

# GRAINES DE CACTÉES DE LA FLEUR À LA PLANTULE

## Appel

Les données rapportées ici sont extraites, pour la plupart, de livres et de publications scientifiques. Ce texte étant par nature un article de vulgarisation, il se complétera donc des expériences, des errements, des échecs et des réussites de chacun d'entre nous.

Il est ouvert à vous tous afin de le nuancer, le corriger et l'amender de vos connaissances. Envoyez-moi vos commentaires, vos idées, vos lectures, vos vécus et vos résultats pour que cet article devienne le fruit de la communauté cactophile. Ainsi, nous pourrons faire des mises à jour.

NB : Les noms des cactées rapportés ici sont tels qu'ils figurent dans les publications. Quand ils ne sont pas issus d'un article, ils se réfèrent à la nomenclature du New Cactus Lexicon.(NCL).

Longtemps, j'ai cherché des textes en français sur la dormance des graines de cactées. Je ne les ai pas trouvés. Il restait à les écrire.

Au fil des lectures, il est apparu indispensable d'accompagner la vie de la graine depuis la fleur jusqu'à la plantule. Le semeur est certes optimiste, mais il aimerait bien comprendre pourquoi, au bout de plusieurs mois, aucune graine n'a montré ses cotylédons.

La germination, dont l'impact économique est vital, fait l'objet de nombreuses recherches universitaires et agronomiques. Ces dix dernières années, il y a eu plus de douze mille publications scientifiques sur le sujet dans les revues de langue anglaise. Les données sont plus rares sur les cactées, sauf dans le cas de quelques espèces cultivées pour leurs fruits comestibles. À partir de la fleur, puis du grain de pollen et de l'ovule, je vous propose d'assister à la fécondation, à la maturation de la graine, et de suivre sa dissémination. Nous nous attarderons longuement sur les sources de nos déceptions : la

conservation et la dormance... Ou plutôt les dormances, dont nous passerons en revue les différents aspects. Nous aborderons les innombrables tortures que l'homme fait subir aux graines afin de lever ces fameuses dormances pour enfin, apercevoir la plantule.

## LA FLEUR

### La floraison

Les angiospermes, qui se sont développées il y a environ 150 millions d'années, sont des plantes à fleurs. La période et la durée de la floraison varient selon le genre, l'espèce et les conditions environnementales. Les *Opuntia* sont en bouton lorsque la température atteint 16°C, en mars-avril dans l'hémisphère nord et en septembre-octobre dans l'hémisphère sud. La période de production florale dure de 3 à 5 semaines pour *Opuntia ficus-indica* et 25 semaines pour *O. joconostle*. L'âge d'apparition de la fleur varie selon les genres, entre 14 mois pour *Mammillaria hernandezii* (J-D. Hary, communication personnelle), une dizaine d'années pour le genre *Melocactus* et pas moins de 38 ans pour le *Carnegiea gigantea*, à condition qu'il atteigne 2,20 mètres de hauteur. D'autres sont plus lents encore : 70 ans pour *Cephalocereus columna-trajani* (Zavala-Hurtado 1995) et plus de 90 ans pour *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza-Olguin 2002 in Godinez-Alvarez 2003).



*Echinocereus subinermis*  
Photo Georges Marchand  
<http://www.gargamel-cactus.com/>

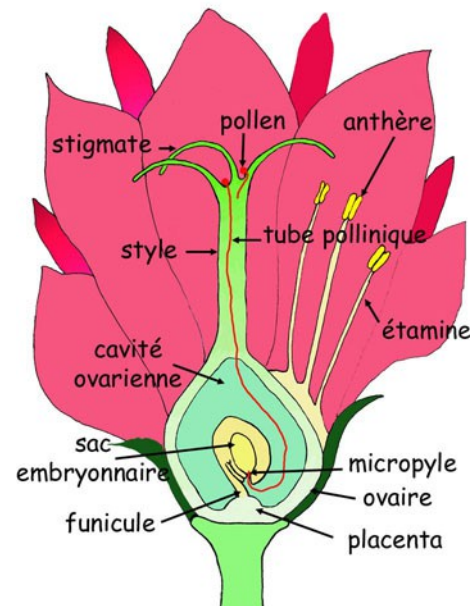
L'environnement peut également avoir, pour une même espèce, une influence sur l'apparition de la fleur. La floraison d'une population homogène de ce même *Carnegie gigantea* apparaît en moyenne au bout de 52 ans pour une taille de 2,44 mètres ou au bout de 106 ans pour une taille moyenne de 3,28 mètres selon le site et le climat (Drezner 2008).

## Les organes reproducteurs

La fleur des angiospermes est, dans la plupart des cas, hermaphrodite. C'est à dire qu'elle réunit l'organe mâle (les étamines qui portent le pollen) et l'organe femelle (le pistil et ses stigmates qui captent le pollen ainsi que le carpelle qui contient les ovules).

À partir de cette configuration, il existe principalement deux hypothèses de fécondation :

- la fleur est fécondable par son propre pollen ou par le pollen d'une autre fleur de la même plante. Il y a autopolinisation, et la plante est dite auto-fécondable, auto-fertile, autogame.
- la fleur n'est pas fécondable par son pollen à cause d'une auto-incompatibilité d'ordre génétique ou physiologique et là, la plante est dite autostérile, allogame.



Improbable fleur de cactées  
Dessin Michel Derouet

Chez *Echinopsis chamaecereus*, (ex *Lobivia silvestrii*) dont beaucoup de plants sont issus de propagation végétative, l'incompatibilité est due à l'inhibition de la croissance du tube pollinique du grain de pollen par les stigmates. Une particularité génomique rendrait certains individus de cette espèce incompatibles avec tous les autres *chamaecereus* mais pas avec le genre *Echinopsis* (Boyle 2001). Parmi les 124 genres de la famille des *Cactaceae*, 28 ont été signalés comme autostériles (Boyle 1997). C'est aussi le cas de 19 cultivars de *Schlumbergera* et de 10 cultivars de *Hatiora* (Boyle 2003). Un décalage dans le temps, entre la maturité du pollen et celle des stigmates ou des conditions environnementales non favorables peuvent également entraîner la stérilité. Les cas décrits ci-dessus, s'ils sont les plus fréquents chez les cactées, comportent aussi de nombreuses exceptions ou particularités. Une même plante peut utiliser simultanément les deux modes de fécondation avec la prédominance de l'un ou l'autre selon l'année, la saison et l'espèce.

La dioécie (fleurs mâles et fleurs femelles sur deux plantes séparées) concerne environ 4 % des angiospermes. Les cactées, lorsqu'elles ne sont pas hermaphrodites, présentent plutôt une dioécie fonctionnelle liée à une atrophie des étamines et à l'absence de pollen mature. Ces particularités ont été passées en revue et expliquées par Fabrice Cendrin sur ce site "Cactus et conflits génétiques" :

[http://www.cactuspro.com/articles/cactus\\_et\\_conflits\\_genetiques](http://www.cactuspro.com/articles/cactus_et_conflits_genetiques)

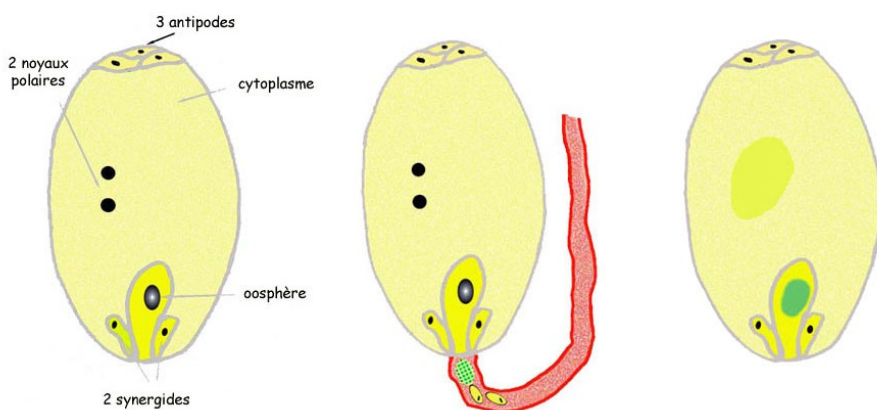
## L'OVULE

### La double fécondation

L'ovaire, situé à la base de la fleur, contient les ovules. Le sac embryonnaire qui se trouve dans l'ovule comprend trois petites cellules appelées antipodes qui dégénéreront rapidement et cinq cellules haploïdes qui ne possèdent donc qu'un jeu de chromosomes. Il y a l'oosphère, gamète femelle qui deviendra, une fois fécondée, l'embryon diploïde. Elle est entourée de deux cellules appelées synergides qui dégénéreront après la fécondation mais qui, dans certains cas, peuvent jouer le rôle de gamètes femelles de secours. Les autres

éléments sont deux noyaux polaires qui fusionneront avec un spermatozoïde. Le produit de cette fusion sera un zygote triploïde accessoire qui deviendra l'albumen, la réserve nutritive de l'embryon.

Pour qu'il y ait fécondation conventionnelle, le matériel génétique du pollen doit fusionner avec celui de la plante mère contenu dans l'ovule. Le grain de pollen, seul ou en groupe, se fixe sur le stigmate souvent couvert d'une sécrétion visqueuse. La germination du pollen commence. À partir de l'aperture, le tube pollinique se développe et pénètre alors dans les tissus du pistil. Chez *Opuntia ficus-indica*, jusqu'à 400 tubes polliniques s'enfoncent dans le pistil et rejoignent en 48 heures la base de l'ovaire. Pour certaines fleurs (*Echinopsis*, *Acanthocereus*, *Arthrocereus*, *Cereus*, *Epiphyllum*, *Selenicereus*), le tube pollinique peut parcourir 25 centimètres, voire plus, avant d'atteindre l'ovaire (Anderson 2001). Il va alors pénétrer l'ovule au niveau du micropyle, au bord ou parfois même à l'intérieur du funicule qui relie l'ovule au placenta. Les deux noyaux spermatiques pénètrent dans le sac embryonnaire. L'un va s'unir à l'oosphère pour engendrer un zygote diploïde qui sera l'embryon, l'autre rejoint les deux noyaux polaires fusionnés pour donner un zygote



Sac embryonnaire avant, pendant le contact du tube pollinique et après la fécondation.  
Dessins Michel Derouet

triploïde qui est l'albumen dont la multiplication cellulaire en fera la réserve nutritive de l'embryon. Ce phénomène, qui est une des particularités des angiospermes, s'appelle la double fécondation.

### L'agamospermie, ou la fécondité sans fécondation

L'agamospermie désigne la production de graines capables de germer, produites sans fécondation. C'est commun chez les *Opuntia* à l'état naturel, et plus fréquent encore parmi les cultivars (23 sur 26) de ce même genre (Mondragon 2001 in Reyes-Agüero 2006).

#### L'apomixie

Ce terme, parfois utilisé abusivement (Raynal-Roques 2005), est une forme d'agamospermie. C'est le développement sans fécondation d'un embryon haploïde à partir d'une cellule du sac embryonnaire. Ce peut être une synergide ou une antipode, ou encore l'oosphère. Il a même été constaté qu'elle pouvait être déclenchée par l'apport de pollen d'une plante botaniquement très éloignée.

#### L'apogamie

Forme d'apomixie. C'est le développement de l'embryon haploïde à partir d'une cellule autre que l'oosphère.

#### L'aposporie

Un embryon diploïde, peut se développer sans fécondation à partir d'une cellule diploïde du nucelle (tissus qui entoure le sac embryonnaire dans l'ovule) ou même à partir d'une cellule diploïde du tégument de l'ovule. L'aposporie est considérée comme une multiplication végétative. La plante est alors un clone de la plante mère, où les embryons sont qualifiés d'adventifs. Ce mode de reproduction n'est pas rare chez les cactées, et il est même le seul mode de reproduction à partir de graines chez *Opuntia spinosissima* (Negron-Ortiz 1998).

## LE POLLEN

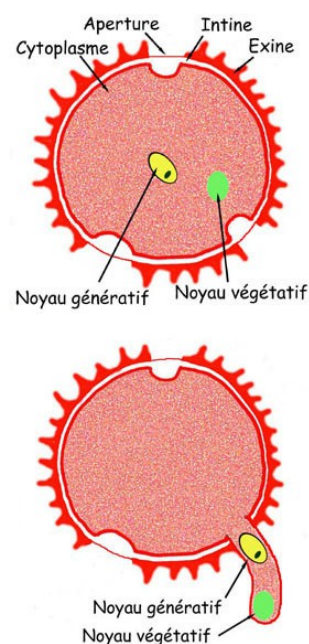
### Description

Le pollen est élaboré dans les quatre sacs polliniques de l'anthere qui constituent la partie terminale de l'étamine. Les étamines peuvent être plusieurs centaines (Schlindwein 1997). Arrivés à maturité, les quatre sacs fusionnent en deux loges qui s'ouvrent, libérant ainsi le pollen.

Des grains de pollen fossiles de cactacées ont été découverts il y a seulement quelques années dans des sédiments de l'ère tertiaire (miocène moyen) au nord-ouest de l'Argentine (Mautino 2002 *in* Garralla 2007). D'autres, ont été identifiés dans des strates de l'anthropocène (ex quaternaire) et datés d'environ deux millions d'années sans qu'il soit possible de les rattacher à une espèce ou un genre contemporain de cactées.

Le grain de pollen est constitué d'une enveloppe externe - l'exine - hydrophobe et résistante, qui lui permet de garder son intégrité de forme jusqu'à la fossilisation. L'exine se compose de deux enveloppes reliées par des colonnes. Vers l'extérieur, elle est appelée sexine (ou encore tectum), et à l'intérieur nexine (Hoen 1999). L'ornementation du grain de pollen peut être constituée de sculptures réticulées, d'épines, d'aspérités plus ou moins saillantes, de granulosités et de micropores. Sous l'exine se trouve la paroi interne appelée intine qui entoure le cytoplasme.

La forme du grain de pollen peut être sphérique, polyédrique, voire oblongue et "trigalbé" (*Carnegia gigantea*, *Stenocereus thurberi*, *Echinocereus fendleri* et *Ferocactus wislizenii*). Ces formes et ces ornements différents, qui signent l'identité de l'espèce, peuvent cohabiter dans un même genre. C'est le cas du genre *Theolocactus* (Mosco 2000). À la surface du pollen, se trouvent des ouvertures qui sont des zones fines de l'exine par lesquelles le tube pollinique sortira lors de sa germination. Les ouvertures sont de forme arrondie ou allongée. Dans le cas de grains de pollen trilobés, elles prennent alors l'aspect de trois sillons.



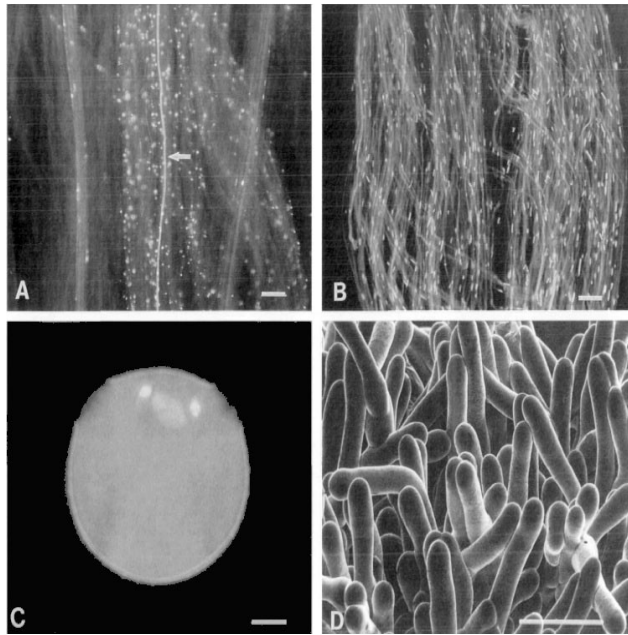
### Fonction

À l'intérieur du cytoplasme se trouvent deux noyaux possédant des fonctions bien différentes.

- le noyau végétatif va s'engager très vite dans le tube pollinique lors de la germination du grain de pollen et va accumuler les réserves nécessaires à son développement pour l'amener au contact de l'ovule, puis il dégénérera.

- le noyau génératif, encore appelé spermatogène, contient le matériel génétique. Il progressera de concert dans le tube pollinique et, pendant son parcours, il se scindera en deux noyaux spermatisés qui auront chacun leur rôle lors de la fécondation.

Il arrive que le tube pollinique ne se développe pas ou peu et n'atteigne pas la base du style. C'est le cas d'une espèce rare dans la nature, *Opuntia spinosissima*. L'auto-incompatibilité est alors qualifiée de prézygotique (Negro-Ortiz 1998). Ce type d'incompatibilité se rencontre également chez *Stenocereus stellatus* entre les plantes sauvages et les plantes cultivées sélectionnées par les paysans depuis plusieurs siècles (Rojas-Arechiga 2001).



Microscopie en fluorescence du style de *Schlumbergera truncata* 5 jours après la pollinisation

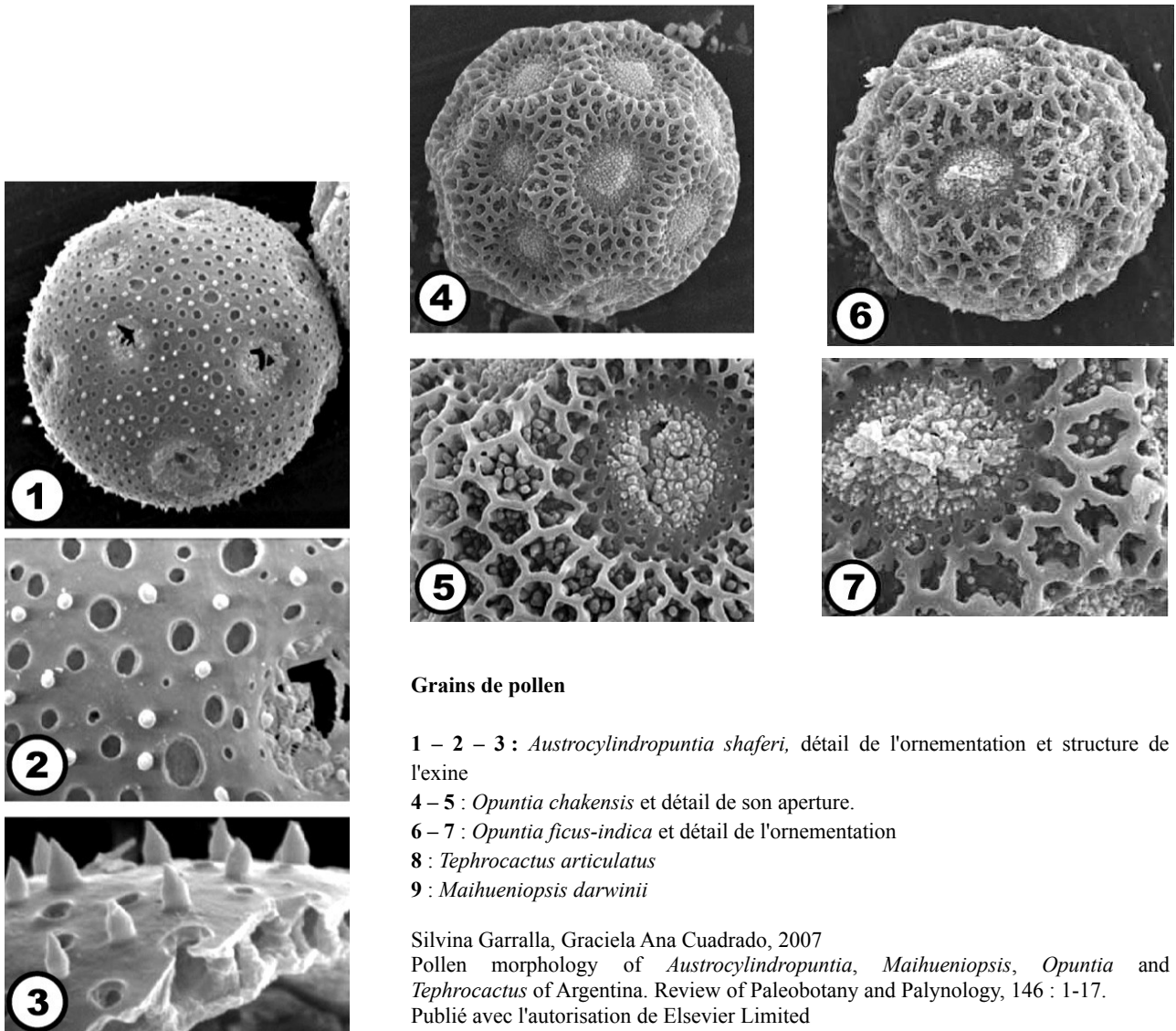
**A** – Auto-pollinisation avec pollen incompatible : Un seul tube pollinique est présent. Les points sont dus à des callosités dans le tissu. Trait = 100 micromètres.

**B** – Pollinisation avec pollen de *S. Buckleyi* compatible : De nombreux tubes polliniques présents. Trait = 100 micromètres.

**C** – Grain de pollen de *S. Buckleyi* coloré à la mithramycine : Le noyau végétatif est flanqué de deux noyaux spermatiques. Trait = 10 micromètres.

**D** – Microscopie électronique d'un stigmate frais de *S. truncata*. La surface est sèche et couverte de papilles allongées. Trait = 100 micromètres.

Photographies issue de : "The Genetic of Self-Incompatibility in the Genus *Schlumbergera* (Cactaceae)", T. H. Boyle, Journal of Heredity, 88 : 209-214, 1997. Avec l'autorisation de Oxford University Press. Licence n° 1902601241067



#### Grains de pollen

1 – 2 – 3 : *Austrocyllindropuntia shaferi*, détail de l'ornementation et structure de l'exine

4 – 5 : *Opuntia chakensis* et détail de son aperture.

