



**HAL**  
open science

## Utilisation des enzymes de détoxification cellulaire comme marqueurs de la qualité physiologique des semences oléagineuses

Marie-Hélène Wagner, Christophe Bailly, Françoise Corbineau, Sylvie  
Ducournau, Joël Lechappé

### ► To cite this version:

Marie-Hélène Wagner, Christophe Bailly, Françoise Corbineau, Sylvie Ducournau, Joël Lechappé. Utilisation des enzymes de détoxification cellulaire comme marqueurs de la qualité physiologique des semences oléagineuses. *Innovations Agronomiques*, 2014, 35, pp.133-141. 10.17180/vm4q-dr17. hal-04539398

**HAL Id: hal-04539398**

<https://hal.inrae.fr/hal-04539398>

Submitted on 9 Apr 2024

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0  
International License

## Utilisation des enzymes de détoxication cellulaire comme marqueurs de la qualité physiologique des semences oléagineuses

Wagner M.-H.<sup>1</sup>, Bailly C.<sup>2</sup>, Corbineau F.<sup>2</sup>, Ducournau S.<sup>1</sup>, Léchappé J.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> GEVES, Station Nationale d'Essais de Semences, 25 rue G. Morel CS 90024, 49071 Beaucozuté

<sup>2</sup> Germination et dormance des semences, UR5 UPMC-EAC 7180 CNRS, Université Pierre et Marie Curie (Paris 6), Boîte Courrier 156, Bat C, 2ème étage, 4 place Jussieu, 75252 Paris cedex 05

**Correspondance** : Sylvie.DUCOURNAU@geves.fr

### Résumé

La qualité germinative des semences joue un rôle primordial dans l'implantation des cultures. Les formes actives de l'oxygène à l'origine de réactions d'oxydation et de peroxydation des lipides sont considérées comme étant responsables du vieillissement des semences oléagineuses, et de la perte de qualité physiologique. Les travaux ont porté sur le colza d'hiver et le tournesol qui sont les deux principales espèces oléagineuses cultivées en France. Des mesures physiologiques et biochimiques effectuées sur des lots de semences de qualité contrastée permettent de proposer la catalase, enzyme, qui catabolise le peroxyde d'hydrogène, comme indicateur potentiel de l'aptitude à la conservation des graines de colza. La mesure de l'activité de cet enzyme permettrait de gérer les lots de report devenus indispensables pour fluidifier les campagnes de colza d'hiver. De plus, dans le cas du tournesol, le dosage du malondialdéhyde, produit de peroxydation lipidique, permettrait de repérer les lots capables de tolérer des conditions froides lors de semis précoces ou dans de nouveaux bassins de production au nord et à l'est du territoire français.

**Mots clés** : colza, tournesol, germination, enzymes anti-oxydantes, peroxydation lipidique, vieillissement, conservation, froid

### Abstract: Use of cellular antioxidant enzymes as markers of seed vigour in oil crops.

Seed germination is a crucial developmental stage in plant establishment. So a correct estimation of seed vigour is a major economic and industrial challenge. For oil seeds, ageing is the major cause of germination loss and often results from lipid peroxidation. By studying antioxidant enzymes on seed samples with contrasting quality, the present work showed that measurement of catalase activity, which is the most efficient enzyme in catabolizing hydrogen peroxide, could be an alternative way of testing seed quality during seed storage. The results also led to propose malondialdehyde as an indicator of cold tolerance for sunflower germination.

**Keywords**: oilseed rape, sunflower, germination, anti-oxidant enzymes, lipid peroxidation, seed ageing, seed storage, cold stress

### Introduction

Sur le marché des semences, la France est le 3<sup>ème</sup> exportateur mondial (ISF, 2012) et le 1<sup>er</sup> producteur en Europe. C'est un secteur économique qui, toutes proportions gardées, est dynamique puisqu'il présente une balance excédentaire à laquelle les oléagineux participent à hauteur de 12% (GNIS, 2012). La France produit 30% du tournesol et 26% du colza à l'échelle européenne (Eurostat, 2012). Ces deux espèces sont au premier rang des oléagineux produits dans le monde derrière le soja avec

près de 62 et 41 millions de tonnes de colza et de tournesol respectivement produits en 2011/12 (USDA, 2012).

