

Bases génétiques et biochimiques de la capacité germinative des graines: implications pour les systèmes semenciers et la production alimentaire

Aya A. N. N'DRI^{1,2}, Irié VROH-BI², Patrice L. KOUAMÉ¹ & Irié A. ZORO BI^{1,*}

¹ Université d'Abobo Adjamé, Abidjan, Cote d'Ivoire. 02 BP 801 Abidjan 02

² Institut International d'Agriculture Tropicale (IITA). P.M.B. 5320, Oyo Road, Ibadan, Oyo State, Nigeria.

*Auteur pour les correspondances (Email : zorobi@uabobo.ci)

Reçu le 25-03-2010, accepté le 22-09-2011

Résumé

Une bonne semence est essentielle pour une agriculture productive. Les attributs de qualité de la semence incluent les paramètres génétiques, physiques, physiologiques et les conditions sanitaires. Ces attributs donnent des informations utiles sur la capacité germinative de la semence, la rapidité de l'émergence des plantules et leur capacité à établir des plantes vigoureuses et productives. Une des qualités majeures de la semence, est sa capacité germinative ou le potentiel de la semence à germer et à produire des plantules vigoureuses dans les conditions favorables. La capacité germinative est sous le contrôle de plusieurs facteurs intrinsèques et environnementaux. Des travaux de recherche menés sur des graines de plusieurs espèces ont identifié, au titre des causes intrinsèques, des facteurs biochimiques et génétiques impliqués dans la capacité germinative de la graine. La connaissance de ces facteurs est utile pour la production agricole à travers l'amélioration des conditions de conservation des semences et la mise en place de systèmes semenciers efficaces. Cet article fait une synthèse de ces travaux de recherche et discute de la relation entre capacité germinative des graines et sécurité alimentaire.

Mots clé: Semence, capacité germinative, facteurs biochimiques, gènes, systèmes semenciers, sécurité alimentaire

Abstract

Genetic and biochemical bases of seed germination capacity: implications for seed systems and food production.

Good seeds are essential for a productive agriculture. The attributes of seed qualities include genetic, physical, physiological parameters and sanitary conditions. These attributes give useful information on the germination capacity of the seed, the rapidity of seedling emergence and their capacity to establish vigorous and productive plants. One of the major seed qualities is the germination capacity or the potential of the seed to germinate and to generate vigorous plantlets in favorable conditions. The germination capacity is under the control of internal and environmental factors. Research works on seeds of several species identified biochemical and genetic factors involved in seed germination capacity. The knowledge of these factors is useful for agricultural production through the improvement of the conditions of seed conservation and the establishment of efficient seed systems. This paper reviews the literature and discusses on the relation between seed germination capacity and food security.

Keywords: Seed, germination capacity, biochemical factors, genes, seed systems, food security

1. Introduction

La germination est le premier stade du cycle de vie des plantes pour produire une nouvelle génération. La capacité des graines à accomplir ce processus biologique, c'est à dire leur capacité germinative est donc une caractéristique importante pour la production végétale. Les graines récoltées et conservées pour réaliser la germination afin de donner naissance à une nouvelle plante, sont appelées semences. La germination est définie comme étant l'émergence de la radicule et le développement qui amènent la graine au stade auquel son aspect indiquera si elle pourra se développer en une plante normale dans des conditions ambiantes favorables (Bacchetta *et al.*, 2006 ; ISTA, 2004). Certains auteurs considèrent la germination comme l'émergence et le développement de la plantule à travers l'émission et l'élongation de la radicule d'une certaine longueur exprimée en mm (ISTA, 1985 ; Goel *et al.*, 2003 ; Bacchetta *et al.*, 2006 ; Jain *et al.*, 2006 ; Kenanođlou *et al.*, 2007). Cette longueur, variant selon les auteurs, est comprise entre 1 et 1,5 mm.

Le processus germinatif est constitué de trois phases. La première phase (appelée phase d'imbibition) correspond à l'absorption d'eau par la graine. Après l'imbibition, commence la seconde phase, considérée comme la plus importante parce qu'elle détermine le développement de la graine. C'est un stade d'intense activité métabolique pour l'expression des gènes et la synthèse d'enzymes qui hydrolysent des réserves nutritives destinées au développement de la plantule. La troisième phase correspond à l'émergence de la radicule qui précède l'établissement des plantules. Cette phase nécessite la diminution de la résistance mécanique des tissus de couverture et l'augmentation de la force interne provenant de l'expansion de l'embryon. L'apparition de la radicule marque la fin du processus de germination (Bewley, 1997 ; Footit *et al.*, 2006, Finkelstein *et al.*, 2008). La germination des graines est influencée par les facteurs intrinsèques (la dormance, la perméabilité du testa à l'eau et à l'oxygène, la qualité des graines, etc.) et les facteurs environnementaux (eau, oxygène, température, lumière). Ces derniers participent à l'activation des hormones et enzymes essentielles à la germination (Bove *et*

al., 2001). Le succès de la germination dépend fortement de la qualité des graines (qualités physiques, physiologiques et sanitaires).

Des travaux ont abordée la détérioration des graines pendant le stockage (Basra *et al.*, 2000 ; Al-Maskri *et al.*, 2003 ; Jain *et al.*, 2006). Ce processus de détérioration est généralement accompagné d'une diminution de la capacité germinative (parfois même une perte totale de la viabilité), de la production de plantules non vigoureuses, ce qui peut se traduire par des rendements faibles. En fonction du maintien de la capacité germinative au cours du stockage, il existe trois catégories de graines (Roberts, 1973 ; Ellis *et al.*, 1990). La catégorie des graines orthodoxes représente les graines qui tolèrent la dessiccation (par séchage ou par congélation) au cours de la conservation *ex-situ*. A moins d'être attaquées par les champignons ou les ravageurs pendant le stockage, elles peuvent maintenir en général leur vigueur et leur viabilité pour une période pouvant atteindre parfois plusieurs décennies. Cette catégorie inclue les graines de maïs (*Zea mays* L.) et de haricot [*Vigna sesquipedalis* (L.) Fruw]. A l'opposé des graines orthodoxes, on définit les graines récalcitrantes (ou non orthodoxes) comme celles qui sont très sensibles à la dessiccation par séchage ou par congélation pendant la conservation *ex-situ*; ces graines récalcitrantes ne peuvent par exemple supporter des températures de moins de 10 °C. En effet, à cause de leur teneur élevée en eau, les tissus des graines récalcitrantes subissent rapidement des dommages physiques pendant la congélation. Les fèves de cacao font partie de cette catégorie de graines (Roberts, 1973). Entre ces deux premières catégories, se situent les graines intermédiaires qui survivent au séchage modéré avec une teneur en eau comprise entre 8 et 10 %. La variété arabica du café (*Coffea arabica* L.) en est un exemple (Ellis *et al.*, 1990).

Dans le domaine de la conservation des semences, il est important d'évaluer le pouvoir germinatif des graines au cours du temps. A cet égard, le test le plus utilisé est le test de vieillissement artificiel. Des changements biochimiques se produisent dans les graines pendant ce vieillissement. Ces changements qui traduisent généralement les phénomènes internes au cours du stockage en conditions réelles sont activement étudiés chez plusieurs

espèces de plantes cultivées (Basra *et al.*, 2000 ; Al-Maskri *et al.*, 2003 ; Khan *et al.*, 2003 ; Baleševič-Tubiš *et al.*, 2005). Des antioxydants et des oligosaccharides qui sont essentielles pour la longévité et la protection des graines ont été identifiées (Peterbauer *et al.*, 2001 ; Sattler *et al.*, 2004 ; Lepiniec *et al.*, 2006), permettant ainsi de mieux comprendre la perte de la capacité germinative des graines pendant le stockage.

Sur le plan génétique, des études réalisées sur plusieurs plantes ont montré que la germination est un caractère polygénique c'est-à-dire sous le contrôle de plusieurs gènes. Certains de ces gènes ont été isolés et étudiés en détail (Bentsink, 2002 ; Koornneef *et al.*, 2002) pour établir les bases génétiques de ce processus biologique.

Dans le monde agricole, il existe plusieurs types de semences dont les graines, les boutures, les rejets, les racines et les tubercules. Les semences de qualité sont la base de l'amélioration de la production agricole. Selon l'Alliance pour une Révolution Verte en Afrique ou AGRA (www.agra-alliance.org), la majorité des paysans africains ne produisent actuellement que le quart de leur potentiel de production moyenne à cause de la mauvaise qualité des semences, combinée à l'utilisation de sols pauvres. La définition de la qualité des semences est large et inclut plusieurs paramètres dont la santé des graines et leurs qualités génétiques, biochimiques et physiques. Ces paramètres offrent des indices sur le potentiel de la semence à germer (capacité germinative) et à donner une plante vigoureuse et productive. La connaissance de ces paramètres est donc primordiale dans le contexte de l'amélioration de la productivité agricole pour l'autosuffisance alimentaire. Cet article passe en revue les aspects biochimiques et génétiques de la capacité germinative des graines de plantes cultivées et discute ces aspects en relation avec la production végétale et les systèmes semenciers.

2. Dormance des graines

Chez de nombreuses plantes, la germination des graines n'est pas immédiate, et nécessite le passage par une période de repos pendant laquelle la germination est inhibée par divers mécanismes. Cette inhibition ou dormance est un stade important dans le cycle de vie des plantes. C'est un état provisoire dans lequel des

graines viables ne peuvent pas germer même dans des conditions favorables ; cet état se caractérise par une absence virtuelle d'activité métabolique et/ou par un manque virtuel de développement et de croissance (Hilhorst & Koornneef, 2007). La dormance peut être liée à la présence d'inhibiteurs, la présence de protéines photosensibles ou chromoprotéines, l'imperméabilité des enveloppes à l'eau ou à l'oxygène, et/ou à la résistance mécanique des enveloppes. C'est une propriété innée qui est définie par des facteurs génétiques et environnementaux pendant le développement de la graine. La fin de ce stade physiologique est communément appelée levée de dormance. La dormance est différente de la quiescence qui est un état dans lequel la graine mature et viable ne manque que d'eau et d'oxygène pour germer (Fig. 1).