6 – 7 : *Opuntia ficus-indica* et détail de l'ornementation

8 : *Tephrocactus articulatus*

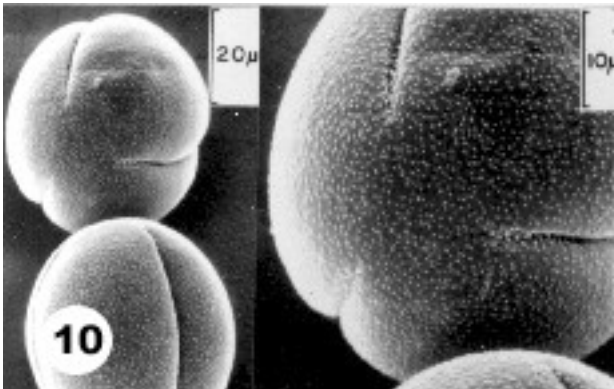
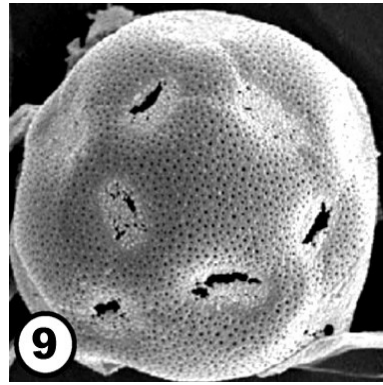
9 : *Maihueniopsis darwinii*

Silvina Garralla, Graciela Ana Cuadrado, 2007

Pollen morphology of *Austrocyllindropuntia*, *Maihueniopsis*, *Opuntia* and *Tephrocactus* of Argentina. Review of Paleobotany and Palynology, 146 : 1-17.

Publié avec l'autorisation de Elsevier Limited

N° de licence : 1959361259734



10 : Grains de pollen tricolpés (trois sillons) d'*Echinocereus fendleri*.

Paul S. Martin, Charles M. Drew, 1969.  
Scanning electron photomicrographs of southwestern pollen grains. *Journal Arizona Academy of Sciences* 5 (3) : 147-176.

<http://www.geo.arizona.edu/palynology/sem/mdsem013.html>  
Publiés avec l'autorisation du Pr Owen K. Davis, Department of Geosciences, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA

Dans le tableau ci-dessous sont rapportées quelques valeurs physiques moyennes obtenues par Sylvania Garralla sur le pollen de 28 espèces réparties en 5 genres : *Austrocylindropuntia* (3), *Maihueniopsis* (5), *Opuntia* (13), *Tunilla* (1) et *Tephrocactus* (6).

Genre, espèce	diam. pollen, μm	diam. aperture, μm	nombre d'ouvertures	épaisseur exine, μm
<i>Austrocylindropuntia</i>	61 à 93	10 à 24	12 à 16	2 à 3
<i>Maihueniopsis</i>	60 à 77	14 à 19	12 à 20	2,5 à 3
<i>Opuntia</i>	56 à 142	10 à 22	8 à 24	4 à 8
<i>Tunilla corrugata</i>	62 à 78	15 x 9	12	4
<i>Tephrocactus</i>	63 à 84	10 à 16	18 à 28	3 à 4

## LE DIFFICILE PARCOURS DU TUBE POLLINIQUE

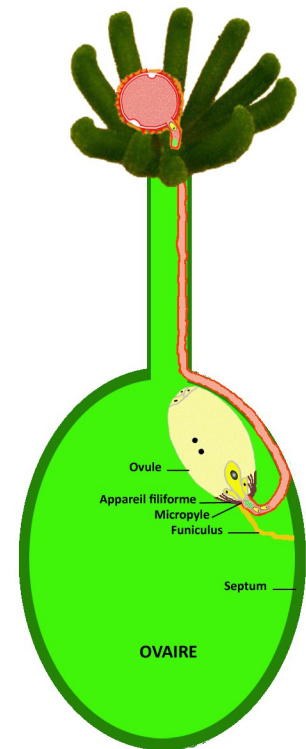
Rares sont les travaux sur les cactées. Les recherches se font surtout sur les modèles expérimentaux que sont les genres *Arabidopsis*, *Torenia*, *Solanum*, *Nicotiana*...

Les deux cellules germinales mâles contenues dans le grain de pollen, nécessaires à la double fécondation, n'ont pas de motilité propre. Le tube pollinique doit germer sur les stigmates et croître dans la tige du pistil pour transporter le matériel génétique mâle jusqu'à l'ovule.

## Conditionnement du pollen avant sa dissémination

Juste avant l'ouverture de l'anthere de l'étamine et selon les espèces, le grain de pollen perd un peu de sa teneur en eau. Cette déshydratation partielle le prépare au stress environnemental de sa dispersion et lui confère une quiescence momentanée.

Avant de libérer le pollen, l'anthere perd la couche cellulaire de son enveloppe interne, appelée tapetum, permettant ainsi la maturation des grains de pollen. Celle-ci se désagrège et ses éléments vont recouvrir la surface du grain de pollen, lui procurant ainsi tous les éléments nécessaires à sa fixation et à sa germination ultérieures. La composition de ces éléments est hétérogène et inclut des cires, des microgouttelettes de lipides, des caroténoïdes, flavonoïdes, jasmonates, brassinostéroïdes et la plupart des autres phytohormones. C'est à ce stade que se dépose sur le grain de pollen une protéine appelée SCR/SP11 (S-locus Cystein-Rich protein) qui, par sa présence ou son absence, joue un rôle déterminant dans l'auto-stérilité. Une autre protéine appelée oleosin GRP17 (Glycin Rich Protein), synthétisée dans les étamines et comportant une partie lipidique, interviendra dans la réhydratation du pollen.



## Capture du grain de pollen par la plante hôte

Au contact du stigmate, lorsqu'il est mis en présence d'exsudat, le grain de pollen réhydrate la couche des matériaux précédemment déposés à sa surface. Cette couche devient fluide et s'écoule par gravité ou polarité vers le point de contact avec le stigmate. Le pollen subit alors une tension de surface et adhère aux papilles des stigmates. À la surface de ces papilles existe un récepteur qui lie la protéine SCR/SP11 présente à la surface du pollen. Le stigmate synthétise alors une glycoprotéine (SLG) qui augmente l'activité du récepteur. La fixation de cette protéine à son récepteur stigmatique déclenche une cascade d'événements biochimiques qui conduit à l'acceptation ou au rejet du pollen.

Des pollens "étrangers" au genre peuvent ne pas se réhydrater sur le stigmate. L'absence de réhydratation du pollen altère grandement sa germination. C'est là un autre obstacle à franchir.

## Germination du tube pollinique

Lorsque le grain de pollen n'est pas rejeté, le tube pollinique germe à la surface du stigmate. Il est alors dans le milieu d'adhésion qui présente un gradient de concentration en lipides, protéines et eau qui oriente sa croissance directionnelle vers le stigmate. Une autre protéine SCR (S-locus Cystein-Rich protein) appelée LeSTIG, est synthétisée dans le stigmate et stimule la croissance du tube pollinique. Si les stigmates sont dans une atmosphère trop humide, le gradient est perturbé et le pollen germe dans des directions aléatoires. Le pollen de *schlumbergera truncata* germe trente à quarante minutes après le dépôt du pollen sur les stigmates, lesquels sont pénétrés dix minutes plus tard.

## Cheminement dans le pistil

Le tube pollinique, en pénétrant dans le pistil, interagit avec la matrice interstitielle et secrète des enzymes digestives qui lui permettent de se frayer un passage entre les cellules. Il se sert de ce matériau "digéré" comme nutriment pour construire, non seulement ses propres parois cellulaires, mais aussi d'autres constituants de ses cellules nécessaires à son allongement jusqu'à l'ovule. La vitesse de croissance du tube pollinique n'est pas uniforme. Chez *schlumbergera truncata*, elle est d'abord lente (13 mm les douze premières heures) sur les deux premiers tiers du pistil et accélère ensuite jusqu'à atteindre 1,9 mm/heure dans les 12 à 18 heures qui suivent la pollinisation. Après 24 heures le tube pollinique atteint en moyenne 30 mm,

soit 65% de la longueur du style. Chez *Echinopsis eyriesii*, et *E. oxygona*, la vitesse est de 1,6 mm/heure pour parcourir les 190 à 205 mm de la longueur des pistils (données personnelles). Le guidage du tube pollinique dans le pistil peut s'expliquer par un contrôle mécanique dû à l'architecture du tissu de parcours appelé tractus de transmission. Expérimentalement, des microbilles de latex ont pu être embarquées dans le pistil comme les tubes polliniques. Des microbilles de verre, pourtant inertes, n'ont pas suivi le même chemin. Ceci suggère l'influence d'une éventuelle charge électrostatique non encore élucidée. Les hormones végétales telles que les auxines sont plus concentrées dans les parties parcourues par la progression du tube pollinique. Elles pourraient participer à la germination puis à la croissance de celui-ci dans le pistil.

Une nouvelle CRP (Cystein-Rich protein) appelée SCA (Stigma-style Cystein-rich Adhesin) est synthétisée le long du cheminement du tube pollinique pour se lier aux parois de ce dernier et favoriser son adhésion. Une autre protéine appelée AGP (ArabinoGalactan Protein) est indispensable à la croissance du tube pollinique, tout comme la présence d'ions calcium et potassium. Par ailleurs, des mécanismes biochimiques peuvent, là encore, être un filtre de compatibilité des espèces afin de freiner le tube pollinique. Seuls les pistils immatures, où toutes les molécules ne sont pas encore synthétisées peuvent laisser passer les tubes polliniques incompatibles (*Nicotiana rustica/Nicotiana tabacum*). La communication biochimique pollen/pistil est là pour limiter la consanguinité et l'hybridation. La longueur du pistil de l'espèce receveuse peut être une limite à la réussite d'une fécondation quand cette longueur est plus importante que le pistil de la plante donneuse. Mais ce n'est pas systématique.

### **Guidage vers l'ovaire**

S'il n'est pas arrêté, le tube pollinique continue à croître jusqu'à l'ovaire. Les tubes polliniques qui, en cas d'incompatibilité, n'auraient pas dû arriver jusqu'à l'ovaire rencontreront encore bien d'autres obstacles dans leur course. Dans le cas de genres différents, le tube peut quand même traverser tous les filtres et aller jusqu'à l'ovule. C'est le cas dans les croisements intergénériques sans pour autant présager de la viabilité des graines. La pénétration à l'intérieur de l'ovaire se fait par un chemin prédéterminé dans le septum ovarien (paroi du placenta).

### **Choix de l'ovule**

À un moment donné, le tube pollinique progressant dans la paroi de l'ovaire décide d'obliquer, parfois à plus de 90°, vers un ovule et de sortir du tissu du septum. Le mécanisme du choix n'est pas encore totalement établi mais le tube pollinique ne sort jamais dans la cavité ovarienne proche d'un ovule déjà fécondé. Il se peut que deux tubes sortent ensemble auprès d'un ovule non fécondé et se dirigent vers le micropyle en empruntant les côtés opposés du funiculus. Il y a donc une force de répulsion entre les tubes polliniques. Les tubes surnuméraires errent sans but dans la cavité ovarienne. L'émergence d'un tube pollinique semble être sous le contrôle des synergides parce qu'un ovule qui a gardé ses synergides et auquel on a neutralisé le sac embryonnaire attire quand même le tube pollinique.

### **Cheminement funiculaire**

Le signal des synergides pourrait aussi donner l'ordre au funiculus d'être réceptif au tube pollinique. Le guidage le long et dans le funiculus reste encore obscur.

### **L'attraction du micropyle**

Le GABA (Gamma-Amino Butyric Acid) est un élément déterminant du guidage du tube pollinique vers l'ovule. La concentration maximale est atteinte aux environs du micropyle. C'est encore là un filtre à franchir car les niveaux de concentration tolérés par les tubes polliniques sont différents selon les espèces d'un même genre.



Une protéine appelée EA1, sécrétée dans le micropyle, a été identifiée comme signal attractif pour le tube pollinique.

Dernièrement, des polypeptides comme CRPs (Cystein Rich Polypeptide) et LUREs (acronyme orphelin), qui ont été identifiés comme dérivés des synergides, provoquent une attraction du tube pollinique à 100 ou 150 microns du micropyle.

Un gène appelé CCG (Central Cell Guidance) joue aussi un rôle clé car, quand il n'est pas exprimé, le tube pollinique n'entre pas dans le micropyle ;

### **L'appel des synergides**

Le gène responsable de l'attraction du tube pollinique par les synergides est le MYB98. Il est responsable de la formation de l'appareil filiforme dans la paroi proximale du micropyle. Cet appareil est, comme tous les maillons de la chaîne qui conduisent à la fécondation, un élément critique pour la production du signal attractif du tube pollinique. Enfin, un autre gène est impliqué dans la communication de proximité tube pollinique/ovule : AMC pour Abstinence par Consentement Mutuel. Ce gène, lorsqu'il n'est pas exprimé empêche la fécondation, mais il suffit qu'il soit exprimé chez un seul des parents pour que la fécondation ait lieu. Il pourrait être le dernier responsable de l'autostérilité.

### **Explosion et dissémination des deux noyaux spermatiques**

Un récepteur aux protéines FER (pour Feronia) localisé dans l'appareil filiforme à la base des cellules synergides a été identifié. Il pourrait lier une molécule produite par le tube pollinique qui conduirait la synergide à commencer sa propre dégradation. La synergide produirait alors des enzymes qui provoqueraient l'éclatement du tube pollinique. Une déficience en récepteur FER pourrait être, là encore, une des causes d'auto-incompatibilité.

Le tube pollinique pénètre une seule synergide sans que le critère de choix entre l'une ou l'autre ne soit pour l'instant connu. La tête du tube éclate immédiatement et libère les deux spermatozoïdes à 1,2 mm par seconde. La synergide, qui avait déjà commencé sa dégénérescence au moment du contact, la poursuit pour que l'un des spermatozoïdes fusionne avec l'oosphère pour engendrer un embryon diploïde et que l'autre aille rejoindre les deux noyaux polaires déjà fusionnés pour former l'albumen triploïde qui sera la réserve nutritive de l'embryon, bien utile lors de la germination de la graine.

Il ne faut donc pas être surpris lorsque des fécondations, pourtant conduites avec grand soin, ne viennent pas récompenser des espoirs qu'on avait mis en elles. Les barrages où il faut montrer sa compatibilité sont nombreux avant de toucher au but.

## **LA POLLINISATION NATURELLE**

Le grain de pollen est décrit comme un organisme autonome passivement mobile (Raynal-Roques 2005). Il a deux destins possibles : soit, il finit inerte dans la nature, soit, plus chanceux, il va jusqu'au bout de sa destinée fonctionnelle. Pour ce faire, il doit s'abandonner à la gravitation, au mouvement de la fleur, au vent ou à un vecteur vivant : les insectes, les oiseaux-mouches et les chauve-souris. Il se fixe alors sur un stigmate et féconde un ovule de la même plante ou d'une autre plante de son espèce ou, en de rares cas, d'une espèce voisine.

Sur *Astrophytum asterias*, Blair (2008) a remarqué que les coléoptères restaient environ 10 minutes sur chaque fleur alors que chaque visite des hyménoptères et des diptères durait de 30 secondes à 1 minute. Le meilleur pollinisateur s'est avéré être



Syrphe  
sur *Astrophytum capricorne v. senile*  
Photo Jean-Jacques Houdré

une “abeille“ *Diadisia rinconis* dont la visite est la plus courte et le nombre de visites le plus important. L’atterrissage à lieu sur le pistil dans 80% des cas et il provoque une moyenne de 60 graines par visite. Le même auteur (2010) a constaté que 80% des plantes pollinisées par *Astrophytum asterias* le sont dans un rayon de 30 mètres. Dans cette étude, la distance maximale de dissémination du pollen par les différents pollinisateurs était de 142 mètres.

Quand l'ouverture des fleurs est à la fois diurne et nocturne, elles peuvent bénéficier de plusieurs types de pollinisateurs (Dar 2006, Nassar 2004).

Cette pratique existe chez les plantes autostériles comme chez les autogames (*Weberbauerocereus weberbaueri*, Sahley 1996), où l'interaction plante/animal est avant tout nutritive pour ce dernier. Nassar (1997) a constaté que les espèces colonnaires vénézuéliennes (*Stenocereus*, *Pilocereus*) sont pollinisées par deux espèces de chauves-souris qui se nourrissent du nectar des fleurs nocturnes de ces plantes. Le nombre des visites par fleur est corrélé à la quantité de nectar et à sa concentration en sucre qui est de 22 % la nuit et grimpe jusqu'à 38 % aux heures les plus chaudes de la journée (Mandujano 1996). Chez *Stenocereus eruca* dont la fleur ne s'ouvre que la nuit, la concentration en sucre du nectar varie de 21 à 23 % avec un volume qui atteint 200 microlitres par fleur en fin de nuit (Clarck-Tapia 2004). *Selenicereus wittii*, une épiphyte des forêts inondables brésiliennes est fécondée par des papillons de nuit des genres *Amphimoea* et *Cocytius*, qui sont attirés par les fragrances de la fleur. Ils déroulent alors leur trompe de 25 centimètres pour aller puiser le nectar (Barthlott 1997). Les insectes constituent le moyen le plus répandu de pollinisation des cactées. Schlindwein (1997) a étudié deux espèces autocompatibles - *Opuntia brunneogemma* et *O. viridirubra* - chez lesquelles, parmi 48 espèces "d'abeilles", seules 3 assuraient la pollinisation. Les 45 autres espèces profitaient du mouvement de rassemblement des étamines pour accéder seulement au nectar avant que les étamines reprennent leur place 10 à 20 minutes plus tard.



*Bombus terrestris*  
sur *Echinopsis obrepanda* v. *frankii*  
Photo Jean-Jacques Houdré

Afin d'avoir un ordre de grandeur de la pollinisation, Nassar (2004) a pratiqué des comptages dans une population côtière vénézuélienne de *Melocactus curvispinus*. Ils présentent une moyenne de 150 étamines par fleur, 1096 grains de pollen par anthère, 394 ovules par ovaire soit un ratio de 422 grains de pollen disponibles pour féconder un ovule. La récolte, est en moyenne, de 290 graines par fruit.

Chez *Astrophytum asterias*, les fleurs livrées à une fécondation naturelle présentent 18 % d'ovules développés et une moyenne de 13 graines par fruit. Les fleurs pollinisées manuellement font des fruits dans 88 % des cas et contiennent 95 graines en moyenne (Strong 2007). Lorsque, dans deux espèces destinées au croisement, les floraisons ne sont pas en phase, il reste à tenter la conservation du pollen.

Voici une liste non exhaustive de genres à dominante autostérile dressée à partir de Boyle (1997), et des informations données par Aymeric de Barmon (<http://lapsyserre.free.fr/>) dans sa liste de graines 2008.

<i>Ariocarpus</i>	<i>Coryphanta</i>	<i>Hatiora</i>	<i>Opuntia</i>	<i>Schlumbergera</i>
<i>Arrojadoa</i>	<i>Echinocereus</i>	<i>Hylocereus</i>	<i>Parodia</i>	<i>Sclerocactus</i>
<i>Astrophytum</i>	<i>Echinopsis</i>	<i>Leuchtenbergia</i>	<i>Pelecypora</i>	<i>Stenocactus</i>
<i>Carnegiea</i>	<i>Epiphyllum</i>	<i>Mammillaria</i>	<i>Pereskia</i>	<i>Stenocereus</i>
<i>Cereus</i>	<i>Eriosyce</i>	<i>Matucana</i>	<i>Pilosocereus</i>	<i>Strombocactus</i>
<i>Cleistocactus</i>	<i>Escobaria</i>	<i>Myrtillocactus</i>	<i>Rebutia</i>	<i>Thelocactus</i>
<i>Copiapoia</i>	<i>Gymnocalycium</i>	<i>Neolloydia</i>	<i>Rhipsalis</i>	<i>Turbiniacarpus</i>

## LA POLLINISATION ARTIFICIELLE

### Conservation du pollen par congélation

Le pollen des *Cactaceae* étant très chargé en humidité perd très vite sa viabilité. Dans l'île de La Réunion, sur *Hylocereus undatus* et *H. costarensis*, il est possible de conserver le pollen des deux espèces jusqu'à 5 jours à température ambiante (ou mieux à + 4°C) sans que cela ne compromette le succès de la fécondation ou la qualité des fruits (Le Bellec 1999 in Le Bellec 2004).



Malgré les différences d'aptitude à la conservation selon les espèces, un consensus s'est dégagé sur l'abaissement de la teneur en eau au seuil de 5% à 2% par dessiccation sous vide à température ambiante et conservation à température négative. En 1998 (a, b) et 2000, Julia Buitink explique le maintien de la viabilité des pollens par les mécanismes physiques et moléculaires de la vitrification du milieu intra-cellulaire. Elle met en évidence les interactions entre la température de stockage, la teneur en eau et leur influence sur le vieillissement du pollen.

C'est en avril 2000 qu'une équipe israélienne (Metz, Nerd et Mizrahi) publie une technique de déshydratation du pollen afin de le conserver plusieurs mois par congélation pour réaliser des fécondations croisées de deux cactus (*Hylocereus undatus* et *H. polyrhizus*). Ces plants clonés destinés à produire des fruits pour la consommation sont autostériles et ont des pics de floraison décalés dans la saison.

La technique élaborée et les moyens adoptés semblent suffisamment simples pour être mis en œuvre par l'amateur de cactus.

