

# CHAPITRE 2

## Propriétés germinatives des semences

### 1. INTRODUCTION

Le semis est un moyen efficace pour implanter rapidement sur le sol une couverture végétale de protection. Or l'utilisation réussie des semences ne peut être envisagée sans une connaissance précise de leur physiologie ; en effet, le semis correspond à une dispersion artificielle de la semence. Celle-ci représente l'organe de dissémination de l'espèce et, à ce titre, les mécanismes plus ou moins complexes de la reprise de son activité sont adaptés aux conditions des milieux potentiellement colonisables par l'espèce.

### 2. OBJECTIF

Après quelques généralités et définitions, une synthèse bibliographique rappelle brièvement l'action des différents facteurs susceptibles d'influencer le comportement germinatif des semences. L'accent est mis en particulier sur les problèmes de dormance rencontrés chez les Poacées et les Papilionacées.

Le travail présenté vise à définir la capacité germinative des semences d'une quinzaine d'espèces sauvages colonisatrices des marnes noires afin de préciser si leurs semences sont dormantes et de quels types sont ces dormances. L'objectif est aussi d'étudier quels sont les traitements qui permettent de lever ces dormances et de voir s'il convient de traiter certaines semences avant leur utilisation dans les semis afin d'améliorer l'efficacité des travaux de végétalisation.

En outre, la connaissance de la stratégie germinative adoptée par chaque espèce permet de mieux comprendre leur dynamique naturelle.

### 3. ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

#### 3.1. Généralités

Chez les Spermaphytes (plantes à graines), la propagation de l'espèce est réalisée grâce à la graine, qui provient de la transformation de l'ovule après la fécondation (figure 10). A un stade plus ou moins précoce de son développement, l'embryon cesse sa croissance et entre dans un état de vie ralentie. Cette phase de repos (diapause) s'accompagne d'une déshydratation importante qui permet à l'embryon, d'une part, de pouvoir attendre très longtemps les conditions favorables à la reprise de son activité (germination) et, d'autre part, de résister aux agressions extérieures.

La dissémination se fait directement par la graine lorsqu'elle est libérée dans le milieu, ou indirectement lorsqu'elle reste à l'intérieur du fruit. Dans ce cas, plusieurs unités de dispersion (Evenari, 1961) peuvent assurer la dissémination : une partie du fruit, le fruit entier, plusieurs fruits groupés, quelquefois même la plante entière.

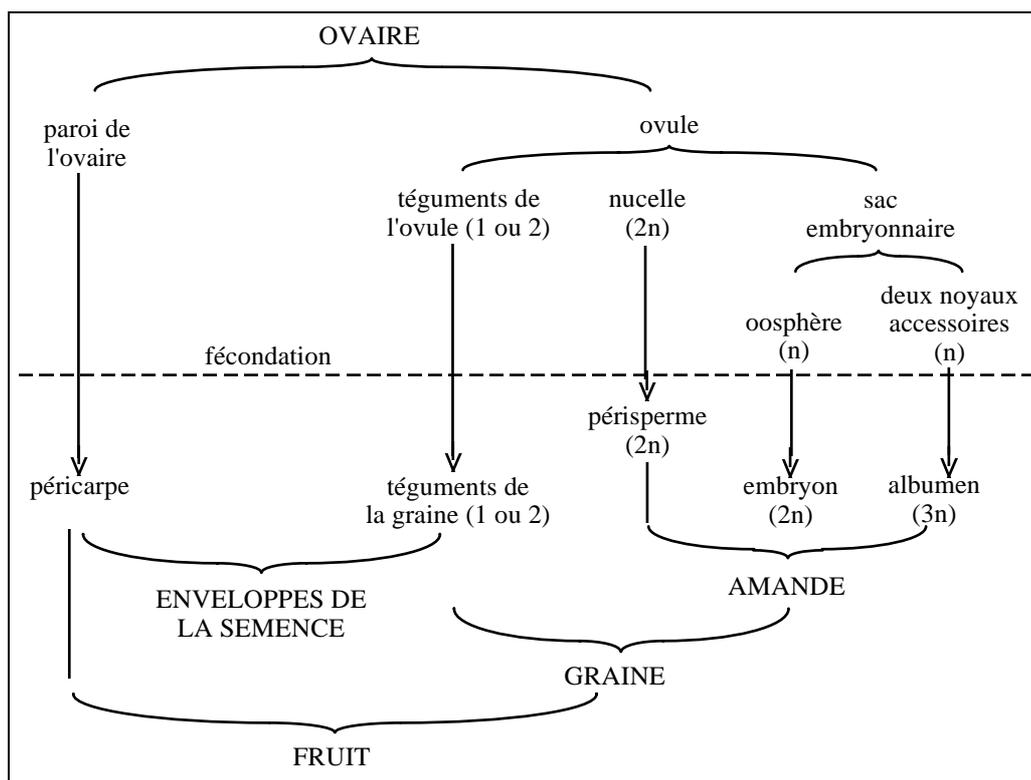


Figure 10. Origine des diverses structures constitutives des semences (d'après Côme, 1970).

Du point de vue botanique, la graine correspond uniquement à l'évolution de l'ovule après la fécondation. Mais son utilisation dans le langage courant dépasse souvent largement cette définition. Il apparaît donc préférable d'utiliser le terme semence. Dans notre travail,

nous nous intéresserons seulement aux semences sèches, issues de la reproduction sexuée, par opposition aux semences aqueuses (bulbes, tubercules) issues de la multiplication végétative (Côme, 1982).

Ewart (1908) classe les semences en trois catégories : les semences macrobiotiques, qui vivent plus de 15 ans, les semences mésobiotiques, les plus nombreuses, qui ont une durée de vie comprise entre 3 et 15 ans, et les semences microbiotiques, qui ne survivent pas plus de 3 ans ; certaines meurent même après quelques jours (*Oxalis sp.*) ou quelques semaines (*Populus sp.*).

### **3.2. Définition de la germination**

La germination correspond à l'étape par laquelle une semence en vie ralentie "se réveille" et donne naissance à une plantule. Ce passage met en jeu des mécanismes physiologiques complexes qui sont assez bien identifiés aujourd'hui. En 1957, Evenari propose la définition suivante : la germination est un processus dont les limites sont le début de l'hydratation de la semence et le tout début de la croissance de la radicule.

Cette définition, adoptée par les physiologistes, est validée par des mesures d'imbibition et d'activité respiratoire effectuées sur des semences en cours de germination. Il est ainsi démontré que la germination comprend trois phases successives (figure 11) : la phase d'imbibition, la phase de germination *stricto sensu* et la phase de croissance. On retrouve ces trois mêmes étapes pour l'activité respiratoire.

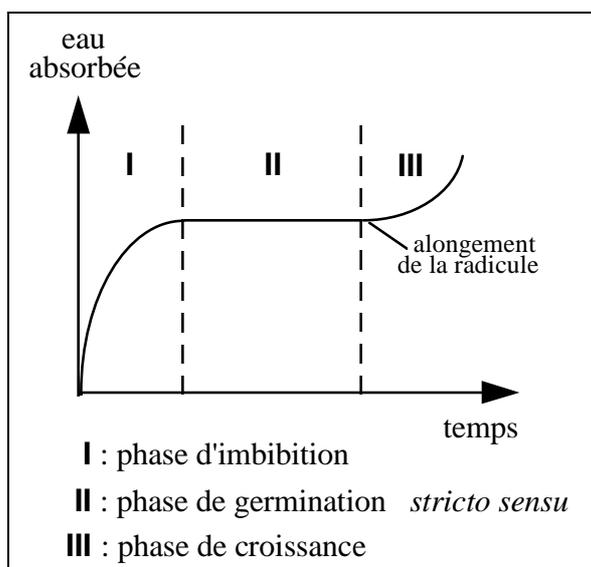


Figure 11. Courbe théorique d'imbibition d'une semence (d'après Côme, 1982).

Jusqu'à la fin de la phase de germination *stricto sensu*, la semence peut être déshydratée sans être tuée, mais lorsque la radicule a commencé sa croissance, la déshydratation est fatale. Bayard (1991) montre qu'après trois heures d'imbibition, une période de

déshydratation n'est pas dommageable aux semences de *Festuca arundinacea*, *Festuca rubra*, *Phleum pratense*, *Onobrychis sativa*, *Trifolium pratense* et *Achillea millefolium*, et n'a pas de conséquence sur la vitesse et la capacité de germination ultérieures. En outre, la germination *stricto sensu* et la croissance sont deux phénomènes qui ne sont pas sensibles de la même façon aux mêmes facteurs. C'est cette profonde transformation physiologique irréversible qui caractérise le mieux la germination pour de nombreux auteurs.

Des différents mécanismes physiologiques qui entrent en jeu dans le processus de germination, c'est la phase de germination *stricto sensu* qui est la plus importante car elle conditionne la croissance ultérieure. Lors des tests de germination, il est néanmoins difficile de savoir à quel moment cette phase est terminée. C'est pourquoi la percée des enveloppes par la radicule ou l'allongement de celle-ci sont couramment utilisés pour déterminer que la semence a germé (Côme, 1982). Jordan et Haferkamp (1989) considèrent, par exemple, que la semence a germé lorsque la radicule fait au moins 1 mm de long.

Pour une simplification d'écriture, nous emploierons le terme germination pour désigner la phase réversible du processus (imbibition et germination *stricto sensu*).

L'ensemble des facteurs qui interviennent au moment de la germination mais aussi tout au long de la vie d'une semence, depuis sa création sur la plante mère jusqu'à sa reprise d'activité, exerce une influence sur le comportement de cette semence lorsqu'elle est mise à germer. Au sujet des céréales, Chaussat et Bouinot (1984) parlent de la prédétermination physiologique des semences. Ainsi, la qualité germinative d'une semence est fonction de son génome mais aussi de multiples facteurs que Côme (1993) regroupe en quatre catégories : les facteurs avant la récolte, les facteurs de la récolte, les facteurs après la récolte et les facteurs de la germination (figure 12).

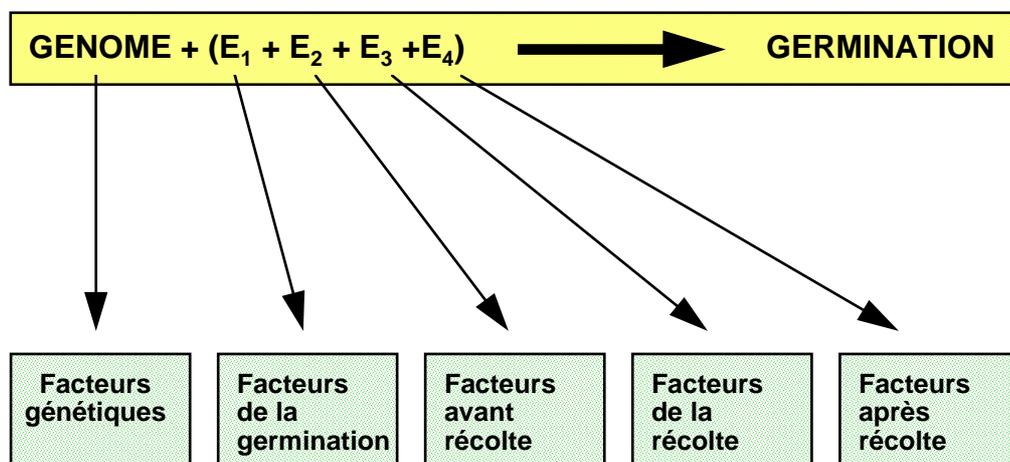


Figure 12. Les différents facteurs impliqués dans la qualité germinative des semences (d'après Côme, 1993).

Notre objectif n'est pas d'étudier en détail tous les facteurs qui agissent sur la qualité germinative des semences. Pour mémoire, nous en relevons un certain nombre et nous concentrons l'analyse bibliographique sur les problèmes rencontrés chez les Papilionacées et les Poacées.

L'espèce, la variété, la taille ou le poids des semences sont quelques uns des **facteurs génétiques** qui peuvent avoir une influence sur la qualité germinative des semences. Par exemple, Chaussat et Chapon (1981) mettent en évidence une relation directe entre le poids du grain et sa vitesse de germination pour différentes espèces du genre *Triticum*.

Les **facteurs avant récolte** correspondent, entre autres :

- au climat (température, pluie et lumière) ;
- aux techniques culturales (fumure, produits phytosanitaires, raccourcisseurs de paille) ;
- à la position des semences sur la plante mère ;
- à l'âge de la plante mère.

Concernant les **facteurs de la récolte**, c'est certainement le stade de maturité des semences au moment de leur récolte qui intervient principalement dans la germination ; la date de récolte est donc importante.

S'agissant des **facteurs après récolte**, tous les traitements auxquels les semences sont soumises après leur récolte peuvent avoir une incidence sur leurs propriétés germinatives (Côme, 1993). Par exemple, le séchage, le nettoyage et le triage peuvent intervenir. Pour de nombreuses espèces (céréales, tournesol), il est clairement établi que la durée et les conditions de conservation des semences jouent un grand rôle. L'âge des semences peut aussi modifier les conditions nécessaires à leur germination, notamment les conditions thermiques (Barton, 1936).

Les **facteurs de la germination**, c'est à dire ceux qui interviennent au moment de la germination, sont nombreux. Les plus couramment étudiés sont la température, l'oxygène et la lumière. En fait, c'est l'influence combinée de ces différents facteurs qui rend possible ou non la germination. Ainsi, la présence d'eau est obligatoire, mais pas suffisante car il faut aussi que la température soit convenable et que l'embryon soit correctement oxygéné. Les inhibiteurs de germination, le substrat (profondeur du semis et granulométrie) et les conditions des tests au laboratoire (pH du milieu, densité de semences) sont aussi des facteurs qui peuvent influencer la qualité germinative des semences.

### **3.3. Les dormances**

Il est fréquent que des semences, placées dans de bonnes conditions de germination, ne germent pas. On parle communément de dormance. Lang *et al.* (1987) répertorient 54 types de dormance, basés sur la variation des facteurs qui déterminent ces dormances, et proposent 3 classes principales subdivisées en plus de 15 sous-classes. Néanmoins, les mécanismes complexes qui agissent sont encore mal connus et Hilhorst et Karssen (1992) estiment qu'il est prématuré de distinguer autant de formes de dormances.

Nous nous en tiendrons aux deux groupes classiquement admis, à savoir **l'inhibition tégumentaire** et **la dormance embryonnaire**. Dans le premier cas, les embryons isolés (séparés des téguments) germent très bien dans des conditions de germination où les semences ne germent pas ; il s'agit alors d'une action inhibitrice des enveloppes séminales, qui empêchent le passage de l'eau ou de l'oxygène. Dans le second cas, même isolés, les embryons ne germent pas ; il s'agit alors d'une incapacité des embryons à germer, qualifiée de dormance embryonnaire.

#### **3.3.1. Les inhibitions tégumentaires**

Les enveloppes séminales qui entourent l'embryon constituent des obstacles plus ou moins efficaces au passage de l'eau ou de l'oxygène et leur action sur la germination peut être très importante.

##### **3.3.1.1. L'imperméabilité à l'eau**

Il existe des semences qui ne peuvent pas germer parce que leurs enveloppes ne laissent absolument pas passer l'eau. En milieu humide, ces semences ne gonflent pas, restent sèches et résistent à l'écrasement. C'est pourquoi elles sont appelées **semences dures**. Les espèces à semences dures sont couramment rencontrées chez les Légumineuses (Césalpiniées, Mimosacées et Papilionacées).

Les semences deviennent dures pendant la phase de déshydratation, en fin de maturation. Nokes (1986) estime d'ailleurs que, pour éviter des traitements ultérieurs destinés à augmenter le taux de germination, il faut récolter très tôt les semences qui n'ont pas encore de téguments durs. Mais Vora (1989) pense que les graines deviendraient plus dures avec le temps. Les travaux de Hyde (1954) mettent en évidence le rôle du hile dans la déshydratation des semences dures : en fin de maturation, lorsque que le tégument est devenu imperméable, la vapeur d'eau s'échappe par le hile qui reste ouvert et fonctionne comme une valve ; en atmosphère sèche, le hile s'ouvre en moins d'une minute et la graine peut perdre de l'eau (Côme, 1982). En atmosphère humide, la fermeture est aussi rapide et empêche la réhydratation.

Le pourcentage de graines dures est variable suivant les espèces, mais aussi en fonction des conditions climatiques dans lesquelles la plante mère s'est développée. Verschaffelt (1912) observe que les semences de *Gleditschia* sp. récoltées après un été exceptionnellement sec sont très résistantes à l'imbibition ; il montre en outre que la résistance à l'imbibition augmente après passage à l'étuve à 100°C pendant 15 minutes. Barton (1965) montre que l'imperméabilité du tégument des graines de *Robinia pseudoacacia* L. varie en fonction de l'hygrométrie pendant la période de maturation et qu'un climat aride favorise la formation des graines dures. De la même manière, Ballini (1992) estime que l'environnement hygrométrique est susceptible d'intervenir sur le degré de l'inhibition tégumentaire des semences d'*Ulex parviflorus* Pourret. Chez les Légumineuses, il existe souvent une relation entre la coloration des téguments et le pourcentage de graines dures (tableau 4).

couleur des graines	% de graines dures
blanc-jaunâtre	60-65
brun clair	30-35
brun foncé	10-15

Tableau 4. Pourcentage de graines dures d'*Hedysarum coronarium* L. selon la coloration des téguments ; lot récolté en 1968, au domaine de L'Institut National Agronomique de Tunis. (d'après Côme et Semadeni, 1973)

Ewart (1908) considère que les graines dures sont macrobiotiques : après 77 ans de conservation au laboratoire, des graines de *Melilotus albus* Medik germent à 18 % après imbibition. Conservées à des températures modérées et uniformes, les semences ne voient pas leur germination beaucoup évoluer car la disparition de l'imperméabilité à l'eau est lente et progressive. Au bout de 10 ans de stockage au laboratoire, 80 % des graines de Mélilot sont dures ; après 17 ans, 66 % d'entre elles le sont encore (Martin, 1945). L'humidité ne semble pas avoir beaucoup d'effet dans le cas du Mélilot, mais Stütz (1933) indique que l'humidité de l'air ambiant influence la dureté des semences de Légumineuses telles que la Vesce, le Lupin ou la Luzerne.

Depuis le début du siècle, de nombreux traitements ont été tentés avec les semences de diverses espèces de Légumineuses.

### **Les traitements abrasifs**

Les traitements qui provoquent des blessures dans les enveloppes peuvent améliorer la germination d'un lot de semences dures. Hamly (1932) expérimente sur *Melilotus albus* Medik un appareil qui permet de secouer les graines contenues dans un récipient fermé et obtient 91 % de germination pour 10 minutes de traitement contre 0,5 % pour les semences non traitées. Hutton et Porter (1937) trouvent la méthode efficace pour d'autres Légumineuses, ainsi que Barton (1947), qui montrent que toutes les espèces de Papilionacées étudiées et plusieurs Mimosacées deviennent perméables après un traitement de 30 minutes.

D'autres traitements de scarification ont été expérimentés avec succès (abrasion manuelle au papier de verre, scarification mécanique par centrifugation). Néanmoins, toutes ces techniques présentent des désavantages quant à la durée de vie des semences scarifiées. Par exemple, Graber (1922) montre que la durée de vie des semences scarifiées de Luzerne est réduite de manière significative après quelques années de stockage. Hamly (1932) observe en outre des problèmes de développement des plantules, sans doute liés à des dommages causés à l'embryon.

