"Le Sélectionneur français" 1985 (35) 13 - 21

PROBLEMES PHYSIOLOGIQUES POSES PAR LES OBSTACLES A LA GERMINATION (DORMANCES EMBRYONNAIRES ET INHIBITIONS TEGUMENTAIRES)

Claudine THÉVENOT
Université Pierre et Marie Curie (Paris VI) et C.N.R.S.
Laboratoire de Physiologie des Organes Végétaux après Récolte
4 ter, route des Gardes - 92190 MEUDON

Malgré leur diversité morphologique, la plupart des semences sont schématiquement constituées de la même façon. Ainsi, une semence comprend un embryon, baignant ou non dans un tissu de réserve, qui est enfermé dans des enveloppes ou téguments d'origines diverses. L'embryon est une plante en miniature ; c'est lui qui germe et donne naissance à un nouvel individu. C'est donc la structure essentielle de la semence.

Dans une première partie, nous verrons quelles sont les conditions externes favorables à la germination de l'embryon. Puis, à l'aide de quelques exemples tout particulièrement étudiés par les membres de l'équipe "semences", au Laboratoire de Physiologie des Organes Végétaux après Récolte, nous ferons le point sur les obstacles à la germination que peut rencontrer cet embryon.

1 - LES CONDITIONS FAVORABLES A LA GERMINATION.

Pour germer, un embryon exige de l'eau. En effet, la plupart des semences que nous utilisons sont des semences qui, à maturité, sont relativement sèches. Cette dessiccation permet leur survie pendant des temps plus ou moins longs selon l'espèce considérée. Mais pour déclencher le phénomène de germination, il faut réhydrater les tissus de l'embryon et donc fournir de l'eau. L'évolution de la quantité d'eau absorbée par un embryon au cours de sa germination permet de tracer une courbe où l'on distingue nettement trois phases (figure 1). La première phase correspond à une prise d'eau rapide : c'est l'imbibition. La deuxième qui dure plus ou moins longtemps selon l'espace considérée se caractérise par un plateau. L'absorption d'eau est pratiquement stoppée ; c'est la phase de germination au sens strict. En effet, pour le physiologiste, la germination se termine lorsque la troisième phase commence. Celle-ci débute avec l'allongement de la radicule qui s'accompagne d'une nouvelle absorption d'eau nécessaire à la croissance de la plantule.

Tant que la radicule ne s'est pas allongée, l'embryon peut être déshydraté sans dommage. Mais, en général, si la croissance a commencé, la déshydratation entraine la mort de l'embryon. Le début d'allongement de la radicule correspond donc au passage d'un état réversible à un état irréversible.

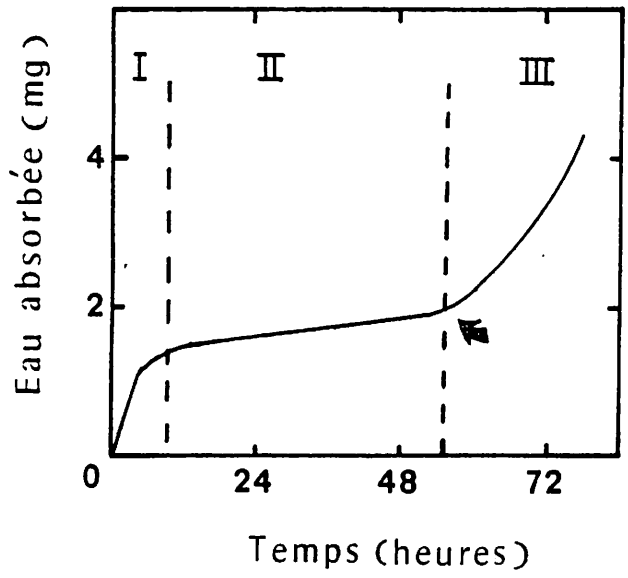


Figure 1 - Courbe d'imbibition d'un embryon . I : phase d'imbibition ; II : Phase de germination au sens strict ; III : phase de croissance - la flèche indique l'allongement de la radicule.