Les semences oléagineuses représentent 8% des analyses de qualité de la Station Nationale d'Essais de Semences (SNES) qui est par ailleurs régulièrement sollicitée par des professionnels pour mettre au point ou développer des outils d'appréciation de la qualité physiologique complémentaires aux essais de germination standards chez ces espèces. La principale cause de perte de qualité germinative chez ces espèces est l'oxydation de leurs réserves lipidiques associée au vieillissement des semences (Corbineau *et al.*, 2002 ; Bailly, 2004 ; Walters *et al.*, 2005). Ces dernières années, la gestion des lots de report est devenue un problème accru chez les semenciers qui, pour pouvoir anticiper la campagne suivante, notamment en colza d'hiver, sont amenés à stocker des lots d'une année sur l'autre. En tournesol, la conservation permet d'éliminer la dormance après récolte des lots mais le comportement face au stockage peut varier d'une variété à l'autre. C'est pourquoi les professionnels ont besoin d'outils précis pour analyser la qualité de leurs lots. Des tests de vieillissement artificiel permettent de classer les lots en fonction de leur aptitude à la conservation (ISTA, 2012) mais ils sont relativement longs à mettre en œuvre. La collaboration (Ducournau, 2008) entre le GEVES et le Laboratoire de Physiologie Cellulaire et Moléculaire des Plantes (UR 5) de l'Université Pierre et Marie Curie (UPMC, Paris) a permis de montrer que les enzymes de détoxification cellulaire sont de bons indicateurs du vieillissement des graines de colza comme cela l'avait déjà été démontré chez les semences de tournesol (Bailly *et al.*, 2002). Ces enzymes participent à l'élimination du peroxyde d'hydrogène responsable du vieillissement cellulaire (Bailly *et al.*, 2008 ; Giorgio *et al.*, 2007).

Chez les végétaux, l'oxygène de l'air peut être à l'origine de la formation de nombreux dérivés oxygénés, comme les anions superoxydes ou le peroxyde d'hydrogène (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), dont les effets sont souvent néfastes pour le fonctionnement cellulaire. L'accumulation de ces composés très réactifs, aussi appelés formes actives de l'oxygène, peut en effet conduire à la dégradation des lipides, des protéines et des acides nucléiques. Les plantes disposent toutefois de systèmes d'élimination de ces formes actives de l'oxygène, qui mettent en jeu des enzymes, comme la catalase (CAT), la superoxyde dismutase (SOD) ou les enzymes du cycle ascorbate/glutathion, ainsi que des composés antioxydants comme l' $\alpha$ -tocophérol ou l'acide ascorbique. L'aptitude des plantes à tolérer divers stress résulte souvent de leur capacité à éliminer les formes actives de l'oxygène et à éviter un stress oxydatif trop poussé. Dans le cas des semences, le rôle des systèmes antioxydants a été mis en évidence dans divers processus physiologiques. Au cours de leur développement sur la plante mère, l'acquisition de la tolérance à la dessiccation semble mettre en jeu une stimulation du potentiel enzymatique de détoxification cellulaire (Bailly *et al.*, 2001 ; Leprince *et al.*, 1993). Dans le cas du tournesol, l'activité de la CAT est corrélée à la mise en place de la vigueur des semences (Bailly *et al.*, 2003). La germination des semences à réserves lipidiques étant associée à une production de peroxyde d'hydrogène issu de la  $\beta$ -oxydation des acides gras, il semble qu'une forte activité de la catalase, qui est l'enzyme responsable de l'élimination de l'H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, soit nécessaire à la germination et à une croissance rapide des plantules (Bailly *et al.*, 2001 ; Bewley et Black, 1994). De même, la sensibilité à des stress thermiques ou salins a été attribuée à une perte des activités enzymatiques de détoxification chez plusieurs espèces (Pozmyk *et al.*, 2001 ; Prasad *et al.*, 1994 ; Lei *et al.*, 2005).

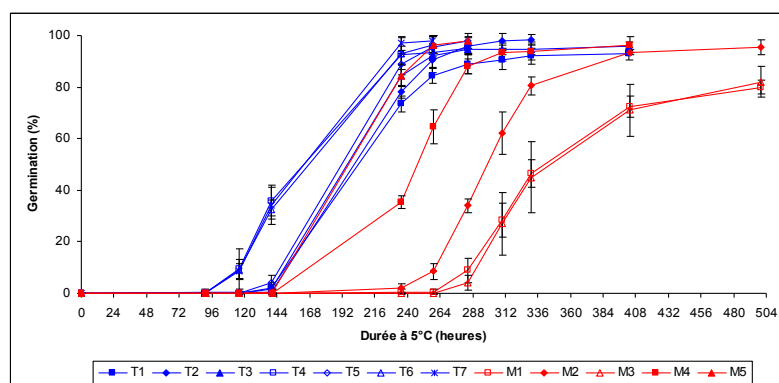
Enfin, de nombreux travaux ont proposé les peroxydations lipidiques comme étant l'une des sources majeures de détérioration des semences au cours de leur conservation (Smith et Berjak, 1995 ; Mc Donald, 1999). Ainsi, chez le tournesol, la perte de viabilité des semences au cours d'un traitement de vieillissement s'accompagne d'une augmentation de malondialdéhyde (MDA), produit de dégradation des lipides de réserve (Bailly *et al.*, 1998, 2002).