### **Les trempages**

- dans l'acide sulfurique concentré

Hiltner, en 1902, fut un des premiers à traiter des semences de Légumineuses avec de l'acide sulfurique concentré. Cette technique, essayée par beaucoup d'autres auteurs sur de nombreuses Légumineuses, est généralement efficace : des trempages de 30 à 120 minutes permettent dans la plupart des cas d'obtenir des taux de germination de plus de 80 %, mais il arrive aussi que cette technique soit inadaptée (Vora, 1989). En fin de compte, ce n'est pas la méthode qui est généralement retenue. En effet, les temps de trempage doivent être minutieusement définis si l'on ne veut pas détruire l'embryon en même temps que le tégument.

- dans d'autres produits

Verschaffelt (1912) expérimente plus de 25 produits (alcools divers, éther, chloroforme, acétone...) à différentes concentrations sur 41 espèces de Légumineuses. Peu d'entre eux se révèlent réellement efficaces mis à part l'alcool éthylique absolu ou à 95 % (à 80 % dans l'eau il n'a plus d'effet). Ce produit ne subit pas de transformation au contact des téguments ; son action ne semble donc pas être nuisible sauf si la durée de trempage est trop longue (de quelques heures à 10 heures au maximum). Il est efficace avec les Césalpiniées et les Mimosacées dont les semences présentent des fentes, mais pas avec les

Papilionacées dont les semences sont parfaitement lisses. Plus mouillant que l'eau, l'alcool peut imbiber les fentes ; l'eau se mélange ensuite avec l'alcool et peut imbiber la semence.

Cet auteur teste aussi des trempages dans l'eau chaude (60-100°C) et montre que l'imbibition peut être améliorée. Cependant, la durée de trempage et la température de l'eau qui sont nécessaires à une meilleure imbibition sont souvent fatales à l'embryon.

- cas particulier : trempage dans l'azote liquide

Trempées dans l'azote liquide (-196°C) les graines subissent un choc thermique violent, responsable de la formation de fines craquelures dans les téguments. Busse (1930) démontre l'efficacité d'un tel traitement sur le Mélilot. La germination des lots trempés de 3 à 5 minutes atteint généralement 90 %. La durée de trempage n'intervient pas : les résultats ne sont pas meilleurs après 176 jours de trempage qu'après 2 minutes (tableau 5). En outre la durée de trempage ne détériore pas les semences qui gardent la même capacité de germination après un an de trempage.

<b>temps d'immersion dans l'azote liquide</b>	<b>pourcentages de germination</b>
2 minutes	80
35 jours	76
90 jours	72
176 jours	74

Tableau 5. Effet du temps de congélation dans l'azote liquide sur la germination de semences de Mélilot (d'après Busse, 1930).

En revanche, plusieurs trempages peuvent être plus efficaces qu'un seul. Barton (1947) obtient, pour des semences de Mélilot, 38 % de germination après un trempage de 5 minutes et 97 % de germination après 5 trempages de 30 secondes espacés d'une minute.

Des chocs thermiques moins violents peuvent être appliqués pour certaines espèces : Busse (1930) montre qu'un trempage à -80°C dans la neige carbonique est efficace pour la Luzerne, mais qu'il est sans effet sur le Mélilot.

Un écart thermique plus grand peut être obtenu en soufflant de l'air chaud (sèche cheveux) sur les graines dès leur sortie de l'azote. Busse (1930), qui pose des graines sur une plaque chaude immédiatement après le trempage dans l'azote, n'obtient néanmoins pas de meilleurs résultats.

Cette technique, qui est donc particulièrement intéressante pour les semences orthodoxes (sèches) ne l'est pas pour les semences contenant une forte proportion d'eau, dites récalcitrantes : en effet, la congélation brutale est fatale pour de telles graines (Crocker, 1916 ; Busse, 1930).

### **Autres traitements**

Davies (1928) a étudié l'effet de la pression atmosphérique sur la germination du Mélilot et de la Luzerne et a montré que la proportion de graines imperméables diminue pour des pressions de 500 à 2000 atm. Ainsi, après 30 jours à 2000 atm, la germination d'un lot de semences de Mélilot est passée de 25 % à 90 %.

Martin *et al.* (1975) mettent en évidence, sur différentes espèces de Légumineuses, que des traitements par la chaleur humide à 70°C pendant 4 minutes sont très efficaces. De la même manière, les graines d'*Ulex parviflorus* Pourret traitées par la chaleur humide à 80°C pendant 5 minutes germent à plus de 80 % (Ballini, 1992). L'efficacité de cette technique dépend de la provenance des graines, de la température appliquée et de la durée d'exposition.

Dans les conditions naturelles, les variations de températures peuvent permettre l'élimination de la dureté. Les fluctuations de températures (Helgesen, 1932), de 10 à 30°C (Witte, 1934), dans une gamme contenant 0°C et sur une période de plus de 2 mois (Martin, 1945) ont un effet certain sur l'imbibition des graines de Mélilot.

De nombreux auteurs (Hume, 1914 ; Schmidt, 1926a ; Whitcomb, 1929) ont montré qu'au champ, des graines de Mélilot semées au printemps germent le printemps suivant grâce à l'altération subie pendant la saison froide. Midgley (1926) observe que c'est l'alternance gel/dégel qui réduit le nombre de graines de Luzerne imperméables à l'eau. Mais le gel peut aussi détruire les semences imbibées pas encore germées et les jeunes plantules (Schmidt, 1926b). Tout cela est confirmé par les résultats obtenus par Barton (1947) sur des graines normales et scarifiées manuellement, semées à l'automne ou au printemps ; les conditions hivernales permettent la scarification mécanique des graines qui peuvent alors s'imbiber et germer. Elles sont néanmoins fatales pour une bonne partie du stock.

Dans une de ses expériences, Martin (1945) va plus loin encore : il sème des graines de Mélilot à l'automne et tous les mois il étudie la germination d'un lot prélevé. Il répète l'opération 10 années de suite et montre que les lots prélevés en hiver ont une germination faible, inférieure à 7 %. Pour 7 des 10 années étudiées, l'augmentation de la germination commence entre le 20 et le 31 mars ; pour les 3 autres, elle commence entre le 1<sup>er</sup> et le 20 avril.

Certaines semences sont extrêmement résistantes à l'imbibition, ce qui assure d'ailleurs la survie de l'espèce et sa dissémination dans le temps et l'espace ; ainsi, Stoa (1933) observe que des graines de Mélilot sont encore présentes dans le sol après 14 ans. Goss (1924) montre que les semences de certaines Légumineuses restent dures après 20 ans d'enfouissement dans le sol. Ce phénomène est bien connu des cultivateurs qui trouvent encore des plants de Luzerne dans les champs cultivés de nombreuses années après le semis. Les semences d'*Ulex parviflorus* Pourret conservent un bon pouvoir germinatif (69 à 92 %) après un traitement de 150°C humide pendant 5 minutes (Ballini, 1992), ce qui explique que de telles espèces résistent bien au passage du feu.

Toutes les espèces de Légumineuses ne sont pas sujettes à une inhibition tégumentaire due à l'imperméabilité à l'eau des enveloppes. C'est le cas des espèces cultivées (pois, haricot), mais aussi de certaines espèces sauvages : Urbanska et Schutz (1986) estiment que *Lotus alpinus* (DC.) Schleicher ex Ramond, *Oxytropis jacquini* Bunge et *Oxytropis campestris* (L.) DC. sont susceptibles de germer sans prétraitement.

### 3.3.1.2. L'imperméabilité à l'oxygène

Les céréales (blé, orge, avoine) constituent l'exemple classique d'espèces dont la germination des semences est inhibée du fait de l'imperméabilité des téguments à l'oxygène. De nombreuses autres plantes montrent le même problème (Dorne, 1977).

Les semences fraîchement récoltées de ces espèces ne germent pas ou très mal à des températures supérieures à 25°C, elles sont dites dormantes.

L'imperméabilité des enveloppes séminales à l'oxygène est variable suivant les espèces. C'est en effet la structure anatomique des enveloppes qui détermine leur perméabilité à l'oxygène. Pour les semences non imbibées il existe deux sortes de structures qui ne permettent pas le passage de l'oxygène (Côme, 1982) :

- une structure non poreuse, où les cellules qui constituent l'enveloppe sont toutes jointives ;
- une structure poreuse, mais recouverte d'une couche superficielle imperméable (du mucilage par exemple).

Lorsqu'une graine est imbibée, l'oxygène doit traverser les enveloppes en se dissolvant dans l'eau d'imbibition. Ainsi, plus les enveloppes sont minces, plus le débit d'oxygène vers l'embryon peut être important. Cependant, la présence fréquente de composés phénoliques dans les enveloppes diminue la quantité d'oxygène disponible pour l'embryon. En effet, ces composés qui se dissolvent dans l'eau d'imbibition se comportent comme un véritable piège

à oxygène car ils s'oxydent en présence de ce gaz sous l'action de polyphénoloxydases (figure 13).

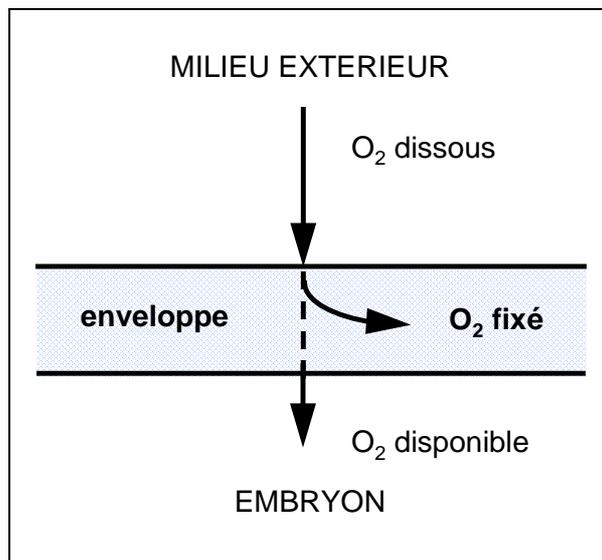


Figure 13.  
Schéma du mécanisme de l'apport d'oxygène à l'embryon, à travers les enveloppes séminales imbibées qui renferment des composés phénoliques. (d'après Côme, 1967).

Ce mécanisme permet de mieux comprendre pourquoi et comment la température joue un rôle si important pour la germination. Quand la température augmente, la solubilité de l'oxygène dans l'eau diminue, alors que l'oxydation des phénols augmente. L'oxygène disponible est ainsi fortement réduit.

Il est donc certain que pour de nombreuses espèces, une élévation de quelques degrés peut totalement inhiber la germination. Ce même mécanisme explique pourquoi l'altitude influence la germination des semences : Dorne (1977) montre que, pour *Chenopodium bonus-henricus* L., l'altitude favorise la formation de semences possédant des enveloppes séminales épaisses. La quantité de composés phénoliques contenus à l'intérieur de ces enveloppes augmente et la vitesse d'oxydation de ces composés augmente. Pour les semences d'altitude, la privation d'oxygène causée par les enveloppes est donc renforcée.

Le rôle des différents compartiments de la semence a été étudié pour différentes céréales (Côme et Corbineau, 1984). L'intensité de l'inhibition qu'exerce chacun des compartiments est variable suivant les espèces. Le mécanisme de fixation de l'oxygène est le même pour les enveloppes du caryopse (tégument et péricarpe) et pour les glumelles (Lenoir *et al.*, 1983b). En appelant  $N_1$  le pourcentage de germination de caryopses vêtus,  $N_2$  celui des caryopses nus et  $N_3$  celui des embryons isolés, on peut calculer le pourcentage d'inhibition exercée par chacune des parties (Lenoir *et al.*, 1983b; Corbineau *et al.*, 1986) :

$I_1 = ((N_3 - N_1) / N_3) \times 100$  est le pourcentage d'inhibition exercé par les glumelles+enveloppes du grain ;

$I_2 = ((N_2 - N_1) / N_2) \times 100$  est le pourcentage d'inhibition exercé par les glumelles ;

$I_3 = ((N_3 - N_2) / N_3) \times 100$  est le pourcentage d'inhibition exercé par les enveloppes du grain.

Dans le cas du blé, dont le grain est dépourvu de glumelles, ce sont les enveloppes du caryopse (péricarpe et tégument) qui sont responsables de la dormance. Pour l'orge et l'avoine, s'ajoute l'effet des glumelles qui restent attachées au grain (grain vêtu). Dans le cas de l'orge, l'inhibition exercée par les glumelles est importante : à 30°C et après 7 heures d'imbibition, la part d'oxygène fixée par les glumelles est de plus de 55 % (Lenoir *et al.*, 1983b). Il semble aussi que l'embryon puisse être légèrement dormant. C'est le cas des embryons d'*Avena fatua* L. (Kovacs et Simpson, 1976) et de certains cultivars d'*Avena sativa* L. : Corbineau *et al.* (1986) montrent clairement que les glumelles et les enveloppes du grain (tégument et péricarpe) sont responsables de la plus grande partie de l'inhibition. Mais à 35°C, les embryons isolés de cette variété germent très mal, ce qui met en évidence l'intervention des embryons.

Le manque d'oxygène dû à des températures trop élevées, peut provoquer l'entrée en dormance secondaire de l'embryon (= dormance induite) ; il ne germe alors plus, même lorsque la température diminue. Corbineau *et al.* (1993) montrent que des semences dormantes d'*Avena sativa* ne sont plus capables de germer à 20°C si elles sont préalablement imbibées et soumises à des températures élevées (30-35°C). Cette nouvelle dormance, induite par des températures élevées, est appelée thermodormance. Elle se met en place pendant la première heure de l'imbibition alors que les grains ne contiennent encore que peu d'eau. Si le traitement se prolonge, l'intensité de la thermodormance diminue. Il semble que ce blocage supplémentaire de la germination corresponde à une intensification des effets inhibiteurs des tissus qui entourent l'embryon ; paradoxalement, les embryons isolés des semences thermodormantes se comportent de manière comparable à ceux des semences non dormantes.

Pour Hilhorst et Karssen (1992), l'induction d'une dormance secondaire est un processus qui dépend fortement de la température ; ils considèrent que, par beaucoup d'aspects, l'induction d'une dormance secondaire est caractérisée par des modifications opposées à la levée de dormance : rétrécissement de la gamme de températures permettant la germination, synthèse de substances inhibitrices, perte de sensibilité aux facteurs internes et externes.

Les traitements qui permettent d'augmenter la quantité d'oxygène disponible au niveau de l'embryon sont susceptibles d'améliorer la germination.

### **La conservation au sec**

La conservation au sec à température moyenne (20°C) permet de lever la dormance des semences des céréales. Cette dormance qualifiée de xérolabile par Chouard (1954) est progressivement éliminée par une postmaturation au sec (Côme, 1970). Deymié (1984) constate qu'un stockage à 40°C pendant quelques jours à 12 ou 13 % d'humidité relative est très efficace pour les semences d'orge. Plus la température de conservation est élevée (35 à 40°C), plus la dormance s'élimine rapidement, mais la vitesse avec laquelle la dormance se lève ne dépend pas de l'intensité de celle-ci à la récolte (Lenoir *et al.*, 1983a). Deymié (1984) estime qu'il y a une relation entre l'intensité de la dormance et la durée du stockage nécessaire à l'élimination de la dormance.

Pour l'orge, l'action inhibitrice des glumelles diminue assez rapidement pendant les premières semaines et plus lentement par la suite ; l'action inhibitrice des téguments du caryopse s'atténue plus vite encore que celle des glumelles (Lenoir *et al.*, 1983b). La conservation au sec ne modifie ni la quantité ni la qualité des composés phénoliques (Lenoir, 1983). L'activité des polyphénoloxydases n'est pas non plus différente (Lenoir *et al.*, 1986).

Par contre, Corbineau *et al.* (1984) montrent, pour les semences d'orge non dormantes, que la réaction d'oxydation des composés phénoliques est décalée dans le temps d'une dizaine d'heures, ce qui permet aux embryons de germer avant que l'oxygène soit piégé dans les enveloppes. Il est possible qu'après le stockage au sec les polyphénoloxydases soient plus fortement retenues dans les parois des cellules et qu'ainsi la mise en contact avec les composés phénoliques soit plus lente (Lenoir *et al.*, 1986). Hilhorst et Karssen (1992) pensent que la levée de la dormance pendant le stockage est caractérisée par une augmentation de la sensibilité à l'acide gibbérellique, substance qui stimule la germination.

### **Les trempages**

Classiquement, le trempage des semences dans l'eau permet la lixiviation d'une partie des composés phénoliques. Un trempage des semences dans des liquides tels que l'eau oxygénée ou l'hypochlorite de sodium peut se révéler efficace : ces produits oxydent brutalement les composés phénoliques qui ne peuvent plus piéger l'oxygène de l'air.

### **Autres traitements**

La scarification mécanique ou chimique peut être efficace à condition que les blessures créées soient larges et à proximité de la radicule. Deymié (1984) indique néanmoins que pour les semences d'orge, l'élimination de 0,5 à 1 % des enveloppes, effectuée grâce à un abradeur (entonnoir garni d'aiguilles dans lequel les semences sont rejetées d'une face à l'autre), est suffisante.

La stratification est généralement efficace, car elle permet sans doute à la fois un lavage et une scarification des semences. La dessiccation semble être efficace dans certains cas : Weaver et Jordan (1985) constatent que le taux de germination de plusieurs espèces d'*Eragrostis* est améliorée après passage des semences à 70°C pendant 24 heures.

L'acide gibbérellique ou des inhibiteurs respiratoires (tels que KCN, NaN<sub>3</sub>) ont un effet immédiat et permettent aux semences de céréales fraîchement récoltées de germer aux températures élevées (Côme et Corbineau, 1984). C'est à la concentration de 10<sup>-3</sup> M que l'acide gibbérellique est le plus efficace. Son action n'est cependant pas de faciliter le passage de l'oxygène à travers les différentes barrières, mais de diminuer les besoins en oxygène de l'embryon et de lui permettre ainsi de germer avec très peu d'oxygène disponible (Lecat *et al.*, 1992).

D'autres traitements encore sont efficaces quant à la levée de la dormance des semences de Poacées ; leur mode d'action n'est cependant pas en relation avec l'augmentation de l'oxygène disponible pour l'embryon. Quelques uns sont donnés à titre d'exemple.

Corbineau *et al.* (1991) montrent que le trempage dans certains alcools (éthanol, butanol 1, propanol 1) est très efficace ; la durée du trempage est de 16 à 24 heures et les concentrations optimales comprises entre 50 et 200 mM. En oxydant les alcools présents, l'alcool déshydrogénase stimule la glycolyse et le cycle de Krebs, les semences dormantes traitées peuvent alors très bien germer à 25 et 30°C ainsi que dans des conditions d'hypoxie. Weaver et Jordan (1985) ont testé des trempages dans le nitrate de potassium et dans le nitrate d'ammonium ; ils observent des résultats variables suivant les concentrations utilisées et les espèces traitées.

