



HAL
open science

La dormance chez les semences de mauvaises herbes

Régine Chadœuf-Hannel

► **To cite this version:**

Régine Chadœuf-Hannel. La dormance chez les semences de mauvaises herbes. *Agronomie*, 1985, 5 (8), pp.761-772. hal-00884809

HAL Id: hal-00884809

<https://hal.science/hal-00884809>

Submitted on 11 May 2020

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

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

La dormance chez les semences de mauvaises herbes

Régine CHADŒUF-HANNEL

I.N.R.A., Laboratoire de Malherbologie, B.V. 1540, F 21034 Dijon Cedex

RÉSUMÉ La dormance des semences de mauvaises herbes est conditionnée par leurs caractéristiques propres et par leur micro-environnement. L'expression de la dormance des semences avant leur dissémination à la surface du sol (dormance primaire) est le résultat d'une interaction complexe entre une influence génétique et les conditions de formation et de maturation des semences sur les plantes-mères. Cette expression peut être modifiée avant ou après enfouissement des semences par les conditions environnementales (lumière, température et conditions d'humidité du sol...) qui peuvent provoquer une inhibition de germination et une dormance secondaire. Différents facteurs environnementaux tels que la température (alternée ou constante), la lumière, les nitrates... interagissent dans la suppression de la dormance et dans la germination des semences d'un grand nombre d'espèces de mauvaises herbes. Au champ, l'aptitude à germer des semences revêt un caractère cyclique, ce qui permet d'augmenter les chances de survie des mauvaises herbes dans un environnement instable et de considérer la dormance comme un élément contribuant à une meilleure « valeur adaptative ».

Mots clés additionnels : *Germination, facteurs environnementaux, sol.*

SUMMARY *Dormancy in weed seeds.* Dormancy in weed seeds is determined by the characteristics of the seeds and their microenvironment. Expression of seed dormancy before shedding (primary dormancy) is the result of a complex interaction between a genetic influence and the formation and maturation conditions of the seeds on the mother plants. This expression may be modified, before or after seed burial, by environmental conditions (light, temperature and moisture conditions of soil...) that may contribute to inhibition of germination and to development of secondary dormancy. Different environmental factors such as temperature (alternating or constant), light, nitrate... interact in the breaking of dormancy and in the germination of seeds of many weed species. Under field conditions, seeds go through cycles of germination which enable weed to increase their survivorship patterns in a variable environment. Dormancy can be considered as an element contributing to a better « adaptive » value.

Additional key words : *Germination, environmental factors, soil.*

I. INTRODUCTION

La dormance est la principale cause de survie des semences de mauvaises herbes dans le sol et, de ce fait, d'infestation prolongée des cultures par les adventices. Dans les sols agricoles, le stock semencier peut être important, jusqu'à 120 millions de semences par hectare et plus (ROBERTS, 1981). Au cours d'une année culturale, généralement moins de 10 p. 100 de ce potentiel semencier lève : dans une expérimentation pluriannuelle, le taux moyen de levée au champ a varié, en 6 ans, de 3 à 9 p. 100 (BARRALIS, comm. pers., 1984). Or, pour une même espèce, les plantules apparaissent à différents moments de l'année et, pour des espèces différentes, elles se succèdent dans le temps suivant le rythme climatique des saisons (MON-

TÉGUT, 1975). Cette variabilité des réponses germinatives liée à une hétérogénéité des états dormants des semences restées à la surface du sol ou enfouies rend difficile la prévision des infestations des cultures. Pour améliorer et raisonner la lutte contre les adventices, il est indispensable de mieux connaître le déclenchement du processus de leur germination. La détermination de leur aptitude à la germination demande des connaissances de base sur les facteurs endogènes et exogènes qui contrôlent la dormance des semences avant et après qu'elles soient enfouies.

Comme il s'agit de semences de mauvaises herbes, nous limiterons le sujet à la dormance des semences d'espèces annuelles qui constituent 80 à 95 p. 100 des communautés adventices et dont la germination est le seul mode de reproduction (MONTÉGUT, 1975).

II. DÉFINITIONS ET DIFFÉRENTS TYPES DE DORMANCE

La germination commence avec le début de l'imbibition de la semence et s'achève juste avant l'allongement de l'axe embryonnaire (CÔME, 1982). Cette définition employée par les physiologistes correspond à la « germination *s. str.* » (EVENARI, 1957). Toutefois, il est très difficile de distinguer visuellement la germination *s. str.* C'est pourquoi il est généralement admis que le processus de germination est la phase comprise entre le début de l'hydratation de la semence et la perforation des téguments par la radicule (MAYER, 1980/1981). C'est pour cette dernière définition que nous avons opté dans cet article.

Les semences non dormantes sont capables de germer facilement dans des conditions favorables d'humidité, de température, de tension en oxygène... Lorsque des semences viables n'arrivent pas à germer ou germent difficilement dans un environnement habituellement convenable, elles sont considérées comme dormantes (CÔME, 1982). La dormance, comme l'aptitude à germer d'une semence, semble être gouvernée par la nature des modifications qu'elle subit avant et après sa dissémination naturelle (KHAN, 1980-1981). De telles modifications dépendent à la fois des caractéristiques propres des semences et des facteurs environnementaux auxquels elles sont soumises. Différents types de dormance ont été décrits et divers termes ont été utilisés pour les définir.

D'une manière générale, le terme de *dormance primaire* est réservé aux dormances qui se sont installées au cours de la formation et de la maturation des semences et celui de *dormance secondaire* aux dormances induites par des facteurs naturels (ou artificiels) après dissémination des semences. La dormance secondaire est quelquefois considérée comme dormance induite, toutefois KARSSSEN (1980/1981a) souligne que la dormance primaire peut être aussi induite par les conditions environnementales subies au cours de la maturation des semences sur la plante-mère. Les *inaptitudes à la germination* déjà acquises au moment de la dissémination des semences (ou dormances primaires) peuvent résider dans l'embryon lui-même qui est incapable de germer ou être dues aux enveloppes qui entourent l'embryon non dormant et l'empêchent de germer (leur suppression rend possible la germination). Dans le 1^{er} cas, il s'agit d'une dormance embryonnaire primaire et, dans le 2^e cas, d'une inhibition tégumentaire primaire (CÔME, 1975, 1982). Au contraire, la perte de l'aptitude à germer des semences après leur dissémination provient essentiellement de l'embryon (CÔME, 1975 ; KHAN, 1980/1981) ; cependant, l'intégrité de la semence jouerait un rôle non négligeable dans le potentiel de croissance de l'embryon (KHAN & SAMINY, 1982).

Par ailleurs, VEGIS (1964) distingue la « dormance vraie » et la « dormance relative » pour désigner les dormances conditionnées principalement par les facteurs externes. Ainsi, l'expression « *dormance vraie ou absolue* » s'applique lorsque la germination ne peut se réaliser quelles que soient les conditions auxquelles la semence est soumise alors que celle de « *dormance relative* » est réservée au cas où la germination nécessite des conditions très précises. La sup-

pression de ces dormances correspond le plus souvent à une ouverture de l'éventail des conditions environnementales permettant la germination et leur induction à sa fermeture (VEGIS, 1964). Quant à l'expression de « dormance imposée », utilisée par HARPER (1957), elle s'applique à des *inhibitions de germination* dues à l'environnement. Dans ce cas, la semence ne peut pas germer à cause d'une restriction d'un facteur important pour sa germination. Dès que ce facteur n'est plus limitant, la semence devient capable de germer.

Dans cet article, nous utiliserons les expressions de *dormance primaire* (due à l'embryon ou imposée par les structures entourant celui-ci), de *dormance secondaire* et d'*inhibition de germination* telles qu'elles ont été définies.

Dans les conditions naturelles, il est difficile de distinguer ces différents types de dormances. En effet, les semences de mauvaises herbes, disséminées naturellement à la surface du sol, présentent déjà un potentiel germinatif qui peut être modulé ou modifié par les conditions environnementales avant ou après enfouissement, ce qui peut induire une inhibition de germination et une dormance secondaire. KARSSSEN (1982), en schématisant les relations pouvant exister entre les différents états dormants que subissent les semences dans la nature, montre que les dormances sont des phénomènes dynamiques (fig. 1).

III. DORMANCE PRIMAIRE

L'installation de la dormance primaire joue un rôle écologique important pour les mauvaises herbes. Elle évite aux semences de donner naissance, dès leur dissémination, à des plantules susceptibles d'être détruites par des conditions climatiques défavorables à leur croissance. L'expression de cette dormance est le résultat d'une interaction complexe entre le génôme et les facteurs agroclimatiques que subissent les plantes porte-graines au cours de leur « phase végétative et reproductrice ».

L'aspect génétique de la dormance n'a été abordé que sur un nombre très limité d'espèces de mauvaises herbes, car il n'est pas aisé de différencier, expérimentalement, les composantes génétiques et non génétiques de la dormance (HARPER, 1977 ; JAIN, 1982). A partir d'hybridations inter- et intraspécifiques chez *Papaver*, HARPER & MC NAUGHTON (1960) découvrent une prédominance des caractéristiques maternelles dans la dormance des semences. Chez *Avena fatua* L., le caractère dormant est contrôlé au moins par 3 gènes (JANA *et al.*, 1979) et l'héritabilité de ce caractère, étudiée au champ à partir de 4 populations, est d'environ 50 p. 100 (JANA & NAYLOR, 1980). Au contraire, l'aptitude héréditaire de la dormance chez les semences d'*Avena barbata* L. et de *Bromus mollis* L. est très faible (JAIN, 1982). Il apparaît que l'expression de la dormance d'origine génétique diffère selon les populations de mauvaises herbes. Cette expression est, d'ailleurs, fortement affectée par les facteurs de l'environnement (JAIN, 1979 ; NAYLOR, 1983). Effectivement, les conditions de formation et de maturation

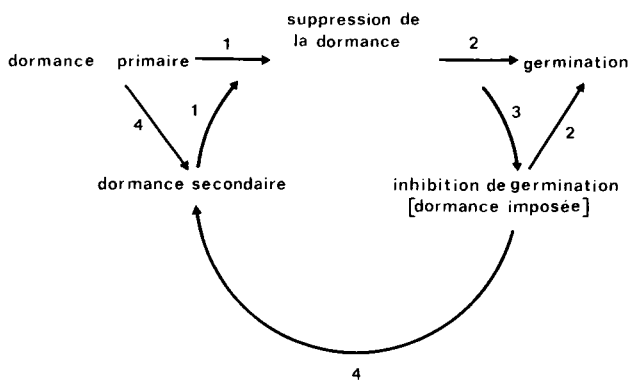


Figure 1

Modifications de la dormance (d'après KARSSSEN, 1982).