Il existe deux types de dormance : la dormance primaire et la dormance secondaire. La dormance primaire s'installe pendant la formation des semences, et est présente à la récolte. C'est un état de repos profond qui se produit sous l'influence des facteurs internes de nature tégumentaire ou embryonnaire. Quant à la dormance secondaire (ou dormance induite), elle apparaît après la récolte pendant le stockage sous l'action de divers facteurs externes (température, oxygène, lumière) défavorables à la conservation. Elle commence automatiquement après la levée de la dormance primaire si les conditions ne sont pas favorables à la germination et à l'inhibition de la dormance (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006). L'induction et la levée de dormance (primaire ou secondaire) sont contrôlées par divers mécanismes qui incluent les interactions complexes entre l'environnement et deux principales phytohormones : l'acide abscissique (ABA), et les Gibbérellines telles que l'acide gibbérellique (GA) (Fig 2). L'ABA favorise l'induction et le maintien de la dormance pendant la maturation embryonnaire. Cette hormone peut inhiber la germination et son accumulation est corrélée avec le début de la dormance (Hilhorst & koornneef, 2007 ; Finkelstein *et al.*, 2008). Les gibbérellines par contre, sont connues pour favoriser le processus de levée de dormance et de germination (Finkelstein *et al.*, 2008) chez plusieurs espèces de plantes. Ce groupe d'hormones stimulent la germination en induisant les enzymes hydrolytiques qui affaiblissent les

barrières des tissus tels que les endospermes où les téguments, en induisant la mobilisation des réserves de stockage des graines, et en stimulant l'expansion de l'embryon. Des études ont formulé la théorie de l'équilibre hormonale selon laquelle la dormance et la germination des graines dépendent de l'accumulation de l'ABA et de GA. Les signaux environnementaux régulent cet équilibre en modifiant l'expression des enzymes cataboliques et biosynthétiques (Finkelstein *et al.*, 2008). La théorie de l'équilibre hormonale est basée sur des corrélations entre le niveau des hormones et la dormance ou la germination. Aujourd'hui, avec l'aide des méthodes génétiques il a été possible d'expliquer la corrélation entre ces deux hormones et les processus de germination et de dormance. Certaines petites molécules comme les brassinostéroïdes, l'éthylène, les oxydes nitriques et le nitrate, ont

également été identifiées comme de potentiels régulateurs de la dormance (Hilhorst & Koornneef, 2007).

La levée de dormance, est accomplie par divers mécanismes incluant des interactions complexes entre l'environnement et les facteurs internes (Finkelstein *et al.*, 2008). Elle est caractérisée par une augmentation de la biosynthèse des GA et une dégradation de l'ABA (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006) (Fig. 2). Plusieurs techniques variant selon l'espèce et la nature de la dormance, sont prescrites pour levée la dormance avant le semis ou les tests de germination. La stratification froide (vernalisation) ou chaude (estivation), la scarification (mécanique, chimique ou physique), l'élimination des téguments et l'élimination des substances inhibitrices sont des procédés proposés (Bacchetta *et al.*, 2006).

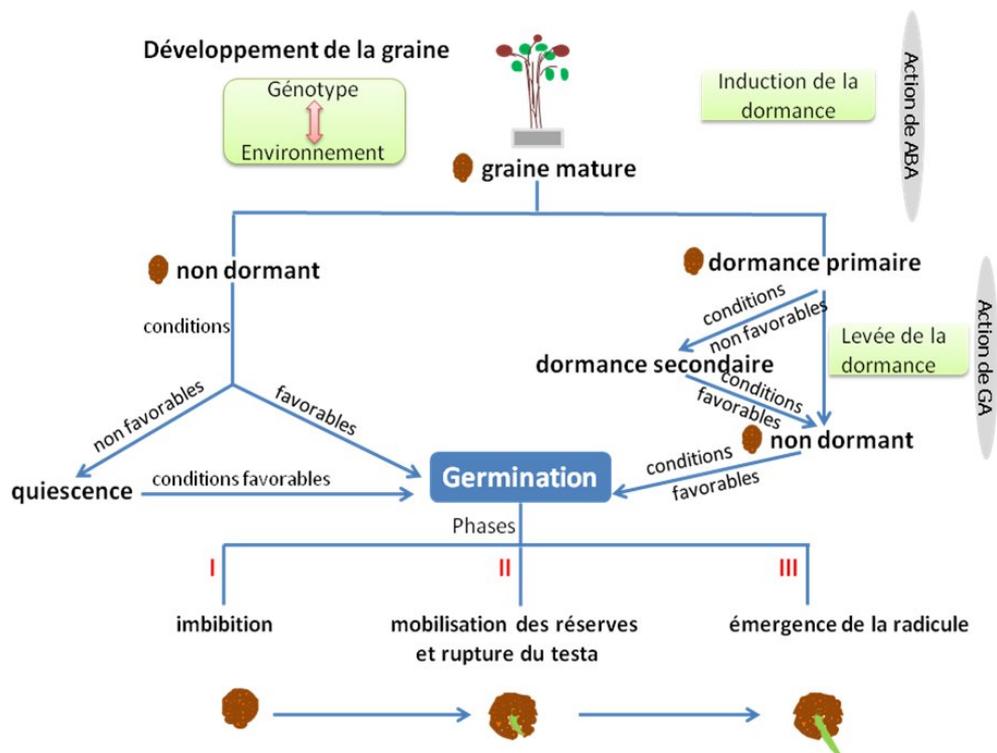


Figure 1 : Influence des conditions environnementales sur le développement, la dormance et la germination de la graine

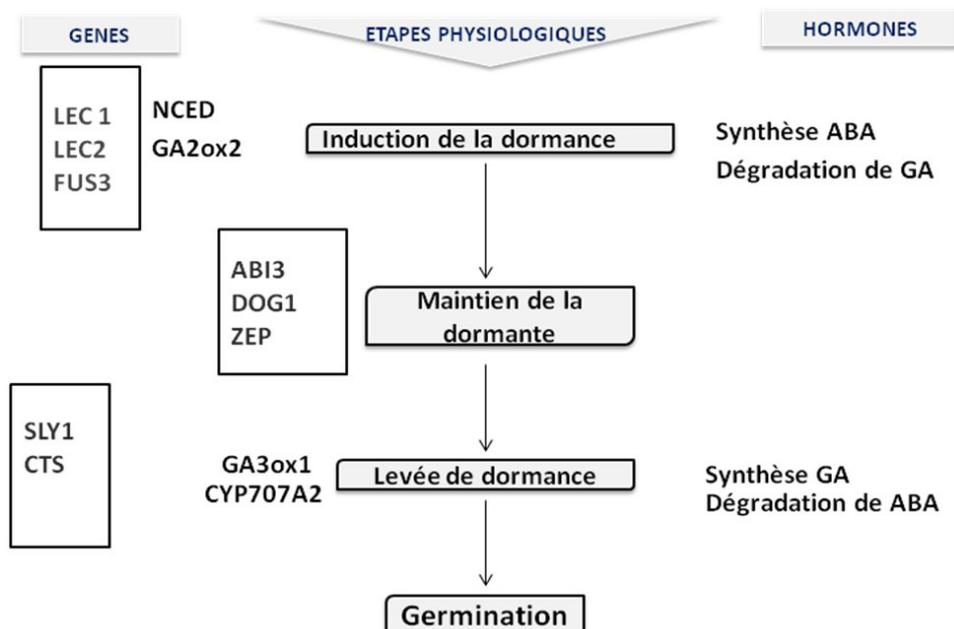


Figure 2: Action de quelques gènes et des hormones (ABA et GA) sur la régulation de la dormance et la germination des graines.

La dormance et la germination des graines sont contrôlées par l'action combinée de plusieurs gènes et de deux hormones principales. L'acide abscissique (ABA) induit et maintient la dormance tandis que l'acide gibbérellique (GA) favorise la levée de dormance et la germination. Ces étapes physiologiques d'induction et de levée de dormance sont gouvernées par les loci biosynthétiques (NCED (9-cis-epoxycaroténoïde dioxygénase) et GA3ox1 (Gibbérellin 3 oxydase 1) et cataboliques (GA2ox2 (Gibbérellin 2 oxydase) et CYP707A2 (cytochrome P450707A)). Les gènes LEC 1 et 2 (leafy cotyledon) et FUS3 (fusca 3) ainsi que ABI (ABA insensible), DOG1 (delay of germination) et ZEP (zeaxanthin époxidase) sont des régulateurs positifs de la dormance tandis que SLY (sleepy) et CTS (comatose) s'expriment pendant la levée de dormance et la germination.

3. Aspects biochimiques du vieillissement et de la capacité germinative des graines

Les graines sont en général stockées dans des conditions physiologiques et environnementales qui favorisent le maintien ou la perte de leur capacité germinative et de leur vigueur. La vigueur des graines étant définie par l'ISTA (*International Seed Testing Association*) comme étant la somme des propriétés de la graine qui déterminent le niveau de l'activité et de la performance des graines ou lots de graines pendant la germination et l'émergence des plantules. Selon qu'elles soient orthodoxes, récalcitrantes ou intermédiaires, les graines vieillissent et se détériorent pendant des périodes de stockage variables. Le phénomène de vieillissement se manifeste par une réduction du pourcentage de germination en fonction des

espèces, des génotypes, du temps et des conditions de stockage. Généralement, les graines âgées qui germent, produisent des plantules de faible vigueur, avec des implications négatives sur la production végétale. En l'absence de dommages physiques et sanitaires, la plupart de ces phénomènes sont dus aux réactions biochimiques se produisant dans les graines au cours de leur stockage. Ces réactions ont été déterminées par la technique de vieillissement accéléré. Dans cette approche, les graines sont soumises aux conditions d'humidité relative et de température élevées. La technique de vieillissement accéléré a permis de comparer les cultivars, de déterminer ceux qui sont plus sensibles au vieillissement, de prédire leur aptitude au stockage et leur capacité à maintenir leur pouvoir germinatif pendant une longue période (Jain *et al.*, 2006 ; Caid *et al.*, 2008).