### **3.3.2. Dormances embryonnaires**

Nous rappelons ici quelques généralités sur ce cas, où l'embryon mature n'est pas capable de germer même débarrassé des structures qui l'entourent. Ce phénomène est caractéristique de la famille des Rosacées, mais se rencontre chez beaucoup d'autres espèces. Il existe deux types de dormance embryonnaire :

- la dormance embryonnaire primaire, qui s'installe au cours du développement de la semence ;

- la dormance embryonnaire secondaire, qui correspond à la perte de l'aptitude à germer lorsque l'embryon, à l'état imbibé, est placé dans des conditions incompatibles avec sa germination (températures trop élevées, manque d'oxygène, présence de lumière). L'induction de la dormance secondaire, qui se met en place chez les embryons qui, au départ, ne sont pas dormants, s'intensifie à l'approche de la saison froide pour *Scabiosa atropurpurea* L. (Mineau, 1987) et protège les semences d'une reprise de l'activité

métabolique au moment où les conditions climatiques ne sont pas favorables au développement des plantules. Les semences nécessiteront alors un traitement permettant de lever cette dormance secondaire avant de pouvoir de nouveau germer.

Différents traitements sont capables d'éliminer la dormance embryonnaire. Le traitement classique reste le froid humide (Côme, 1982). Sur des semences imbibées, l'application de températures basses, environ 5°C, pendant quelques mois permet de lever la dormance de la plupart des espèces ; pour le Rosier, la durée nécessaire peut atteindre deux ans.

Les mécanismes de la dormance embryonnaire sont mal connus ; diverses substances hormonales stimulatrices et inhibitrices (acide abscissique, gibbérellines, auxine, cytokinines, éthylène) pourraient intervenir ; l'équilibre entre ces substances orienterait le comportement des semences. Une autre possibilité est envisagée par Thévenot (dans Côme, 1982) qui pense que des corrélations entre la radicule, la gemmule et les cotylédons pourraient intervenir.

### **3.3.3. Conclusion sur les dormances**

Les implications écologiques du contrôle climatique de la germination des semences ne sont pas négligeables. Les dormances préservent les semences d'une germination au moment où les conditions climatiques ne sont pas favorables à la croissance et à la survie des plantules. Elles contribuent à une diversification des besoins germinatifs au sein des populations et par conséquent à un échelonnement de la germination et à une exploitation plus vaste de l'hétérogénéité des conditions environnementales.

Les semences dormantes constituent aussi un mode de résistance contre l'extinction d'une espèce si une perturbation exceptionnelle détruit l'ensemble des parties végétatives. Ainsi, dans un lot, la présence de semences dormantes permet à l'espèce de se protéger contre un accident climatique défavorable et la présence de semences non dormantes permet l'exploitation rapide du milieu si les conditions sont favorables.

## **4. MATERIEL ET METHODE**

### **4.1. Mode opératoire général**

Bien que déshydratée et en vie ralentie, la semence n'en demeure pas moins vivante. Tout facteur extérieur peut avoir un effet sur elle et peut donc modifier son comportement germinatif. L'étude des caractéristiques germinatives d'une espèce réclame alors une attention particulière quant à la date de récolte, les conditions de stockage, les conditions de germination...

Les semences ont été récoltées manuellement sur le site de Draix. Elles sont mises à sécher pendant quelques jours à la température ambiante du laboratoire puis sont stockées. Les petits échantillons sont placés dans des piluliers. Les échantillons plus importants sont placés dans des sacs en toile ou dans des enveloppes en papier. Les semences sont conservées au laboratoire, dans les conditions ambiantes (20°C environ) et à l'abri de la lumière. La liste des espèces étudiées est donnée dans le tableau 6.

<b>Poacées</b>	<b>Papilionacées</b>	<b>Autres familles</b>
<i>Achnatherum calamagrostis</i> (L.) P. Beauv	<i>Anthyllis vulneraria</i> L.	<i>Aphyllanthes monspeliensis</i> L.
<i>Bromus erectus</i> Huds.	<i>Astragalus monspessulanus</i> L.	<i>Carex flacca</i> Schreber
<i>Dactylis glomerata</i> L.	<i>Coronilla minima</i> L.	<i>Hippophae rhamnoides</i> L.
<i>Festuca gr. ovina</i>	<i>Onobrychis saxatilis</i> (L.) Lam.	<i>Laserpitium gallicum</i> L.
<i>Koeleria vallesiana</i> (Honkeny) Gaudin	<i>Ononis fruticosa</i> L.	<i>Paronychia capitata</i> (L.) Lam.
<i>Melica ciliata</i> L.		
<i>Stipa pennata</i> L.		

Tableau 6. Liste des espèces dont la capacité germinative des semences est étudiée.

Les tests de germination sont réalisés dans des boîtes de Petri en verre ou en plastique. Les semences récoltées en 1993 sont posées à la surface de deux filtres en papier (Whatman 04) imbibés d'eau déminéralisée. Les semences récoltées en 1994 sont posées sur du coton imbibé d'eau distillée.

En raison de contraintes matérielles, les boîtes de Petri ont été placées à l'intérieur de germinateurs éclairés ou d'étuves obscures ; l'action de la lumière sur la germination des semences n'a cependant pas été étudiée.

La température est un facteur important de la germination. Son influence est étudiée en effectuant des essais de 0 à 45°C par pas de 5°C.

En règle générale, un essai est réalisé avec 100 semences. En fonction de leur taille, les semences sont disposées par groupe de 25 semences par boîte ou de 50 semences par boîte. Si la quantité de semences récoltées est importante, les essais sont réalisés avec 200 semences ; si la quantité récoltée est faible, les tests sont réalisés avec 50 semences.

Les résultats sont exprimés sous forme de **courbes de germination** : elles expriment l'évolution du pourcentage cumulé de semences germées en fonction du temps et

constituent la seule façon de montrer l'évolution complète de la germination d'un lot de semences placées dans des conditions déterminées. Deux autres grandeurs sont utilisées :

- **le temps de latence** qui correspond au temps compris entre le début du test de germination et le moment où la première semence a germé ;
- **le taux de germination** atteint après un certain temps ; ce temps est fixé par l'expérimentateur, en relation avec la durée du test de germination, et dépend des conditions d'expérimentation.

#### **4.2. Modes opératoires particuliers utilisés pour les Papilionacées**

L'analyse bibliographique montre que de nombreuses espèces de cette famille produisent des semences dites dures. Afin de vérifier si tel est le cas pour les cinq espèces récoltées sur le site de Draix, plusieurs types de scarification sont réalisés :

##### **- scarification mécanique**

Différentes méthodes sont utilisées afin de créer des fissures dans les téguments : entailles manuelles au scalpel, passage dans un mixer (type ménager) en mélange avec du sable pendant 5 minutes, passage dans un broyeur à bille pendant 5 minutes. Le broyeur à bille est utilisé sans la bille et rappelle l'appareil décrit par Hamly (1932). La dernière méthode de scarification mécanique utilisée consiste à tremper les semences dans l'azote liquide. Les semences sont immergées pendant quelques minutes et ressorties lorsque l'ébullition s'arrête. Elles sont ensuite posées sur la pailleuse pendant 10 min. (réchauffement progressif) ou réchauffées brutalement par pulsion d'air chaud (sèche cheveux) pendant 30 secondes ; 1 à 6 trempages successifs dans l'azote liquide sont réalisés.

##### **- scarification chimique**

Les semences sont trempées dans l'acide sulfurique concentré pendant 1 à 180 minutes pour *Anthyllis vulneraria* L., de 5 à 30 min. pour *Astragalus monspesulanus* L., *Coronilla minima* L. et *Ononis fruticosa* L., de 2 à 60 min. pour *Onobrychis saxatilis* (L.) Lam.. Après trempage, les semences sont abondamment rincées à l'eau courante pendant 1 à 2 minutes. Pour prévenir le développement des moisissures dans les boîtes de Petri, un produit fongicide est ajouté dans l'eau d'imbibition des semences (benlate, 1g/l).

Chez les Papilionacées les unités de dispersion sont les fruits ; ils correspondent donc aux éléments récoltés par l'homme. En vue de leur utilisation dans les semis de végétalisation, il convient de savoir si les téguments du fruit exercent une influence sur la germination. Pour ce faire, les essais sont réalisés parallèlement avec les fruits et avec les graines.

#### **4.2.1 *Anthyllis vulneraria* L. (Anthyllide vulnéraire)**

Les fleurs de cette espèce sont groupées en grappes arrondies, presque en capitules. A maturité, les graines restent dans les gousses (fruits) ; la diaspore est constituée de la gousse, contenue dans le reste du calice renflé et sec. Il y a une graine par gousse (voir annexe 4).

Le lot étudié a été récolté le 28 juillet 1993 et les tests de germination sont effectués tout au long des 15 mois suivants. Après la récolte, les gousses sont débarrassées des restes des calices par un battage rapide. Les graines sont extraites manuellement des gousses. Il y a deux sortes de graines : des graines dont la coloration du tégument est verte et des graines dont la coloration du tégument est brune. Un comptage réalisé sur 400 graines révèle que 80 % sont vertes. Des essais sont effectués sur les deux types de graines (50 de chaque) afin de voir si la couleur des téguments est révélatrice d'un état de dureté différent, comme dans le cas d'*Hedysarum coronarium* L. (Côme et Semadeni, 1973).

Parce qu'elles sont plus nombreuses, seules les graines vertes sont utilisées pour la suite des essais.

#### **4.2.2. *Coronilla minima* L. (Coronille minime)**

Les graines de cette Papilionacée sont contenues dans des gousses particulières qui ont subi une désarticulation secondaire en segments akénoïdes, appelés aussi angles (figure 14 et annexe 4). Chaque angle contient une graine. La Coronille minime produit des fruits à 4 angles. Pour cette espèce, l'obtention des graines est particulièrement difficile et des traitements susceptibles de séparer les graines et les fruits sont recherchés.

#### **4.2.3. *Onobrychis saxatilis* (L.) Lam. (Sainfoin des rochers)**

Le fruit du Sainfoin des rochers est issu d'une gousse qui s'est transformée secondairement en une gousse uniséminée indéhiscente (figure 14 et annexe 4). La semence disséminée est un akène, très coriace, qui contient une seule graine. Le lot récolté le 28 juillet 1993 est constitué de semences plus petites (124 semences par gramme) que celle du Sainfoin cultivé (*Onobrychis sativa* Lam.), (40 semences par gramme). Pour le Sainfoin des rochers, il semble exister une grande variabilité du poids des semences, car Coin (1992) observe 70 akènes par gramme pour cette espèce.

#### **4.2.4. *Ononis fruticosa* L. (Ononis ligneux)**

Le fruit de cette espèce est une gousse qui ressemble à un haricot de 2 à 3 cm de long, contenant entre 4 et 8 graines (voir annexe 4). A maturité, sous l'action des températures

élevées, les deux valves de la gousse s'ouvrent et libèrent les graines. Après la récolte, les gosses sont laissées au soleil. Une fois ouvertes, les gosses sont éliminées et les graines sont conservées au laboratoire.

L'ensemble des travaux est réalisé sur des semences conservées plus d'un an à la température de 20°C.

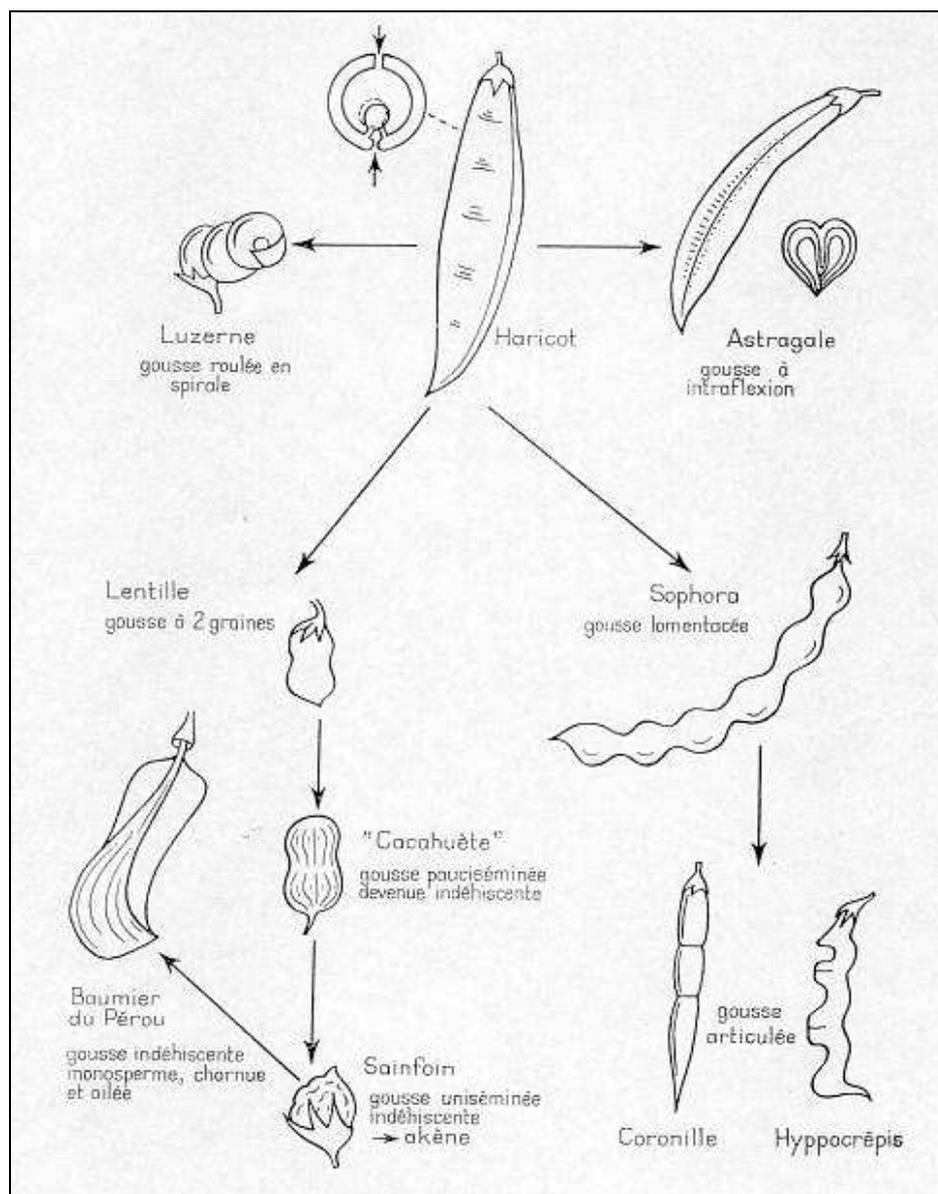


Figure 14. Principales variations de la gousse chez les Papilionacées (d'après Guignard, 1977).

### **4.3. Modes opératoires particuliers utilisés pour les Poacées**

Pour chaque espèce un petit nombre de semences est immédiatement stocké au congélateur (-30°C environ). Ceci permet de conserver les semences dans l'état physiologique dans lequel elles sont au moment de la récolte. Les semences dormantes de céréales peuvent ainsi être conservées pendant au moins 7 ans (Corbineau, communication personnelle).

#### **4.3.1. *Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv. (Calamagrostide argentée, Bauche)**

Dans le cas de cette espèce, les glumes et les glumelles restent fortement attachées au grain et constituent un système efficace de dissémination par le vent (voir annexe 4).

Les épillets sont récoltés fin août 1992, mi-septembre 1993 et mi-septembre 1994. Ils sont stockés au laboratoire. Les tests sont effectués sur les grains vêtus (avec glumes et glumelles) et sur les grains nus.

Afin de lever la dormance, différents traitements sont réalisés :

- des trempages dans l'éthanol 0.1 M de 16 et 24 heures ;
- des trempages dans l'eau oxygénée (solution du commerce) de 5, 10, 20 et 30 minutes et de 16 et 24 heures ;
- un traitement par la chaleur : les grains nus et secs sont placés à l'étuve à 70°C pendant 1, 3 et 7 jours.

#### **4.3.2. *Bromus erectus* Huds. (Brome érigé)**

Le grain de cette espèce est à demi vêtu : une glumelle reste adhérente au grain. Elle ne s'enlève pas au battage et très difficilement à la pince (voir annexe 4). Les différents essais sont effectués sur les grains à demi vêtus, récoltés en juillet 1993 et juillet 1994.

Le traitement à la chaleur décrit pour *Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv. est réalisé avec les semences de *Bromus erectus* Huds..

Des solutions de concentration diverses en polyéthylèneglycol (PEG) sont utilisées pour tester l'influence de la pression osmotique sur la germination.

#### **4.3.3. *Dactylis glomerata* L. (Dactyle aggloméré)**

Les glumelles restent adhérentes au grain (voir annexe 4). Des essais sur grains vêtus et grains nus sont réalisés pour tenter de déterminer le pourcentage d'inhibition exercé par les glumelles.

#### **4.3.4. *Festuca gr. ovina* (Fétuque du groupe des fétuques ovines)**

Les semences de cette espèce sauvage sont de taille comparable (1080 semences par gramme) aux espèces commerciales utilisées dans les mélanges à gazon (*Festuca rubra* L. var. dawson : 1100 semences par gramme). Le caryopse n'est pas complètement nu, car une glumelle reste adhérente au grain (voir annexe 4). Il est très difficile de l'enlever si ce n'est à la pince. L'ensemble des travaux est donc réalisé sur le grain à demi vêtu.

Sur le même site, deux récoltes ont été réalisées à 6 jours d'intervalle, le 7/07/1993 et le 13/07/1993.

#### **4.3.5. *Koeleria vallesiana* Gaudin (Koellerie du Valais)**

Les grains de cette espèce sont vêtus, mais en fonction de l'intensité du battage, les glumelles se détachent (voir annexe 4). Les essais sont réalisés avec les grains vêtus et les grains nus.

#### **4.3.6. *Melica ciliata* L. (Mélique ciliée)**

Les glumelles des semences de cette espèce sont extrêmement fines et contribuent à la dissémination par le vent (voir annexe 4) ; elles se détachent très facilement et les essais sont uniquement réalisés avec les grains nus.

#### **4.3.7. *Stipa pennata* L. (Stipe pennée)**

Cette Poacée forme un tapis herbacé très couvrant, quasiment monospécifique en raison du mode de dissémination de ses semences. On peut observer trois parties bien distinctes qui ont chacune un rôle particulier et complémentaire.

D'abord un long filament, l'arrête, (15 cm) souple et plumeux qui, lorsque la semence est à terre, sert de point de fixation ; puis une partie rigide et droite (5-7 cm) qui, sous l'effet de la chaleur, s'enroule sur elle-même et enfonce le caryopse dans le sol ; enfin une sorte de coiffe très effilée qui facilite la pénétration du caryopse dans le sol. De nombreux poils, situés sur cette coiffe, empêchent le caryopse de ressortir du sol (voir annexe 4).

La dissémination de cette espèce, appelée aussi "cheveux d'ange", s'effectue par le vent (anémochorie) qui entraîne les semences sur quelques mètres ou moins si le peuplement est fermé. Une fois sur le sol, les semences peuvent se planter et s'enfoncer d'elles-mêmes. Les tiges florifères produisent 6 semences qu'il est facile de récolter manuellement.

Les essais sont réalisés sur les semences débarrassés des parties rigide et plumeuse.