### Collecte du pollen

Le pollen est récolté dans un sachet en papier cristal. Pour les grosses fleurs (*Epiphyllum*, *Selenicereus* et certains *Echinopsis*), la collecte peut se faire en secouant la fleur au-dessus d'un entonnoir relié au sachet en papier cristal. Pour les autres fleurs, on peut utiliser une paire de ciseaux et couper juste au-dessous de l'anthere déhiscente puis les mettre dans le sachet papier pour la déshydratation.

Si on veut le pollen sans les sacs polliniques, il faut donc faire la collecte par une technique d'aspiration du pollen.

Les cotons tiges sont souvent en plastique creux. La solution consiste à aspirer le pollen à l'intérieur du coton-tube.

### Déshydratation du pollen sous vide et congélation

Elle est pratiquée dans un dessiccateur sous vide partiel (une demi-atmosphère ou -50 kPa ou encore -38 cm de mercure par rapport à la pression atmosphérique moyenne). Le récipient contient des cristaux de gel de

silice pour adsorber l'eau. Les pollens y séjournent deux heures et demie avant d'atteindre une teneur en eau d'environ 2%, quels que soient le genre ou l'heure de la récolte.

Le dessiccateur peut être facilement fabriqué à partir d'un bocal à confiture équipé d'une pompe à faire le vide dans une bouteille de vin entamée ou d'un compresseur de réfrigérateur.

Le sachet contenant le pollen est plié et fermé avec un scotch puis mis dans le bocal dont le fond a été préalablement rempli avec un produit absorbant d'humidité.

Le vide partiel est fait dans le récipient. Le système est très hermétique car il peut conserver le même vide pendant très longtemps. Après 3 ou 4 heures, on considère que le pollen a atteint une teneur en eau compatible avec une congélation. Il est indispensable d'équiper le récipient d'un vacuomètre pour respecter le -0,5 atmosphère car un vide plus poussé a un effet délétère sur l'aptitude du pollen à la fécondation.



Les sachets de pollen sont alors stockés au congélateur dans un bocal hermétique avec des cristaux de gel de silice afin de maintenir la déshydratation.

## Résultats

En 2011, des fécondations, surtout sur *Echinopsis*, ont été obtenues après 415 jours de congélation. Trois années de tests ont démontré que la congélation du pollen après déshydratation est fiable et qu'elle est suffisamment simple pour être mise en œuvre par le collectionneur. Un article détaillé sur la mise en œuvre de cette technique est accessible ici :

[Conservation du pollen par congélation](#)

## LE FRUIT

La fleur et le fruit, ne naissent pas des cellules de l'épiderme. La beauté éruptive de la fleur est alimentée par les profondeurs. Pour preuve ce pivot de fruit d'un *Echinopsis subdenudata* x *Echinopsis* cv Terracota d'une belle longueur (21 mm).

Le fruit est le nom de l'ovaire lorsque les ovules ont été fécondés. Les graines s'y développent jusqu'à leur maturité. Outre leur fonction essentielle dans la reproduction des espèces, le fruit et son contenu représentent aussi une source alimentaire non négligeable pour les espèces vivant dans les zones arides. Des analyses ont montré que la composition des graines de cinq espèces de colonnaires (*Pachycereus pringlei*, *P. pecten-aboriginum*, *Carnegiea gigantea*, *Stenocereus thurberi* et *S. gummosus*) contenait 28 à 30 % de lipides et de 20 à 22 % de protéines (Ortega-Nieblas 2001). Si on y ajoute les glucides et l'eau contenus dans l'enveloppe charnue du fruit, on comprend que celui-ci soit convoité par les prédateurs.



Les aztèques aussi, ont compris l'intérêt nutritionnel de ces fruits. Dès le XVIIème siècle, les européens développent la culture des *Opuntia ficus-indica* dans les régions méditerranéennes. Cette culture s'est exportée facilement et ce dernier a dû être déclaré plante invasive en Afrique du Sud et en Australie où il s'était dispersé de façon sauvage au début du XXème siècle (Anderson 2001).

Depuis quelques décennies, la culture de certaines cactées se développe pour l'exploitation des fruits. C'est le cas de *Cereus peruvianus* et *Hylocereus* en Israël, *Hylocereus undatus* en Australie, Vietnam, Thaïlande et de toutes les espèces connues pour donner un fruit communément appelé pitaya, pithaya ou pitayo : *Acanthocereus tetragonus*, *Cereus repandus*, *Echinocereus stramineus*, *Escontria chiotilla*, *Hylocereus costaricensis*, *H. guatemalensis*, *H. acamponis*, *H. monacanthus*, *H. undatus*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocereus megalanthus*, *S. griseus*, *S. gummosus*, *S. queretaroensis*, *S. stellatus*, *S. thusberi* (Jacobs 1999).



Fruit sur *Epithelantha micromeris*  
Photo Pascal Desprez

Les formes, les tailles, les couleurs et les odeurs sont très diverses. Le fruit d'une variété d'épiphyte de la forêt tropicale brésilienne, *Rhipsalis juengeri* (Schlumpberger 2006) présente la particularité d'exhaler une forte odeur de cassis, ce qui en fait un mets de choix pour les chauves-souris. *Cumarinia odorata* doit son nom à son fruit dont l'odeur douce rappelle le tabac blond, la vanilline, l'odeur des coumarines du foin, arôme de la fève Tonka. Le fruit de *Mammillaria decipiens*, exhale de nombreuses et subtiles fragrances.

Arrivé à maturité, le fruit va s'ouvrir pour libérer les graines. On parle alors de fruit déhiscent. D'autres, indéhiscent, resteront dans leur enveloppe charnue avec ou sans les vestiges de l'enveloppe florale et sécheront sur la plante avant d'être livrés aux disséminateurs. La maturation peut être longue. Parfois, le fruit peut n'apparaître que 8 à 10 mois après la fécondation : *Mellocactus*, *Mammillaria theresa*, etc.

## Métaxénie

Ce phénomène caractérise l'influence de l'origine du pollen sur le fruit et les graines. Il a été constaté sur *Hylocereus polyrhizus* cultivé pour ses fruits (Mizrahi 2004). Selon qu'il était pollinisé par *Hylocereus spp.*, *Selenicereus Grandiflorus* ou *S. megalanthus*, le poids des fruits variait de 224 à 470 g, le nombre de graines de 735 à 4744 par fruit et les délais de maturation de 31 à 51 jours. Cette particularité se révèle fort utile pour étaler dans le temps la commercialisation de cette production dont la pollinisation se fait manuellement.

## LA GRAINE

### Le développement embryonnaire

Immédiatement après la fusion des gamètes, la première division, va déjà ordonnancer le futur de la graine autour d'un axe de symétrie qui sera aussi celui de la future plante. Les deux premières cellules qui seront superposées sont :

- la cellule apicale, qui engendrera l'embryon, la partie aérienne de la plante et les tissus internes de la racine.
- la cellule basale, qui, après multiplication, aura un rôle de soutien physique de l'embryon et qui produira les tissus superficiels de la racine.

Dès lors, la graine va poursuivre son développement normal. Il se fait en trois temps :

- le développement de l'embryon (l'embryogenèse) par la multiplication cellulaire qui fixe le nombre total de cellules. La semence contient alors environ 75 % d'eau.

- l'accumulation des réserves par le grandissement cellulaire qui s'effectue surtout dans les cotylédons (et dans le péricarpe quand il y en a un) par une augmentation importante de la matière sèche. La quantité totale d'eau ne varie pas ou peu pendant cette phase. À la fin de celle-ci, la synthèse d'acide abscissique est maximale.

- la maturation qui s'accompagne d'une déshydratation et qui permet à l'embryon d'être tolérant à la dessiccation.

Chez les dicotylédones, la graine mature comprend :

- une radicule (future racine) dont le sens de croissance est orienté vers le micropyle. C'est à cet endroit que la radicule rompra l'enveloppe de la graine lors de la germination, après digestion enzymatique des couches cellulaires internes.
- une tigelle hypocotyle qui deviendra la future tige de la plante.
- les cotylédons qui enserrant le bourgeon apical (apex). Leur taille est variable. Ils sont longs pour les pereskioïdes et les opuntioïdes, plutôt compacts chez les cactoïdes (Barthlott 2000). Leur rôle, à partir des réserves nutritionnelles emmagasinées, sera de nourrir l'embryon pendant son développement. C'est à partir des cellules de l'apex que s'opèrera la croissance de la plante.
- le péricarpe, coincé entre cotylédons et radicule, est constitué par des restes du nucelle de l'ovule. Il est présent chez les pereskioïdes, plus ou moins important chez les opuntioïdes et pratiquement inexistant chez les cactoïdes.

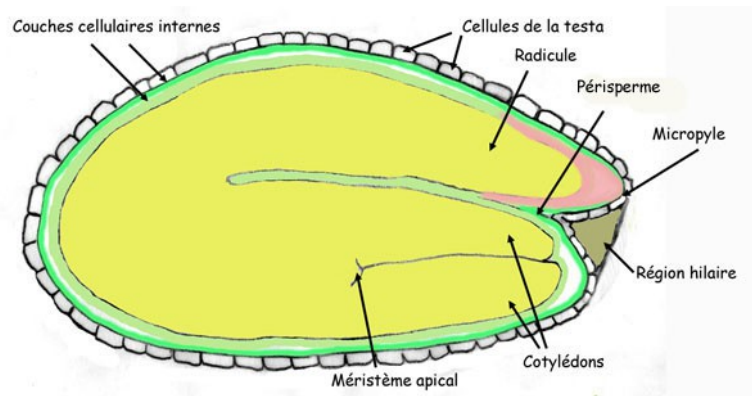


Schéma simplifié de la graine. Les deux couches cellulaires internes dégénèrent à maturité. La zone rose indique l'endroit de la digestion enzymatique des couches internes, de la poussée radriculaire, et de la rupture de la testa lors de la germination. D'après Barthlott 2000, Côme 2006 et Muller 2006  
Dessin Michel Derouet

## La viviparité

Il arrive que le fruit ne s'ouvre pas, et que les graines germent à l'intérieur, sur la plante mère. C'est la viviparité. Ce sont alors des plantules, et non des graines qui sont disséminées.

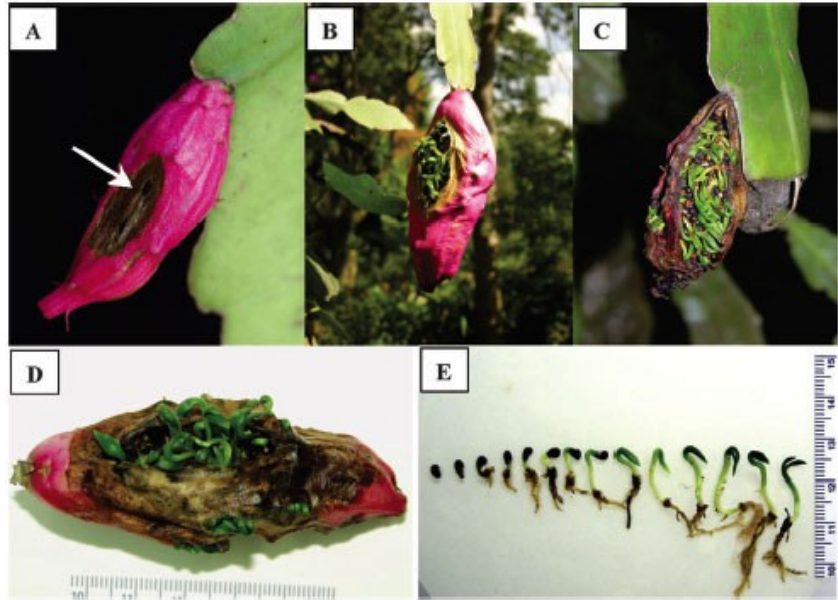
Graines germées dans l'ovaire mûr ou en cours de maturation sur *Eriosyce heinrichiana*

Les plantules mises en terre se développent normalement comme ici, deux mois après.

Photo Jean-Pierre Waldner



Cette particularité est connue chez une trentaine d'espèces de cactées, parmi lesquelles : *Coryphantha vivipara*, *Disocactus martianus*, *Epiphyllum* x *Fern de la Borde*, *E. phyllanthus*, *Lepismium ianthothele*, *L. monacanthum*, *Opuntia* ssp., *Rhipsalis baccifera*, *R. gibberula*, *R. micrantha*, *R. pilocarpa*, *Cleistocactus smaragdiflorus*, *Harrisia martinii* (Cota-Sanchez 2007a), *Opuntia rufida*, *O. phaecantha*, *O. monacantha*, *O. salmiana*, *O. echios*, *Cylindropuntia imbricata*, *C. fulgida*, *C. kleiniae*, *C. leptacaulis*, *C. tunica*, *C. prolifera* (Palleiro 2006). Ce phénomène, semble être une stratégie, pour profiter de pluies et d'inondations, afin de potentialiser les chances de reproduction. Dans un autre environnement, c'est aussi une façon, de faire germer les graines dans des zones côtières, où la salinité inhibe la germination. Cota-Sanchez (2007) l'a constaté au bord de la mer de Cortez chez *Pachycereus schottii*, *Stenocereus alamosensis*, *S. thurberi*. Et pour la première fois chez une espèce globulaire : *Ferocactus herrerae*. Dans le même fruit, peuvent se côtoyer tous les stades de développement, depuis la graine, le germe à peine visible, jusqu'à la plantule avec racines et cotylédons développés. Les fruits, sont souvent charnus, remplis de mucilage, avec une peau (péricarpe) transparente, ou translucide (Cota-Sanchez 2004). Le débat n'est pas encore clos pour discerner la viviparité vraie (descendance sexuée), la pseudo-viviparité (descendance asexuée) et la crypto-viviparité (une sous-catégorie de la viviparité vraie). Un fruit d'*Epiphyllum phyllanthus* par exemple, peut contenir plus de 200 plantules. Lorsque ces plantules tombent sur le sol ou sur la plante qui porte cette épiphyte, la mortalité est importante, et au bout de 5 mois, seulement 3,6% des plantes ont résisté. (Cota-Sanchez 2007b). Ce phénomène se produit aussi sous nos latitudes.



Différents stades de viviparité dans les fruits de *Epiphyllum phyllanthus*

- A - fruit mature de 4 semaines montrant la zone de déhiscence
- B – fruit de 6 semaines, sur la plante mère montrant les plantules vivipares traversant le péricarpe
- C – fruit de 7 semaines, toujours sur la plante mère, devenu un agglomérat de plantules germées
- D – image rapprochée montrant le fruit de 6 semaines
- E – différents stades des plantules trouvées dans le fruit de la photo D

Photo issue de l'article "Vivipary and offspring survival in the epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* (Cactaceae)", Journal of Experimental Botany, november 2007b  
 Publiée avec l'autorisation de l'auteur : Dr J. Hugo Cota-Sanchez

Alain Laroze m'a signalé un croisement entre un *Eriosyce odieri* ssp. *kraussi* v. *weisseri* (nom à rallonge pour désigner une forme nordique d'*Eriosyce esmeraldana*) et un *Neoporteria pulchellus* (ou *Eriosyce taltalensis* ssp. *pilisipina*). Le fruit porté par le premier a mis du temps à mûrir. Lors du ramassage, il contenait des graines intactes et des graines germées. Une fois replantées, ces dernières ont bien poussé.

## Dissémination

Les graines resteront sur la plante, tomberont au pied de celle-ci ou seront dispersées par le vent (anémochorie) constituant ainsi une banque de graines à la surface ou dans les premiers millimètres du sol. Parfois, c'est l'eau qui les emportera (hydrochorie). Dans les zones arides, et semi-arides, les prédateurs frugivores sont aussi les disséminateurs des graines : rongeurs, lézards (saurochorie), oiseaux, fourmis (myrmécochorie), lapins, chauves-souris (chiroptérochorie). On note également les singes pour *Pereskia aculeata* dans la forêt brésilienne (Pedroni 1997). Généralement, les graines qui résistent à la digestion des animaux, ont une enveloppe (cuticule, tégument) épaisse et résistante aux acides stomacaux et aux enzymes. C'est le cas des genres et espèces suivantes : *Opuntia*, *Pereskia*, *Epiphyllum*, *Hylocereus*, *Pachycereus*, *Ferocactus*, *Melocactus*, *Carnegia*, *Sclerocactus polyancistrus* et *Stenocereus griseus*.

Les rongeurs détruisent la graine. Ils la broient finement avant de l'avalier (Mandujano 1997). Les fourmis ne détruisent pas l'embryon. Elles consomment seulement la pulpe du fruit, et le mucilage qui entoure la graine. Elles mettent celles-ci dans des conditions favorables à leur germination, en les protégeant de la prédation.

Wendelken (1988), a enregistré au Guatemala 18 espèces d'oiseaux répartis en 17 genres et 11 familles picorant des fruits charnus et juteux de *Stenocereus eichlamii* et *Pilocereus leucocephalus*. Au Venezuela, Silvius (1995) a constaté que le passage des graines dans le tractus digestif des oiseaux n'était pas destructif. Beaucoup de prédateurs, sont en fait des digesteurs, et ils lèvent ainsi la dormance de la graine. Les fruits de *Melocactus violaceus* sont appréciés d'une espèce de lézards du sud Brésil (Cortes-Figueira, 1994) et les graines, qui ont transité dans leur tube digestif, germent à 90 %, alors que celles récoltées sur les fruits ne germent pas. Il en est de même pour les graines de *Pereskia aculeata*, digérées par les singes (Pedroni 1997). Mandujano (1997) a quantifié le taux de germination de graines d'*Opuntia rastrera* issues de feces de corbeau (45%), de coyote (40 %), de sanglier (6,5 %) de cerf (69 %) et d'un rat local *Neotoma albigula* (0%). Il précise que l'année de la récolte aucune graine n'a germé. Les résultats sont la moyenne de chiffres obtenus lors de semis un an et deux ans après leur ramassage. La deuxième année, pour le coyote, le corbeau et le cerf, le pourcentage était supérieur de 15 à 30% par rapport à la première, démontrant ainsi que le passage dans l'appareil digestif d'un animal, ne s'accompagne pas systématiquement de la levée de toutes les dormances.

## Les formes

Bartlott et Hunt (2000) rapportent la tentative de classification des formes de graines de cactées, par Gisela Voit pendant sa thèse chez Wilhem Barthlott. La répartition est faite sur leur ressemblance par rapport à huit types distincts, caractéristiques d'un genre : *Pereskia*, *Cereus*, *Rhipsalis*, *Oreocereus*, *Parodia*, *Espostoa*, *Astrophytum*, *Blossfeldia*. Plus descriptive, Mariana Rojas-Aréchiga (2000) propose sept formes, sans présumer du genre : Réniforme (forme de rein), globulaire, piriforme (forme de poire), ovoïde ou encore en forme de chapeau, en forme de moule, ou de lentille.

Au-delà des formes, il y a des critères mesurables, comme la taille et le poids. Il va de 0,037 milligramme pour *Blossfeldiana liliputana* jusqu'à 30 milligrammes pour *Tephrocactus*. Pour les mêmes, le diamètre va de 0,45 à plus de 4 millimètres. Rojas-Aréchiga (2001) a constaté que les graines de *Stenocereus stellatus*, cultivées, étaient plus grosses que les sauvages (1,12 vs 0,80 milligramme), sans doute une conséquence indirecte de quelques siècles de sélection. Les graines, les plus petites comme les plus grosses à l'intérieur d'un lot, ont très souvent montré des taux de germination plus faibles.

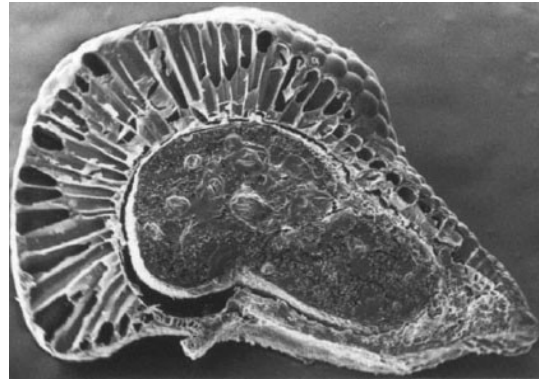
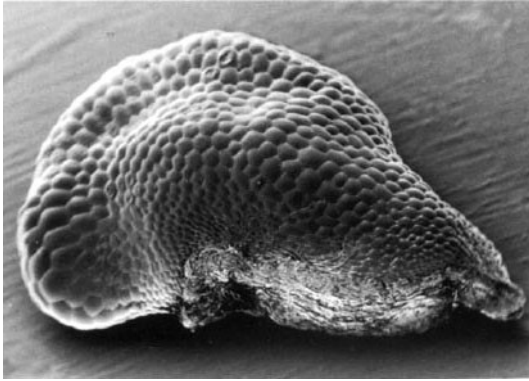


Fruit déhiscent  
de *Gymnocalycium eurypleurum*  
Photo Georges Marchand  
<http://www.gargamel-cactus.com/>



## La structure

Les graines de *Selenicereus wittii*, habituellement dispersées par les eaux, possèdent des chambres à air, formées par les cellules de la testa, qui leur permet de flotter, de voguer, et de se disperser au gré des courants (Barthlott 1997).



Graine de *Selenicereus wittii*, longueur 4,1 mm

- À gauche, intacte
- À droite, en coupe montrant les chambres à air de l'enveloppe qui lui permettent de flotter.

Barthlott *et al.*, Plant Systematic and Evolution, 1997, 206 : 175-185.

Publié avec l'autorisation du Pr Wilhelm Barthlott et la permission des éditions Springer-Verlag

Pour comprendre la morphologie de la graine, il faut aborder sommairement son développement, à l'intérieur de l'ovaire. Wilhem Barthlott et David Hunt (2000), le décrivent chez *Epiphyllum phyllacanthus*. Le funicule (le cordon ombilical pour reprendre une image simple), qui relie la graine au placenta pendant son développement, peut mesurer plusieurs fois la longueur de la graine. Celui-ci, la retient par une large insertion, sur la région hilaire et micropylaire. Après la maturation, l'enveloppe de la graine durcit, et l'abscission du funicule, dévoile le hile et le micropyle.