3.1. Vieillessement chez les graines

Les graines stockées dans des conditions de température et d'humidité défavorables à leur conservation subissent diverses altérations qui sont à l'origine de leur vieillissement. Des études ont proposé des explications aux causes de ces altérations. Le phénomène biochimique le plus étudié et au processus de vieillissement est la peroxydation des lipides. C'est l'oxydation des lipides insaturés en présence d'oxygène (peroxydation non enzymatique) ou par l'action d'une enzyme (peroxydation enzymatique). Cette réaction est plus accentuée chez les oléagineuses où le taux élevé de lipides serait à l'origine d'une détérioration plus rapide des graines pendant le stockage. La peroxydation cause des changements biochimiques qui peuvent être observés au cours du stockage des graines. Elle peut endommager les membranes des cellules tissulaires par la formation de radicaux libres et d'espèces réactives oxygénées (radical superoxyde, radical peroxyde, radical hydroxyle, peroxyde d'hydrogène). Ces produits sont les plus actifs, toxiques et destructifs du stress oxydative (Smirnoff, 1993). En outre, la lipoxygénase, une enzyme présente dans les graines non imbibées est capable de catalyser la peroxydation des lipides en utilisant les phospholipides membranaires comme substrats (Priestley, 1986; Wang *et al.*, 1990; Sung & Chiu, 1995). Des travaux antérieurs établissent une relation étroite entre les dommages membranaires entraînés par la peroxydation lipidique et la fuite (diffusion dans le milieu extracellulaire) des électrolytes pendant la phase d'imbibition. Cette fuite de solutés a été associée à la baisse du potentiel de germination et de vigueur des plantules chez le coton (Basra *et al.*, 2000; Al-Maskri *et al.*, 2003; Caid *et al.*, 2008).

Le dosage du malondialdéhyde (MDA) est de plus en plus rapporté dans les travaux examinant les changements biochimiques au cours du vieillissement des graines. C'est une méthode standard que plusieurs auteurs ont utilisé pour déterminer la peroxydation des lipides. De nombreuses études ont montré une augmentation du taux de MDA pendant le vieillissement accéléré ou naturel des graines de plusieurs espèces de plantes incluant le soja (Sung & Chiu, 1995), le coton (Goel *et al.*, 2003),

et le tournesol (Balešević-Tubiš *et al.*, 2005). Cette accumulation était corrélée avec la perte de la capacité germinative et la vigueur des graines. En général le taux de MDA dans ces graines a augmenté avec le prolongement du temps de stockage ou de vieillissement, ce qui indiquerait que la peroxydation est plus intense avec l'âge des graines. En outre, Goel *et al.* (2003) ont observé une baisse de la peroxydation estimée par la teneur en MDA dans des graines de coton quand celles-ci ont été prétraitées avant le vieillissement accéléré. Ce prétraitement a entraîné une amélioration du pourcentage de germination des lots de graines traitées comparé aux témoins non traitées. Basé auparavant sur des hypothèses, la peroxydation des lipides est, aujourd'hui, proposée comme la principale cause de la détérioration physiologique des graines pendant leur stockage (Stewart & Bewley, 1980; Wilson & McDonald, 1986; Goel & Sheoran, 2003). Cette théorie s'appuie sur différents résultats expérimentaux utilisant le dosage du MDA. Cependant, bien que plusieurs auteurs aient utilisé le MDA comme indicateur de l'oxydation lipidique et de détérioration des graines, cette approche fait l'objet de certaines critiques parce que d'une part, cette méthode ne mesure pas les hydroperoxydes, mais plutôt le produit de leur dégradation (Zacheo *et al.*, 2000). D'autre part, l'accumulation du MDA au cours du stockage ou du vieillissement accéléré varie en fonction des espèces (Zacheo *et al.*, 2000; Ouzouline *et al.*, 2009). A ce propos, certains auteurs (Sung & Jeng, 1994; Chang & Sung, 1998) ont indiqué que la détermination du taux de MDA est une méthode convenable pour quantifier l'intensité de la peroxydation des lipides spécialement dans les oléagineuses ayant une forte teneur en acide linoléique et linoléique. Ces critiques et ces propos sont soutenus par les travaux réalisés chez le blé par Caid *et al.* (2008) et Lenher *et al.* (2008). Les données obtenus par ces auteurs ne montrent aucune corrélation positive entre la perte de viabilité et l'accumulation du MDA.

Tous les résultats présentés ci-dessus indiquent que la peroxydation des lipides évaluée par le taux de MDA pourrait être considérée comme un indicateur biochimique de la perte de capacité germinative et de vigueur des graines, quoiqu'elle ait des limites chez certaines espèces. Toutefois, cette réaction peut être estimée pendant le

vieillessement par l'évolution de la teneur en lipide (Caid *et al.*, 2008), ainsi que l'accumulation des peroxydes (Goel & Sheoran 2003), des aldéhydes et des hydroperoxydes (Lehner *et al.*, 2008) qui sont des produits des réactions d'auto oxydation dans les cellules en détérioration (McDonald, 1999).

Une des modifications biochimiques fréquemment associée à la perte de viabilité des graines au cours du stockage, est la diminution de la teneur en protéine totale. Cette diminution couplée à la baisse de la capacité germinative des graines âgées (naturellement ou artificiellement) a été observée chez le blé (Krishnan *et al.*, 2003 ; Caid *et al.*, 2008) et chez le radis (Jain *et al.*, 2006). Le taux de protéines total diminuant progressivement avec la durée du vieillissement serait le résultat d'une activité plus intense des protéases. Cette hypothèse semble probable selon les données obtenues par Agarwal et Kharlukhi (1987) qui ont montré une augmentation de l'activité de ces enzymes hydrolytiques pendant le vieillissement accéléré chez *Vigna radiata* (L.) R. Wilcz et *Cicer arietinum* L..

Les processus de détérioration incluent une augmentation de la teneur en radicaux libres, des modifications de la structure des protéines, une perte des substances de réserves, des changements d'activité enzymatique, des dommages membranaires et chromosomiques et une augmentation de la respiration (Justice & Bass, 1979). Les études se rapportant à ces processus de détérioration ont fourni des informations précieuses pour la conservation à long terme des graines de plantes cultivées dans les banques de gènes et dans les services semenciers. Dans ces services, les graines sont conservées dans des conditions de température, humidité, oxygène et lumière bien contrôlées tandis que la majorité des agriculteurs des zones rurales utilisent régulièrement des semences stockées de façon traditionnelle. Les graines conservées dans les conditions traditionnelles peuvent maintenir leur capacité germinative pendant une période plus ou moins longue, en fonction des espèces. Cette aptitude des graines à conserver leur viabilité même dans des conditions moins contrôlées peut être le résultat d'un système de défense et de protection que les graines elles-mêmes développent pendant le stockage.

3. 2 Actions protectrice des antioxydants et des oligosaccharides

La plupart des changements rapportés au processus de détérioration ont souvent été proposés comme le résultat de la formation et/ou de l'accumulation des radicaux libres et des espèces réactives oxygénées induites par l'oxydation lipidique (McDonald, 1999 ; Lehner *et al.*, 2008). Plusieurs études ont décrits des mécanismes de protection et de rétablissement des graines contre des dommages causés par cette réaction. Parmi ces mécanismes, l'activité des enzymes antioxydantes telles que l'ascorbate peroxydase (APX), la catalase (CAT), la glutathione réductase (GR), la glutathione peroxydase (GPX), la thioredoxine peroxydase (TPX) et la superoxyde dismutase (SOD) sont généralement étudiées parce qu'elles sont les principales enzymes impliquées dans la détoxification des cellules. (Sung & Chiu, 1995 ; Goel & Sheoran, 2003 ; Goel *et al.*, 2003 ; Baleševia-Tubiæ *et al.*, 2005 ; Lehner *et al.*, 2008). La littérature rapporte que l'inhibition de ces activités enzymatiques réduit la longévité des graines (Sung & Jeng 1994 ; Sung & Chiu 1995). L'activité de ces enzymes antioxydantes diminue progressivement avec le vieillissement naturel ou accéléré chez plusieurs espèces dont le coton (Sung & Chiu 1995 ; Goel & Sheoran 2003 ; Goel *et al.*, 2003) et le tournesol (Baleševia-Tubiæ *et al.*, 2005). Ces résultats montrent que le pouvoir protecteur de ces enzymes s'affaiblit avec l'âge des graines. Parmi, les enzymes antioxydantes, la CAT et la SOD sont considérées comme les plus efficaces. Elles peuvent être impliquées dans la préservation de la viabilité des graines et la protection contre les espèces réactives oxygénées formées pendant le stockage et la germination (Prodanoviæ *et al.*, 2007). La CAT peut être principalement trouvé dans les peroxysomes et les glyoxydosomes. Elle est efficace quand la concentration de H₂O₂ est élevée (Feierabend, 2005). La SOD est une enzyme clé de la régulation intracellulaire de la concentration de radicaux superoxydes et des peroxydes d'hydrogènes (Gutteridge & Halliwell, 1990 ; Goel *et al.*, 2003). Son activité favorise le maintien d'une faible concentration de superoxyde dans la cellule, empêchant de ce fait la formation des produits oxydants nocifs.

Les rôles des tocophérols et des flavonoïdes dans le vieillissement des graines ont été aussi étudiés. Les tocophérols (la vitamine E) sont les antioxydants lipophiles synthétisés par toutes les plantes ; ils interagissent avec les groupements acyles des lipides polyinsaturés, stabilisent la membrane, éliminent les espèces réactives oxygénées et divers produits du stress oxydative (Brigelius-Flohe & Traber, 1999; Wang & Quinn, 2000 ; Sattler *et al.*, 2004). Pour élucider les fonctions spécifiques des tocophérols dans les graines, Sattler *et al.* (2004) ont isolé et caractérisé deux loci de la vitamine E (VTE1, VTE2) chez l'arabidopsis. Les données ont montré que la fonction primaire des tocophérols dans les graines est de limiter l'oxydation non enzymatique des lipides pendant le stockage, la germination et le développement des plantules. Ces auteurs ont conclu que la vitamine E est essentielle pour la longévité et la prévention de la peroxydation des lipides pendant la germination. Quant aux flavonoïdes, ce sont des métabolites secondaires qui s'accumulent dans les graines. Ils sont impliqués dans les fonctions physiologiques telles que la viabilité (Lepiniec *et al.*, 2006). Ces substances peuvent éliminer les radicaux libres formés par l'oxydation et ainsi contribuer à limiter les dommages induits par la peroxydation des lipides.

