

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

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

Département de Physiologie écologique du CEPE Louis Emberger, Montpellier

RÉSUMÉ

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

SUMMARY

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

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

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

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

Collection de Référence

24 FEB. 1977

no 8510

Bot

INTRODUCTION

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

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

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

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

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

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

Ce sont les caractères morphologiques des graines qui se sont avérés les plus intéressants. Chez *S. emerici* les graines, d'un brun clair à brun foncé, sont subégales et munies de poils droits et peu abondants. Chez *S. brachystachya* les graines, de

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

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

Nous nous proposons d'aborder dans le présent travail la germination des trois espèces sous les aspects suivants : comparaison des réponses à la salinité, effets d'un prétraitement des graines par le froid humide et analyse des conséquences écologiques du dimorphisme des graines observé chez *S. patula*.

La plupart des auteurs s'accordent pour admettre que chez les halophytes, comme chez les glycophytes, la capacité de germination est plus élevée dans les milieux non salés; la présence de NaCl entraîne une augmentation de la durée des processus de germination et retarde par conséquent la levée. C'est ainsi que LANGLOIS (1966), par l'étude de l'aptitude à germer de trois espèces du genre *Salicornia*, montre que c'est dans les solutions à faible salinité que la levée est la meilleure. BINET et BOUCAUD (1968), sur *Suaeda*, confirment que la germination est d'autant plus faible et lente que la salinité est élevée. Par contre, UNGAR (1962) a constaté chez *Suaeda depressa* et *Spergularia marina* une germination plus rapide et presque deux fois plus importante en présence de NaCl à 0,75 % qu'avec l'eau distillée. Il convient en outre de noter que la diminution de la capacité de germination en fonction de la concentration est plus lente chez les halophytes que chez les glycophytes (LÖTSCHERT, 1970).

L'influence de la salinité sur la germination est toutefois fort complexe, en raison notamment des phénomènes de dormance fréquemment observés chez les halophytes (BINET, 1968). De nombreux exemples montrent en effet que de basses températures affectent la tolérance au sel des graines, en améliorant leur vitesse et leur capacité de germination. Ainsi selon CHAPMAN (1942), des graines prérefrigérées de *Spergularia media* germent à 80 %, alors que la levée des graines témoins n'atteint que 6 %. De même LANGLOIS (1966), signale qu'un séjour préalable des graines au froid humide favorise la germination chez *Salicornia stricta* et *Salicornia*

disarticulata, ainsi que chez *Salicornia radicans*, à condition toutefois que la durée du prétraitement excède trente jours chez cette dernière. WAISEL (1972) rapporte que des graines de *Spergularia* germent dans des concentrations supérieures à 3 % de NaCl, après une période d'exposition à des basses températures. BOUCAUD (1962) obtient des résultats similaires sur *Suaeda maritima*, mais il ajoute que l'action du froid est plus efficace si elle a lieu en milieu salé que dans l'eau distillée.

La production de deux ou plusieurs types de graines par le même individu a été signalée dans diverses familles, telles que les Chénopodiacées, Composées, Graminées, Crucifères (HARPER, 1965). Ce polymorphisme « somatique » s'exprime souvent par des différences de comportement, notamment en ce qui concerne la dormance, le mode de dispersion et le rôle écologique (HARPER, 1970).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les graines des trois espèces ont été récoltées le 14 novembre 1973 et expérimentées au mois de janvier 1974. Les graines centrales et latérales de l'inflorescence de *S. patula* ont été traitées séparément. La difficulté de tri n'a pas permis d'opérer de la même manière chez *S. emerici* et *S. brachystachya*, pour lesquelles les résultats se rapportent à un mélange de graines centrales et latérales.

Le prétraitement des semences a lieu à 5°C, à l'obscurité, pendant 15 ou 30 jours. A cette température, les graines sont placées dans des piluliers et immergées dans 20 ml de la solution nutritive HOMES 7 (CHOUARD, 1951). Cette solution est additionnée de 0, 3, 8 ou 13 g.l⁻¹ de NaCl. Le pH est ajusté à 6,2 à l'aide d'une solution de KOH N/10 à raison de 5 ml/l.