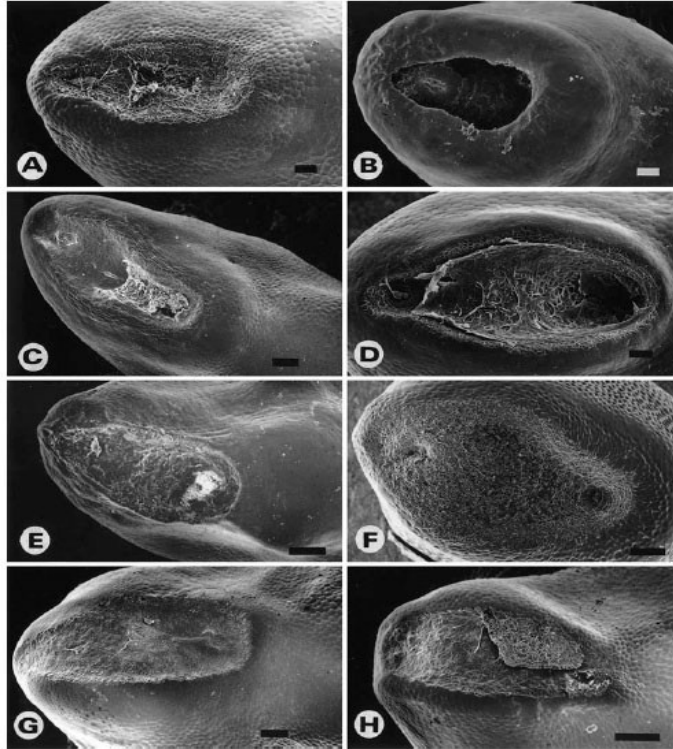
## La région hilaire et micropylaire

Le hile, cicatrice laissée par le funicule, n'est pas toujours sclérifié. Il peut être colmaté par un amas spongieux (*Hylocereus ssp.*, *Parodia ssp.*). Le micropyle, cicatrice de l'entrée du tube pollinique dans l'ovule, peut se situer à l'extérieur du hile, au bord, ou à l'intérieur de la surface hilaire dans un même genre comme *Thelocactus* (Mosco 2000). Il est parfois séparé par une bande de tissus subéreux (qui a l'aspect du liège), (Arias 2004). Là, le semeur se dit que ces trous sont de bon augure pour que l'humidité pénètre la graine et déclenche la germination. Il n'en est rien. L'embryon, ses cotylédons et la radicule, sont dans une enveloppe sans communication avec les ouvertures apparentes. À l'intérieur de la graine, le micropyle et le hile sont hermétiquement rebouchés. Ils peuvent aussi être operculés par une strophiole ou caroncule (*Mammillaria ssp.* *Blossfeldia liliputana*) qui n'est pas un reste du funicule, mais une réelle excroissance cellulaire subéreuse. Dans le cas de *Blossfeldia*, cet amas a la structure charnue de l'arille. Les fourmis en raffolent.

Images en microscopie électronique des régions hilaires et micropylaires

- A – *Pachycereus fulviceps*, Arias 863 (Mexique)
  - B – *P. gatesii*, Arias 1344 (Mexique)
  - C – *P. grandis*, Arias 1383 (Mexique)
  - D – *P. gaumeri*, Arias 1360 (Mexique)
  - E – *P. lepidanthus*, Eichlamii 23 (Guatemala)
  - F – *P. tepamo*, Arias 1333 (Mexique)
  - G – *Stenocereus aragonii*, Maxon 7858 (Guatemala)
  - H – *S. eichlamii*, Arias 1329 (Mexique)
- Echelle = 100 microns pour A, B, D  
Echelle = 250 microns pour C, E, F, G, H

Salvador Arias, Teresa Terrazas, Seed morphology and variation in the genus *Pachycereus* (Cactaceae), Journal Plant Research, 2004, 117 : 277-289.  
With kind permission of Springer Science and Business Media



## Le tégument

L'enveloppe de la graine, encore appelée testa en anglais, tégument, coque ou pellicule selon le contexte en français, est faite d'une stratification de couches cellulaires. De l'intérieur vers l'extérieur, on distingue :

- le tégument interne, constitué de deux couches cellulaires qui, accompagnées par l'épiderme interne du tégument externe, dégénère lors de la maturation de la graine.

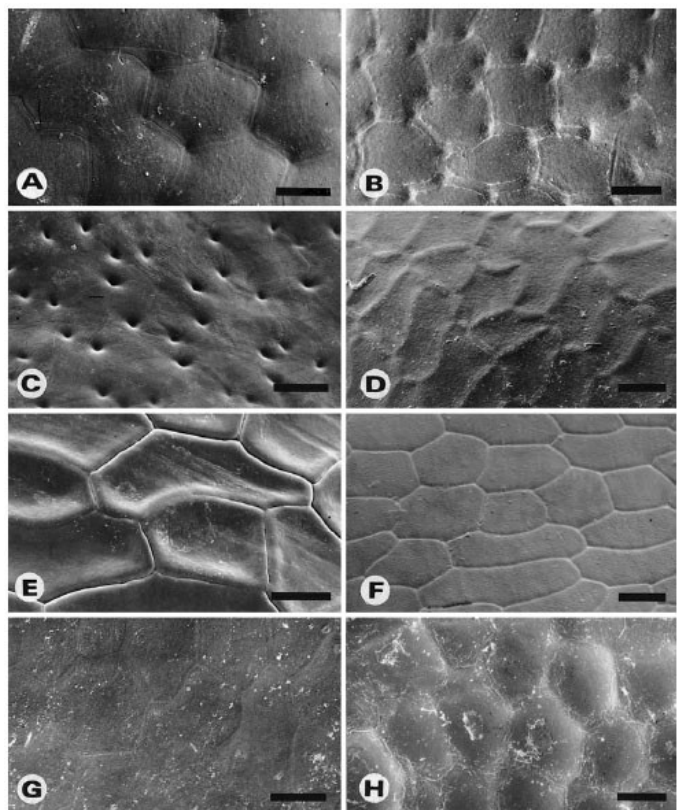
- le tégument externe, constitué par une seule couche de grosses cellules scléreuses dont la résistance mécanique constitue l'armature de la graine et protège ainsi l'embryon.

La paroi externe de ces cellules est très épaisse. Elle est constituée notamment de composés polyphénoliques qui sont responsables de son imperméabilité à l'eau et aux gaz, sauf parfois dans sa partie centrale, chez *Mammillaria nana*, *M. dioica* et

Images en microscopie électronique des formes cellulaires de la région latérale du tégument.

- A – *Pachycereus gaumeri*, Arias 1360 (Mexique)
  - B – *P. lepidanthus*, Eichlamii 23 (Guatemala)
  - C – *P. holianus*, Arias 830 (Mexique)
  - D – *P. fulviceps*, Arias 863 (Mexique)
  - E – *P. tepamo*, Arias 1333 (Mexique)
  - F – *P. weberi*, Gama 100 (Mexique)
  - G – *P. pecten-aboriginum*, Terrazas 478 (Chapa)
  - H – *Stenocereus eichlamii*, Arias 1329 (Mexique)
- Echelle = 50 microns

Salvador Arias, Teresa Terrazas, Seed morphology and variation in the genus *Pachycereus* (Cactaceae), Journal Plant Research, 2004, 117 : 277-289.  
With kind permission of Springer Science and Business Media



*Ortegocactus macdougallii*. Chez les *Opuntioideae*, la partie externe des cellules de la testa est plutôt fine. Les graines étant protégées par une sur-enveloppe appelée arille. Les cellules de la testa participent à l'ornementation de la graine, par leurs formes (carrées, rectangulaires, hexagonales ou hexagonales allongées), par leur relief (plat, convexe et parfois concave), par leur aspect (lisse, rugueux ou parcheminé) et par la courbure et la profondeur de leurs jonctions.

## La cuticule

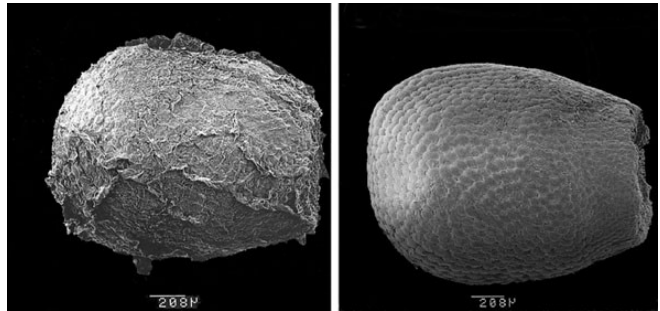
Le tégument est parfois entouré d'une ou deux couches. La cuticule qui, par son dessin, est l'ornementation superficielle de la graine, varie énormément d'une espèce à l'autre. Sans cuticule, la graine est dite nue. C'est le cas de nombreuses espèces.

Photographies en microscopie électronique d'une graine d'*Echinopsis thionantha*, à maturité, vue latérale, hile et micropyle à droite.

Photo de gauche : graine intacte avec enveloppe cuticulaire

Photo de droite : graine nue, sous-cuticule et cuticule enlevées

Photo issue de l'article "Subcuticular secretion by cactus seeds improves germination by mean of rapid uptake and distribution of water" in *Annals of Botany*, 1997, (80) 525-531 publiée avec l'autorisation de l'auteur : Dr Rob Bregmann.



## La sous-cuticule

Image en microscopie électronique d'une graine de *Gymnocalycium gibbosum*.

A – coupe du tégument deux semaines après fécondation (graine immature) montrant de nombreuses particules dans les cellules de la testa

B – même section, en microscopie photonique montrant le début du processus de sécrétion vers l'extérieur, sous la cuticule.

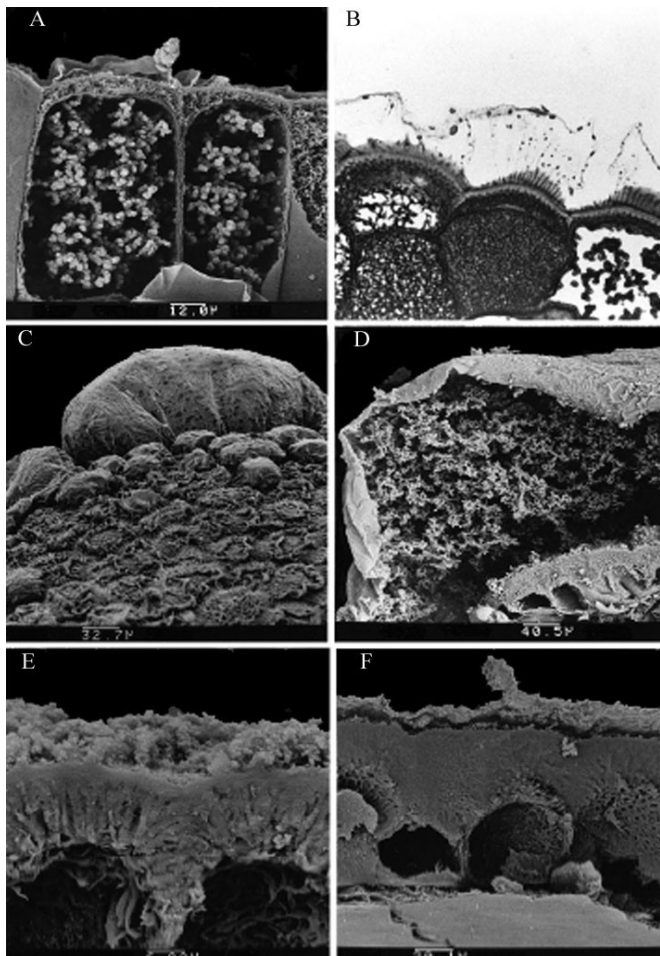
C – cuticule gonflée sur la région dorsale de la graine due à la pression des particules sécrétées

D – trois semaines après la fécondation : les particules s'accumulent sous la cuticule.

E – trois semaines après la fécondation : coupe montrant les "ponts" (ectodesmata) permettant le passage des molécules constituant les particules; vers l'extérieur des parois des cellules de la testa

F – quatre semaines après la fécondation : la cuticule et la couche subcuticulaire sécrétée s'affaissent.

Photo issue de l'article "Subcuticular secretion by cactus seeds improves germination by mean of rapid uptake and distribution of water", *Annals of Botany*, 1997, (80) 525-531 publiée avec l'autorisation de l'auteur : Dr Rob Bregmann.



Les graines mûres, des genres *Gymnocalycium*,

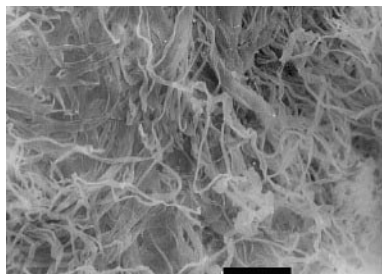
*Echinopsis*, *Matucana*, *Parodia*, *Eriosyce*, sont entourées par une couche irrégulière, craquelée et hydrophile (Bregman 1997). Cette couche, située entre le tégument et la cuticule, est une substance granulaire, souvent improprement appelée arille ou troisième tégument, qui se situe en fait entre les cellules externes de la graine et la cuticule. Les analyses pratiquées sur les espèces sus citées, ont révélé la présence de dérivés taniques, d'acides gras et de protéines dans la composition de l'ensemble cuticule et subcuticule. La présence de cette couche subcuticulaire, trouve sa raison d'être dans l'imbibition. Les graines ainsi revêtues absorbent plus d'eau, et leur taux de germination est plus important.

### Le mucilage

La graine, peut être entièrement revêtue d'une enveloppe de mucilage, (*Calymmanthium*, *Epiphyllum*, *Samaipaticereus*, *Corryocactus brevistylus*), ou recouvrant seulement la région hilaire (*Schlumbergera*). Cette couche, composée de polysaccharides à longue chaîne, discrète lorsqu'elle est sèche, se gorge d'eau et devient gélatineuse lorsque les graines sont dans des conditions humides. Sa consistance gluante, est aussi une aide à la dispersion par les animaux.

### Les cires

La microscopie électronique, a permis de mettre en évidence une structure cireuse, à la surface des graines. Dans une même espèce d'*Opuntia ficus-indica*, mais chez des cultivars sélectionnés pour la couleur du fruit (orange, rouge ou jaune), la sélection a également entraîné une divergence dans la constitution des couches de cire. Elle est granulaire, sur les graines du fruit rouge, faite de fils agrégés chez l'orange, et disposée par plaques chez le jaune. Ces cires se présentent aussi sous forme de granules verruqueux de 0,3 à 0,5 micromètres de diamètre dans la région micropylaire. D'une manière générale, elles participent à l'hydrophobicité des graines (Degano 1997)

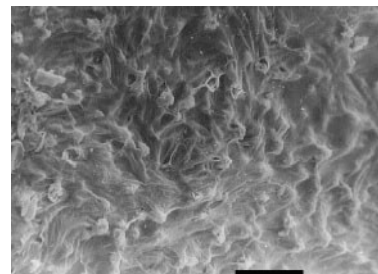


À gauche : Microscopie électronique des fils de cire à la surface d'une graine issue du fruit orange d'un *Opuntia ficus-indica*.

À droite ; Image de la graine du même fruit, mais de la région micropylaire où la cire apparaît sous forme verruqueuse.

Trait = 100 micromètres

Degano C., Alonso M.E., Ochoa J., Catan J., 1997, Journal of the Professional Association for Cactus, 2 : 103-113



### Composition du tégument

Depuis une trentaine d'années (Ashes 1978), les nouvelles méthodes de dépelliculage des graines (c'est ainsi qu'on appelle l'action d'enlever le tégument de la graine dans l'industrie agro-alimentaire), ont permis de cerner de façon fine la composition des enveloppes des graines. Les fibres en constituent la partie la plus importante (40 à 50 %), et les protéines de 15 à 20 %. Les données concernant les graines de cactées, ne figurent pas dans les bases de données agro-alimentaires. Malgré cela, il est difficile d'imaginer leur composition très éloignée de ces chiffres. Cette carence d'information vaut également pour les protéines hydrophobes qui recouvrent certaines graines.

### Poids des graines

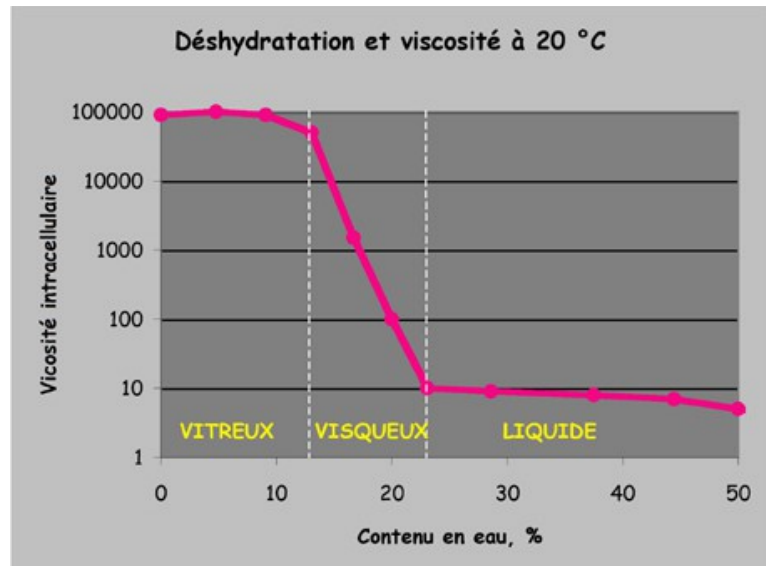
Chez les cactées, le poids va de 1 à 1000 d'après les quelques données disponibles dans les banques de données : de 0,037 mg pour *Blossfeldia liliputana* à 30 mg pour *Tephrocactus*.

## Conservation des graines

La déshydratation des graines est la garantie d'une bonne conservation et participe à la levée de la dormance. L'abaissement de la teneur en eau permet de réduire la respiration qui provoque l'oxydation et l'épuisement des réserves. Les graines de cactées sont à ranger dans la catégorie des semences dites orthodoxes qui supportent bien la déshydratation. Une teneur en eau, de 10 à 15 %, permet à la graine de garder toute sa viabilité si les conditions de stockage assurent le maintien de cet équilibre. On estime (Côme 2006), que la durée de vie d'une graine, est doublée chaque fois que son taux d'humidité est abaissé de 2 % pour une même température, ou, chaque fois que la température est abaissée de 5 à 6 °C pour un même taux d'humidité. Les graines, peuvent supporter un taux d'hydratation intérieure proche de zéro après dessiccation, et ensuite se conserver longtemps. Pour cela, la graine doit entrer dans un état de quiescence où le métabolisme s'arrête progressivement tout en restant réversible. Ce mécanisme de tolérance à la dessiccation est possible grâce à la vitrification du milieu intra-cellulaire.

### Vitrification intracellulaire.

Le milieu intracellulaire des graines est d'abord fluide pendant leur développement au sein de l'ovaire. Les fruits évoluent vers la déhiscence pendant la phase de maturation. Parallèlement, les graines vont lentement se déshydrater. Le milieu intracellulaire liquide de l'embryon, partant de plus de 50% de teneur en eau, va atteindre une zone entre 20 et 25% où commence la phase visqueuse. La viscosité intracellulaire va augmenter brutalement jusqu'à ce que la teneur en eau approche des 10%. Cette phase complexe, indispensable pour que la graine survive à l'état sec, doit permettre aux sucres (saccharose et oligosaccharides) de se débarrasser de



leur eau, de préserver la membrane cellulaire et de se réarranger avec des protéines hydrophiles qui jouent un rôle essentiel dans la tolérance à la dessiccation (Buitink 2008). Les sucres pourraient également interagir avec les composants du cytoplasme, renforçant ainsi la cohésion des molécules, restreignant leur mobilité et permettant d'éviter la cristallisation.

À partir de là, le milieu intracellulaire entre en phase vitreuse. Le graphique (d'après Buitink 2004), obtenu sur des axes embryonnaires de pois, permet de visualiser les trois états du milieu intracellulaire de l'embryon d'une graine au cours de la déshydratation.

L'état vitreux est un état physique amorphe associé aux propriétés thermodynamiques - ralenties mais réelles - d'un liquide. Franks (1991 in Buitink 2004) donne un ordre de grandeur de cette viscosité relative : Dans un liquide typique, le débit est de dix mètres par seconde, dans un état vitreux, il est de 30 microns par siècles.

Dans le cas d'une cryoconservation des graines, la formation de cristaux de glace d'eau intracellulaire serait néfaste à l'intégrité de la cellule. Pour un long stockage et une bonne viabilité, le milieu intracellulaire des graines doit, par une déshydratation appropriée, atteindre cet état vitreux amorphe.

Pour qu'une graine germe, il faut qu'elle sorte de l'état vitreux, repasse par l'état visqueux en se réhydratant jusqu'à atteindre 25 à 30 % de teneur en eau et c'est à l'état liquide que peut démarrer la germination. Tous ces paramètres sont à modérer en fonction de la température d'ambiance qui, lorsqu'elle monte, augmente la fluidité du milieu intracellulaire.

La viviparité est là pour nous rappeler que le passage par l'état vitreux n'est pas indispensable à la germination.