Beaucoup de plantes supérieures accumulent des oligosaccharides de la famille des raffinoses (RFOs) pendant la maturation des graines. Les RFOs agissent en tant qu'agents protecteurs pendant la dessiccation et le stockage des graines sèches (Peterbauer *et al.*, 2001). Les tri et tétra saccharides tels que le raffinose et le stachyose sont souvent en grande quantité dans les graines sèches de plusieurs espèces de plantes. Des études ont montré une corrélation entre l'accumulation de ces oligosaccharides et la longévité des graines (Buitink *et al.*, 2000). D'autres auteurs ont montré que la teneur en sucre, en particulier le rapport oligosaccharide / saccharose, pourrait être utilisé comme indicateur du maintien de la viabilité ou du vieillissement des semences pendant le stockage (Bernal-Lugo & Leopold, 1992; Horbowicz & Obendorf, 1994; Steadman *et al.*, 1996; Sinniah *et al.*, 1998 ; Lehner *et al.* 2006). Chez le maïs par exemple, une valeur de ce rapport supérieur à 0,2 correspond au maintien de la viabilité des semences au cours du

stockage (Bernal-Lugo & Leopold, 1995 ; Lehner *et al.* 2006). Les sucres solubles, et principalement les oligosaccharides, et le rapport oligosaccharides / saccharose ont été positivement corrélés au potentiel de longévité des graines (Horbowicz & Obendorf, 1994; Lin & Huang, 1994; Bernal-Lugo & Leopold, 1995 ; Steadman *et al.*, 1996 ; Sinniah *et al.*, 1998). Les oligosaccharides sont impliqués dans la protection des membranes, des protéines, des acides nucléiques contre les dommages qui se produisent au cours du séchage (Hoekstra *et al.*, 1991). Des études réalisées sur le soja (*Glycine max*), le maïs (*Zea mays*), et la navette (*Brassica campestris [rapa]*) témoignent du rôle des oligosaccharides solubles dans la protection des graines contre les dommages pendant la déshydratation et le vieillissement. Ils sont donc impliqués dans la survie et le maintien de la viabilité des semences pendant le stockage (Obendorf, 1997; Sinniah *et al.*, 1998). Ce rôle protecteur des oligosaccharides s'explique par leur capacité à maintenir l'intégrité de la membrane par des interactions avec les groupements phospholipidiques en remplaçant l'eau pendant la déshydratation (Bentsink, 2000).

4. Génétique de la capacité germinative

Plusieurs études ont montré que la germination est un trait quantitatif c'est-à-dire une caractéristique phénotypique gouvernée par plusieurs gènes en interaction avec les facteurs environnementaux (Nambara *et al.*, 2000 ; Koornneef *et al.*, 2002). Les études génétiques ont permis de déterminer et de caractériser les fonctions de certains gènes gouvernant ce trait polygéniques. Ces études ont défini un grand nombre de gènes qui influencent la germination et l'établissement des plantules. Footitt *et al.* (2006) ont subdivisé ces gènes en trois groupes fonctionnels : le groupe des gènes qui influencent la structure des graines, ceux qui contrôlent le développement et les gènes qui codent pour les protéines associées aux voies métaboliques importantes pour le développement des plantules. Les traitements mutagéniques, la génétique quantitative, et les techniques de marquages moléculaires sont les outils utilisés pour étudier ces gènes et identifier les composés liés à leur expression. Par exemple, ces outils ont permis de montrer que les gènes des voies

de biosynthèses de l'acide abscissique et de l'acide gibbérellique jouent un rôle prépondérant dans la dormance et la germination (Kermode, 2005 ; Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006 ; Finkelstein *et al.*, 2008). Les variations génétiques présentes dans les variétés de plantes ou induites par des traitements mutagéniques ont servi de base pour les études génétiques. La plupart de ces études ont été réalisées sur l'arabidopsis (*Arabidopsis thaliana*). Cette espèce se développe comme un modèle favorable dans ce champ de recherche parce que d'une part, elle convient parfaitement aux études moléculaires et génétiques, et d'autre part, la germination de l'arabidopsis est similaire à celle de plusieurs espèces utilisées dans la recherche de la physiologie des graines. Elle présente également plusieurs avantages pour les études génétiques (Bentsink, 2002 ; Koornneef *et al.*, 2002). Cependant quelques graines de plantes cultivées telles que l'avoine (Naylor & Jana, 1976), le blé (Parterson & Sorrells, 1990), l'orge (Ullrich *et al.*, 1993), la tomate (Hilhorst *et al.*, 1998 ; Bassel *et al.*, 2004), le soja (Bassel *et al.*, 2004) et le riz (Zhao *et al.*, 2010), ont également été utilisées dans les travaux se rapportant à la génétique des graines.

4.1. Contrôle génétique de la capacité germinative des graines

Dans la dernière décennie, avec le développement des technologies de marquage moléculaires et les procédures de cartographie des loci de caractères quantitatifs (QTL), les analyses génétiques et l'identification des régions génomiques contrôlant des traits quantitatifs sont devenues plus aisées (Tanksley, 1993 ; Jansen, 1996 ; Bentsink, 2000). Les marqueurs d'ADN permettent d'identifier les QTL contrôlant les traits complexes et les analyses de QTL permettent de localiser les gènes sur les chromosomes. La cartographie des QTL exige l'utilisation de parents contrastés pour le trait génétique d'intérêt, la génération d'une population en ségrégation et l'usage des marqueurs moléculaires pour la caractérisation des individus de cette population. Après marquage du trait d'intérêt, l'association entre les marqueurs de loci des individus et leurs phénotypes est recherchée aux moyens des méthodes statistiques spécifiques.

La cartographie des QTL est influencée par des paramètres tels que la taille (nombre d'individus composant la population) et le type de population à cartographier, le nombre de marqueurs et les méthodes statistiques qui sont utilisées. L'hérédité des QTL individuels qui est un autre facteur pour la détection des QTL peut être améliorée en réduisant au minimum les variations environnementales par la réplication des populations à cartographier dans différents environnements (Bentsink, 2000). La dissection de la variation génétique multifactorielle a été utilisée pour étudier la variation de la dormance en analysant les croisements entre: variétés cultivées de blé et de l'orge (Anderson *et al.*, 1993 ; Ullrich *et al.*, 1993 ; Romagosa *et al.*, 1999 ; Kato *et al.*, 2001), espèces domestiques et leurs parents sauvages chez le riz (Cai & Morishima, 2000), formes sauvages chez l'avoine (Fennimore *et al.*, 1999). Les techniques moléculaires et d'analyses de QTL ont permis d'identifier, et localiser des QTL contrôlant la germination et la croissance des plantules chez le tournesol (*Helianthus annuus* L.) (Al-Chaarani *et al.*, 2005), la germination chez les graines de maïs âgées (Revilla *et al.*, 2009) et des QTL contrôlant le taux de germination de la tomate sous différentes conditions de stress (Foolad *et al.*, 2003). Aussi, des QTL responsables de la longévité et l'adaptation aux changements environnementaux ont été identifiés chez le riz (Miura *et al.*, 2002).

Il existe une grande variation dans le degré de dormance entre les accessions de l'arabidopsis. Pour comprendre les bases génétiques de cette variation intra-spécifique, Alonso-Blanco *et al.* (2000) ont analysé l'accession Landsberg erecta ayant une faible dormance et l'accession Cape Verde Island possédant une grande dormance (Cvi). Ces travaux ont permis d'identifier les loci qui contrôlent la variation de la dormance des graines issues du croisement Ler/Cvi. L'analyse de QTL a été réalisée en utilisant les valeurs phénotypiques mesurées sur les lignées isogéniques recombinantes ou *Recombinant Inbred Lines* (RILs) au temps de stockage nécessaire pour 50 % de germination. Sept QTL nommés *Delay of germination* (retard de germination) (*DOG*) 1 à 7, ont été identifiés sur tous les chromosomes exceptés sur le chromosome 2. Les numéros ont été attribués à

chaque locus par ordre décroissant d'effet. L'effet additif total de ces loci a compté pour 61,4% de la variation phénotypique après la levée de dormance. Les loci *DOG 1*, *DOG 2*, et *DOG 3* ont montré de larges effets additifs (chacun expliquant plus de 10 % de la variation phénotypique) et l'ensemble a compté pour 60 % de la variance génétique additive (38,2 % de la variance total). *DOG 1* a été identifié comme ayant le plus fort effet de QTL affectant la dormance entre ces deux accessions.

Chez l'orge, un diploïde ($2n=14$) contenant approximativement 5300Mb d'ADN, il a été possible de montrer à travers des croisements entre les variétés Steptoe (dormant) et Morex (non dormant) que la transmission de la dormance est un trait complexe avec 27 loci détectés à travers chacun de ces sept chromosomes en utilisant les marqueurs d'ADN de type Restriction Fragment Length Polymorphism ou RFLP. Deux loci sur le long bras du chromosome 7, l'un flanqué par les marqueurs RFLP PSR128 et CDO348B, et l'autre flanqué par les marqueurs RFLP ABA304 et ABG309 ont représenté respectivement 36% et 12% de la variabilité dans la dormance des graines (Ullrich et al., 1993). Dans une autre étude, l'effet du marqueur RFLP PSR128 a été étudié dans des populations issues d'un croisement réciproque entre ces deux variétés. Les résultats ont confirmé que le QTL marqué par PSR128 explique la plupart des différences génétiques dans la dormance des graines entre ces deux variétés d'orge (Larson et al., 1996).