Tous les essais de germination ont lieu dans des boîtes de Petri contenant chacune 20 ml de solution nutritive; le fond de chaque boîte est tapissé d'une couche de billes de verre, recouverte de deux épaisseurs de papier filtre (Selecta n° 5895). Les résultats représentent la moyenne d'au moins deux répétitions portant chacune sur 50 graines et correspondent par conséquent à un échantillon minimal de 100 graines. Les boîtes de Petri sont placées dans des étuves à thermopériode et photopériode réglables. La thermopériode est de 12 h à 25°C et de 12 h à 12°C. Pendant la phase chaude, l'éclairage est assuré par deux lampes Mazda Fluor, TF blanc brillant, de 8 W chacune.

Afin de tester les effets de l'éclairage sur la germination le comportement de graines traitées respectivement 15 et 30 jours à l'obscurité à 5°C dans la solution HOMES 7 ont été utilisées. Deux séries de boîtes de Petri ont alors été préparées. Les graines de la première série germent dans la solution HOMES 7, à l'obscurité, 12 h à 25°C, 12 h à 12°C, tandis que celles de la deuxième série germent dans le même milieu, 12 h à 25°C à la lumière et 12 h à 12°C à l'obscurité. Après des durées déterminées, une boîte est prélevée dans chaque série, afin de comparer le taux de germination à la lumière et à l'obscurité. Une fois retirées les boîtes sont éliminées afin d'empêcher toute action de la lumière lors des comptages sur les graines de la série germant à l'obscurité. En effet, il a été constaté que des périodes d'éclairage de courtes durées (15 à 20 mn) suffisent à induire une reprise de la germination pour les espèces photosensibles.

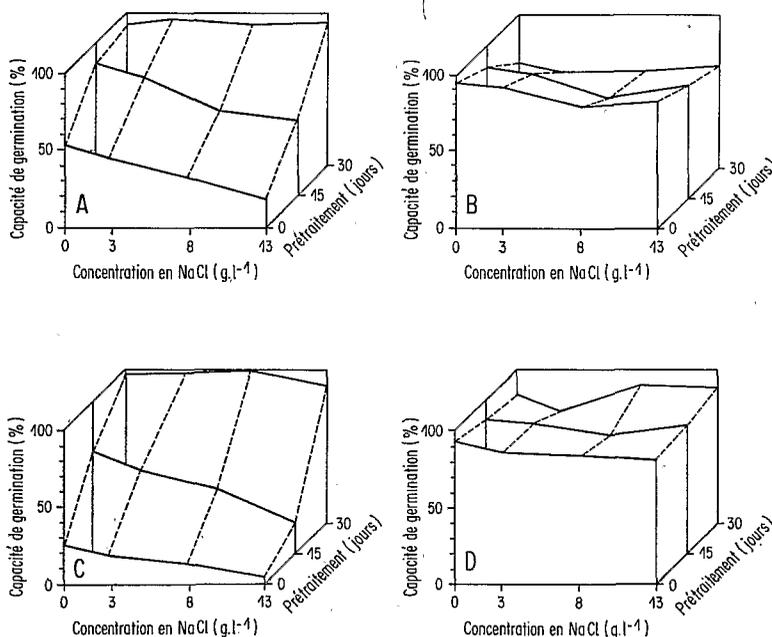
Une graine a été considérée comme étant germée lorsque la radicule a percé les téguments (EVENARI, 1957). Nous avons par ailleurs retenu la terminologie proposée par COME (1970). Nous appellerons ainsi : *postmaturation*, la maturation physiologique

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

RÉSULTATS

1. *S. emERICI*

L'examen de la figure A montre que le NaCl inhibe fortement la capacité de germination de *S. emERICI*. Pour les graines non prétraitées par exemple on note une capacité de 54 % dans la solution de base; celle-ci n'atteint que 44 % dans H₃,



Influence de la concentration en NaCl et de la durée du prétraitement sur la capacité de germination de *Salicornia emERICI* (A), *Salicornia brachystachya* (B), *Salicornia patula* (graines latérales, C) et *Salicornia patula* (graines centrales, D). Le prétraitement a lieu à l'obscurité, à 5°C; les graines étant imbibées d'une solution nutritive de type HOMES 7, additionnée de 0, 3, 8 ou 13 g.l⁻¹ NaCl. La germination s'effectue dans les mêmes conditions⁷ de salinité, 12 h à 25°C à la lumière, 12 h à 12°C à l'obscurité.