1. Facteurs supprimant la dormance.
 2. Facteurs correspondant aux exigences germinatives des semences.
 3. Facteurs différant des conditions nécessaires à la germination et/ou facteurs inhibiteurs de la germination.
 4. Facteurs induisant la dormance.
- Les semences ayant acquis une dormance primaire (vraie ou relative) constituent les entrées du cycle et les germinations les sorties.
 — Les levées au champ ont lieu lorsque l'état physiologique des semences coïncide avec les facteurs agroclimatiques favorables à leur germination.
 — S'il n'y a pas superposition de ces différentes conditions, la germination ne se réalise pas et l'inhibition de germination peut s'installer et précéder une induction de dormance secondaire. Cette dernière peut se développer, par ailleurs, à partir d'une dormance primaire non absolue (KARSSSEN, 1982).

Changes in dormancy (from KARSSSEN, 1982).

1. Factors breaking dormancy.
 2. Factors coinciding with suitable conditions for germination.
 3. Factors differing from conditions required for germination and/or factors inhibitory for germination.
 4. Factors inducing dormancy.
- Primary dormant seeds (relative or true dormancy) constitute the influx to the cycle and germination, chiefly, represents the outflux.
 — Seedling emergences in the field occur if the physiological state within the seeds coincides with environmental conditions suitable for germination.
 — If these conditions fail to occur germination is prevented and inhibition of germination may develop and be a prerequisite for the development of secondary dormancy. This latter may be surimposed on a primary dormancy (KARSSSEN, 1982).

des semences sur les plantes porte-graines influencent considérablement leurs caractéristiques germinatives.

Que ce soit chez les espèces de mauvaises herbes ou chez les espèces cultivées, divers travaux ont montré que, pour des conditions de culture et de récolte bien déterminées, le comportement germinatif des semences varie selon leur position sur la plante (ou dans le fruit) et l'âge physiologique de celle-ci (GUTTERMAN, 1982 ; GRAY & THOMAS, 1982 ; SILVERTOWN, 1984).

« L'effet position » peut se manifester au niveau :

— des épillets : cas d'*A. fatua* (JOHNSON, 1935 ; THURSTON, 1969) d'*Aegilops ovata* L. (DATTA *et al.*, 1972 ; CHAUSSAT, 1977) ou de *Cenchrus longispinus* L. (TWENTYMAN, 1974) ;

— des inflorescences complexes comme chez *Rumex crispus* L. (MAUN & CAVERS, 1971 ; LE DEUNFF, 1976) ou chez *Oldenlandia corymbosa* L. (DO CAO *et al.*, 1978) ;

— des inflorescences localisées à différents niveaux sur la plante-mère, par exemple chez *Emex spinosa* L. (EVENARI *et al.*, 1977), chez *Amaranthus retroflexus* L. (CHADŒUF-HANNEL, 1980) et chez *Sinapis arvensis* L. (JAUZEIN, 1979).

Il peut, également, se rencontrer à l'intérieur :

— des fruits, comme les diakènes de *Xanthium pennsylvanicum* Wallr. (ARTHUR, 1895 ; ESASHI & LEOPOLD, 1968) ;

— des siliques de *S. arvensis* (JAUZEIN, 1979) ou des capsules d'*O. corymbosa* (DO CAO *et al.*, 1978).

D'autre part, les différences dans le comportement germinatif peuvent être liées directement aux caractéristiques morphologiques et anatomiques des semences issues d'un même pied (SILVERTOWN, 1984) : chez *Chenopodium album* L. (WILLIAMS & HARPER, 1965) et *S. arvensis* (JAUZEIN, 1979), les semences se classent en groupes morphologiques présentant des propriétés germinatives particulières.

L'hétérogénéité germinative des semences peut tirer aussi son origine dans l'échelonnement de leur production par la plante. Les exemples sont nombreux et les résultats obtenus diffèrent selon le matériel végétal utilisé. Ainsi, chez certaines espèces, la dormance des semences s'accroît progressivement avec l'âge de la plante : cas de *Senecio vulgaris* L. (DUMAS *et al.*, 1976), d'*O. corymbosa* (DO CAO *et al.*, 1978) alors que chez d'autres plantes, la relation inverse est observée : cas d'*A. retroflexus* (CHADŒUF-HANNEL & MONIN, 1980). Il est à noter que l'état de maturité de la plante-mère peut accentuer ou réduire « l'effet position ». C'est le cas d'*A. retroflexus* dont les gradients de dormance observés à partir de plantes jeunes sont très marqués, mais deviennent de moins en moins nets au cours du vieillissement des plantes (CHADŒUF-HANNEL, 1981).

La régulation de la dormance par les conditions agroclimatiques au cours de la maturation des semences a fait l'objet de nombreux travaux et il ressort de la littérature que la photopériode, la qualité de la lumière, la température souvent associée aux conditions d'humidité du sol, sont les facteurs prépondérants pour moduler l'aptitude germinative des semences produites. Le plus souvent, les semences récoltées à partir de plantes cultivées en jours courts sont moins dormantes que celles obtenues à partir de plantes qui se sont développées en jours longs : cas des chénopodes (JACQUES, 1968 ; KARSSSEN, 1970 ; POURRAT & JACQUES, 1975), des amarantes (KIGEL *et al.*, 1977 ; CHADŒUF-HANNEL, 1979 ; CHADŒUF-HANNEL & MONIN, 1980), du pourpier (GUTTERMAN, 1972). Toutefois, chez certaines plantes, les semences récoltées en jours courts sont les plus dormantes : cas de la capsule (DUMAS *et al.*, 1976) et de la folle avoine (RICHARDSON, 1979).

L'effet photopériodique peut jouer sur la dimension, le poids sec des semences et sur l'épaisseur des enveloppes entourant l'embryon. JACQUES (1968), POURRAT & JACQUES (1975) ont montré une relation entre l'épaisseur des téguments des semences de *Chenopodium polyspermum* L. et la longueur du jour : lorsque la photopériode augmente, les téguments deviennent plus épais et l'aptitude à la germination des semences diminue. D'autres auteurs ont aussi observé une différence de couleur entre des semences mûries en jours courts et en jours longs, responsable d'une hétérogénéité du comportement germinatif. C'est le cas de 2 plantes désertiques, *Ononis sicula* Guss. et *Trigonella arabica* Del., dont les semences produites en jours courts sont brunes et non dorman-

tes et celles récoltées en jours longs sont jaunes et présentent de très faibles capacités germinatives (GUTTERMAN, 1980/1981). Dans ce cas, les enzymes liées à la synthèse de composés de type phénolique seraient impliquées dans cette relation (MARBACH & MAYER, 1974 ; 1975). D'autre part, l'effet maternel phénotypique qui influence les propriétés germinatives des semences pendant leur maturation pourrait être corrélié au système hormonal des plantes (GUTTERMAN, 1978 ; KHAN, 1982). Enfin, les effets photopériodiques pourraient même se manifester au cours des derniers jours de la maturation des semences (GUTTERMAN, 1980/1981).

Parallèlement à la longueur du jour, la qualité de la lumière est un facteur important pour déterminer la quantité de P_{730} (forme active du phytochrome) par rapport à la quantité de phytochrome total, $P_{730} + P_{660}$ (forme inactive du phytochrome), chez les semences qui subissent l'étape de déshydratation juste avant leur maturité sur les plantes porte-graines (BARTLEY & FRANKLAND, 1984), ce rapport conditionnant le devenir germinatif des semences (KENDRICK, 1976). Ceci a été directement observé avec des semences d'*Arabidopsis thaliana* L. (HAYES & KLEIN, 1974) et des semences de *Chenopodium* spp. (KARSSSEN, 1970 ; POURRAT & JACQUES, 1975). Chez *A. thaliana*, les semences mûries sous des éclairagements fluorescents présentent des pourcentages de germination, à l'obscurité, plus élevés que celles soumises à des éclairagements incandescents (la lumière fluorescente établit un rapport P_{730}/P total plus élevé que la lumière incandescente). De plus, ces réponses germinatives ne semblent pas être affectées par la qualité spectrale de la lumière reçue par les parties végétatives des pieds-mères (SHROPSHIRE, 1973 ; HAYES/KLEIN, 1974). Dans les conditions naturelles, le rapport rouge clair (RC)/rouge sombre (RS) varie considérablement au cours de la journée (SMITH, 1982) ou sous couvert végétal (HOLMES, 1983), le feuillage vert et les tissus contenant de la chlorophylle transmettant davantage de lumière rouge sombre que de lumière rouge clair. Deux autres facteurs peuvent modifier ce rapport RC/RS perçu par l'embryon des semences : les pigments dans les fruits ou dans les enveloppes séminales (KENDRICK, 1976) et le taux de chlorophylle des tissus maternels entourant les embryons au moment de la dissémination des semences (GRESSWELL & GRIME, 1981). Selon ces auteurs, ces facteurs pourraient en partie expliquer l'hétérogénéité des exigences des semences vis-à-vis de la lumière pour germer.

