans la tige est moindre par rapport à la teneur des tiges produites dans des solutions dans lesquelles NO_3^- alterne avec SO_4^{2-}. En conclusion, le NO_3^- n'a pas de fonction spécifique dans l'osmo-régulation [105].

L'absorption d'azote représente plus de 80 % de l'absorption totale d'ions dans les rhizomes et peut, par conséquent, entraîner une perte de vitalité importante. L'inondation diminue de 75 % l'absorption d'azote, un chiffre supérieur à ce que l'on attend d'une plante subissant régulièrement des inondations [106]. La réduction du flux de xylème réprime l'absorption d'azote [106]. La majeure partie de la plante est obtenue à partir d'ammonium (NH_4^+) et cela justifie les faibles concentrations en nitrates des rhizomes et des tiges ainsi que les faibles taux de réduction de nitrates.

Les mycorhizes cultivés en conditions d'inondation ont tendance à avoir une activité de nitrate réductase relativement plus importante dans les rhizomes que dans les tiges [106]. Le changement du site principal de réduction des nitrates est une réponse courante des plantes à certains stress, mais dans ce cas, l'augmentation de l'activité nitrate réductase dans les rhizomes peut être plus facilement liée au pH qu'à des avantages ou inconvénients de la réduction des nitrates [106]. L'importance de l'activité nitrate réductase au niveau du rhizome dans le maintien du pH cellulaire est mise en exergue par le fait que l'addition de nitrate peut prolonger la survie de l'anoxie, en supprimant éventuellement l'acidification cytoplasmique [106]. Au niveau physiologique, le remplacement de la respiration oxydante par la fermentation est essentiel [106]. En raison du faible rendement énergétique de la fermentation par rapport à la respiration, l'apport en énergie cellulaire est limité, affectant ainsi le maintien de processus tels que l'absorption d'ions [106].

Contrairement à ce qui est observé chez des plantes non soumises aux inondations, les mycorhizes ont un effet positif sur l'acquisition d'azote par les plantes soumises aux inondations [106]. Cette amélioration apportée par les mycorhizes se traduit par une augmentation du poids sec de la plante, et peut être liée aux changements imposés sur la biomasse, aux rapports rhizomes/tiges inférieurs et à l'augmentation de l'acquisition d'azote [106]. L'acquisition réduite d'azote en conditions d'inondation est probablement liée au faible niveau d'énergie des rhizomes inondés et aux coûts énergétiques de l'absorption et de l'assimilation d'azote [106]. En plus de la limitation énergétique liée au passage de la respiration à la fermentation pendant l'inondation, l'absorption modifiée d'azote est le résultat d'une faible évaporation [106].

Finalement, l'azote a donc surtout un rôle dans la photosynthèse et dans la production d'énergie. Il est, lui aussi, lié à d'autres composés organiques.

Après avoir observé comment agissent les éléments sodium, calcium et azote, prédominants dans l'aster maritime, il paraît utile d'étudier les autres éléments nutritifs et environnementaux pouvant impacter la croissance de la plante. Ainsi, nous allons étudier ici le potassium, le carbone, la lumière, l'eau, l'oxygène, le pH, la température ainsi que l'influence des métaux afin d'évaluer leur impact sur la population de l'aster maritime.

- **Potassium**

De la même manière que les éléments vus précédemment, le potassium aurait un rôle notable dans la tolérance des plantes au sodium. Le schéma idéal pour la tolérance au sodium des halophiles consiste, en effet, au maintien d'une forte concentration de potassium et d'une faible concentration en sodium au niveau cellulaire ; cependant, ces deux ions sont antagonistes de mêmes sites d'action [24]. Les cellules de l'aster maritime semblent fonctionner se servir du potassium et d'anions associés pour adapter la turgescence, c'est-à-dire la capacité d'adaptation de la plante aux différentes contraintes en augmentant ou diminuant la croissance cellulaire [94].

L'halophyte *Tripolium pannonicum* accumule remarquablement les ions potassium pour l'homéostasie ionique, même sous concentration élevée en chlorure de sodium. En outre, les concentrations en calcium, en fer et en magnésium sont élevées dans la zone des rhizomes externes, contrairement à celles de phosphore, soufre, chlore et potassium. Pour la survie de la plante dans des conditions en milieu nutritif hautement salé, maintenir le bon équilibre ionique est nécessaire [107]. L'homéostasie ionique est maintenue par des transporteurs membranaires tels que SOS1 (pour lequel le sodium est trop sensible), NHX1 (échangeur Na^+/H^+), H^+-ATPase et un transporteur K^+ de haute affinité [107].

Ainsi, le sodium est utilisé pour réguler l'osmolarité dans la vacuole, réduisant ainsi les besoins de la plante en d'autres macronutriments tels que le potassium [90]. Dans les tissus des feuilles et des rhizomes de *Tripolium pannonicum*, 50 à 100 $mmol.L^{-1}$ de chlorure de sodium causent une petite mais significative diminution de la concentration de potassium suivi par une augmentation lorsque la concentration en chlorure de sodium est supérieure à 100 $mmol.L^{-1}$ [65].

De plus, les stomates de *Tripolium pannonicum* isolés sur l'épiderme se ferment en présence de chlorure de sodium mais s'ouvrent avec du chlorure de potassium. Lorsque *Tripolium pannonicum* se développe en milieu hautement salé, les ions sodium s'accumulent dans la feuille et se trouvent en concentrations élevées dans toutes les cellules, à l'exception des cellules stomatiques, où le potassium reste alors l'élément qui prédomine [82]. Les canaux potassiques de la membrane plasmatique ont des propriétés similaires dans *Tripolium pannonicum* et *Aster amellus*, et dans ces deux espèces, fortement apparentées, une perméabilité significative au sodium est mise en évidence [82]. Les halophytes sont capables d'initier la régulation négative de l'absorption de potassium en désactivant cette régulation. La concentration en chlorure de potassium dans les cellules stomatiques permet donc également de supprimer l'ouverture de canaux calciques [95].

- **Dioxyde de carbone**

Dans une étude menée par Geissler *et al.* en 2009, l'interaction entre la salinité du chlorure de sodium et la concentration élevée de dioxyde de carbone (CO_2) atmosphérique sur l'échange gazeux, la composition pigmentaire des feuilles et l'ultrastructure foliaire de l'halophyte *Tripolium pannonicum* est étudiée [92]. Les plantes sont irriguées avec cinq niveaux de salinité différents (exprimés en pourcentage de salinité par rapport à l'eau de mer) sous dioxyde de carbone ambiant et élevé (520 ppm) [92]. Dans des conditions riches en sodium et à dioxyde de carbone ambiant, la résistance aux stomates et au mésophile augmente, entraînant une diminution significative de la photosynthèse, de l'efficacité de l'utilisation de l'eau et une augmentation du stress oxydatif. L'augmentation du stress oxydatif est indiqué par des dilatations des membranes thylakoïdes et une augmentation de l'activité de super oxyde dismutase [92]. Il peut être contré par des parois cellulaires épidermiques des feuilles plus épaisses, une cuticule plus épaisse, une teneur réduite en chlorophylle, une augmentation du rapport chlorophylle a/b et un déclin transitoire de l'efficacité photosynthétique. Le dioxyde de carbone à teneur élevée entraîne, dans le sens contraire, une augmentation significative de la photosynthèse et de l'évaluation de l'utilisation de l'eau [92]. L'amélioration de l'approvisionnement en eau et en énergie est utilisée pour augmenter l'investissement dans des mécanismes réduisant la perte d'eau et le stress oxydatif (parois cellulaires et cuticules plus épaisses, teneur plus élevée en chlorophylle et caroténoïdes, activité super oxyde dismutase plus élevée) [92]. Comme ces mécanismes peuvent améliorer la survie en conditions enrichies en sodium, *Tripolium pannonicum* semble être un halophyte prometteur dans ma culture commerciale, pouvant aider au dessalement et à la récupération des terres dégradées [92]. L'un des avantages écologiques d'une utilisation durable de *Tripolium pannonicum* est le fait que chaque nouvelle population de plantes peut séquestrer le dioxyde de carbone et ainsi, contrecarrer l'effet de serre [92]. Cela est vrai pour des espèces annuelles et bisannuelles si la partie de la biomasse non utilisée (dans notre cas les rhizomes) reste en permanence dans le sol [92].

D'autre part, les halophytes sont susceptibles d'être des plantes prometteuses dans un futur proche avec des concentrations accrues en dioxyde de carbone atmosphérique car ces concentrations peuvent augmenter leur tolérance au sodium et la productivité [92]. Selon la littérature, *Tripolium pannonicum* est donc un halophyte potentiellement prometteur pour les cultures commerciales, utilisé en alimentaire, puisque ses feuilles ont une valeur nutritive importante et peuvent être consommées comme salade ou légume, utilisé pour le fourrage et en tant que plante ornementale [92].

Une concentration élevée de dioxyde de carbone atmosphérique semble atténuer certains des effets négatifs de la salinité du chlorure de sodium sur *Tripolium pannonicum* [92]. Le dioxyde de carbone en concentration élevée entraîne une augmentation de la concentration de dioxyde de carbone entre les cellules et un taux d'assimilation élevé, conduisant à une amélioration de l'efficacité de l'utilisation de l'eau sous traitement enrichi en chlorure de sodium. De ces résultats, la déduction qui s'impose est que les plantes ont un meilleur approvisionnement en substances organiques riches en énergie ainsi que des relations hydriques améliorées [92]. La concentration élevée de dioxyde de carbone augmente l'apport énergétique et hydrique de *Tripolium pannonicum*, améliore le stress oxydatif et améliore ainsi la survie de cette plante dans les habitats enrichis en chlorure de sodium [92].

L'efficacité accrue de l'utilisation de l'azote, dans des conditions salines en raison de la teneur plus élevée en carbone des tissus, peut également être bénéfique pour les plantes, et l'influence positive de la concentration élevée en dioxyde de carbone contribue à une tolérance plus élevée au sodium. Mis à part les éléments carbone et azote, la concentration élevée en dioxyde de carbone n'entraîne que de légers changements dans la teneur en minéraux de *Tripolium pannonicum* [77]. De plus, le stress oxydatif en est diminué. En raison de l'amélioration de la photosynthèse, *Tripolium pannonicum* est mieux fourni en substances organiques riches en énergie lorsque la concentration en dioxyde de carbone est élevée. Ceci permet une accumulation accrue de glucides solubles, intéressants au niveau nutritif. La teneur plus élevée en glucides peut également améliorer la tolérance au sodium [77].

La synthèse améliorée de proline et de protéines sous une concentration élevée en dioxyde de carbone entraîne une meilleure tolérance au sodium et est compatible avec la diminution de la teneur en azote dans les feuilles. La haute teneur en dioxyde de carbone a moins d'influence sur la teneur en azote que sous dioxyde de carbone ambiant, de sorte qu'aucune baisse significative du sodium n'est observée dans la teneur en azote sous conditions enrichies en dioxyde de carbone [77]. Tous ces procédés sont dépendants d'énergie et peuvent réduire la production de biomasse. D'une part, le dioxyde de carbone élevé peut améliorer la tolérance au sel des plantes comme *Tripolium pannonicum*, en raison de son effet positif sur les relations hydriques de ces plantes, améliorant leur potentiel en tant que cultures commerciales. En effet, le dioxyde de carbone élevé peut améliorer les relations hydriques (potentiel d'eau plus élevé) mais aussi la croissance de *Tripolium pannonicum* [77]. La concentration élevée de dioxyde de carbone dans l'atmosphère entraîne une augmentation de la photosynthèse et de l'efficacité de l'utilisation de l'eau. En réduisant la résistance stomatique, le gain d'énergie est maximisé. L'apport supplémentaire en substances organiques riches en énergie n'est pas utilisé pour produire plus de biomasse, mais pour augmenter l'investissement dans des mécanismes de tolérance à la salinité, par exemple pour une synthèse améliorée de la proline, des glucides et des protéines [77]. Cela a conduit à un taux de survie plus élevé dans des conditions salines, c'est-à-dire à une tolérance au sodium améliorée [77].

Ces mécanismes sont liés aux quatre contraintes majeures de la salinité sur la croissance des plantes, à savoir les effets osmotiques, la restriction de l'échange de CO_2, la toxicité ionique et le déséquilibre nutritionnel. Le stress osmotique, dû au faible potentiel hydrique des sols enrichis en sodium, oblige les plantes à minimiser la perte d'eau car la croissance dépend de la capacité à maintenir un taux de photosynthèse élevé et une évaporation faible dans le même temps [77]. Dans ce contexte, la croissance des plantes est liée à la consommation d'énergie et à l'échange de gaz. L'absorption de sodium, son accumulation et le transport à l'intérieur de la plante doivent être étroitement contrôlés et coordonnés afin d'éviter le stress ionique [77]. En revanche, étant principalement soumis à la toxicité ionique et au déséquilibre nutritionnel, *Tripolium pannonicum* réduit le déficit hydrique par accumulation de sodium. Ces deux facteurs peuvent être contrebalancés, par compartimentage de sodium dans la vacuole ou par re-translocation via le phloème. L'équilibre osmotique entre les compartiments cellulaires et les organes est maintenu par l'accumulation de solutés organiques compatibles dans le cytoplasme, comme la proline, observée chez *Tripolium pannonicum* [77].

Dans cette partie, l'influence d'une concentration élevée de dioxyde de carbone atmosphérique sur la tolérance à la salinité de l'halophyte commercial *Tripolium pannonicum*, est étudiée, mettant ainsi l'accent sur l'expression de protéines et sur les activités enzymatiques. Les plantes sont cultivées en culture hydroponique à l'aide d'une solution nutritive avec ou sans chlorure de sodium, sous dioxyde de carbone ambiant (380 ppm) et élevé (520 ppm) [108]. Sous la concentration en dioxyde de carbone ambiant, des expressions et activités améliorées des enzymes anti-oxydantes super oxyde dismutase, ascorbate peroxydase et glutathion-S-transférase dans les conditions enrichies en sodium sont enregistrées en réaction au stress oxydatif [108]. Le dioxyde de carbone élevé conduit à des expressions et des activités enzymatiques significativement plus élevées dans les conditions enrichies en sodium, de sorte que les espèces réactives à l'oxygène pourraient être détoxifiées plus efficacement [108].

En outre, l'expression d'une protéine de protection contre le choc thermique augmente avec la salinité et est encore améliorée sous concentration élevée en dioxyde de carbone. Une énergie supplémentaire est fournie par les d'expressions d'une sous-unité ß-ATPase et des activités plus élevées de V-, P- et F-ATPase en conditions riches en sodium [108]. L'expression et les activités ATP-ase plus élevées permettent également un transport ionique et une compartimentation plus efficaces pour le maintien de l'homéostasie ionique [108]. Nous en concluons donc que la concentration élevée de dioxyde de carbone est capable d'améliorer la survie de *Tripolium pannonicum* sous salinité élevée parce que de l'énergie supplémentaire est fournie pour la synthèse et l'activité des enzymes et protéines, permettant une désintoxication des espèces réactives à l'oxydation plus efficace et permettant le transport ionique [108].

- **Lumière**

Le nombre de feuilles, leur dimension, leur teinte, varient dans le même sens que la durée quotidienne d'éclairement, généralement comprise entre 8 et 16 heures. Toutefois, les plantes se développant en jours courts (8 heures) s'étiolent un peu et d'autre part, celles soumises aux jours continus (24 heures) se font remarquer par leur taille réduite, leurs feuilles moins développées que chez les sujets n'ayant reçu que 12 ou 16 heures de lumière quotidienne [52]. Soumises à 24 heures de lumière quotidienne, les feuilles les plus longues n'atteignent que 9 à 10 centimètres alors que les feuilles des sujets soumis à 16 heures d'éclairage mesurent de 10 à 13 centimètres. L'importance du rhizome varie dans le même sens que la durée d'éclairement [52]. Ainsi, pour les plants élevés en jours continus, la même réserve que pour le développement des appareils aériens doit être formulée : ils n'ont qu'un rhizome réduit [52].

- **Eau**

Dans des conditions inondées, même avec la formation d'aérenchymes, les rhizomes ne peuvent pas fournir une alimentation en oxygène suffisante pour supporter une respiration aérobie complète et une absorption des nutriments. Les mécanismes de tolérance aux inondations comprennent des stratégies d'évitement, ainsi que certains mécanismes de résistance physiologique [106].

Les espèces abondantes dans les zones de marais, comme *Tripolium pannonicum,* couvriraient une faible surface dans les zones où l'élévation du niveau de la mer est de moins d'1 m et, inversement, couvrent une plus grande surface dans les zones où l'élévation du niveau de la mer est de plus d'1 m 50 [109]. Au-delà d'1 m 50, la croissance de *Tripolium pannonicum* n'est plus consécutive à l'élévation du niveau de la mer. Dans ce cas, c'est la production de l'aster maritime qui augmente. Là où l'élévation est de moins d'1 m 50, l'effet de l'accumulation de sédiments est plus fort que l'effet de l'élévation du niveau de la mer ; ce qui permet à certaines espèces de produire plus de biomasse, concurrençant les halophytes pionniers tels que l'aster maritime [109].

L'élévation au-dessus du niveau de la mer est le principal facteur affectant *Tripolium pannonicum*, permettant de supposer que sa population augmenterait dans la baie proportionnellement à l'élévation du niveau de la mer. En cas d'élévation extrême du niveau de la mer, l'augmentation des halophytes comestibles (*Tripolium pannonicum* et *Salicornia europaea*) bénéficie aux marchés locaux, mais cela a des conséquences, pourtant peu connues, sur les autres services éco-systémiques, tels que les activités de pâturage dans la baie de Somme [109]. En effet, les principales plantes du régime alimentaire ovin (*Puccinellia maritima, Festuca rubra, Elymus athericus* et *Tripolium pannonicum*) montreraient des variations contrastées avec l'élévation du niveau de la mer. La tendance est à l'augmentation des espèces les plus tolérantes au sodium dans le milieu [109].