#### **4.4. Modes opératoires particuliers utilisés pour les autres espèces**

##### **4.4.1. *Hippophae rhamnoides* L. (Argousier faux nerprun)**

L'argousier est un arbrisseau qui peut atteindre 3 mètres de haut. C'est une espèce dioïque. En 1992, des fruits sont récoltés manuellement puis séchés pendant 4 semaines à température ambiante au laboratoire. Les graines sont alors extraites de la pulpe déshydratée et lavées à l'eau courante (voir annexe 4). Elles sont ensuite stockées au laboratoire à température ambiante. En 1993 et 1994, les fruits fraîchement récoltés sont broyés et les graines sont extraites par lavage et tamisage. Elles sont stockées au laboratoire. Les récoltes de 1992 et 1993 ont eu lieu en septembre, celle de 1994 en octobre.

##### **4.4.2. *Paronychia capitata* (L.) Lam. (Paronyque en tête)**

La récolte des semences est difficile : la plante a un port rampant et les graines (voir annexe 4) sont situées à ras du sol. En 1992, environ 700 graines ont été récoltées manuellement. En 1993, un mini-aspirateur électrique a été utilisé.

En raison de la faible quantité de graines disponibles, une étude a été menée sur les possibilités de culture *in vitro* à partir des semences.

Afin de traiter ensemble les travaux menés sur cette espèce, les résultats concernant le développement *in vitro* sont présentés à la suite de ceux concernant la germination.

## **5.RESULTATS**

### **5.1. Les Papilionacées**

#### **5.1.1. *Anthyllis vulneraria* L.**

Le tableau 7 donne le pourcentage de germination à 10 jours des graines vertes et brunes stockées 15 mois. Il apparaît que les graines brunes germent en plus grand nombre (environ 30 %) que les graines vertes (environ 10 %).

Couleur des graines	Germination (%) à				
	5°C	10°C	20°C	30°C	40°C
verte	8	6	5	5	0
brune	4	24	28	28	0*

Tableau 7. Germination (%) à 10 jours des graines d'*Anthyllis vulneraria* L. stockées 15 mois, en fonction de la couleur des téguments et de la température (\* toutes les graines ont gonflé).

A 40°C, bien que les semences aient gonflé, aucune germination n'a lieu. Cette observation concorde avec celle de Ballini (1992) qui observe aussi qu'à 40°C les graines d'*Ulex parviflorus* Pourret, une autre espèce de Papilionacées, gonflent mais ne germent pas. Cette température est certainement trop élevée et incompatible avec la germination.

Le taux de germination à 20°C des gousses et des graines fraîchement récoltées ne dépasse pas 10 %. Les semences qui ne germent pas ne s'imbibent pas et restent dures. Les résultats sont identiques avec les gousses et les graines conservées de 1 à 15 mois, et ce, quelle que soit la température de germination (tableau 8).

Organes	Germination (%) à				
	5°C	10°C	20°C	30°C	40°C
fruits (gousses)	0	0	2	1	0
graines	4	9	10	10	0

Tableau 8. Pourcentages de germination à 10 jours des fruits et des graines d'*Anthyllis vulneraria* L., à différentes températures, après 15 mois de stockage.

La scarification mécanique réalisée manuellement au scalpel sur des semences conservées de 1 à 5 mois permet la germination de près de 100 % des graines en 2 jours à 20°C. L'utilisation du broyeur à bille avec des semences conservées 15 mois donne des résultats identiques : l'imbibition de 100 % des graines est observée au bout de 6 heures et 100 % des graines germent après 48 heures.

La scarification par choc thermique est efficace. Que ce soit pour les fruits ou pour les graines, deux et trois trempages de 5 minutes dans l'azote liquide, espacés d'un

réchauffement progressif de 5 minutes dans l'air ambiant, donnent des résultats équivalents à un trempage (figure 15).

La germination est meilleure, en tous cas plus rapide, avec les graines (55 à 60 % de germination en 8 jours) qu'avec les fruits (45 % au maximum de germination au bout de 20 jours). Comme le montre ce même graphique, la germination est encore améliorée si les graines sont fortement réchauffées dès leur sortie de l'azote liquide. Néanmoins, un développement anormal est observé pour au moins la moitié des plantules (plantules coupées à la jonction racicule-cotylédons).

La scarification par trempage dans l'acide sulfurique concentré permet d'obtenir des résultats intéressants. Comme le montre la figure 16, plus la durée de trempage des graines dans l'acide est longue, meilleur est le pourcentage de germination. Il faut au moins une heure de trempage pour que la germination soit significativement améliorée par rapport aux semences non traitées.

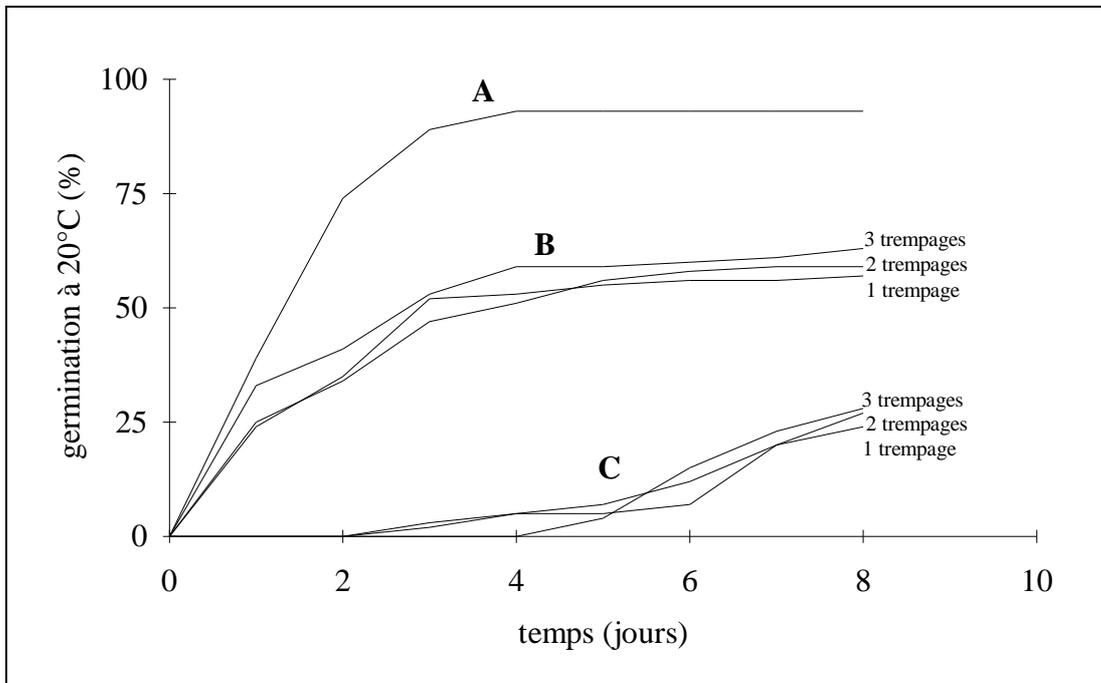


Figure 15. Germination à 20°C des graines et des fruits d'*Anthyllis vulneraria* L. trempés dans l'azote liquide.

- (A) 3 trempages des graines + air chaud
- (B) 1, 2 et 3 trempages des graines
- (C) 1, 2 et 3 trempages des fruits

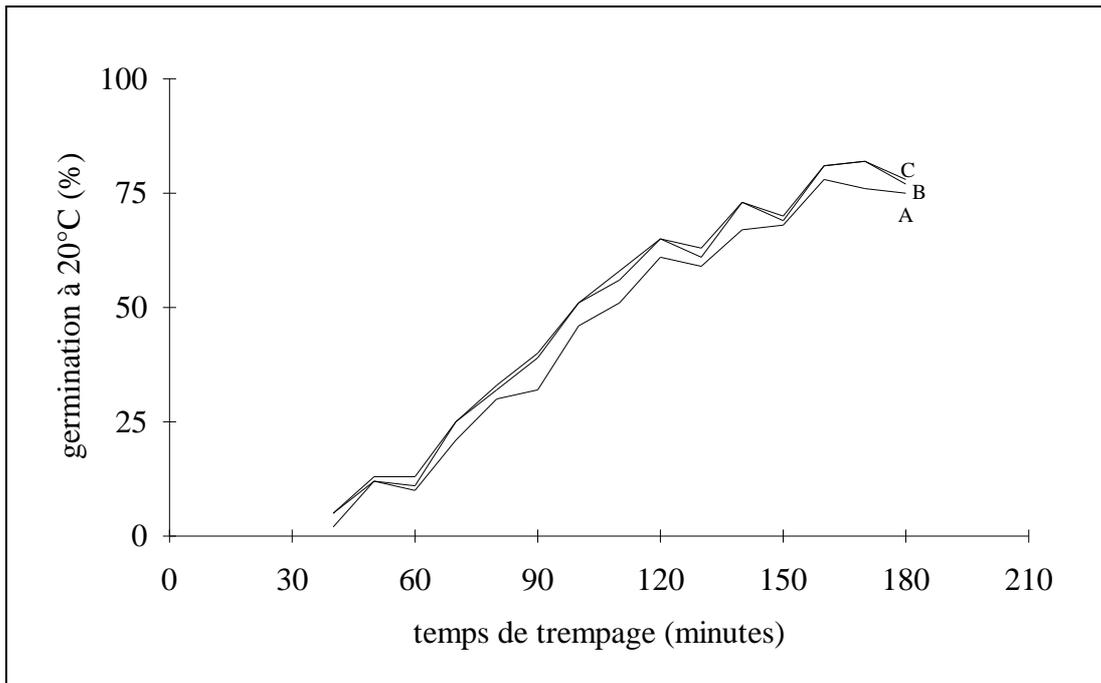


Figure 16. Germination à 20°C à 3 jours (A), 6 jours (B) et 8 jours (C) des graines d'*Anthyllis vulneraria L.* en fonction de la durée du trempage dans l'acide sulfurique concentré.

Le taux maximum de germination (plus de 80 %) est obtenu pour une durée d'environ 160 minutes. Au delà de cette durée, le nombre de graines qui germent n'augmente plus. Cela s'explique par le fait que l'acide cause alors des dommages aux embryons des graines.

Suite au trempage dans l'acide, la germination est rapide et homogène : pour chaque durée de trempage, le pourcentage maximal est pratiquement obtenu au bout de trois jours (figure 16).

### 5.1.2. *Astragalus monspessulanus L.*

Les graines extraites des gousses ne germent pas à 20°C. Après trois ou six trempages dans l'azote liquide, le taux de germination à 20°C en 10 jours est de 12 %. Un traitement à l'acide sulfurique concentré permet d'augmenter le taux de germination qui atteint 36 % en 10 jours à 20°C après un trempage de 30 minutes (figure 17).

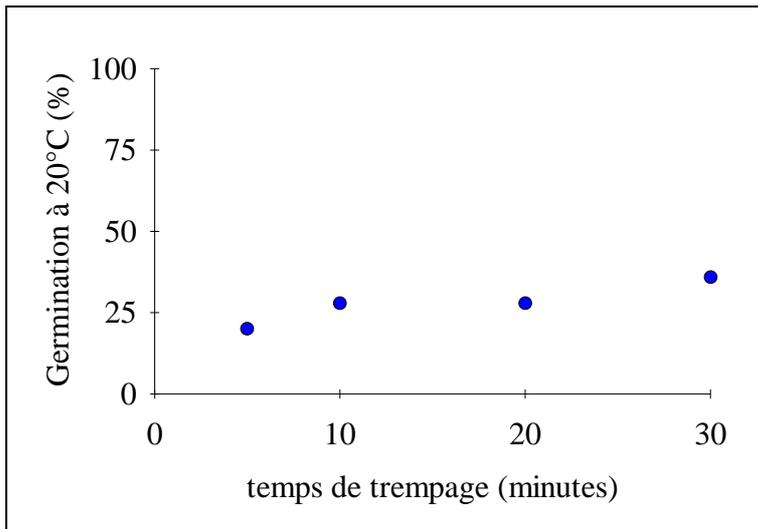


Figure 17.  
Germination à 10 jours à 20°C des graines d'*Astragalus monspessulanus* L. en fonction de la durée de trempage dans l'acide sulfurique concentré.

Des trempages dans l'acide sulfurique concentré d'une durée supérieure à 30 minutes n'ont pas été effectués car, après un trempage de 30 minutes, de nombreuses graines sont partiellement détruites.

Les embryons isolés et placés en présence de tétrazolium prennent une coloration blanchâtre ce qui montre qu'ils sont morts.

Il n'a pas été trouvé de traitement qui permette d'obtenir facilement les graines en grande quantité à partir des fruits.

### 5.1.3. *Coronilla minima* L.

Les fruits ainsi que les graines ne germent pas à 20°C. Après une scarification mécanique des graines au papier de verre, 100 % de germination sont obtenus en 10 jours à 20°C pour des graines stockées au laboratoire pendant 4 mois. Avec des graines stockées 7 mois le même traitement permet d'obtenir un pourcentage de germination de 85 %.

Avec les fruits, ni les trempages dans l'acide (5 à 30 minutes), ni les trempages dans l'azote liquide (1 à 3 trempages) ne favorisent la germination. Sur un autre lot de *Coronilla minima* L., il est montré que le trempage des graines dans l'acide sulfurique concentré ne permet pas la germination (Cemagref, 1993).

D'autres espèces, telles que *Coronilla varia* L. ou *Coronilla emerus* L. produisent des graines qui ont le même comportement que *Coronilla minima* L. (Puech, 1982 ; Cemagref, 1993).

#### **5.1.4. *Onobrychis saxatilis* (L.) Lam.**

A la récolte, seules quelques graines (10 %) germent ; aucune germination n'est observée à partir des fruits. Tout au long des 14 mois de stockage, le pourcentage de germination des fruits et des graines reste le même.

La scarification des graines au scalpel permet d'obtenir 100 % de germination en 48 heures à 15 et 20°C, avec des graines fraîchement récoltées ou conservées pendant 14 mois. Un mélange de graines et de sable passé au mixer donne aussi de bons résultats : 97 % de germination en 8 jours à 20°C.

Sur des graines conservées 14 mois, la scarification réalisée grâce au broyeur à bille donne de très bons résultats : un passage de 5 minutes dans cet appareil permet à 92 % des graines de s'imbiber en 6 heures et à la totalité de l'échantillon de germer en 48 heures à 20°C.

Des trempages de 2 à 60 minutes dans l'acide sulfurique concentré sont sans effet sur le pourcentage de germination à 20°C des fruits ou des graines. L'utilisation de l'acide est néanmoins efficace sur les graines d'*Onobrychis supina* (Chaix) DC. qui germent à 80% en 16 jours à 20°C après 10 minutes de trempage (Cemagref, 1993).

Le trempage des graines dans l'azote liquide permet d'augmenter sensiblement le taux de germination à 20°C par rapport aux graines non traitées : à 12 jours il est de 36 % pour des graines trempées une fois, 39 % pour des graines trempées deux fois et 32 % pour des graines trempées trois fois. Le pourcentage de germination n'est pas meilleur si le choc thermique est plus violent : 30 % des graines germent en 12 jours à 20°C ; en outre, un tiers environ des graines germées donnent des plantes anormales (cotylédons et/ou racines cassées). Les divers traitements à l'azote liquide sont sans effet sur les fruits.

#### **5.1.5. *Ononis fruticosa* L.**

En présence d'eau, la majorité des semences de cette espèce ne s'imbibent pas. Environ 30 % d'entre elles absorbent de l'eau et doublent au moins de volume en 1 ou 2 jours, mais aucune ne germe.

Une scarification mécanique au scalpel ou au mixer permet l'imbibition de presque 100 % des semences en 2 jours, mais aucune ne germe.

Un trempage dans l'acide sulfurique concentré pendant 5 minutes facilite aussi l'imbibition : 100 % des semences gonflent en 4 jours, mais aucune ne germe.

Trois trempages successifs dans l'azote liquide sont sans effet sur les graines.

Sur les centaines de graines observées, quelques-unes seulement ont germé. Des embryons isolés et placés sur du coton imbibé d'eau gonflent très rapidement mais ne germent pas. Ce

n'est donc pas la présence d'éventuelles substances inhibitrices contenues dans les téguments qui empêchent la germination. Des embryons isolés et placés sur du coton imbibé d'une solution d'acide gibbérellique  $10^{-3}$ M gonflent et certains germent au bout de quelques jours ; ceux qui ne germent pas sont morts : ils prennent une coloration blanchâtre en présence de tétrazolium.

Des essais menés sur un lot d'*Ononis natrix* L. fourni par les services R.T.M. (provenance et date de récolte inconnues) aboutissent aux mêmes résultats que ceux d'*Ononis fruticosa* L., si ce n'est une proportion différente de graines dures (10 %). Ces résultats sont à considérer avec prudence car d'autres travaux (Cemagref, 1993) montrent que des semences d'*Ononis natrix* L. conservées 6 mois germent à 100 % en 5 jours après scarification.

### 5.1.6. Synthèse et discussion

Les cinq espèces étudiées présentent des caractéristiques germinatives communes. A la récolte et après plus d'un an de conservation au laboratoire, les fruits et les graines ne germent pratiquement pas quelle que soit la température :

- 10 % au maximum à 20°C pour *Anthyllis vulneraria* L., ce qui correspond aux résultats présentés par Couderc (1975) qui obtient 15 % en moyenne sur l'ensemble des lots de cette espèce récoltés dans toute la France et à toute altitude.
- 10 % au maximum à 20°C pour *Onobrychis saxatilis* (L.) Lam., ce qui est du même ordre de grandeur que ce qu'obtient Coin (1992).

Les graines qui ne germent pas ne s'imbibent pas et restent dures.

Les différents traitements de scarification réalisés sur le tégument des graines ont un effet quasiment immédiat avec toutes les espèces. En quelques heures, les graines gonflent et augmentent considérablement de volume. Ceci est la preuve de la pénétration massive d'eau à travers le tégument. Ce passage est rendu possible une fois que le tégument est fissuré.

Une même technique de scarification n'est pas efficace sur les graines de toutes les espèces et, pour une espèce donnée, les différents traitements réalisés n'amènent pas aux mêmes résultats (exemple : azote liquide et acide sulfurique). L'utilisation de l'acide sulfurique concentré est délicate et il convient de rincer abondamment les semences traitées pour ne pas risquer la destruction de la radicule lors de sa sortie.

Pour *Anthyllis vulneraria* L., *Onobrychis saxatilis* (L.) Lam. et *Coronilla minima* L., les graines scarifiées germent à 100 % en quelques jours à 20°C ; il est donc certain que l'obstacle majeur à la germination correspond à l'imperméabilité à l'eau du tégument des

graines. Pour *Anthyllis vulneraria* L. il existe deux sortes de graines : des graines dont le tégument est de couleur verte (80%) et d'autres dont le tégument est de couleur brune (20%). Ces dernières germent en plus grand nombre. Ainsi, comme dans le cas du Sainfoin d'Espagne (Côme et Semadeni, 1973), la coloration des graines de l'Anthyllide vulnérable traduit un état différent de dureté du tégument. Gadin (1993) observe aussi, sur un lot d'Anthyllide vulnérable d'origine pyrénéenne (*Anthyllis vulneraria* ssp. *dillenii*), une distinction entre des graines brunes, qui germent apparemment plus vite, et des graines vertes.