Des conditions de température élevée et de sécheresse provoquent une diminution du degré de dormance des semences : cas d'*A. fatua* (SEXSMITH, 1969 ; RICHARDSON, 1979 ; PETERS, 1982), d'*Alopecurus agrestis* L. (BARRALIS, 1970), d'*A. retroflexus* (CHADŒUF-HANNEL & MONIN, 1980 ; CHADŒUF-HANNEL & BARRALIS, 1982a), de *Datura ferox* L. (SANCHEZ *et al.*, 1981). Les effets des conditions climatiques et édaphiques ne jouent pas seulement durant la période allant de la formation des semences jusqu'à leur maturation ; « la phase végétative » a également un rôle important dans l'installation d'un état plus ou moins dormant des semences. Ainsi, chez *A. retroflexus*, les conditions d'environnement photopériodique et hydrique pendant la « phase reproduc-

trice », différentes de celles de la « phase végétative », sont capables d'affecter le comportement germinatif des graines sans toutefois inverser totalement l'effet des conditions appliquées avant l'apparition des premières fleurs (CHADŒUF-HANNEL, 1981 ; CHADŒUF-HANNEL & BARRALIS, 1982a).

Dans les conditions naturelles, ces facteurs environnementaux et endogènes interviennent ensemble pour moduler le potentiel germinatif des semences produites, ce qui peut permettre d'expliquer l'hétérogénéité des aptitudes à germer des semences récoltées dans une même population (CHADŒUF-HANNEL & BARRALIS, 1982b) et de comprendre la survie des mauvaises herbes à toute modification du milieu.

IV. INHIBITIONS DE GERMINATION ET DORMANCES SECONDAIRES

Dans les agrophytocénoses, les façons culturales enfouissent les semences disséminées à la surface du sol qui ne germent pas par suite des dormances primaires et, dans le même temps, remontent, dans les premières tranches du sol, des semences plus anciennement enfouies. Le séjour à la surface ou dans le sol de semences viables et capables de germer provoque, généralement, des inhibitions de germination et des dormances secondaires jusqu'à ce qu'apparaissent des conditions favorables au bon établissement de leurs plantules.

A. Les inhibitions de germination

Les inhibitions de germination ou « dormances imposées » peuvent avoir lieu à la surface ou dans le sol.

1. A la surface du sol

Beaucoup de semences n'arrivent pas à germer en présence d'un couvert végétal. TAYLORSON & BORTHWICK (1969) et, plus récemment, SMITH & MORGAN (1983) ont montré que les propriétés du phytochrome jouent un rôle primordial : comme nous l'avons déjà signalé, le feuillage vert absorbe plus de radiations rouge clair que de radiations rouge sombre ; par conséquent, la lumière reçue par les semences présente un faible rapport RC/RS, ce qui induit, chez les semences, une faible proportion de phytochrome dans sa forme active. Ainsi, la germination des semences à photosensibilité positive ou indifférentes à la lumière, est inhibée par ce processus : cas des semences d'*A. retroflexus*, de *C. album*, de *Potentilla norvegica* L. et de *Veronica arvensis* L. (TAYLORSON & BORTHWICK, 1969 ; KING, 1975).

La germination peut aussi être inhibée à la suite d'une exposition prolongée des semences à la lumière blanche (GORSKI, 1975). Une forme de photoréponse est également impliquée dans ce type d'inhibition. Dans cette réaction dite de « haute énergie », KENDRICK & SPRUIT (1977) suggèrent que la quantité de phytochrome serait moins importante que la photoconversion entre la forme active P_{730} et inactive P_{660} du phytochrome conduisant à l'accumulation d'inter-

médiaires physiologiquement inactifs (fig. 2). La lumière semble avoir une double action :

- promotrice à faibles intensités et à brèves irradiations,
- inhibitrice lorsque les irradiations sont prolongées et intenses (GORSKI, 1975).

Cette double action pourrait déterminer le contrôle photopériodique de la germination qui a été observé chez les semences d'un grand nombre d'espèces de mauvaises herbes (KARSSSEN, 1982).

2. Dans le sol

Les semences présentes dans le sol sont souvent incapables de germer et cette inhibition de germination est liée positivement à l'augmentation de la profondeur d'enfouissement (HOLM, 1972 ; LONCHAMP & GORA, 1980). Plusieurs suggestions ont été émises concernant les facteurs impliqués dans cette inhibition (KARSSSEN, 1982) :

- des températures défavorables liées à une diminution de l'amplitude des fluctuations thermiques journalières ;
- une absence de lumière (moins de 1 p. 100 de lumière incidente pénètre à plus de 2 mm de profondeur dans le sol (STOLLER & WAX, 1974).

Cependant, la germination de semences non photosensibles, donc capables de germer à l'obscurité, est également empêchée par l'enfouissement (HOLM, 1972 ; FRANKLAND, 1977). Dans ce cas, l'inhibition pourrait être causée par d'autres facteurs :

- environnement gazeux du sol : variations de la tension en oxygène en particulier, dues à des change-

ments des taux d'humidité du sol (HARPER, 1957 ; WESSON & WAREING, 1969a ; ROBERTS, 1972) ;

- présence de composés volatils dans l'atmosphère du sol tels que des métabolites produits dans des conditions d'anaérobiose : éthylène, éthanol, acétaldéhyde (WESSON & WAREING, 1969a ; HOLM, 1972) ;
- présence de composés organiques, dits allélopathiques, libérés par divers organes végétaux vivants ou morts : racines, feuilles, semences, fruits (JACKSON & WILLEMSSEN, 1976 ; FISHER, 1979 ; PUTMAN, 1983).

B. Les dormances secondaires

Dans la plupart des cas étudiés, l'inhibition de germination précède l'induction de dormance secondaire (KARSSSEN, 1982). Rappelons qu'une semence incapable de germer après suppression des facteurs inhibiteurs de sa germination est en dormance secondaire (voir fig. 1).

Dans la nature, l'induction de la dormance secondaire a été observée chez les semences d'un grand nombre d'espèces annuelles.

Les températures sont souvent responsables d'une entrée en dormance secondaire appelée « *thermodormance* ». Les semences présentant une telle dormance ne germent pas, même si elles sont placées dans des conditions normalement favorables à leur germination. D'une manière générale, les températures responsables de l'installation de la dormance secondaire des semences des plantes annuelles d'hiver et d'été sont opposées à celles qui la suppriment. Chez les annuelles d'hiver, la dormance secondaire se développe à de basses températures : cas de *Stellaria media* L. (BASKIN & BASKIN, 1976), de *Veronica hederifolia*

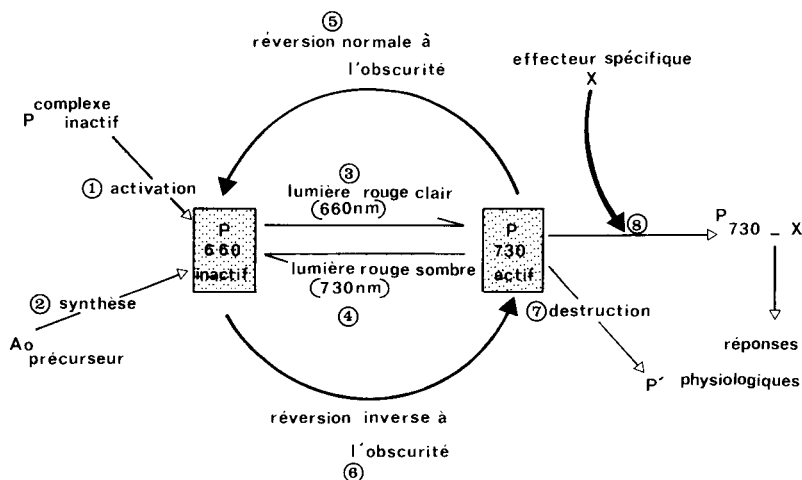


Figure 2

Transformations subies par le phytochrome d'après SMITH (1975).

1. Activation du phytochrome à partir de la forme inactive préexistante.
2. Synthèse du phytochrome à partir de son précurseur.
3. Transformation de P₆₆₀ (forme inactive) en P₇₃₀ (forme biologiquement active) par la lumière rouge clair.
4. Transformation de P₇₃₀ en P₆₆₀ par la lumière rouge sombre.
5. Réversion à l'obscurité de P₇₃₀ en P₆₆₀.
6. Réversion partielle à l'obscurité de P₆₆₀ en P₇₃₀.
7. Destruction enzymatique de P₇₃₀.
8. Réaction de P₇₃₀ avec une substance X conduisant à la germination.

Les transformations de P₆₆₀ en P₇₃₀ et de P₇₃₀ en P₆₆₀ se réalisent par étapes, via un nombre d'intermédiaires dont quelques-uns sont stables (KENDRICKS & SPRUIT, 1977).

The transformations undergone by phytochrome from SMITH (1975).

1. Activation of phytochrome from an inactive preexisting form.
2. Synthesis of phytochrome from its precursors.
3. Transformation of P₆₆₀ (inactive form) to P₇₃₀ (active form) by red light.
4. Transformation of P₇₃₀ to P₆₆₀ by far-red light.
5. The reversion in the dark of P₇₃₀ to P₆₆₀.
6. The partial reversion in the dark of P₆₆₀ to P₇₃₀.
7. The enzymatic destruction of P₇₃₀.
8. The reaction of P₇₃₀ with some substance X leading to germination.

Transformations from P₆₆₀ to P₇₃₀ and from P₇₃₀ to P₆₆₀ take place via a number of intermediates some which are stable (KENDRICKS & SPRUIT, 1977).