- **Oxygène**

Les informations sur le rapport de l'aster maritime à l'oxygène sont peu nombreuses mais voici ce que nous pouvons en retenir.

Les plantes, comme *Tripolium pannonicum*, sujettes à des conditions d'inondation, sont exposées à l'hypoxie et stockent ainsi de l'oxygène dans les rhizomes ou les tiges. L'hypoxie, ainsi induite, produit un potentiel oxydo-réducteur négatif avec le sol, ce qui rend le pH alcalin [24]. La capacité d'absorption d'oxygène est importante avec l'aster maritime [83].

- **pH**

Le pH doit être compris entre 7,2 et 8,2 pour une meilleure croissance de *Tripolium pannonicum*, c'est-à-dire que le pH doit être légèrement alcalin [17].

- **Température**

Tripolium pannonicum est sensible à la sécheresse, mais vraiment résistant au gel [17].

Dans la récolte commerciale potentielle, les vagues de froid induisent sur la plante l'expression de gènes appelées déshydrines permettant de contrecarrer la dessiccation et de prévenir le stress oxydatif [110]. Les protéines régulatrices du niveau de maturation de l'ARN sont fortement exprimées. Par conséquent, le stress thermique induit l'expression génique d'une protéine, la cystéine, susceptible de dégrader les protéines mal repliées temporairement [110]. Les individus traités par vagues froides montrent une diminution de la pigmentation caroténoïde, excepté pour l'auro-xanthine. Chez les sujets traités par ondes froides, l'activité peroxydase globale est significativement augmentée [110].

- **Métaux**

Les concentrations des tissus foliaires de *Tripolium pannonicum* sont plus élevées que celles des tissus du rhizome pour tous les nutriments, à l'exception du magnésium, du fer, du zinc et du cuivre [65]. Le traitement au chlorure de sodium entraîne une augmentation de la concentration de fer dans les feuilles et rhizomes de *Tripolium pannonicum*, ainsi qu'une augmentation de la concentration de manganèse [65]. Par conséquent, certains effets de concentrations élevées en minéraux sous salinité élevée sont attribués au maintien d'une absorption constante dans une situation où la croissance est inhibée, entraînant une augmentation de la concentration d'un minéral spécifiquement dans les organes [65]. On suppose donc que l'augmentation de l'absorption de manganèse, fer et cuivre avec l'augmentation de la salinité du substrat est liée à l'égalisation de l'absorption ionique [65].

L'arsenic se retrouve dans le sol de marais salés ; il est absorbé par les plantes et transféré à d'autres écosystèmes [111]. L'état du sol de ces marais favorise la mobilité de l'arsenic. Dans le rhizome, l'arsenic peut être immobilisé à cause d'une oxydation de l'arsenic et de l'absorption de l'oxyde de fer. Ainsi, les concentrations en fer au voisinage des rhizomes de *Tripolium pannonicum* sont plus élevées que dans le reste du sol des marais salés [111]. L'accumulation d'arsenic et de fer dans le rhizome montre un lien avec l'oxydation des rhizomes de plantes et de micro-organismes ; ce processus stimulant l'absorption d'arsenic par les plantes [111]. Le fer joue donc un rôle important dans la détermination de la mobilité de l'arsenic dans les sols, ainsi que dans les processus d'absorption et de translocation de la plante. Bien que les processus d'oxydation du rhizome augmentent l'absorption de l'arsenic, cela constitue un important mécanisme de détoxification pour les plantes [111].

Les effluents salins utilisés pour la culture des halophytes doivent contenir une concentration de nitrate d'au moins 10 $mg.L^{-1}$, une concentration de phosphate de 0,3 $mg.L^{-1}$ est suffisante [101]. Les résultats suggèrent que les plantes cultivées dans l'eau de mer ont besoin d'une source de fer chélaté supplémentaire, stable à pH élevé. L'addition de manganèse y est alors bénéfique, mais pas nécessaire [101]. D'autres micronutriments pourraient également devenir limitatifs si l'eau de mer est utilisée en culture discontinue sans échange ou avec peu d'échanges [101]. L'utilisation d'une culture hydroponique est le mode de culture favorable en termes de recyclage des nutriments et de conditions contrôlées [101].

Les hydroxydes de fer et de manganèse sont connus pour adsorber de grandes quantités de cations et, sur les rhizomes, peuvent constituer une barrière à l'absorption des nutriments cationiques et des métaux lourds, conduisant à une carence en nutriments [112]. Les plantes présentant une pellicule de fer autour de leurs organes pourraient donc présenter un avantage, du fait de l'adsorption et de l'immobilisation des métaux par cette pellicule. La pellicule de fer sur les rhizomes de *Tripolium pannonicum* peut à la fois augmenter et réduire l'absorption de zinc, en fonction de la quantité de fer sur les rhizomes et de la concentration externe de zinc [112]. La pellicule de fer accumule du cuivre, mais il n'y a pas de corrélation entre la quantité de fer sur la surface des rhizomes et la quantité de cuivre adsorbé à celle-ci. Les différences dans la formation de pellicules de fer ne sont donc pas susceptibles de modifier l'absorption de cuivre par les rhizomes. Les facteurs qui influent sur la formation de pellicules de fer pourraient aussi jouer un rôle important dans la mobilité des métaux lourds dans le rhizome [112].

Les extractions de métaux du sol avec de l'eau, de l'acétate d'ammonium ou du DTPA (acide di-éthylène tri-amine penta-acétique) ne sont pas de meilleurs prédicteurs pour les concentrations en métaux dans les marais salés que les concentrations totales de métaux et une grande partie de la variation de concentration de métaux dans les plantes ne peut pas s'expliquer par la variation de la composition du sol [113].

Une forte charge de sédiments entraîne une augmentation de la croissance ou des concentrations des macronutriments ou des métaux lourds dans les plantes [102]. Environ 50% des macronutriments et des métaux lourds sont retenus dans les sédiments des marais salés [102]. Ce pourcentage correspond à la quantité retenue de matière organique, ce qui indique que la rétention des éléments est étroitement liée à la rétention de matière organique. La perte de 50% des macronutriments et des métaux lourds est probablement due aux marées de reflux après re-suspension des sédiments et de la matière organique [102].

Dans le cas de *Tripolium pannonicum*, il y a une nette différenciation dans le partage de plomb à l'intérieur de la plante, entre des sites de salinité faible et des sites de salinité élevée. Dans les sites à faible salinité, le plomb ne s'accumule que dans les rhizomes tandis que dans les sites à haute salinité, il y a une translocation marquée vers les tiges [114]. L'augmentation des concentrations de plomb dans les rhizomes et les tiges de *Tripolium pannonicum* s'accompagne d'une diminution concomitante de concentrations sédimentaires de plomb [114]. Ces différences d'accumulation de cuivre et de plomb dans diverses espèces de marais salés et l'influence de la salinité sur la translocation de plomb dans *Tripolium pannonicum* doivent être prises en compte lors de l'utilisation de ces plantes à des fins de bio-surveillance [114].

La surveillance des traces métalliques dans les cultures de marais salés est discutée en ce qui concerne la biodisponibilité des métaux à partir du sol et des zones inondées comme sources de contamination, la variation saisonnière des accumulations de métaux et le rôle des particules adhésives transportées par les tiges en conditions d'inondation. *Tripolium pannonicum* semble être une bonne espèce pour la bio-surveillance des métaux traces dans la composante végétative de l'écosystème du marais salé [115].

Le devenir et les effets des macronutriments azote et phosphore et des métaux lourds zinc, cuivre et cadmium introduits dans les écosystèmes de marais salins expérimentaux par l'apport de sédiments sont étudiés [102]. L'approvisionnement en sédiments du Marsdiep (à faible et haut débit) et du port de Delfzijl (à un taux élevé) conduit à une augmentation des macronutriments et des métaux lourds dans le sol. La croissance de la plante *Tripolium pannonicum* et l'absorption des macronutriments et des métaux lourds par les plantes n'est que légèrement affectée par l'addition de sédiments [102]. Une forte charge de sédiments entraîne régulièrement une augmentation de la croissance ou des concentrations en macronutriments et en métaux lourds dans les plantes [102].

Environ 50 % des macronutriments et des métaux lourds sont retenus dans les sédiments des marais salés. Cette quantité est égal à la quantité de matière organique retenue, ce qui indique que la rétention des éléments est étroitement liée à la rétention de matière organique [102]. La perte de 50 % des macronutriments et des métaux lourds est probablement due aux reflux des marées après re-suspension des sédiments et de la matière organique [102].

En conclusion, l'aster maritime est une plante qui a besoin de sodium pour se développer, et qui, de ce fait, par l'intermédiaire de facteurs nutritifs et environnementaux associés au sodium, a la capacité d'améliorer sa croissance. Tous ces éléments sont difficilement extrapolables l'un de l'autre et agissent ensemble pour développer la croissance de la plante.

2- Les facteurs biotiques influençant les populations d'aster maritime

De nombreux facteurs d'origine biologique semblent avoir un impact sur les populations d'aster maritime.

- **Bactéries**

En effet, dans un premier temps, les bactéries semblent influer sur la culture de *Tripolium pannonicum*.

Des bactéries cultivables rhizo-compétentes dans les sols soumis à une forte concentration en sodium sont trouvées parmi les bactéries Gram-positives des phylas Firmicutes et Actinobacteria, alors que d'autres cultures ont révélé la prédominance des bactéries Gram-négatives dans *Tripolium pannonicum* [70]. La combinaison de nombreuses activités métaboliques par une souche bactérienne semble être rare. Par conséquent, des souches bactériennes simples ont des capacités limitées pour des applications ultérieures, comme par exemple, l'amélioration de l'adaptation au site de culture des plantes [70].

L'abondance et la diversité des microorganismes endophytes (structures communautaires des rhizomes) et rhizosphériques coexistent avec la plante halophytique *Tripolium pannonicum* [70] cultivée dans une prairie salée à proximité d'une usine utilisant de la soude (en Pologne) et ces microorganismes représentent des populations de souches bactériennes cultivables [70]. Les bactéries endophytes et rhizosphériques sont isolées et identifiées sur la base de séquences d'ADNr 16S, sélectionnées pour les gènes nifH et acdS, et analysées en fonction de propriétés métaboliques spécifiques [70]. L'identification des souches isolées montre une domination des bactéries Gram-positives (principalement *Bacillus spp.*) dans la rhizosphère (90,9 %) et les rhizomes (72,7 %) de *Tripolium pannonicum* [70]. Les souches bactériennes de la rhizosphère présentent des capacités métaboliques importantes, tandis que les endophytes présentent des spécificités plus élevées pour l'activité métabolique [70]. L'analyse de la technique de culture montre que la biomasse bactérienne totale diminue dans l'ordre suivant (rhizosphère <sol <endophytes) et confirme la prédominance des bactéries endophytes Gram-positives dans les rhizomes de l'halophyte [70]. L'analyse des propriétés métaboliques des endophytes bactériens associés aux rhizomes de *Tripolium pannonicum* révèle que 100 % des souches étudiées possèdent la capacité de produire de l'indole-3-acide acétique, 59 % peuvent synthétiser des sidérophores et 36 % ont une activité cellulosique [70]. Un total de 100 % des bactéries de la rhizosphère peut synthétiser l'indole-3-acide acétique et les sidérophores, alors que l'activité de la cellulose est caractéristique de 54% des souches de la rhizosphère [70]. La collection de souches fournit une base précieuse pour des applications ultérieures des bactéries dans l'amélioration de l'adaptation du site des plantes dans les sols enrichis en sodium [70].

Bien que toutes les souches aient la capacité de synthétiser l'indole-3-acide acétique, la démonstration est faite que les bactéries endophytes isolées des rhizomes de *Tripolium pannonicum* produisent des quantités plus élevées d'indole-3-acide acétique que les bactéries rhizosphériques [70]. Les premières recherches sur des bactéries rhizosphériques et endophytes isolées des rhizomes de *Tripolium pannonicum* cultivés sur un sol riche en sodium révèlent une variété de bactéries relativement faible, dominée par les bactéries Gram-positives [70].

Les bactéries ont un rôle potentiel dans le processus d'adaptation de l'aster maritime à des conditions salines défavorables [70]. La densité de colonisation endophytique du rhizome de *Tripolium pannonicum* par les bactéries est significativement plus faible que la densité de colonisation dans la rhizosphère [70].

- **Champignons**

Les champignons semblent également avoir un impact majeur sur l'aster maritime ; c'est ce qui va donc être étudié ici.

Parmi les microorganismes courants du sol, les champignons mycorhiziens arbusculaires fournissent une liaison physique directe entre le sol et les rhizomes des plantes, augmentent l'exploitation des nutriments et transfèrent les minéraux aux rhizomes. Les champignons à mycorhize arbusculaire trouvent des plantes colonisatrices sur des sols contaminés par des métaux lourds [116]. Par conséquent, les champignons à mycorhize arbusculaire sont efficaces pour l'accumulation de métaux lourds dans le système racinaire, réduisant le transfert de métaux vers les tiges et ses effets phyto-toxiques [116]. Cependant, l'effet du champignon à mycorhize arbusculaire sur l'absorption des métaux n'est pas totalement élucidé. Des facteurs tels que la teneur métallique, sa disponibilité, les espèces végétales, les espèces fongiques et les différences de taille des plantes mycorhiziennes et non mycorhiziennes et la teneur en phosphore des plantes peuvent expliquer des résultats différents concernant l'absorption [116].

De nombreux champignons vivent en symbiose avec *Tripolium pannonicum*.

Golovinomyces cichoracearum var. cichoracearum est une espèce oligophage (se nourrissant d'un nombre d'espèces différentes assez limité) parasitant les feuilles de *Tripolium pannonicum* ; elle est notamment responsable du mildiou. *Puccinia dioicae var. extensicola* est aussi une espèce oligophage parasitant, elle, les feuilles et tiges de l'aster maritime et responsable de la rouille. Les feuilles sont colonisées par une espèce appelée *Ramularia asteris*. *Pleospora penicillus* et *Ploettnera solidaginis* colonisent les tiges mortes de *Tripolium pannonicum,* la première espèce se nourrissant de ces tiges [17,117]. *Ramularia hyphomycetes* est un champignon qui provoque des taches de décoloration sur la feuille de l'aster maritime [118].

D'autres espèces de champignons se nourrissent de plusieurs plantes dont notre aster maritime. Ces champignons plurivores peuvent coloniser les tiges mortes, les feuilles, fleurs, fruits et les graines, ou encore la plante entière en décomposition. Nous les avons classées ci-dessous en fonction de la partie de plante qu'ils colonisent [17,117].

Voici donc le tableau récapitulant les différentes parties de *Tripolium pannonicum* colonisées par des champignons [17,117]:

Partie de plante colonisée	Champignons
Tiges	*Acremoniella atra, Ascobolus foliicola, Botrytis cinerea, Calycellina chlorinella, Cephalotrichum microsporum, Cephalotrichum nanum, Cephalotrichum stemonitis, Chaetomium piluliferum, Cladosporium macrocarpum, Cladosporium sphaerospermum, Crocicreas coronatum, Crocicreas cyathoideum var. cyathoideum, Crocicreas dolosellum, Dendryphion nanum, Diaporthe arctii, Discocistella grevillei, Fusariella hughesii, Gliocladium roseum, Glomerella cingulata, Gonatobotrys simplex, Herpotrichia macrotricha, Hymenoscyphus pileatus, Hymenoscyphus sublateritius, Leptosphaeria doliolum, Leptosphaeria macrospora, Leptosphaeria rubella, Mollisina alba, Monodictys levis, Nodulosphaeria modesta, Periconia byssoides, Periconia cookei, Periconia minutissima, Phoma herbarum, Phomopsis hysteriola, Phomopsis achilleae var. asteris, Pyrenopeziza revincta, Sclerotina sclerotiorum, Sporidesmiella hyalosperma var. hyalosperma, Unguiculella eurotioides*
Feuilles	*Acremoniella atra, Ascobolus foliicola, Botrytis cinerea, Fusariella hughesii, Gliocladium roseum, Glomerella cingulata, Hymenoscyphus pileatus, Periconia minutissima, Sclerotina sclerotiorum*
Fleurs	*Botrytis cinerea*
Fruits	*Botrytis cinerea*
Graines	*Acremoniella atra, Cladosporium cladosporioides*
Plante en décomposition	*Alternaria alternata, Alternaria tenuissima, Arthrobotrys conoides, Arthrobotrys oligospora, Epicoccum nigrum, Fusarium spp, Mycosphaerella tulasnei, Oidiodendron tenuissimum, Ulocladium atrum, Ulocladium botrytis, Ulocladium chartarum, Ulocladium consortiale, Volutella ciliata*

L’aster maritime pousse en symbiose avec des mycorhizes. Ceux-ci ont un effet sur les différents échanges de composés organiques entre le champignon et le rhizome de la plante [119].

L’aster maritime est colonisée par des champignons avec lesquels elle vit en symbiose, notamment *Glomus geosporum*, seul champignon des Glomérales à être détecté sous forme de spores dans le sol et dans les rhizomes de plantes halophiles colonisées par des mycorhizes [120]. *Tripolium pannonicum* est colonisé par des champignons mycorhiziens arbusculaires, un mélange de *Glomus geosporum* et *Glomus intraradices*. La grande abondance des spores de *Glomus geosporum* dans les marais salés suggère que ce champignon confère une tolérance au stress par le sodium ou à la sécheresse [121]. Dans une coupe transversale du rhizome non mycorhizien, l'accumulation principale de sodium, phosphore et soufre est observée dans la zone des rhizodermes, alors que le chlore est distribué inversement et accompagné d'une forte concentration en potassium, probablement pour maintenir l'homéostasie sous ce stress salin [121].

