

## Polymorphisme et germination des graines chez trois espèces annuelles du genre *Salicornia*

M. GROUZIS \*, A. BERGER \*\* et G. HEIM \*\*

*Département de Physiologie écologique du CEPE Louis Emberger, Montpellier*

### RÉSUMÉ

La germination de trois espèces annuelles du genre *Salicornia* du littoral méditerranéen français (*S. emerici*, *S. brachystachya* et *S. patula*) a été étudiée sous les aspects suivants : comparaison des réponses à la salinité, effets de l'éclairement et d'un prétraitement des graines par le froid humide, analyse des conséquences écologiques du dimorphisme des graines observé chez *S. patula*. Les résultats obtenus montrent qu'il existe deux types de comportement. Le premier est représenté par les graines de *S. brachystachya* et les graines centrales de *S. patula*; il est caractérisé par une faible sensibilité à la salinité du milieu, l'absence d'un besoin de prétraitement par le froid humide et une relative indifférence à la lumière. Le second est représenté par les graines de *S. emerici* et les graines latérales de *S. patula*; il est caractérisé par une forte sensibilité à la salinité du milieu, l'existence d'un besoin en prétraitement par le froid humide, et une photosensibilité positive très nette. Les conséquences écologiques de ces types de comportement sont discutés, notamment en ce qui concerne le rôle du dimorphisme des graines observé chez *S. patula*.

### SUMMARY

The germination has been studied of three annual species of *Salicornia* (*S. emerici*, *S. brachystachya* and *S. patula*) from the mediterranean coast of France. The following factors were considered: response to salinity, effects of light and the effects of pre-treatment by cold. In addition, the ecological consequences of seed polymorphism in *S. patula* have been analysed. The results show two types of response. The first is found in the seeds of *S. brachystachya* and the central seeds of *S. patula*: it is characterized by a low sensitivity to salinity, the absence of a need for pre-treatment by cold and a relative indifference to light. The second type is displayed by the seeds of *S. emerici* and by the lateral seeds of *S. patula*: it is characterized by high sensitivity to salinity, the need for pre-treatment by cold and a sharp positive response to light. In a discussion on the ecological consequences of these responses, special attention is given to the rôle of seed polymorphism in *S. patula*.

\* Actuellement : O.R.S.T.O.M., B. P. n° 1386, Dakar (République du Sénégal).

\*\* B. P. n° 5051, 34033 Montpellier Cedex, France.

O. R. S. T. O. M.

## INTRODUCTION

Une étude des Salicornes annuelles du Littoral languedocien et de Camargue a permis de distinguer au sein de l'espèce collective *Salicornia herbacea* L. trois taxons correspondant à des situations écologiques différentes. Il s'agit de *Salicornia emerici* Duv.-Jouve, *Salicornia brachystachya* (G.F.W. Meyer), D. KÖNIG, et *Salicornia patula* Duv.-Jouve (GROUZIS, 1974).

*S. emerici* s'installe sur un sol compact, à texture fine, argilo-limoneuse où la salinité est relativement élevée. Les zones qu'elle occupe sont submergées pendant de longues périodes. Ce sont des conditions écologiques caractéristiques des bordures d'étang, où cette espèce constitue le plus souvent des populations denses, homogènes et mono-spécifiques.

*S. brachystachya* colonise des bourrelets légèrement surélevés, à texture plus grossière où les sables prédominent. La salinité, quoique comparable à celle des stations à *S. emerici* si l'on se base sur les sels totaux, est moins élevée si les teneurs en  $\text{Na}^+$  et en  $\text{Cl}^-$  sont considérées. La submersion est rare, et ce caractère peut être lié aux bonnes conditions de drainage. Cette espèce ne constitue en général pas de populations importantes mais pousse plutôt par pieds isolés.

*S. patula* se trouve comme *S. emerici* sur un sol lourd, de texture argilo-limoneuse, mais où la salinité est particulièrement élevée. Une courte période de submersion précède des périodes de sécheresse édaphique très accentuées. En Camargue cette espèce se localise souvent dans les zones nues de l'*Arthrocnemum glauci* (BRAUN-BLANQUET *et al.*, 1952). Ces trois taxons se distinguent par un certain nombre de caractères caryologiques et morphologiques.