L. (ROBERTS & LOCKETT, 1978) et chez les annuelles d'été, elle s'installe dès que la température s'élève, c'est-à-dire au début de la période estivale : cas d'*Ambrosia artemisiifolia* L. (BASKIN & BASKIN, 1980), de *Polygonum persicaria* L. (KARSSSEN, 1980-1981b). Cependant, dans le cas des plantes annuelles d'été, les basses températures peuvent aussi induire une dormance. TOTTERDELL & ROBERTS (1979) ont observé chez les semences de *Rumex crispus* L. et *Rumex obtusifolius* L., soumises à des températures allant de 1 à 15 °C, une entrée en dormance secondaire parallèlement à la perte de la dormance primaire. De même, KARSSSEN (1980/1981b) a montré l'installation d'une dormance secondaire chez les semences de *Chenopodium bonus henricus* L. placées à des températures dites de prérefroidissement.

Les semences enfouies subissent fréquemment des changements vis-à-vis de leur sensibilité à la lumière. Elles peuvent développer une « skotodormance ». Leur réaction à la lumière est diminuée et le plus souvent perdue ainsi que leur sensibilité aux gibbérellines : cas de *Portulaca oleracea* L. (DUKE *et al.*, 1977), de *R. crispus* (TAYLORSON & HENDRICKS, 1973), de *C. album* (KARSSSEN, 1970). Le développement de la skotodormance est souvent dépendant de la température : chez les semences de *R. crispus*, elle s'installe à la température de 30 °C, mais n'apparaît pas à la température de 5 °C (TAYLORSON & HENDRICKS, 1973).

Dans les expériences de WESSON & WAREING (1969a, b), l'enfouissement induit systématiquement un besoin de lumière pour germer chez des semences qui, à l'origine, pouvaient germer à l'obscurité : cas des semences de *Chenopodium rubrum* L., de *Plantago lanceolata* L., de *Spergula arvensis* L. (WESSON & WAREING, 1969b). Au contraire, au cours de leur conservation dans le sol, des lots de semences d'*A. retroflexus* mûries en jours longs à la température de 20 °C, à l'origine incapables de germer à l'obscurité ou à la suite d'un éclaircissement rouge clair (RC), deviennent très photosensibles (CHADŒUF-HANNEL & BARRALIS, 1983) et, inversement, d'autres lots de semences récoltées en jours longs à la température de 25 °C peuvent perdre leur photosensibilité (CHADŒUF-HANNEL & BARRALIS, 1983). Quelques espèces présentent des changements de photosensibilité : cas des semences de *C. bonus henricus* (KARSSSEN, 1980-1981b), des semences de *Barbarea vulgaris* L. (TAYLORSON, 1972) (fig. 3). Les raisons de ces changements de photosensibilité ne sont pas encore comprises, mais selon BEWLEY & BLACK (1982), la relation entre la lumière et la dormance pourrait être due :

- à une anaérobiose partielle ou à une accumulation d'inhibiteurs,
- à un changement du niveau du phytochrome aussi bien qu'à une perte de sa forme active par réversion thermique (fig. 2).

Une photodormance, résultant d'une inhibition de germination, peut avoir lieu chez des semences exposées à la lumière blanche pendant de longues périodes sur le sol. Selon FRANKLAND (1980), les semences qui ne peuvent pas germer lorsqu'elles retournent à l'obscurité auraient perdu leur capacité de répondre à la forme active du phytochrome.

D'autres facteurs semblent être aussi impliqués dans

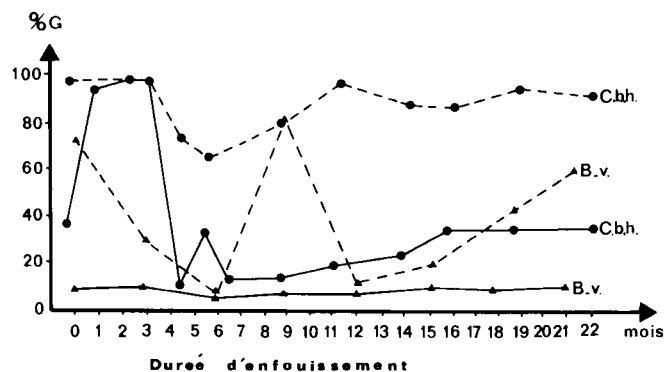


Figure 3

Changement de sensibilité vis-à-vis de la lumière au cours de l'enfouissement des semences de *Barbarea vulgaris* et de *Chenopodium bonus henricus*, d'après TAYLORSON (1972) et KARSSSEN (1980/1981b).

Les semences de *B. vulgaris* et de *C. bonus henricus* ont été enfouies respectivement à 2,5 cm et 10 cm de la surface du sol.

Les tests de germination ont été réalisés :

- à l'obscurité totale à la température de 20 °C pour *B. vulgaris* (—▲—) et aux températures 22/12 °C (12 h/12 h) pour *C. bonus henricus* (—●—) ;
- à la lumière blanche fluorescente pendant 12 h à 22 °C pour *C. bonus henricus* (—●—) ;
- à l'obscurité à 20 °C après exposition des semences de *B. vulgaris* pendant 1 mn à la lumière rouge clair à la suite d'une imbibition de 7 j (—▲—).

Changing light-sensitivity during burial of *Barbarea vulgaris* and *Chenopodium bonus-henricus* seed, after TAYLORSON (1972) and KARSSSEN (1980/1981b).

Seeds of *B. vulgaris* and *C. bonus henricus* were buried 2.5 cm and 10 cm deep respectively.

Germination tests were performed :

- in continuous darkness at temperature 20 °C for *B. vulgaris* (—▲—) and at alternating temperatures 22/12 °C (12 h/12 h) for *C. bonus henricus* (—●—) ;
- in white fluorescent light (during the 12 h period at 22 °C for *C. bonus henricus* (—●—) ;
- in darkness at temperature 20 °C after a 1 mn red light exposure for *B. vulgaris* seeds (—▲—) which had been imbibed for 7 days before being subjected to light treatment.

le phénomène de dormance secondaire : les conditions d'humidité du sol, la présence ou l'absence de certains sels... sans oublier l'interaction de ces facteurs avec la température et la lumière (BARRALIS, 1970 ; KARSSSEN, 1980-1981b ; ROBERTS, 1981 ; LONCHAMP *et al.*, 1984).

L'induction d'une dormance secondaire ne suit pas toujours une inhibition de germination (KARSSSEN, 1982). Ainsi, l'augmentation de la profondeur d'enfouissement empêche l'entrée en dormance secondaire des semences de *B. vulgaris* (TAYLORSON, 1970 ; 1972) et des semences d'*A. artemisiifolia* (WILLEMSEN, 1975). Des observations similaires ont été faites avec des semences de *R. crispus* : la dormance secondaire ne peut pas s'installer chez ces semences enterrées pendant 4 semaines à 2 ou 5 cm de la surface du sol aux températures de 20 ou 30 °C, ainsi que dans des conditions d'anaérobiose (LE DEUNFF, 1976). D'ailleurs KARSSSEN (1982) met en évidence que l'enfouissement associé à une anaérobiose est plus efficace que chacun des 2 facteurs appliqués séparément pour éviter l'installation de la dormance secondaire chez les semences de *Sisymbrium officinale* L. Dans ce cas, les facteurs qui induisent l'inhibition de

germination auraient des effets opposés à ceux responsables du développement de la dormance secondaire (KARSSSEN, 1982).

TAYLORSON (1982) suggère que la dormance secondaire est sous la dépendance de l'action du phytochrome puisque la plupart des semences, quelle que soit leur sensibilité à la lumière, exigent la présence du phytochrome sous sa forme active pour germer (ROLLIN, 1970). Comme le contrôle de la germination par le phytochrome a été interprété en termes de P_{730} interagissant avec un effecteur spécifique X (cf. fig. 2) (ROLLIN, 1970 ; SMITH, 1975 ; HENDRICKS & VAN DER WOUDE, 1983), il est possible que la germination soit influencée par la disponibilité de P_{730} , de l'effecteur X et de l'efficacité de P_{730} -X, c'est-à-dire de la quantité seuil P_{730} -X nécessaire à la stimulation de la germination (CONE & SPRUIT, 1983). Or, la molécule de P_{730} associée à l'effecteur X, qui pourrait être localisée sur des membranes comme le suggèrent les travaux de TAYLORSON & HENDRICKS (1973) et de DUKE *et al.* (1977), réagit avec des facteurs tels que la température, la disponibilité de l'eau, la présence d'ions inorganiques ou d'hormones... ce qui entraîne des modifications dans les réponses physiologiques (HENDRICKS & VAN DER WOUDE, 1983). Dans les conditions naturelles, les variations des facteurs environnementaux (principalement la température et la teneur en eau du sol) que subissent les semences restées à la surface du sol ou enfouies peuvent perturber les mécanismes actifs conduisant à la formation du couplage P_{730} avec son effecteur (cf. fig. 2) et ainsi elles peuvent provoquer, supprimer et même empêcher une dormance secondaire.

V. PÉRIODICITÉ DE LA DORMANCE DES SEMENCES ENFOUIES

Les mauvaises herbes accumulent dans les sols agricoles de grandes quantités de semences dont l'âge et le potentiel germinatif diffèrent d'une semence à l'autre et d'une année à l'autre, ce qui entraîne une grande hétérogénéité de l'état de dormance des semences contenues dans le sol.