Néanmoins, il reste de nombreuses questions sur la cinétique de déshydratation de la graine afin d'en préserver la viabilité. Les conditions accessibles au semeur, sont celles d'un récipient hermétique, dans lequel

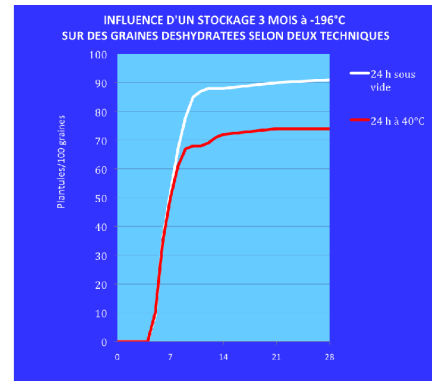
on a mis un produit déshydratant, le tout conservé dans le bac à légume du réfrigérateur. Si on est sûr d'être dans d'excellentes conditions de déshydratation (entre 5 et 10%), le congélateur est envisageable. L'Institut international des ressources phylogénétiques (IPGRI) recommande une teneur en eau de 5% et une température de -18°C.

Sur des graines récoltées à 9,14% de teneur en eau, on l'abaisse à 5,20% après 24 heures à 40°C et à 3,31% après 24 heures sous vide à 1/2 atmosphère.

Les graines déshydratées peuvent même supporter un stockage dans l'azote liquide et retrouver tout leur potentiel de germination à la décongélation.

Après avoir passé trois mois à -196°C dans l'azote liquide, les graines d'*Echinopsis* déshydratées sous vide pendant 24 heures (dans le dessiccateur à pollen) germent à 91% alors que celles déshydratées à 40°C pendant 24 heures germent seulement à 74%.

La dessiccation sous vide permet à la graine de supporter des conditions de congélation propices à une longue conservation.



## Longévité

D'une manière générale, les chiffres fiables ne sont pas légion. Si le protocole est facile à mettre en place, le suivi demande une certaine constance.

Les premières valeurs significatives et fiables, l'ont été de manière inattendue. Lors du bombardement de l'herbarium du British Museum de Londres en 1940, les infiltrations d'eau, ont permis à une graine d'*Albizia julibrissin* de germer alors qu'elle avait été collectée 147 ans plutôt par Sir Georges Stauton's lors d'une mission en Chine en 1793 (Ramsbottom 1942). Un pas quantitatif a été franchi en 1995 par Jane Shen-Miller qui a fait germer des graines de lotus découvertes sous terre dans un site archéologique en Chine, datées de 1350 ans. Plus récemment, en 2005, une équipe israélienne a obtenu un plant de palmier, à partir de graines radio-datées de 2000 ans, récoltées 30 ans plus tôt dans les ruines de Masada (Sallon 2008).

Pour les cactées, il n'y a pas beaucoup d'informations autres que celles, bien souvent anecdotiques, données par les semeurs qui retrouvent un vieux paquet de graines et tentent le semis. Fearn (1977) in Rojas-Aréchiga (2000) rapporte une réussite de 100%, avec des graines de *Coryphanta odorata* âgées de 7 ans, 80%, pour *Ferocactus herrerae*, et 90%, pour *Ferocactus emoryi*, âgées de 10 ans. D'autres espèces sont données pour perdre très vite leur viabilité mais dans toutes ces publications, aucune ne précise avec rigueur les conditions de stockage. Si elles sont conservées dans de bonnes conditions, les graines devraient se comporter comme beaucoup d'autres (Walters 2004), c'est-à-dire rester viables longtemps. Des graines dont l'humidité serait abaissée, et maintenue à 5%, puis stockées à -20°C, devraient conserver leur pouvoir germinatif plusieurs dizaines d'années, voire plusieurs centaines.

## LA DORMANCE

La dormance d'une graine, peut se définir comme l'inaptitude à germer, alors que toutes les conditions environnementales requises sont bonnes. La morphologie interne des graines matures des angiospermes a été étudiée depuis longtemps. Une théorie liée à l'évolution (Baskin 2000), suggère que les dormances se sont installées depuis 43 millions d'années, d'abord à cause de la sécheresse climatique à l'éocène, puis à cause du refroidissement à l'oligocène.

Cette stratégie de survie des plantes est en fait un processus profond et complexe, qui permet à la graine de germer uniquement, lorsque les conditions seront favorables pour le développement des plantules. Cette période de dormance, qui n'affecte pas toutes les graines, peut durer selon les espèces, de quelques semaines à plusieurs années. En général, les plantes utilisées en agriculture ne sont pas dormantes. Elles ont simplement besoin d'humidité et de chaleur, pour activer leurs mécanismes biochimiques. À l'inverse, les

graines récoltées dans la nature sont souvent dormantes. Il y a plusieurs types de dormances, et il est bien difficile de suivre les auteurs dans leurs surenchères de nuances subtiles, où chacun y ajoute sa division. Martin (1946) puis Baskin (1998) ont proposé un classement phylogénique de la dormance, basé sur la forme et la position de l'embryon par rapport aux autres tissus de la graine. Ils justifient ainsi cinq classes de dormance, et quelques sous-classes (Baskin 2004 in Finch-Savage 2006).

Les cactées, accompagnées par sept autres familles à embryon périphérique, sont classées parmi les graines sans dormance, ou avec une dormance physiologique.

Là, même si les graines de *Mammillaria huitzilpochtlii*, (à condition qu'elles aient moins d'un an), n'ont pas de dormance, et germent à 90 % dans les sept jours qui suivent leur semis (Flores-Martinez 2008), le semeur peut ne pas partager cette conclusion. *Turbincarpus lophophoroides* et *T. Pseudopectinatus* présentent une dormance respectivement de quatre ans et de un an dans les conditions testées par Flores (2008).

Parmi la quinzaine d'adjectifs rencontrés pour qualifier les dormances des graines, nous allons essayer de cerner celles qui affectent les graines de cactées. Elles sont principalement au nombre de deux :

- dormance primaire, contrôlée par l'embryon.
- dormance secondaire, imposée par le tégument et les conditions environnementales.

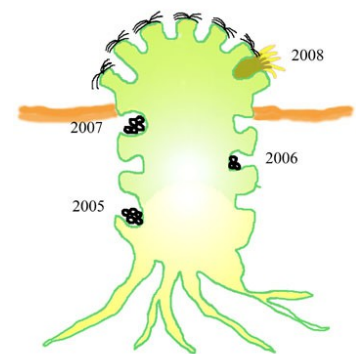
Rojas-Aréchiga (2000), considère que les conditions environnementales ne participent pas de la dormance secondaire.

### La dormance primaire

Interne, intrinsèque, embryonnaire ou physiologique, qui se met en place progressivement pendant le développement de la graine, et qui empêche celle-ci de germer sur la plante mère. C'est une dormance embryonnaire qui peut être, soit seulement radriculaire, soit épicotylaire ou les deux à la fois. Cette dormance complexe est contrôlée par plusieurs gènes, dont certains sont sous le contrôle de l'environnement maternel. Elle se prolonge jusqu'à la maturité du fruit, et pendant un certain temps après la dispersion de la graine. C'est le cas de certains *Opuntia* (*O. imbricata*, *O. phaeacantha*, *O. edwardsii*, *O. lindheimeri*), lesquels possèdent une dormance "après maturité" qui peut persister pendant au moins un an (Prendley 2001 in Mandujano 2005). Par contre, dans le même genre, mais dans une autre espèce, Olvera-Carillo (2003) constate, sur des graines scarifiées d'*Opuntia tomentosa*, une décroissance du taux de germination entre 2 et 18 mois après la maturité. Les graines d'*Opuntia rastrera* ne doivent pas être semées immédiatement après leur récolte. Elles germent à 37 % au bout d'un an, et à 57 % après deux ans. Le maintien de la dormance, est expliqué par l'équilibre entre l'acide abscissique, et d'autres hormones végétales que sont les acides gibbérelliques. La graine renferme trop d'acide abscissique (hormone inhibitrice de la germination), et pas assez d'acide gibbérellique (hormone activatrice de la germination).

Cette dormance peut se lever par déshydratation. C'est l'après mûrissement (after ripening). La graine perd sa dormance quand la quantité d'eau devient inférieure à un seuil donné.

L'effet âge de la graine, qui s'accompagne de la maturation de l'embryon, devient un facteur augmentant le pouvoir germinatif chez *Eriocereus bonplandii*, *Mammillaria zeilmanniana*, *Turbincarpus lophophoroides* et *T. pseudopectinatus*, pour lesquels les graines âgées germent mieux que les graines fraîches (Zimmer 1967 in Rojas-Aréchiga 2000, Flores 2005). La dormance post-dispersion existe aussi chez *Ferocactus wislizenii*, dont les taux de germination sont respectivement de 0 % à 1 mois, 10 % à 3 mois, 28,8 % à 15 mois et 51,3 % à 25 mois. Cette espèce à mis en place, dans le sol, une "banque de graines" qui reste efficace d'une année sur l'autre en cas de besoin (Bowers 2000). Le meilleur taux de germination de *Stenocereus queretaroensis* est obtenu avec des graines ayant subi un stockage de 12 à 30 mois (85%), contre 38 % pour des graines fraîches (De la Barrera 2003). Il en est de même pour *Opuntia rastrera*, dont le taux de germination va augmentant, lors des deux années qui suivent la dispersion des graines (Mandujano 1997).



Coupe longitudinale de *Mammillaria solisioides*.

Annuellement, les fleurs sont distribuées à une même hauteur sur la plante et des graines restent dans leur logement. La tige se comprime avec l'âge, la déshydratation, et s'affaisse dans le sol. D'après Rodriguez-Ortega (2006)

Dessin Michel Derouet

### La sérotinie

Chez certaines espèces, la dormance primaire s'installe parfois dans le long terme. Ce phénomène, appelé sérotinie, est surtout connu chez certains arbres. Il caractérise les plantes qui gardent leurs graines plus d'un an, avant de s'en séparer. C'est aussi le cas de quelques *Mammillaria* (Rodriguez-Ortega 2001 in Rodriguez-Ortega 2006, Valverde 2006). Après la dessiccation et dégradation du fruit partiellement situé à l'intérieur de la plante, *Mammillaria. pectinifera* et *M. solisioides* gardent, en moyenne, un quart de leurs graines alors que *M. napina* et *M. hernandezii* n'en gardent que 5% environ. Après 8 années de rétention sur la plante mère, la viabilité moyenne des graines atteint encore 70 %. Mises à germer, ces graines viables ont un taux de germination qui décroît de 90 % à 38 % entre 2 et 8 ans de stockage sur la plante mère pour *M. hernandezii*, de 60 % à 15 % pour *M. solisioides* , alors que le taux augmente de 55 % à 68 % pour *M. napina* pendant ces huit années (Rodriguez-Ortega 2001). Ce phénomène est également connu chez *M. longiflora* et *M. lasiacantha*. C'est là un exemple très particulier de dormance primaire caractéristique des plantes qui ne peuvent être chaque année dans des conditions favorables de germination. Les plantes constituent ainsi une banque "interne" de graines, lesquelles seront exportées lorsque les conditions de réhydratation permettront la germination, et lorsque l'humidité du milieu sera favorable à l'établissement de la plantule.

### La dormance secondaire

C'est la perte de l'aptitude à germer alors qu'il n'y a plus ou pas de dormance primaire. Cette dormance, imposée par les téguments ou par l'environnement, est la résultante de plusieurs mécanismes :

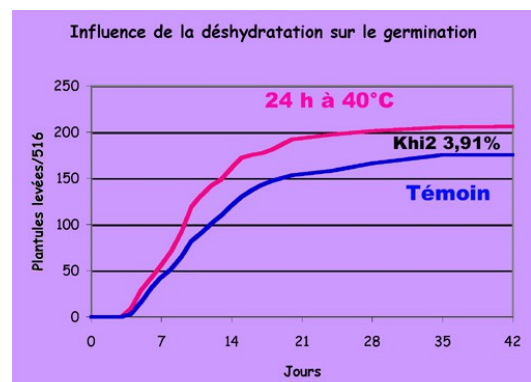
- 1 - l'imperméabilité à l'eau, à cause de la composition des téguments (épaisseur, cires, couches hydrophobes)
- 2 - les contraintes mécaniques, empêchant le développement de la radicule. Des enzymes doivent alors, de l'intérieur, dégrader les téguments.
- 3 - les téguments sont trop peu perméables aux gaz. L'oxygène, indispensable à la germination et au développement de l'embryon, ne peut atteindre les tissus.
- 4 - la présence de substances inhibitrices dans les téguments internes. Ces substances ne peuvent être diluées ou éliminées, du fait de l'imperméabilité de la testa.
- 5 - le manque de lumière pour activer le phytochrome qui initie les événements biochimiques nécessaires à la germination.
- 6 - la température inadaptée

Il faut alors lever cette dormance, en retrouvant toutes les conditions d'un milieu approprié. Si les conditions sont partielles, la graine peut alors redevenir totalement dormante. Ce cycle peut se répéter plusieurs fois. C'est alors une forme de quiescence, qui n'altère pas les propriétés germinatives des graines.

## LEVÉES DES DORMANCES... ET AUTRES TORTURES

### La déshydratation des graines

La déshydratation est nécessaire à la conservation. C'est aussi un moyen, pour les graines fraîchement récoltées, de lever la dormance primaire. Elle peut se faire en laissant les graines à 40 °C pendant plusieurs jours, avant de les stocker hermétiquement en atmosphère sèche ou déshydratante. Une expérience faite sur 52 références dont une moitié a été soumise à 40°C pendant 24 heures a vu son taux d'humidité passer de 10% à 5%. Il a été semé 516 graines pour chaque traitement. Le lot déshydraté a produit 17,7% de plantules en plus.





## La stratification froide

La dormance primaire peut aussi se lever par le froid. La graine perd sa dormance quand, humidifiée, elle est soumise à une température située entre 0 et 10 °C pendant plusieurs semaines. C'est la stratification froide. Elle s'avère efficace pour *Maihuenia poeppigii* (Zimmer in Rojas-Aréchiga 2000). Cependant, cette technique n'a pas été rapportée pour les espèces tropicales.

Dans la pratique, un sable stérilisé au four, puis réhydraté avec 10 % de son poids en eau stérile, accompagnera les graines dans le bac à légumes du réfrigérateur.

## L'enfouissement

Olvera-Carillo (2009b) a testé l'enfouissement des graines d'*Opuntia tomentosa* à 10 cm sous la surface du sol dans trois biotopes : sous un arbre, sous un couvert herbacé ou à l'ombre d'un rocher afin de dégrader le tégument des graines par les micro-organismes du sol. Après 7 mois les graines sont exhumées et photographiées en microscopie électronique. Il constate une attaque fongique sur l'enveloppe funiculaire de la graine. Les graines issues des trois biotopes sont mises à germer. Elles ont un taux de germination situé entre 30 et 60% alors que le lot non enfoui germe à 10% seulement.

## La scarification mécanique des graines

La dormance physique est causée par la résistance de l'enveloppe de la graine et par son imperméabilité qui empêchent l'absorption de l'eau. Cette forme de dormance peut être contournée par scarification dans un scarificateur à sable. Cet appareil, dont on trouve la trace dans les publications issues des Amériques (nord, centrale et sud) est inconnu dans nos contrées.

Quelques essais personnels n'ont pas apporté les résultats escomptés sur *Erioseyca aurata*. Ce n'était peut-être pas la meilleure espèce pour tester le système.

Le scarificateur mécanique "maison", est constitué par un ou plusieurs tubes avec bouchon, accroché à l'aide d'un élastique à la lame d'une scie sauteuse. La scie sauteuse, fonctionne à la fréquence de 450/min (la plus basse), et le mouvement pendulaire au maximum. L'amplitude du mouvement est de 19 mm. Après 4 heures de scarification avec une quarantaine de grains de Carborundum (carbure de silicium, granulométrie 2,4 mm), les graines d'*Erioseyca aurata* n'ont pas germé pour autant. Peut-être faut-il réserver ce traitement aux graines possédant un arille ou une couche subcuticulaire ?

## La scarification manuelle des graines

La scarification manuelle se fait par entaille du tégument à l'aide d'un cutter, d'une pince, ou d'un scalpel. Elle a rassuré de nombreux semeurs. Si il y a présence d'arille et de couche subcuticulaire, le fait d'enlever une partie du manteau peut s'avérer déterminant si on soupçonne la présence d'inhibiteurs. Mais pas toujours. Godinez (1998) a testé la scarification avec du papier de verre jusqu'à ce que la testa soit déchirée. Les résultats démontrent une chute brutale du taux de germination, sans doute par atteinte de l'embryon, pour six des espèces (*Opuntia puberula*, *Coryphantha pallida*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus flavovirens*, *F. latispinus*, *Neobuxbaumia tetetzo*), sur les huit testées. Les deux autres espèces, *Myrtillocactus geometrizans* et *Pachycereus hollianus*, ne sont pas significativement différentes des témoins.

## Lavage et trempage dans l'eau avant semis

Bien souvent, le trempage ou le lavage des graines dans l'eau, permet de dissoudre les éléments inhibiteurs de l'enveloppe. C'est le cas de *Opuntia phaeacantha* (lavage pendant 16 heures, 70% de germination), *O. lindhemeri* (trempage pendant 9 heures, 45 % de germination), *O. rastrera* (trempage pendant 120 minutes puis 5 rinçages de 20 minutes, 40 %) (Mandujano 2005). Le trempage est aussi efficace pour *Opuntia jonocostle*, *Melocactus curvispinus*, *Stenocereus gummesus*. Certains auteurs recommandent jusqu'à 36

heures de trempage (Alvarez-Aguire 1997 in Rojas-Ar chiga 2000). Chez *Opuntia tomentosa*, 72 heures d'imbibition, permettent   la graine d'absorber 80 % de la totalit  de l'eau qu'elle absorbera pendant la germination (Orozco-Segovia 2007).

Godinez (1998) a test  le trempage des graines de huit esp ces (*Opuntia puberula*, *Coryphantha padilla*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus flavovirens*, *Ferocactus latispinus*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *Pachycereus hollianus*) dans l'eau pendant 12, 24 ou 48 heures, sans constater d'augmentation significative du taux de germination, par rapport aux graines sem es sans imbibition.

### Les scarifications acides par trempage

De nombreuses exp riences ont  t  conduites pour lever la dormance secondaire, principalement due   la qualit  du t gument de la graine. L'acide sulfurique, qui est un acide fort, poss de la particularit  d'accaparer toute l'eau qu'il rencontre. C'est un "d shydratant" qui, bien souvent, ne laisse que des restes carbon s de ce qu'il rencontre. C'est le cas des graines de nombreuses esp ces d'*Opuntia*, dont le "troisi me t gument" est compos  de lignine, et de polysaccharides. L'art de lever cette dormance, se situe entre le trop et le pas assez, autrement dit, entre la bonne concentration de l'acide, et le temps optimum de trempage. Sous l'appellation "acide sulfurique concentr ", nous consid rerons tous les H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> concentr s   plus de 90 %.

Le tableau ci-dessous, comporte quelques exemples, essentiellement des *Opuntia*, qui peuvent, par analogie de t gument ou de structure de graine, donner quelques indications, pour les graines d'autres esp ces.

Genre esp�ce	Traitement	Germ. %	Ref.
<i>Opuntia edwardsii</i>	H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> , 98 %, 45 min, T <sup>o</sup> germ. 30�C	22	Potter 1984*
<i>Opuntia discata</i>	H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> , 98 %, 30 min, T <sup>o</sup> germ. 20�C	83	Potter 1984*
<i>Opuntia lindheimeri</i>	H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> , 98 %, 30 min, T <sup>o</sup> germ. 30�C	34	Potter 1984*
<i>Opuntia phaecantha</i>	HCl 0,012M (<0,5 %), 30 min.	70	Pendley 2001*
<i>Opuntia aurantiaca</i>	Trempage H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> � 50 %, 15 min. + scarification	43	Archibald 1939*
<i>Opuntia engelmannii</i>	HCl 0,012M, 15 min.	82	Prendley 2001*
<i>Opuntia ficus indica</i>	T�moin dans eau	9	Altare 2006
<i>Opuntia ficus indica</i>	H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 95 % 10 ou 30 min. � 40 jours	40	Altare 2006
<i>Opuntia ficus indica</i>	H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 5 min. + H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> 5 % � 30 jours	85,3	Altare 2006
<i>Opuntia ficus indica</i>	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> 5 % pendant 60 jours	32	Altare 2006
<i>Opuntia ficus indica</i>	R�actif de Schweizer 30 min. + H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> � 30 jours	60	Altare 2006
<i>Opuntia phaecantha discata</i>	Lavage dans eau pendant 16 heures	70	Pilcher 1970*
<i>Opuntia lindheimeri</i>	Trempage dans eau pendant 9 heures	45	Pilcher 1970*
<i>Opuntia tomentosa</i>	H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 10 minutes, L 12/24, 24 �C, graines 2 mois	>60	Olvera-Carillo 2003
<i>Opuntia tomentosa</i>	H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 90 min. + GA3 2 mg/ml, T <sup>o</sup> germ. 24 �C, L 12/24, graines 2 mois	50	Olvera-Carillo 2003
<i>Opuntia tomentosa</i>	H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 90 min. + Strat. 4 �C 21J, T <sup>o</sup> germ. 24 �C, L 12/24, graines 7 mois	60	Olvera-Carillo 2003
<i>Opuntia joconostle</i>	Scarification m�canique + GA3 � 40 ppm pendant 30 min	80	Sanchez-Venegas 1997*
<i>Opuntia rastrera</i>	eau � 25 �C et lumi�re 12 h/jour	35	Mandujano 2005
<i>Harrisia fragrans</i>	45 secondes H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> + GA3 500 ppm 24 h	31	Dehgan 2004
<i>Harrisia fragrans</i>	45 secondes H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> + GA3 1000 ppm 24 h	68	Dehgan 2004
<i>Eriocyce aurata</i>	H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 10 min in vitro (agar/eau)	97	Garces-Larrain 2003
<i>Eriocyce aurata</i>	H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 10 min. ou 20 min. en sachet, L 16/24, 27-17 �C	100	Derouet 2007
<i>Pachycereus hollianus</i>	Solution HCl pH=1 pendant 1 heure, L 12/24, 23-15 �C	90	Godinez-Alvarez 1998
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> pendant 15 secondes	100	Rosas-Lopez 2004
	T�moin	80	
<i>Opuntia tomentosa</i>	Enfouissement 7 mois + H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 45 min.+ GA3 2000 ppm in vitro	50	Olvera-Carillo 2009

Seuls, les résultats significatifs par rapport au lot témoin, ou des résultats qui permettent de compléter les informations d'une espèce, ont été rapportés dans ce tableau. Un bref rappel des schémas expérimentaux est rapporté ci-dessous par auteur.