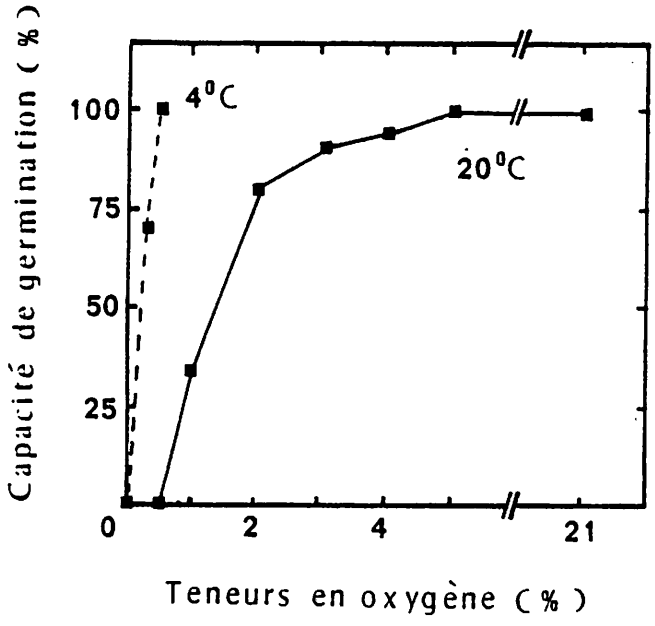


Figure 2 - Influence de la teneur de l'atmosphère en oxygène sur la capacité de germination, à 4 et 20°C, d'un lot d'embryons de Pommier (d'après COME et TISSAOUI, 1973).

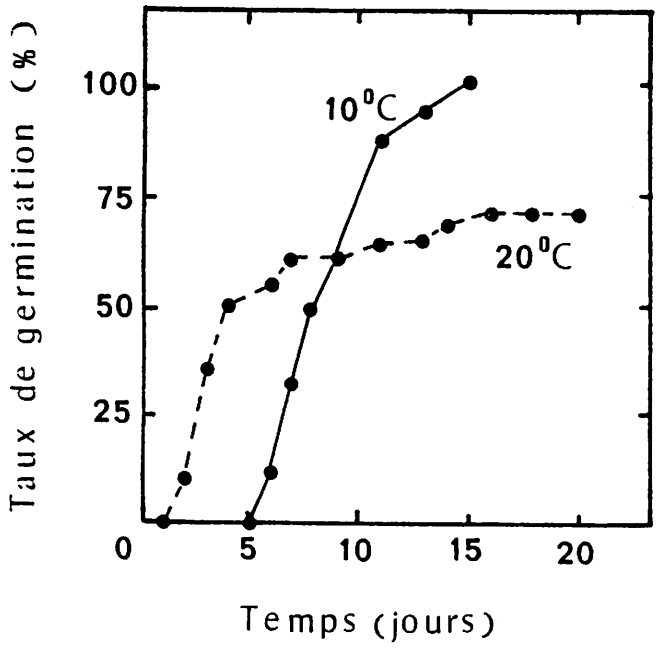


Figure 3 - Influence de la température sur la germination d'un lot d'embryons de Pommier (d'après THEVENOT et COME, 1973).

Pour qu'un embryon germe, il faut aussi lui fournir de l'oxygène. Mais contrairement à ce que l'on pourrait imaginer, à priori, la germination demande peu d'oxygène.

A l'aide d'un dispositif simple, mis au point au CNRS à Meudon, il est possible d'étudier le comportement des embryons dans une large gamme d'atmosphères gazeuses ; celles-ci sont constituées d'un mélange d'azote et d'oxygène dont les teneurs en oxygène sont maintenues rigoureusement constantes pendant toute la durée de l'expérience. Divers lots d'embryons peuvent être placés à une même température, 20°C par exemple, dans des atmosphères renfermant de 0 à 21 % d'oxygène (figure 2). A cette température, aucun embryon ne germe dans des atmosphères renfermant de 0 à 0,5 % d'oxygène. Pour des teneurs comprises entre 0,5 et 5 % , la capacité de germination augmente avec la teneur du milieu en oxygène. Entre 5 et 21 % d'oxygène dans l'atmosphère, tous les embryons sont capables de germer. Ainsi, à 20°C, 5 % d'oxygène dans l'atmosphère suffisent pour que tous les embryons germent.