Les dénombrements chromosomiques ont confirmé l'existence des deux groupes distingués par KÖNIG (1960), l'un diploïde (*S. brachystachya* et *S. patula* avec  $2n = 18$ ), l'autre tétraploïde (*S. emerici* avec  $2n = 36$ ), déjà signalé par CONTRANDRIOPOULOS (1968) pour ce qui concerne *S. brachystachya* et *S. emerici*.

Sur le plan de la morphologie des différences essentielles portent sur l'inflorescence et la graine. L'inflorescence des Salicornes, généralement qualifiée d'épi, est composée de cymes insérées le long d'un axe. Dans les trois espèces qui font l'objet du présent travail ces cymes sont constituées, comme chez la plupart des Salicornes, d'une fleur centrale flanquée de deux fleurs latérales. Chez *S. emerici* les fleurs latérales sont sensiblement aussi grandes que la fleur centrale, tandis que chez *S. brachystachya*, et surtout chez *S. patula* les fleurs latérales sont nettement plus petites que la fleur centrale.

Ce sont les caractères morphologiques des graines qui se sont avérés les plus

couleur beige, sont très hirsutes, plus petites que celles de *S. emerici* et munies de poils recourbés en crosse. Enfin chez *S. patula*, il existe un dimorphisme très accentué entre les graines latérales et centrales. Les centrales sont nettement plus grandes que les latérales; elles sont ovoïdes, gris brun pâle, avec de nombreux poils recourbés en crosse, tandis que les latérales sont plus ou moins triangulaires, brun foncé munies de quelques poils. Ces caractères, qui n'ont pas été signalés jusqu'à présent, sont génotypiques. En effet, ils ont pu être observés sur des graines provenant d'individus cultivés.

L'étude biométrique des graines confirme les observations précédentes; elle montre notamment (GROUZIS, 1974) que ce sont celles de *S. emerici* qui sont les plus grandes (longueur = 1,28 mm) et qu'il existe chez *S. patula* une différence importante en ce qui concerne les graines centrales ( $l = 1,00$  mm) et latérales ( $l = 0,82$  mm). Rapporté à la matière sèche le poids d'une graine latérale ne représente que 50 % de celui d'une graine centrale chez *S. patula*, alors qu'il n'est que légèrement inférieur chez *S. emerici*, tandis que *S. brachystachya* occupe une position intermédiaire.

Nous nous proposons d'aborder dans le présent travail la germination des

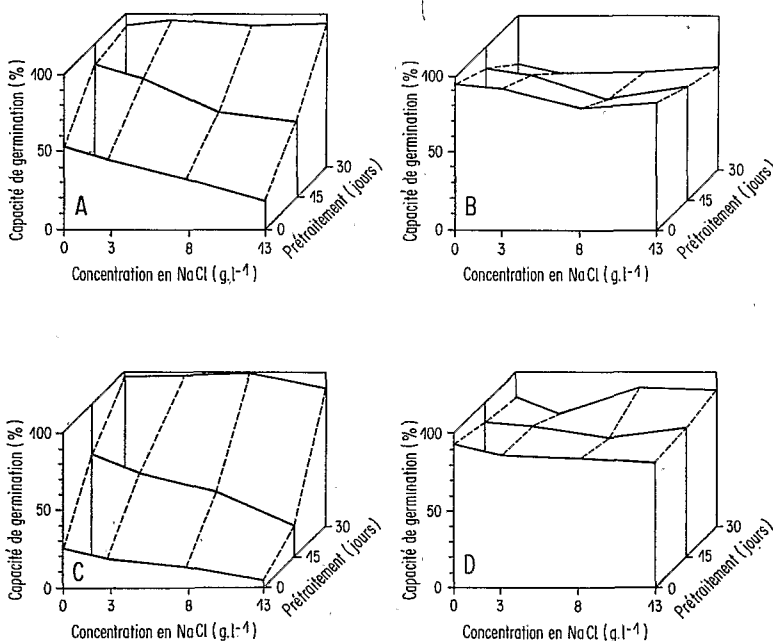
*Il est à noter que ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par [1] et [2].*

d'une semence, qu'elle corresponde à une dormance embryonnaire ou à une inhibition tégumentaire; *prétraitement*, le traitement qui permet à la semence de subir sa postmaturation; *capacité de germination*, le pourcentage de semences capables de germer dans des conditions bien définies; *vitesse de germination*, le taux de germination obtenu deux jours après le semis.