Les rhizomes de plusieurs plantes des sols enrichis en sodium tels que *Artemisia maritima*, *Tripolium pannonicum* ou *Plantago maritima* sont fortement colonisées par des structures fongiques mycorhiziennes arbusculaires typiques (arbuscules, vésicules) [122]. Le nombre de spores dans les sols enrichis en sodium est plutôt variable, mais globalement élevé, bien qu'avec une faible diversité apparente [122]. Les nombres de spores dans le sol adjacent aux rhizomes des plantes sont, la plupart du temps, en corrélation avec le degré de colonisation des plantes par le champignon à mycorhize arbusculaire. Comme dans les marais salés allemands, le champignon mycorhizien arbusculaire dominant dans les sols enrichis en sodium est *Glomus geosporum* [122].

L'absorption d'azote est affectée par les inondations, entraînant un impact sur le métabolisme de l'organisme. L'inondation peut être partiellement inhibitrice de la colonisation des mycorhizes arbusculaires de graminées en zones humides en fonction de l'association précédemment établie lorsque l'inondation s'est produite [106]. Ces associations peuvent augmenter (mutualisme), diminuer (parasitisme), ou être sans influence (commensalisme) sur la forme physique de l'hôte [106]. Les associations mycorhiziennes établies entre plantes et champignons ont des effets multiples sur la croissance des plantes, affectant directement la tolérance au stress. Il faut explorer les effets du mycorhize arbusculaire sur les relations carbone - azote de *Tripolium pannonicum* et sur sa tolérance aux inondations [106]. Les inondations par les marées réduisent la biomasse, mais la présence de mycorhizes l’améliore. Les champignons mycorhiziens arbusculaires augmentent la tolérance des espèces au stress hydrique en stimulant l'accumulation de sucres dans les tiges et en améliorant ainsi la conductance hydraulique et le contrôle des échanges gazeux. La présence de proline et de sucres solubles explique l'accumulation de ces composés dans les feuilles en cas de forte demande en carbone par les rhizomes [106]. La symbiose mutualiste confère la survie des semis, la résistance aux maladies et l'amélioration de la croissance des plantes hôtes [106]. La présence de mycorhize induit un effet positif sur la surface foliaire totale et la photosynthèse, bien que ces résultats ne donnent pas des taux supérieurs de production de biomasse. D'autre part, il semble également que le mycorhize arbusculaire ait un effet positif sur la tolérance au stress, souvent en raison d'un meilleur état nutritionnel [106]. La symbiose entre les rhizomes et les champignons à mycorhize arbusculaire est très étudiée pour évaluer leur rôle dans l'augmentation de l'absorption du phosphore.

Le mycorhize arbusculaire joue un rôle important sur l'acquisition d'azote dans les plantes et, par conséquent, sur la teneur en azote de plusieurs espèces végétales. *Tripolium pannonicum* est une espèce à grande variabilité génotypique et phénotypique, qui pousse dans les marais salés d'Europe, et forme des associations de mycorhizes arbusculaires dans des conditions naturelles [106]. La formation et le développement de la colonisation dans *Tripolium pannonicum* par des champignons à mycorhize arbusculaire dans un marais salé portugais sont plutôt régulés par une salinité élevée que par des niveaux élevés d'inondation, mais ne sont pas inhibés par les niveaux de sodium et les inondations marémotrices [106]. Si les champignons à mycorhize arbusculaire ne sont pas affectés par les conditions de stress présentes dans les marais salés, ils promeuvent la tolérance des plantes de *Tripolium pannonicum* [106]. Cet effet tolérant serait dû à une augmentation de l'absorption de phosphore, puisque les marais salés portugais sont enrichis en phosphore et que les plantes à mycorhize arbusculaire ne favorisent pas l'enrichissement en phosphore [106]. Par conséquent, les inondations et mycorhizes, augmentent la demande en carbone des rhizomes ; ce qui a souvent un effet positif sur la fixation en carbone des tiges [106]. De jeunes semis en présence de champignons à mycrohize arbusculaire permettent à ces derniers d'évoluer avant le début des inondations. Les plantes sans mycorhize sont donc plus grandes que les plantes à mycorhize. Si les plantes sont trop petites ou incapables d'augmenter leur fixation en carbone, la colonisation des champignons à mycorhize conduit à une diminution de biomasse [106]. En conditions d'inondation, une plus grande proportion de la plante est auto-trophique, et une plus grande proportion d'espèces est capable d'effectuer la respiration au lieu de la fermentation [106]. Visiblement, l'un des effets de la colonisation des champignons à mycorhize arbusculaire est la réduction de la proportion de biomasse attribuée aux rhizomes.

Par conséquent, la demande accrue du rhizome mycorhizien en carbone dans des conditions d'inondation est compensée par une diminution de la taille des rhizomes, diminuant alors la demande en carbone des rhizomes [106]. Plusieurs facteurs peuvent contribuer à cet effet: une plus grande efficacité dans l'absorption des nutriments ou des changements dans l'équilibre hormonal des plantes, par exemple. Ces résultats impliquent que le maintien de niveaux élevés de mycorhization est moins coûteux en carbone et en énergie que la production et le maintien du tissu racinaire en conditions d'inondation [106]. L'abaissement de la conductance radiculaire de l'eau est une réponse à la pénurie d'oxygène et à l'augmentation du dioxyde de carbone [106]. Les plantes à mycorhize de *Tripolium pannonicum* sont limitées par le carbone disponible, en raison de leur incapacité à augmenter l'assimilation de carbone lorsqu'elles sont confrontées à une insuffisance en carbone dans le rhizome, augmenté par l'absorption des nutriments, les inondations marémotrices et les exigences métaboliques des champignons à mycorhize arbusculaire [106]. La présence de mycorhizes en conditions d'inondation aide les plantes à faire face aux conditions de stress car elle augmente l'absorption d'azote [106].

Les symbioses par le mycorhize arbusculaire ont, comme les inondations, un effet stressant sur *Tripolium pannonicum* à un stade précoce du développement [106]. Une fois que la plante est développée, la symbiose du champignon à mycorhize arbusculaire améliore la performance de la plante en cas d'inondation. Cet effet semble être médié par une amélioration de l'ajustement osmotique des tissus végétaux (rétention plus élevée des sucres solubles et de la proline) et par un accroissement de l'acquisition d'azote dans les plantes des marées [106].

Chez nos plantes halophiles, la saisonnalité joue un rôle majeur dans le contrôle de l'activité mycorhizienne, et la sécheresse semble jouer un rôle également [123].

Les rhizomes de *Tripolium pannonicum* peuvent être très peu, peu, moyennement ou abondamment infectés. Dans les rhizomes infectés de plantes exposés quotidiennement à quelques heures d'ensoleillement, l'endophyte ne connaît généralement qu'une faible extension alors que dans celles de plantes exposés à des durées quotidiennes d'ensoleillement de plus de 12 heures, l'infection est massive [52].

Tripolium pannonicum étant une espèce qui se rencontre avec des sédiments peu consolidés et en zones inondées, la présence de mycorhize arbusculaire dans cette plante suggère que les mycorhizes jouent un rôle important lors de l'établissement des plantes et du développement communautaire de cette espèce [119].

La colonisation du mycorhize arbusculaire est considérable dans *Tripolium pannonicum* et *Inula crithmoides*. La diversité fongique est faible car *Glomus geosporum* est dominant dans les zones marécageuses [119]. La colonisation ne montre pas de variation dans l'espace des zones marécageuses, mais une variation dans le temps, en fonction de la saison, est observée dans le marais élevé [119]. Dans le bas marais, aucune variation saisonnière n'est observée [119]. La densité des spores est différente entre zones marécageuses et présente une variation temporelle dans les zones de haut marais et de bas marais. La répartition des mycorhizes dans le marais salé dépend plus des espèces hôtes que des stress environnementaux [119].

On sait que la végétation joue un rôle important dans la rétention de métaux lourds en marais salés par l'absorption et l'accumulation de métaux [116]. Le cadmium n'a aucun effet sur la colonisation de rhizomes, alors que de fortes concentrations de cuivre diminuent le niveau de colonisation des plantes. La colonisation par un champignon mycorhizien arbusculaire (*Glomus geosporum*) n'augmente pas le poids sec de la plante ou la concentration en phosphore mais influence les concentrations en cadmium et en cuivre du rhizome [116]. L'inoculation du mycorhize dans des marais salés pollués et non pollués permet d'améliorer les concentrations en cadmium et en cuivre des rhizomes sans augmenter les concentrations en cadmium et en cuivre des tiges [116]. Les marais salés des estuaires sont souvent situés à proximité de zones urbaines et industrielles recevant des polluants tels que les métaux lourds. Les sédiments du marais salé peuvent servir de rétention naturelle des métaux, éliminant ces contaminants des eaux estuariennes par l'accumulation dans les rhizomes, en particulier, de certaines espèces [116].

- **Herbivores**

L'influence des herbivores sauvages sur *Tripolium pannonicum* est faible comparativement à celle des animaux d'élevage [85]. En effet, l'aster maritime possède une fleur qui est attirante pour les lapins [7,87]. La bernache est un oiseau qui consomme l'aster maritime [117].

- **Insectes phytophages**

L'aster maritime est une espèce clé dans l'écosystème des marais salés et supporte une grande variété d'invertébrés herbivores et monophages comparés à d'autres plantes de marais salés. Parmi ces insectes se trouvent les papillons, les mouches, les charançons et les scarabées des feuilles, qui rivalisent avec le bétail pour cette espèce végétale de haute qualité [87]. C'est pourquoi ils sont ici étudiés.

Un certain nombre d'invertébrés sont retrouvés dans l'environnement de *Tripolium pannonicum*. Ces invertébrés appartiennent à différents ordres : coléoptères, diptères, hémiptères et lépidoptères. Voici donc une liste des différents insectes se nourrissant de l'aster maritime : *Agapanthia villosoviridescens, Longitarsus reichei, Longitarsus brunneus, Melanagromyzaa tripolii, Campiglossa plantaginis, Ensina sonchi, Paroxyna plantaginis, Trupanea stellata, Eupithecia absinthiata, Cucullia asteris, Colleophora asteris, Coleophora linosyridella, Scrobipalpa salinella, Bucculatrix maritima, Eucosma catoptrana, Eucosma tripoliana, Phalonidia affinitana* [17,117].

Aphis tripolii est un puceron monophage des fleurs, feuilles et tiges de *Tripolium pannonicum*. *Apholia bifractella, Coleoptora asteris, Coleophora obscenella, Cucullia asteris, Macrosiphoniella asteris, Melanagromyza tripolii, Napomyza tripolii, Phalonidia affinitana* colonisent les fruits et graines de l'aster maritime. *Bucculatrix maritima* est une espèce qui colonise les feuilles de *Tripolium pannonicum*, ainsi que *Calycomyza humeralis, Chromatomyia asteris, Coleophora linosyridella, Macrosiphoniella asteris, Longitarsus brunneus* et *reichei, Puccinia cnici-oleracei* ou *dioicae var.extensicola*. Les fleurs sont, quant à elles, visitées par des papillons comme *Eucosma catoptrana, Eucosma tripoliana. Les larves de Phalonidia affinitana se nourrissent des fleurs de Tripolium pannonicum*. *Pemphigus trehernei* et *Phalonidia affinitana* sont des espèces phytophages des rhizomes de *Tripolium pannonicum* [17,117]. *Melanagromyza tripolii* est un insecte se trouvant dans la tige de *Tripolium pannonicum* [118]. Les larves des insectes *Ensina sonchi, Paroxyna plantaginis, Trupanea stellata* se nourrissent au sein du capitule de *Tripolium pannonicum* [118]. *Parapiesma quadratum subsp quadratum* est un insecte qui se nourrit de la sève d'aster maritime [118].

Les sommités fleuries servent, en effet, de nourriture aux larves d'un petit capricorne, la saperde à pilosité verdâtre (*Agapanthia villosoviridescens*) : ses larves creusent le haut des tiges, de l'intérieur, sous les inflorescences ; cette espèce n'est pas spécifique de cet aster mais colonise les plantes de milieux humides et estuariennes. L'aster maritime est cependant sa « proie » principale [4]. Aux Pays-Bas, dans les estuaires, ce coléoptère a un caractère invasif sur les populations d'asters [4].

Le gradient estuarien sur les hôtes de l'aster maritime provoque des différences dans la croissance et la concentration chlorée entre les différentes populations d'asters maritimes [124]. Les changements graduels des hôtes de l'aster maritime le long de l'estuaire coïncident avec les changements de croissance et développement d'*Agapanthia villosoviridescens* [66,124].

- **Insectes pollinisateurs**

La pollinisation des Astéracées, en général, a été étudiée de nombreuses fois, mais, peu d'informations sont disponibles sur la pollinisation de l'espèce étudiée ici, *Tripolium pannonicum*. Malgré tout, voilà les quelques informations que nous avons pu en tirer.

Tripolium pannonicum est colonisée par des coléoptères broyeurs amateurs de pollen et ainsi, la production de nectar se fait au fond des corolles en tubes étroits. Le pollen contient 3 noyaux, c'est-à-dire qu'avant même la dispersion, les cellules reproductrices se divisent en 2 gamètes [14].

Les abeilles domestiques se ravitaillent sur l'aster mais une espèce particulière de petite abeille solitaire, la collète du sel (*Colletes halophilus*), brune avec l'abdomen rayé collecte le pollen des asters quasi-exclusivement [4]. Elle vole de mi-août à fin octobre et s'installe dans le sable des dunes, près des marais contenant les asters. Elle fait partie d'espèces d'abeilles solitaires très spécialisées ne butinant que le pollen d'une espèce de plante [4].

Le pollen issu de *Colletes halophilus* présente de grandes quantités de *Tripolium pannonicum* (au minimum 92 %), mais d'autres espèces d'Astéracées peuvent être trouvées : *Sonchus arvensis*, *Leontodon*, *Hieracium* ou *Lapsana* [125]. La concentration en sucres du pollen est de plus de 40 %, ces sucres étant principalement du glucose et du fructose. Le pollen de *Tripolium pannonicum* contient peu de polysomes (ensemble de rhizomes reliés entre eux par un ARN messager) ; en conséquence, le pollen a peu d'activité de synthèse protéique [126].

L'abeille *Colletes halophilus* n'a pas seulement besoin de recueillir le pollen pour nourrir son couvain, elle a également besoin de cette protéine pour l'énergie du nectar sucré afin de rester actif aussi longtemps que possible. *Colletes halophilus* recueille le nectar d'une large gamme d'espèces végétales, mais les femelles ne recueillent que le pollen des plantes de la famille des Asteraceae, à savoir l'aster maritime (*Tripolium pannonicum*) [127].

Tripolium pannonicum est riche en polypeptides, ayant une teneur de 130-225 mg/g de masse sèche, et cette espèce a une teneur en protéines de pollen oscillant entre 12 et 34 %. Les Astéracées ont globalement une faible teneur en stérols bénéfiques, et contiennent souvent des phyto-stérols peu communs comme le Δ7-stérol, représentant jusqu'à 80% des composés stéroliques de l'espèce. La plante peut contenir des alcaloïdes pyrrolizidiniques, même si ceux-ci n'ont pas la concentration suffisante pour induire une toxicité [128]. Pollinisée par une abeille spécialiste, *Colletes halophilus*, elle est également visitée par des abeilles généralistes. D'un point de vue chimique, son pollen présente un faible contenu polypeptidique (~ 14 $mg.g^{-1}$) [128].

Le pollen bi- et tri-nucléé diffère généralement dans l'étendue du développement mitochondrial à la déhiscence des anthères et dans la vitesse d' atteinte de la capacité maximale de phosphorylation pendant la germination in vitro [129]. Le pollen typiquement tri-nucléé de *Tripolium pannonicum* est immédiatement produit à un taux élevé, maintenant une charge d'énergie élevée, contrairement au pollen binucléé de *Typha latifolia L.* [129]. Les inhibiteurs de la synthèse protéique mitochondriale ou cytoplasmique n'affectent pas le développement des capacités respiratoires mitochondriales pendant la germination du pollen [129].

- **Compétition/ hybridation avec plantes**

L'aster maritime vit dans un milieu riche de différentes espèces de plantes. Il semble donc opportun de définir quelles sont les espèces de plantes qui sont en compétition avec elle.

L'aster maritime est généralement retrouvée dans les zones où les salicornes *(Salicornia europaea*) sont cueillies [6]. Le troscart maritime, *Triglochin maritima*, le plantain maritime, *Plantago maritima*, la soude maritime, *Suaeda matritima*, les cochléaires, *Cochlearia officinalis* ou encore les arroches, *Atriplex halimus*, anciennement appelé *Sesuvium portulacastrum*, la spartine de Townsend, *Spartina x townsendii*, l'obione faux-pourpier, *Halimione portulacoides*, la puccinelle maritime, *Puccinellia maritima*, le lilas de mer, *Limonium vulgare*, l'armoise maritime, *Artemisia maritima* [6] sont des plantes se développant également autour de l'aster maritime. L'une des espèces les plus présentes dans la baie de Somme, dans laquelle est retrouvée *Tripolium pannonicum* est *Elymus athericus* [78].

Seule une plante semble être parasite de *Tripolium pannonicum*. Cette espèce est *Carex extensa*, appelée laîche étirée [118].