En abaissant la température de germination, jusqu'à 4°C, il suffit de 0,5 % d'oxygène pour que tous les embryons germent. Notons cependant, qu'en l'absence totale d'oxygène, aucun embryon ne germe.

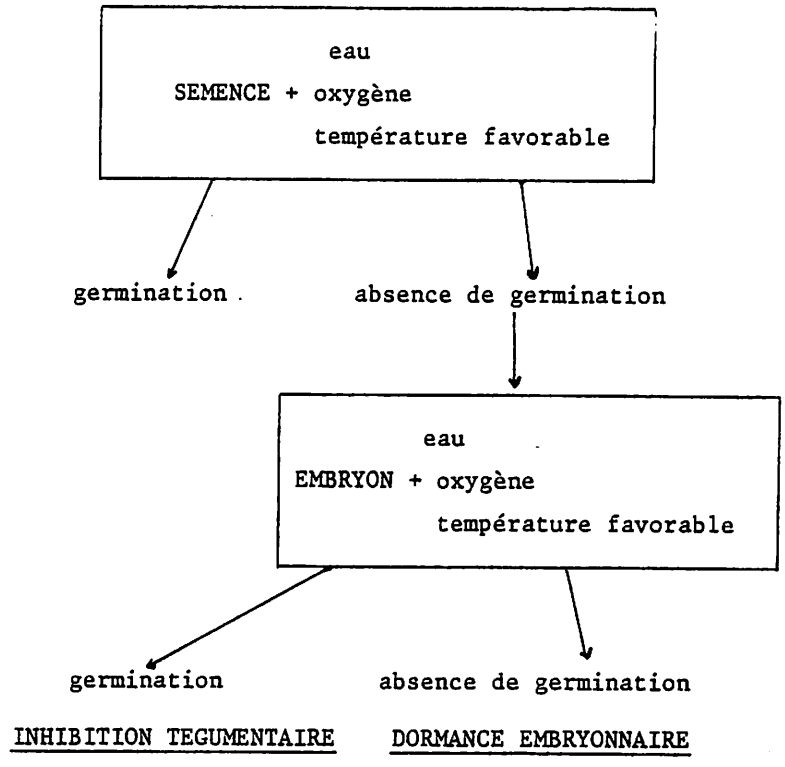
Le minimum d'oxygène nécessaire à la germination dépend donc de la température. Il faut fournir d'autant plus d'oxygène à l'embryon que la température est plus élevée. L'embryon utilise l'oxygène dissous. Or, la solubilité de ce gaz diminue quand la température augmente, ce qui entraine que, pour une même pression partielle d'oxygène dans l'atmosphère, il se dissout moins d'oxygène à 20 qu'à 4°C - D'autre part, plus la température est basse, plus le métabolisme de l'embryon est réduit et moins il exige d'oxygène pour germer.

Tout en étudiant l'importance de l'oxygène dans la germination de l'embryon, nous avons déjà dû aborder l'influence de la température tant ces deux facteurs sont intimement liés. Notons cependant que s'il n'existe aucun facteur limitant, la gamme des températures compatibles avec la germination varie avec l'espèce, la variété, le lieu d'origine, les conditions de développement de la plante mère, l'état de maturité des semences comme leur mode de conservation. Mais, il semble que c'est dans la recherche d'une température optimale de germination que va se poser le plus fortement le problème de l'hétérogénéité des lots d'embryons. La figure 3 présente les courbes de germination obtenues avec des embryons placés à 10 et 20°C. La vitesse de germination est grande à 20°C, mais 30 % environ des embryons sont incapables de germer à cette température. Par contre, tous les embryons germent à 10°C, mais ils germent plus lentement. Seul l'utilisateur peut choisir entre une germination incomplète mais rapide et une germination totale mais tardive. La notion de température optimale est donc ici bien difficile à préciser.

2 - LES OBSTACLES A LA GERMINATION.

Lorsqu'une semence est placée en présence d'eau, d'oxygène et d'une température favorable, elle peut ne pas germer. On dit communément qu'elle est "dormante". Mais cette appellation ne permet pas de savoir si l'inaptitude observée provient des structures qui entourent l'embryon ou de l'embryon lui-même. Le protocole expérimental schématisé ci-des-

sous permet de définir deux types d'obstacles à la germination : les inhibitions tégumentaires et les dormances embryonnaires.