H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> = acide sulfurique, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> = eau oxygénée, HCl = acide chlorhydrique, GA3 = acide gibbérellique

**Altare** (2006), a testé, sur des graines fraîches d'*Opuntia ficus-indica*, des combinaisons de traitement à l'acide sulfurique concentré pendant des temps différents, et incubées dans l'eau distillée, ou dans l'eau oxygénée, avec des résultats donnés après 30, 40 ou 60 jours d'incubation. L'auteur a aussi testé le trempage dans le réactif de Schweizer, qui est un dissolvant de la cellulose. Les incubations ont lieu à 25 °C, avec un rythme lumineux de 14 heures par jour.

**Dehgan** (2004), a testé, sur des graines de *Harrisia fragrans*, donc plus petites, la scarification dans l'acide sulfurique (qu'on suppose concentré suite à une confusion dans la publication entre molarité et normalité), suivie de trempage dans l'acide gibbérellique. Après 15, 30 et 45 secondes dans H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, suivies d'un trempage de 24 heures dans GA3 à 500 ppm, les résultats sont identiques (environ 30 %) après 120 jours d'incubation à 24 °C, le jour et 18 °C la nuit. Après le même traitement à l'acide sulfurique, mais un trempage de 24 heures dans le GA3 1000 ppm, les chiffres changent puisque, pour les graines scarifiées dans l'acide pendant 45 secondes, le taux de germination atteint 68 %. Pour mettre en avant la synergie des traitement, il faut préciser, que le traitement 1000 ppm seul est à 13 % de germination, et que le traitement H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> pendant 45 secondes seul, atteint 24%.

**Derouet** (2007), sur *Eriosyce aurata*, j'ai obtenu 100% de germination sur de petits nombres, après trempage dans l'acide sulfurique pendant 10 minutes ou 20 minutes. La concentration de l'acide joue un rôle important parce que, sur la même espèce, avec acide sulfurique à seulement, 36 % (destiné aux batteries de voitures), après trempage pendant 10, 20 et 30 minutes, il n'y aucune germination quatre mois après le traitement.

**Garces-Larrain** (2003), sur d'autres genres réputés difficiles, obtient, après immersion dans H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> pendant 10 minutes, 97 % de germination in vitro sur *Eriosyce aurata*.

**Godinez** (1998), a trempé, pendant une heure, les graines de huit espèces différentes, dans des solutions d'acide chlorhydrique à des pH allant de 1 à 6. Seul, *Pachycereus holianus*, a présenté une augmentation significative du taux de germination, par rapport au témoin trempé dans l'eau (environ 90 % versus 75 %)

**Mandujano** (2005), sur des graines âgées de 3 ans, a testé 5 temps de trempage . C'est le lot témoin, trempé dans l'eau, qui a donné le meilleur résultat (35 %) contre (entre 10 et 14 %) pour les 5 lots trempés dans H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, entre 60 et 140 min. Les meilleurs résultats de son expérience, furent obtenus lors des essais de chaleur sèche à 80 °C pendant 12 heures, suivis de 5 lavages de 20 minutes.

**Olvera-Carillo** (2003), sur des graines d'*Opuntia tomentosa*, récoltées depuis 2 mois, obtient un taux de germination de 50 % sur des graines scarifiées à l'acide sulfurique concentré pendant 90 minutes + GA3 à 2 mg/ml dans l'eau d'imbibition en boîtes de Petri. De meilleurs résultats (60 %), sont obtenus après stratification au réfrigérateur à +4 °C pendant 21 jours, puis trempage dans H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> pendant 90 minutes, et 12 heures de lumière avant incubation à 24 °C sur des graines de 7 mois. Il constate que la dormance primaire est plus tenace les années sèches.

**Olvera-Carillo** (2009), sur des graines d'*Opuntia tomentosa*, d'abord enfouies pendant 7 mois sous 10 cm de terre dans trois biotopes différents (sous un arbre, sous l'herbe, ou à l'ombre d'un rocher) puis soumises au trempage dans l'acide sulfurique 98% pendant 0, 45, 60 et 90 minutes sont ensuite mises à germer in vitro avec acide gibbérellique à 0, 1000, 2000 ppm dans le milieu. Dans cette étude, la scarification acide réduit drastiquement la germination des graines incubées sans acide gibbérellique. Le lot 45 minutes dans H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> traité avec 2000 ppm de GA3 donne les résultats les plus homogènes entre 30 et 50% de germination.

**Ramirez-Padilla** (2005), a testé le trempage des graines dans 2 solutions d'acide chlorhydrique de pH différents (1,5 et 3), sur des graines de *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. tetetzo* et *N. mezcalaensis*. Il n'y a pas de différences significatives, mais peut-être, une légère tendance à diminuer le taux de germination pour *N. tetetzo* et *N. mezcalaensis* au pH 1,5. Les données ne figurent pas dans le tableau.

**Rosas-Lopez** (2004), a soumis les graines de *Polaskia chichipe* et *Echinocactus polyacanthus* à divers traitements acides. Il apparaît que la scarification à l'acide sulfurique pendant 15 secondes diminue le taux de germination par rapport aux témoins chez *Polaskia chichipe* (20% vs 60%) et qu'elle l'augmente chez *Echinocactus polyacanthus*

(100% vs 80%), et ceci in vitro. Les résultats sur substrat local sont curieusement très faibles, sauf pour l'acide chlorhydrique pendant 1 heure où il obtient 90% de germination alors que le témoin est à 30%.

### **Apport d'acide gibbérellique (GA3)**

Il y a eu peu d'études sur l'influence de l'acide gibbérellique (GA3), sur la germination des graines de cactées. Deux études anciennes (1959 et 1964), assuraient que GA3 à 500 et 1000 ppm augmentait la germination en lumière blanche et à l'obscurité.

Des expériences récentes, démontrent que GA3 n'améliore pas la germination de *Melocactus caesius*, *Stenocereus stellatus* et *Mammillaria sp.* à l'obscurité (Ortega-Baes 2007). Le même auteur, a testé sur *Trichocereus terscheckii* des concentrations de 500 et 1000 ppm de GA3 dans le milieu de germination, en lumière blanche, et dans l'obscurité. Il n'y a pas de germination pour les graines à l'obscurité, alors qu'à la lumière, le taux est de 73 % pour le lot GA3 (1000 ppm), et de 76 % pour le témoin sans GA3.

Olvera-Carillo (2003), montre que l'acide gibbérellique, potentialise l'effet d'une scarification à l'acide sulfurique pendant 60 ou 90 minutes, lorsque les graines d'*Opuntia tomentosa* sont mises à germer avec 1 ou 2 mg/ml de GA3, à une température constante d'incubation de 24°C. Ceci montre que, avant de lever la dormance primaire, l'acide gibbérellique doit d'abord traverser la barrière tégumentaire.

### **Température**

Les graines de certaines angiospermes peuvent supporter des températures élevées de l'ordre de 200 °C pendant 5 minutes afin de lever leur dormance et de permettre ainsi leur germination. De telles températures ont peut-être été testées sur les graines de cactées mais n'ont pas été rapportées. D'autres essais, plus raisonnables, ont donné des résultats intéressants. En milieu désertique les sols ensoleillés sont plus chauds que l'air ambiant, à la fois plus tôt dans la journée, et plus longtemps (Nolasco 1997). Ramirez-Padilla (2005) a montré qu'une température de 60 °C pendant 4 ou 8 heures, n'affecte pas le taux final de germination de *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. tetetzo*, et *N. mezcalensis*.

Daws (2007) est allé plus loin. Il a dépassé les températures de 80 °C enregistrées au sol dans certaines zones désertiques en exposant les graines de cinq espèces de cactées à 103 °C pendant 17 heures avant de les mettre à germer en laboratoire à 25 °C. Le but de l'expérience, était d'établir une relation entre leur résistance à un stress thermique et les températures moyennes maximales des sites naturels de collecte de ces graines qui s'échelonnaient de 23 à 36 °C. Les moyennes météorologiques n'ont pas été précisées par espèce ou par site. Les espèces, *Echinopsis littoralis*, *E. skottsbergii*, *Eulychnia breviflora*, *Neoporteria paucicostata* ont été récoltées au Chili et *Ferocactus wislizenii* aux USA. L'effet est très significatif. Les taux de germination des graines portées à 103 °C pendant 17 heures, par rapport aux mêmes graines non chauffées, va d'environ 5% de germination pour l'espèce cataloguée comme issue d'une zone à t° max de 24 °C, à environ 90 % pour celle issue d'une zone à 34 °C.

Olvera-Carillo (2009a) dans la suite de son expérience publiée en 2003 sur des graines d'*Opuntia tomentosa* précédemment enfouies pendant sept mois puis semées dans plusieurs biotopes, analyse la germination en fonction de la température moyenne du milieu (de 15 à 21°C). Cette germination étant cumulée sur deux ans, la première année, l'optimum se situe vers 18°C et la deuxième année vers 15 à 16°C. Les deux années cumulées atteignent le taux de 60% pour une température moyenne située entre 15 et 17°C.

### **Bactéries et champignons**

*Azospirillum brasilense*, est connue comme une bactérie bénéfique aux céréales. Elle interagit avec les hormones de la plante, augmente le contenu en azote et, par là, améliore la croissance. L'influence de deux souches de cette bactérie a été testée sur la germination, en inoculant des graines de *Pachycereus pringlei*, par rupture brutale de vide pour faire pénétrer les bactéries à l'intérieur (Puente 1993). Une des deux souches augmente d'environ 30 % le taux de germination, favorise la croissance, et accélère la maturation des épines. Compte tenu des résultats et du prix des bactéries (395 € en 2008), cette pratique restera longtemps confinée au rang d'anecdote de laboratoire.

Plus récemment, Esther Puente (2009) a démontré que *Pachycereus pringlei* vit en symbiose avec des champignons et des bactéries, lesquels, présents dans les racines, dégradent la roche pour en extraire des nutriments. Ces bactéries sont transmises à la graine. Lors de la germination ces bactéries migrent vers les racines afin d'aider la plantule à puiser des minéraux dans la roche. Fabrice Cendrin (2009) a fait une synthèse de ces travaux : [La symbiose entre cactées et bactéries](#).

Sur *Pachycereus pecten-aboriginum*, Rincon (1993) a rapporté l'influence bénéfique de l'inoculation du substrat dans lequel sont repiquées les plantules dès la germination avec des champignons naturellement présents au pied des plantes matures de cette même espèce dans les sols des forêts tropicales arides : *Acaulospora spp.* et *Glomus spp.* Après huit mois, la croissance, exprimée en matière sèche, a été multipliée par 2,47. La mycorhization des racines permet à la plantule de tirer un meilleur profit des ressources du sol.

Dernièrement, une équipe mexicaine (Delgado-Sanchez, 2011) a mis en culture in vitro des graines d'*Opuntia streptacantha*. Ils ont constaté que, lorsque les graines n'avaient pas été aseptisées, elles présentaient un développement de champignons à la surface du tégument et que ces graines avaient germé à 67% pour des graines collectées il y a 9 ans et à 27% pour des graines fraîches

Aucune des graines aseptisées n'avait germé. Ils ont alors cherché à identifier les champignons présents à la surface des graines. Ils en ont trouvé deux avec une parenté génomique de 98% avec *Penicillium chrysogenum* et de 97% avec *Phoma medicaginis*. Ils ont décidé de recommencer l'expérience avec des graines issues des mêmes lots mais aseptisées et ensemencées de façon contrôlée avec les deux champignons identifiés précédemment auxquels ils ont ajouté *Trichoderma koningii* déjà décrit comme pouvant stimuler la germination et *Rhizoctonia spp.* connu lui aussi pour stimuler la germination des orchidées et utilisé pour protéger les poivrons de la pourriture des racines.

Ce sont là des résultats surprenants. L'enveloppe des graines a été observée au microscope. Ces champignons brisent la dormance secondaire par dégradation du tégument mais visiblement, pas la dormance primaire embryonnaire.

Opuntia streptacantha Traitements	Graines 1998	Graines 2007
	Germination	
Témoin	8%	1%
Penicillium chrysogenum	68%	39%
Phoma sp.	87%	68%
Trichoderma konigii	91%	58%

## Traitement enzymatique

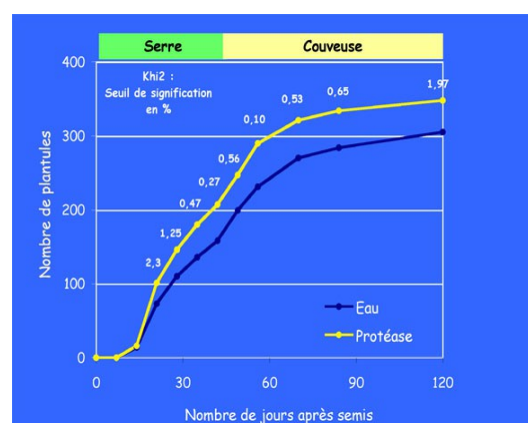
Cette technique a fait l'objet d'un article de l'auteur dans la rubrique "Articles" du Cactus Francophone. Le but, était de dégrader les protéines présentes dans l'enveloppe des graines, afin de faciliter l'imbibition de ces dernières. Sur 1362 graines, réparties en 51 références et 2 lots.

- Une moitié des graines a été immergée pendant 20 minutes dans une protéase à 37°C ( présure "Caille-lait des Charentes").

- L'autre moitié était trempée dans l'eau.

Au bout de 120 jours, les chiffres ont montré une différence significative en faveur de la protéase.

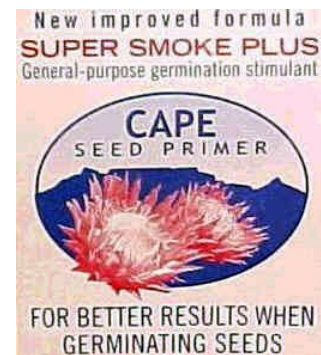
De nouveaux essais en 2010 sont venus confirmer cette tendance en augmentant la germination de 40% par rapport au lot témoin (voir chapitre suivant).



## Fumée

Un incendie du couvert végétal fragilise l'enveloppe, et stimule directement l'embryon des graines qui sont tombées à terre, ou restées sur les plantes. Il semble bien, que les composés de la fumée associés à l'eau, agissent comme déclencheurs de la germination (Van Staden 2000). Le premier à avoir été identifié, est un

butenolide soluble dans l'eau, et actif à des concentrations très faibles pour stimuler la germination (Flematti 2004). Il existe dans le commerce jardinier, des patchs imprégnés par ces composés, qu'il suffit de mettre dans l'eau de germination. L'un d'eux, est vendu sous l'appellation "Smoke Seed Primer" ou "Super Smoke Plus". Il serait étonnant que des essais n'aient pas été tentés sur les graines de cactées...



### La crème dépilatoire

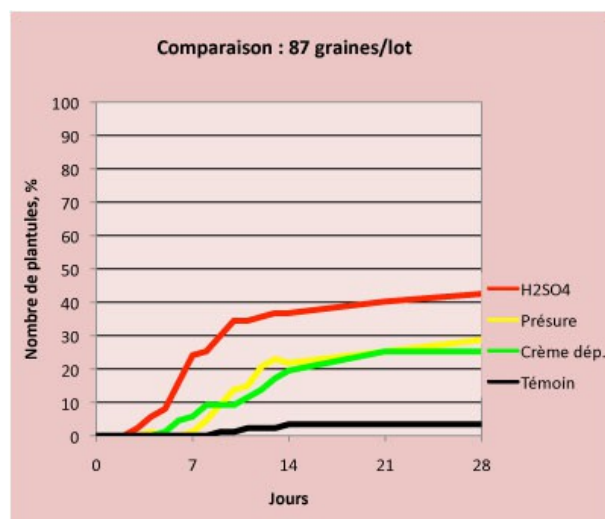
L'enveloppe des graines d'intérêt agro-alimentaire est composée de 15 à 25% de protéines. Bien qu'aucun chiffre ne soit connu pour les graines de cactées, elles ne doivent pas être très éloignées de cette composition. Parmi les acides aminés constituant ces protéines figure la cystéine qui est un acide aminé sulfuré. Les valeurs en cystéine pour le soja et le colza sont de 0,67 et 0,87%.

Or, cette cystéine se retrouve également à hauteur de 14% dans le cheveu et le poil ! Elle est "dénaturée" par une molécule : le thioglycolate de calcium. Ce produit est tout simplement le principe actif des crèmes dépilatoires. Il s'agit donc de mettre les graines en contact avec la crème pendant dix à quinze minutes.

Avec neuf références précédemment récalcitrantes ou réputées telles (87 graines/traitement), on compare acide sulfurique, présure, crème dépilatoire, par rapport au lot témoin non traité. L'acide sulfurique est là encore le plus rapide et le plus efficace en obtenant 12 fois plus de plantules que le lot Témoin. La présure répond à l'attente qu'elle avait déjà suscitée en le multipliant par 8.

La crème dépilatoire permet d'atteindre 7 fois le Témoin. En outre, elle interpelle sur la sensibilité spécifique de certaines graines. Dans le cas du croisement *Gymnocalycium mihanivichii* x *G. platense* précédemment testé avec 0 plantules/55 graines (y compris H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> et présure) donne 10/10 avec la crème.

Cet essai (Derouet 2010) montre que la présure et la crème dépilatoire, facilement accessibles et utilisables en toute sécurité, deviennent des substituts non négligeables à l'acide sulfurique.



### L'éthylène

Il existe une molécule de synthèse, l'éthéphon, commercialisé sous le nom d'Ethrel® qui, une fois dans les tissus, se décompose en éthylène. Dans la pratique, il est surtout utilisé en association avec GA3 pour provoquer l'abscission des glochides sur les fruit d'*Opuntia amyloacea*.

Pour nos semis, il serait possible à peu de frais, d'en vérifier le bienfait chez les cactées en confinant les semis avec des pommes, des poires ou des bananes mûres connues pour dégager de l'éthylène.

### L'eau oxygénée

Les graines d'*Opuntia ficus-indica*, incubées avec une solution d'eau oxygénée à 5 %, présentent un taux de germination de 32 % après 60 jours d'incubation (Altare 2006). Au-delà de 5 %, l'eau oxygénée inhibe la germination. Rosner (2003), présente H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> comme une alternative possible à l'acide sulfurique, après 4 heures de trempage et 120 jours de stratification. La testa se trouve dégradée, sans que l'embryon ne soit atteint.

## Stress hydrique

La technique dite du stress hydrique, est utilisée en sylviculture pour déshydrater des graines. Trempées dans une solution hypertonique pendant quelques jours ou quelques semaines, les graines vont, par pression osmotique, perdre leur eau au profit de la solution hypertonique. Elles sont ainsi, toutes amenées à un même niveau d'humidité avant d'être semées. Elles se réhydratent alors toutes à la même vitesse, et les levées sont ainsi synchronisées. La pression osmotique du milieu intervient également pendant la germination, en conditionnant l'absorption de l'eau pendant la croissance de la radicule. Ramirez-Padilla (2005), est allé au-delà de l'accessoire de déshydratation, en incubant les graines de *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. tetetzo* et *N. mezcalaensis*, dans des solutions de polyéthylène glycol (PEG 6000), dont la pression osmotique calculée, allait de -0,1 à -1 mégapascals. Les résultats montrent que, si le taux de germination des différentes espèces est diminué par rapport au témoin (eau déminéralisée) de quelques % pour le traitement -0,1 mégapascals, aucune graine n'a germé dans le lot -1 mégapascals. Dernièrement, Guillén (2009) a montré que l'effondrement du taux de germination se situait entre -0,2 et -0,4 Mpa pour *Stenocereus pruinosus*, *Polaskia chichipe* et *Myrtillococcus schenckii* alors que, placé dans les mêmes conditions, *polaskia chende* n'est pas sensible au même stress hydrique.

## Comparatif des traitements

Une base de données appelée [Semeurs de Cactus](#), issue de la mutualisation de tous les essais des semeurs du Cactus Francophone, fournit les résultats de plus de 5000 semis avec les traitements associés et ce, par genre et par espèce.

Ce tableau comparatif devrait permettre de cibler le traitement le plus efficace selon les espèces afin d'améliorer les taux de germination.

## CONDITIONS DE LA GERMINATION

### La lumière

Dans une approche, qu'il qualifie volontiers d'anthropomorphique, Smith (2000) écrit que, grâce à la lumière, la plante sait où elle est dans le temps et dans l'espace. La lumière la renseigne sur la densité du voisinage, dans la canopée par exemple, et règle son horloge biologique.

Trois types de molécules photoréceptrices, qui fonctionnent à la fois ensemble et indépendamment, traduisent cette sensibilité à la lumière. Elles interviennent aux différents stades du développement des plantes. Ce sont le phytochrome, le cryptochrome et la phototropine. Seul le premier semble déterminant pour la germination.