La partie la plus souvent submergée de la Baie de Somme est colonisée principalement par la spartine anglaise, bien plus agressive que la salicorne ou l'aster maritime [78].

La population d'aster maritime décroit lorsque les populations d'autres espèces de plantes augmentent. L'aster est réduit à des fossés mais des fluctuations de populations d'espèces vivaces dominantes peuvent provoquer des expansions temporaires de populations d'aster [86]. Lorsque l'aster maritime et l'arroche faux-pourpier dominent dans leur milieu, la densité de population de la soude maritime décroit [86]. La spartine maritime (*Spartina maritima*) est une graminée pionnière qui contribue à fixer la vase ; c'est l'une des plantes les plus tolérantes au sel, elle est particulièrement retrouvée sur la slikke, aux abords de la mer. C'est une plante qui impacte la croissance des autres végétaux, notamment l'aster maritime [130].

Le genre *Aster* s'hybride facilement avec d'autres organismes génétiquement proches, c'est-à-dire que la plupart des asters présents sur le territoire sont des hybrides issus d'autres asters comme *Aster dumosus* « *Augenweide* » hybride d'*Aster dumosus*, *Aster novi-belgii* et *Aster pygmaeus* ; cependant, l'aster maritime ne semble pas encore s'être hybridée avec d'autres plantes.

3- Prédictions sur l'avenir de l'aster maritime

L'aster maritime est une plante qui devrait faire parler d'elle dans l'avenir. C'est pourquoi nous avons étudié son avenir dans les systèmes cultivés et les changements globaux liés à l'aster que l'on pourrait voir apparaître dans de futures années.

➔ Dans les systèmes cultivés

La population d'aster maritime peut être influencée par la culture de la plante, par sa cueillette, et par sa présence dans des pâturages.

La population de *Tripolium pannonicum* augmente dans la baie de Somme, proportionnellement à l'élévation du niveau de la mer [78]. En cas d'élévation extrême du niveau de la mer, l'augmentation des halophytes comestibles (*Tripolium pannonicum* et *Salicornia europaea*) bénéficie aux marchés locaux, mais cela a des conséquences sur les autres services éco-systémiques, tels que les activités de pâturage de la baie. En effet, les principales plantes servant d'alimentation aux moutons (*Puccinellia maritima, Festuca rubra, Elymus athericus* et *Tripolium pannonicum*) varient fortement avec l'élévation du niveau de la mer. La tendance est donc à l'augmentation des espèces les plus tolérantes au sodium dans le milieu [78].

En condition de pâturage (dans les prés salés contenant principalement des moutons), l'aster maritime perd 77% de sa hauteur et 96% de son volume. L'aster maritime est ainsi la plante des marais salés de la Baie de Somme la plus sensible au pâturage. A long terme, la défoliation répétée réduit les chances de survie des individus d'une année à l'autre. L'aster maritime serait donc une plante plus adaptée aux variations des conditions abiotiques et biotiques typiques des marais salés, qu'aux perturbations apportées par l'homme et portant atteinte à sa biomasse. Les asters maritimes tendent à protéger leurs ressources en les conservant dans les rhizomes [78]. La préservation de ces rhizomes reste peu efficace puisque, en dehors des plants de l'année, la biomasse de l'appareil souterrain chute avec le fauchage, de la même façon que pour la plante entière. La défoliation de l'aster maritime diminue ses capacités de reproduction via la baisse du nombre de capitules et d'akènes produits sur les plantes. Au niveau du paysage, une exploitation intensive, tardive et continue dans l'espace affecte la régénération des populations d'asters maritimes, causant une faible disponibilité en graines. Une gestion différente peut modifier les interactions et la dominance des espèces des marais salés, en particulier en ce qui concerne la place de l'aster maritime dans les communautés. La spartine anglaise est plus abondante et entre en compétition avec l'aster maritime. Cette compétition explique l'augmentation de taille des feuilles d'aster maritime [78].

L’aster maritime, ou « oreille de cochon », présente une composition nutritive intéressante pour l’alimentation humaine, notamment par la présence d’acides aminés variés et de sucres. Cela explique la forte appétence de la plante pour les moutons des prés salés. Une exploitation continue et intensive de l’aster maritime affecte la performance de ses appareils végétatif et reproducteur, risquant de réduire l’abondance locale de la plante et de limiter la colonisation de nouveaux sites [78]. Les impacts de la récolte des feuilles sur le développement de la plante se font sentir dès la première cueillette. Pour avoir une exploitation durable de cette ressource naturelle, il est important de ne pas exploiter les mêmes sites et les mêmes pieds d’aster maritime d’une année sur l’autre, et sur une même saison, afin de maintenir un minimum d’individus florissants dans le paysage pour permettre aux individus exploités de recouvrer leur biomasse [78].

Ainsi, lorsqu’un site est collecté de façon intensive une année, il ne doit pas être exploité l’année suivante. L’exploitation de la population d’aster maritime modifie les équilibres démographiques ; la proportion d’individus âgés à stratégie pérenne diminuant au profit des individus à stratégie annuelle [78]. Ces stratégies coexistent dans les populations d’aster et représentent une forme de plasticité intergénérationnelle permettant une adaptation de l’espèce aux perturbations du milieu. Les individus à stratégie annuelle sont moins productifs en biomasse et en graines ; une exploitation continue risque alors de conduire, à moyen terme, à une baisse de la production de feuilles et, à long terme, à une extinction locale de la population [78]. Pour éviter cela, il faudrait alors réaliser des prélèvements en mosaïque et n’exploiter qu’un individu sur deux. Concernant la cueillette des feuilles, celle-ci tend à étendre la couverture végétale des populations mono-spécifiques d’aster maritime, et à favoriser le développement de la spartine anglaise, une des principales espèces exotiques envahissantes des marais salés. Dans ce cas, l’exploitation des populations d’aster maritime est affaiblie au profit d’autres espèces. La couverture végétale des marais salés par l’aster maritime est fortement restreinte par le pâturage puisque les animaux élevés en pâturage préfèrent cette espèce aux autres espèces cohabitant avec l’aster maritime [78].

Des niveaux de salinité modérés dans l'eau d'irrigation améliorent le rendement et la qualité du légume récolté *Tripolium pannonicum* en utilisant un régime de récolte répétitif non sélectif [63].

L’aster maritime possède une capacité à fixer l’azote atmosphérique dans le sol, ce qui donne de l’intérêt à cette plante pour une probable utilisation afin de répondre aux besoins agricoles dans des zones difficilement cultivables [8]. De plus, puisque c’est une plante halophile, les échanges avec le sodium sont également un avantage pour la culture. La capacité à fixer l’azote peut ainsi être un avantage, mais c’est également un inconvénient dans la mesure où l’accumulation d’azote est un facteur indésirable au niveau nutritif [8]. L’azote s’accumule en quantité dans les feuilles de *Tripolium pannonicum*. Pour réduire cet apport, il peut être intéressant d’adapter la fertilisation du sol avec du fer. L’apport de fer permet la chélation avec l’azote sous forme de nitrate, et permet ainsi de réduire la concentration dans les feuilles [8].

Comme effet secondaire de la faible disponibilité en fer dans les sols arides (pH 8), les nitrates s'accumulent dans les feuilles de *Tripolium pannonicum*, lorsqu'il est irrigué avec 50 $mmol.L^{-1}$ de chlorure de sodium [8]. L'activité renforcée de nitrate réductase, induite par l'application d'engrais de fer sous forme chélatée, a réduit la teneur en nitrate de feuilles. Parallèlement, la couleur des feuilles est restaurée après la chlorose, ce qui améliore sa valeur marchande. Ces caractéristiques peuvent avoir un impact important sur l'implantation de l’aster sur les sols riches en sodium [8].

➔ Dans les systèmes naturels : effets des changements globaux (augmentation du niveau de la mer, du CO2 et de la Température, invasions, changements d'occupation du sol)

Plusieurs facteurs sont amenés à changer au cours des prochaines années. En effet, il semble que la tendance est à l'augmentation du niveau de la mer, à l'augmentation des températures et du dioxyde de carbone. Les invasions sont difficilement prévisibles mais peuvent aussi impacter le devenir de l'aster maritime. De plus, l'urbanisation des sols peut également influencer l'avenir de la plante.

L'augmentation du niveau de la mer aurait visiblement une influence positive sur la croissance de *Tripolium pannonicum* selon l'étude menée par Meirland en 2015 [109].

L'augmentation de la concentration en dioxyde de carbone au niveau atmosphérique augmente la capacité de photosynthétisation et l'utilisation de l'eau par les plantes. Ainsi, il semble que l'augmentation de CO_2 soit également un facteur favorisant le développement de *Tripolium pannonicum* [92].

Tripolium pannonicum est résistante au gel mais sensible à la sécheresse. Par conséquent, l'augmentation des températures, qui devrait s'observer dans les années futures, est ici un facteur limitant le développement de l'aster maritime [17].

Les invasions par la spartine, espèce dominant la Baie de Somme, par exemple, semblent limiter la croissance de l'aster maritime, dans la mesure où celle-ci est inhibée par la présence de la spartine anglaise [78]. Les invasions par des champignons, ont, dans le sens inverse, une influence positive sur le développement de l'aster maritime, comme cela a été démontré précédemment, notamment parce qu'ils sont bénéfiques dans la tolérance de l'aster maritime au stress salin [106].

Les changements d'occupation du sol tels que la cueillette, le pâturage ou encore l'urbanisation des marais salés, notamment à travers la construction de digues semblent, pour leur part, limiter le développement de l'aster maritime [86]. *Tripolium pannonicum* est, cependant, amené à être cultivé dans des zones arides, permettant ainsi de limiter la décroissance de l'espèce face aux autres changements du sol [63].

En conclusion, l'avenir de l'aster maritime reste incertain dans la mesure où les changements attendus dans les prochaines années ont quelquefois une influence positive, et dans d'autres cas, empêchent le développement de l'aster maritime.

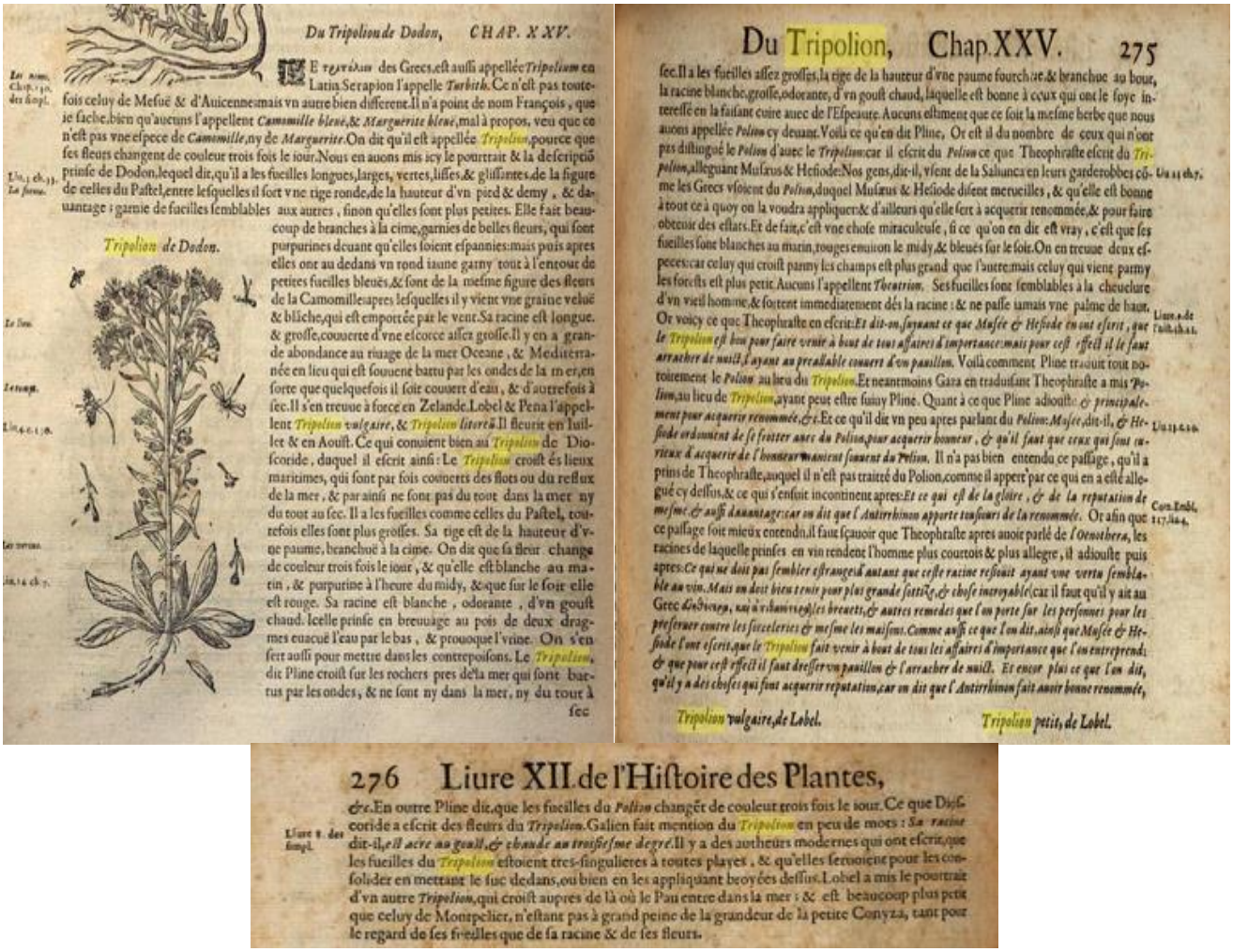
III- Les utilisations de l'aster

1- En pharmacologie, médecine et cosmétique

L'aster maritime est d'abord, historiquement, une plante **ornementale** [21]. C'est une plante douce et aromatique, huileuse [131]. La fleur ressemble beaucoup à une marguerite dont la couleur et la forme constituent en langage de fleurs un symbole de réflexion [4,7].

Dans l'histoire grecque, Pline, Hésiode et Musée ont décrit ce qui semble être, selon de nombreux botanistes, *Tripolium pannonicum* sous le nom de Tripolion (Image 22). A l'époque, ils lui donnaient alors ces activités **médicales** :

- Pour évacuer l'eau par le bas avec la racine prise en breuvage au poids de 2 g ;
- Pour consolider les plaies avec les sucs mis dans la plaie ou les feuilles appliquées dessus ;
- Pour évacuer des poisons en utilisant la racine [132].


Du Tripolion de Dodon, CHAP. XXV.

Tripolion de Dodon.

Du Tripolion, Chap. XXV. 275

Tripolion vulgaire, de Lobel.

Tripolion petit, de Lobel.

276 Liure XII. de l'Histoire des Plantes,

Image 22: Extraits du livre *Histoire Générale des Plantes*, publié en 1653 [132]

Médicalement, les herboristes utilisaient les racines d'aster pour traiter **l'empoisonnement**, la **rétention des fluides** et des **blessures** [7]. Dans certaines civilisations, les racines d'aster maritime sont utilisées en décoction pour le lavage, les maux de tête et en remède contre les maux de dents [133]. La racine de *Tripolium pannonicum* est un purgatif doux et est apéritive contre le venin [134].

La décoction du fruit de *Tripolium pannonicum* est utilisée pour son activité de **lithiase urinaire**. Les Astéracées sont d'ailleurs les espèces de plantes qui ont la meilleure activité de lithiase urinaire [135]. Une décoction de la fleur en boisson avec de l'eau aide à diminuer les abcès et l'épilepsie chez les enfants [136]. Pour des douleurs articulaires, la décoction d'aster maritime permet de soulager l'inflammation. Broyé en poudre et imprégné sur la peau, il aide les inflammations de l'estomac, des yeux, des cuisses et diminue le prolapsus du périnée [136].

Les feuilles de *Tripolium pannonicum* sont remplies d'**iode** (permettant de réguler les hormones thyroïdiennes) et de nutriments, comme le potassium [49]. Elles sont également très **riches en fibres**, propriété intéressante pour réguler le transit intestinal et pour lutter contre le cholestérol et le diabète (les fibres "emprisonnant" graisses et sucres et les emmenant directement dans les selles) [49].

On lui attribue des propriétés **apaisantes** en ophtalmologie et lors d'angines [34]. La médecine traditionnelle chinoise lui attribue certaines vertus : elle agirait contre les rhumes et la fièvre. En médecine traditionnelle chinoise, les asters sont utilisés contre la fièvre, pour traiter les voies respiratoires et les piqûres d'insecte ou morsures de serpent.

L'aster maritime est potentiellement un ingrédient alimentaire ayant pour fonction **d'abaisser la glycémie postprandiale** chez les diabétiques, mais des études complémentaires sont nécessaires pour prouver son efficacité in vivo [62].

L'aster maritime contient également du tripolinolate A, un composé fortement actif **inhibant la prolifération de différents cancers** [58]. Dans une étude menée en 2003 par Lellau et Liezebeit, l'aster n'a pas montré d'activité cytotoxique envers les larves et les formes adultes d'*Artemia salina*, ni de *Daphnia magna*, mais inhibe la tumeur à 22 % [170]. Des formations de callosités sont établies pour *Aster sedifolius* et *Aster caucasicus*, deux espèces d'*Aster* utilisées en médecine naturelle pour leurs activités anticancéreuses, antibactériennes et antivirales attribuées à la forte teneur en composés antioxydants comme les polyphénols et l'ascorbate [165]. Cette composition se rapproche de la composition de *Tripolium pannonicum*, ce qui permet d'étayer le fait que la plante étudiée présente les mêmes propriétés.