32 % dans H₃ et n'est plus que de 18 % dans la solution à 13 g.l⁻¹ NaCl. L'inhibition de la germination par le sel apparaît aussi pour des graines prétraitées pendant 15 jours, mais ne s'observe par contre plus après un prétraitement de 30 jours. La salinité affecte aussi la vitesse de germination : les valeurs relatives à cette espèce

TABLEAU I

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

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

Espèce	Durée du prétraitement en jours	Milieu de germination			
		H ₀	H ₃	H ₈	H ₁₃
S. emerici	0	5 (1,6 – 11,3)	3 (0,6 – 8,5)	1 (0 – 5,4)	2 (0,2 – 7,0)
	15	51 (40,8 – 61,1)	39 (29,4 – 49,4)	21 (13,5 – 30,31)	21 (13,5 – 30,3)
	30	87 (78,8 – 92,9)	92 (84,8 – 96,5)	82 (73 – 89)	79 (69,7 – 86,5)
S. brachystachya	0	40 (30,3 – 50,3)	25 (16,9 – 34,7)	35 (25,7 – 45,2)	14 (7,9 – 22,4)
	15	68 (57,9 – 77)	59 (48,7 – 68,7)	53 (42,8 – 63,1)	45 (35 – 55,3)
	30	60 (49,7 – 69,7)	48 (37,9 – 58,2)	50 (39,8 – 60,2)	53 (42,8 – 63,1)
S. patula (graines centrales)	0	16 (9,4 – 24,7)	12 (6,3 – 20)	12 (6,3 – 20)	3 (0,6 – 8,5)
	15	79 (69,7 – 86,5)	72 (62,2 – 80,5)	66 (55,8 – 75,2)	70 (60 – 78,8)
	30	66 (55,8 – 75,2)	72 (62,2 – 80,5)	86 (77,6 – 92,1)	87 (78,8 – 92,9)
S. patula (graines latérales)	0	2 (0,2 – 7,0)	2 (0,2 – 7,0)	0 (0 – 3,6)	0 (0 – 3,6)
	15	43 (33,1 – 53,3)	18 (11 – 27)	19 (11,8 – 28,1)	4 (1,1 – 9,9)
	30	93 (86,1 – 92,1)	96 (90,1 – 98,9)	90 (82,4 – 95,1)	70 (60 – 78,8)

(tableau I) permettent en effet de montrer que la vitesse est d'autant plus faible que la salinité du milieu est élevée. Le prétraitement des graines par le froid humide augmente la capacité (*fig. A*) et la vitesse (tableau I) de germination de cette espèce; à cet égard notons qu'un prétraitement de 30 jours est beaucoup plus efficace