Compte tenu de ces connaissances et du contexte de la filière semences qui tend à avancer les dates de semis pour la plupart des espèces de grande culture dans une stratégie d'évitement des pics thermiques ou de stress hydrique pendant le développement des graines ou à conserver des lots pour

anticiper l'approvisionnement de la campagne suivante, l'objectif du programme a été de développer des tests rapides et complémentaires aux méthodes existantes d'appréciation de la qualité physiologique des semences oléagineuses. Les espèces étudiées ont été le colza et le tournesol avec au moins deux variétés par espèce et toujours plusieurs lots de la même variété. L'étude a visé à identifier le rôle des enzymes de détoxification cellulaire dans la tolérance aux basses températures pour le Tournesol (semis précoce) et dans l'aptitude à la conservation pour le Colza d'hiver (lots de report).

### Détoxification cellulaire et tolérance au froid

Douze lots de semences de tournesol produits en 2006 et issus des variétés Melody et Tekny ont été retenus pour leurs différences de germination à 5°C (Figure 1).

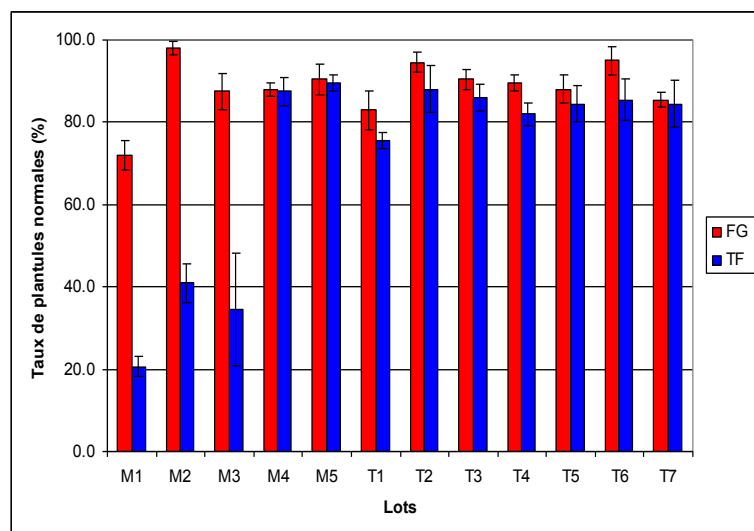


**Figure 1.** Cinétique de germination à 5°C des lots de tournesol

Taux de germination moyen ( $\pm$  ET) au cours du temps de 4 x 50 akènes semés sur buvard plissé et incubés à 5°C à l'obscurité pendant 21 jours.

M (Melody) avec 5 lots (rouge) T (Tekny), 7 lots (bleu).

Un test au froid (Bogucki, 2008) réalisé sur ces mêmes lots montre une plus grande sensibilité aux basses températures de la variété Melody avec un effet lot très important (Figure 2).

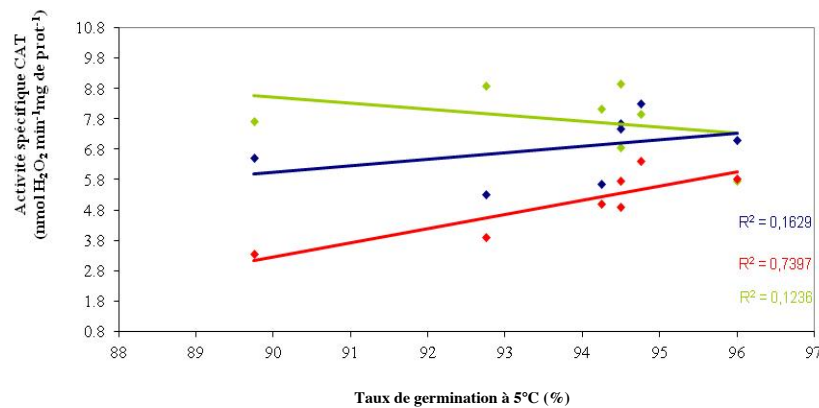


**Figure 2.** Taux de plantules normales obtenus au cours de tests standard de germination (FG) ou au froid (TF).

Taux moyens ( $\pm$  ET) de 4 x 50 akènes semés en sable de Nemours humidifié à 9% et incubés 7 jours à 25°C pour le test standard ou humidifié à 14% et incubés 7 jours à 5°C puis 7 jours à 25°C.