Chez les Astéracées, les huiles essentielles, les lipides, les résines, les lactones sesquiterpènes, les alcaloïdes, les substances de type pectine, les tanins et les flavonoïdes sont les principaux produits de sécrétion des vaisseaux et des glandes [10]. Les **lipides** sont la source la plus efficace d'énergie stockée, jouant des rôles cruciaux en tant que **constituants structurels** de toutes les **membranes cellulaires** et dans les processus de signalisation [137]. L'aster maritime est donc **pharmacologiquement** intéressant.

Les plantes halophytes, sont peu explorées et sont sous-utilisées malgré un potentiel élevé en tant que source de matières premières industrielles dans les industries pharmaceutiques, cosmétiques et les ingrédients fonctionnels, grâce aux **antioxydants naturels** présents [71].

Tripolium pannonicum présente une concentration remarquable en phénols totaux (230 mg GAE/g DW) [71]. La teneur en acide hydrocinimique est importante dans *Tripolium pannonicum* [71]. Les extraits les plus bioactifs, dont fait partie *Tripolium pannonicum*, n'étant pas cytotoxiques vis-à-vis des lignées cellulaires de mammifères, plusieurs halophytes présents dans le sud du Portugal peuvent être utilisés dans les industries alimentaires et cosmétiques [71].

Dans les callosités formées par *Tripolium pannonicum*, la teneur en polyphénols est plus faible que dans les organes correspondants. En outre, la teneur totale en acide ascorbique diminue dans celles-ci alors que la teneur réduite en acide ascorbique augmente. Ces résultats démontrent que les cultures de cals des asters maritimes produisent des composés antioxydants et en tant que tel pourrait être un modèle d'étude de la **régulation** et de la **production** de **métabolites importants** [165].

L'aster maritime est également **riche en coenzyme Q10** qui a des propriétés anti-oxydantes. Le coenzyme Q10 prévient le desséchement cutané et protège la peau sensible du contour de l'œil [156].

Les tanins présents dans *Tripolium pannonicum*, comme nous l'avons vu précédemment, ont, eux, une action anti-inflammatoire, anti-oxydante, cicatrisante, astringente ainsi que d'autres actions [166].

L'aster maritime a des fleurs **riches en protéines** (1.6 à 2 %) et en **acides aminés** [76]. Les feuilles d'aster maritime, *Tripolium pannonicum*, sont composées des acides aminés suivants : cystine, lysine, arginine, histidine, glutamine, acide aspartique, acide glutamique, sérine, thréonine, alanine, proline, tyrosine, GABA, valine, *phénylalanine*, leucine, isoleucine [167]. L'asparagine vient remplacer la phénylalanine, parmi les acides aminés évoqués dans la feuille, dans le rhizome de l'aster maritime. *Tripolium pannonicum* contient des niveaux élevés de proline (71 % des acides aminés composant *Tripolium pannonicum*) [168]. Cette richesse en acides aminés peut avoir un effet bénéfique pour l'organisme lorsqu'ils sont consommés. En effet, certains de ces acides aminés sont des acides aminés essentiels. D'autres comme la glutamine sont essentiels aux patients souffrant de traumatismes. La thréonine est utile pour le développement du système immunitaire et participe à la formation de **collagène** et d'**élastine**. La cystine, quant à elle, va etre **détoxifiante** pour le foie. La proline freine le processus de vieillissement et protège les articulations.

L'aster maritime est, en fait, bien connue pour ses **propriétés cosmétiques** [138]. En cosmétique, *Tripolium pannonicum* **inhibe la libération de neuropeptide cutané**, molécule responsable de l'inflammation de la peau, et renforce la surface des vaisseaux sanguins afin de réduire les rougeurs [139]. Elle est utilisée car c'est un agent apaisant dont l'efficacité a été cliniquement prouvée pour **réduire les rougeurs** et la **sensibilité de la peau** lorsqu'il est utilisé deux fois par jour pendant minimum 1 mois ; c'est aussi un excellent complément de formules pour traiter les peaux sensibles [55]. Elle est **anti-irritante** [140] dans la mesure où la plupart des plantes du groupe *Compositae* possèdent un actif ayant cette propriété. L'aster maritime permet donc de camoufler les rougeurs causées par la lame de rasoir [141] et a également une action sur la fermeté des tissus [142].

L’extrait d’aster maritime aide à **reconstruire la barrière cutanée** en augmentant la concentration de céramides, cérébrosides, et cholestérol, et permet de fournir une **hydratation de longue durée** à la peau [143]. L’huile d’aster maritime a des propriétés de **régulation de la microcirculation sanguine** et de **protection membranaire** des vaisseaux sanguins et elle stimule le complexe lipidique épidermique à travers des stérols et des acides gras polyinsaturés [144]. Elle protège également l’intégrité des cellules et donne de l’homogénéité au teint après 1 mois d’application à raison de 2 fois par jour. Des tests menés par le laboratoire Spinée montrent une diminution de 27 % de la réactivité cutanée (application biquotidienne durant 28 jours, sur les ailes du nez). 95 % des volontaires ont trouvé leur peau plus confortable, 90 % l’ont trouvé moins sensible et moins réactive [61].

Le Sea Starwort Oil et le Sea Starwort Bg sont obtenus à partir d’extraits de *Tripolium pannonicum*. Le Sea Starwort Oil est récolté et obtenu de manière écologique et son obtention est certifiée par Ecocert. Il est soluble dans l’huile. Sea Starwort Bg a les mêmes certifications et est, quant à lui, plus soluble dans l’eau [144].

Tripolium pannonicum doit être utilisé à hauteur de **maximum 1%** dans les produits cosmétiques. Ses propriétés sont démontrées par des études in vivo et in vitro [143]. Comme le montrent les études cliniques réalisées indépendamment par Aubrey Organics Inc., l'extrait Sea Aster se révèle être un ingrédient naturel très efficace. 20 hommes et femmes volontaires de 30 à 65 ans ont ainsi appliqué l'extrait de *Tripolium pannonicum* dans une crème à tester deux fois par jour pendant 28 jours. Chaque volontaire avait des antécédents de rougeurs de la peau permanentes ou transitoires. À la fin des 28 jours, 80 % des volontaires ont perçu une amélioration de la qualité de la peau, 90 % des volontaires ont vu leur peau paraître plus lisse, 80 % des volontaires ont perçu une amélioration de la fermeté de la peau, 100 % des bénévoles ont vu une amélioration de l'hydratation de la peau [145,146].

L’aster maritime est aussi utilisée pour ses propriétés **astringentes** [147], **toniques** [147], protectrices de la peau [147], dans le **soin du cheveu** [55,138]. En effet, l’aster maritime rend les cheveux souples et brillants, et leur donne volume, élasticité et éclat [55].

L’aster maritime entre ainsi dans la composition de certains produits aux propriétés apaisantes pour les peaux sensibles, notamment les produits des marques cités ci- dessous :

- 3 point 3 [148],
- 66°30 [149],
- Archipelago [150],
- Arkopharma (Plant System) [151],
- Aubrey Organics [152],
- EmerginC [153],
- Floramare [154],
- Harmony [155],
- Jafra Pro [156],
- Labcare Cosmetics [157],
- Naicos [158],
- Oillan balance [159],
- PAI [139],
- Ren Skincare [160],
- Spinée [61],
- Thalion [142],
- The Body Shop [161] et bien d’autres encore.

La marque PAI commercialise un sérum à base d’aster maritime qui aide à réduire les rougeurs et la gêne associée à la sensibilité [139]. Ce sérum, le Sérum Anti-Rougeurs Instant Calm Aster Maritime & Avoine Byzantine, calme les rougeurs sans aggraver les tâches et possède un anti-inflammatoire naturel pour ne pas irriter la peau. L'aster maritime aux propriétés calmantes inhibe activement les molécules responsables des poussées d’inflammation et renforce les vaisseaux sanguins à la surface de la peau, atténuant la rougeur [139].

Chez Swedish Dream, il existe un savon aux propriétés anti-inflammatoires et hydratantes, le Sea Aster Soap [162].

Selon le laboratoire Setalg, l’aster maritime est **nourrissante** par sa richesse en minéraux, **anti-oxydante** par sa teneur en saponines tri-terpéniques et en flavonoïdes [163]. Les flavonoïdes sont une source importante d’antioxydants, capables de diminuer la perméabilité des capillaires et de renforcer leur résistance. Les saponines tri-terpéniques sont aussi connues pour leur activité anti-tumorale, antiphlogistique, antiallergique, anti-hépatotoxique, **anti-inflammatoire**, immunostimulante. Elles sont antivirales, antimicrobiennes, antifongiques mais aussi hypoglycémiantes [59]. En fait, les plantes exposées à des stress abiotiques empêchent les dommages oxydatifs en synthétisant des composés antioxydants comme l'ascorbate, le glutathion et le tocophérol, ainsi que des enzymes anti-oxydantes [164].

Tripolium pannonicum semble **photo-protectrice** dans la mesure où, associée à d'autres plantes halophytes, une activité stable de photo-protection est observée [169]. En effet, les plantes halophiles sont régulièrement utilisées dans la production de produits topiques permettant une **filtration efficace des ultraviolets** [169]. Ces plantes, grâce à leur grande capacité d'adaptation à des conditions environnementales extrêmement changeantes, synthétisent des molécules de défense variées dont des molécules à potentiel photo-protecteur [169]. Les plantes halophytes les plus choisies pour leur potentiel photo-protecteur sont les plantes du genre *Matricaria*, *Chrithmum* et *Aster* [169]. Selon une étude menée en 2014 par Hupel et Pronost, pour obtenir cette activité, un mélange d'extraits de deux plantes halophiles de concentration finale égale à 1 % [169] est généralement utilisé. L'activité de ce mélange est déterminée par la capacité de celui-ci à empêcher la dégradation de la CMS (chlorophylline de magnésium et de sodium, dérivé synthétique de chlorophylle se dégradant face aux ultra-violets) [169]. Ainsi, pour un temps de demi-vie de ce dérivé supérieur à 120 minutes pour un extrait donné, l'activité photo-protectrice est considérée comme très forte. Le temps de demi-vie obtenu pour l'extrait d'aster maritime est de 140 à 150 minutes ; il a donc une forte activité photo-protectrice [169].

En conclusion, voici un résumé des différents composés ayant un intérêt dans l'aster maritime.

Tableau des composés et activités correspondantes de l'aster maritime:

Composition chimique	Activité
Tanins	Anti-oxydante, anti-inflammatoire, cicatrisante, astringente
Saponines tri-terpéniques	Anti-oxydante, anti-inflammatoire, antiallergique, antiphlogistique, anti-tumorale…
Flavonoïdes	Anti-oxydante, augmentation de la résistance capillaire, valeur nutritive importante
Polyphénols	Anti-oxydante, antiviral, antibactérien, anticancéreux
Coenzyme Q10	Anti-oxydante, prévenant le dessèchement cutané, protection du contour de l'œil
Tripolinolate A	Inhibition de la prolifération de cellules cancéreuses et induction de l'apoptose du gliome

Après avoir étudié les propriétés de *Tripolium pannonicum*, il semble intéressant de voir quels sont les propriétés reconnues des autres plantes du même genre, bien que sachant que *Tripolium pannonicum*, d'origine Eurasienne, est l'espèce divergeant le plus des autres asters [171].

Les autres asters présentent différentes propriétés[172] :

- l'*Aster novae-angliae* est utilisée en décoction pour de nombreuses pathologies dermatologiques ;
- l'*Aster cordifolius* et l'*Aster novi belgii* sont des excellents calmants aromatiques, régulièrement préférés à la valériane et ayant la même activité que celle-ci sur l'épilepsie, les spasmes et l'hystérie.
- L'*Aster puniceus* est stimulant et diaphorétique (permettant la transpiration). Son infusion est utilisée pour traiter les rhumes, rhumatismes, les maux de tête, d'estomac, la folie et les menstruations irrégulières.
- L'*Aster aestivus* est utilisée comme antispasmodique, ainsi que pour la plupart des propriétés précédemment citées.
- Traditionnellement, les fleurs de teinte bleue/violette sont liées à un effet sédatif [172].

Aster tataricus, largement distribué principalement dans le nord-est et le nord-ouest de la Chine, est utilisé en médecine traditionnelle chinoise pour soulager la toux et comme expectorant et il possède des activités diurétique, anti-tumorale, antibactérienne, antivirale et anti-ulcère [173]. Ses constituants chimiques ont été largement étudiés à ce jour, y compris les terpénoïdes, les saponines, les coumarines, les flavones, les stéroïdes et les cyclo-peptides [173]. Dans *Aster tataricus*, un composé tri-terpénoïde est identifié, le shionone, utilisé régulièrement dans la médecine chinoise pour éliminer la flegme et soulager la toux [174].

L'*Aster flaccidus* est également une plante utilisée dans la médecine chinoise. Son herbe est ici utilisée comme fébrifuge, antitoxique et antitussive pour le traitement de l'abcès pulmonaire, la pneumonie, la tuberculose pulmonaire, la trachéite et la toux due à la chaleur du vent pathogène et la coqueluche. Sa fleur, elle, est utilisée comme fébrifuge et antitoxine [175].

2- Utilisation alimentaire et production de nouveaux produits

Tripolium pannonicum était utilisé comme aliment lors de famines au Pays-Bas en temps de crise [76]. Les halophytes sont, en effet, consommés par les humains depuis des siècles et à ce jour, sont toujours cueillis près de marais salés côtiers d'Europe. Ils ont un potentiel nutritif important [83].

Le contenu des feuilles d'aster maritime en composés primaires est important car il est révélateur du fonctionnement et de la physiologie de la plante mais il caractérise également la valeur nutritive de la plante pour l'alimentation humaine. La diminution du contenu de la plante en nutriments tels que le glucose, le saccharose, l'amidon, les sucres réducteurs ou solubles et les acides aminés indique une réduction de la qualité nutritive des feuilles [78].

En plus de l'accumulation de composants de haute valeur nutritionnelle pour l'homme, les halophytes accumulent des composés plutôt indésirables dans l'alimentation humaine. Parmi ces facteurs antinutritionnels figurent les oxalates, les nitrates, les phénols, les saponines, les tanins et les sels [8]. Les espèces halophytes sont également connues pour leur capacité à synthétiser des métabolites secondaires pouvant avoir plusieurs fonctions osmotiques ou piégeur de radicaux libres [8] ; ces métabolites ayant une valeur économique précieuse [82]. Les métabolites secondaires incluent des sucres simples et complexes, des aminoacides, des composés d'ammoniums quaternaires, des polyols et antioxydants (polyphénols, β-carotène, acide ascorbique et uréides). Les osmolytes peuvent potentiellement être utilisés dans l'alimentation fonctionnelle, définie comme préventive de maladies ou promouvant des bénéfices sanitaires [8].

Tripolium pannonicum est utilisé dans l'alimentaire (légumes, huile, fruits) et est donc cultivé comme plante alimentaire dans l'estuaire du Tejo au Portugal, mais aussi en Israël [176].

Les antioxydants comme les composés phénoliques, les caroténoïdes, l'acide ascorbiques et flavonoïdes sont partout dans les plantes et essentiels au régime alimentaire humain [83]. L'aster maritime appartient à des plantes de consommation humaine en raison de la teneur élevée en composés bénéfiques : glucides, protéines, calcium, potassium, magnésium, fer, manganèse, cuivre, vitamine C, β-carotène et fibres [72]. La succulence est considérée comme une expression des halophiles, résultant de l'évolution ultérieure des cellules du tissu aquifère, en particulier [24].

Les tiges, les fleurs, les racines et les graines n'ont aucun intérêt culinaire. Seuls les feuilles sont donc utilisées en alimentaire. Les jeunes feuilles sont riches en **protéines** et en **acides aminés** dans les premières étapes de la culture. C'est aussi une plante riche en **calcium** et en **fer** [38]. Elle semble également être riche en **omégas** (Ω 3) et en **potassium** [6].

Les acides gras Ω-3, qui sont un constituant majeur des lipides végétaux situés dans la membrane des chloroplastes, sont connus pour leur effet bénéfique sur la santé humaine. Les uréides, l'allantoïne et l'acide allantoïque, également présents dans *Tripolium pannonicum* sont connus pour être des composés importants du transport dans les légumineuses [164].

La feuille est comestible crue ou cuite surtout en période juvénile, lorsque la feuille mesure entre 5 et 20 millimètres. C'est à ce moment qu'elle ressemblerait presque à une « oreille de cochon ». Elle se consomme généralement **crue en salade** et **cuite, comme des épinards** [25]. Elle peut d'ailleurs remplacer celui-ci dans tous ses usages culinaires : à la crème, en gratin... Elle se cuisine facilement et se marie avec toutes viandes et poissons. Les feuilles ont un **goût fort et particulier**, mélange de fer et de noix, **relativement salé** [76].

Le conseil pour faire cuire l'aster est de le faire blanchir dans de l'eau bouillante non salée 2 minutes pour les consommer croquantes, 4 minutes si on souhaite les consommer fondantes. Il faut ensuite les égoutter et stopper la cuisson dans un saladier d'eau glacée. Les feuilles conserveront ainsi leur tenue et leur belle couleur [177]. Les asters maritimes peuvent être conservés dans du vinaigre, ce qui donne un aspect et un goût ressemblant à celui du cornichon à la plante [34].

De plus, l'aster maritime est utilisé dans des produits dérivés intéressants au niveau culinaire.

Il existe notamment des **bières** à l'aster, plutôt nombreuses sur les marchés locaux [178]. Souvent, ce sont des bières blondes, douces (environ 5%), à notes florales et herbacées, pas désagréables mais peu iodées. Le goût de l'aster est en fait peu prononcé dans ces bières [179].