Des croisements entre des variétés dormantes et non dormantes de blé ont indiqué que la dormance était un caractère dominant (Parterson & Sorrells, 1990). Deux populations de lignées isogéniques recombinantes de blé ont été utilisées pour identifier les régions génomiques associées à la résistance à la germination pré-récolte. Huit loci (quatre pour chaque population) ont été significativement associés à ce caractère. Ces loci ont compté pour 44 % et 51% de la variation génétique pour la germination pré-récolte (Anderson et al., 1993).

Des travaux ont été de même réalisés chez le riz pour étudier les bases génétiques du caractère dormance et longévité. A cet effet, Wan et al. (2006) ont utilisé le cultivar de riz indica N22 présentant un niveau de dormance supérieur à celui d'un cultivar de riz traditionnel. Trois cartes génétiques

dérivées de marqueurs microsatellites (SSR) dans deux populations en ségrégation ont abouti à l'identification de cinq loci : *qSdn-1*, *qSdnj-3*, *qSdn-5*, *qSdn-7* et *qSdn-11*, détectés et identifiés sur les chromosomes 1, 3, 5, 7 et 11, respectivement. L'expression de l'effet du principal QTL (*qSdn-1*) sur la dormance des graines avait une grande héritabilité sous différentes combinaisons génétiques des variétés utilisées dans cette étude.

Dans des travaux plus récents (Miura et al., 2002), le riz weedy (*Oryza. sp*) avec une grande dormance a été croisé avec la variété de riz Akihikari (*Oryza. sativa* subsp. *japonica*). Un total de quatre QTL associés à la dormance a été localisé sur les chromosomes 1, 2, 6 et 6, expliquant 7.8, 7.1, 5.5, et 4.5 % de la variance phénotypique, respectivement. S'agissant du caractère longévité, les QTL ont été identifiés en utilisant 98 lignées isogéniques recombinantes issues d'un croisement entre les variétés japonica Nipponbare et indica Kasalath. Trois QTL pour la longévité, *qLG-2*, *qLG-4* et *qLG-9* ont été détectés respectivement sur les chromosomes 2, 4 et 9. Le QTL avec le plus grand effet, *qLG-9* a expliqué 59.5% de la variation phénotypique totale dans les lignées. Les deux autres QTL, *qLG-2* et *qLG-4*, ont expliqué respectivement 13,4 et 11,6% des variations phénotypiques.

En conclusion de ce qui précède et à partir de plusieurs autres exemples décrits dans la littérature et non rapportés ici, la capacité germinative des graines est sous le contrôle de traits quantitatifs en interaction avec les conditions environnementaux. Les fonctions de la plupart de ces gènes ont été identifiées et décrites à travers des traitements mutagéniques qui sont des outils de prédilection en génétique fonctionnelle.

4.2. Analyse fonctionnelle des gènes de la germination

Cette analyse est basée sur la variation génétique induite par des traitements mutagéniques. Ces traitements sont des procédés qui consistent à provoquer des changements dans la séquence d'un gène. Le phénotype obtenu après ce changement est appelé phénotype mutant. Lorsqu'un gène affectant un trait est muté, cela a des effets sur l'expression du trait. Par contre, si le gène ne joue aucun rôle dans l'expression du trait, toute mutation génique ne montrera aucun changement pour le trait en question. Les mutants

ont été utilisés dans la recherche concernant les traits importants sur le plan agronomique tels que la dormance, la germination, et la longévité de la semence.

La levée de dormance est régulée par l'expression de plusieurs gènes dont les plus connus et étudiés sont ceux de la biosynthèse des gibbérellines. Les gènes codant pour les protéines des voies de transduction des GA ont été proposés pour avoir un rôle de régulateur dans la germination des graines (Lee *et al.*, 2002 ; Peng & Harberd, 2002 ; Wen & Chang, 2002). Par exemple, le gène COMATOSE (CTS) a été défini comme un gène qui favorise l'augmentation du potentiel germinatif et empêche la dormance embryonnaire. C'est une protéine peroxysomale dont l'expression prédit le potentiel de germination. Russell *et al.* (2000) ont montré que la mutation du locus de la CTS dans l'arabidopsis réduit considérablement le potentiel de germination. Tandis que la morphologie de l'embryons de chaque mutant *cts* ne présentait aucune modification, l'analyse physiologique a indiqué que les graines matures de *cts* ne répondaient pas aux GA. La CTS est exprimé avant et pendant l'émergence des plantules. Le locus CTS a été identifié génétiquement comme un gène qui favorise l'amélioration de la germination (Russell *et al.*, 2000).

Contrairement au gène CTS, les protéines DELLA, quant à elles, sont les régulateurs négatifs des voies de transduction de GA. Ces gènes sont des facteurs de transcription qui inhibent les réponses des GA. L'arabidopsis a cinq gènes DELLA (Dill *et al.*, 2001 ; Lee *et al.*, 2002), tandis que le riz (Itoh *et al.*, 2002) et d'autres espèces telles que l'orge (Chandler *et al.*, 2002), le maïs, le blé (Peng *et al.*, 1999) et la tomate (Bassel *et al.*, 2004) en ont un seul. Dans l'arabidopsis, le gène RGL2 semble être la principale protéine de la famille DELLA régulant la germination des graines. En effet, lorsque ce gène perd sa fonction, la germination est partiellement restaurée dans les graines déficitaires en GA. Ce phénomène n'est pas observé pour les autres gènes de la famille qui subissent de simples mutations. Les protéines DELLA, en particulier la RGL2, empêchent la germination en inhibant les voies de transduction des gibbérellines. Elles se présentent ainsi

comme des régulateurs négatifs de l'action de ces hormones essentielles à la germination (Lee *et al.*, 2002).

Quant aux protéines *Late embryogenesis abundant* (LEA) et *small heat shock proteins* (sHSPs), elles sont connues pour être corrélées avec la longévité des graines. Les protéines LEA et sHSPs sont produites pendant la maturation des graines dans diverses conditions de stress et disparaissent graduellement pendant la germination. Les fonctions protectrices des protéines sHSPs et LEA ont été largement analysées dans plusieurs espèces de plantes incluant la catégorie des graines orthodoxes, récalcitrantes et intermédiaires. De nombreuses investigations ont montré que les protéines LEA sont impliquées dans les processus complexes qui permettent aux graines de survivre à l'état sec. Elles seraient impliquées dans le maintien des composantes cellulaires et notamment de la structure des protéines au cours de la déshydratation (Close *et al.*, 1996 ; Wise *et al.*, 2003 ; Hong-Bo *et al.*, 2005 ; Kalemba & Pukacka, 2007). Pendant le déficit en eau dans les graines tolérantes à la dessiccation, elles peuvent interagir avec d'autres groupes et remplacer l'eau dans les cellules. De nombreux travaux mettant en évidence une corrélation positive entre l'expression des gènes LEA et l'adaptation à la déshydratation ont été rapportés (Close *et al.*, 1996).

Les mutants ont été aussi utilisés pour établir le rôle de plusieurs loci. Les gènes *Acid Intensitive 3* (ABI3), *Fusca* (FUS3) et *Leafy Cotyledon 1 et 2* (LEC1 et LEC2) jouent des rôles prépondérants dans le contrôle du développement des graines (Meinke *et al.*, 1994 ; Bentsink, 2002 ; Koornneef *et al.*, 2002). La mutation de tous ces loci affecte de multiples processus incluant l'accumulation des protéines de stockage, aussi bien l'acquisition de la dormance et la tolérance à la dessiccation. Les loci LEC1 et FUS3 régulent probablement l'arrêt du développement puisque la mutation de ces gènes entraîne une continuité de la croissance de l'embryon immature (Koornneef *et al.*, 2002). Des études similaires non rapportés ici ont également contribué à identifier les gènes de la capacité germinative des graines. Certains de ces gènes et leurs rôles sont présentés dans le tableau 1.

Tableau 1 : Exemples gènes impliqués dans la dormance et dans la germination des graines

Nom du gène	Rôles /actions	Références bibliographiques
SLY1 (Sleepy 1)	Est un acteur clé des récepteurs de l'acide gibbérellique	Koorneef <i>et al.</i> 2002
CTS (Comatose)	Augmente le potentiel germinatif des graines. Réprime la dormance des graines, et est impliqué dans la voie de l'acide gibbérellique	Koorneef <i>et al.</i> 2002
DAG1(Dof affecting germination) [Dof = DNA binding with one finger]	Est impliqué dans l'importation des composés de la plante mère à la graine. Ce gène code pour une protéine qui est un facteur de transcription	Koorneef <i>et al.</i> 2002
Protéines DELLA	Régulent négativement les voies de transduction de GA	Bassel <i>et al.</i> , 2004 Dill <i>et al.</i> , 2001.
ERA (enhanced response to ABA) EIN2 (éthylène insensitive) ETR (ethylene resistant)	Joue un rôle dans la régulation de la dormance par l'action de l'éthylène	Finkelstein <i>et al.</i> 2008.
CTR1 (constitutive triple response)	Participe à l'augmentation de la sensibilité à l'ABA.	Finkelstein <i>et al.</i> 2008 :
LEC1 (leafy cotyledon)	Régule l'arrêt du développement de l'embryon. Essentiel pour la dormance.	Koorneef <i>et al.</i> 2002.
FUS3 (fusca 3)	Régule positivement la synthèse de l'acide abscissique et négativement celle de l'acide gibbérellique. Régule l'arrêt du développement de l'embryon.	Koorneef <i>et al.</i> 2002 Finkelstein <i>et al.</i> 2008 (62, 81).
LEA (Late embryogenesis abundant)	Protège des composantes cellulaires pendant la déshydratation. Est corrélé positivement avec l'adaptation à la déshydratation. Joue un rôle protecteur chez les graines orthodoxes	Aberlenc-Bertossi <i>et al.</i> 2006.
ARAG1 (ABA-responsive DREB gene)	Est impliqué dans l'action de l'ABA et les voies de réponse au stress	Zhao <i>et al.</i> , 2010.
AtNCED (9-cis-epoxycarotenoid dioxygenases)	Codent pour les 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenases enzymes catalysant les régulateurs clés de la biosynthèse de l'ABA	Lefebvre <i>et al.</i> , 2006

5. Capacité germinative, systèmes semenciers et production végétale

Les graines sont des sources importantes de matières premières végétales et industrielles qui sont souvent utilisées directement comme ressource alimentaire et/ou comme semences. Les «graines semences» sont d'une grande importance socio-économique et agronomique puisqu'elles influencent considérablement la production végétale. Elles jouent un rôle important et incontournable dans le développement de l'agriculture notamment dans l'amélioration de la productivité. Les caractéristiques génétiques et biochimiques des graines ainsi que les aspects du vieillissement et de la germination sont utilisés par les banques de gènes pour conserver et prévoir la longévité des graines ; les industries semencières pour contrôler la qualité, conserver les semences et pour déterminer les prix ; les sélectionneurs pour créer de nouvelles variétés et les mettre à la disposition du monde agricole ; et les agriculteurs pour améliorer la production végétale et pour produire des semences de haute qualité.