M (Melody), T (Tekny).

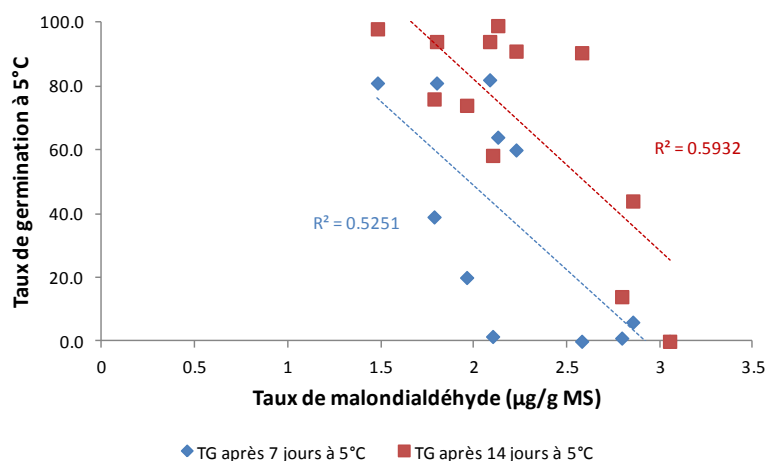
Les dosages biochimiques ont porté sur trois enzymes de détoxification cellulaire (SOD, GR et CAT), sur le peroxyde d'hydrogène et sur le MDA. Une relation entre la germination à 5°C et l'activité de la catalase mesurée dans les semences sèches a été trouvée, largement portée, cependant, par les lots très sensibles à cette température basse. Les lots M1 et M2 ayant été exclus, la relation s'atténue (Figure 3) et est significative ( $R^2 = 0,74$ ) uniquement sur semences imbibées à 5°C en début d'application du stress thermique (2 jours).



**Figure 3.** Mesures d'activité spécifique de la catalase en lien avec les résultats du test au froid.

Moyennes de 3 mesures sur 2 extraits protéiques  $\pm$  ET sur 10 lots de tournesol sur semences sèches (bleu), imbibées 2 jours à 5°C (rouge) ou 4 jours à 5°C (vert). Les mesures sont exprimées en nmoles d' $H_2O_2$  consommés par min et par mg de protéines et tracées en fonction du taux de germination (TG) obtenu après 14 jours à 5°C.

Sur semences sèches, le meilleur marqueur de l'aptitude ultérieure à germer à 5°C s'est avéré être le malondialdéhyde (MDA), indicateur de peroxydation lipidique, avec une corrélation significative sur l'ensemble des lots (Figure 4).



**Figure 4.** Corrélation entre germination au froid et peroxydation des lipides évaluée par la teneur en malondialdéhyde.

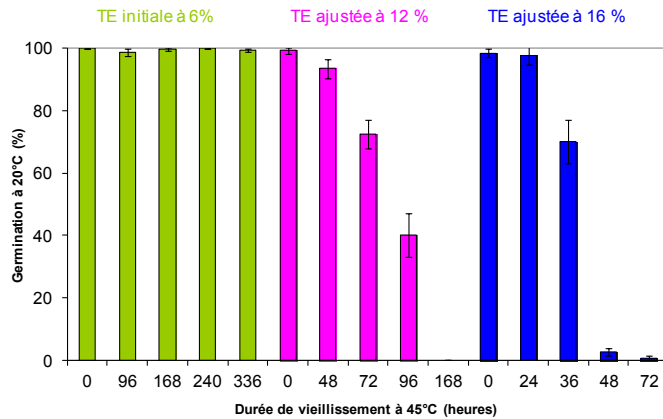
4 x 50 akènes semés sur buvard plissé avec une incubation de 14 jours à 5°C à l'obscurité.

TG= taux de germination après 7 ou 14 jours

## La catalase, marqueur de vieillissement

Des essais préliminaires ont été menés sur un lot de semences de colza (variété Campala, récolte 2002) soumises à différentes conditions de vieillissement en laboratoire (Florance, 2005) pour altérer la qualité germinative (Figure 5).