L'aster maritime peut également être et est parfois utilisé en apiculture dans la mesure où la fleur est riche en nectar [128]. Le **miel** qui en est issu est un miel mono-floral jaune à goût salé [36].

On la retrouve aussi utilisée comme **condiment** dans des terrines du terroir picard. En Baie de Somme, elle est également souvent cuisinée par des chefs de la région et on la trouve au menu de nombreux restaurants côtiers.

Voici donc quelques recettes intégrant l'aster maritime :

La recette du potage d'aster à la crème [177] :

Ingrédients :

Pour 4 personnes :

- 600g d'aster
- 2 échalotes
- 1 gousse d'ail
- 20 cl de crème
- 10 cl de lait
- 1 œuf
- Beurre
- 4 tranches de pain de mie
- Sel, poivre

Emincer les échalotes et l'ail, faire suer au beurre dans une casserole, saler et poivrer, rajouter les feuilles d'aster, cuire 2 minutes. Mixer la crème, le lait et l'œuf, verser dans la casserole et cuire 3 à 4 minutes, mixer le tout et passer au chinois. Réaliser quelques croûtons de pain de mie et les poêler au beurre. Couper quelques fines lanières d'aster crues. Disposer le tout dans une assiette creuse chaude (Image 23).

Image 23 : Photographie de la recette du potage d'aster à la crème[177]

La recette des tronçons de lotte en habit d'aster, carottes confites [177] :

Ingrédients :

Pour 4 personnes :

- 1 lotte de 1,2 kg
- 400 g d'aster
- 4 carottes
- 1 échalote
- 1 gousse d'ail
- 10 cl de crème
- 10 g de beurre
- 1 branche de thym
- Sel, poivre

Lever les filets de lotte et couper des médaillons d'environ 160 g chaque. Equeuter les feuilles d'aster, les blanchir dans de l'eau bouillante salée pendant 1 minute, stopper la cuisson dans de l'eau glacée et les éponger sur une feuille de papier absorbant. Saisir les médaillons de lottes de toutes parts, assaisonner. Disposer les feuilles d'aster sur un papier film afin d'entourer les médaillons de lotte et fermer avec le film. Cuire les carottes coupées en sifflet dans un jus d'eau et de beurre, sel, poivre et thym. Réaliser un fumet avec les arêtes et les parures de lotte. Ajouter l'échalote et l'ail ainsi que les tiges d'aster, cuire 10 minutes, laisser infuser 20 minutes, passer au chinois. Réduire, crémer et monter au beurre. Pocher la lotte dans un bouillon chaud pendant 2 minutes. Dresser le tout sur assiette chaude (Image 24).

Image 24 : Photographie de la recette des tronçons de lotte en habit d'aster, carottes confites [177]

Makis à l’aster maritime [180] :

Ingrédients :

Pour 8 à 10 personnes

- 150 g d’aster maritime
- 200 g de riz japonais à sushi
- 80 g de maquereau ou hareng fumé
- 25 cl d’eau
- 3 cl de vinaigre de riz
- 8 g de sucre en poudre
- 2 cl d’huile d’olive 4 g de sel fin

Faire blanchir de belles feuilles d'aster maritime. Conserver l'eau de cuisson. Sortir les asters à l'écumoire, les rafraîchir dans l'eau froide et bien les égoutter. Laver le riz jusqu'à ce que l'eau devienne claire (10 minutes environ), puis l'égoutter et le mettre à cuire dans l'eau des asters de mer. Couvrir et porter à ébullition, puis laisser bouillir pendant 2 à 3 minutes. Cuire ensuite à feu doux pendant 12 minutes environ. Dans un bol, mélanger le vinaigre de riz, le sucre et le sel. Ajouter ce mélange au riz pendant sa cuisson. Éteindre le feu et laisser le riz reposer durant 10 minutes, puis l'étaler sur une plaque. Recouvrir d'un torchon humide. Le laisser refroidir à température ambiante. Couper des bandes de maquereaux fumés. Les mélanger avec un peu d'huile d'olive. Poser des feuilles d'aster sur un papier film alimentaire. Étaler ensuite une fine couche de riz sur la partie basse du film, puis disposer une bande le maquereau au centre du riz. Rouler le tout à la main, puis compresser le rouleau obtenu pour en chasser les bulles d'air. Placer 2 heures au réfrigérateur. Retirer le papier film alimentaire. Couper le rouleau de riz et d'asters en tronçons à l'aide d'un couteau mouillé. Servir.

3- Utilisation à visée écologique en tant que bio-filtre

Les biotechnologies s'intéressent aussi sérieusement à l'aster maritime, par l'étude de ses gènes, afin de les récupérer pour les inoculer à d'autres espèces non résistantes au sel [4]. L'absorption d'azote organique joue un rôle potentiellement important dans le cycle de l'écosystème d'azote et dans la phyto-remédiation des eaux usées [181].

Les concentrations en sodium inférieures à la salinité de l'eau de mer sont favorables à la production de biomasse et à la performance des bio-filtres, même pour les espèces très tolérantes au sodium [101]. Toutes les espèces d'halophytes ont donc le potentiel pour servir de bio-filtre pour les effluents salins riches en nutriments et en précieux coproduits [101].

Les plantes agissant comme bio-filtre pour absorber les polluants organiques ont une utilisation potentielle rentable pour traiter les eaux usées [182]. Étant donné que les eaux usées contiennent des sels dissous dont la concentration varie de 10 $g.L^{-1}$ à 71 $g.L^{-1}$ dans certains effluents traités anaérobiquement, les plantes sélectionnées pour traiter les eaux usées doivent être tolérantes à la salinité pour avoir un système de bio-filtration résiliant et efficace [182]. L'aster maritime est donc intéressant pour traiter les eaux usées.

4- Poids économique de la plante

La marguerite de Saint-Michel est le surnom originel donné à l'aster maritime afin de signifier sa floraison tardive, la Saint Michel étant fêtée le 29 septembre [5]. En Aquitaine et dans les Pyrénées Atlantiques, l'espèce fait partie des **espèces végétales protégées** [23,70,72]. Auparavant, les feuilles et tiges d'aster maritime étaient vendues et considérées, par erreur, comme de la criste marine, *Crithmum maritimum* [7].

L'aster maritime est **collectée de façon professionnelle** depuis les années 2000 [6]. L'utilisation de *Tripolium pannonicum* comme légume est presque exclusive aux Pays-Bas, où comme *Salicornia,* la plante est considérée comme un aliment de famine [76]. L'aster maritime fait partie des plantes réglementées par les Affaires Maritimes ; il faut donc une licence pour obtenir le droit de la cueillir [88]. 140 pêcheurs à pied professionnels sont titulaires de cette licence qui leur permet de les commercialiser en Baie de Somme, par exemple. Les particuliers peuvent tout de même la cueillir et ont le droit d'en ramasser 500 grammes par jour et par personne [88].

En France, l'aster maritime se fait, petit à petit, connaître dans différentes régions. Depuis quelques années, la récolte de l'aster maritime est incontournable de la récolte des salicornes et autres plantes de la Baie de Somme et permet de constituer une partie des revenus des pêcheurs à pieds, ainsi que des commerçants qui peuvent la vendre sous différentes formes : fraîche, en bocaux ...[88]. Elle est ensuite transformée dans des bières locales notamment, ou en tant que condiment de certaines terrines locales [88]. En Bretagne, elle est utilisée en tant que composant cosmétique de crèmes issues d'une agriculture biologique [183].

Elle se collecte généralement au petit matin et la cueillette se fait au couteau pour avoir un produit qui se conserve de la meilleure façon. La feuille entière est cueillie en laissant environ 1 centimètre en terre [88]. La récolte se fait généralement de juillet à août et peut se faire jusqu'en octobre lorsqu'il y a une deuxième tige, ce qui est souvent le cas dans la région de la Baie de Somme. La cueillette est généralement autorisée à partir de la mi-mars[88]. Le marché de l'aster maritime prend son ampleur depuis quelques années suite à une demande grandissante des touristes hollandais [88]. Son parfum et son goût iodés sont plus prononcés que ceux de la salicorne et des autres plantes maritimes de la baie de Somme. C'est pourquoi de nombreux chefs de la région l'utilisent pour agrémenter leurs plats [88].

L'offre non saisonnière par l'importation en provenance d'Israël et du Portugal donne à ce produit des opportunités pour une meilleure familiarisation. *Tripolium pannonicum* présente des caractéristiques intéressantes. Le rendement des jeunes feuilles peut atteindre 35 à 50 tonnes FW / ha, récoltées en 6-7 boutures [76]. Aujourd'hui, les marchés sont orientés vers la facilité d'utilisation (par exemple, les mélanges de laitue prêts à l'emploi, les haricots verts pré-coupés) et la cuisson [76]. Les légumes de mer, comme l'amphire, l'aster maritime, le kale de mer ont cet avantage, ils n'ont besoin que de quelques fritures pour accompagner un plat. En outre, les légumes de mer que nous avons mentionnés ont tous un fond ethnobotanique fort qui peut être utilisé par un spécialiste du marketing pour attirer l'attention du client [76].

Au niveau économique, le prix de vente de l'aster se situait, en 2009, entre 2 et 4 euros le kilogramme, suivant la qualité du produit et la récolte du moment. Actuellement, il se situe plutôt aux alentours de 6 euros les 250 g en conserve. Le prix varie beaucoup en fonction de la récolte de l'année. Le stock exploitable varie généralement de 1600 à quelques tonnes selon les modalités d'exploitation. Dans le cadre d'une exploitation de plus de la moitié des zones de développement de l'aster maritime, le stock varie de 800 à 3 000 tonnes en début de saison et de 250 à 600 en fin de saison ; ce qui fait un chiffre d'affaire de 1 600 000 € si la baie est exploitée au printemps et 500 000 € si l'exploitation a lieu en fin d'été, début de l'automne [43].

Conclusion

L'aster maritime, appelée *Tripolium pannonicum*, est une plante halophyte facilement reconnaissable dans son milieu de vie. En effet, cette plante a la forme de la marguerite avec des fleurs sur l'extérieur de couleur bleue à lilas. Ses feuilles sont particulièrement grandes et charnues dans le bas de la plante et plus petites sur les hauteurs.

Cette plante est retrouvée à travers le globe. Elle est native dans les pays d'Europe et d'Asie et plutôt cultivée dans les pays d'Afrique et d'Amérique. C'est une espèce invasive des marais salés principalement. En France, on la retrouve notamment en Baie de Somme où elle est particulièrement invasive.

Cette plante survit dans des conditions particulièrement difficiles. Elle est soumise à différents facteurs (environnementaux abiotiques et biotiques) qui influencent la croissance et la population de l'aster maritime. Elle est particulièrement influencée par le sodium, le calcium et l'azote. De nombreux champignons et insectes colonisent la plante et ont une influence positive sur celle-ci.

L'aster maritime est ainsi utilisé pour divers usages, les plus connues étant les usages cosmétiques et alimentaires. En cosmétique, elle est ainsi utilisée pour traiter les peaux à tendance réactive. Au niveau alimentaire, sa feuille charnue est particulièrement intéressante pour son goût iodé et salé et peut être cuisinée assez facilement.

Tripolium pannonicum semble être une plante connue depuis des siècles et notamment depuis l'Antiquité, époque à laquelle on lui a attribué un intérêt médical pour traiter des problèmes urinaires, des plaies et éliminer des toxines, même si celle-ci est peu étudiée aujourd'hui.

Ses diverses propriétés nous permettent de convenir que la plante est une plante d'avenir, pouvant permettre notamment, d'assainir les eaux usées par exemple.

Elle est aussi intéressante au niveau commercial car elle est assez facilement cultivable et que c'est une plante de plus en plus couramment consommée. Elle permet ainsi à des pêcheurs à pied, notamment ceux de la Baie de Somme, de gagner leur vie, la récolte de cette étant importante d'avril à septembre.

En conclusion, l'aster maritime, *Tripolium pannonicum*, est une plante intéressante et qui mérite d'être mieux étudiée car elle possède de nombreuses activités potentielles.

Bibliographie

1. Inventaire National du Patrimoine Naturel. *Tripolium pannonicum*-Aster maritime, Aster de Hongrie-Taxonomie. (2016). Available at: https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/127625/tab/taxo. (Accessed: 30th June 2016)
2. Greuter, W. The Euro+Med Plantbase Project. (2006). Available at: http://ww2.bgbm.org/euroPlusMed/PTaxonDetail.asp?NameId=130747&PTRefFk=7000000. (Accessed: 30th June 2016)
3. Missouri Botanical Garden. Tropicos - *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. (2016). Available at: http://www.tropicos.org/Name/2732877?tab=synonyms. (Accessed: 30th June 2016)
4. Guillot, G. Aster maritime : la fleur du sel et de la vase. (2016). Available at: http://www.zoom-nature.fr/aster-maritime-la-fleur-du-sel-et-de-la-vase/. (Accessed: 25th November 2016)
5. Bock, C. Atlantique et Manche. *Guide des plantes des bords de mer* 228–229 (2011).
6. Lengignon, A. & Roche, S. Les plantes de la Baie de Somme - Sorties pédestre avec un guide. (2016). Available at: http://www.traversee-baiedesomme.com/les-plantes-de-la-baie-de-somme/. (Accessed: 31st July 2016)
7. Eland, S. Plant Biographies - *Aster tripolium*. (2008). Available at: http://www.plantlives.com/docs/A/Aster_tripolium.pdf. (Accessed: 3rd February 2017)
8. Ventura, Y., Eshel, A., Pasternak, D. & Sagi, M. The development of halophyte-based agriculture: past and present. *Ann. Bot.* **115,** 529–540 (2015).
9. Sági, B. & Erdei, L. Distinct physiological characteristics of two subspecies of *Aster tripolium* L. *Acta Biologica Szegediensis* **46,** (2002).
10. Karanović, D., Luković, J., Zorić, L., Anačkov, G. & Boža, P. Taxonomic status of *Aster*, *Galatella* and *Tripolium* (Asteraceae) in view of anatomical and micro-morphological evidence. *Nordic Journal of Botany* **33,** 484–497 (2015).
11. Marnotte, P., Carrara, A., Dominati, E. & Girardot, F. *Aster tripolium*, Asteraceae, Dicotylédones. (2006). Available at: http://plantes-rizieres-camargue.cirad.fr/dicotyledones/asteraceae/aster_tripolium. (Accessed: 30th June 2016)
12. Zerhouni. Travaux Pratiques de Biologie Végétale - Zerhrac. (2016). Available at: http://zerrac.usmba.ac.ma/espace-etudiants-2/polycopie-tp-bv. (Accessed: 19th January 2017)
13. Sturm's, J. *Flora von Deutschland*. (1905).
14. Dupont, F. & Guignard, J.-L. *Botanique - Les familles de plantes*. (Elsevier Masson, 2015).
15. Dupont, F. & Guignard, J.-L. *Botanique-Système moléculaire*. (Elsevier Masson, 2007).

16. Inconnu. Asteracees. (2017). Available at: http://botanicola1.free.fr/spermaphytes-familles/asteracees_fiche.htm. (Accessed: 23rd March 2017)
17. Great Britain. *Aster tripolium* - Ecological Flora of the Bristish Isles. Available at: http://ecoflora.org.uk/search_species2.php?plant_no=1690070190. (Accessed: 21st March 2017)
18. Semple, J. C., Chmielewski, J. G. & Chinnappa, C. C. Chromosome Number Determinations in *Aster* L. (Compositae) with Comments on Cytogeography, Phylogeny and Chromosome Morphology. *American Journal of Botany* **70,** 1432–1443 (1983).
19. Montagne, P. *Aster tripolium*- Photo de la fleur. (2016). Available at: http://www.monde-de-lupa.fr/Invasives/Pages%20I/Aster%20pg/Aster9e.html. (Accessed: 23rd March 2017)
20. Le Driant, F. *Tripolium pannonicum* - Aster maritime - Asteraceae - Fiche détaillée Fleurs des Hautes-Alpes. (2016). Available at: http://www.florealpes.com/fiche_astertripolium.php. (Accessed: 24th November 2016)
21. Portti, L. Sea Aster, *Tripolium pannonicum*. (2016). Available at: http://www.luontoportti.com/suomi/en/kukkakasvit/sea-aster. (Accessed: 30th June 2016)
22. Lamarck, J.-B. & Decandolle, A. Famille des Composées- 3137- *Aster tripolium*. *Flore française* **4,** 145 (Agasse, 1805).
23. Dronnet. *Aster tripolium* L ssp. *tripolium*. (2007). Available at: http://erick.dronnet.pagesperso-orange.fr/aster_tripolium1.htm. (Accessed: 30th June 2016)
24. Grigore, M.-N. & Toma, C. Ecological anatomy elements related to Asteraceae halophytes species. *ResearchGate* **21,** 94–98 (2006).
25. Le Carer, P. Les fleurs du bord de mer du littoral atlantique. (2016). Available at: http://www.fleursdubordemer.fr/astermaritime/index.html. (Accessed: 30th June 2016)
26. Williams, M. Sea Aster – Identification, Edibility, Distribution. (2014). Available at: http://www.gallowaywildfoods.com/sea-aster-identification-edibility-distribution/. (Accessed: 30th June 2016)
27. Sell, P. & Murrell, G. *Flora of Great Britain and Ireland: Volume 4, Campanulaceae - Asteraceae*. (Cambridge University Press, 2006).
28. Binet, P., Bigot, J. & Duyme, M. Les glucides chez *Aster tripolium* L. Action de divers facteurs sur l'amylogénèse. *Bulletin de la Société Botanique de France* **117,** 451–460 (1970).
29. Waisel, Y. *Biology of Halophytes*. (Elsevier, 2012).
30. Tela Botanica. *Tripolium pannonicum*. (2015). Available at: http://www.tela-botanica.org/bdtfx-nn-7918-synthese. (Accessed: 30th June 2016)
31. Deniker, J. & Cauvet, D. *Atlas manuel de botanique : illustrations des familles et des genres de plantes phanérogames et cryptogames*. (Baillière et Fils, 1886).
32. Ponsero, A. L'Aster maritime en Baie de Saint Brieuc. (2016). Available at: http://www.reservebaiedesaintbrieuc.com/decouvrir/laster-maritime/. (Accessed: 25th November 2016)