En général, les graines sont conservées et utilisées à travers les systèmes semenciers. Les activités des systèmes semenciers peuvent se résumer en cinq étapes qui ne sont pas toujours consécutives : la production, le contrôle de la qualité, le stockage, le traitement et la distribution ou la commercialisation des semences. Il existe deux types de systèmes semenciers : le système informel et le système formel. Le système semencier informel est le système de gestion traditionnelle des semences. Dans les pays en voie de développement, surtout en Afrique, la majorité des agriculteurs obtiennent principalement leurs semences dans le secteur informel. Dans ce système, une partie de la récolte est conservée pour être utilisée comme semences, les semences sont échangées entre les agriculteurs et /ou achetées au marché local. Ces voies contribuent à hauteur de 90-100 % à l'approvisionnement en semences (Maredia *et al.*, 1999). Dans le secteur informel, les graines sont nettoyées manuellement, conservées de façons traditionnelles et souvent non traitées. La qualité, l'identité génétique et la pureté de chaque variété sont définies selon les connaissances anciennes et l'expérience personnelle du producteur de semences et/ou de l'agriculteur.

Le système semencier formel est un système de contrôle officiel ou privé de gestion des semences. Ce secteur fournit la majorité des semences utilisées par les agriculteurs des pays industrialisés. Contrairement au système informel, le système formel s'appuie sur la recherche scientifique pour la production, la conservation, le contrôle qualité et le traitement des semences. Dans ce système, la qualité des graines est évaluée d'une part par des procédés de laboratoire, et d'autre part par la mesure de leur performance au champ. Dans cette dernière approche, la vigueur d'une semence est sa capacité à germer, à émerger et à produire rapidement des plantules saines dans des conditions diverses, puis à maintenir cette capacité pour un temps prolongé. Bien qu'ayant des approches différentes, dans l'un ou l'autre des deux types de systèmes semencier, des graines de haute qualité sont celles qui ont un taux élevé de germination et qui produisent des plantules vigoureuses.

L'évolution du secteur semencier est étroitement liée à celle de la recherche et de la vulgarisation (Bèye & Sery, 2008). La prévision de la longévité des graines est essentielle pour un plan périodique de régénération et de remplacement (Sapra *et al.*, 2003) dans les systèmes semencier. L'étape du contrôle de la qualité des semences est primordiale et inévitable dans l'industrie semencière. Elle sert de base à la détermination des prix et met à la disposition des producteurs un outil de décision dans le stockage et la commercialisation. La qualité d'un lot de semences comprend des caractéristiques ou attributs qui déterminent son aptitude à germer. Les paramètres les plus appropriés comprennent les paramètres génétiques, physiques, physiologiques, sanitaires, et biochimiques (Bierhuizen & Feddes, 1973 ; Abdul-Baki, 1980 ; Haim, 2007). La qualité est déterminée en interprétant la somme de tous ces paramètres. Dans la production des semences, le choix des variétés est fondé sur les préférences des agriculteurs et ces variétés ont des traits génétiques bien définis. Par exemple, la dormance est un trait génétique très important et parfois souhaitable en agriculture parce qu'elle favorise la survie des graines dans le temps et empêche les risques de germination avant la récolte, surtout dans les régions humides. Chez certains cultivars de blé et de riz, un faible degré de

dormance entraîne une réduction de la qualité des graines à la récolte et donc des pertes économiques importantes (Bewley & Black, 1994 ; Finkelstein *et al.*, 2008). En revanche, chez l'orge, une dormance élevée à la moisson entraîne des coûts supplémentaires pour le stockage. Pour les graines d'orge profondément dormantes, la levée de dormance est indispensable pour réaliser une germination rapide et uniforme nécessaire au procédé de maltage (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006). La dormance se présente ainsi comme une caractéristique qui oriente non seulement le choix des agriculteurs, des producteurs et des commerçants dans le système semencier, mais aussi dans certains cas le choix dans l'industrie de transformation en produits alimentaires dérivés.

La semence, particulièrement celle de variétés améliorées est essentielle pour l'augmentation de la productivité agricole. Ainsi, une source d'approvisionnement en semences améliorées et à prix abordables, couplée à l'utilisation d'intrants et aux pratiques agronomiques adaptées, peut augmenter significativement la production agricole de façon durable. Selon la FAO (www.FAO.org), moins de 10% des terres arables exploitées par les paysans en Afrique subsaharienne sont occupées par les semences de variétés améliorées, et plusieurs facteurs limitent encore l'accès des paysans et producteurs de cette région aux semences de qualité. Le système d'échange de semences de paysan à paysan et les marchés locaux de semences marchent à un certain niveau mais ne sont pas encore suffisamment en relation avec les systèmes d'approvisionnement de semences améliorées. Toujours selon la FAO, l'industrie semencière est complètement contrôlée par les gouvernements dans 60% des pays africains. Les législations nationales qui limitent l'entrée de semences améliorées dans ces pays constituent des contraintes majeures au développement du système semencier et à l'amélioration de la production agricole. Au niveau du producteur agricole individuel, la sécurité semencière est définie comme étant l'état dans lequel le producteur a accès à des semences de qualités suffisantes provenant de la variété de choix du producteur, et ayant les qualités physiques adéquates au moment du planting. Pour assurer cette sécurité semencière et augmenter la production agricole de façon

durable, il est impératif de combiner une série d'activités incluant l'identification de la variété de choix à travers la sélection génétique et la promotion variétale, le développement de marchés semenciers et l'accès des producteurs aux semences de qualité.

Remerciements/Acknowledgements

Nous remercions le centre de sécurité alimentaire de l'Université de Hoheinhem (Stuttgart, Allemagne) pour l'octroi d'une bourse de recherche à N'dri Aya Nadège Aurélie

We thank the Food Security Center (FSC) of the University of Hohenheim for giving a research fellowship to N'dri Aya Nadège Aurélie.

Références citées

- Abdul-Baki A.A., 1980. Biochemical aspects of seed vigor. *Hort Sci.* **15**: 765-771.
- Aberlenc-Bertrossi F., Sané D. Daher A., Borgel A., Duval Y., 2006. Aptitude à la déshydratation des embryons zygotiques de palmier à huile et de palmier dattier : étude de l'expression de gènes LEA. *Actes du bureau des ressources Génétiques (BRG)* **6** 401-413.
- Agarwal P., & Kharlukhi L., 1987. Enzyme activities in seeds during storage. *Ind. J. Exp. Biol.* **25**: 719 - 722.
- Al-Chaarani G.R., Gentzittel L., Wedzony M. & Sarrafi A., 2005. Identification of QTLs for germination and seedling development in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Sci.* **169** (1): 221-227.
- Al-Maskri A.Y., Khan M.M., Khan I.A. & Al-Habsi K., 2003. Effect of accelerated ageing on viability, vigor (RGR), lipid peroxidation and leakage in carrot (*Daucus carota* L.) seeds. *Int. J. Agri. Biol.* **5** (4) 580 - 5.
- Alonso-Blanco C., Bentsink L., Hanhart C.J., Blankestijn-de Vries H. & Koornneef M., 2003. Analysis of natural allelic variation at seed dormancy loci of *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* **164** (2): 711-729.
- Anderson J.A., Sorrells M.E. & Tanksley S.D., 1993. RFLP analysis of genomic regions associated