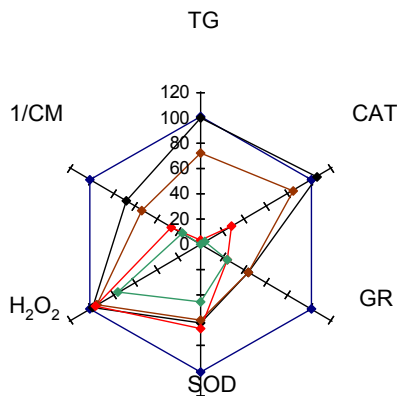
Les premiers résultats de dosages enzymatiques (Florance, 2005) ont montré que la catalase est le meilleur indicateur des altérations provoquées par ce traitement (Figure 6).



**Figure 5.** Effet de la détérioration contrôlée sur la qualité germinative des graines.

Résultats de germination à 20°C obtenus sur 4 x 100 graines soumises à un traitement de détérioration contrôlée de durée variable.

1000 graines placées dans des piluliers sont ajustées aux teneurs en eau (TE) requises par ajout d'eau avec agitation constante pendant 18 heures à 10°C (rouleur de tubes). Après ajustement, les graines sont pesées et transférées dans des sachets aluminisés thermosoudés puis placées à 45°C pour différentes durées. Un échantillon témoin est réalisé pour les 3 TE. La moitié des sachets est semée, l'autre moitié est utilisée pour des mesures de conductivité sur 4 x 100.



**Figure 6.** Représentation synthétique des relations entre mesures physiologiques et biochimiques.

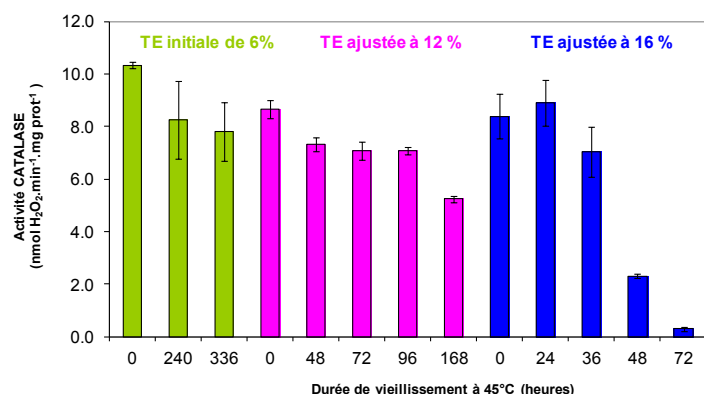
Résultats de germination (TG), conductivité (CM) et des activités enzymatiques\* de graines de colza soumises à un traitement de détérioration contrôlée pendant des temps variables.

\*CAT =catalase, GR = glutathion réductase, SOD = superoxyde dismutase, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> = peroxyde d'hydrogène

Essais sur 1 lot ajusté à 16% d'humidité et détérioré à 45°C pendant 0 (◆), 24 (◆), 36 (◆), 48 (◆) ou 72 (◆) heures.

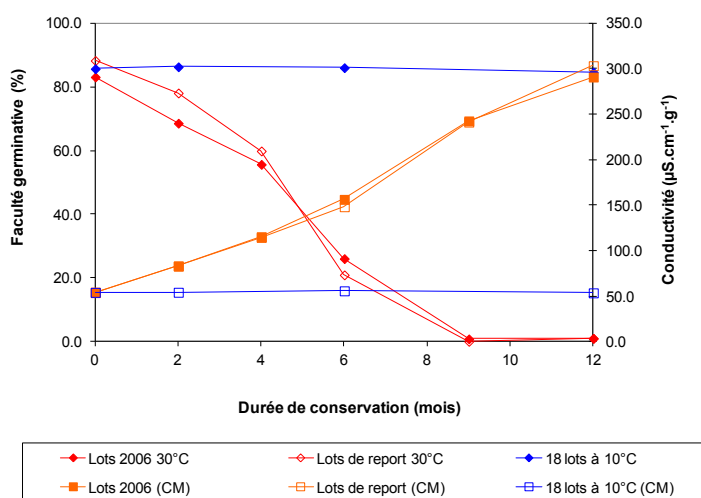
En effet, comme la faculté germinative ou la perméabilité des membranes cellulaires mesurée par conductimétrie, l'activité de la catalase est en relation avec l'intensité du vieillissement des graines provoqué par la détérioration contrôlée (Figure 7)

Des essais de conservation ont ensuite été mis en place sur 18 lots issus de 14 variétés différentes (7 lignées et 7 hybrides). La moitié des lots était des lots de report, l'autre moitié a été produite en 2006 dans différentes zones de production. Deux conditions de conservation ont été appliquées, l'une favorable (10°C et 50% d'humidité relative) et l'autre défavorable (30°C et 75% d'humidité relative) de manière à pouvoir observer un vieillissement sur une année de conservation (durée de stockage des lots de report en usine). Cela a été le cas aussi bien pour les lots de report que pour ceux récoltés dans l'année (Figure 8).