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

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

TABLEAU II

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

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

Espèce	Durée de germination en jours	1	2	6	8
<i>S. emerici</i>	Lumière	34 % (24,8 - 44,2)	86 % (77,6 - 92,1)	91 % (83,6 - 95,8)	82 % (73 - 89)
	Obscurité	26 % (17,7 - 35,7)	60 % (49,7 - 69,7)	56 % (45,7 - 65,9)	50 % (39,8 - 60,2)
<i>S. brachystachya</i>	Lumière	42 % (32,2 - 52,3)	56 % (45,7 - 65,9)	42 % (32,2 - 52,3)	72 % (62,2 - 88,5)
	Obscurité	55 % (44,7 - 65)	50 % (39,8 - 60,2)	46 % (36 - 56,7)	44 % (34,1 - 54,3)
<i>S. patula</i> (graines centrales)	Lumière	8 % (3,5 - 15,2)	14 % (7,9 - 22,4)	74 % (64,3 - 82,3)	92 % (84,8 - 96,5)
	Obscurité	8 % (3,5 - 15,2)	16 % (9,4 - 24,7)	82 % (73 - 89)	88 % (80 - 93,7)
<i>S. patula</i> (graines latérales)	Lumière	30 % (21,2 - 40)	90 % (82,4 - 95,1)	95 % (88,7 - 98,4)	98 % (93 - 99,8)
	Obscurité	10 % (4,9 - 17,6)	30 % (21,2 - 40)	67 % (56,8 - 76,1)	60 % (49,7 - 69,7)

2. *S. brachystachya*

L'examen de la figure B relative à cette espèce montre que les graines lèvent bien : 95 % de germination dans la solution de base. L'inhibition de la germination par l'augmentation de la concentration de NaCl du milieu est moins nette chez

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

3. *S. patula* (graines latérales)

Les graines latérales non prétraitées ont une capacité de germination faible puisqu'elle n'est que de 26 % dans H₀. Ce taux diminue en outre au fur et à mesure que la salinité du milieu augmente et n'atteint plus que 4 % dans le milieu H₁₃ (fig. C). L'inhibition de la germination par la salinité apparaît encore nettement pour des graines prétraitées 15 jours, mais ne s'observe plus pour des graines prétraitées 30 jours. Quant à l'influence de la concentration en NaCl du milieu sur la vitesse de germination (tableau I), elle est surtout sensible après un prétraitement de 15 jours : la vitesse diminue lorsque la salinité du milieu s'élève. L'examen de la figure C révèle en outre que le prétraitement lève l'inhibition exercée par le sel sur la germination. Tout comme chez *S. emerici* on observe qu'une durée de 30 jours est plus efficace qu'une durée de 15 jours. Signalons enfin que la germination est fortement augmentée en présence de lumière (tableau I).

4. *S. patula* (graines centrales)

Les variations de la capacité de germination des graines centrales de *S. patula* (fig. D) révèlent que celles-ci lèvent bien : 93 % de germination dans la solution de base; d'autre part la salinité du milieu n'influe que très peu sur leur capacité de germination. Le sel augmente par contre la durée des processus de germination puisque chez les graines non prétraitées la vitesse dans H₁₃ par rapport à celle obtenue dans H₀ est plus de cinq fois plus faible (tableau I). L'action du sel sur la vitesse est à peine sensible pour des graines prétraitées 15 jours et l'effet inhibiteur disparaît si l'on considère les graines prétraitées 30 jours. Le prétraitement n'a pratiquement pas d'effet sur la capacité de germination des graines (fig. D), par contre il active nettement la germination (tableau I).

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

DISCUSSION

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

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

Deux types de comportement peuvent être notés. Le premier est représenté par les graines de *S. brachystachya* et les graines centrales de *S. patula*; il est caractérisé par une faible sensibilité à la salinité du milieu, l'absence d'un besoin de prétraitement par le froid humide et une relative indifférence à la lumière. Le second est représenté par les graines de *S. emerici* et les graines latérales de *S. patula*; il est caractérisé par une forte sensibilité à la salinité du milieu, l'existence d'un besoin en prétraitement par le froid humide, et une photosensibilité positive très nette.

L'existence d'un comportement physiologique particulier à chacun des deux types de graines de *S. patula* est à souligner. Il existe en effet chez cette espèce une relation entre la taille des graines — elle-même liée à leur position dans l'inflorescence — et leurs propriétés germinatives : les obstacles à la germination sont plus importants chez les graines latérales dont le poids ne représente que la moitié de celui des graines centrales. Un comportement tout à fait semblable a été mis en évidence par DATTA *et al.* (1970) sur *Aegilops ovata*. Cette espèce possède en effet des graines de taille différente ayant des exigences différentes pour la germination : les graines les plus grandes et les plus lourdes germent plus vite et dans une plus large gamme de température que les petites graines; de plus elles sont moins sensibles aux effets du NaCl.

