

GERMINATION ET DISPERSION DES GRAINES CHEZ *GLAUCIUM FLAVUM* CRANTZ (*PAPAVERACEAE*)

Arnaud MARTIN

RÉSUMÉ. *Germination et dispersion des graines chez *Glaucium flavum* Crantz (Papaveraceae).* De nombreuses espèces de plantes pionnières produisent deux types de graines, les unes sont migrantes et les autres ne sont pas migrantes. Généralement, les graines migrantes ne sont pas dormantes tandis que les graines non migrantes sont dormantes. Dans la présente étude, cette hypothèse est testée avec les graines de *Glaucium flavum*, à l'aide d'un processus expérimental faisant intervenir ces deux types de graines mais aussi la variation inter- et intra-individuelle. Les résultats ne vérifient pas les prédictions de départ. Les graines migrantes présentent plus de dormance que les graines non migrantes. Chez cette espèce la dormance des graines migrantes est à considérer avec la synaptospermie. La dormance peut être une adaptation à la compétition interindividuelle au moment de la levée des plantules.

Mots clé. *Glaucium flavum*, *Papaveraceae*, graines migrantes, dormance, germination, synaptospermie.

ABSTRACT. *Seed germination and dispersal in *Glaucium flavum* Crantz (Papaveraceae).* Many plant species produce two kind of seeds, dispersed seeds and non-dispersed seeds. Generally, dispersed seeds have no dormancy while non-dispersed seeds have. In the present paper, this hypothesis is tested with *Glaucium flavum* seeds, through an experimental framework, which also included inter- and intra-individual variation. Results do not sustain the predictions. Dispersed seeds are more dormant than the others. In this species, dormancy in dispersed seeds must be considered with synaptospermy. Dormancy can be an adaptation to seedling competition.

Key words. *Glaucium flavum*, *Papaveraceae*, seed dispersal, dormancy, germination, synaptospermy.

INTRODUCTION

Les populations de plantes sont sujettes à des extinctions dues aux perturbations aléatoires des habitats par les incendies, les inondations, les érosions, etc. (White, 1979). Les perturbations jouent un rôle majeur dans l'hétérogénéité de la structure spatiale et temporelle ainsi que dans la dynamique des communautés naturelles. Elles sont des agents

de sélection naturelle dans l'évolution des stratégies adaptatives (Sousa, 1984). Pour qu'une espèce se maintienne, il faut que de nouvelles populations puissent être fondées pour remplacer celles qui ont été éliminées par les perturbations. Ces nouvelles populations sont fondées par des graines migrantes ou à partir des graines de la banque du sol. Certaines espèces produisent deux types de graines: les unes ont les caractéristiques de graines

migrantes et les autres non. Plusieurs de ces espèces ont fait l'objet de nombreux travaux, tant au point de vue de la dynamique de dispersion, qu'au point de vue des caractéristiques biologiques des graines et des espèces (Venable & Lawlor, 1980; Schat, 1981; Telenius & Tortenson, 1989; Olivieri *et al.*, 1983; Venable & Levin, 1985; Venable *et al.*, 1987). Une synthèse de quelques uns de ces travaux est proposée par Olivieri & Berger (1985). Une des caractéristiques des graines migrantes, c'est qu'elles n'ont généralement pas de dormance alors que les graines non migrantes sont généralement dormantes (Olivieri & Berger, 1985). Cette caractéristique permet de maximiser la reproduction (Venable & Lawlor, 1980); elle permet la fondation rapide de nouvelles populations par les graines migrantes et assure la formation d'une banque de graines (Olivieri & Berger, 1985). La problématique de la dispersion des graines à été largement abordée dans les modèles de métapopulation (Olivieri *et al.*, 1990).

La dormance est aussi parfois fonction de l'époque de la maturation morphologique des graines. Mineau (1990) montre que les diaspores de *Scabiosa atropurpurea* ont une dormance qui varie en fonction de l'époque de leur maturation, ce qui présente une adaptation à la sécheresse estivale méditerranéenne.