La graine peut ne pas être photosensible et avoir une germination identique à la lumière ou à l'obscurité. Les graines qui germent en dessous de 20 °C sont bien souvent insensibles, ou considérées comme telles puisque, pour les graines enterrées, quelques millisecondes (!) d'éclairement suffisent (Smith 2000). Ce phénomène porte le nom de photoblastie. Les petites graines, sans grandes réserves, requièrent un signal lumineux pour germer. La sensibilité à la lumière est souvent associée à la chaleur. La lumière va donc jouer un rôle important dans la germination naturelle des cactées. Ce besoin peut surprendre car les graines n'ont pas de pigment photorécepteur en surface mais, qu'ils soient très sombres ou noirs, les téguments de cactées laissent passer la lumière. Celle-ci est reçue par l'axe embryonnaire (radicule, tigelle et gemmule), qui contient la molécule sensible à la lumière, appelée phytochrome.

### Le phytochrome

C'est un pigment bleu, qui comprend une partie protéique et une partie non protéique : le chromophore. Le phytochrome absorbe la lumière et oscille entre deux formes de sensibilité différentes.

- le phytochrome A, qui absorbe les radiations dans le rouge clair, à une longueur d'onde de 665 nanomètres (P665).
- le phytochrome B, qui absorbe la lumière dans le rouge sombre (lointain) à 730 nm (P730).

Le P665, qui n'a aucun effet sur la germination, est instable à la lumière et se transforme en P730. Celui-ci déclenche alors une cascade d'événements biochimiques qui activent la germination. Il est ainsi modifié et redevient un P665. Ces conversions sont rapides dans les deux sens, indépendantes de la température, mais nécessitent un milieu déjà hydraté (Côme 2006). Ces dernières années, il a été identifié trois autres phytochromes (C, D, E) qui, comme le B, se transforment en P730. Ils interviennent aussi sur la croissance, la floraison et sans doute sur d'autres événements de la vie de la plante qu'il reste à explorer.

### **Graines insensibles**

Les graines de *Pereskia aculeata* et *Pachycereus hollianus* germent aussi à l'obscurité. *Cephalocereus chrysacanthus* et *Neobuxbaumia tetezo*, à une température constante de 40°C, germent à 60 % dans l'obscurité (Rojas-Arechiga 1997). *Stenocereus thurberi*, ne nécessite pas de lumière non plus (Nolasco 1997). Ramirez-Padilla (2005) a testé l'obscurité totale, comparée à un éclairage de 12/24, sur des graines de *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. tetezo* et *N. mezcalaensis*. Les résultats démontrent une photosensibilité pour *N. mezcalaensis*, avec un taux de 45,5 % à l'obscurité, contre 92,5 % pour le témoin avec 12 heures de lumière. Les deux autres espèces, affichant une relative insensibilité, 87,5 % versus 96,3 % pour *N. tetezo* et 76,3 % versus 77,5 % pour *N. macrocephala*. L'addition d'acide gibbérellique GA3, n'a pas permis d'obtenir la moindre germination à l'obscurité (Rojas-Arechiga 2001).

### **Graines sensibles**

Le *Stenocereus stellatus* ne germe pas à l'obscurité, que ce soit à température constante (25 °C), ou fluctuante (25/35 °C), tant pour les graines issues de plantes sauvages, que pour les cultivars. Les épiphytes, ont aussi besoin de lumière pour germer *Hylocereus staceus*, peut germer sous la canopée, mais dans une aire ensoleillée (Simao 2007). De la Barrera (2003) et Pimienta-Barrios (2004), ont montré que les graines de *Stenocereus queretaroensis* ne germent pas à l'obscurité. Celles qui ont été exposées à une lumière monochromatique, présentent deux pics de germination : L'un à un taux de 25 % dans le bleu à 400 nanomètres, et l'autre, à 55 % dans le rouge, vers les 660 nm.

Une idée communément admise, veut que les graines des cactées colonnaires soient relativement indifférentes à la lumière, par opposition au cactées globulaires (Ortega-Baes 2007).

Nulle part, je n'ai trouvé trace d'une espèce de cactée, qui ne germerait qu'à l'obscurité.

Pour le semeur, à défaut de lumière solaire, deux tubes fluorescents à spectres complémentaires (un "warm white" et un "cold white"), 20 à 25 cm au-dessus des semis permettent une bonne germination, et le développement des plantules pendant plusieurs mois.

En lumière artificielle, Florent Papadopoulos a tout expliqué sur ce site :

[http://www.cactuspro.com/articles/l\\_eclairage\\_artificiel](http://www.cactuspro.com/articles/l_eclairage_artificiel)

Il ne faut donc jamais enterrer les graines, ou les recouvrir d'un matériau opaque à la lumière.

### **L'environnement**

Dans la nature, les jeunes plantules de cactées poussent parfois à l'abri de plantes pérennes. Elles se développent ainsi dans des conditions où les écarts de températures sont moindres, où l'évapotranspiration est substantiellement réduite. Godinez-Alvarez (2003) dresse une liste bibliographique des cas étudiés. Toutes les formes de cactées (cierges, globes ou tonneaux) sont concernées par le phénomène. Dans le désert de Sonora, une seule essence de buisson arbustif (*Olneya tesota*) peut ainsi abriter les jeunes pousses de dix sept espèces de cactus. (Suzan, 1996 in Godinez-Alvarez 2003)

### **Les hormones**

Quelques hormones régulent le contrôle de la germination. Une synthèse récente (Rajjou 2012) fait le point sur l'activité métabolique et la protéosynthèse nécessaires à une bonne germination.



### L'acide abscissique (ABA)

Il tient son nom du rôle, exagéré à l'origine, qui lui fut attribué dans l'abscission des différents organes végétaux. Il est aussi présent dans la graine où il est synthétisé durant la deuxième moitié de son développement. Sa concentration croissante finit par inhiber la germination. Le traitement, par application externe sur les graines, est une technique employée pour empêcher la germination. À l'inverse, un inhibiteur de la synthèse de l'acide abscissique, mis au point par l'industrie semencière, appliqué sur la plante quelques jours après la pollinisation, empêche la dormance des graines. En résumé, l'ABA semble bien induire la dormance primaire des graines. Souvent, après la maturation des graines, l'ABA disparaît presque et la dormance persiste. L'ABA, n'est donc pas seul en cause pour le maintien de la dormance.

### L'acide gibbérellique (GA3)

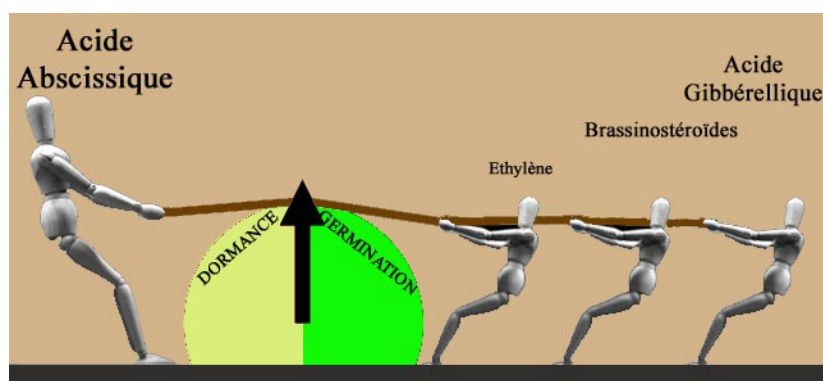
L'acide gibbérellique GA3 est une des 125 gibbérellines (Côme 2006). Ces hormones végétales sont impliquées dans la régulation de la croissance. Leur mode d'action, encore assez mal connu, est très variable d'une espèce à l'autre. Dans la graine, le rôle de GA3 est antagoniste de celui de l'ABA. Il va donc stimuler la germination des graines dormantes. Un apport d'origine extérieure, dans l'eau d'imbibition, permet aux semences photosensibles, de germer dans l'obscurité et de résister aux stress, à la chaleur, et au manque d'oxygène. Nous verrons plus loin que ce n'est pas tout à fait le cas chez les cactées. Par ailleurs, les gibbérellines, sont synthétisées par l'embryon lors du développement de la plantule, et vont initier la synthèse d'enzymes, qui permettront l'utilisation des nutriments nécessaires à la croissance de la plantule.

### Les brassinostéroïdes (BR)

Les brassinostéroïdes ont maintenant acquis le statut de phytohormone. Leur histoire commence au Japon en 1968, à partir de 430 kg de feuilles de *Distylium racemosum*, une plante grasse locale. Les quelques microgrammes qui en sont extraits, permettent à des doses très faibles, de favoriser la croissance des plantes. Deux ans plus tard, une équipe américaine identifie quelques molécules cousines, extraites du pollen de colza (*Brassica napus*). Elles en garderont la trace originelle dans leur dénomination. Les brassinostéroïdes, comme l'éthylène, inhiberaient l'effet de l'ABA, et stimuleraient la germination, mais seulement, lorsque la dormance primaire aurait été levée (Kucera 2005). Ces substances (42 connues en 2007), malgré l'espoir qu'elles ont suscité aux USA, n'ont pas eu le succès escompté. Elles sont très en vogue en Chine, et en Russie, où le potentiel d'amélioration des rendements est encore important. Elles amélioreraient la qualité et

la quantité des récoltes, auraient une activité antifongique et antivirale, et stimuleraient la germination (Starck 2005).

Aucune donnée n'a encore été publiée sur les cactées.



### L'éthylène

C'est un gaz. C'est aussi une hormone végétale. Sa synthèse, dans les tissus hydratés à partir d'un acide aminé, la méthionine, nécessite de l'oxygène. Chez les semences imbibées, il stimule la germination, sans doute en association avec d'autres hormones.

### Les cytokinines

Ce groupe d'hormones est présenté comme un régulateur de croissance qui semble agir en présence d'auxines. Elles pourraient favoriser la germination, en s'opposant à l'effet inhibiteur de l'ABA, et en renforçant l'action de l'éthylène (Côme 2006).

### Les auxines (AIA)

Les auxines sont également des hormones régulatrices de la croissance. L'auxine naturelle est l'acide indole-3-acétique (AIA). Son rôle, et celui de ses dérivés, ne sont pas encore totalement élucidés. Elles sont dégradées à la lumière, permettant une croissance équilibrée de la plante. À l'obscurité ou dans la pénombre, elles s'accumulent et stimulent alors la croissance cellulaire. Les plantes s'étiolent. Les auxines interviennent dans le développement de l'embryon, mais leur rôle dans la germination n'est pas encore défini.

## LES CONDITIONS DU SEMIS

Trois articles ont déjà abordé le sujet sur le Cactus Francophone. Ils répondent aux questions des semeurs et aux exigences des graines et des plantules.

[Le semis en sachets \(v3\)](#), [Sowing in... baggies](#), par [Alain Laroze](#)

[Les semis de cactées](#), par Jean-Claude Chauveau

[Présentation d'une méthode de semis de cactées](#), par [Aymeric de Barmon](#)

### Qualité de la graine

Lors de la récolte et du nettoyage à l'eau de 326 graines de *Harrisia martinii* pour enlever la pulpe du fruit, il y avait des graines qui tombaient au fond du récipient et d'autres qui flottaient. Toutes les graines plus lourdes que l'eau étaient noires et les flottantes étaient à majorité noire avec quelques-unes marron. Elles ont été lavées et séchées séparément selon leur couleur et leur densité par rapport à l'eau, puis semées.

Leur grosseur a été définie en calculant leur surface moyenne à l'aide du logiciel ImageJ qui sert aussi à compter les graines. Les chiffres ci-dessous expriment la surface en  $\text{inche}^2 \times 1 \text{ million}$ .

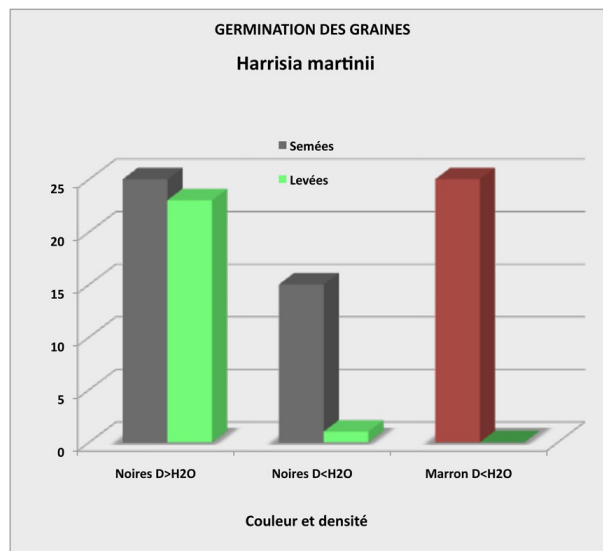
- Noires densité > H<sub>2</sub>O : 5691

- Noires densité < H<sub>2</sub>O : 5268

- Marron densité < H<sub>2</sub>O : 3837

Le fait de laver les graines permet non seulement de les nettoyer mais aussi de se poser des questions sur leur aptitude à germer en fonction de leur densité. Il y a là un moyen d'améliorer les pourcentages de germination.

Il faut préciser que certaines graines sont naturellement équipées de "flotteurs" comme *Selenicereus wittii* (devenu *Strophocactus wittii*) afin d'être emportées par les eaux.



### Qualité de l'eau

Pour germer, la graine doit atteindre une teneur en eau de 30% (Orozco-Segovia 2007).

À l'intérieur d'un même genre, les graines les plus petites et les plus grosses ont des taux de germination moins importants. Ayala-Cordero (2004) a montré, avec des graines de *Stenocereus beneckeii* variant de 3,2 à 21 milligrammes réparties en cinq classes de poids, que le meilleur taux (84 %) était obtenu avec les lots médians, et le moins bon (11 %), avec les plus petites graines. Avec des graines d'*Astrophytum myriostigma* âgées de quatre ans, les plus petites (en longueur) germent plus vite et avec un taux final plus élevé que les longues (Sanchez-Salas 2006). La germination est effective au bout de quelques jours ou de quelques mois

selon les espèces. Dubrowsky (1996) a montré que les graines de *Stenocereus thurberi*, *Pachycereus pecten-aboriginum* et *Ferocactus peninsulæ* qui avaient subi de brefs épisodes pluvieux ne leur permettant pas de germer, levaient plus rapidement que les graines qui n'avaient connu que la sécheresse. Il va jusqu'à suggérer un phénomène de "mémoire d'hydratation" chez ces espèces.

Les expériences de stress hydrique précédemment décrites incitent à être attentif à la pression osmotique rencontrée par les graines semées. Dans un essai récent j'ai comparé l'effet de la concentration en minéraux de l'eau (résidus secs à 180 °C) sur la germination.

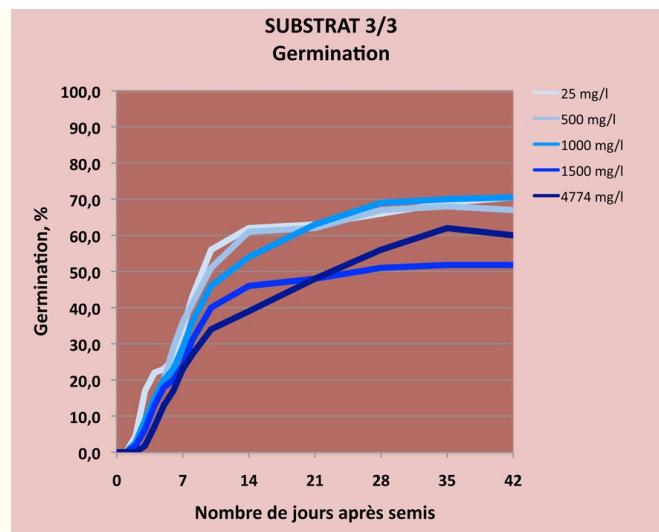
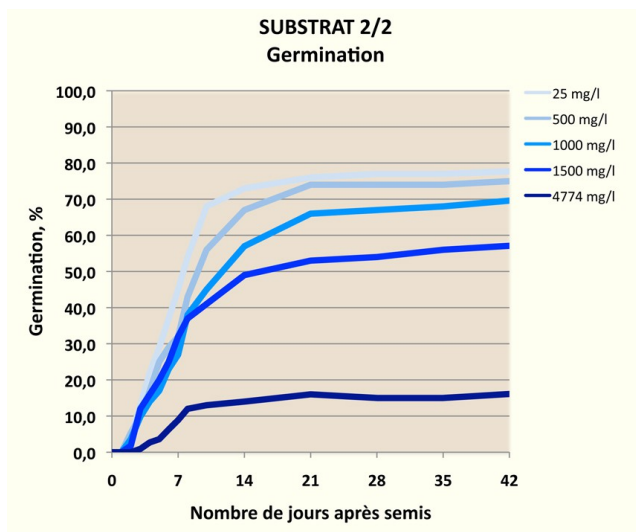
Deux eaux sont utilisées : Mont Roucoux (25 mg/litre) et Saint-Yorre dégazée (4774 mg/l). J'ai utilisé les concentrations 25 – 500 – 1000 – 1500 et 4774 mg/l en mélangeant les deux eaux. Le dernier point est là pour pousser la démonstration jusqu'à la caricature.

La réglementation française fixe à 1500 mg/l la charge maximale des eaux distribuées par les réseaux publics. Vous pouvez consulter la qualité de l'eau de votre robinet sur le portail français des eaux ADES ([Accès aux Données des Eaux Souterraines](#))

Le test se fait avec :

- 2 substrats : 3/3 (sable, perlite et terre arable) et 2/2 (perlite et sable)
- 8 références de 14 graines (112 graines/lot/substrat)

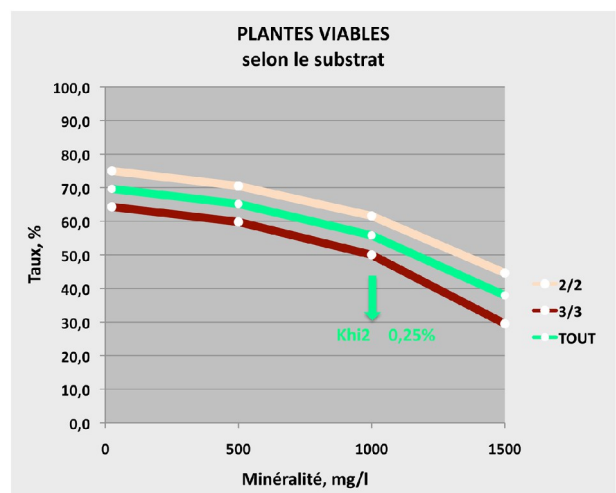
Après imbibition dans leurs eaux respectives, les pots sont mis en sachet plastique et installés en couveuses avec une température diurne de 25 à 27 °C et nocturne de 18 à 20 °C. Au bout de 6 semaines, le résultat est surprenant. Il mérite la plus grande attention car dès 1000 mg/litre, l'effet semble net.



Une graine germée ne fait pas une plante viable pour autant. De visu, il apparaît de plus en plus de plantules avec les racines à l'air ou des racines quasi inexistantes proportionnellement à la charge minérale. Une plantule est arbitrairement dite viable lorsque sa racine fait 1,5 fois la taille de celle d'une plantule "normale" (plantules du lot 25 mg/l). Bien souvent, la plantule sans racine ou avec petite racine est aussi de taille très réduite.

On constate que le substrat minéral (2/2) affiche un taux de viabilité supérieur au substrat 3/3.

Je rappelle que ces valeurs sont obtenues à 6 semaines. Il n'en serait certainement pas de même après 4 ou 6 mois dans ce substrat très pauvre en éléments nutritifs.



En regroupant les deux substrats (courbe verte, 224 graines/charge minérale) on obtient une diminution significative. Le chiffre qui accompagne les courbes donnent la probabilité (en %) qu'il n'y ait pas de différence de la viabilité des plantules entre les traitements 25 mg et 1000 mg. L'influence est donc déjà néfaste quelque part entre 500 et 1000 mg/l. La viabilité est ici exprimée par rapport aux graines semées.

Il est donc indispensable de connaître la minéralité de l'eau utilisée pour les semis afin de la diluer dès qu'elle atteint les 500 mg/litre. Un article [La minéralité de l'eau](#) résumant cette expérience et expliquant comment accéder rapidement et simplement aux caractéristique de l'eau de votre robinet est disponible sur le CF.

### **Lumière naturelle ou artificielle, indispensable**

Il est indispensable de faire germer les graines à la lumière, mais mieux vaut éviter les rayons directs du soleil qui pourraient, selon le conditionnement des semis, exposer les graines ou les plantules à des températures trop élevées.

Voici le résultat d'une expérience douloureuse.

J'avais recouvert les pots de mes semis en sachets de ce matériau noir qu'on met dans les aquariums. Il s'agit de Rugos, à raison de 20 ml par pot de 7x7. Je trouvais ça agréable pour voir les levées... un beau vert tendre sur fond noir. Elle est détaillée ici sur [Semeurs de Cactus](#).

Les conditions sont celles, classiques, d'un semis en sachet de 1025 graines le 28 décembre 2005, il n'y avait que 92 levées après 14 semaines... et pas davantage au bout de neuf mois, soit un taux de 9%.

Les sachets sans vie ont été stockés dans le noir pendant six mois, de octobre 2006 à avril 2007. La première semaine d'avril 2007, les sachets sont sortis du noir. Le Rugos noir est renversé (une chance les graines adhèrent au substrat) et 20 ml d'eau distillée et stérile sont ajoutés dans chaque pot pour compenser l'évaporation. Le sachet est refermé hermétiquement. Tous les sachets sont mis en serre. Vingt deux semaines plus tard, il y avait 82 plantules de plus, soit 17% au total.

Un deuxième semis dans les mêmes conditions sur 1470 graines avait donné 78 plantules, soit 5,3% seulement.