## RÉSULTATS

### 1. *S. emERICI*

L'examen de la figure A montre que le NaCl inhibe fortement la capacité de germination de *S. emERICI*. Pour les graines non prétraitées par exemple on note une capacité de 54 % dans la solution de base; celle-ci n'atteint que 44 % dans H<sub>3</sub>,



Influence de la concentration en NaCl et de la durée du prétraitement sur la capacité de germination de *Salicornia emERICI* (A), *Salicornia brachystachya* (B), *Salicornia patula* (graines latérales, C) et *Salicornia patula* (graines centrales, D). Le prétraitement a lieu à l'obscurité, à 5°C; les graines étant imbibées d'une solution nutritive de type HOMES 7, additionnée de 0, 3, 8 ou 13 g.l<sup>-1</sup> NaCl. La germination s'effectue dans les mêmes conditions de salinité, 12 h à 25°C à la lumière, 12 h à 12°C à l'obscurité.

32 % dans H<sub>3</sub> et n'est plus que de 18 % dans la solution à 13 g.l<sup>-1</sup> NaCl. L'inhibition de la germination par le sel apparaît aussi pour des graines prétraitées pendant 15 jours, mais ne s'observe par contre plus après un prétraitement de 30 jours. La salinité affecte aussi la vitesse de germination : les valeurs relatives à cette espèce

TABLEAU I

*Vitesse de germination (% de germination 2 jours après le semis) des graines des trois espèces en fonction du milieu de germination et de la durée de prétraitement, les conditions d'expériences étant les mêmes que celles données dans la légende de la figure C.*

Entre parenthèses les limites de l'intervalle de confiance (95 %)

Espèce	Durée du prétraitement en jours	Milieu de germination			
		H <sub>0</sub>	H <sub>3</sub>	H <sub>8</sub>	H <sub>13</sub>

qu'une durée de 15 jours. Ce prétraitement lève l'inhibition exercée par le sel : ainsi après un prétraitement de 30 jours la capacité de germination est pratiquement la même quel que soit le milieu de germination.

Les résultats du tableau II relatifs à l'action de l'éclaircissement montrent que la levée des graines de cette espèce est nettement favorisée par la lumière. Des écarts allant de 8 à 35 % s'observent en effet entre le taux de germination à la lumière et à l'obscurité pour les différentes périodes considérées.

TABLEAU II

*Influence de l'éclaircissement sur la germination. Graines prétraitées 30 jours à 5°C à l'obscurité dans la solution nutritive HOMES 7, germination dans le même milieu 12 h à 25°C à la lumière, 12 h à 12°C à l'obscurité pour l'essai à la lumière et 12 h à 25°C, 12 h à 12°C à l'obscurité pour la série sans éclaircissement.*

Espèce	Durée de germination en jours	1	2	6	8
	Lumière	34 % (24.8 - 44.2)	86 % (77.6 - 92.1)	91 % (83.6 - 95.8)	82 % (73 - 89)

cette espèce si l'on considère la capacité de germination. L'action de la concentration de NaCl du milieu se manifeste beaucoup plus sur la vitesse de germination : les valeurs du tableau I indiquent en effet que la salinité augmente la durée des processus de la germination. Le prétraitement des graines par le froid humide n'améliore pas la capacité de germination quel que soit le milieu de germination et tend même à la réduire. Par contre il augmente la vitesse de germination (tableau I). Chez cette espèce le taux de germination obtenu à la lumière et à l'obscurité (tableau I) ne sont pas significativement différents, exception faite des valeurs observées au bout du 8<sup>e</sup> jour de germination. Cependant des essais complémentaires ont montré que des pourcentages de germination équivalents ont été obtenus à la lumière et à l'obscurité, même pour des durées supérieures à 8 jours, ce qui permet de conclure que cette espèce est indifférente à l'éclairage.