D'autres lots de semences alpines, étudiées au Cemagref, provenant de pieds sauvages d'Anthyllide vulnérable d'altitude (2000 mètres) ou de pieds cultivés en verger à graines (1100 mètres), ainsi que les semences de pieds sauvages d'*Anthyllis montana* L. (1600 mètres) montrent le même comportement (Gadin, 1993 ; Cemagref, 1992). Cependant, les graines non traitées de la sous espèce *dillenii* de l'Anthyllide vulnérable, originaire des Pyrénées, ont un taux de germination d'environ 70 % en 10 jours après 3 mois de stockage (Cemagref, 1994).

Pour *Astragalus monspessulanus* L. le taux maximum de germination obtenu à 20°C après scarification du tégument des graines est de 36 % ; pour *Ononis fruticosa* L., seules quelques graines scarifiées germent. Pour ces deux espèces, à l'imperméabilité à l'eau des téguments s'ajoute un problème de viabilité des embryons, démontré par le test au tétrazolium.

Les causes de cette perte de viabilité peuvent être nombreuses ; pour *Ononis fruticosa* L. une raison incombe à un insecte volant, qui pond ses oeufs dans les gousses et dont les larves se nourrissent des graines (phénomène important sur les versants chauds et secs). Pour *Astragalus monspessulanus* L., une des raisons peut aussi être imputable aux insectes (insectes terrestres) dans la mesure où les grappes de fruits se développent à la surface du sol.

En accord avec les très nombreux travaux menés depuis le début du siècle sur les semences des Légumineuses, l'existence d'une inhibition tégumentaire est démontrée pour *Anthyllis vulneraria* L., *Astragalus monspessulanus* L., *Coronilla minima* L., *Onobrychis saxatilis* (L.) Lam. et *Ononis fruticosa* L.. Les résultats présentés montrent que l'incapacité des graines à germer est la conséquence de l'imperméabilité à l'eau des téguments ; il s'agit donc d'espèces à graines dures. Cette particularité permet un étalement de la germination des semences dans le temps et dans l'espace.

Pour *Anthyllis vulneraria* L. et *Onobrychis saxatilis* (L.) Lam., le fruit reste autour de la graine et constitue l'élément de dissémination. Il joue un rôle de protection supplémentaire

de l'embryon, en retardant l'abrasion et la fissuration du tégument de la graine. Bayard (1991) observe sur le Sainfoin cultivé la germination de 64 % des fruits contre 80 % des graines et pense que la différence peut être due à l'action mécanique du fruit.

A l'inhibition tégumentaire s'ajoute vraisemblablement une dormance embryonnaire pour *Ononis fruticosa* L..

## **5.2. Les Poacées**

### **5.2.1. *Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv.**

Les semences fraîchement récoltées (grains vêtus et grains nus) germent mal (moins de 10 % après 10 jours quelle que soit la température). Il en est de même avec les semences conservées 1, 2 ou 3 mois.

A partir du quatrième mois, les grains vêtus germent à 30 % en 10 jours à 20°C et les grains nus à 63 %. L'aptitude à la germination augmente très progressivement avec le temps de conservation au sec. La figure 18 montre que les grains nus stockés 15 et 25 mois germent à plus de 50 % en 10 jours de 15 à 25°C. Néanmoins, aux températures supérieures à 25°C, le taux de germination est inférieur à 10 % quel que soit le temps de conservation. Il s'agit ici de 3 lots différents mais leurs propriétés germinatives évoluent de la même manière.

Les grains nus conservés 25 mois germent en faible quantité à 30°C ; en présence d'acide gibbérellique  $10^{-3}M$  ( $GA_3$ ), le taux de germination à 30°C atteint cependant 75 % environ en 9 jours (figure 19).

Le tableau 9 montre que l'influence des glumes et glumelles sur la germination est considérable : l'inhibition exercée par ces structures est de 80 % après un an de stockage et de 15 à 20 % après deux ans.

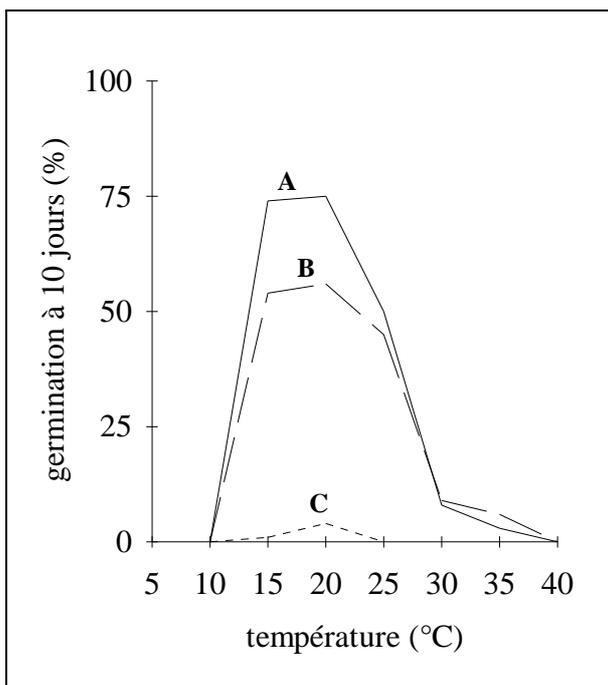


Figure 18.  
Germination à 10 jours des grains nus d'*Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv. en fonction de la température  
(A) lot 1992, conservé 25 mois  
(B) lot 1993 conservé 15 mois  
(C) lot 1994 conservé 3 mois

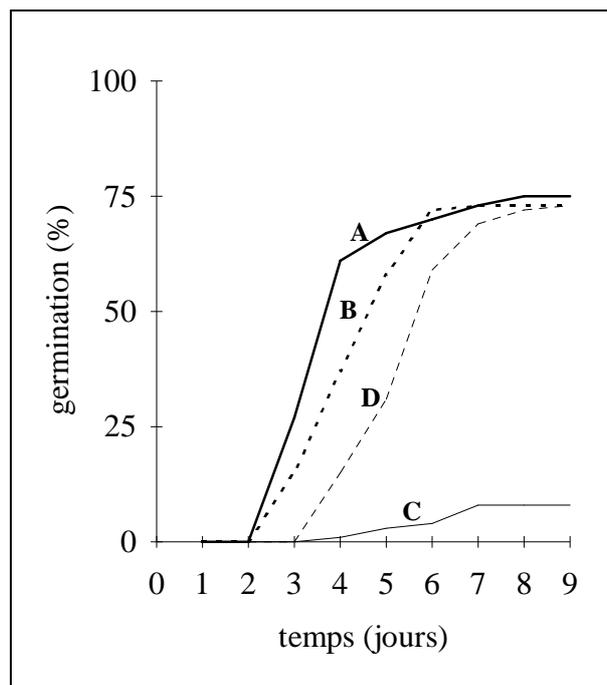


Figure 19.  
Germination des grains nus d'*Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv. conservés 25 mois  
(A) à 20°C  
(B) à 20°C en présence de  $GA_3 10^{-3}M$   
(C) à 30°C  
(D) à 30°C en présence de  $GA_3 10^{-3}M$

Durée de stockage (mois)	Germination (%) après 10 jours à					
	20°C			15°C		
	grains vêtus	grains nus	Inhibition (%)	grains vêtus	grains nus	Inhibition (%)
15	10 ±4	48.5 ±1	79	9.5 ±3	52 ±6	82
25	58 ±11	75 ±8	23	63 ±6	74 ±8	15

Tableau 9. Germination des semences d'*Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv. et inhibition exercée par les glumes et glumelles en fonction du temps de stockage (lot 1992).

La scarification des semences par trempage dans l'acide sulfurique concentré donne de bons résultats (figure 20). La durée de trempage qui permet le maximum de germination est comprise entre 2 et 3 minutes.

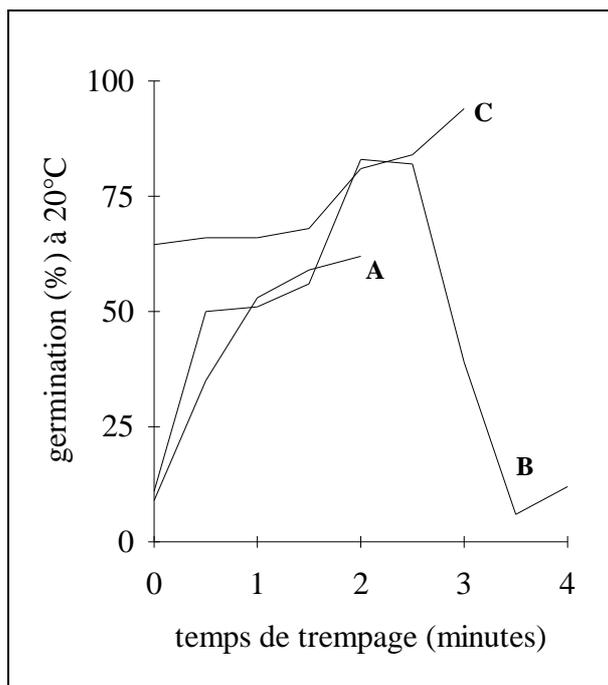


Figure 20.  
Germination après 30 jours à 20°C des grains vêtus d'*Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv. en fonction du temps de trempage dans l'acide sulfurique concentré (A) semences conservées 1 mois (B) semences conservées 2 mois (C) semences conservées 4 mois

Des trempages dans l'éthanol des grains nus conservés 4 mois ont une action relativement faible : environ 20 % de germination en 11 jours à 20°C.

Des trempages dans l'eau oxygénée ne permettent pas d'obtenir un taux de germination significativement plus élevé que celui des grains nus témoins.

Les traitements par la chaleur sèche sont sans effet sur les semences de 1994 conservées 3 mois.

### 5.2.2. *Bromus erectus* Huds.

Les semences fraîchement récoltées des deux lots de 1993 (07/07 et 13/07) ne montrent pas un comportement germinatif différent à 20°C (figure 21). La vitesse de germination est faible (environ 20 % en 10 jours), mais le taux maximum obtenu est grand (94 % en 55 jours).

Les semences fraîchement récoltées en juillet 1994 ont une vitesse de germination plus grande (près de 60 % en 7 jours à 20°C), mais ne germent pratiquement pas aux températures supérieures à 30°C (figure 22, courbe A').

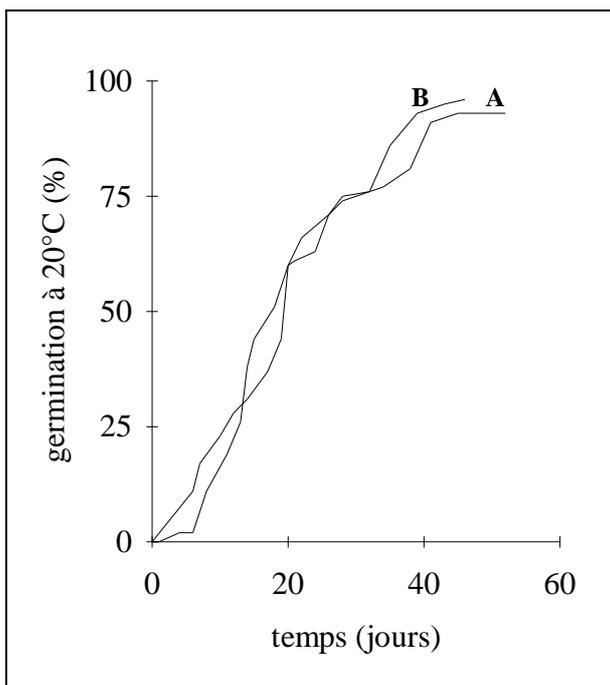


Figure 21.  
Germination à 20°C des semences de *Bromus erectus* Huds. fraîchement récoltées en 1993  
(A) semences récoltées le 07/07  
(B) semences récoltées le 13/07

La figure 23 montre que le taux de germination à 30 et 35°C des semences conservées quelques mois au sec augmente considérablement : il est de plus de 85 % à 30°C et de plus de 65 % à 35°C.

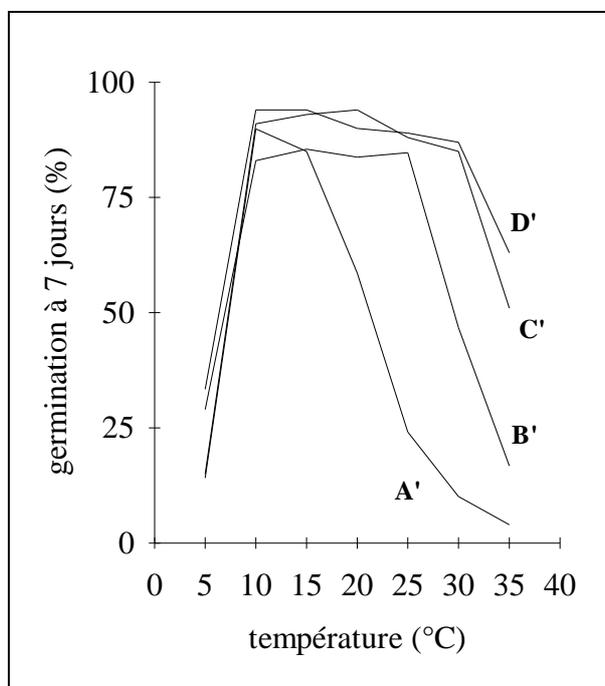
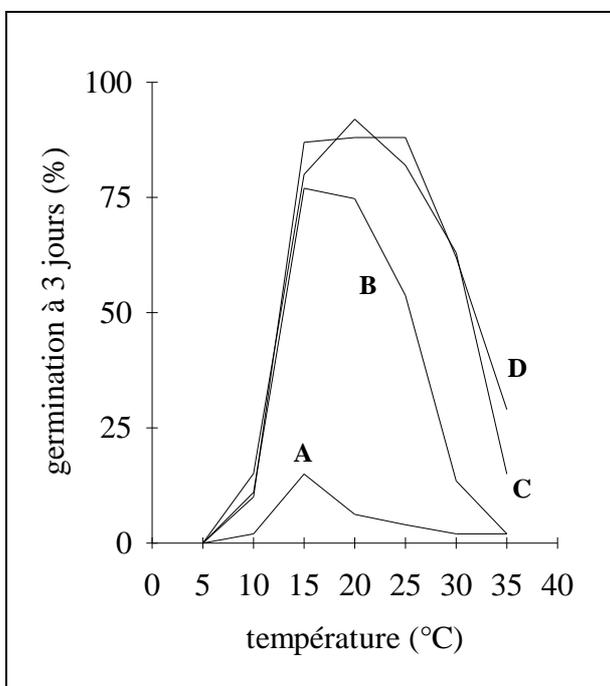


Figure 22. Germination des semences de *Bromus erectus* Huds. en fonction de la température (A) et (A') semences fraîchement récoltées (lot 1994) (B) et (B') semences conservées 1 mois (C) et (C') semences conservées 2 mois (D) et (D') semences conservées 3 mois

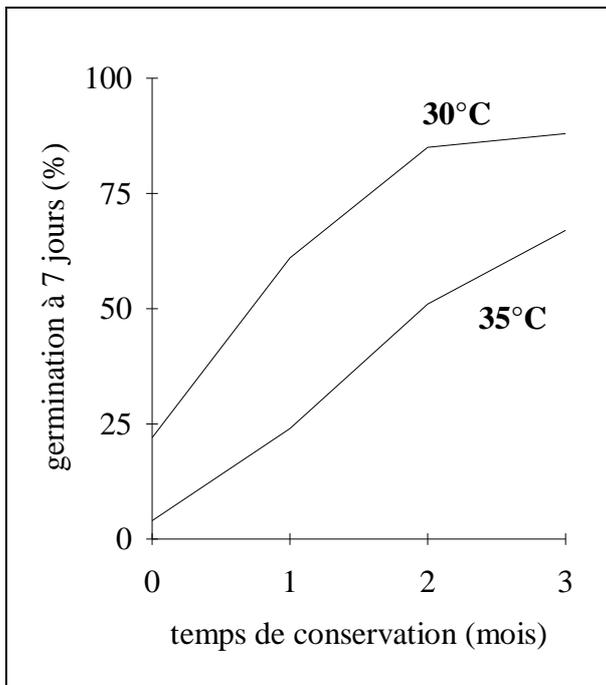


Figure 23. Germination des semences de *Bromus erectus* Huds. à 30 et 35°C en fonction du temps de conservation au sec (lot 1994)

Un traitement à la chaleur sèche des semences fraîchement récoltées (lot 1994) n'a pas d'effet sur la capacité germinative.

La germination à 20°C et à différentes pressions osmotiques des semences conservées 15 mois au sec est donnée à la figure 24. La germination est plus lente lorsque la pression osmotique est forte, mais le pourcentage maximal atteint au bout de 10 jours est du même ordre de grandeur pour toutes les pressions osmotiques.

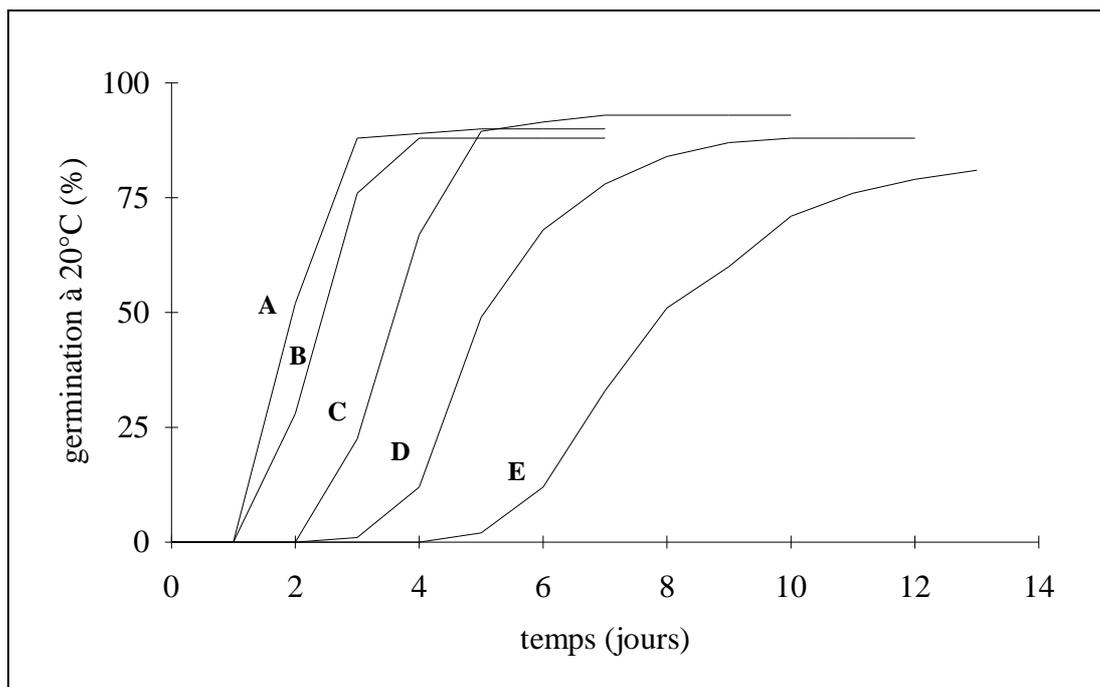


Figure 24. Germination à 20°C des semences de *Bromus erectus* Huds. (conservées 15 mois)

- (A) sur coton imbibé d'une solution de PEG à -2 MPa
- (B) sur coton imbibé d'une solution de PEG à -5 MPa
- (C) sur coton imbibé d'une solution de PEG à -10 MPa
- (D) sur coton imbibé d'une solution de PEG à -15 MPa
- (E) sur coton imbibé d'une solution de PEG à -20 MPa

### 5.2.3. *Dactylis glomerata* L.

Les grains nus de *Dactylis glomerata* L. germent mal à 20°C lorsqu'ils sont fraîchement récoltés ; après un mois de conservation au sec, le taux de germination atteint 65 % en 30 jours ; après 5 mois de stockage, le taux est de 90 % en 10 jours dans les mêmes conditions (figure 25).