### **Température**

Les publications, compilées par Rojas-Aréchiga (2000), montrent que l'optimum de température se situe entre 15 et 30 °C dans le cas de température épousant une alternance jour/nuit. Si la température est constante, il vaut mieux se situer vers 25 °C. *Stenocereus stallatus* présente une germination plus élevée de 15 % à une température constante de 25°C, qu'à température fluctuante 25/35°C (Rojas-Arechiga 2001).

Une constatation générale permet d'affirmer qu'une faible température moyenne, allonge le temps de germination.

En dessous de 10 °C, il n'y a pas de germination. Au-dessus de 30 °C, elle est en général considérablement réduite. Mais ce n'est pas le cas pour *Ferocactus latispinus* var. *spiralis*, où la germination était maximale à 40°C, pour *Frailea pumila* où elle était de 50 % à 39,5 °C, et *Pachycereus pecten-aboriginum*, pour lequel la germination est qualifiée de bonne à 45°C.

En Guyane, Jérôme Pichon, (communication personnelle) fait germer des *Echinocactus horizontalonius* sur substrat 50% terreau et 50 % sable grossier. Pas de traitement particulier, les godets sont placés à l'endroit le plus exposé au soleil (10h-17h) mais à l'abri de la pluie. La température peut monter à 45°C au cœur du substrat (mesuré au thermomètre électronique), le taux d'humidité ambiante est de 80%, la température descend à 21°C la nuit, jamais moins. Résultat : 90% de levées. Il semble bien que, dans ce cas très particulier de climat tropical, la clé de la réussite ce soit humidité + pleine lumière + chaleur élevée.

### **La lune**

Nombreux sont les semeurs (et le jardiniers) qui œuvrent en fonction de la lune... et des rythmes de la périphérie cosmique chers à la biodynamie. À partir de la base de données [Le semeur de Cactus](#), j'ai compilé plus de 3000 semis réalisés par 30 semeurs sur six années et je les ai analysés selon cinq cycles de la lune :

- Influence de la hauteur du soleil et de la lune dans le ciel. Cycles sidéral et annuel.
- Influence de la lune croissante ou décroissante. Cycle synodique.
- Influence de la lune proche ou éloignée. Cycle anomalistique.
- Influence de la lune montante ou descendante sur l'écliptique. Cycle draconitique.
- Influence de la lune montante ou descendante au méridien. Cycle tropique
- La superposition des cycles.

Après tous ces calculs, force est de constater que nous sommes bien loin des résultats que la ferveur des pratiquants laisse espérer... et de conclure avec Jean-Baptiste La Quintinie (1626-1688) que ces croyances sont les excuses des mauvais jardiniers.

L'article, publié en 2011, est disponible ici : [influence des lunes sur la germination des cactus](#)

## C H A P I T R E X X I I .

*Reflexion sur les décours, pleines Lunes, &c.*

**D** I S O N S maintenant ce que nous pensons touchant les décours & les pleines Lunes, dont nos pauvres Jardiniers paroissent si persuadés.

Pour moi il me semble qu'il n'y a rien de plus erronné, tant pour la chose en foi, que pour le raisonnement qu'on en peut faire.

A l'égard de la chose, je proteste de bonne foi que pendant plus de trente ans j'ai eu des applications infinies pour remarquer au vrai si toutes les Lunaifons devoient être de quelque consideration en Jardinage, afin de suivre exactement un usage que je trouvois établi, s'il me paroissoit bon; mais qu'au bout du compte tout ce que j'en ai appris par mes observations longues & fréquentes, exactes & sinceres, a été que ces décours ne sont simplement que de vieux discours de Jardiniers mal-habiles; ils ont cru par-là, non-seulement mettre à couvert leur ignorance à l'égard des points principaux du Jardinage, mais en même tems ils ont espéré de s'acquiescer par ce jargon quelque croyance auprès des honnêtes gens qui n'entendent rien en agriculture.

## CONCLUSION

Pour féconder les fleurs, récolter des graines et affronter les semis avec plus de réussite, il nous reste à :

- Affiner les conditions de dessiccation du pollen.
- Généraliser la déshydratation des graines afin de leur garantir une bonne viabilité et accélérer la levée de la dormance secondaire.
- Valider les techniques de levée des dormances par espèces et en essayer de nouvelles.

Les graines des cactées n'ont pas encore subi toutes les tortures endurées par leurs semblables dans d'autres familles. Elles ont évité le trempage dans l'acide borique, l'ébouillantage, l'électrocution, les champs magnétiques, les solutions salines, l'alcool méthylique, le pentane, l'hexane, le nitrate de potassium, le sulfate de magnésium et en des temps pas si lointains : l'eau bénite, le pèlerinage, la malédiction, le juron et la purification par le feu.

Lorsque tous les moyens semblent vains pour lever les dormances, il ne reste plus qu'à s'armer de patience. Et c'est ainsi que le semeur optimiste devient aussi philosophe.



Photo de la page précédente :

Sur substrat surfacé avec du "quartz semoule", de gauche à droite :

*Maihuenopsis glomerata* avec ses grands cotylédons et le reste de tégument au bout d'un cotylédon

*Maihuenopsis glomerata* avec la zone épicotyloire développée

*Sclerocactus spinosior* montrant des cotylédons plus petits et le reste de tégument

*Ariocarpus fissuratus*, dont les cotylédons sont très peu développés et le tégument tombé au sol

Photos Georges Marchand <http://www.gargamel-cactus.com/>

## REMERCIEMENTS

Je remercie bien cordialement :

- Pascal Desprez, Jean-Jacques Houdré, Georges Marchand et Jean-Pierre Waldner pour le prêt de leurs photographies.
- Aymeric de Barmon, Jean-Didier Hary, et Jérôme Pichon pour leurs informations.
- Alain Laroze pour ses commentaires.
- Michel Lessire pour sa contribution bibliographique.
- Jean-François pour ses suggestions, Claire pour ses conseils, Nicole et Estelle pour leurs corrections.

Je suis reconnaissant :

- aux éditions Oxford University Press et Springer Science and Business Media de m'avoir autorisé à emprunter les images d'articles publiés dans leurs revues.
- au Journal of the Professional Association for the Cactus Development de permettre un usage non commercial de ses articles.
- Les éditions Elsevier Limited pour leur licence accordée afin de publier les images de pollen

Je remercie sincèrement :

- Le Dr Rob Bregman d'avoir autorisé la publication de ses photographies de graine et de cuticule.
- Le Dr Hugo Cota-Sanchez pour son enthousiasme et son autorisation de publier ses images illustrant la viviparité.
- Le Dr Teresa Terrazas pour son autorisation, ses encouragements et l'envoi de ses articles introuvables.
- Le Pr Owen K. Davis pour l'autorisation d'utiliser les images de P. Martin et C. Drew
- Le Dr Julia Buitink pour ses conseils et la relecture des chapitres relatifs à la déshydratation du pollen et des graines.

Enfin, je remercie chaleureusement le Pr Marc Rideau pour ses encouragements, ses suggestions, et la relecture attentive de cet article.

## BIBLIOGRAPHIE

- Altare M., Trione S., *et al.*, 2006, Journal of the Professional Association for Cactus Development, 8 : 91-100
- Anderson E.F., 2001, The cactus family, Timber Press Ed.
- Archibald E.E.A., 1939, South African Journal of Science, 36 : 195-211
- Arias S., Terrazas T., 2004, Journal Plant Research, 117 : 277-289
- Ashes J.R., Peck N.J., 1978, Animal Feed Science and Technology, 3 : 109-116
- Ayala-Cordero G., Terrazas T., Lopez-Mata L., Trejo C., 2004, Interciencia, 29 : 692-697
- Barmon, de A., <http://lapsyserre.free.fr/>
- Barmon, de A., [http://www.cactuspro.com/articles/presentation\\_d\\_une\\_methode\\_de\\_semis\\_de\\_cactees](http://www.cactuspro.com/articles/presentation_d_une_methode_de_semis_de_cactees)

- Barthlott W., Porembski S., *et al*, 1997, *Plant Systematics and Evolution*, 206 : 175-185
- Barthlott W., Hunt D., 2000, *Seed-diversity in the Cactaceae subfam. Cactoideae*, Hunt Ed.
- Baskin C.C. & Baskin J.M., 1998, *Seeds : Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego
- Baskin J.M., Baskin C.C., Xiaojie LI, 2000, *Plant Species Biology*, 15 : 139-152
- Baskin J.M., Baskin C.C, 2004, *Seed Science Research*, 14 : 1-16 (Abstract)
- Blair A.W., Williamson P.S., 2008, *The Southwestern Naturalist*, 53 (4) : 423-430
- Blair A.W., Williamson P.S., 2010, *Journal of Arid Environments*, 74 : 525-527
- Bowers J.E., 2000, *Journal of Arid Environments*, 45 : 197-205
- Boyle T. H. *et al*, 1995, *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 120 : 313-317
- Boyle T. H., 1997, *Journal of Heredity*, 88 : 209-214
- Boyle T. H., 2001, *Sex Plant Reprod* , 13 : 323-327
- Boyle T. H., 2003, *Sex Plant Reprod* , 16 : 151-155
- Brady S. M., McCourt P., 2003, *Journal of Plant Research*, 22 : 25-31
- Bregman R., Graven P., 1997, *Annals of Botany*, 80 : 525-531
- Buitink J., *et al.*, 1998a, *Physiologia Plantarum*, 103 : 145-153.
- Buitink J., *et al.*, 1998b, *Plant Physiol.*, 118 : 531-541
- Buitink J., *et al.*, 2000, *Plant, Cell & Environment*, 23, 9 : 967-974
- Buitink J., Leprince O., 2004, *Cryobiology*, 48 : 215-228
- Buitink J., Leprince O., 2008, *C. R. Biologies*, 331 : 788-795
- Cendrin F., 2007, [http://www.cactuspro.com/articles/cactus\\_et\\_conflits\\_genetiques](http://www.cactuspro.com/articles/cactus_et_conflits_genetiques)
- Cendrin F., 2009, <http://www.cactuspro.com/articles/la-symbiose-entre-cactees-et-bacteries>
- Chauveau J.C., [http://www.cactuspro.com/articles/les\\_semis\\_de\\_cactees](http://www.cactuspro.com/articles/les_semis_de_cactees)
- Chen D. and Zhao J., 2008, *Physiologia Plantarum*, 134 : 202-215
- Clarck-Tapia R., Molina-Freaner F., 2004, *Plant Systematics and Evolution*, 247 : 155-164
- Côme, Corbineau, 2006, *Dictionnaire de la biologie des semences et des plantules*. Ed. Tec & Doc, Paris
- Cortes Figueira J.E., 1994, *Biotropica*, 26 : (3) 295-301 (Abstract)
- Cota-Sanchez J.H., 2004, *Flora*, 199 : 481-490
- Cota-Sanchez J.H., Reyes-Olivas A., Sanchez-Soto B., 2007a, *American Journal of Botany*, 94 : 41577-1581
- Cota-Sanchez J.H., Abreu D.D., 2007b, *American Journal of Experimental Botany*, 58 : (14) 3865-3873
- Crawford B. C. W. and Yanofsky M. F., 2008, *Current Biology*, 18 : R972-R978
- Dar S. Coro-Arizmendi M. Valiente-Banuet A., 2006, *Annals of Botany*, 97 : 423-4270
- Daws M.I., Kabadajic A., *et al.*, 2007, *South African Journal of Botany*, 73 : 262-265
- Degano C., Alonso M.E., Ochoa J., Catan J., 1997, *Journal of the Professional Association for Cactus*, 2 : 103-113
- Dehgan B., Perz H., 2005, *Native Plants*, spring 2005, 91-96
- De la Barrera E., Nobel P.S., 2003, *Journal of Arid Environments*, 53 : 297-306
- Delgado-Sanchez P., *et al.*, 2011, *Plant Biology*, 13, 154-159
- Derouet M., 2007, [http://www.cactuspro.com/articles/traitement\\_enzymatique\\_des\\_graines\\_de\\_cactees\\_avant\\_semis](http://www.cactuspro.com/articles/traitement_enzymatique_des_graines_de_cactees_avant_semis)
- Derouet M., 2010, <http://www.cactuspro.com/forum/read.php?1,297557,297920 - msg-297920>
- Derouet M., 2011, <http://www.cactuspro.com/articles/influence-des-lunes-sur-la-germination-des-cactus>
- Derouet M., 2012, <http://www.cactuspro.com/articles/mineralite-de-l-eau>
- Drezner T.D., 2008, *Plant Ecology*, 194 : 223-229
- Dubrowsky J. G., 1996, *American Journal of Botany*, 83 (5) : 624-632, Abstract
- Fearn B., 1977, *Excelsa*, 7: 103-108
- Finch-Savage W.E., Leubner-Metzger G., 2006, *Tansley Review, New Phytologist*, 171 : 501-523
- Flematti G.R., Ghisalberti E.L., *et al.*, 2004, *Science*, 305 : 977
- Flores J., 2005, *Natural Areas Journal (abst)*, 25 : 2
- Flores J., Jurado E., Jimenez-Bremont J. F., 2008, *Plant Species Biology*, 23 : 43-46
- Flores-Martinez A., Manzanero G.I., *et al.*, 2008, *Natural Areas Journal*, 28 : (1), 51-57, abstract
- Garralla S., Cuadrado G. A., 2007, *Review of Paleobotany & Palynology*, 146 : 1-17
- Graces-Larrain M., 2003, *Magister en Ciencias Agropecuarias, Facultad Agronomia, Santiago, Chile*
- Godinez-Alvarez H., Valiente-Banuet A., 1998, *Journal of Arid Environments*, 39 : 21-31
- Godwin H., 1968, *Nature*, 220 : 708-709
- Guillén S. *et al*, 2009, *Journal of Arid Environment*, 73 : 407-413
- Higashiyama T. and Hamamura Y., 2008, *Sex Plant Reprod.*, 21 : 17-26
- Higashiyama T., 2010, *Plant & Cell Physiology*, 51(2) : 177-189
- Hoen P., 1999, *Laboratory of Paleobotany and Palynology*, <http://www.bio.uu.nl/~palaeo/glossary/glos-int.htm>
- IPGRI, <http://www.biodiversityinternational.org/publications/Pdf/137.pdf>

- Jacobs D., 1999, The Australian New Crops Newsletter, 11
- Kucera B., Cohn M.A., Leubner-Metzger G., 2005, Seed Science Research, 15 : 281-307
- Laroze A., [http://www.cactuspro.com/articles/le\\_semis\\_en\\_sachets\\_v3\\_sowing\\_in...\\_baggies](http://www.cactuspro.com/articles/le_semis_en_sachets_v3_sowing_in..._baggies)
- Leubner-Metzger G., The Seed biology Place, Université de Freiburg, Allemagne, <http://www.seedbiology.de/>
- Le Bellec F., 2004, Fruits, 59 (6) : 411-422
- Lee C. B. et al, 2008, Sex Plant Reprod., 21 : 183-195
- Mandujano M.d.C., Montana C., Eguiarte, L.E., 1996, American Journal of Botany, 83 : 63-70
- Mandujano M.d.C., Golubov J., Montana C., 1997, Journal of Arid Environments, 36 : 259-266
- Mandujano M.d.C., Montana C., Rojas-Aréchiga M., 2005, Journal of Arid Environments, 62 : 15-21
- Martin P., Drew C., 1969, Journal Arizona Academy of Sciences 5 (3) : 147-176  
<http://www.geo.arizona.edu/palynology/sem/mdsem013.html>
- Martin 1946, The American Midland Naturalist 36 : 513-660
- Mizrahi Y., et al, 2004, Annals of Botany, 93 : 469-472
- Mosco A. & Zanovello C., 2000, Bradleya 18 : 29-54
- Muller K., Tintelnot S., Leubner-Metzger G., 2006, Plant and Cell Physiology, 47 : 864-877
- Metz C., Nerd A. Mizrahi Y., 2000, Hortscience, 35 (2) : 199-201
- Nassar J.M. & Ramirez N., 2004, Plants Systematics and Evolution, 248 : 31-44
- Nassar J.M., Ramirez N., Linares O., 1997, American Journal of Botany, 84 (7) : 918-927
- NCL, The New Cactus Lexicon, 2006, David Hunt Ed. Milborne Port, DT9 5DL, England
- Negron-Ortiz V., 1998, Sexual Plant Reproduction, 11 (4) : 208-212
- Nolasco H., Vega-Villasante F., Diaz-Rondero A., 1997, Journal of Arid Environments, 36 : 123-132
- Okuda S. et al. 2009, Nature, 485 : 357-361
- Olvera-Carillo Y., Marquez-Guzman J., et al., 2003, Journal of Arid Environments, 55 : 29-42
- Olvera-Carillo Y., et al, 2009a, Journal of Arid environments, 73 : 414-420
- Olvera-Carillo Y., et al, 2009b, Journal of Arid environments, 73 : 421-427
- Orozco-Segovia A., Marquez-Guzman J., et al., 2007, Annals of Botany, 99 : 581-592
- Ortega-Nieblas M., Molina-Freaner F., et al., 2001, Journal of Food Composition and Analysis, 14 : 575-584
- Ortega-Baes P., Rojas-Arechiga M., 2007, Journal of Arid Environments, 69 : 169-176
- Papadopoulos F., [http://www.cactuspro.com/articles/l\\_eclairage\\_artificiel](http://www.cactuspro.com/articles/l_eclairage_artificiel)
- Palleiro N., Mandujano M.C., Golubov J., 2006, American Journal of Botany, 93 (4) : 505-511
- Pedroni F. & Sanchez M., 1997, Revista Brasileira de Biologia. Vol. 57, no. 3, pp. 479-486. Aug 1997
- Pendley, G.K., 2001, Haseltonia, 8 : 42-50
- Pilcher B.L., 1970, Cactus and Succulent Journal 42 : 281-282
- Pimienta-Barrios E., Pimienta-Barrios E., Nobel P.S., 2004, Journal of Arid Environments, 59 : 1-17
- Potter R.L., Petersen J.L., Ueckert D.N., 1984, Weed Science, 32 : 106-110
- Puente M-E., Bashan Y., 1993, Symbiosis, 15 : 49-60
- Puente E., Ching Y., Bashan Y., 2009, Environmental and Experimental Botany, 66 : 389-401
- Puente E., Ching Y., Bashan Y., 2009, Environmental and Experimental Botany, 66 : 402-408
- Ramirez-Padilla C.A., Valverde T., 2005, Journal of Arid Environments, 61 : 333-343
- Ramsbottom J., 1942, Nature, 149 : 658
- Rajjou L., 2012, Annu. Rev. Plant Biol., 63 : 3.1 – 3.27
- Raynal-Roques Aline, 1994, La botanique redécouverte, édition 2005, Ed. Belin-INRA
- Reyes-Agüero J.A., Aguirre J.R., Valiente-Banuet A., 2005, Journal of Arid Environments, 64 : 549-585
- Rincon E., Huante P., Ramirez Y., 1993, Mycorrhiza, 3 : 79-81. Abstract
- Rodriguez-Ortega C., Franco M., 2001, Cactaceas y Suculentas Mexicanas, 46 : 63-67
- Rodriguez-Ortega C., Franco M., Mandujano M.C., 2006, Basic and Applied Ecology, 7 : 533-544
- Rojas-Aréchiga M., Orozco-Segovia A., Vazquez-Yanes C., 1997, Journal of Arid Environments, 36 : 571-578
- Rojas-Aréchiga M., Casas A., Vasquez-Yanes C., 2000, Journal of Arid Environments, 44 : 85-104
- Rojas-Aréchiga, M. Casas A., Vasquez-Yanes C., 2001, Journal of Arid Environments, 49 : 279-287
- Rosas-Lopez U., Collazo-Ortega M., 2004, Φyton, 213-220
- Rosner L.S., Harrington J.t., Dreesen D.R., Murray L., 2003, Seed Science and Technology, 31 : (1), 71-81 (Abs.)
- Sallon S., et al, 2008, Science, 320 : 1464
- Sahley C.T., 1996, American Journal of Botany, 83 (10) : 1329-1336
- Sanchez-Salas J., Flores J., Martinez-Garcia E., 2006, Interciencia, 31 (5) : 371-375, abstract
- Sanchez-Venegas G., 1997, Cactaceas y Suculentas Mexicanas 42 : 16-21
- Shen-Miller J., 1995, American Journal of Botany, 82 : 1367
- Schlindwein C., Wittmann D., 1997, Plant Systematic and Evolution, 204 : 179-193
- Schlumpberger B. O., Clery R. A., Bartlott W., 2006, Plant Biology, 8 (2) : 265-270



Silvius K.M., 1995, *Biotropica*, 27 : 96-105  
Simao E., Socolowski F., Takaki M., 2007, *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 50 : (4) 655-662  
Smith H., 2000, *Nature*, 407 : 585-591  
Starck J., 2005, Thèse ECPM, Université Louis Pasteur, Strasbourg, France  
Strong A.W., 2007, *The Southwestern Naturalist*, 52 : (3) 341-346  
Swanson R. , Edlund A. F. and Preuss D., 2004, *Annu. Rev. Genet.*, 38 : 793-218  
Takeuchi H. and Higashiyama T., 2011, *Current Opinion in Plant Biology*, 14 : 614-621  
Taylor L. P., 1997, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 48 : 461-491  
Van Staden J., Neville A.C., *et al.*, 2000, *Plant Species Biology*, 15 : 167-178  
Walters C., Wheeler L., Stanwood P., 2004, *Cryobiology*, 48 : 229-244  
Wendelken P.W. & Martin R.F., 1988, *The American Midland Naturalist*, 119 : 235-243  
Zavala-Urtado JA., Diaz-Solis A., 1995, *Journal of Arid Environments*, 31 : 21-31  
Zimmer K., 1967, *Kakteen und andere Sukkulente*, 18 : 31-33

Michel Derouet  
2 septembre 2012  
[michelderouet@orange.fr](mailto:michelderouet@orange.fr)