- with resistance to preharvest sprouting in wheat. *Crop Sci.* **33**: 453-459.
- Bacchetta G., Belletti P., Brullo S., Cagelli L., Carasso V., Casas J.L., Cervelli C., Escrib M. C., Fenu G., Gorian F., Güemes J., E. Mattana E., Nepi M., Pacini E., Pavone P., Piotto B., Cristiano Pontecorvo¹, Prada A., Venora G., Vietto L. & Virevaire M., 2006. *Manuel pour la récolte, l'étude, la conservation et la gestion ex situ du matériel végétal*. Rome, Italie : Bacchetta G., Sánchez B.A., Jiménez-Alfaro B.F.G., Mattana E., Piotto B. & Virevaire M. 217 pp.
- Balešević Tubić S., Malenčić D., Tatić M. & Miladinović J., 2005. Influence of ageing process on biochemical changes in sunflower seed. *Hella* **28** (42): 107-114.
- Basra A.M.S., Rehman U.K. & Iqbal S., 2000. Cotton Seed Deterioration: Assessment of some Physiological and Biochemical Aspects. *Int. J. Agri. Biol.* **2** (3) 195–198.
- Bassel G.W., Zielinska E., Mullen R.T., & Bewley J.D., 2004. Down-regulation of DELLA genes is not essential for germination of tomato, soybean, and arabidopsis. *Plant Physiol.* **136**: 2782–2789.
- Bentsink L., 2002. *Genetic analysis of seed dormancy and seed composition in Arabidopsis thaliana using natural variation*. PhD. Université de Wageningen, Wageningen, Netherlands. 159 p.
- Bernal-Lugo I. & Leopold A.C., 1992. Changes in soluble carbohydrates during seed storage. *Plant Physiol.* **98**: 1207–1210.
- Bernal-Lugo I. & Leopold A.C., 1995. Seed stability during storage: Raffinose content and seed glassy state. *Seed Sci. Res.* **5**: 75–80.
- Bewley J.D., 1997. Seed germination and dormancy. *Plant Cell* **9**: 1055–1066.
- Bewley J.D., Black M., 1994. Seeds: Physiology of Development and Germination. *Plenum*. New York, USA. 367 pp.
- Bèye M.A. & Sery D.G., 2008. Quelle stratégie pour le développement des semences de qualité en Afrique de l'Ouest et du Centre. *Lettre de politique agricole de la CMA/AOC (LEPAC)*. Note d'information trimestrielle, Mai 2008, n° 5, 22 p.
- Bierhuizen F.J. & Feddes R.A., 1973. Use of temperature and short wave radiation to predict the rate of seedling emergence and the harvest date. *Acta Horticulturae* **27**: 269-274.
- Bove J., Jullien M. & Grappin P., 2001. Functional genomics in the study of seed germination. *Gen. Biol.* **3** (1): 10021–10025.
- Brigelius-Flohe R. & Traber M.G., 1999. Vitamin E: Function and metabolism. *Faseb J.* **13**: 1145–1155.
- Buitink J., Hemminga M.A. & Hoekstra F.A., 2000. Is there a role for oligosaccharides in seed longevity? An assessment of intracellular glass stability. *Plant Physiol.* **122**: 1217–1224.
- Cai H-W. & Morishima H., 2000. Genomic regions affecting seed shattering and seed dormancy in rice. *Theor. Appl. Genet* **100**: 840-846.
- Caid H.S., Ecchemmakh T., Elamrani A., Khalid A., Boukroute A., Mhamou A. & Demandre C., 2008. Altérations accompagnant le vieillissement accéléré de blé tendre. *Cah. Agric.* **17** (1): 39-44.
- Chandler P.M., Marion-Poll A., Ellis M. & Gubler F., 2002. Mutants at the Slender1 locus of barley cv Himalaya. molecular and physiological characterization. *Plant Physiol.* **29**: 181–190.
- Chang S.M & Sung J.M., 1998. Deteriorative changes in primed sweet corn seeds during storage. *Seed Sci. Technol.* **26**: 613–626.
- Close T.J., 1996. Dehydrins: emergence of a biochemical role for a family of plant dehydration proteins. *Physiol. Plant* **97** 795-803.
- Delaplace P., Frettinger P., Ghanem E.M., Blondiaux A., Bauwens J., Cotton S., De Clerck C., Dewalque A., Guy A., Heuze F., Massoz A., Tassignon T., Aube V.G., Jardin D.J., Fauconnier M-L., 2009. Lipoxygenase pathway and antioxidant system in salt stressed tomato seedlings (*Lycopersicon esculentum* Mill.) *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* **13** (4) : 529-536.
- Dill A., Jung H.S. & Sun T-P., 2001. The DELLA motif is essential for gibberellin-induced degradation of RGA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **98**: 14162–14167.
- Ellis R.H., Hong T.D. & Roberts E.H., 1990. An intermediate category of seed storage behaviour? I. Coffee. *J. Exp. Bot.* **41**: 1167–1174.

- Feierabend J., 2005. Catalases in plants: molecular and functional properties and role in stress defense. In: Smirnoff N., Eds. *Antioxidants and reactive oxygen species in plants*. Oxford, UK: Blackwell Publishing, pp 101-140.
- Fennimore S.A., Nyquist W.E., Shaner G.E., Doerge R.W. & Foley M.E., 1999. A genetic model and molecular markers for wild oat (*Avena fatua* L.) seed dormancy. *Theor. Appl. Genet.* **99**: 711-718.
- Finch-Savage E.W. & Leubner-Metzger G., 2006. Seed dormancy and the control of germination *New Phytologist* **171**: 501-523.
- Finkelstein R., Reeves W., Ariizumi T. & Steber C., 2008. Molecular aspects of seed dormancy. *Ann. Rev. Plant Biol.* **59**:387-415.
- Foolad M.R., Zhang L.P. & Subbiah P., 2003. Genetics of drought tolerance during seed germination in tomato: inheritance and QTL mapping. *Genome* **46**: 536-545.
- Footitt S., Marquez J., Schmutz H., Baker A., Theodoulou F.L. & Holdsworth M., 2006. Analysis of the role of *comatose* and peroxisomal beta-oxidation in the determination of germination potential in Arabidopsis. *J. Exp. Bot.* **57** (11): 2805-2814.
- Goel A. & Sheoran S.I., 2003. Lipid peroxidation and peroxide-scavenging enzymes in cotton seeds under natural ageing. *Biol. Plantarum* **46** (3) 429-434.
- Goel A., Goel K.A. & Sheoran S.I., 2003. Changes in oxidative stress enzymes during artificial ageing in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) seeds. *J. Plant Physiol.* **160**: 1093-1100.
- Gutteridge J.M.C. & Halliwell B., 1990. The measurement and mechanism of lipid peroxidation in biological systems. *Trends Biochem. Sci.* **15**: 129-135.
- Haim N., 2007. Seed production and germinability of cucurbit crops. *Seed Sci. Biotechnol.* **1** (1): 1-10.
- Hilhorst H.W.M. & Koornneef M., 2007. Dormancy in Plants. *Encyclopedia of Life Sciences* John Wiley & Sons, Ltd. www.els.net. 24/ 10/ 2009. 4 p.
- Hilhorst H.W.M., Groot S.P.C. & Bino R.J., 1998. The tomato seed as a model system to study seed development and germination. *Acta. Bot. Neerl.* **47**: 169-183.
- Hoekstra F.A., Crowe J.H., & Crowe L.M., 1991. Effect of sucrose on phase behavior of membranes in intact pollen of *Typha latifolia* L., as measured with Fourier transform infrared spectroscopy. *Plant Physiol.* **97**: 1073-1079.
- Hong-Bo S., Zong-Suo L. & Ming-An S., 2005. LEA proteins in higher plants: structure, function, gene expression and regulation. *Colloids Surf. B. Biointerfaces* **45**: 131-135.
- Horbowicz M. & Obendorf R.L., 1994. Seed desiccation tolerance and storability: dependence on flatulence-producing oligosaccharides and cyclitols-review and survey. *Seed Sci. Res.* **4**: 385-405.
- ISTA (International Seed Testing Association), 1985. International rules for seed testing. *Seed Sci. Technol.* **13**: 299-355.
- ISTA (International Seed Testing Association), 2004. International rules for seed testing. Eds 2004.
- Itoh H., Ueguchi-Tanaka M., Sato Y., Ashikari M. & Matsuoka M., 2002. The gibberellin signaling pathway is regulated by the appearance and disappearance of Slender rice1 in nuclei. *Plant Cell* **14**: 57-70.
- Jain N., Koopar R. & Saxena S., 2006. Effect of accelerated ageing on seed of radish (*Raphanus sativus*). *Asian J. Plant Sci.* **5** (3): 461-464.
- Jansen R.C., 1996. Complex plant traits: time for polygenic analysis. *Trends Plant Sci.* **1**: 89-94.
- Kalembe E.M. & Pukacka S., 2007. Possible roles of LEA proteins and sHSPs in seed protection. *Biollett.* **44** (1): 3-16.
- Kato J., Nakamura W., Tabiki T., Miura H. & Sawada S., 2001. Detection of loci controlling seed dormancy on group 4 chromosomes of wheat and comparative mapping with rice and barley genomes. *Theor. Appl. Genet.* **102**: 980-985.
- Kenanoğlu B.B., Demir I., Mavi K., Yetisir H. & Kelec D., 2007. Effect of priming on germination of *Lagenaria siceraria* genotypes at low temperatures. *Tar. Bilimi. Derg.* **13** (3): 169-175.
- Kermode A.R., 2005. Role of abscisic acid in seed dormancy. *J. Plant Growth Regul.* **24**: 319-44.
- Khan M.M., Iqbal J. M., Abbas M. & Usman M., 2003. Effect of ageing on viability, vigour and

- chromosomal damage in pea (*Pisum sativum* L.) seeds. *Pak. J. Agri. Sci.* **40** : 1-2.
- Koornneef M., Bentsink L. & Hilhorst H., 2002. Seed dormancy and germination. *Plant Biol.* **5**: 33-36.
- Krishnan P., Nagarajan S., Dadlan M. & Moharir A.V., 2003. Characterisation of wheat (*Triticum aestivum*) and soybean (*Glycine max*) seeds under accelerated aging conditions by proton nuclear magnetic spectroscopy. *Seed Sci. Technol.* **31**: 541-50.
- Lee S., Cheng H., King K.E., Wang W., He Y., Hussain A., Lo J., Harberd N.P. & Peng J., 2002. Gibberellin regulates Arabidopsis seed germination via RGL2, a GAI/RGA-like gene whose expression is up-regulated following imbibition. *Genes Dev.* **16**: 646–658.
- Lefèbvre V., North H., Frey A., Sotta B., Seo M., Okamoto M., Nambara E. & Marion-Poll A., 2006. Functional analysis of Arabidopsis *NCED6* and *NCED9* genes indicates that ABA synthesized in the endosperm is involved in the induction of seed dormancy. *Plant J.* **45** (3) : 309-319.
- Lehner A., Bailly C., Flechel B., Poels P., Côme D. & Corbineau F., 2006. Changes in wheat seed germination ability, soluble carbohydrate and antioxidant enzyme activities in the embryo during the desiccation phase of maturation. *J. Cer. Sci.* **43**: 175–182.
- Lehner A., Mamadou N., Poelsb P., Côme D., Bailly C. & Corbineau F., 2008. Changes in soluble carbohydrates, lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in the embryo during ageing in wheat grains. *J. Cer. Sci.* **47**: 555–565.
- Lepiniec L., Debeaujon I., Routaboul J-M., Baudry A., Pourcel L., Nesi N. & Caboche M., 2006. Genetics and Biochemistry of Seed Flavonoids. *Annu. Rev. Plant Biol.* **57**: 405–30.
- Lin T.P. & Huang N.H., 1994. The relationship between carbohydrate composition of some tree seeds and their longevity. *J. Exp. Bot.* **45**: 1289–1294.
- Maredia M., Howard J., Boughton D., Naseen A., Wanzala M. & Kajisa K., 1999. Increasing seed system efficiency in Africa: Concepts, strategies and issues. Department of Agricultural Economics- MSU East Lansing Michigan. Michigan State University International Development Working Paper. pp 12-13.
- Kermode A.R., 2005. Role of abscisic acid in seed dormancy. *J. Plant Growth Regul.* **24**: 319–44.
- Khan M.M., Iqbal J. M., Abbas M. & Usman M., 2003. Effect of ageing on viability, vigour and chromosomal damage in pea (*Pisum sativum* L.) seeds. *Pak. J. Agri. Sci.* **40** : 1-2.
- Koornneef M., Bentsink L. & Hilhorst H., 2002. Seed dormancy and germination. *Plant Biol.* **5**: 33-36.
- Krishnan P., Nagarajan S., Dadlan M. & Moharir A.V., 2003. Characterisation of wheat (*Triticum aestivum*) and soybean (*Glycine max*) seeds under accelerated aging conditions by proton nuclear magnetic spectroscopy. *Seed Sci. Technol.* **31**: 541-50.
- Larson S., Bryan G., Dyer W. & Blake T., 1996. Evaluating gene effects of a major barley seed dormancy QTL in reciprocal backcross populations. *J. Quant. Trait Loci* **2** : 4.
- Lee S., Cheng H., King K.E., Wang W., He Y., Hussain A., Lo J., Harberd N.P. & Peng J., 2002. Gibberellin regulates Arabidopsis seed germination via RGL2, a GAI/RGA-like gene whose expression is up-regulated following imbibition. *Genes Dev.* **16**: 646–658.
- Lehner A., Bailly C., Flechel B., Poels P., Côme D. & Corbineau F., 2006. Changes in wheat seed germination ability, soluble carbohydrate and antioxidant enzyme activities in the embryo during the desiccation phase of maturation. *J. Cer. Sci.* **43**: 175–182.
- Lehner A., Mamadou N., Poelsb P., Côme D., Bailly C. & Corbineau F., 2008. Changes in soluble carbohydrates, lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in the embryo during ageing in wheat grains. *J. Cer. Sci.* **47**: 555–565.
- Lepiniec L., Debeaujon I., Routaboul J-M., Baudry A., Pourcel L., Nesi N. & Caboche M., 2006. Genetics and Biochemistry of Seed Flavonoids. *Annu. Rev. Plant Biol.* **57**: 405–30.
- Lin T.P. & Huang N.H., 1994. The relationship between carbohydrate composition of some tree seeds and their longevity. *J. Exp. Bot.* **45**: 1289–1294.