L'inhibition exercée par les glumelles est grande, de l'ordre de 70 % (figure 26). Elle est relativement stable pendant les trois premiers mois qui suivent la récolte et semble diminuer à partir du quatrième mois.

Après 14 mois de conservation au sec, les grains nus ont néanmoins un taux de germination à 10 jours qui ne dépasse pas 60 % quelle que soit la température ; en présence d'acide gibbérellique  $10^{-3}$ M, le taux maximal de germination observé est de 81 % à 20°C (figure 27).

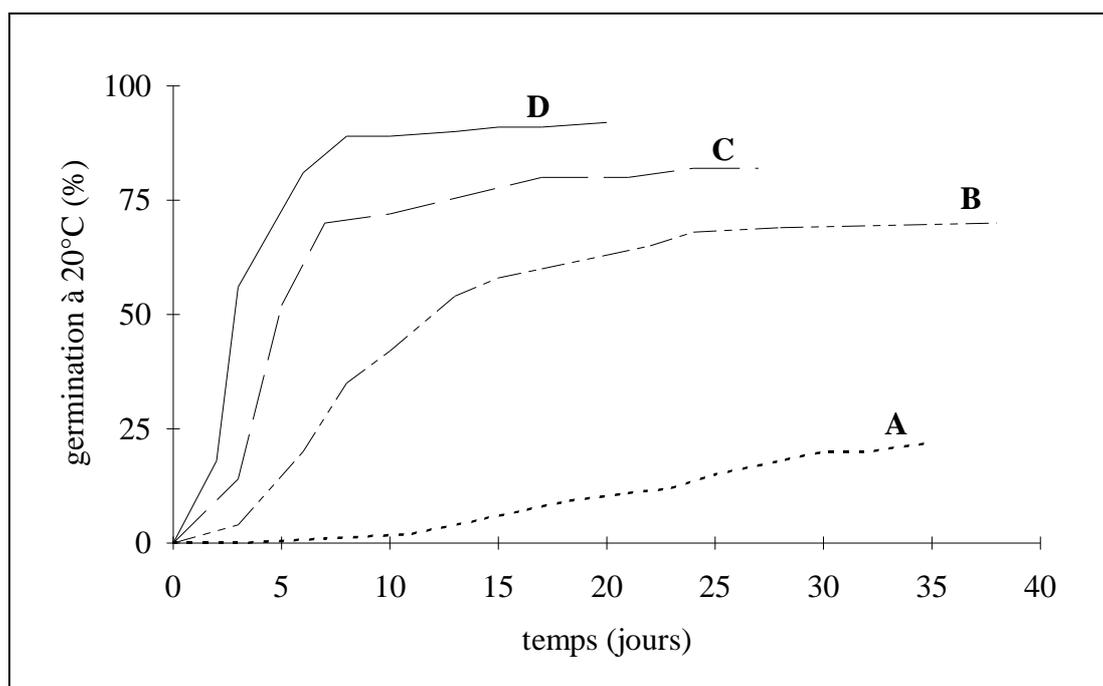


Figure 25. Germination à 20°C des grains nus de *Dactylis glomerata* L.

- (A) à la récolte
- (B) après 1 mois de conservation
- (C) après 3 mois de conservation
- (D) après 5 mois de conservation

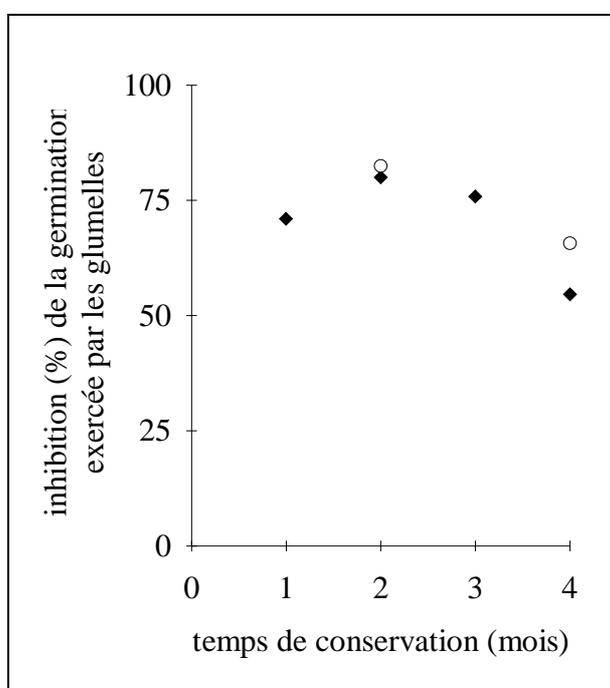


Figure 26  
 Inhibition de la germination des semences de *Dactylis glomerata* L. exercée par les glumelles, en fonction du temps de conservation  
 (♦) à 20°C  
 (○) à 15°C

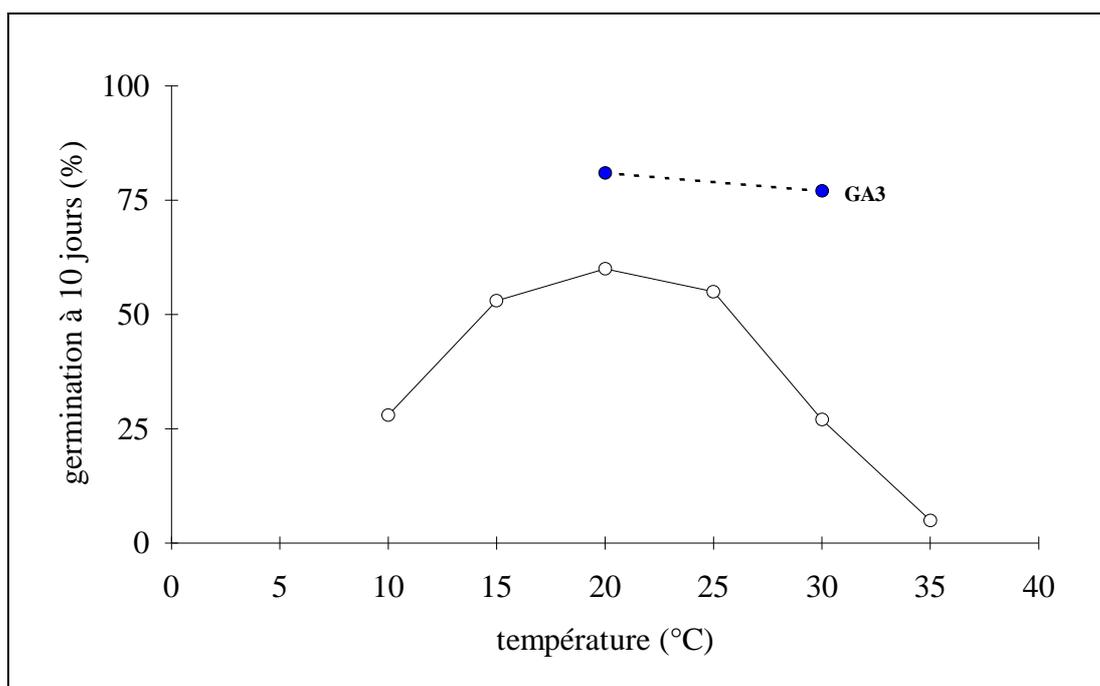


Figure 27. Germination à 10 jours, en fonction de la température, des grains nus de *Dactylis glomerata* L. conservés 14 mois

(○) eau déminéralisée

(-●-) acide gibbérellique  $10^{-3}M$

#### 5.2.4. *Festuca gr. ovina*

La figure 28 donne la germination à 20°C des semences fraîchement récoltées des deux lots. Il apparaît indéniablement que leur comportement est différent, et donc que la date de récolte influence de manière significative la capacité germinative des semences.

Les semences fraîchement récoltées du 7 juillet ne germent pratiquement pas à 20°C : le taux de germination atteint 5 % au 70<sup>ème</sup> jour. Placées alors à 15°C, ces mêmes semences germent à 90 % (figure 29, courbe B). En outre, des semences du même lot conservées 3 mois au sec ont un taux de germination de 90 % à 15°C (figure 29, courbe A).

Le temps de latence de la germination des semences fraîchement récoltées et des semences conservées de 1 à 5 mois au sec est donné dans la figure 30. Il existe une relation linéaire inverse entre le temps de latence et la durée de conservation : plus la durée de conservation est longue, plus le temps de latence est court. Ce dernier passe de 1 mois à la récolte à 5 jours après 5 mois de conservation. De plus, après un an de conservation au sec, 95 % des semences sont capables de germer en 5 jours.

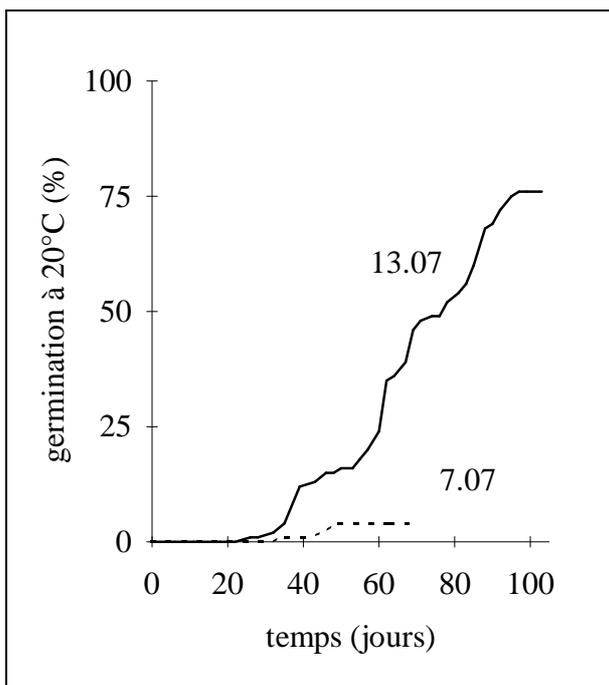


Figure 28.  
Germination à 20°C des semences de *Festuca gr. ovina* récoltées le 7 juillet et le 13 juillet 1993.

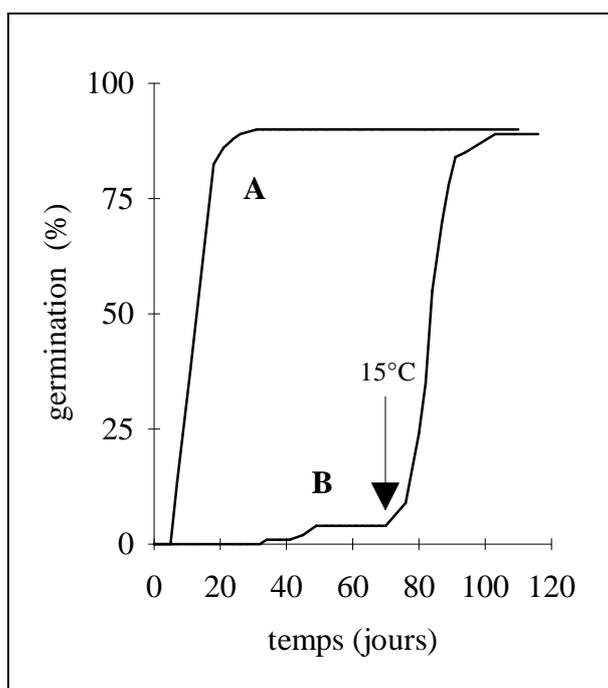


Figure 29.  
Germination des semences de *Festuca gr. ovina*.  
(A) semences conservées au sec 3 mois, et mises à germer à 15°C  
(B) semences fraîchement récoltées, mise à germer à 20°C, puis à 15°C après 70 jours

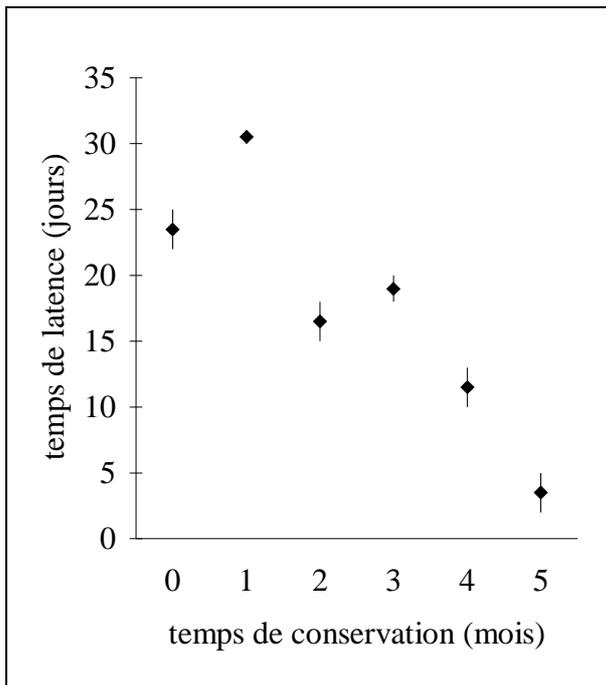


Figure 30.  
Temps de latence de la germination à 20°C des semences de *Festuca gr. ovina* en fonction du temps de conservation au sec  
Les barres verticales représentent l'écart type (4 mesures)

La germination à différentes températures des semences conservées 15 mois est donnée à la figure 31. Dans les premiers jours, c'est à 25°C que la germination est la plus rapide. Au dixième jour, le pourcentage de germination est d'environ 90 % pour les températures de 10 à 25°C.

Au delà de 25°C, les semences germent en moins grand nombre : à 30°C, le taux de germination à 10 jours est d'environ 50 % et à 35°C, il est de 11 %.

Le faible taux de germination obtenu à 5°C correspond à un artefact de mesure. En effet, la croissance de la racicule est beaucoup plus lente à cette température. Le nombre de semences germées, fondé sur la sortie de la racicule, est donc plus faible.

Des semences conservées 15 mois, dont la germination à 10 jours ne dépasse pas 50 % à 30°, sont mises à germer en présence d'acide gibbérellique  $10^{-3}M$  : en une semaine le taux de germination atteint près de 85 % (figure 32).

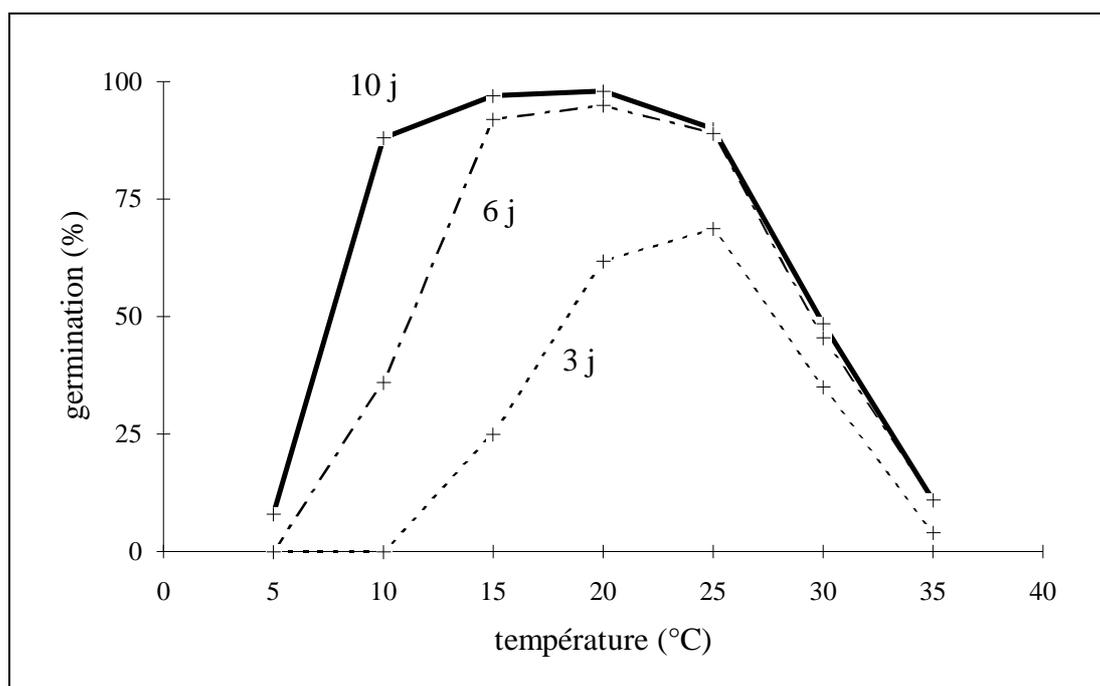


Figure 31. Germination à 3, 6 et 10 jours des semences de *Festuca gr. ovina* conservées 15 mois.

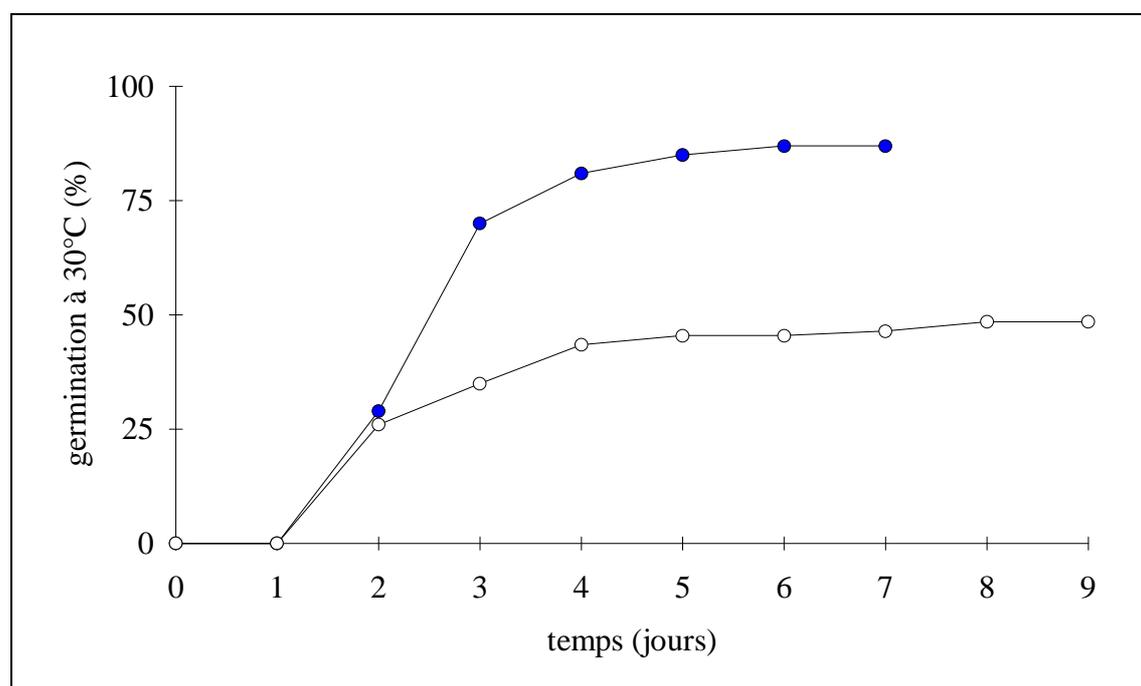


Figure 32. Germination à 30°C des semences de *Festuca gr. ovina* conservées 15 mois,

(○) eau déminéralisée

(●) acide gibbérellique 10<sup>-3</sup>M.