De telles différences de comportement ne sont pas exceptionnelles. C'est ainsi que, selon WILLIAMS et HARPER (1965), *Chenopodium album* produit quatre types de graines caractérisées par des réactions différentes vis-à-vis du prétraitement et de l'action des nitrates. HARLAN *et al.* (1973) rapportent à propos de trois graminées des déserts du Proche-Orient un cas d'adaptation particulière à la pluviométrie erratique de cette région qui rappelle le phénomène observé chez *S. patula*. Chez ces trois espèces chaque épillet produit en effet deux graines dont l'une, relativement petite, est dormante, tandis que l'autre, environ deux fois plus grande, ne présente pas de phénomènes de dormance. Les graines non dormantes germent avec les premières pluies tandis que les graines dormantes demeurent en réserve, assurant ainsi la pérennité de la population dans les cas où les plantes issues des graines non dormantes arrivent à disparaître avant de fructifier.

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

CONCLUSION

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

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

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

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

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

BIBLIOGRAPHIE

- BINET P., 1964. — La germination des semences des halophytes. *Bull. Soc. Fr. Phys. vég.*, **10**, 253-263.
- BINET P., 1968. — Dormances et aptitude à germer en milieu salé chez les halophytes. *Bull. Soc. Fr. Phys. vég.*, **14**, 115-124.
- BINET P. et BOUCAUD J., 1968. — Dormance, levée de dormance et aptitude à germer en milieu salé dans le genre *Suaeda* Forsk. *Bull. Soc. Fr. Physiol. Vég.*, **14**, 125-132.
- BOUCAUD J., 1967. — Action de la salinité, de la composition du milieu et du prétraitement des semences sur *Suaeda maritima* var. *macrocarpa* Moq. en cultures sans sol. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 10^e série, **8**, 92-108.
- BRAUN-BLANQUET J., NEGRE R. et ROUSSINE N., 1952. — *Les groupements végétaux de la France méditerranéenne*. C.N.R.S., Paris, 297 pages.
- CHAPMAN V. J., 1942. — The new perspective in the halophytes. *Quart. Rev. Biol.*, **17**, 291-311.
- CHOUARD P., 1951. — *Cultures sans sol*. « La Maison Rustique », Paris, 64 pages.
- COME D., 1970. — *Les obstacles à la germination*. Masson, Paris, 162 pages.
- CONTANDRIOPOULOS J., 1968. — A propos des nombres chromosomiques des *Salicornia* de la région méditerranéenne. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **28**, 45-52.
- DATTA S. O., EVENARI M. et GUTTERMAN Y., 1970. — The heteroblasty of *Aegilops ovata* L. *Is. J. Bot.*, **19**, 463-483.
- DUVAL-JOUBE M. J., 1968. — Des Salicornes de l'Hérault, *Bull. Soc. Bot. France*, **15**, 165-178.
- EVENARI M., 1957. — Les problèmes physiologiques de la germination. *Bull. Soc. Fr. Phys. vég.*, **3**, 105-124.
- GROUZIS M., 1973. — Exigences écologiques comparées d'une Salicorne vivace et d'une Salicorne annuelle : germination et croissance des stades jeunes. *Œcol. Plant.*, **8**, 367-375.
- GROUZIS M., 1974. — Écophysiologie comparée de trois espèces annuelles du genre *Salicornia* : germination, croissance et accumulation des sels. *Thèse Doctorat Spécialité Ecologie*, U.S.T.L., Montpellier, 67 pages, annexes-h.t.
- HARLAN J. R., WET J. M. W. DE et PRICE E. G., 1973. — Comparative evolution of cereals. *Evolution*, **27**, 311-325.
- HARPER J. L., 1965. — Establishment, aggression and cohabitation in weedy species. In H. G. BAKER et G. L. STEBBINS (ed.), *The genetics of colonizing species*. Academic Press, New York, p. 243-268.

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