Cette étude a été réalisée à partir des graines de *Glaucium flavum* Crantz. Cette espèce est un hémicryptophyte dont l'aire de répartition s'étend sur toutes les côtes du sud et de l'ouest de l'Europe, mais elle est signalée dans de nombreux pays d'Europe Centrale (Mowat, 1964). Cette espèce pousse communément sur les sols fréquemment perturbés du bord de mer (Scott, 1962). Elle fait partie de l'association *Glaucieto-scrophularietum caninae* (Braun-Blanquet, 1952). Il s'agit d'une association pionnière, que l'on retrouve sur les bords de rivières méditerranéennes françaises, sur des alluvions

de sables grossiers et de graviers.

Après la germination, la plantule de *G. flavum* évolue en une rosette juvénile. Après une période de latence, le méristème apical de cette rosette évolue en un axe inflorescentiel. Ensuite, la mort de la plante peut mettre en place un système végétatif de survie, composé de rosettes de renouvellement (figure 1a). Scott (1962) parle d'un système de rosettes bisannuelles, parce que, d'une part elles fleurissent l'année suivante de leur apparition, et d'autre part elles meurent à la fin de la floraison. L'axe inflorescentiel est composé par un axe orthotrope (A1), qui, après avoir produit de 4 à 5 feuilles, évolue en fleur. A l'aisselle de chacune des feuilles se développe un axe d'ordre 2 (A2), qui, après avoir initié 2 ou 3 feuilles, évolue en fleur, etc. (figure 1b). Le fruit est une capsule composée de quatre carpelles, de forme silicoïde. Les graines, de petite taille (1 mm) ont une forme identique. Toutefois, à maturité, certaines sont libres dans le fruit, alors que les autres restent incluses dans la moelle centrale formant la fausse cloison entre les deux carpelles fertiles (figure 1c). A la maturité du fruit, les deux carpelles stériles complètement desséchés s'écartent: les graines libres tombent directement sur le sol, tandis que les graines emprisonnées tombent plus tardivement et sont dispersées avec la moelle qui les enrobe.

Une simple expérience au laboratoire m'a permis de constater que la moelle conférait aux graines emprisonnées une meilleure flottabilité que celle des graines libres. *G. flavum* étant une espèce qui vit dans des milieux perturbés et souvent proches de l'eau, les graines qui flottent peuvent migrer à l'aide des cours d'eau ou des courants marins et fonder de nouvelles populations. Dans la suite du texte, je qualifierai de graines migrantes les graines incluses dans la moelle et de graines non migrantes, les graines libres.

Notre étude consiste donc à vérifier deux hypothèses:

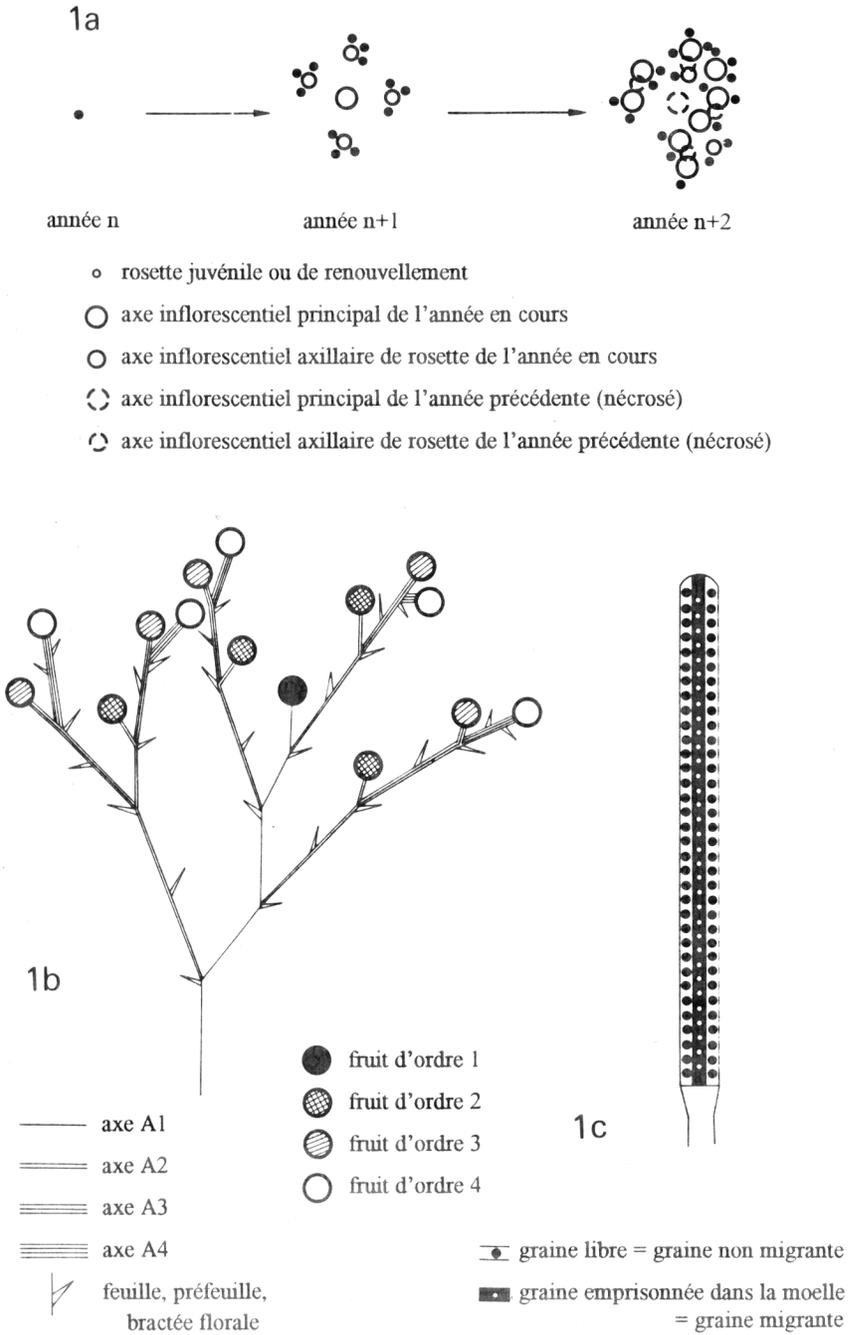


Figure 1: (a) schéma de l'évolution des rosettes de *G. flavum*, (b) schéma de la morphologie d'un axe inflorescentiel, (c) schéma de la disposition des graines à l'intérieur du fruit. (a) *schema of rosette plant evolution of G. flavum*, (b) *schema of inflorescence axis morphology*, (c) *schema of seeds arrangement in the fruit*.

1. L'hypothèse d'une dormance chez les graines non migrantes et une absence de dormance chez les graines migrantes (Olivieri & Berger, 1985).

2. Vérifier l'hypothèse d'une évolution de la dormance en fonction de l'époque de maturation morphologique des graines (Mineau, 1990).

Pour la première hypothèse (les graines migrantes n'ont pas de dormance tandis que les graines non migrantes sont dormantes), l'expérience consiste à étudier la germination sous deux conditions expérimentales. L'une où la dormance a été artificiellement levée par un prétraitement approprié et l'autre sans traitement. Le prétraitement de levée de dormance est un prétraitement par le froid (stratification), car d'autres *Papaveraceae* comme *Papaver rhoeas* L. présentent une dormance tégumentaire levée par le froid hivernal qui permet la germination au printemps (Harper & Mc Naughton, 1960). Pour les graines migrantes, l'étude a également consisté à comparer la germination de ces graines quand elles sont encore incluses dans leur moelle et quand elles sont extraites de leur moelle.

La deuxième hypothèse est testée par la comparaison de la germination des graines des différents fruits en fonction des ordres des axes inflorescentiels. En effet, la maturation des graines dans les fruits d'ordre 1 intervient environ 2 mois avant la maturation des graines des fruits d'ordre 4.

MATERIEL ET METHODES

Les graines utilisées pour les études de la germination proviennent d'individus échantillonnés sur le bord d'un étang situé au sud de Montpellier (43°30'N, 3°48'E). Pour chaque individu, les fruits d'un même ordre ont été mélangés, et les graines utilisées pour les tests ont été prises au hasard dans les mélanges ainsi constitués. Les graines de 12

individus ont été utilisées pour les tests germinatifs avec prétraitement et les graines de 4 individus ont été utilisées pour les tests germinatifs sans prétraitement.