### 5.2.5. *Koeleria vallesiana* Gaudin

A la récolte, les semences de cette espèce ne germent pratiquement pas à 20°C (moins de 5 % en 30 jours). Après 3 mois de stockage au sec, le taux de germination des grains nus est inférieur à 20 % en 40 jours à 20°C, alors qu'il atteint 85 % en 20 jours à 15°C (figure 33).

La difficulté qu'ont les semences à germer à 20°C s'estompe avec le temps de conservation au sec (figure 34). Elle persiste cependant aux températures supérieures à 25°C pour des semences stockées pendant plus d'un an (figure 35).

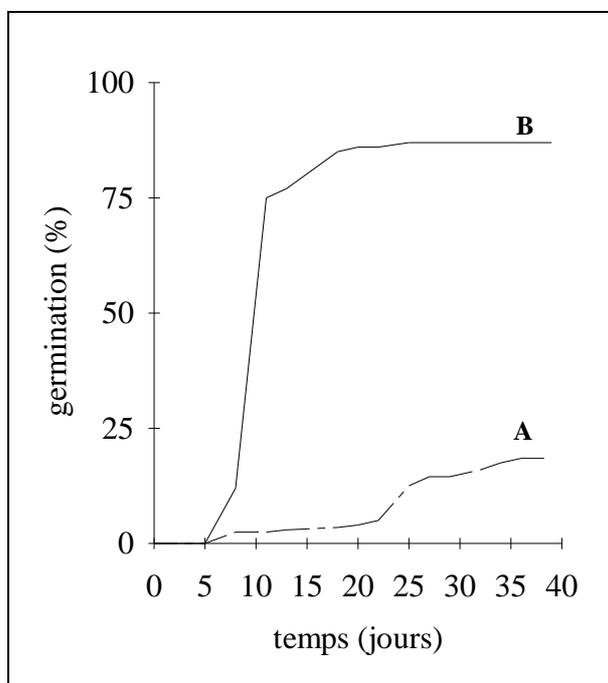


Figure 33.  
Germination des grains nus de *Koeleria vallesiana* Gaudin conservés 3 mois au sec  
(A) germination à 20°C  
(B) germination à 15°C

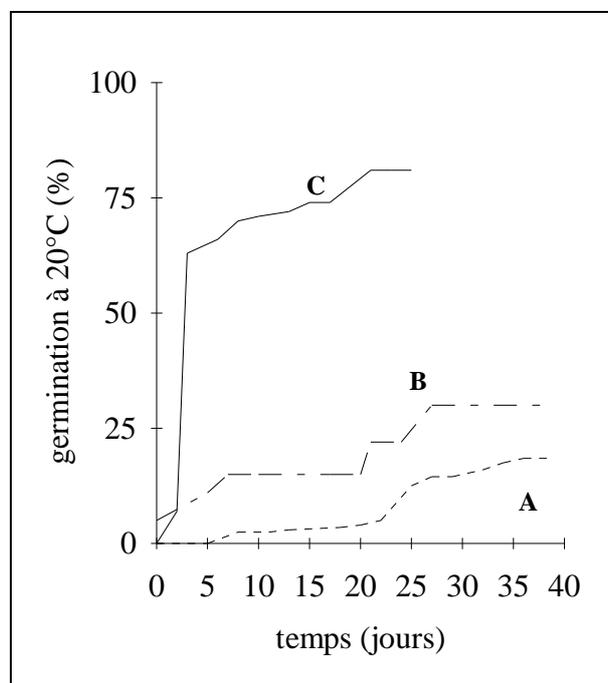


Figure 34.  
Germination à 20°C des graines nus de *Koeleria vallesiana* Gaudin  
(A) grains conservés 3 mois  
(B) grains conservés 4 mois  
(C) grains conservés 6 mois

En outre, la comparaison de la figure 33 (courbe B) et de la figure 35 montre que les semences de *Koeleria vallesiana* Gaudin conservées 14 mois au sec ont un taux maximal de germination de 75 % quelle que soit la température, alors que 85 % d'entre elles germent

lorsqu'elles sont conservées 3 mois. Il semble donc qu'il y ait une perte de viabilité d'environ 10 % au cours de la première année de stockage.

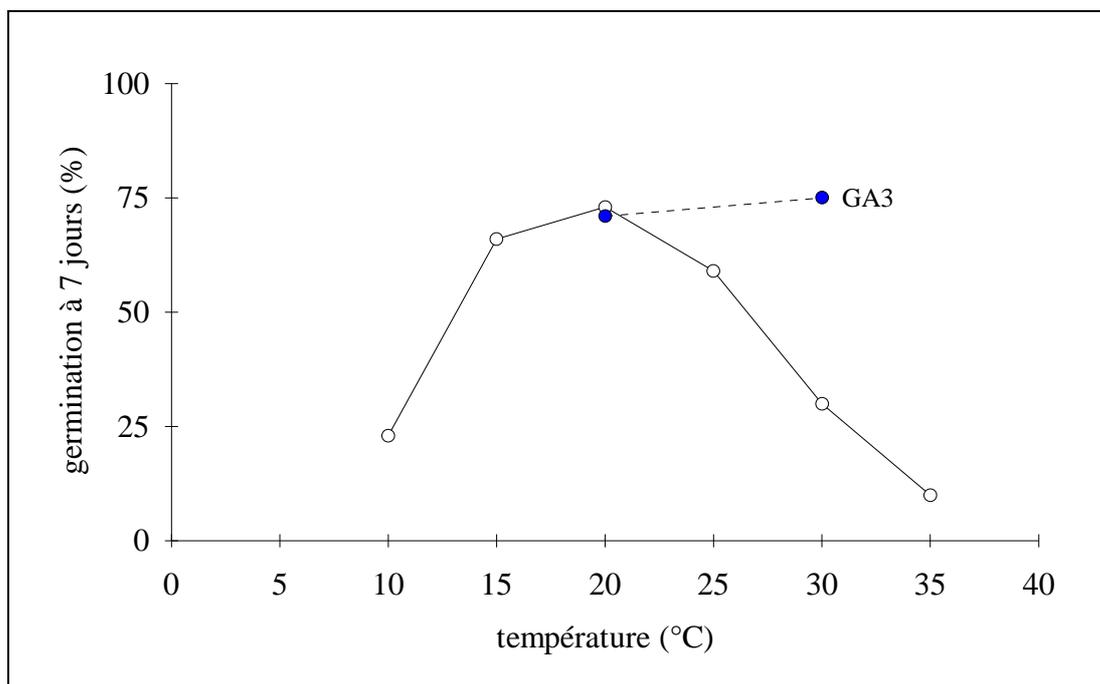


Figure 35. Germination à 7 jours des grains nus de *Koeleria vallesiana* Gaudin conservés 14 mois

(○) eau déminéralisée

(-●-) acide gibbérellique 10<sup>-3</sup>M

### 5.2.6. *Melica ciliata* L.

Le comportement germinatif des semences fraîchement récoltées n'est pas connu. Cependant, le taux de germination à 20°C des semences (grains nus) conservées 3 mois est d'environ 30 % et il augmente avec le temps de conservation (tableau 10). Il est fort probable qu'à la récolte, le taux de germination est inférieur ou égal à 30 %.

temps de stockage (mois)	germination (%) à 7 jours	
	à 15°C	à 20°C
3	95.5 ±0.5	29 ±5
6	96.5 ±1	61.5 ±10
7	95.5 ±4	74 ±5
15	77 ±7	78 ±4

Tableau 10. Taux maximal de germination après 7 jours à 15 et 20°C des grains nus de *Melica ciliata* L. en fonction du temps de conservation.

Après 15 mois de stockage, les semences sont capables de germer à plus de 75 % en 10 jours de 15 à 25°C ; A 30 et 35°C, le taux de germination est supérieur à 60 % (figure 36).

Jusqu'à 7 mois (au moins) de conservation, les grains nus germent à 95 % à 15°C. Après 15 mois de conservation, le taux maximal de germination ne dépasse pas 85 % quelle que soit la température. Il est donc fort probable que la réduction de la capacité de germination d'environ 10 % corresponde à une perte de viabilité.

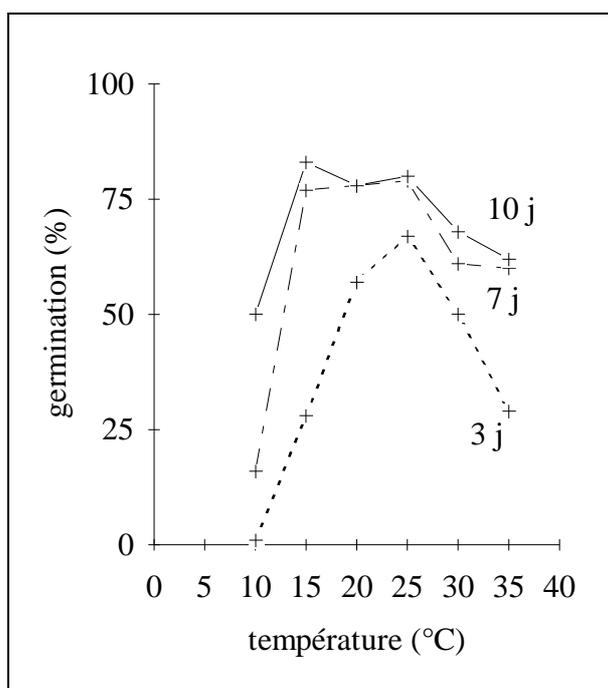


Figure 36. Germination après 3, 7 et 10 jours, en fonction de la température, des grains nus de *Melica ciliata* L. conservés 15 mois

### **5.2.7. *Stipa pennata* L.**

A 20°C, aucune semence ne germe même après plusieurs mois de stockage ; Coin (1992) obtient le même résultat. La scarification par trempage dans l'acide sulfurique concentré pendant 1 à 45 minutes est inefficace.

Un traitement au froid humide d'au moins trois mois permet à plus de la moitié des semences de germer.

Des semences plantées en terrine à la fin de l'été et laissées à l'extérieur pendant l'hiver germent à 65 % au printemps.

### 5.2.8. Synthèse et discussion

Les semences de toutes les espèces de Poacées étudiées germent peu ou ne germent pas du tout aux températures supérieures à 20°C lorsqu'elles sont fraîchement récoltées. La difficulté de germer à ces températures disparaît progressivement après une période de stockage au sec à 20°C. Ce comportement est caractéristique des semences ayant une inhibition tégumentaire due à l'imperméabilité à l'oxygène des téguments. Ceux-ci contiennent des composés qui s'oxydent en présence d'oxygène ; la quantité d'oxygène disponible pour l'embryon est alors trop faible pour que la germination ait lieu (voir l'analyse bibliographique).

L'influence des glumes et des glumelles est grande : pour *Dactylis glomerata* L., ces structures inhibent la germination de 70 % des semences pendant les trois mois suivant la récolte. Pour *Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv., elles inhibent la germination de 80 % des semences après plus d'un an de stockage ; en revanche, les enveloppes du grain jouent certainement un rôle non négligeable car la germination à températures basses des grains nus fraîchement récoltés est très faible.

A partir de ce schéma général, les résultats montrent une grande variabilité de comportement et les espèces étudiées peuvent être classées en 3 groupes.

Le groupe 1 correspond aux espèces qui, plus ou moins rapidement, ne sont plus dormantes quelle que soit la température. C'est le cas de *Bromus erectus* Huds., dont les semences germent bien à toutes les températures après 3 mois de stockage, et de *Melica ciliata* L. dont les semences germent bien à toutes les températures après un peu plus d'un an de stockage. Coin (1992) constate aussi la levée rapide de la dormance de plusieurs lots de semences de *Bromus erectus* Huds.. Mineau et Puech (1985) montrent qu'après 30 jours de stockage, tous les lots de *Bromus erectus* Huds. récoltés germent à plus de 90 % à la lumière comme à l'obscurité.

Concernant la germination *in situ*, *Bromus erectus* Huds. est sans doute la seule espèce parmi celles étudiées dont les semences germent à l'automne (les températures sont favorables et les pluies de septembre apportent l'eau suffisante). A ce titre, cette espèce peut être considérée comme opportuniste. Il est montré qu'elle est très résistante à la pression osmotique et le potentiel hydrique du sol ne constitue certainement pas le facteur limitant. Romo (1991) montre que *Festuca altaica* ssp. *hallii* ne germe pas à des pressions inférieures à -1 MPa et pense que cela reflète une stratégie adaptative au milieu froid et humide des prairies dans lesquelles cette espèce se développe. De la même manière, la capacité des semences de *Bromus erectus* Huds. à germer à des pressions osmotiques très

basses est une caractéristique adaptative de cette espèce au milieu chaud et sec des marnes noires.

Le groupe 2 rassemble les espèces dont les semences sont capables de germer à 20°C après quelques mois de stockage et qui conservent une dormance aux températures de 30 et 35°C après plus d'un an de stockage. C'est le cas de *Dactylis glomerata* L., *Festuca gr. ovina* et *Koeleria vallesiana* Gaudin.

Le groupe 3 correspond à une seule espèce parmi celles étudiées, *Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv., dont la dormance disparaît très lentement : les semences conservées 1 an ont un taux de germination à 20°C après 10 jours de 50 % environ ; elles ne germent pratiquement pas à 30 et 35°C. Après 2 ans de stockage au sec, la germination atteint 75 % à 20°C après 10 jours et elle est toujours inhibée à 30 et 35°C. Coin (1992) observe aussi une très forte dormance de cette espèce.

Les différents traitements tentés pour lever l'inaptitude à germer aux températures élevées n'ont pas été efficaces.

*Stipa pennata* L. est une espèce qui est différente dans la mesure où la germination des semences est vraisemblablement inhibée par une dormance embryonnaire. Cette caractéristique est sans doute en relation avec le mode de dissémination des semences qui s'enfoncent d'elles-mêmes dans le substrat et subissent le froid hivernal et les alternances gel/dégel. Il est donc quasiment certain que la germination *in situ* des semences de *Stipa pennata* L. a lieu au printemps.

Les résultats obtenus pour *Festuca gr. ovina* montrent que la date de récolte est importante : les semences récoltées à une semaine de différence n'ont pas du tout le même comportement germinatif. Il s'agit probablement ici d'un phénomène de post-maturation des semences sur les pieds mères : les semences mures subissent l'influence des températures estivales et leur inhibition tégumentaire commence à disparaître alors qu'elles sont encore dans les épis.

Cet exemple montre que pour obtenir des semences de Poacées moins dormantes, il faut organiser les récoltes le plus tardivement possible.

Enfin, lorsqu'elles ne sont plus dormantes, les semences de toutes les Poacées étudiées sont capables de germer dans une gamme étendue de températures. Cette propriété peut s'interpréter comme une adaptation à la colonisation de milieux variés.

### **5.3. Les autres espèces**

#### **5.3.1. *Aphyllanthes monspeliensis* L.**

Les semences fraîchement récoltées ne germent pas à 20°C. Il en est de même avec des semences conservées plusieurs mois.

En revanche, la scarification par trempage dans l'acide sulfurique concentré permet d'obtenir entre 60 % et 80 % de germination (tableau 11). Ce traitement donne néanmoins des résultats hétérogènes, probablement en relation avec l'hétérogénéité des lots de semences.

durée de trempage dans l'acide sulfurique (secondes)	germination (%) après 30 jours à 20°C des semences conservées				
	1 mois	2 mois	3 mois	4 mois	5 mois
30	54	7	0	46	
45		42	16	66	16
60	84	66	11	80	46
75		68	46	84	62
90		65	12	76	78

Tableau 11. Germination après 30 jours à 20°C des semences d'*Aphyllanthes monspeliensis* L. trempées dans l'acide sulfurique concentré pendant des durées variables.

Des trempages dans l'azote liquide ne permettent pas la germination des semences. Il semble que les graines de cette espèce soient riches en eau : elles ne supportent donc pas ce traitement. D'ailleurs, des graines conservées à -30°C ne germent pas et le test au tétrazolium révèle que les embryons sont morts.

#### **5.3.2. *Carex flacca* Schreber**

Cette Cypéracée est indiquée comme étant une espèce de milieux ombragés ou même humides. On la trouve effectivement souvent sous couvert de Pins sylvestres. Mais il n'est pas rare, notamment en lisière de bois, que le tapis herbacé dense se développe en plein soleil et colonise des surfaces importantes. Cette espèce produit de nombreuses semences qui sont disséminées tôt dans la saison (mai-juin).

Le pourcentage de germination des semences est quasiment nul sans traitement : après 3, 4 ou 6 mois de stockage, il est inférieur à 5% à 20°C. La scarification des téguments par trempage rapide dans l'acide sulfurique concentré permet d'augmenter sensiblement le taux de germination (tableau 12).

La germination est meilleure encore si après un trempage rapide dans l'acide sulfurique les semences sont soumises à une période de froid humide (2 mois).

<b>Traitement</b>	<b>Germination (%) à 20°C après 30 jours</b>
trempage dans l'acide 30 sec	0
trempage dans l'acide 45 sec	6
trempage dans l'acide 60 sec	24
trempage dans l'acide 30 sec + froid humide 2 mois	34
trempage dans l'acide 45 sec + froid humide 2 mois	35
trempage dans l'acide 60 sec + froid humide 2 mois	13
froid humide 2 mois + trempage dans l'acide 30 sec	2
froid humide 2 mois + trempage dans l'acide 45 sec	14
froid humide 2 mois + trempage dans l'acide 60 sec	10

Tableau 12. Germination après 30 jours à 20°C des semences de *Carex flacca* Schreber conservées 4 mois.

Les semences de *Carex flacca* Schreber ne semblent donc pas pouvoir germer sans une détérioration des téguments et le passage au froid humide.

D'autres espèces de *Carex* nécessitent aussi une scarification du tégument puis un passage au froid humide pour pouvoir germer ; le temps de trempage dans l'acide est variable suivant les espèces et la période de stratification est d'au moins un mois. De plus, les semences de certaines espèces ne contiennent pas d'embryon vivant (Moiroud Christophe, communication personnelle).

Ces résultats vont dans le même sens que ceux de Ishikawa *et al.* (1993) qui montrent que les semences de *Carex kobomugy* ne germent après 28 à 42 jours au froid humide que si elles sont préalablement scarifiées à l'acide sulfurique.

La germination des espèces de *Carex* semble donc contrôlée par deux mécanismes : une inhibition tégumentaire et une dormance de l'embryon. Dans les conditions naturelles, les conditions de température et d'humidité nécessaires à la levée de la dormance embryonnaire

se rencontrent l'hiver. Les semences germent donc principalement au printemps suivant, si les téguments sont devenus perméables pendant l'hiver.