- Maredia M., Howard J., Boughton D., Naseen A., Wanzala M. & Kajisa K., 1999. Increasing seed system efficiency in Africa: Concepts, strategies and issues. Department of Agricultural Economics- MSU East Lansing Michigan. Michigan State University International Development Working Paper. pp 12-13.
- McDonald M.B., 1999. Seed deterioration: physiology, repair and assessment. *Seed Sci. Technol.* **27**: 177–237.
- Meinke D.W., Franzmann L.H., Nickle T.C. & Yeung E.C., 1994. Leafy cotyledon mutants of *Arabidopsis*. *Plant Cell*. **6**: 1049-1064.
- Miura K., Lin S.Y., Yano M. & Nagamine T., 2002. Mapping quantitative trait loci controlling seed longevity in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* **104**: 981–986.
- Nambara E., Hayama R., Tsuchiya Y., Nishimura M., Kawaide H., Kamiya Y. & Naito S., 2000. The role of ABI3 and FUS3 loci in *Arabidopsis thaliana* on phase transition from late embryo development to germination. *Dev. Biol.* **220**: 412-423.
- Naylor J.M. & Jana S., 1976. Genetic adaptation for seed dormancy in *Avena fatua*. *Can. J. Bot.* **54**: 306-312.
- Obendorf R.L., 1997. Oligosaccharides and galactosyl cyclitols in seed desiccation tolerance. *Seed Sci. Res.* **7**: 63–74.
- Ouzouline M., Tahani N., Demandre C., El Amrani A., Benhassaine-Kesri G. & Caid S.H., 2009. Effects of accelerated aging upon the lipid composition of seeds from two soft wheat varieties from Morocco. *Grasas Y Aceites* **60** (4): 367-374.
- Paterson, A.H. & Sorrells M.E., 1990. Inheritance of grain dormancy in white-kernelled wheat. *Crop Sci.* **30**: 25-30.
- Peng J. & Harberd N.P., 2002. The role of GA-mediated signaling in the control of seed germination. *Curr. Opin. Plant Biol.* **5**: 376–381.
- Peng J., Richards D.E., Hartley N.M., Murphy G.P., Devos K.M., Flintham J.E., Beales J., Fish L.J., Worland A.J. & Pelica F., 1999. Green revolution genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature* **15**: 256–261.
- Peterbauer T., Lahuta L.B., Blöchl A., Mucha J., Jones D.A., Hedley C.L., Górecki R.J. & Richter A., 2001. Analysis of the Raffinose Family Oligosaccharide Pathway in Pea Seeds with Contrasting Carbohydrate Composition. *Plant Physiol.* **127**: 1764–1772.
- Priestley A.D., 1986. Morphological, structural, and biochemical changes associated with seed aging. In: Priestley A.D., Eds. *Seed Aging, Comstock Publishing Associates*. pp. 125-129.
- Prodaniviæ O., Prodanivic R., Bogdanovic J., Mitrovic A., Milosavic N. & Radotic K., 2007. Antioxidative enzymes during germination of two lines of Serbian spruce [*Picea omorika* (Panè) Purkyn]. *Arch. Biol. Sci.* **59** (3): 209-216.
- Rajjou L. & Debeaujon I., 2008. Seed longevity: Survival and maintenance of high germination ability of dry seeds. *C. R. Biol.* **331**: 796–805.
- Revilla P., Butron A., Rodriguez V.M., Malva R.A. & Ordas A., 2009. Identification of genes related to germination in aged maize seed by screening natural variability. *J. Exp. Bot.* **60** (14): 4151-4157.
- Roberts E.H., 1973. Predicting the storage life of seeds. *Seed Sci. Technol.* **1**: 499–514.
- Romagosa I., Han F., Clancy J.A. & Ullrich S.E., 1999. Individual locus effects on dormancy during seed development and after ripening in barley. *Crop Sci.* **39**: 74-79.
- Russell L., Larner V., Kurup S., Bougourd S. & Holdsworth M., 2000. The *Arabidopsis* comatose locus regulates germination potential. *Development.* **127**: 3759-3767.
- Sapra R.L., Narain P., Bhat S.R., Lal S.K. & Jain S.K., 2003. Prediction of seed longevity in the genebank: How reliable are the estimates? *Curr. Sci.* **85** (11): 1612-1616.
- Sastry D.V.S.S.R., Upadhyaya H.D. & Gowda C.L.L., 2008. Seed viability of active collections in ex-situ genebanks: an analysis of sorghum germplasm conserved at ICRISAT genebank. *J. Sat. Agri.* **6** : 1-8.
- Sattler S.E., Gilliland L.U., Magallanes-Lundback M., Pollard M. & DellaPenna D., 2004. Vitamin E is essential for seed longevity and for preventing lipid peroxidation during germination. *Plant Cell.* **16**: 1419–1432.

- Sinniah U.R., Ellis R.H. & John P., 1998. Irrigation and seed quality development in seed rapid-cycling brassica: soluble carbohydrates and heat-stable proteins. *Ann. Bot.* **82**: 647–655.
- Smirnov N., 1993. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytol.* **125**: 27–58.
- Steadman K.J., Pritchard H.W. & Dey P.M., 1996. Tissue-specific soluble sugars in seeds as indicators of storage category. *Ann. Bot.* **77**: 667– 674.
- Stewart R.R.C. & Bewley J.D., 1980. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes. *Plant Physiol.* **65**: 245–248.
- Sung J.M., & Chiu C.C., 1995. Lipid peroxidation and peroxide-scavenging enzymes of naturally aged soybean seed. *Plant Sci.* **110**: 45–52.
- Sung J.M., & Jeng T.L., 1994. Lipid peroxidation and peroxide-scavenging enzymes associated with accelerated ageing of peanut seed. *Physiol. Plant* **91**: 51–55.
- Tanksley S.D., 1993. Mapping polygenes. *Ann. Rev. Genet.* **27**: 205–233.
- Ullrich S.E., Hayes P.M., Dyer W.E., Blake T.K. & Clancy J.A., 1993. Quantitative trait locus analysis of seed dormancy in «Steptoe» barley. In: Simmons W.K.M. & Reid L-J., Eds. *Pre_harvest sprouting in cereals*. pp 136–145.
- Wan J.M., Jiang L., Tang J.Y., Wang C.M., Hou M.Y., Jing W. & Zhang L.X., 2006. Genetic dissection of the seed dormancy trait in cultivated rice (*Oryza sativa* L). *Plant Sci.* **170**: 786–792.
- Wang J., Fujimoto K., Miyazawa T., Endo Y. & Kitamura K., 1990. Sensitivity of lipoxygenase-lacking soybean seeds to accelerated aging and their chemiluminescence levels. *Phytochemistry* **29**: 3739–3742.
- Wang X., & Quinn P.J., 2000. The location and function of vitamin E in membranes. *Mol. Membr. Biol.* **17**: 143–156.
- Wen C.K & Chang C., 2002. Arabidopsis RGL1 encodes a negative regulator of gibberellin responses. *Plant Cell* **14**: 87–100.
- Wilson D.O. & McDonald M.B., 1986. The lipid peroxidation model of seed deterioration. *Seed Sci. Technol.* **14**: 259–268.
- Wise M.J., 2003. LEAping to conclusions: a computational reanalysis of late embryogenesis abundant proteins and their possible roles. *BMC Bioinformatics* **4**: 52.71.
- Zacheo G., Cappello M.S., Gallo A., Santino A. & Cappello A.R., 2000. Changes associated with post-harvest aging in Almond Seeds. *Lebensm. Wis Technol.* **33**: 415–423.
- Zhao L., Hu Y., Chong K. & Wang T., 2010. ARAG1, an ABA-responsive DREB gene, plays a role in seed germination and drought tolerance of rice. *Ann. Bot.* **105** (3): 401–409.