**Figure 7.** Effet de la détérioration contrôlée sur l'activité de la catalase des graines.

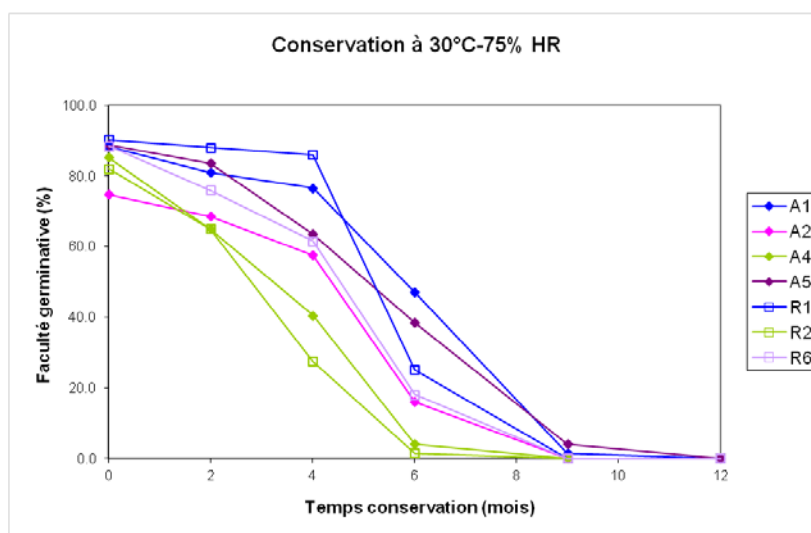
Moyennes de 3 mesures enzymatiques sur 2 extraits protéiques ± ET sur 13 des échantillons obtenus par détérioration contrôlée pendant différentes durées à 45°C sur des graines contenant 6, 12 ou 16% d'eau.



**Figure 8.** Evolution de la qualité physiologique en cours de conservation

Résultats moyens de germination (losanges) et de conductivité (carrés) obtenus pour les 18 lots en conditions favorables de conservation (en bleu) ou par type d'échantillons (report ou récolte 2006) en conditions défavorables (en rouge/orange).

Sept lots (4 de l'année et 3 de report) de sensibilité au vieillissement contrastée ont été retenus parmi les dix-huit pour des dosages biochimiques (Figure 9) effectués pendant 6 mois de conservation.



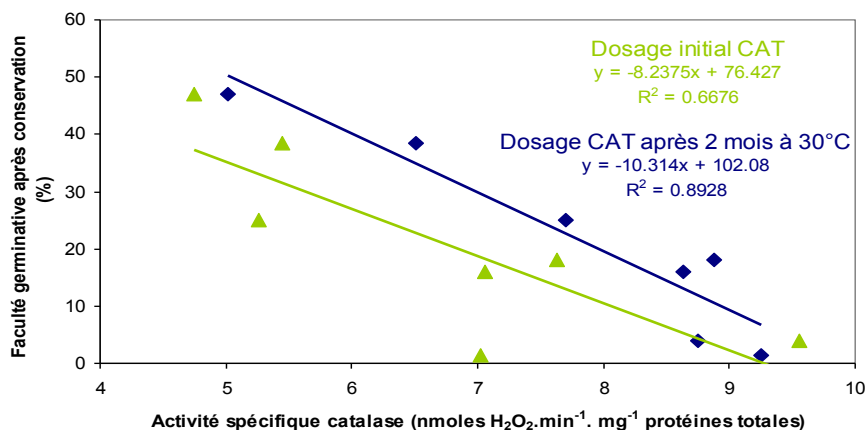
**Figure 9.** Evolution de la germination en cours de conservation

Résultats moyens de germination de 4 x 100 graines des 7 lots retenus pour les dosages enzymatiques. Les lots de même couleur proviennent de la même variété.

Lorsque les conditions de conservation sont bonnes, les activités enzymatiques sont stables au cours du stockage comme la germination ou la sortie des électrolytes mesurée par conductimétrie. A 30°C et

75% d'humidité relative, les activités de la glutathion réductase et de la catalase diminuent dès 2 mois de conservation, mais de façon plus marquée pour la catalase.

L'activité de cette dernière après deux mois de stockage est prédictive de la qualité germinative obtenue après six mois de conservation (Figure 10).



**Figure 10.** Corrélation entre activité de la catalase en début de stockage et qualité germinative après six mois de conservation.