Les graines ont été conservées dans le laboratoire dans des sacs en papier, à l'obscurité et à la température de 20°C entre la récolte (au mois de juillet) et le début des expériences (5 mois). Les graines ont ensuite été mises à incuber dans des boîtes de Pétri contenant un papier filtre et du coton hydrophile imbibés d'eau déminéralisée. Tout au long des tests, un arrosage périodique a permis de maintenir régulière l'imbibition des graines. Pour le test sans prétraitement, les boîtes de Pétri sont directement placées dans une chambre d'incubation à 20°C et avec un éclairage de 12 heures par jour (2500 lux). Pour le test avec prétraitement, les boîtes de Pétri sont placées dans un incubateur réfrigéré, à la température de 2 à 4°C pendant 40 jours. Au terme de ce délai, les boîtes sont replacées dans la chambre d'incubation, dans les conditions expérimentales énoncées ci-dessus.

Concernant la comparaison entre les graines non migrantes et les graines migrantes incluses dans leur moelle, les graines des deux types sont directement placées sur le papier filtre. Tandis que, pour la comparaison entre les graines non migrantes et les graines migrantes extraites de leur moelle, les graines des deux types sont préalablement trempées dans l'eau pendant 12 heures, ce qui me permettait d'extraire plus facilement les graines migrantes de leur moelle.

Un comptage quotidien des germinations a été effectué pendant une période de 30 jours, à partir du moment où les boîtes de Pétri étaient placées dans la chambre d'incubation à 20°C.

Au terme de ce délai, j'ai calculé deux valeurs:

- le pourcentage de germination,
- la réponse médiane qui correspond au délai pour obtenir 50% de germinations (sur le

nombre de graines ayant germé).

Les résultats de ces tests ont été analysés à l'aide d'une analyse de variance à trois facteurs (1: l'individu, 2: l'ordre du fruit d'où est issue la graine, 3: le type de graine (migrante ou non)). L'analyse est basée sur un modèle fixe et additif (Sokal & Rohlf, 1981). Au total 192 boîtes de Pétri, contenant chacune une centaine de graines, ont été utilisées, 48 pour le test sans prétraitement par le froid et 144 pour le test avec prétraitement par le froid.

RESULTATS

Seules les graines ayant subi un prétraitement au froid ont germé. Par conséquent, les calculs ont été effectués uniquement sur les résultats des germinations de graine ayant subi un prétraitement au froid.

Les tableaux 1 et 2 présentent les résultats des analyses de variance à 3 facteurs. Ils montrent que la variabilité de la germination est essentiellement expliquée par le facteur «type de graine» (migrante ou non) et le facteur «individu». Le facteur «type de graine» est toujours très fortement significatif. Le facteur individu est aussi toujours significatif, sauf dans le cas de la comparaison entre les graines non migrantes et les graines migrantes avec moelle, pour les résultats sur la réponse médiane. Par contre, la variabilité de la germination n'est jamais expliquée par le facteur «numéro d'ordre», le F statistique n'est jamais significatif. Les interactions entre les facteurs sont significatives seulement pour les calculs sur les taux de germination, et l'interaction entre les facteurs «individu» et «type de graine» est la plus significative. Cependant ce résultat peut être dû à un artefact de calcul lié à la forte valeur du carré moyen

	facteur	Degré de liberté	Valeur du carré moyen des écarts	Valeur du F-statistique
	individu	11	339	6.74 ***
	ordre de l'axe infl.	2	222	4.21 *
	type de graine	1	114640	2227.69 ***
TAUX	interaction (individu et ordre)	22	69	1.38 ns
DE	interaction (individu et type de graine)	11	235	4.68 **
GERMINATION	interaction (ordre et type de graine)	2	274	5.44 *
	erreur	22	50	
	individu	11	5.91	1.09 ns
	ordre de l'axe infl.	2	7.11	1.31 ns
	type de graine	1	331.16	60.95 ***
REPONSE	interaction (individu et ordre)	22	5.11	0.94 ns
MEDIANE	interaction (individu et type de graine)	11	7.90	1.45 ns
	interaction (ordre et type de graine)	2	8.56	1.58 ns
	erreur	22	5.43	

Tableau 1: Résultats de l'analyse de variance à trois facteurs portant sur la comparaison entre les graines non migrantes et les graines migrantes (type de graine) encore incluse dans leur moelle. Niveau de signification: *** = $p < 0.001$, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$, ns = non significatif. *Results of three way ANOVA comparing non dispersed seeds and dispersed seeds (king of seed) still included in meadow. Level of significance: *** = $p < 0.001$, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$, ns = non significant.*

des écarts de ces deux facteurs.