Les mécanismes physiologiques impliqués dans les deux phénomènes sont totalement différents. Dans le cas des dormances embryonnaires, l'obstacle à la germination réside dans l'embryon lui-même. Mais, lorsque les téguments sont responsables de l'absence de germination d'une semence intacte ils exercent en fait une simple inhibition. Trois exemples plus particulièrement étudiés à Meudon durant ces vingt dernières années vont nous permettre de faire le point de nos connaissances actuelles.

2.1. - La dormance embryonnaire.

Elle est caractéristique des Rosacées, mais on la rencontre dans bien d'autres familles. Bien que l'on ait peu de renseignements sur son origine, la dormance semble s'installer très tôt au cours du développement de l'embryon.

Lorsqu'elle est très intense, la dormance embryonnaire se manifeste par une absence presque totale de germination dans une large gamme de températures. Lorsqu'elle est peu profonde, les embryons germent lentement en donnant généralement des plantules anormales.

Dans le cas des Rosacées, la dormance s'élimine naturellement pendant l'hiver. Mais la stratification des semences peut se faire en conditions contrôlées. Ainsi, des embryons de Pommier peuvent être placés, dès leur récolte, à 5°C sur un milieu humide. La figure 4 présente les courbes de germination obtenues à 20°C lorsque les embryons ont été préalablement traités pendant 14 à 42 jours au froid. Il s'agit d'embryons dormants dont la germination à la récolte est presque nulle. Plus la durée du traitement au froid augmente plus le nombre d'embryons capables de germer rapidement s'accroit. De plus, les plantules obtenues présentent de moins en moins d'anomalies de croissance.

Il est remarquable qu'aucune manifestation morphologique ne permette de différencier un embryon dormant d'un embryon qui a subi un traitement au froid. Les physiologistes cherchent le point d'impact du froid sur les mécanismes de la germination mais il nous est malheureusement encore inconnu. Cependant, les travaux effectués ces dernières années sur la dormance embryonnaire ont permis de préciser que :

1/ l'élimination de la dormance exige beaucoup moins d'eau que n'en demande la germination ;

2/ l'oxygène ne paraît pas nécessaire à la levée de dormance puisqu'un traitement d'une à deux semaines dans de l'azote pur, à une température moyenne, élimine la dormance embryonnaire des semences d'un certain nombre d'espèces.

Nous sommes donc persuadés que la levée de dormance et la germination sont deux phénomènes physiologiques différents. Des applications pratiques en découlent immédiatement. En effet, à condition de prendre quelques précautions particulières à chaque espèce, il est possible d'éliminer la dormance d'un lot de semences puis de conserver ces semences, qui contiennent des embryons prêts à germer, pendant plusieurs mois avant le semis.

2.2. Les inhibitions tégumentaires.

Il en existe de nombreux types. Nous n'en verrons que deux qui touchent deux grandes familles de plantes cultivées et qui sont en relation avec les problèmes d'imbibition et d'oxygénation de l'embryon.

2.2.1. Cas des Légumineuses.

On peut rencontrer, dans des lots de graines de Luzerne ou de Trèfle, jusqu'à 70 % de semences incapables de germer, comme le montrent les courbes de germination présentées sur la figure 5. Ces graines qui ne germent pas sont appelées "dures" car, même en présence d'eau, elles conservent leur aspect et leur dureté d'origine. Elles possèdent en fait des téguments imperméables à l'eau. Pour éliminer cette dureté, autrement dit pour permettre à l'eau d'imbibition d'atteindre l'embryon, il est nécessaire de scarifier les enveloppes. Les traitements habituellement utilisés sont relativement brutaux et peuvent en partie détruire l'embryon. Lorsque les semences sont plongées pendant quelques minutes dans de l'azote liquide, à -196°C, avant d'être mises en germination, le choc thermique qu'elles subissent entraine de fines craquelures dans leurs enveloppes qui permettent ensuite le passage de l'eau.