33. Launay, O. Fleurs roses avec de nombreux pétales : *Aster tripolium, Carduus tenuiflorus, Cirsium arvense, Dipsacus laciniatus, Dipsacus sylvestris*. (2009). Available at: http://flore.normandie.pagesperso-orange.fr/npetalros.html. (Accessed: 25th November 2016)
34. Perrot, J.-H. *Aster Tripolium* L. (2016). Available at: http://www.flora-phyto.com/plantes/aster-tripolium-l. (Accessed: 30th June 2016)
35. Grenier & Godron. *Flore de France, ou Description des plantes qui croissent naturellement en France et en Corse*, **2,** 101–102 (Baillière et Fils, 1850).
36. Medri, M. *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. - Astro marino - Forum Acta Plantarum. (2016). Available at: http://www.actaplantarum.org/floraitaliae/viewtopic.php?t=1987. (Accessed: 21st March 2017)
37. Chamagne, C. Immortelle bleue, Lavande de mer, Saladelle commune, Statice commun - *Limonium vulgare*. (2015). Available at: http://www.afleurdepau.com/Flore/plumbaginaceae/limonium-vulgare/x.htm. (Accessed: 19th January 2017)
38. Toweb, L. Aster maritime ou *Aster tripolium*. (2007). Available at: http://www.homejardin.com/aster_maritime/aster_tripolium.html. (Accessed: 30th June 2016)
39. Johansson, C. T. *Svenska: Aster amellus i Västerås botaniska trädgård.* (2012).
40. Schryve. *Aster novi-belgii* Eventide – Un grand Aster à fleurs mauves. (2013). Available at: https://www.promessedefleurs.com/vivaces/vivaces-par-variete/asters/aster-novi-belgii-eventide-p-4073.html. (Accessed: 19th January 2017)
41. Zell, H. *English: Aster alpinus, Asteraceae, Alpine Aster, habitus; Botanical Garden Kit, Karlsruhe, Germany.* (2009).
42. Brock, J., Aboling, S., Stelzer, R., Esch, E. & Papenbrock, J. Genetic variation among different populations of *Aster tripolium* grown on naturally and anthropogenic salt-contaminated habitats: implications for conservation strategies. *J. Plant Res.* **120,** 99–112 (2007).
43. Duponchelle, G. *Potentiel de production de Salicornia fragilis et Aster tripolium en Baie de Somme*. (Université de Picardie Jules Verne, 2012).
44. De Waal, H. Sea aster - Ecomare. (2015). Available at: http://www.ecomare.nl/en/encyclopedia/organisms/plants/flowering-plants/daisy-family/sea-aster/. (Accessed: 17th February 2017)
45. Marsh, C. *Aster tripolium* Sea Aster. (2016). Available at: http://www.pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Aster+tripolium. (Accessed: 17th February 2017)
46. Botanica, T. Tripolion maritimum. *Tela Botanica* Available at: http://www.tela-botanica.org/bdtfx-nn-69578-synthese. (Accessed: 23rd March 2017)

47. Anatomical Features of *Aster Tripolium* L. (Asteraceae) to saline environments. Available at: http://connection.ebscohost.com/c/articles/84556970/anatomical-features-aster-tripolium-l-asteraceae-saline-environments. (Accessed: 31st July 2016)
48. Zimmermann, U. *et al.* Radial Turgor and Osmotic Pressure Profiles in Intact and Excised Roots of *Aster tripolium*. *Plant Physiol* **99,** 186–196 (1992).
49. Brunet, I. Ecolo-bio-nature: La salicorne et l'aster. (2016). Available at: http://ecolo-bio-nature.blogspot.fr/2011/06/la-salicorne-et-laster-2-herbes-marines.html. (Accessed: 30th June 2016)
50. Bercu, R., Fagaras, M. & Broasca, L. Anatomical Features of *Aster Tripolium* L. (Asteraceae) to saline environments. *Annals of the Romanian Society for Cell Biology* **17,** 271–277 (2012).
51. Baianu, I. C., Critchley, C., Govindjee, null & Gutowsky, H. S. NMR study of chloride ion interactions with thylakoid membranes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **81,** 3713–3717 (1984).
52. Boullard, B. Relations entre la photopériode et l'abondance des mycorhizes chez l'*Aster Tripolium* L. (Composées). *Bulletin de la Société Botanique de France* **106,** 131–134 (1959).
53. Markovskaya, E. F., Kosobryukhov, A. A., Morozova, K. V. & Gulyaeva, E. N. Photosynthesis and anatomic–morphological characteristics of sea aster leaves on the white sea coast. *Russ J Plant Physiol* **62,** 830–836 (2015).
54. Huiskes, A. H. L. & Soelen, J. van. Seed productivity and seed polymorphism in *Aster tripolium* L. *Vegetation between land and sea* (eds. Huiskes, A. H. L., Blom, C. W. P. M. & Rozema, J.) 202–213 (Springer Netherlands, 1987). doi:10.1007/978-94-009-4065-9_16
55. Afflerbach, K. *Aster Tripolium* Extract - Inhaltsstoffe/INCI: INCI Detail. *haut.de* (2016). Available at: http://www.haut.de/inhaltsstoffe-inci/inci-detail/1319/. (Accessed: 30th June 2016)
56. Peronnet, A. *Tripolium pannonicum* subsp *pannonicum*. *Tela Botanica* Available at: http://www.tela-botanica.org/bdtfx-nn-101214-synthese. (Accessed: 28th March 2017)
57. European Chemical Agency. *Aster tripolium*- List of Pre-Registered Substances, part 2/4. (2016). Available at: https://echa.europa.eu/search?p_p_id=echasearch_WAR_echaportlet&p_p_lifecycle=0&p_p_state=normal&p_p_mode=view&p_p_col_id=column-1&p_p_col_count=1&_echasearch_WAR_echaportlet_doSearch=true&_echasearch_WAR_echaportlet_forceBasic=true. (Accessed: 30th March 2017)
58. Chen, L. *et al.* Synthesis and bioactivity of tripolinolate A from *Tripolium vulgare* and its analogs. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters* **25,** 2629–2633 (2015).
59. Lellau, T. F. & Liebezeit, G. Alkaloids, saponins and phenolic compounds in salt marsh plants from the Lower Saxonian Wadden Sea. *Senckenbergiana maritima* **31,** 1–9 (2001).
60. Bakker, N. V. J. de, Hemminga, M. A. & Soelen, J. V. The relationship between silicon availability, and growth and silicon concentration of the salt marsh halophyte *Spartina anglica*. *Plant and Soil* **215,** 19–27 (1999).

61. Pisvin, D. Sérum Anti-rougeurs - Spinée. (2016). Available at: http://www.spinee.be/fr/confort/508-serum-anti-rougeurs-30ml.html. (Accessed: 25th February 2017)
62. Wubshet, S. G., Schmidt, J. S., Wiese, S. & Staerk, D. High-Resolution Screening Combined with HPLC-HRMS-SPE-NMR for Identification of Potential Health-Promoting Constituents in Sea Aster and Searocket—New Nordic Food Ingredients. *J. Agric. Food Chem.* **61,** 8616–8623 (2013).
63. Ventura, Y. A. *et al.* The importance of iron supply during repetitive harvesting of *Aster tripolium*. *Functional Plant Biology* **40,** (2013).
64. Ramani, B., Zorn, H. & Papenbrock, J. Quantification and fatty acid profiles of sulfolipids in two halophytes and a glycophyte grown under different salt concentrations. *Z. Naturforsch., C, J. Biosci.* **59,** 835–842 (2004).
65. Karlsons, A., Osvalde, A., Necajeva, J. & Ievinch, G. Changes of nutritional status of coastal plants *Hydrocotyle vulgaris* and *Aster tripolium* at elevated soil salinity. *Biology* **745,** 165–177 (2008).
66. Binet, P., Bigot, M. & Duyme, M. L'amylolyse chez des disques foliaires d'*Aster tripolium* L. Rôle des phosphorylases (1,4 glucose: orthophosphate glucosyltransférases). *Bulletin de la Société Botanique de France* **118,** 307–318 (1971).
67. Binet, P., Collin, A. & Duyme, M. M. Cycle annuel des fructosanes chez *Aster tripolium* L. *Bulletin de la Société Botanique de France* **121,** 323–328 (1974).
68. Perrelle, A. Modifications des composés pectiques d'*Aster tripolium* sous l'action du sel. *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques* **125,** 223–228 (1978).
69. GBIF. *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. - Global Biodiversity Information Facility. Available at: http://www.gbif.org/species/3098616. (Accessed: 21st March 2017)
70. Szymańska, S. *et al.* Metabolic potential and community structure of endophytic and rhizosphere bacteria associated with the roots of the halophyte *Aster tripolium* L. *Microbiological Research* **182,** 68–79 (2016).
71. Lopes, A. *et al.* Natural products from extreme marine environments: Searching for potential industrial uses within extremophile plants. *ResearchGate* **94,** (2016).
72. Szymańska, S., Piernik, A. & Hrynkiewicz, K. Metabolic potential of microorganisms associated with the halophyte *Aster tripolium* L. in saline soils. *Ecological Questions* **18,** 9–19 (2014).
73. Lambinon, J., Delvosalle, L. & Duvigneaud, J. *Aster tripolium* L. *Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines* 660 (Jardin Botanique de Belgique, 2004).
74. Duvigneaud, P. & Jacobs, M. Ecologie génétique de populations halophytiques d'*Aster tripolium* L. dans l'estuaire de l'Yser (Belgique). *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van België* **41,** 81–91 (1971).

75. Bousquet, T., Magnanon, S. & Brindejonc, O. Liste rouge de la flore vasculaire de Basse-Normandie. (2015). Available at: http://www.fcbn.fr/sites/fcbn.fr/files/ressource_telechargeable/liste_rouge_de_basse-normandie.pdf. (Accessed: 3rd February 2017)
76. Bogemans, J. & Erdei, L. Saline Crops, From Halophyte Research to Sea Vegetable Markets. *Scribd* (2012). Available at: https://fr.scribd.com/doc/102170797/Saline-Crops-From-Halophyte-Research-to-Sea-Vegetable-Markets. (Accessed: 16th December 2016)
77. Geissler, N., Hussin, S. & Koyro, H.-W. Interactive effects of NaCl salinity and elevated atmospheric CO2 concentration on growth, photosynthesis, water relations and chemical composition of the potential cash crop halophyte *Aster tripolium* L. *Environmental and Experimental Botany* **65,** 220–231 (2009).
78. Meirland, A. Déterminismes et rôles des communautés végétales dans le fonctionnement de l'écosystème estuarien de la Baie de Somme. (Université de Picardie Jules Verne, 2015).
79. Tison, J.-M. & De Foucault, B. *Aster tripolium*, *Tripolium pannonicum*. *Flora Gallica, Flore de France* (Biotope Editions, 2014).
80. Provost, M. *Aster tripolium* L. *Flore vasculaire de Basse Normandie* **Tome 2,** 25 (Presses Universitaires de Caen, 1998).
81. Boullard, B. *Plantes de Normandie*. (Charles Corlet, 2005).
82. Kerstiens, G., Tych, W., Robinson, M. F. & Mansfield, T. A. Sodium-Related Partial Stomatal Closure and Salt Tolerance of *Aster tripolium*. *The New Phytologist* **153,** 509–515 (2002).
83. Boestfleisch, C. *et al.* Manipulating the antioxidant capacity of halophytes to increase their cultural and economic value through saline cultivation. *AoB Plants* **6,** (2014).
84. Huiskes, A. H. L., Koutstaal, B. P., Dool, A. W.-V. den & Markusse, M. M. A Study on Polymorphism in *Aster tripolium* L. (Sea Aster). *ResearchGate* **2,** 547–557 (2000).
85. Meirland, A., Bouvet, A., Rybarczyk, H., Dubois, F. & Chabrerie, O. Effects of sheep grazing on salt-marsh plant communities in the Bay of Somme (France). *Revue d'écologie* **Vol. 68,** 15p (2013).
86. Kiehl, K., Eischeid, I., Gettner, S. & Walter, J. Impact of different sheep grazing intensities on salt marsh vegetation in northern Germany. *Journal of Vegetation Science* **7,** 99–106 (1996).
87. Nolte, S., Esselink, P. & Bakker, J. P. Flower production of *Aster tripolium* is affected by behavioral differences in livestock species and stocking densities: the role of activity and selectivity. *Ecol Res* **28,** 821–831 (2013).
88. Petitgrand, A. L'aster, une plante maritime de la baie de Somme. (2016). Available at: http://www.rustica.fr/tv/l-aster-maritime-plante-halophile,12193.html. (Accessed: 25th February 2017)

89. Motte, B. L'aster maritime ou oreille de cochon | Baie d'Authie. (2016). Available at: http://www.baiedauthie.fr/laster-maritime-ou-oreille-de-cochon/. (Accessed: 25th February 2017)
90. Cramer, G. R. Sodium-Calcium Interactions Under Salinity Stress. 205–227 (2002). doi:10.1007/0-306-48155-3_10
91. Huiskes, A. H. L., van Soelen, J. & Markusse, M. M. Differentiation within *Aster tripolium* L. from tidal and non-tidal habitats. *Aquatic Botany* **39,** 35–44 (1991).
92. Geissler, N., Hussin, S. & Koyro, H.-W. Elevated atmospheric CO2 concentration ameliorates effects of NaCl salinity on photosynthesis and leaf structure of *Aster tripolium* L. *J Exp Bot* **60,** 137–151 (2009).
93. Uno, Y. *et al.* Early salt-stress effects on expression of genes for aquaporin homologues in the halophyte sea aster (*Aster tripolium* L.). *J. Plant Res.* **111,** 411–419 (1998).
94. Perera, L. K. R. R., Silva, D. L. R. D. & Mansfield, T. A. Avoidance of sodium accumulation by the stomatal guard cells of the halophyte *Aster tripolium*. *J. Exp. Bot.* **48,** 707–711 (1997).
95. Perera, L. K. R. R., Robinson, M. F. & Mansfield, T. A. Responses of the stomata of *Aster tripolium* to calcium and sodium ions in relation to salinity tolerance. *J. Exp. Bot.* **46,** 623–629 (1995).
96. Binet, P. & Bigot, J. Activité pectinestérase et capacité d'échange cationique des racines d'*Aster tripolium* L. *Bulletin de la Société Botanique de France* **123,** 471–476 (1976).
97. Ramani, B. *et al. Aster tripolium* L. and *Sesuvium portulacastrum* L.: two halophytes, two strategies to survive in saline habitats. *Plant Physiology and Biochemistry* **44,** 395–408 (2006).
98. Paquet-Durand, F. Biochemical and physiological mechanisms leading to salt tolerance. *Tropical Ecology* **45,** 141–150 (2004).
99. Lorenzen, B., Skovhus, K. & Jensen, A. Spectral properties and net photosynthesis of *Aster tripolium* L. and *Halimione portulacoides* (L.) Aellen leaves under saline and hypoxic conditions. *New Phytologist* **116,** 255–262 (1990).
100. Ueda, A., Kanechi, M., Uno, Y. & Inagaki, N. Photosynthetic limitations of a halophyte sea aster (*Aster tripolium* L) under water stress and NaCl stress. *J. Plant Res.* **116,** 65–70 (2003).
101. Buhmann, A. K., Waller, U., Wecker, B. & Papenbrock, J. Optimization of culturing conditions and selection of species for the use of halophytes as biofilter for nutrient-rich saline water. *Agricultural Water Management* **149,** 102–114 (2015).
102. Leendertse, P. C., Scholten, M. C. & van der Wal, J. T. Fate and effects of nutrients and heavy metals in experimental salt marsh ecosystems. *Environ. Pollut.* **94,** 19–29 (1996).
103. Pavan, F., Breschigliaro, S. & Borin, M. Screening of 18 species for digestate phytodepuration. *Environ Sci Pollut Res Int* **22,** 2455–2466 (2015).