Les graines migrantes ont un taux de germination plus faible et une réponse médiane moins rapide que les graines non migrantes, que ce soit dans le cas où les graines sont incluses dans leur moelle ou extraites. Les graines migrantes encore incluses dans leur moelle ont un taux de germination beaucoup plus faible et une réponse médiane plus longue que les graines migrantes extraites de leur moelle (14,2 % contre 85,1% pour le taux de germination et 6,5 jours contre 2,6 jours pour la réponse médiane). La réponse germinative des graines migrantes extraites de leur moelle est peu différente de celle des graines non migrantes (85,1 % contre 93,8 % pour le taux de germination et 2,6 jours contre 2,2 jours pour la réponse médiane). L'analyse de variance montre néanmoins que cette différence est significative (Tab. 1 et 2).

Les analyses de variances montrent également que la variabilité est liée à une différence entre les individus. Pour les graines

non migrantes, le pourcentage de germination varie entre 80 et 100 %, et la réponse médiane entre 1,6 et 3,8 jours. Dans les cas des graines migrantes extraites de leur moelle, le pourcentage de germination varie entre 59 et 98 %, et la réponse médiane entre 2,2 et 3,5 jours. Dans le cas des graines migrantes encore incluses dans leur moelle, le pourcentage de germination varie entre 1 et 45 %, et la réponse médiane entre 3,2 et 10,1 jours.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les résultats obtenus ne vérifient pas l'hypothèse de départ. Contrairement à d'autres espèces de milieux perturbés (Olivieri & Berger, 1985; Venable & Lawlor, 1980), *G. flavum* produit des graines migrantes plus dormantes que les graines non migrantes. Cependant, la corrélation entre graines non migrantes et «dormance» est principalement observée chez des espèces où les graines (ou

	facteur	Degré de liberté	Valeur du carré moyen des écarts	Valeur du F-statistique
	individu	11	387	14.98 ***
	ordre de l'axe infl.	2	29	1.12 ns
	type de graine	1	1378	53.37 ***
TAUX	interaction (individu et ordre)	22	56	2.18 *
DE	interaction (individu et type de graine)	11	104	4.04 **
GERMINATION	interaction (ordre et type de graine)	2	6	0.22 ns
	erreur	22	25	
	individu	11	1.39	11.30 ***
	ordre de l'axe infl.	2	0.30	2.69 ns
	type de graine	1	2.55	20.73 ***
REPONSE	interaction (individu et ordre)	22	0.22	1.81 ns
MEDIANE	interaction (individu et type de graine)	11	0.12	0.99 ns
	interaction (ordre et type de graine)	2	0.38	0.31 ns
	erreur	22	0.12	

Tableau 2: Résultats de l'analyse de variance à trois facteurs portant sur la comparaison entre les graines non migrantes et les graines migrantes (type de graine) extraites de leur moelle. Niveau de signification: *** = $p < 0.001$, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$, ns = non significatif. *Results of three way ANOVA comparing non dispersed seeds and dispersed seeds (kind of seed) extracted from meadow. Level of significance: *** =*

les diaspores) sont libres les unes des autres après la maturation. C'est, par exemple, le cas des akènes de *Carduus tenuiflorus* (Olivieri et al., 1983). Alors que les graines migrantes de *G. flavum* peuvent être dispersées ensemble, il y a synaptospermie (Van der Pijl, 1972). Le fait que ces graines dispersées ensemble soient dormantes peut limiter une compétition inter-individuelle après la germination. Cette hypothèse est renforcée par le fait que les graines migrantes ôtées de leur moelle germent presque de la même façon que les graines non migrantes. La moelle joue donc un rôle d'inhibiteur supplémentaire de la germination et renforce la dormance. Je n'observe pas, comme Mineau (1990), une évolution de la dormance en fonction de l'époque de la maturité morphologique.