2.2.2. Cas des céréales.

La semence de céréales est un fruit sec particulier appelé caryopse. Chez certaines espèces, les glumelles restent adhérentes au caryopse qui est alors qualifié de vêtu. Ces glumelles et les enveloppes du caryopse sont des cellules mortes qui entourent l'embryon et peuvent être en partie responsables de la mauvaise germination des caryopses fraîchement récoltés. Ainsi, mis à germer dans une gamme de températures de 10 à 40°C, des caryopses d'orge vêtus germent d'autant plus difficilement que la température est plus élevée tandis que ces mêmes caryopses dépourvus de leurs glumelles (caryopses nus) germent bien à toutes les températures (figure 6).

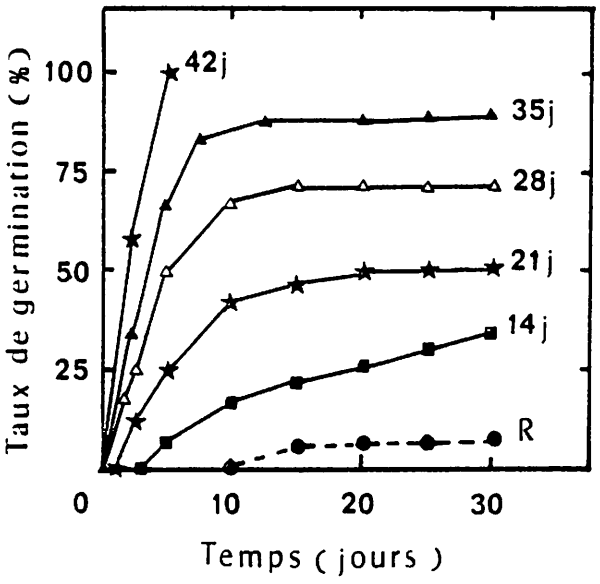


Figure 4 - Influence de la durée du traitement par le froid sur la germination, à 20°C, d'embryons de Pommier dormants. Le lot R correspond aux embryons mis à germer dès la récolte (d'après THEVENOT, 1980).

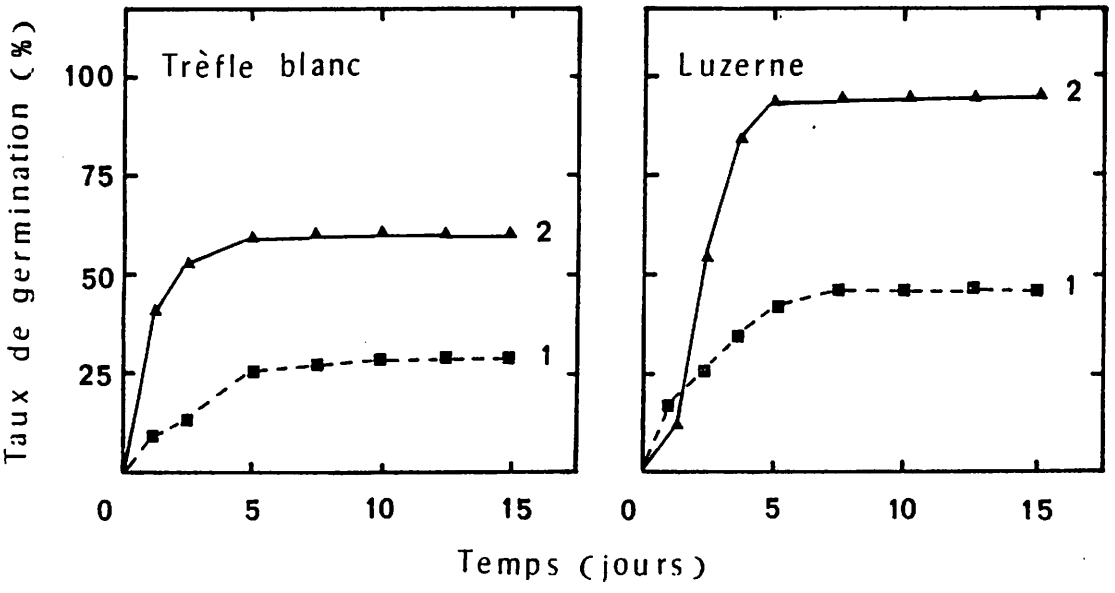


Figure 5 - Germination, à 20°C, de graines de Légumineuses n'ayant subi aucun traitement (courbes I) ou ayant été congelées pendant 15 minutes dans de l'azote liquide (courbes 2) (d'après COME et TISSAOUI, 1973).