Chez les plantes annuelles, très peu de semences germent au cours de la période qui suit leur dissémination et leur aptitude à germer ultérieurement semble revêtir un caractère cyclique. BASKIN & BASKIN (1976) sur *S. media*, ROBERTS & LOCKETT (1978) sur *V. hederifolia*, KARSSSEN (1980/1981b) sur *P. persicaria*, LONCHAMP *et al.* (1984) sur *Euphorbia exigua* L. observent que les semences subissent des cycles de dormance : initialement dormantes, elles sont capables de perdre leur inaptitude à germer puis de développer une dormance secondaire qui peut aussi être supprimée et ainsi de suite. Vraisemblablement, la plupart des semences qui séjournent dans le sol passent périodiquement d'un état dormant à un état non dormant et réciproquement, ceci jusqu'à ce que le travail du sol les place dans une tranche de sol d'épaisseur compatible avec leur germination. Les travaux de LONCHAMP *et al.* (1984) montrent que les époques de levées au champ correspondent au minimum de dormance (fig. 4). D'une manière générale, il apparaît que l'émergence des plantules est corrélée à un élargis-

sement de l'éventail des conditions environnementales souhaitables pour la germination (VEGIS, 1964 ; cf. fig. 1). Ainsi, dans nos régions tempérées, les semences des plantes annuelles d'été, dormantes en automne, perdent en hiver leur dormance qui s'installe de nouveau en été, tandis que les semences des plantes annuelles d'hiver subissent ces étapes respectivement au printemps, en été et en hiver. Dans les régions tropicales, l'apparition des plantules présente également une périodicité climatique liée essentiellement aux conditions d'humidité du sol (POPAY, 1976).

VI. SUPPRESSION DE LA DORMANCE

Il est bien connu qu'il existe de nombreux moyens pour supprimer la dormance (MAYER & POLJAKOFF-MAYBER, 1975 ; BEWLEY & BLACK, 1982 ; CÔME, 1982). Nous nous limiterons donc aux facteurs naturels capables de modifier le passage d'un état dormant à un état non dormant des semences restées à la surface du sol ou enfouies.

Le caractère cyclique de la dormance des semences enfouies suggère que les dormances primaires et secondaires sont supprimées aux mêmes époques de l'année et par les mêmes facteurs environnementaux (KARSSSEN, 1982).

Dans les conditions naturelles, la dormance de la plupart des semences d'espèces annuelles est levée principalement par 4 facteurs : lumière, alternance de température, stratification et présence d'ions nitrate ; mais d'autres facteurs tels que la composition gazeuse ou la teneur en eau du sol peuvent participer à la perte de dormance.

Les expériences de STEINBAUER & GRIGSBY (1957) montrent, à partir de 85 espèces de semences de mauvaises herbes issues de 15 familles, que 75 p. 100 germent mieux à des températures alternées qu'à des températures constantes, 30 p. 100 préfèrent la lumière à l'obscurité et 50 p. 100 germent mieux en présence qu'en absence d'ions nitrate. Bien que ces facteurs aient des effets séparés, ils stimulent davantage la germination lorsqu'ils agissent ensemble (KARSSSEN, 1980/1981b ; ROBERTS, 1981). Ainsi, soumises séparément à la lumière, aux alternances de températures (25 °C pendant 8 h et 15 °C pendant 16 h) et aux ions nitrate, les semences de *R. crispus* restent dormantes, mais si les 2 premiers facteurs sont appliqués ensemble, les semences sont capables de germer à 68 p. 100 et à 100 p. 100 lorsque les 3 facteurs sont combinés (VINCENT & ROBERTS, 1977). Des résultats similaires ont été obtenus avec des semences de chénopode, de renouée et de pâturin (ROBERTS & BENJAMIN, 1979). De même, les semences de *S. officinale*, enfouies pendant la période hivernale, perdent leur dormance primaire si le sol est bien pourvu en nitrate et, en l'absence de cet ion, elles développent au contraire une dormance secondaire (KARSSSEN, 1980/1981b). Il en est de même pour les semences de *P. persicaria* (KARSSSEN, 1980/1981b). Il est à souligner que l'ion potassium peut aussi empêcher une entrée en dormance secondaire des semences de *R. crispus* (LE DEUNFF, 1976).

La suppression de la dormance est toujours plus prononcée chez des semences enfouies dans le sol à des profondeurs variables que chez des semences con-

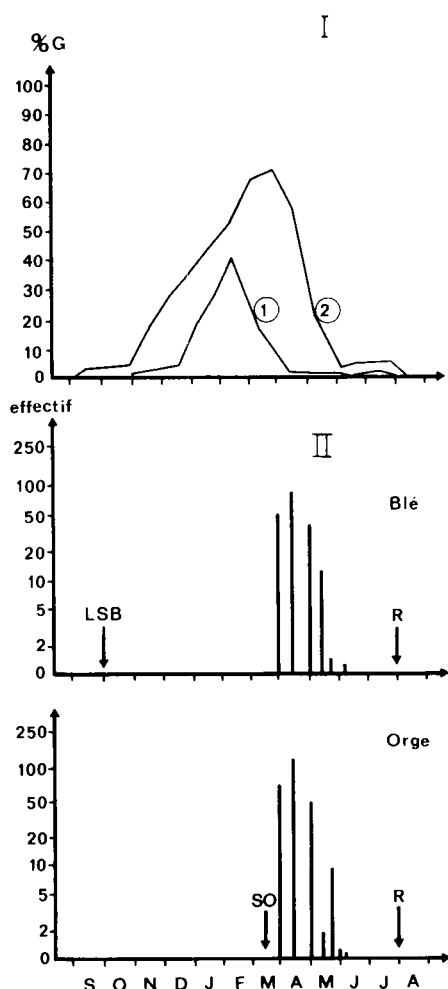


Figure 4

Relation entre les époques de levées au champ et les périodes de dormance minimales d'*Euphorbia exigua* L. (figure adaptée d'après LONCHAMP *et al.*, 1984).

I. — Evolution de la capacité germinative des semences d'*E. exigua* au cours de leur conservation dans le sol à 10 cm de la surface. Tests réalisés à l'obscurité à la température 15-10 °C (12 h/12 h) ; 1) 1^{re} année d'enfouissement, 2) 2^e année d'enfouissement.

II. — Chronologie des levées (exprimées en nombre d'individus/m²) dans un peuplement artificiel d'*E. exigua* sous monoculture de blé d'hiver et d'orge de printemps au cours d'une année culturale (1980-1981).

Les dates de labour, des semis de blé et d'orge et de récolte sont représentées respectivement par L, SB, SO et R.

Relationship between seedling emergence dates in the field and the period of minimum dormancy of *Euphorbia exigua* (adapted from data of LONCHAMP *et al.*, 1984).

I. Germination at alternating temperature 15/10 °C (12 h/12 h) in darkness of *E. exigua* seeds when removed from the field at different times after burial at a depth of 10 cm on 20-10-1980 ;

1) burial first year, 2) burial second year.

II. Seedling emergence dates of *E. exigua* from seeds sown under winter wheat and spring barley monocultures during one year of cropping (1980-1981).

The dates of ploughing, wheat and barley sowing and harvest are marked as L, SB, SO and R respectively.

servées au sec à la température du laboratoire ou au froid (ROBERTS & LOCKETT, 1975 ; CHADOËUF *et al.*, 1980 ; LONCHAMP & GORA, 1980 ; CHADOËUF-HANNEL & BARRALIS, 1983). Il est évident que lors de l'enfouissement, des changements fondamentaux dans

l'état physiologique des semences imbibées se produisent de manière plus importante que durant une conservation au sec, sans imbibition ni perturbation de facteurs physiques. Les effets de l'enfouissement ont été considérés comme dus à l'action des variations des conditions environnementales sur les modifications que subit la molécule du phytochrome (TAYLORSON, 1972 ; FRANKLAND, 1977 ; FROUD-WILLIAMS *et al.*, 1984) (cf. fig. 2 et chapitre IV-B). Mais les variations climatiques du sol peuvent également agir au niveau des structures entourant l'embryon et des teneurs en régulateurs de croissance à l'intérieur des semences.

Dans la nature, les cycles de dessiccation et d'humidification, les alternances de température, l'action des microorganismes favorisent la destruction de l'intégrité des enveloppes séminales qui imposent une dormance chez les semences d'un grand nombre d'espèces annuelles par leur rôle :

- d'obstacle mécanique à la sortie de la racicule (CROCKER, 1906 ; BARTON, 1965 ; BALLARD, 1973 ; JONES, 1974 ; EGLEY, 1979) ;

- de barrière à la pénétration de l'eau à l'intérieur des semences (BARTON, 1965 ; ROLSTON, 1978 ; CÔME, 1982) ou à la diffusion de l'oxygène vers l'embryon (CÔME, 1970 ; CÔME & TISSAOU, 1973 ; EDWARDS, 1973 ; CÔME, 1982) ;

- de filtre lumineux altérant la proportion des radiations rouge clair et rouge sombre perçues par l'embryon (KENDRICK, 1976 ; BEWLEY & BLACK, 1982) ;

- de réservoir d'inhibiteurs de germination (EVENARI, 1949 ; VAN SUMERE *et al.*, 1972 ; KETRING, 1973).

Les températures hivernales éliminent, généralement, les dormances embryonnaires. L'effet du froid modifierait les concentrations d'hormones à l'intérieur des semences, entraînant un nouvel équilibre entre inhibiteurs et promoteurs de germination. En fait, les recherches conduites avec les régulateurs de croissance ne mettent pas réellement en évidence le rôle de ces substances dans la régulation de la dormance embryonnaire (BLACK, 1980/1981 ; WALTON, 1980/1981). Les travaux de CÔME et de son équipe sur l'embryon de pommier ont conduit à l'idée que la dormance embryonnaire résulte de corrélations entre l'embryon et ses différents constituants (CÔME, 1982 ; CÔME & THEVENOT, 1982) et que la levée de dormance correspond à une altération de ces corrélations qui peut être de nature hormonale (CÔME, 1982). Ceci contribuerait donc à expliquer l'action d'autres facteurs physiques (températures élevées, anoxie...) dans la suppression de la dormance embryonnaire (CÔME & THEVENOT, 1982).