La germination est levée par une action conjuguée du froid et de l'humidité. Cette constatation faite au laboratoire est à relier au fait que, sur le terrain, les plantules apparaissent préférentiellement au printemps. Cette germination printanière est assez inhabituelle chez les plantes pionnières en région méditerranéenne (Mineau & Puech, 1987, 1988). Cette dormance ressemble à une dormance déterminée (Harper, 1990), c'est à dire qu'elle est levée par un facteur précurseur de retour à la bonne saison (ici, le froid). Cette stratégie est observée chez les plantes à forte productivité de graines (Venable & Lawlor, 1980), ce qui est le cas chez cette espèce qui peut produire jusqu'à 200 fruits portants chacun près de 200 graines (données non publiées). Ainsi, la productivité des descendants de graines migrantes tombées sur les rares sites favorables compense les graines migrantes qui ne rencontrent pas de milieux favorables.

BIBLIOGRAPHIE

- BRAUN-BLANQUET, J. -1952- *Les Groupements Végétaux de la France Méditerranéenne*. C.N.R.S., France.
- HARPER, J.L. -1990- *Population Biology of Plants*. Academic press, London.
- HARPER, J.L. et I.H. NAUGHTON -1960- The inheritance of dormancy in inter- and intraspecific hybrids of *Papaver*. *Heredity*, 15: 315-320.
- MINEAU, H. -1990- Rôle des conditions climatiques dans les caractéristiques germinatives de diaspores de *Scabiosa atropurpurea*: implications dans la reconstitution de la banque de diaspores. *Acta Oecologica*, 11 (2): 235-243.
- MINEAU, H. et S. PUECH -1987- Le mode de germination des diaspores et la résistance des plantes à la sécheresse estivale, chez quelques espèces herbacées colonisatrices de talus routiers. *Ecologia Medit.*, XIII: 43-51.
- MINEAU, H. et S. PUECH -1988- La levée des plantules et la résistance à la sécheresse estivale, chez quelques espèces herbacées colonisatrices de talus routiers. In: *Time scales and water process*. Proc. 5th Int. Conf. on Medit. Ecosystems, I.U.B.S., Paris.
- MOWAT, A.B. -1964- G. Miller. *Flora Europaea, vol 1 (Lycopodiaceae to Platanaceae)*. Cambridge University Press.
- OLIVIERI, I. et A. BERGER -1985- Seed dimorphism for dispersal: physiological, genetic, and demographical aspects. In P. Jacquard, G. Heim & J. Antonovics (eds.) NATO ASI Series, *Genetic Differentiation and Dispersal in Plants*.
- OLIVIERI, I., D. COUVET, P.H. GOUYON -1990- The Genetics of Transient Populations: Research at the Metapopulation Level. *Tree*, 5 (7): 207-210.
- OLIVIERI, I., M. SWAN, et P.H. GOUYON -1983- Reproductive system and colonizing strategy of two species of *Carduus* (compositae). *Oecologia*, 60: 114-117.
- SCHAT, H. -1981- Seed polymorphism and germination ecology of *Plantago coronopus* L. *Acta oecologia*, 2 (16): 367-380.
- SCOTT, G.A. -1962- *G. flavum* Crantz. *Journal of Ecology*, 68: 743-754.
- SOKAL, R.R. et F.J. ROHLF -1981- *Biometry, the principles and practice of statistics in biological research*. 2nd edition, New-York, USA.
- SOUSA, W.P. -1984- The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 353-391.

- TELENIUS, A. et P. TORTENSON -1989- The seed dimorphism of *Spergularia marina* in relation to dispersal by wind and water. *Oecologia*, 80: 206-210.
- VAN DER PIJL, L. -1972- *Principles of dispersal in higher plants*. 2nd Edition, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- VENABLE, D.L. et L. LAWLOR -1980- Delayed Germination and Dispersal in Desert Annuals: Escape in Space and Time. *Oecologia*, 46: 272-282.
- VENABLE, D.L. et D.A. LEVIN -1985- Ecology of akene dimorphism in *Heterotheca latifolia*. I. Akène structure, germination and dispersal. *J. Ecol.*, 73: 133-145.
- VENABLE, D.L., A. BURQUEZ, G. CORRAL, E. MORALES et F. ESPINOSA -1987- The ecology of seed heteromorphism in *Heterosperma pinnatum* in Central Mexico. *Ecology*, 68: 65-76.
- WHITE, P.S. -1979- Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.*, 45: 229-299.

Acceptado para su publicación en Mayo de 1996

Adresse de l'auteur. Université de Montpellier II, Institut de Botanique, 163 rue Auguste Broussonet, F-34000 Montpellier.