### 3. *S. patula* (graines latérales)

Les graines latérales non prétraitées ont une capacité de germination faible puisqu'elle n'est que de 26 % dans H<sub>0</sub>. Ce taux diminue en outre au fur et à mesure que la salinité du milieu augmente et n'atteint plus que 4 % dans le milieu H<sub>13</sub> (fig. C). L'inhibition de la germination par la salinité apparaît encore nettement pour des graines prétraitées 15 jours, mais ne s'observe plus pour des graines prétraitées 30 jours. Quant à l'influence de la concentration en NaCl du milieu sur la vitesse de germination (tableau I), elle est surtout sensible après un prétraitement de 15 jours : la vitesse diminue lorsque la salinité du milieu s'élève. L'examen de la figure C révèle en outre que le prétraitement lève l'inhibition exercée par le sel sur la germination. Tout comme chez *S. emerici* on observe qu'une durée de 30 jours est plus efficace qu'une durée de 15 jours. Signalons enfin que la germination est fortement augmentée en présence de lumière (tableau I).

### 4. *S. patula* (graines centrales)

Les variations de la capacité de germination des graines centrales de *S. patula* (fig. D) révèlent que celles-ci lèvent bien : 93 % de germination dans la solution de base; d'autre part la salinité du milieu n'influe que très peu sur leur capacité de germination. Le sel augmente par contre la durée des processus de germination puisque chez les graines non prétraitées la vitesse dans H<sub>13</sub> par rapport à celle obtenue dans H<sub>0</sub> est plus de cinq fois plus faible (tableau I). L'action du sel sur la vitesse est à peine sensible pour des graines prétraitées 15 jours et l'effet inhibiteur disparaît si l'on considère les graines prétraitées 30 jours. Le prétraitement n'a pratiquement pas d'effet sur la capacité de germination des graines (fig. D), par contre il active nettement la germination (tableau I).

Les taux de germination obtenus à l'obscurité et à la lumière (tableau II) montrent que les graines centrales de cette espèce sont indifférentes à l'éclairage.



## DISCUSSION

L'étude des propriétés germinatives des graines de ces trois espèces de Salicornes annuelles a tout d'abord permis de montrer qu'elles présentent toutes un caractère commun : les conditions optimales pour la germination sont réalisées en l'absence de NaCl dans le milieu, ce qui confirme la règle quasi-générale sur la germination des halophytes (BINET 1964, 1968; LANGLOIS, 1966; BOUCAUD, 1967; GROUZIS, 1973).

Des différences considérables ont cependant été notées, non seulement entre espèces, mais entre types de graines en ce qui concerne leur sensibilité au sel, les effets du prétraitement et les réactions à l'éclairement.

Deux types de comportement peuvent être notés. Le premier est représenté par les graines de *S. brachystachya* et les graines centrales de *S. nativa*. Le second est représenté

Il existe donc un parallélisme remarquable entre le comportement de *S. patula* et celui de certaines annuelles désertiques. Cette convergence, qui ne se retrouve pas chez les deux autres espèces étudiées, est à mettre en relation avec le fait que *S. patula* colonise des milieux très proches, à certains égards, des milieux désertiques. La germination de cette espèce est en effet liée à l'occurrence d'une période de submersion suffisamment importante qui n'est pas observée chaque année. En outre, certaines années, un dessèchement trop rapide du sol, renforcé par les effets d'un accroissement rapide de la salinité, ne permet pas aux plantes de fructifier normalement, celles-ci pouvant même disparaître avant d'avoir fructifié. Dans ces conditions la présence dans le sol d'une réserve de graines dormantes permet d'assurer la survie de l'espèce, grâce à l'existence d'un polymorphisme des graines que HARPER (1970) qualifie de « somatique » en l'opposant au polymorphisme génétique.

### CONCLUSION

L'étude de la germination des graines des trois Salicornes annuelles correspondant à des situations écologiques différentes en ce qui concerne la salinité et la submersion a tout d'abord montré qu'en aucun cas la présence de sel ne favorise la germination; les conditions optimales pour la germination des trois espèces se trouvent, par conséquent, réalisées dans les milieux non salés. Des différences considérables entre les trois espèces ont par contre été observées en ce qui concerne la sensibilité au sel et les modifications de celle-ci sous l'influence d'un prétraitement par le froid humide.

Chez *S. brachystachya*, qui occupe les zones où la submersion est exceptionnelle, la germination n'est guère affectée par la salinité du milieu, du moins dans la gamme expérimentée ( $0-13 \text{ g.l}^{-1}$ ), et ceci que les graines aient subi un prétraitement ou non. Elles sont donc susceptibles de germer dès l'automne et peuvent se développer dans le courant de l'hiver.