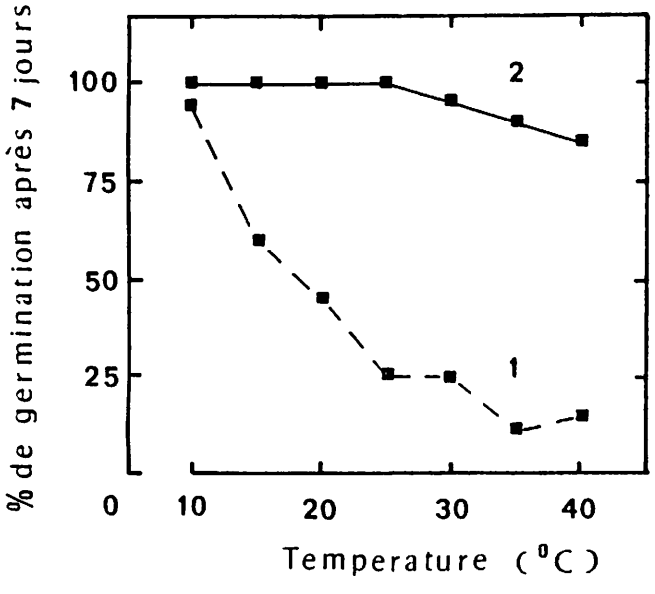


Figure 6 - Influence de la température sur les pourcentages de germination obtenus en 7 jours avec des caryopses d'orge fraîchement récoltés vêtus (courbe I) ou nus (courbe 2) (d'après COME, LENOIR et CORBINEAU, 1984).

Après une conservation au sec de quelques mois, l'inhibition de germination dûe aux glumelles diminue de façon importante. Des mesures de la quantité d'oxygène (en µl) fixée en 7 heures par 100 mg de glumelles, à des températures de 10, 15, 20, 25 et 30°C, donnent les résultats suivants (d'après COME, LENOIR et CORBINEAU, 1984).

	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C
glumelles prélevées dès la récolte des caryopses	53	69	147	191	305
glumelles prélevées sur des caryopses conservés au sec pendant 3 mois	7	21	53	88	108

Ce qui permet de constater que d'une part, plus la température s'élève, plus la fixation d'oxygène par les glumelles est intense et que d'autre part, les glumelles prélevées à la récolte fixent toujours plus d'oxygène, pour une température donnée, que les glumelles des caryopses conservés.

Comme les téguments de nombreuses graines, les glumelles inhibent la germination de l'orge par leur aptitude à fixer l'oxygène dissous dans l'eau d'imbibition. Cet oxygène fixé par les composés phénoliques que contiennent les enveloppes ne peut donc parvenir à l'embryon. La figure 7 permet de résumer l'action conjuguée des composés phénoliques et de la température dans ce type d'inhibition tégumentaire. A une température T, relativement élevée, une partie de l'oxygène dissous est fixé par les phénols des enveloppes. L'oxygène disponible pour l'embryon sous les enveloppes est alors en très faible quantité. Si l'on abaisse la température de germination, la dissolution de l'oxygène dans l'eau d'imbibition est plus importante tandis que l'oxygène fixé par les enveloppes l'est en moindre quantité. L'oxygène disponible pour l'embryon sous les enveloppes augmente, alors que la demande en oxygène de l'embryon est moindre du fait de l'abaissement de la température de germination.

Il est donc évident qu'une température fraîche, si elle est favorable à la germination des embryons isolés, est indispensable pour des graines intactes qui présentent une inhibition tégumentaire du type piège à oxygène.

3 - CONCLUSION.

Le physiologiste peut certainement aider à l'amélioration de la qualité des semences en approfondissant nos connaissances actuelles dans trois directions privilégiées que l'on peut formuler sous forme de questions :

1/ Quelles sont les étapes métaboliques clef de la germination ? Comment les facteurs du milieu tels que l'eau, l'oxygène et la température modulent-ils ces étapes ?