Résultats moyens de faculté germinative (pourcentage de plantules normales) après 6 mois de conservation en conditions défavorables

Ces résultats prometteurs sont à valider à plus grande échelle.

### Conclusion : Vers des essais biochimiques d'appréciation de la qualité germinative

Nos travaux montrent que la perte d'aptitude à la germination des graines de colza est associée à la diminution de l'activité de la catalase (CAT) et à une augmentation de la fuite d'électrolytes, mesurée par conductimétrie, lors de l'imbibition des semences (Florance *et al.*, 2008). Les résultats concernant les activités enzymatiques sont conformes à ceux obtenus avec les semences de tournesol (Baillly *et al.*, 1998). Au regard des résultats acquis jusqu'ici, la CAT serait donc un bon marqueur de l'aptitude à la conservation des semences des deux espèces mais une étude de validation pour développer un outil d'appréciation de la qualité des semences basé sur ce marqueur est nécessaire.

Par ailleurs, le traitement de détérioration contrôlée des graines de colza n'est pas associé à une augmentation des peroxydations lipidiques (Ducournau, 2008 ; Wagner *et al.*, 2009) mesurées lors de notre étude par le dosage du malondialdéhyde (MDA), coproduit des réactions de peroxydation lipidique. Chez les semences de tournesol, ces peroxydations accompagnent le vieillissement accéléré des akènes (Baillly *et al.*, 2002). Il est donc possible que la cible principale du stress oxydant soit les lipides de réserve (triglycérides) chez le tournesol et les lipides membranaires (phospholipides) chez le colza, comme l'indique l'altération du système membranaire des graines mesurable par conductimétrie. Une sélection de variétés présentant des compositions en acides gras différentes permettrait d'approfondir le lien entre perte de qualité physiologique et contenu lipidique des semences oléagineuses. Il conviendrait également d'étudier plusieurs lots pour chaque fond génétique en maîtrisant davantage l'historique agro-climatique des semences de manière à mieux cerner les différentes composantes de la qualité physiologique et analyser les relations marqueur/qualité par composante.

### Remerciements

Ce programme a été soutenu financièrement par le Ministère de l'Agriculture et de la Pêche (convention C05/10) et par la section oléagineux de l'UFS. Bernard Baduffe, Laetitia Denecheau, Isabelle Pauchet-



Mattler, François Poutoire, Anne-Sophie Lory sont vivement remerciés pour leur participation au pilotage du projet ainsi que Mélanie Durand, Lydie Ledroit, Marc Lemaire, Philippe Garreau, Marie-Claire Gâtineau, Marylène Moron et Sandrine Stievenard pour leur contribution technique. Nous saluons également la qualité de travail des étudiants ayant collaboré aux essais : Chrystelle Bogucki, Mélanie Da Costa, Frédéric Florance et Laurent Tiphine avec un hommage particulier à Chantal Gillard qui a facilité et géré l'accueil de ces stagiaires entre nos deux laboratoires.

### Références bibliographiques

Bailly C., 2004. Active oxygen species and antioxidants in seed biology. *Seed Science Research* 14, 93–107.

Bailly C., Audigier A., Ladonne F., Wagner M.H., Coste F., Corbineau F., Côme D., 2001. Changes in oligosaccharide content and antioxidant enzyme activities in developing bean seeds as related to acquisition of drying tolerance and seed quality. *Journal of Experimental Botany* 52, 701-708.

Bailly C., Benamar A., Corbineau F., Côme D., 1998. Free radical scavenging as affected by accelerated ageing and subsequent priming in sunflower seeds. *Physiologia Plantarum* 104, 646-652.

Bailly C., Bogatek-Leszczynska R., Côme D., Corbineau F., 2002. Changes in activities of antioxidant enzymes and lipoxygenase during growth of sunflower seedlings from seeds of different vigour. *Seed Science Research* 12, 47-55.

Bailly C., El-Maarouf-Bouteau H., Corbineau F., 2008. From intracellular signalling networks to cell death: the dual role of reactive oxygen species in seed physiology. *C.R. Biologies* 331, 806-814.

Bailly C., Leymarie J., Rousseau S., Côme D., Feutry A., Corbineau F., 2003. Sunflower seed development as related to antioxidant enzyme activities. In *The biology of seeds: recent research advances* edited by Nicolas G., Bradford K., Côme D., Pritchard H., CABI Publishing, 69-75.

Bewley D. and Black M., 1994. *Seeds: Physiology of development and germination*. Second edition, Plenum Press, 445 p.

Bogucki C., 2008. Conservation des semences oléagineuses : recherché de marqueurs biochimiques de la vigueur des semences. Rapport Master Biologie Intégrative et Physiologie, université P. et M. Curie, Paris, 51 p.