Chez *S. emerici*, qui occupe des zones soumises à une submersion hivernale prolongée, la capacité de germination des graines non prétraitées est faible, et diminue en outre sous l'effet de la salinité. Un prétraitement par le froid humide a pour effet d'augmenter la capacité de germination et de réduire la sensibilité au sel. Les conditions les plus favorables à la germination de cette espèce ne sont donc réalisées qu'à la fin de l'hiver, après la levée de dormance des graines par le froid hivernal.

Chez *S. patula*, qui occupe des zones où la submersion est beaucoup plus aléatoire que celles qui sont colonisées par *S. emerici*, le fait le plus remarquable est l'existence d'un dimorphisme des graines se traduisant par des différences de comportement au niveau de la germination. Un tiers environ des graines (les graines centrales) a un comportement très proche de celui des graines de *S. brachystachya* : non dormantes, et relativement peu sensibles à la salinité, ces graines sont susceptibles

de germer dès l'automne. Les graines latérales par contre, soit deux tiers des graines produites, ont un comportement très proche de celles de *S. emerici* : la plupart d'entre elles sont dormantes et ne germent qu'après avoir subi un prétraitement par le froid humide. Si, pour une raison ou une autre, les plantules issues des graines non dormantes arrivent à disparaître sans avoir fructifié, la présence de graines dormantes est une garantie de survie de l'espèce. Grâce à l'existence d'un polymorphisme des graines, *S. patula* se trouve adapté à un milieu aux fluctuations aléatoires, comparable du point de vue de l'alimentation en eau, au milieu désertique.

## BIBLIOGRAPHIE

- BINET P., 1964. — La germination des semences des halophytes. *Bull. Soc. Fr. Phys. vég.*, **10**, 253-263.
- BINET P., 1968. — Dormances et aptitude à germer en milieu salé chez les halophytes. *Bull. Soc. Fr. Phys. vég.*, **14**, 115-124.
- BINET P. et BOUCAUD J., 1968. — Dormance, levée de dormance et aptitude à germer en milieu salé dans le genre *Suaeda* Forsk. *Bull. Soc. Fr. Physiol. Vég.*, **14**, 125-132.
- BOUCAUD J., 1967. — Action de la salinité, de la composition du milieu et du prétraitement des semences sur *Suaeda maritima* var. *macrocarpa* Moq. en cultures sans sol. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 10<sup>e</sup> série, **8**, 92-108.
- BRAUN-BLANQUET J., NEGRE R. et ROUSSINE N., 1952. — *Les groupements végétaux de la France méditerranéenne*. C.N.R.S., Paris, 297 pages.
- CHAPMAN V. J., 1942. — The new perspective in the halophytes. *Quart. Rev. Biol.*, **17**, 291-311.
- CHOUARD P., 1951. — *Cultures sans sol*. « La Maison Rustique », Paris, 64 pages.
- COME D., 1970. — *Les obstacles à la germination*. Masson, Paris, 162 pages.
- CONTANDRIPOULOS J., 1968. — A propos des nombres chromosomiques des *Salicornia*

- HARPER J. L., LOWELL P. H. et MOORE K. G., 1970. — The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **1**, 327-356.
- KÖNIG D., 1960. — Beiträge zur Kenntnis der deutschen Salicornien. *Mitt. Flor. Soz. Arbeitsgem. N.F.*, **8**, 5-58.
- LANGLOIS J., 1966. — Étude comparée de l'aptitude à germer des graines de *Salicornia stricta* Dumort, *Salicornia disarticulata* Moss. et *Salicornia radicans* Smith. *Rev. Gén. Bot.*, **73**, 25-39.
- LÖTSCHERT W., 1970. — Keimung, Transpiration, Wasser — und Ionenaufnahme bei Glycophyten und Halophyten. *Öcol. Plant.*, **5**, 287-300.
- WASEL Y., 1972. — *Biology of halophytes*. Academic Press, New York, 395 pages.
- WILLIAMS J. T. et HARPER J. L., 1965. — Seed polymorphism and germination. *Weed Res.*, **5**, 141-150.