2/ Comment peut-on caractériser l'état dormant et quels sont les points d'impact des facteurs susceptibles d'éliminer la dormance embryonnaire ?

3/ Y a t-il de très nombreux types d'inhibition tégumentaire ? Quels en sont les mécanismes ? Quel est le rôle plus particulier de chacune des structures qui

entourent l'embryon ?

Mais nous savons tous que si les questions sont relativement faciles à formuler, les réponses sont beaucoup plus difficiles à obtenir.

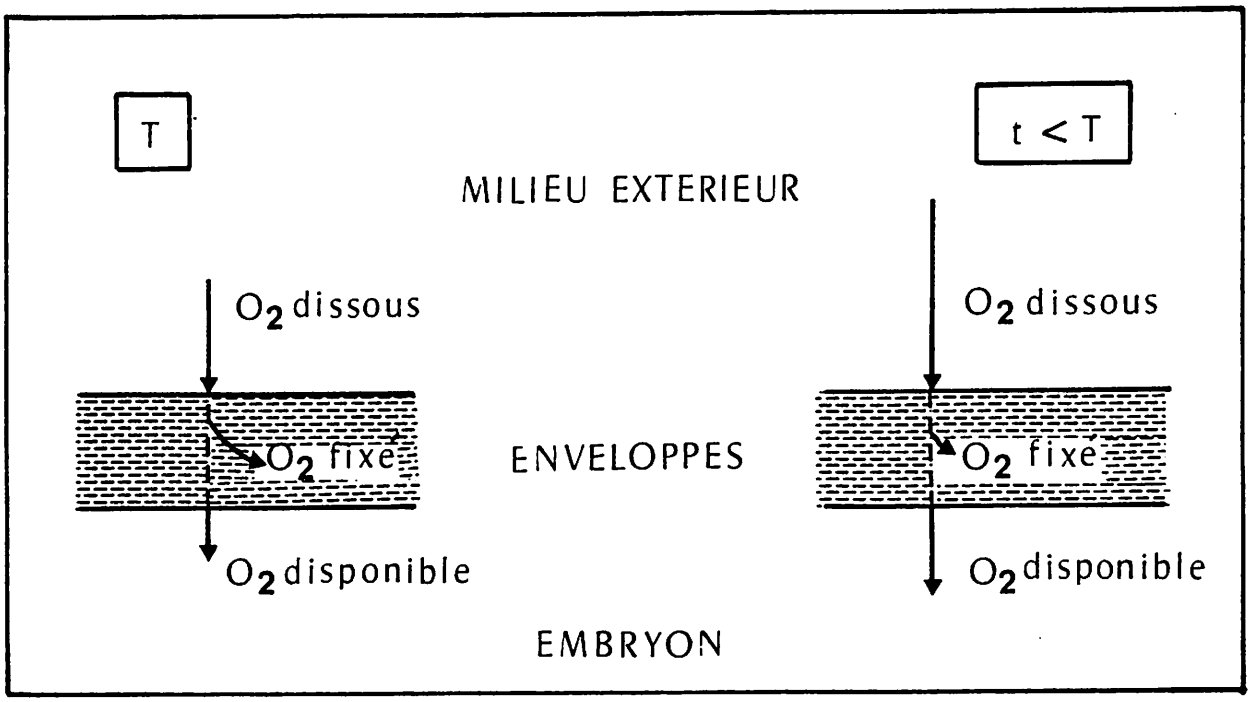


Figure 7 - Schéma de l'influence de la température (T ou t) sur l'apport d'oxygène à l'embryon à travers des enveloppes séminales imbibées qui renferment des composés phénoliques oxydables (d'après COME et TISSAOUI, 1973).

BIBLIOGRAPHIE

CHAUSSAT R. et LE DEUNFF Y., 1975. La germination des semences. GAUTHIER-VILLARS, Paris.

KHAN A.A., 1982. The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination. Elsevier Biochemical Press, Amsterdam.

MAZLIAK P., 1982. Croissance et développement. Physiologie végétale II. HERMANN, Paris.

COME D., LENOIR C. et CORBINEAU F., 1984. La dormance des céréales et son élimination. Seed Sci. et Technol., 12, 629-640.