104. Quintã, R., Santos, R., Thomas, D. N. & Le Vay, L. Growth and nitrogen uptake by *Salicornia europaea* and *Aster tripolium* in nutrient conditions typical of aquaculture wastewater. *Chemosphere* **120,** 414–421 (2015).
105. Stienstra, A. W. Nitrate accumulation and growth of *Aster tripolium* L. with a continuous and intermittent nitrogen supply. *Plant, Cell & Environment* **9,** 307–313 (1986).
106. Neto, D., Carvalho, L. M., Cruz, C. & Martins-Louçào, M. A. How do mycorrhizas affect C and N relationships in flooded *Aster tripolium* plants? *Plant and Soil* **279,** 51–63 (2006).
107. Kumari, A., Das, P., Parida, A. K. & Agarwal, P. K. Proteomics, metabolomics, and ionomics perspectives of salinity tolerance in halophytes. *Front Plant Sci* **6,** (2015).
108. Geissler, N., Hussin, S. & Koyro, H.-W. Elevated atmospheric CO2 concentration enhances salinity tolerance in *Aster tripolium* L. *Planta* **231,** 583–594 (2010).
109. Meirland, A., Gallet-Moron, E., Rybarczyk, H., Dubois, F. & Chabrerie, O. Predicting the effects of sea level rise on salt marsh plant communities: does vegetation age matter more than sea level? *Plant Ecology and Evolution* **148,** 5–18 (2015).
110. Duarte, B., Goessling, J. W., Marques, J. C. & Caçador, I. Ecophysiological constraints of *Aster tripolium* under extreme thermal events impacts: Merging biophysical, biochemical and genetic insights. *Plant Physiol. Biochem.* **97,** 217–228 (2015).
111. Otte, M. L., Dekkers, I. M. J., Rozema, J. & Broekman, R. A. Uptake of arsenic by *Aster tripolium* in relation to rhizosphere oxidation. *Can. J. Bot.* **69,** 2670–2677 (1991).
112. Otte, M. L., Rozema, J., Koster, L., Haarsma, M. S. & Broekman, R. A. Iron plaque on roots of *Aster tripolium* L.: interaction with zinc uptake. *New Phytologist* **111,** 309–317 (1989).
113. Otte, M. L., Haarsma, M. S., Broekman, R. A. & Rozema, J. Relation between heavy metal concentrations in salt marsh plants and soil. *Environ. Pollut.* **82,** 13–22 (1993).
114. Fitzgerald, E. J., Caffrey, J. M., Nesaratnam, S. T. & McLoughlin, P. Copper and lead concentrations in salt marsh plants on the Suir Estuary, Ireland. *Environmental Pollution* **123,** 67–74 (2003).
115. Beeftink, W. G. & Nieuwenhuize, J. Monitoring trace metal contamination in salt marshes of the Westerschelde estuary. *Environ Monit Assess* **7,** 233–248 (1986).
116. Carvalho, L. M., Caçador, I. & Martins-Loução, M. A. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance root cadmium and copper accumulation in the roots of the salt marsh plant *Aster tripolium* L. *Plant Soil* **285,** 161–169 (2006).
117. Poelen, J. H., Simons, J. D. & Mungall, C. J. Global Biotic Interactions: An open infrastructure to share and analyze species-interaction datasets. *Ecological Informatics* (2014). Available at: http://www.globalbioticinteractions.org/?interactionType=interactsWith&targetTaxon=Tripolium%20pannonicum. (Accessed: 28th March 2017)
118. Encyclopedia of Life. *Tripolium pannonicum* subsp. *tripolium*. *Encyclopedia of Life* (2017). Available at: http://eol.org/pages/5105378/details. (Accessed: 15th March 2017)

119. Carvalho, L. M., Caçador, I. & Martins-Loução, M. Temporal and spatial variation of arbuscular mycorrhizas in salt marsh plants of the Tagus estuary (Portugal). *Mycorrhiza* **11,** 303–309 (2001).
120. Wilde, P. *et al.* Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in roots and soils of two salt marshes. *Environ. Microbiol.* **11,** 1548–1561 (2009).
121. Scheloske, S. *et al.* Element distribution in mycorrhizal and nonmycorrhizal roots of the halophyte *Aster tripolium* determined by proton induced X-ray emission. *Protoplasma* **223,** 183–189 (2004).
122. Landwehr, M. *et al.* The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus geosporum* in European saline, sodic and gypsum soils. *Mycorrhiza* **12,** 199–211 (2002).
123. Füzy, A., Biró, B., Tóth, T., Hildebrandt, U. & Bothe, H. Drought, but not salinity, determines the apparent effectiveness of halophytes colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *J. Plant Physiol.* **165,** 1181–1192 (2008).
124. Hemminga, M. A., Soelen, J. V. & Kiswara, W. Estuarine gradients determining the quality of tidal marsh halophytes as host plants for endophagous insect larvae: Experimental evidence. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* **27,** 377–382 (1993).
125. Sommeijer, M. J., Rooijakkers, E. F., Jacobusse, C. & Kerkvliet, J. D. Larval food composition and food plants of the solitary bee *Colletes halophilus* (Hymenoptera: Colletidae). *Journal of Apicultural Research* **48,** 149–155 (2009).
126. Raghavan, V. *Molecular Embryology of Flowering Plants*. (Cambridge University Press, 1997).
127. Evans, R. & Potts, S. Sea aster mining bee. (2012). Available at: https://www.foe.co.uk/sites/default/files/downloads/bees_east_england.pdf. (Accessed: 10th March 2017)
128. Declèves, S. Le paradoxe des Astéracées. (2014). Available at: http://www.atlashymenoptera.net/biblio/Decl%C3%A8ves_2014_Asteraceae_paradox.pdf. (Accessed: 3rd February 2017)
129. Hoekstra, F. A. Mitochondrial development and activity of binucleate and trinucleate pollen during germination in vitro. *Planta* **145,** 25–36 (1979).
130. Terrisse, J. Prés à spartines - Poitou-Charentes Nature. (2004). Available at: http://www.poitou-charentes-nature.asso.fr/Pres-a-spartines.html. (Accessed: 28th March 2017)
131. Kiva, R. The Resinous Medicine of Aster Rhizome, Leaf, and Flower. (2012). Available at: http://bearmedicineherbals.com/aster.html. (Accessed: 31st July 2016)
132. Dalechamps, J. *Histoire generale des plantes*. (Philip. Borde, Laur. Arnaud, & Cl. Rigaud, 1653).
133. Qasem, J. R. Prospects of wild medicinal and industrial plants of saline habitats in the Jordan Valley. *Pakistan Journal of Botany* **47,** 551–570 (2015).

134. Fourcroy, Maret et Duhamel. *Encyclopedie methodique, ou par ordre de matières: Chyme, pharmacie et metallurgie*. (Panckoucke, 1792).
135. Ahmed, S., Hasan, M. M. & Mahmood, Z. A. Antiurolithiatic plants: Multidimensional pharmacology. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry* **5,** 04-24 (2016).
136. Dioscorides. *The Herbal of Dioscorides the Greek*. **Book 4: Other Herbs and Roots,** (Gunther Robert T., 1996).
137. Duarte, B. *et al.* Disentangling the photochemical salinity tolerance in *Aster tripolium* L.: connecting biophysical traits with changes in fatty acid composition. *Plant Biol J* n/a-n/a (2016). doi:10.1111/plb.12517
138. Luebke, W. *Aster tripolium* extract 89957-78-8. (2015). Available at: http://www.thegoodscentscompany.com/data/ex1387761.html. (Accessed: 30th June 2016)
139. Hondermarck, O. & Coutiéras, S. Sea Aster & Wild Oat Instant Calm Redness Serum de Pai. (2016). Available at: http://www.beaute-test.com/sea_aster___wild_oat_instant_calm_redness_serum_pai.php. (Accessed: 30th June 2016)
140. Morishita, S., Uozumi, T. & Tanaka, Y. Itching Suppression Composition. (2008).
141. Arbonne. Guide des principaux ingrédients. (2016). Available at: https://www.arbonne.com/decouvrez/promise/ingredients.shtml. (Accessed: 10th March 2017)
142. Thalion. Actifs de la marque Thalion. (2012). Available at: http://www.leonessa.com/de/presse/download/THALION_Dossier_de_presse.pdf. (Accessed: 10th March 2017)
143. SEPPIC. Sea Starwort Oil de SEPPIC. (2016). Available at: https://www.ulprospector.com/fr/na/PersonalCare/Detail/1432/375276/Sea-Starwort-Oil. (Accessed: 30th June 2016)
144. Biotech, M. ® Sea Starwort Oil. (2016). Available at: http://cosmetics.specialchem.com/product/i-biotech-marine-seppic-group-sea-starwort-oil. (Accessed: 25th November 2016)
145. Biotech Marine. *Aster Tripolium* - Information | Natural is Better. (2017). Available at: http://www.naturalisbetter.co.uk/info_pages/info_aster.html. (Accessed: 10th March 2017)
146. Hampton, A. Aubrey International Nomenclature of Cosmetic Ingredients. (2014). Available at: https://www.martindalesnutrition.com/wp-content/uploads/2014/08/INCI_Dict2014.pdf. (Accessed: 3rd February 2017)
147. National Agricultural Library. Phytochemical and Ethnobotanical Databases- *Aster tripolium*. (2016). Available at: https://phytochem.nal.usda.gov/phytochem/ethnoPlants/show/2935?et=. (Accessed: 30th June 2016)

148. Urvoy, A. 3 point 3 Préparation Visage Bio Peaux normales à sensibles. (2016). Available at: http://www.3-point-3.com/produit/preparation-cosmetique-peaux-normales-sensibles/. (Accessed: 15th March 2017)
149. Green-shop. Baume visage essentiel Bio Aster maritime & Candeïa - 66°30. (2017). Available at: http://www.green-shop.ch/fr/6630-marque-cosmetique-bio/11009-baume-visage-essentiel-bio-aster-maritime-candeia-15ml-6630-3760187770093.html. (Accessed: 15th March 2017)
150. Archipelago. Marine Body Butter Archipelago Botanicals. (2017). Available at: https://shoparchipelago.com/products/marine-body-butter. (Accessed: 15th March 2017)
151. Arkopharma. Rosakalm Crème anti rougeurs à l'extrait de Ruscus - Plante System. (2017). Available at: http://www.plantesystem.com/fr-be/products/types-de-peau/peaux-hyper-reactives-avec-rougeurs-2-10.html. (Accessed: 15th March 2017)
152. Hampton. Aubrey Organics Sérum 'Calming Skin Therapy'. (2016). Available at: https://www.ecco-verde.fr/aubrey-organics/serum-calming-skin-therapy. (Accessed: 15th March 2017)
153. EmerginC. Phytocell detox mask- EmerginC. (2017). Available at: http://emerginc.ee/detox-mask. (Accessed: 15th March 2017)
154. Floramare. Flora Mare Deep Ocean Therapy Elixir. (2017). Available at: https://www.floramare.com/flora-mare-deep-ocean-therapy-elixir-50844.html. (Accessed: 15th March 2017)
155. Harmony. Stages of Beauty - Harmony. (2017). Available at: https://www.stagesofbeauty.com/shop/harmony/hydrate-treat/treatment-cream. (Accessed: 15th March 2017)
156. Hani, S. Soin des yeux double action - Haeni - Jafra Cosmetics. (2016). Available at: http://www.haeni-jafra.ch/jafra-pro-2/?id_detail=1201. (Accessed: 10th March 2017)
157. Labcare Cosmetics. Siero Viso Totale 12 Azioni Anti-Age - Labcare Cosmetics. (2017). Available at: https://labcare.it/prodotti-labcare/siero-viso-totale-12-azioni-anti-age/. (Accessed: 15th March 2017)
158. Naicos. Your luxury Cosmetics - Naicos- Italy. (2017). Available at: http://www.naicositaly.com/pdf/catalogo_naicos.pdf. (Accessed: 15th March 2017)
159. Oillan. Oillan - Oillan Balance. (2017). Available at: http://www.oillan.pl/en/oillan-balance-hydro-lipid-anti-wrinkle-cream. (Accessed: 15th March 2017)
160. REN Skincare. REN Skincare - Evercalm Anti-Redness Serum. (2017). Available at: https://www.renskincare.com/uk/face/by-range/evercalm/evercalm-anti-redness-serum.html. (Accessed: 15th March 2017)
161. The Body Shop. Beurre Nourrissant Pour Les Mains Rose. (2016). Available at: https://www.thebodyshop.com/fr-fr/soins-mains/cremes-mains/beurre-nourrissant-pour-les-mains-rose-sauvage/p/p000817. (Accessed: 15th March 2017)

162. Swedish Dream. Swedish Dream Coastal Assortment Bar Soap. (2017). Available at: https://mellowmonkey.com/products/swedish-dream-coastal-assortment-bar-soap-3-bars-4-3-oz. (Accessed: 15th March 2017)
163. Setalg. Poudre d'Aster maritime. (2016). Available at: http://setalg.com/fr/halophytes/102-aster-maritime.html. (Accessed: 10th March 2017)
164. Ventura, Y. *et al.* Effects of salinity on flowering, morphology, biomass accumulation and leaf metabolites in an edible halophyte. *AoB PLANTS* plu053 (2014). doi:10.1093/aobpla/plu053
165. Minutolo, M., Caruso, I., Caruso, G., Chiaiese, P. & Errico, A. Establishment of Aster sedifolius and Aster caucasicus callus cultures as a potential source of antioxidants. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* **146,** 41–46 (2012).
166. Biaye, M. Actions pharmacologiques des tanins. (2002).
167. Müller-Stoll, W. R. & Benkerd, D. Beiträge zur Ökologie binnenländischer Halophyten 1. Das Schicksal der Stickstoff-Verbindungen.
168. Stewart, G. R. & Lee, J. A. The role of proline accumulation in halophytes. *Planta* **120,** 279–289 (1974).
169. Hupel, M. & Pronost, M. Cosmetic composition having photoprotective properties. (2014).
170. Lellau, T. F. & Liebezeit, G. Cytotoxic and Antitumor Activities of Ethanolic Extracts of Salt Marsh Plants from the Lower Saxonian Wadden Sea, Southern North Sea. *Pharmaceutical Biology* **41,** 293–300 (2003).
171. Cammareri, M., Errico, A., Sebastiano, A. & Conicella, C. Genetic relationships among *Aster* species by multivariate analysis and AFLP markers. *Hereditas* **140,** 193–200 (2004).
172. Pozdeeva, A. & vifarms. Wild Asters medicinal uses. *V I Farms* (2012). Available at: https://vifarms.wordpress.com/2012/10/18/wild-asters-medicinal-uses/. (Accessed: 31st July 2016)
173. Zhang, Y. *et al.* Inhibition of human gastric carcinoma cell growth in vitro by a polysaccharide from *Aster tataricus*. *Int. J. Biol. Macromol.* **51,** 509–513 (2012).
174. Sawai, S. *et al.* Molecular characterization of an oxidosqualene cyclase that yields shionone, a unique tetracyclic triterpene ketone of *Aster tataricus*. *FEBS Lett.* **585,** 1031–1036 (2011).
175. Liu, Z., Liu, Y., Zhao, L., Xu, J. & Tian, X. The phenylpropanoids of *Aster flaccidus.* *Fitoterapia* **81,** 140–144 (2010).
176. Ahmad, P. & Wani, M. R. in *Physiological Mechanisms and Adaptation Strategies in Plants Under Changing Environment* 150–158 (Springer Science & Business Media, 2013).
177. Savéol. Plaquette-les-légumes-de-la-mer.pdf. Available at : http://lvserres.com/wp-content/uploads/2014/03/Plaquette-les-légumes-de-la-mer1.pdf. (Accessed: 12th December 2015)
178. France. Bière à l'Aster Maritime. (2016). Available at: https://lintestinbiere.com/2016/05/02/biere-a-laster-maritime/. (Accessed: 10th March 2017)

179. Van Oost, E. Les bières des 3 conserveries. Available at: http://www.les3conserveries.fr/produitstouquet/bieres.htm. (Accessed: 28th March 2017)
180. Petitgrand, A. Recette de maki aux plantes maritimes. (2016). Available at: https://www.rustica.fr/tv/makis-a-l-aster-mer,12196.html. (Accessed: 28th March 2017)
181. Quintã, R. *et al.* Uptake of an amino acid (alanine) and its peptide (trialanine) by the saltmarsh halophytes *Salicornia europaea* and *Aster tripolium* and its potential role in ecosystem N cycling and marine aquaculture wastewater treatment. *Ecological Engineering* **75,** 145–154 (2015).
182. Turcios, A. E., Weichgrebe, D. & Papenbrock, J. Uptake and biodegradation of the antimicrobial sulfadimidine by the species *Tripolium pannonicum* acting as biofilter and its further biodegradation by anaerobic digestion and concomitant biogas production. *Bioresour. Technol.* **219,** 687–693 (2016).
183. Urvoy, A. Abécédaire des actifs en cosmétique - 3point3. (2015). Available at: http://www.3-point-3.com/abecedaire-des-actifs-en-cosmetique/. (Accessed: 2nd March 2017)

RICHARD Malvina

Écologie et utilisations de l'aster maritime, *Tripolium pannonicum* L.

Thèse pour le diplôme d'état de docteur en pharmacie

Université de Picardie Jules Verne

Année 2017

Mots clés : Aster, *Tripolium pannonicum*, halophyte, sodium, calcium, azote, marais salés, propriétés apaisantes, Tripolion, écologie, *Glomus geosporum*, alimentation.

RÉSUMÉ :

L'aster maritime est une plante herbacée dont le nom scientifique est *Tripolium pannonicum*. Cette plante pousse dans les marais salés de la Baie de Somme. La rédaction de cette thèse permet de se rendre compte de l'intérêt de cette plante et de ses diverses activités. L'aster maritime interagit, en effet, avec de nombreux nutriments et de nombreux organismes vivants, ce qui lui permet de mettre en avant, par la richesse des interactions, un intérêt économique, écologique, culinaire, mais également un intérêt pharmacologique et cosmétique. L'aster maritime est donc un produit dont l'exploitation peut encore être amélioré et il est amené à être plus utilisé dans l'avenir.

JURY :

Président : Mme BALTORA Sylvie, Professeur à l'U.F.R. de Pharmacie à l'UPJV

Membres :

Mme POPOVICI Théodora, Professeur à l'U.F.R. de Pharmacie à l'UPJV, Pharmacien

M CHABRERIE Olivier, Directeur de thèse, Maître de conférences à l'U.F.R. de Pharmacie à l'UPJV

Mme ARQUINET Sandrine, Pharmacien assistant à CRIEL S/ MER