Corbineau F., Gay-Matthieu C., Vinel D., Côme D., 2002. Decrease in sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed viability caused by high temperature as related to energy metabolism, membrane damage and lipid composition. *Physiologia Plantarum* 116, 489-496.

Ducournau S. (coord.), 2008. Utilisation des enzymes de détoxification cellulaire comme marqueurs de la qualité physiologique des semences oléagineuses. Rapport de synthèse contrat de branche 2005-2008, 18 p.

Eurostats, 2012. Statistiques agricoles, principaux tableaux.

[http://epp.eurostat.ec.europa.eu/portal/page/portal/agriculture/data/main\\_tables](http://epp.eurostat.ec.europa.eu/portal/page/portal/agriculture/data/main_tables) (consulté le 03 Décembre 2012).

Florance F., 2005. Recherche de marqueurs biochimiques de la qualité germinative des semences de colza (*Brassica napus* L.). Rapport Master Biologie Intégrative et Physiologie, université P. et M. Curie, Paris, 57 p.

Florance F., Wagner M.H., Ducournau S., Corbineau F., Bailly C., 2008. Relationship between moisture content, oxidative stress and rapeseed storability. 9<sup>th</sup> International Workshop on Seeds, ISSS, Olsztyn, Poland, *Polish Journal of Natural Sciences*, suppl 5, 267.

Giorgio M., Trinei M., Migliaccio E., Pelicci P.G., 2007. Hydrogen peroxide: a metabolic by-product or a common mediator of ageing signals? *Nature Reviews Molecular Cell Biology* 8, 722-728.

GNIS (Groupement national interprofessionnel des semences et plants), 2012. Les surfaces en multiplication par espèce, récolte 2011.

<http://www.gnis.fr/index/action/page/id/23/title/Les-chiffres-cles-du-secteur-semences>

(consulté le 15 Décembre 2012).

ISF (International Seed Federation), 2012. Seed statistics. Seed exports in selected countries in 2011. Available at [http://www.worldseed.org/isf/seed\\_statistics.html](http://www.worldseed.org/isf/seed_statistics.html) (consulté le 08 Janvier 2013).

ISTA (International Seed Testing Association), 2012. International Rules for Seed Testing, ISTA, Bassersdorf, Switzerland.

Kibinza S., Vinel D., Côme D., Bailly C., Corbineau F., 2006. Sunflower seed deterioration as related to moisture content during ageing, energy metabolism and active oxygen species scavenging. *Physiologia Plantarum* 128, 496-506.

Lei Y.B., Song S.Q., Fu J.R., 2005. Possible involvement of anti-oxidant enzymes in the cross tolerance of the germination/growth of wheat seeds to salinity and heat stress. *Journal of Integrative Plant Biology* 47 (10), 1211-1219.

Leprince O., Hendry GAF, McKersie B.D., 1993. The mechanisms of desiccation tolerance in developing seeds. *Seed Science Research* 3, 231-246.

McDonald MB (1999) Seed deterioration: physiology, repair and assessment. *Seed Science and Technology* 27, 177-237

Posmyk M.M., Corbineau F., Vinel D., Bailly C., Côme D., 2001. Osmoconditionning reduces physiological and biochemical damage induced by chilling in soybean seeds. *Physiologia Plantarum* 111, 473-482.

Prasad T.K., Anderson M.D., Martin B.A., Stewart C.R., 1994. Evidence for chilling-induced oxidative stress in maize seedlings and a regulatory role for hydrogen peroxide. *The Plant Cell* 6, 65-74.

Smith MT et Berjak P., 1995. Deteriorative changes associated with the loss of viability of stored desiccation-tolerant and desiccation-sensitive seeds. In Kigel J, Galili G *Seed Development and Germination*. Marcel Dekker, New York, NY, pp 701-746.

USDA (United States Department of Agriculture), 2012. Economics, statistics and market information system.

<http://usda01.library.cornell.edu/usda/fas/oilseed-trade//2010s/2012/oilseed-trade-12-11-2012.pdf>  
(consulté le 15 Décembre 2012).

Wagner M.H., Bailly C., Corbineau F., Ducournau S., 2009. Recherche de marqueurs biochimiques pour caractériser la qualité des graines de colza au cours de leur conservation. *Graines 2009*, 4-5 juin 2009, Paris, France.

Walters C., Landré P., Hill L., Bailly C., Corbineau F., 2005. Organization of lipids in cotyledons of primed and aged sunflower seeds. *Planta* 222, 397-407.