### 5.3.3. *Hippophae rhamnoides* L.

Compte tenu du mode d'obtention des semences en 1992, il n'a pas été possible d'effectuer de test de germination immédiatement après la récolte. Les semences du lot de 1993 montrent une germination lente et progressive : le taux de germination atteint 55 % au bout de 34 jours à 20°C. Les semences du lot 1994 ont un comportement significativement différent : à 20°C, la germination est rapide et le taux maximum de germination (88 %) est atteint en 7 jours.

La figure 37 donne la germination à 20°C des semences du lot 1993. La durée du stockage à sec a un effet significatif sur la germination des semences : la vitesse et le taux de germination augmentent quand la durée de conservation augmente.

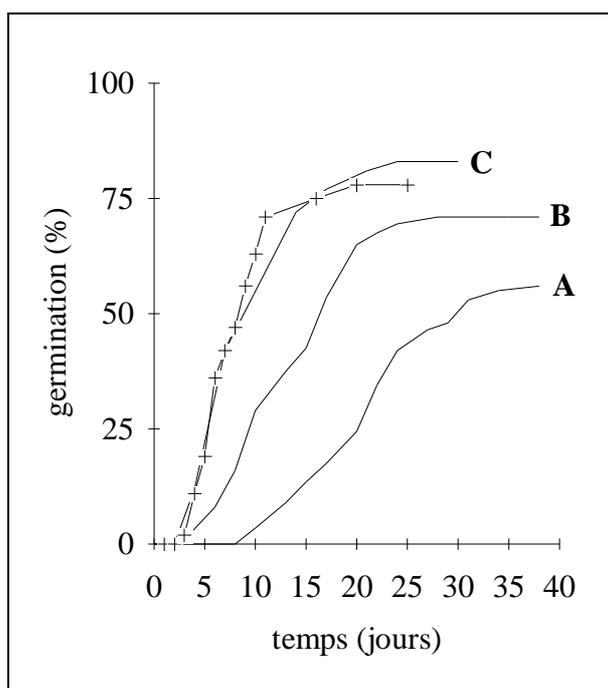


Figure 37.  
Germination à 20°C des semences d'*Hippophae rhamnoides* L. après 3 durées de conservation (lot 1993)  
(A) récolte  
(B) stockage 1 mois  
(C) stockage 3 mois  
(+) stockage 15 mois

En outre, les résultats sont identiques avec des semences conservées 3 mois et 15 mois ; il semble donc qu'après quelques mois de stockage le comportement germinatif n'est plus modifié. La même observation est réalisée avec les semences du lot 1992 : après 2 mois de conservation, les semences germent à 76 % en 33 jours à 20°C ; après 25 mois de conservation, elles germent à 74 % en 16 jours à 20°C.

La figure 38 donne la germination à 20°C des semences (lot 1993) trempées dans l'acide sulfurique concentré. Il apparaît que des traitements de 1 à 30 minutes améliorent la vitesse

de germination, mais le taux de germination obtenu après 20 jours n'est pas significativement différent de celui obtenu avec les semences non traitées. Des durées de trempage supérieures à 30 minutes sont en outre néfastes : le taux de germination à 20 jours des semences non traitées est de 80 % ; celui des semences trempées pendant 60 minutes est de 30 %.

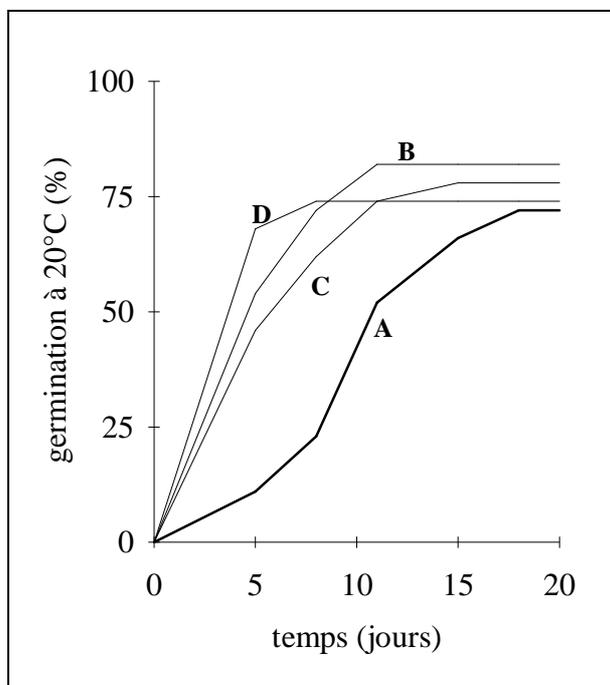


Figure 38.  
Germination à 20°C des semences d'*Hippophae rhamnoides* L. trempées dans l'acide sulfurique concentré  
(A) semences non traitées  
(B) semences trempées 5 minutes  
(C) semences trempées 10 minutes  
(D) semences trempées 30 minutes

La germination à 20, 25 et 30°C des semences fraîchement récoltées (lot 1994) est donnée dans la figure 39. Les premiers jours, la germination est meilleure à 25 et 30°C mais après 7 jours, 80 % des semences ont germé aux 3 températures. Il semble donc que les semences d'*Hippophae rhamnoides* L. germent bien de 20 à 30°C. Il serait intéressant d'effectuer des tests de germination à des températures plus hautes et plus basses afin d'observer si l'amplitude de la gamme thermique qui permet la germination de cette espèce est plus large encore.

*Hippophae rhamnoides* L. est une espèce dont les semences germent bien à 20, 25 et 30°C lorsqu'elles sont fraîchement récoltées (des différences sont observées entre les lots 1992, 1993 et 1994 et sont vraisemblablement à mettre en relation avec les dates différentes de récolte).

La capacité de germination est d'environ 80 %. Il n'y a pas de perte de viabilité après 25 mois de conservation. Les semences qui ne germent pas ne sont pas sous le contrôle d'une inhibition tégumentaire.

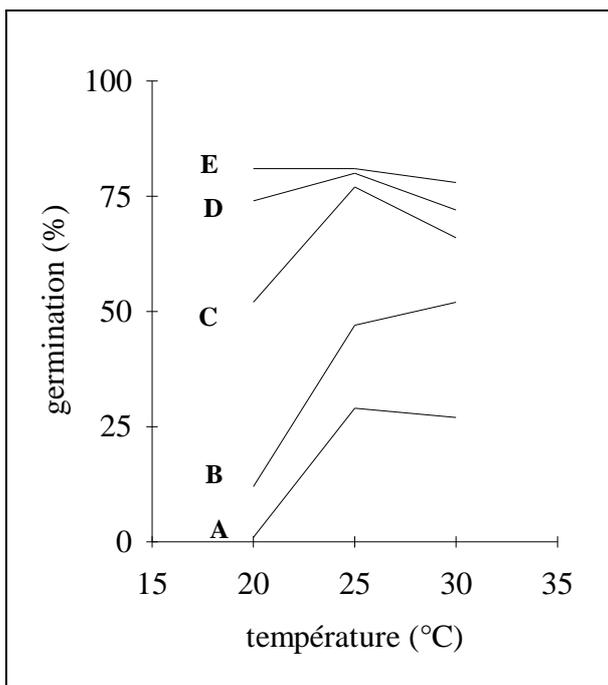


Figure 39.  
Germination des semences fraîchement récoltées d'*Hippophae rhamnoides* L. (lot 1994), en fonction de la température (A) après 3 jours (B) après 4 jours (C) après 5 jours (D) après 6 jours (E) après 7 jours

#### 5.3.4. *Laserpitium gallicum* L.

Le fruit du Laser est caractéristique des Apiacées (figure 40) ; c'est un diakène contenant deux graines.

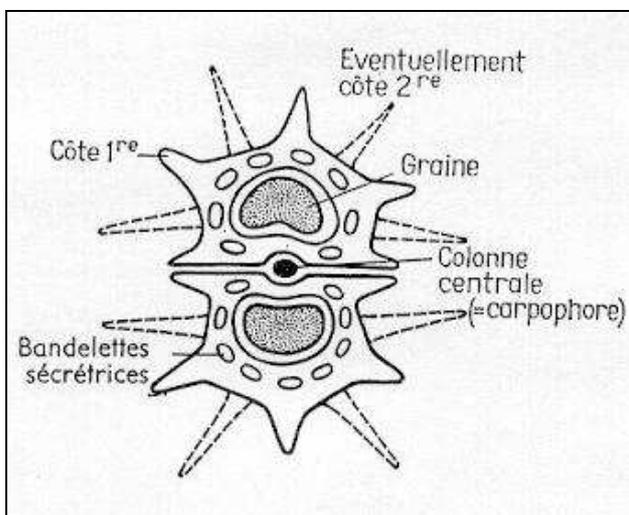


Figure 40.  
Structure schématique du diakène des Apiacées (d'après Guignard, 1977).

A la récolte, les semences ne germent pas quelle que soit la température. Il en est de même avec des semences conservées 1, 2 et 3 mois.

La dissection de 200 akènes permet de constater que 13 % d'entre eux seulement contiennent une graine. Il semble que les autres graines soient consommées par les larves d'un insecte.

Des akènes conservés 1 mois et contenant réellement une graine sont incisés longitudinalement et sont mis à germer : aucune germination n'est observée après 30 jours à 20°C. Des graines isolées (et conservées 1 mois) ne germent pas.

Comme dans le cas d'autres espèces d'Apiacées (Ojala, 1985), la germination du Laser est certainement liée à un problème de maturité des embryons (ils n'ont pas terminé leur développement lorsque les fruits sont disséminés).

En raison du faible taux de graines présentes à l'intérieur des fruits récoltés, les recherches n'ont pas été poursuivies.

### **5.3.5. *Paronychia capitata* (L.) Lam.**

Un mois et demi après la récolte, la germination est lente et régulière : le taux de germination atteint 88 % en 25 jours à 20°C.

La germination *in vitro* des semences est délicate en raison du développement important de contaminations fongiques à partir du hile. Différents produits de désinfection des semences ont été utilisés : avec de l'hypochlorite de calcium à 7 % de chlore actif, moins de 3 % des plantules restent saines après 15 jours ; avec du chlorure mercurique à 1 % le pourcentage de plantules saines se situe à environ 5 %.

Le petit nombre de plantules saines obtenues a cependant permis de passer à l'étape de la multiplication. La culture est conduite sur un milieu gélosé standard (pH : 5,65) proche du milieu N30K de Margara (1978) pour les macroéléments, du milieu de Murashige et Skoog (1962) pour les microéléments et contenant les vitamines de Wetmore et Morel (1951).

*Paronychia capitata* (L.) Lam. s'est montré sensible aux trop fortes concentrations de régulateurs de croissance. Des concentrations de 0,5 mg/l en kinétine et de 0,1 mg/l en ANA sont suffisantes pour induire des taux de multiplication compris entre 6 et 8 en six semaines. La réponse des microboutures est néanmoins hétérogène puisqu'une partie d'entre elles se nécrosent sans multiplication lors des repiquages ; cette hétérogénéité semble s'estomper au fil des repiquages.

La rhizogénèse ne nécessite pas la présence d'auxine exogène ; au contraire, les meilleurs pourcentages d'enracinement sont obtenus sur un milieu sans hormone (photo 1).

L'acclimatation en serre ne pose pas de problème particulier si ce n'est une surveillance sanitaire rigoureuse car la plante a une croissance lente pendant les premiers mois

d'acclimatation. De plus, les substrats à base de tourbe, certainement trop acides, ne semblent pas les mieux appropriés pour cette plante.

En conclusion, une fois les problèmes de substrats résolus, le comportement de *Paronychia capitata* (L.) Lam. tant *in vitro* qu'après acclimatation laisse entrevoir une possibilité de multiplication végétative par bouturage (apparition de racines adventives le long des tiges).



Photo 1.  
Rhizogénèse des  
microboutures de *Paronychia  
capitata* (L.) Lam. sur milieu  
sans hormone

## 6. CONCLUSION

Les espèces sauvages colonisatrices des marnes noires ont des semences dont la germination est contrôlée par différents mécanismes. Grâce à l'étalement de la germination dans le temps et dans l'espace, ils assurent la survie des populations dans un milieu où les conditions sont rudes. Néanmoins, dans un milieu qui se caractérise par une forte érosion, plus la durée de la dormance est longue, plus les risques de migration des semences sont grands et les espèces qui produisent des semences à germination retardée se privent d'une grande partie de leurs capacités régénératrices.

Les semences des Papilionacées sont imperméables à l'eau et ne peuvent germer que lorsque le tégument de la graine est fissuré. Pour *Anthyllis vulneraria* L. et *Onobrychis saxatilis* (L.) Lam. le pourcentage de graines dures est de 90 % et ne varie pas au cours de la première année de stockage. A cette inhibition tégumentaire s'ajoute une dormance embryonnaire pour *Ononis fruticosa* L..

*Anthyllis vulneraria* L. et *Onobrychis saxatilis* (L.) Lam. sont les deux espèces qui présentent des avantages certains :

- d'un point de vue économique : la récolte est mécanisable et l'obtention des semences ne présente pas de difficulté ;
- du point de vue de l'efficacité : le pouvoir germinatif est proche de 100% et ne diminue pas au cours de la première année de stockage dans les conditions du laboratoire. Les résultats présentés par Puech (1982), qui obtient 100 % de germination à la lumière comme à l'obscurité avec des semences d'*Onobrychis saxatilis* (L.) Lam. scarifiées conservées 3 ans, montrent que ce pouvoir germinatif est maximal pendant plusieurs années ;
- du point de vue de la souplesse d'utilisation des semences : parce que le pouvoir germinatif est stable et qu'une période de plusieurs années de stockage des semences sans traitement peut être envisagée entre l'année de la récolte et celle de l'utilisation des semences.

Les semences de ces 2 espèces pourront être directement utilisées dans un mélange pour végétalisation ; leur germination sera alors étalée dans le temps en fonction des conditions climatiques et de la dureté des téguments. Un prétraitement des semences, qui permettrait une levée rapide de tout le stock semé, n'est pas souhaitable et n'est pas nécessaire dans la mesure où la couverture du sol et sa protection contre les agents érosifs peuvent être assurées grâce au développement d'un tapis dense de Poacées.

La majorité des Poacées étudiées montrent un phénomène de dormance comparable à celle décrite pour les céréales (blé, orge, avoine). Cependant, l'inhibition tégumentaire est plus lente à disparaître.

*Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv. représente le cas où la dormance est la plus tenace (moins de 10 % de germination après 25 mois de postmaturation au sec pour des grains nus). Les résultats présentés vont dans le même sens que les conclusions formulées par Chaussat et Bouinot (1984) qui indiquent que chez les espèces ancêtres du blé cultivé, la dormance persiste longtemps. Rosa et Corbineau (1986) observent aussi une dormance profonde chez *Leersia oryzoides* (L.) Swartz (faux riz), une Poacée "mauvaise herbe des rizières".

*Bromus erectus* Huds. représente la cas inverse et fait exception dans la mesure où les semences ne sont plus dormantes après 2 ou 3 mois de conservation. Froud-Williams *et al.* (1984) observent aussi une disparition rapide de la dormance des semences de *Bromus sterilis* L..

Les autres espèces étudiées ont un comportement intermédiaire entre celui d'*Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv. et de *Bromus erectus* Huds..

L'obtention rapide d'une couvert végétal sera obtenu en utilisant des semences de Poacées non dormantes. Les semences de *Bromus erectus* Huds. récoltées en juillet pourront être semées dès l'automne. Pour les autres espèces, une période de stockage d'un an est indispensable. Pour *Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv. deux ans de conservation sont nécessaires. Des traitements susceptibles de lever la dormance de ces Poacées existent mais il semble techniquement plus facile de gérer des stocks de semences sur quelques années que d'envisager leur traitement.

La connaissance des propriétés germinatives des semences permet de mieux comprendre la stratégie colonisatrice des espèces végétales et de définir avec précision les conditions d'utilisation des semences en fonction des contraintes du milieu et des objectifs souhaités. Ainsi, la mise en évidence d'une dormance profonde et tenace pour *Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv. indique que les semences, disséminées en septembre, n'ont pas la possibilité de germer à l'automne. Inversement, les semences de *Bromus erectus* Huds., disséminées en juillet, peuvent germer dès le mois de septembre.

En région méditerranéenne, de très nombreuses espèces ont une germination automnale ou post-automnale. Cette tactique permet aux plantules automnales d'aborder la saison estivale à un stade de croissance plus avancé que les plantules printanières. Elles sont donc plus aptes à résister au stress hydrique de l'été. Ainsi, le "coût" démographique que représente la mortalité hivernale pour des plantules apparues en automne est inférieur au "bénéfice" que procure aux plantes survivantes un stade de croissance avancé (Mineau, 1987). Sur ce point, une espèce comme *Bromus erectus* Huds. possède une meilleure stratégie démographique qu'*Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv. dans la mesure où la stabilité des effectifs est plus grande ; par conséquent, la protection du sol est plus efficace.

Il faut cependant garder une prudence certaine quant à l'application *in situ* des résultats obtenus en laboratoire. Renard (1984) constate systématiquement une diminution et un échelonnement des levées des semences de blé et de maïs lorsque l'on passe des conditions de laboratoire aux conditions *in situ*, en partie du fait des variations importantes de la température au cours de la journée. Frasier (1989) montre qu'en règle générale les taux de

germination sur papier filtre au laboratoire sont toujours plus élevés que ceux obtenus aux champs.

En outre, la connaissance des facteurs qui agissent sur la physiologie des semences et leur germination n'est pas suffisante. En effet, lorsqu'une graine a germé, la plantule est, pendant un certain temps, extrêmement fragile et son installation dépend des conditions de milieu.

De nombreux auteurs montrent que l'humidité du sol constitue un facteur important. Par exemple, Frasier *et al.* (1984) étudient l'effet combiné de la longueur de la période pendant laquelle l'humidité du sol est favorable à la germination (L1) et de la longueur de la période sèche qui suit la germination (L0). Si L1 est de courte durée, L0 est sans action pour les espèces dont les semences ont une faible vitesse de germination.

Inversement, le cas le plus défavorable correspond à une durée de la période humide permettant la germination de la totalité des semences, suivie d'une longue période sèche. Young *et al.* (1970) parlent alors de "false start", faux départ.

Sur les sites non irrigués, l'eau du sol disponible pour la germination et l'installation des plantules est apportée par les précipitations et elle est réduite par l'évaporation ; ainsi, Frasier *et al.* (1984) estiment que pour une région donnée L1 et L0 peuvent être estimées à partir des données climatiques. Ils pensent qu'en évaluant la réponse de différentes espèces à diverses séquences humidité/sécheresse, il est possible d'identifier les espèces à utiliser pour une date donnée, ou bien de déterminer une date de semis pour une espèce donnée, afin d'obtenir une probabilité optimale de survie à la première période de sécheresse.

Sur des sites méditerranéens où les périodes humides sont moins fréquentes et moins longues que les périodes sèches, la vitesse de germination des semences est donc un caractère important. Une très grande rapidité de germination peut cependant être néfaste ; Bayard (1991) montre en effet que les semences de *Trifolium pratense* L. germent très vite lorsque les conditions d'humidité sont favorables : si un accident hydrique de 24 heures survient 54 ou 102 heures après le semis, le nombre de plantules vivantes après 14 jours est pratiquement nul (respectivement 0 et 4 %).

Le succès de l'installation dépend donc aussi en partie du développement du système racinaire pendant les jours qui suivent la germination.