La participation des gaz de l'atmosphère du sol, l'oxygène en particulier, dans le processus de levée de dormance des semences enfouies n'est pas encore bien élucidée. Même si les expériences conduites au laboratoire établissent un lien étroit entre la teneur en oxygène et la régulation de la dormance (CÔME, 1982), il n'est absolument pas certain que, dans les conditions naturelles, les changements d'état dormant des semences soient le résultat direct des variations de l'environnement gazeux des semences (MAYER & POLJAKOFF-MAYBER, 1975). Des mesures de concentrations d'oxygène (O₂) et de gaz carbonique (CO₂), faites au

niveau des semences enfouies, indiquent que la teneur en O₂ ne descend jamais au-dessous de 19 p. 100 et que la teneur en CO₂ n'excède pas 0,5 p. 100, même si des fluctuations ont été enregistrées au cours de la période de mesures (KARSSSEN, 1980/1981*b*). Néanmoins, il est possible que la phase gazeuse dans laquelle est confinée une semence puisse varier : des situations d'aération insuffisante peuvent limiter la diffusion d'oxygène ; des excès d'eau dans le sol peuvent provoquer des situations de type asphyxique. Ces périodes temporaires d'anoxie peuvent intervenir sur les propriétés germinatives des semences comme l'ont montré LE DEUNFF (1976) avec des semences de *R. crispus*, CÔME & THEVENOT (1982) avec des embryons de pommier ou des semences de plantes cultivées. Il est à noter cependant que les semences résistent assez bien à l'anoxie et qu'elles sont capables d'entrer en vie ralentie lors d'une anoxie prolongée à laquelle elles sont soumises (RAYMOND & PRADET, 1980). Ainsi, indépendamment de l'activité respiratoire, différentes voies métaboliques qui ne fonctionnaient pas en aérobie peuvent s'ouvrir aux tissus vivants placés dans un « état anoxique » (MORISSET *et al.*, 1982). Ceci pourrait donc contribuer à modifier le potentiel germinatif des semences soumises à des conditions d'anoxie.

Les semences imbibées peuvent modifier leur sensibilité à différents facteurs environnementaux qui agissent seuls ou simultanément. La germination d'*A. retroflexus*, par exemple, est stimulée par la lumière, l'éthylène ou les hautes températures lorsque ces facteurs sont appliqués séparément au cours des premières heures d'imbibition, mais après 48 h, les semences ne répondent plus à chaque facteur et la dormance n'est levée que par la combinaison des 3 (SCHONBECK & EGLEY, 1981). De même, chez *R. crispus*, la dormance secondaire est partiellement ou totalement levée selon le moment d'intervention des facteurs physiques ou chimiques après la phase d'induction de dormance (LE DEUNFF, 1980).

Apparemment, la séquence des événements métaboliques dans les semences imbibées ou au cours de leur imbibition jouerait un rôle primordial dans le processus de levée de dormance (KATOH & ESASHI, 1975 ; KARSSSEN, 1976 ; SCHONBECK & EGLEY, 1981). Ceci pourrait permettre d'expliquer le comportement germinatif des semences de mauvaises herbes dans les conditions naturelles.

VII. CONCLUSION

Les levées de plantules de mauvaises herbes sont très dépendantes des conditions agroclimatiques et, chez la majorité des espèces annuelles, le succès de l'installation d'une jeune plante à partir d'une semence dépend de l'exploitation des conditions environnementales dans lesquelles sont confinées les

semences. Les différents types de dormance revus dans cet article permettent aux mauvaises herbes de mieux exploiter leur capacité de renouvellement et de persistance ; GRIME (1981) parle de « regenerative strategies ».

— Les dormances primaires constitueraient une « predictive strategy » (BEGON & MORTIMER, 1981) : elles retardent la germination sitôt la chute des semences à la surface du sol permettant ainsi de surmonter les conditions défavorables à leur établissement. La caractéristique essentielle de ces mécanismes réside dans l'existence d'une hétérogénéité de dormance parmi les semences produites par un même individu ou par des individus d'une même population.

— Les dormances secondaires et les inhibitions de germination représenteraient une « consequential strategy » (BEGON & MORTIMER, 1981) qui survient lorsque les conditions environnementales deviennent néfastes à leur cycle biologique. Ceci se rencontre très souvent dans nos régions tempérées où la colonisation a lieu principalement avant et après la période froide, c'est-à-dire en automne et au printemps.

L'association de ces 2 types de dormance permet de comprendre l'aptitude, pour les mauvaises herbes, à s'adapter à tout contexte écologique, ce que JAIN (1979) appelle « adaptative strategy ».

Le rôle adaptatif de la dormance des semences de mauvaises herbes est associé à l'existence d'un stock de semences viables dans le sol (GRIME, 1981). THOMPSON & GRIME (1979) et GRIME (1981) différencient, dans nos régions tempérées, un potentiel semencier transitoire et un potentiel semencier permanent. C'est à partir de ce dernier que les mauvaises herbes sont capables de se renouveler et d'envahir les cultures. Leur apparition cyclique est déterminée à la fois par les propres caractéristiques des semences acquises sur les pieds-mères et par leur micro-environnement. Il est bien évident que les changements des conditions agroclimatiques conditionnent la profondeur de la dormance des semences et, de ce fait, leur sensibilité vis-à-vis de leur environnement. Or, dans le « système environnement-semences », plusieurs facteurs interagissent (KARSSSEN, 1982), ce qui rend difficile la compréhension des divers phénomènes impliqués dans les mécanismes de levée et d'entrée en dormance. Une meilleure compréhension de ces phénomènes ne sera possible que dans la mesure où les études physiologiques et biochimiques de la dormance ou de la germination intégreront l'environnement des semences, c'est-à-dire le sol.

Reçu le 25 octobre 1984.
Accepté le 16 avril 1985.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie Messieurs BARRALIS & GASQUEZ du Laboratoire de Malherbologie (I.N.R.A., Dijon) et les trois lecteurs pour les conseils qu'ils lui ont prodigués.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Arthur J. C., 1895. Delayed germination of cocklebur seeds and other paired seeds. *Promotion Agric. Sci.*, **16**, 70.
- Ballard, 1973. Physical barriers to germination. *Seed Sci. Technol.*, **1**, 285-303.
- Barralis G., 1970. La biologie du vulpin des champs (*Alopecurus agrestis* L.). I. Dormance et faculté germinative. *Rev. gén. Bot.*, **77**, 429-443.
- Bartley M. R., Frankland B., 1984. Phytochrome intermediates and action spectra for light perception by dry seeds. *Plant Physiol.*, **74**, 601-604.
- Barton L. V., 1965. Dormancy in seeds imposed by the seed coat, 727-745. In Rutland W. : « *Differentiation and development* ». Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- Baskin J. W., Baskin C. C., 1976. High temperature requirement for after-ripening in seeds of winter annuals. *New Phytol.*, **77**, 619-624.
- Baskin J. W., Baskin C. C., 1980. Ecophysiology of secondary dormancy in seeds of *Ambrosia artemisiifolia*. *Ecology*, **61**, 475-480.
- Begon M., Mortimer M., 1981. Life history strategies, 141-158. In « *Population ecology a unified study of annuals and plants* ». Blackwell Sci. Publ., 200 p.
- Bewley J. D., Black M., 1982. *Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination*. Vol 2 : *Viability, dormancy and environmental control*. Springer Verlag Berlin, 547 p.
- Black M., 1980/1981. The role of endogenous hormones in germination and dormancy. *Isr. J. Bot.*, **29**, 181-192.
- Chadoëuf-Hannel R., 1979. Etude sur les possibilités de germination de différents lots de semences d'une mauvaise herbe : *Amaranthus bouchonii* Thell. *Bull. Sci. Bourgogne*, **32** (2), 43-52.
- Chadoëuf-Hannel R., 1981. *Contribution à l'étude de l'hétérogénéité des possibilités germinatives des graines d'une mauvaise herbe : Amaranthus retroflexus* L. Thèse Doct. Ing., Dijon, 163 p.
- Chadoëuf-Hannel R., Barralis G., 1982a. Influence de différents régimes hydriques sur la croissance végétative, le poids et la germination des graines d'une mauvaise herbe cultivée en serre : *Amaranthus retroflexus* L. *Agronomie*, **2** (9), 835-841.
- Chadoëuf-Hannel R., Barralis G., 1982b. Comportement germinatif des graines d'*Amaranthus retroflexus* L. récoltées dans les conditions naturelles. *Weed Res.*, **22**, 361-369.
- Chadoëuf-Hannel R., Barralis G., 1983. Evolution de l'aptitude à germer des graines d'*Amaranthus retroflexus* L. récoltées dans différentes conditions, au cours de leur conservation. *Weed Res.*, **23**, 109-117.
- Chadoëuf-Hannel R., Monin J., 1980. Recherche des causes possibles de l'hétérogénéité germinative des graines d'*Amaranthus retroflexus* L. récoltées dans les conditions naturelles. *Bull. Soc. Ecophysiol.*, **5** (2), 149-154.
- Chadoëuf R., Magniere J. P., Lonchamp J. P., Barralis G., 1980. Evolution comparée de la faculté germinative de semences de mauvaises herbes enfouies ou conservées au sec. *VI^e Coll. Int. Ecol. Biol. Syst. Mauvaises Herbes*, Montpellier, 103-112.
- Chaussat R., 1977. Comparaison des poids et des propriétés germinatives de semences de l'épillet de blé (*Triticum aestivum* L.) à celles de l'épillet d'*Aegilops ovata* L. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **284**, série D, 149-152.
- Côme D., 1970. *Les obstacles à la germination*. Masson & Cie, Paris, 162 p.
- Côme D., 1975. Quelques problèmes de terminologie concernant les semences et leur germination, 11-26. In Chaussat R. & Le Deunff Y. : « *La germination des semences* », Gauthier-Villars, 232 p.
- Côme D., 1982. Germination, 129-225. In Mazliak P. : « *Croissance et développement. Physiologie Végétale II* », Hermann, 465 p.
- Côme D., Thevenot C., 1982. Environmental control of embryo dormancy and germination, 271-298. In Khan A. A. : « *The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination* ». Elsevier Biomedical Press, Amsterdam, New York, Oxford, 547 p.
- Côme D., Tissaoui T., 1973. Interrelated effects of imbibition, temperature and oxygen on seed germination, 157-167. In Heydecker W. : « *Seed ecology* », Butterworths, London, 578 p.
- Cone J. W., Spruit C. J. P., 1983. Imbibition conditions and seed dormancy of *Arabidopsis thaliana*. *Physiol. Plant.*, **59**, 416-420.
- Crocker W., 1906. Role of seed coats in delayed germination. *Bot. Gaz.*, **42**, 265-291.
- Datta S. C., Gutterman Y., Evenari M., 1972. The influence of the origin of the mother plant on yield and germination of their caryopses in *Aegilops ovata*. *Planta*, **105**, 155-164.
- Do Cao T., Attims Y., Corbineau F., Côme D., 1978. Germination des graines produites par les plantes de deux lignées d'*Oldenlandia corymbosa* L. (Rubiaceae) cultivées dans des conditions contrôlées. *Physiol. Vég.*, **16**, 521-531.
- Duke S. O., Egley G. H., Rege B. J., 1977. Model for variable light sensitivity in imbibed dark-dormant seeds. *Plant Physiol.*, **59**, 244-249.
- Dumas E., Monin J., Arnal C., 1976. Prédétermination de la dormance des graines de *Capsella bursa pastoris* L. au moment de leur dissémination. *C. R. Coloma, V^e Coll. Int. Ecol. Biol. Mauvaises Herbes*, Dijon, 311-318.
- Edwards M. M., 1973. Seed dormancy and seed environment internal oxygen relationships, 169-187. In Heydecker W. : « *Seed ecology* », Butterworths, Londres, 578 p.
- Egley G. H., 1979. Seed coat impermeability and germination of showy crotalaria (*Crotalaria spectabilis*) seeds. *Weed Sci.*, **27**, 355-360.
- Esashi Y., Leopold C., 1968. Physical forces in dormancy and germination of *Xanthium* seeds. *Plant Physiol.*, **43**, 871-876.
- Evenari M., 1949. Germination inhibitors. *Bot. Rev.*, **15**, 153-194.
- Evenari M., 1957. Les problèmes physiologiques de la germination. *Bull. Soc. Fr. Physiol. Vég.*, **3**, 105-124.
- Evenari M., Kadouri A., Gutterman Y., 1977. Ecophysiological investigations on the amphicarp of *Emex spinosa* L. *Campd. Flora*, **166**, 223-238.
- Fisher R. F., 1979. Allelopathy. In Horsfall J. G. & Cowling E. B. : « *Plant Disease* », IV, 313-330. Academic Press Inc., 466 p.
- Frankland B., 1977. Phytochrome control of seed germination in relation to the light environment, 471-491. In Smith H. : « *Light and plant development* », Butterworths, London.
- Frankland B., 1980. Phytochrome and seed germination. *What's new in plant physiology*, **11**, 29-32.
- Froud-Williams R. J., Drennan D. S. H., Chancellor R. J., 1984. The influence of burial and dry storage upon cyclic changes in dormancy, germination and response to light in seeds of various arable weeds. *New Phytol.*, **96**, 473-481.
- Gorski T., 1975. Germination of seeds in the shadow of plants. *Physiol. Plant.*, **34**, 342-346.
- Gray D., Thomas T. H., 1982. Seed germination and seedling emergence as influenced by the position of development of the seed on, and chemical applications to, the parent plant, 81-110. In Khan A. A. : « *The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination* », Elsevier Biomedical Press, Amsterdam, New York, Oxford, 547 p.
- Gresswell E. G., Grime J. P., 1981. Induction of a light requirement during seed development and its ecological consequences. *Nature*, **291**, 583-585.
- Grime J. P., 1981. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley J. & Sons, New York, 222 p.
- Gutterman Y., 1972. Differences in the progeny due to day length and hormone treatment of the mother plant, 59-80. In Heydecker W. : « *Seed ecology* », Butterworths, Londres, 578 p.
- Gutterman Y., 1978. Germinability of seeds as function of the maternal environment. *Acta Horticulturae*, **83**, 49-55.
- Gutterman Y., 1980/1981. Influences on seed germinability phenotypic maternal effect during seed maturation. *Isr. J. Bot.*, **29**, 105-117.

- Gutterman Y.**, 1982. Phenotypic maternal effect of photoperiod on seed germination, 67-79. In Khan A. A. : « *The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination* », Elsevier Biomedical Press, Amsterdam, New York, Oxford, 547 p.
- Harper J. L.**, 1957. The ecological significance of dormancy and its importance in weed control. *Proc. 4th Int. Cong. Crop Protection*, Hamburg, 415-420.
- Harper J. L.**, 1977. *Population biology of plants*. Academic Press London, 892 p.
- Harper J. L., Mc Naughton I. H.**, 1960. The inheritance of dormancy in inter and intraspecific hybrids of *Papaver*. *Heredity*, **15**, 315-320.
- Hayes R. G., Klein W. H.**, 1974. Spectral quality of light during development of *Arabidopsis thaliana* plants in regulating seed germination. *Plant and Cell Physiol.*, **15**, 643-653.
- Hendricks S. B., Van Der Woude W. J.**, 1983. How phytochrome acts. Perspectives on the continuing quest, 3-23. In Shropshire W. J. R. & Morh H. : « *Encyclopedia of plant physiology* », New series, 16 B, *Photomorphogenesis*, Berlin Springer Verlag.
- Holm R. E.**, 1972. Volatile metabolites controlling germination in buried weed seeds. *Plant Physiol.*, **50**, 293-297.
- Holmes M. G.**, 1983. Perception of shade. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B **303**, 503-521.
- Jackson J. R., Willemsen R. W.**, 1976. Allelopathy in the first stages of secondary succession on the piedmont of New Jersey. *Am. J. Bot.*, **63**, 1015-1020.
- Jacques R.**, 1968. Action de la lumière par l'intermédiaire du phytochrome sur la germination, la croissance et le développement de *Chenopodium polyspermum* L. *Physiol. Vég.*, **6** (2), 137-164.
- Jain S. K.**, 1979. Adaptive strategies : polymorphism, plasticity and homeostasis, 160-187. In Solbrig O. T., Jain S., Johnson G. B., Raven P. H. : « *Topics in plant population biology* », Columbia University, Press N. Y.
- Jain S. K.**, 1982. Variation and adaptive role of seed dormancy in some annual grassland species. *Bot. Gaz.*, **143** (1), 101-106.
- Jana S., Acharya N. S., Naylor J. M.**, 1979. Dormancy studies in seed of *Avena fatua*. 10. On the inheritance of germination behaviour. *Can. J. Bot.*, **57** (15), 1663-1667.
- Jana S., Naylor J. M.**, 1980. Dormancy studies in seed of *Avena fatua*. 11. Heritability for seed dormancy. *Can. J. Bot.*, **58** (1), 91-93.
- Jauzein P.**, 1979. *Physiologie de la germination des graines de Sinapis arvensis* L. Thèse 3^e cycle, Paris, 161 p.
- Johnson L. P. V.**, 1935. The inheritance of delayed germination in hybrids of *Avena fatua* and *Avena sativa*. *Can. J. Res.*, **13**, 367-387.
- Jones R. L.**, 1974. The structure of the lettuce endosperm. *Planta*, **121**, 133-146.
- Karssen C. M.**, 1970. The light promoted germination of the seeds of *Chenopodium album* L. III. The effects of the photoperiod during growth and development of the plants on the dormancy of the produced seeds. *Acta Bot. Neerl.*, **19**, 81.
- Karssen C. M.**, 1976. Two sites of hormone action during germination of *Chenopodium album* seeds. *Physiol. Plant.*, **36**, 264-270.
- Karssen C. M.**, 1980/1981a. Environmental conditions and endogenous mechanisms involved in secondary dormancy of seeds. *Isr. J. Bot.*, **29**, 45-64.
- Karssen C. M.**, 1980/1981b. Patterns of change in dormancy during burial of seeds in soil. *Isr. J. Bot.*, **29**, 65-73.
- Karssen C. M.**, 1982. Seasonal patterns of dormancy in weed seeds, 243-270. In Khan A. A. : « *The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination* ». Elsevier Biomedical Press Amsterdam, New York, 547 p.
- Katoh H., Esashi Y.**, 1975. Dormancy and impotency of cocklebur seeds. II. Phase sequence in germination process. *Plant Cell Physiol.*, **61**, 697-706.
- Kendrick R. E.**, 1976. Photocontrol of seed germination. *Sci. Prog. Oxf.*, **63**, 347-367.
- Kendrick R. E., Spruit C. J. P.**, 1977. Phototransformations of phytochrome. *Photochem. Photobiol.*, **26**, 201-214.
- Ketring D. L.**, 1973. Germination inhibitors. *Seed Sci. Technol.*, **1**, 305-324.
- Khan A. A.**, 1980/1981. Hormonal regulation of primary and secondary seed dormancy. *Isr. J. Bot.*, **29**, 207-221.
- Khan A. A.**, 1982. Gibberellins and seed development, 111-135. In Khan A. A. : « *The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination* », Elsevier Biomedical Press New York, Oxford, 547 p.
- Khan A. A., Saminy C.**, 1982. Hormones in relation to primary and secondary seed dormancy, 203-241. In Khan A. A. : « *The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination* », Elsevier Biomedical Press Amsterdam, New York, Oxford, 547 p.
- Kigel J., Ofir M., Koller D.**, 1977. Control of the germination responses of *Amaranthus retroflexus* L. seeds by their parental photo-thermal environment. *J. Exp. Bot.*, **28**, 1125-1136.
- King T. J.**, 1975. Inhibition of seed germination under leaf canopy in *Arenaria serpyllifolia*, *Veronica arvensis* and *Cerastium holosteoides*. *New Phytol.*, **75**, 87-90.
- Le Deunff Y.**, 1976. *Observations de la dormance des semences de Rumex crispus* L. Thèse Doct. d'Etat Sci. Nat., Rouen, 105 p.
- Le Deunff Y.**, 1980. Quelques observations sur la germination et la dormance des semences de *Rumex crispus* L. *VI^e Coll. Int. Ecol. Biol. Syst. Mauvaises Herbes*, Montpellier, 73-82.
- Lonchamp J. P., Chadœuf R., Barralis G.**, 1984. Evolution de la capacité germinative des semences de mauvaises herbes enfouies dans le sol. *Agronomie*, **4** (7), 671-682.
- Lonchamp J. P., Gora M.**, 1980. Effet de l'enfouissement sur les exigences germinatives des mauvaises herbes. *VI^e Coll. Int. Ecol. Biol. Syst. Mauvaises Herbes*, Montpellier, 113-122.
- Marbach I., Mayer A. M.**, 1974. Permeability of seed coats to water as related to drying conditions and metabolism of phenolics. *Plant Physiol.*, **54**, 817-820.
- Marbach I., Mayer A. M.**, 1975. Changes in catechol oxidase and permeability to water in seed coats of *Pisum elatius* during seed development and maturation. *Plant Physiol.*, **56**, 93-96.
- Maun M. A., Cavers P. B.**, 1971. Seed production and dormancy in *Rumex crispus* L. II. The effect of removal of various proportions of flowers at anthesis. *Can. J. Bot.*, **49**, 1841-1848.
- Mayer A. M.**, 1980/1981. Germination research. The state of the art. *Isr. J. Bot.*, **29**, 1-3.
- Mayer A. M., Poljakoff-Mayber A.**, 1975. *The germination of seeds*. Pergamon Press, Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris et Braunschweig, 192 p.
- Montégut J.**, 1975. Ecologie de la germination des mauvaises herbes, 191-217. In Chaussat R., Le Deunff Y. : « *La germination des semences* », Gauthiers Villars, 162 p.
- Morisset C., Raymond P., Mocquet B., Pradet A.**, 1982. Adaptation des végétaux à l'hypoxie et à l'anoxie. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **129**, *Actual. Bot.*, **2**, 73-89.
- Naylor J. M.**, 1983. Studies on the genetics control of some physiological processes in seeds. *Can. J. Bot.*, **61**, 3561-3567.
- Peters N. C. B.**, 1982. Production and dormancy of wild oat (*Avena fatua*) seed from plants grown under soil water stress. *Ann. Appl. Biol.*, **100**, 189-196.
- Popay A. I.**, 1976. Investigations into the behaviour of the seeds of some tropical weeds. III. Patterns of emergence. *E. Afr. Agric. For. J.*, **41** (4), 304-312.
- Pourrat Y., Jacques R.**, 1975. The influence of photoperiodic conditions received by the mother plant on morphological and physiological characteristics of *Chenopodium polyspermum* seeds. *Plant Sci. Lett.*, **4**, 273-279.
- Putman A. R.**, 1983. Allelopathy chemical interaction between plants. *What's new in Plant Physiol.*, **14** (6), 21-24.
- Raymond P., Pradet A.**, 1980. Stabilization of adenine nucleotide ratios at various values by an oxygen limitation of respiration in germinating lettuce (*Lactuca sativa*) seeds. *Biochem. J.*, **190**, 39-44.
- Richardson S. G.**, 1979. Factors influencing the development of primary dormancy in wild oats seeds. *Can. J. Plant Sci.*, **59**, 777-784.
- Roberts E. H.**, 1972. Dormancy : Factor affecting seed survival in the soil, 321-359. In Roberts E. H. : « *Viability of seeds* », Chapman & Hall, London, 448 p.
- Roberts E. H., Benjamin S. K.**, 1979. The interaction of light, nitrate and alternating temperature on the germination of *Chenopo-*

- dium album*, *Capsella bursa pastoris* and *Poa annua* before and after chilling. *Seed Sci. Technol.*, **7**, 379-392.
- Roberts H. A.**, 1981. Seed banks in soils. *Adv. in Appl. Biol.*, **6**, 1-55.
- Roberts H. A., Lockett P. M.**, 1975. Germination of buried and dry stored seeds of *Stellaria media*. *Weed Res.*, **15**, 199-204.
- Roberts H. A., Lockett P. M.**, 1978. Seed dormancy and periodicity of seedling emergence in *Veronica hederifolia* L. *Weed Res.*, **18**, 41-48.
- Rollin P.**, 1970. *Phytochrome, photomorphogénèse et photopériodisme*. Masson et Cie, Paris, 136 p.
- Rolston M. P.**, 1978. Water impermeable seed dormancy. *Bot. Rev.*, **44**, 365-396.
- Sanchez R. A., Eyherabide G., De Miguel L.**, 1981. The influence of irradiance and water deficit during fruit development on seed dormancy in *Datura ferox* L. *Weed Res.*, **21**, 127-132.
- Schonbeck M. W., Egley G. H.**, 1981. Phase sequence of redroot pigweed seed germination response to ethylene and other stimuli. *Plant Physiol.*, **68**, 175-179.
- Sexsmith J. J.**, 1969. Dormancy of wild oat seed produced under various temperature and moisture conditions. *Weed Sci.*, **17**, 405-407.
- Schropshire W. J.**, 1973. Photoinduced parental control of seed germination and the spectral quality of solar radiation. *Solar Energy*, **15**, 99-105.
- Silvertown J. W.**, 1984. Phenotypic variety in seed germination behavior : The ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. *Am. Nat.*, **124**, 1-16.
- Smith H.**, 1975. *Phytochrome and photomorphogenesis*, New York, Mc Graw Hill, 235 p.
- Smith H.**, 1982. Light quality, photoperception and plant strategy. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **33**, 481-518.
- Smith H., Morgan D. C.**, 1983. The function of phytochrome in nature, 491-517. In Shropshire W. J. R., Morh H. : « *Encyclopaedia of plant physiology* », New series, 16 B, *Photomorphogenesis*, Berlin Springer Verlag.
- Steinbauer G. P., Grigsby B.**, 1957. *Weeds*, **5**, 175-182 (Cités par Karssen C. M., 1982).
- Stoller E. W., Wax L. M.**, 1974. Dormancy changes and fate of some annual weed seeds in the soil. *Weed Sci.*, **22**, 151-155.
- Taylorson R. B.**, 1970. Changes in dormancy and viability of weed seeds in soils. *Weed Sci.*, **18**, 265-269.
- Taylorson R. B.**, 1972. Phytochrome controlled changes in dormancy and germination of buried weed seeds. *Weed Sci.*, **20**, 417-422.
- Taylorson R. B.**, 1982. Interaction of phytochrome and others factors in seed germination, 323-345. In Khan A. A. : « *The physiology and biochemistry of seed development dormancy and germination* », Elsevier Biomedical Press Amsterdam, New York, Oxford, 547 p.
- Taylorson R. B., Borthwick H. A.**, 1969. Light filtration by foliar canopies. Significance for light controlled weed seed germination. *Weed Sci.*, **17**, 48-51.
- Taylorson R. B., Hendricks S. B.**, 1973. Phytochrome transformation and action in seeds of *Rumex crispus* L. during secondary dormancy. *Plant Physiol.*, **52**, 475-479.
- Thompson K., Grime J. P.**, 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.*, **67**, 893-921.
- Thurston J. M.**, 1969. The importance of weed biology in the control of weeds in winter wheat. *III^e Coll. Biol. Mauvaises Herbes*, Grignon, 1-19.
- Totterdell S., Roberts E. H.**, 1979. Effects of low temperatures on the loss of innate dormancy and the development of induced dormancy in seeds of *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus* L. *Plant Cell Environ.*, **2**, 131-137.
- Twentyman J. D.**, 1974. Environmental control of dormancy and germination in the seeds of *Cenchrus longispinus* (Hack.) Fern. *Weed Res.*, **14**, 1-11.
- Van Sumere C. F., Cottenie J., De Greef J., Kint J.**, 1972. Biochemical studies in relation to the possible germination regulatory role of naturally occurring coumarin and phenolics. *Recent Adv. Phytochem.*, **4**, 165-221.
- Vegis A.**, 1964. Dormancy in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **15**, 185-224.
- Vincent E. M., Roberts E. H.**, 1977. The interaction of light, nitrate and alternating temperature in promoting the germination of dormant seeds of common weed species. *Seed Sci. Technol.* **5**, 659-670.
- Walton D. C.**, 1980/1981. Does ABA play a role in seed germination ? *Isr. J. Bot.*, **29**, 168-180.
- Wesson G., Wareing P. F.**, 1969a. The induction of light sensibility in weed seeds by burial. *J. Exp. Bot.*, **20**, 414-425.
- Wesson G., Wareing P. F.**, 1969b. The role of light in the germination of naturally occurring populations of buried weed seeds. *J. Exp. Bot.*, **20**, 402-413.
- Willemssen R. W.**, 1975. Effect of stratification temperature and germination temperature on germination and the induction of secondary dormancy in common ragweed seeds. *Am. J. Bot.*, **62**, 1-5.
- Williams J. T., Harper J. L.**, 1965. Seed polymorphism and germination. I. The influence of nitrates and low temperature on the germination of *Chenopodium album*. *Weed Res.*, **5**, 141-150.

Le Directeur de publication : J. HOMMEL

I.N. 5.036.005

Dépôt légal : Octobre 1985. N° d'impression : 34265

CPPAP n° 1553 AD