

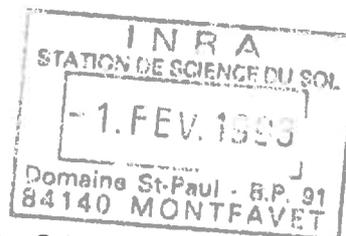
THESE

PRESENTEE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE
DOCTEUR DE L'INA PARIS-GRIGNON

par

Valérie TAMET

Ingénieur Agronome de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon



**Etude de la croissance hétérotrophe
des plantules de carotte (*Daucus carota* L.).
Conséquences sur l'implantation de la culture.**

Soutenue le 14 Décembre 1992, devant le jury composé de :

**M. Sebillotte
D. Côme
E. Deleens
J. Boiffin
A. Fleury
J. Leteinturier
P. Stengel**

**Président
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur
Examineur**

*A mes parents, aux amis qui m'ont fait confiance
et encouragée jusqu'à la fin de ce travail.*

AVANT-PROPOS

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'une collaboration entre la Station I.N.R.A. d'Agronomie de LAON-PERONNE, la Chaire d'Agronomie de l'Institut National Agronomique PARIS-GRIGNON et le Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes.

Je tiens tout d'abord à exprimer ma gratitude à Monsieur le Professeur Michel Sebillotte d'avoir accepté de présider le jury et de m'avoir permis de réaliser ce travail en l'intégrant dans une Action Incitative de liaison entre l'Enseignement Supérieure et la Recherche Agronomique, soutenue par le Ministère de l'Agriculture. Je remercie André Fleury d'avoir suivi attentivement ce travail jusqu'à sa présentation. Je remercie également Monsieur le Professeur Daniel Côme et Madame Eliane Deleens pour le temps qu'ils ont consacré à l'examen de ce mémoire, et d'avoir accepté d'en être les rapporteurs.

Une grande partie des moyens financiers nécessaires à la réalisation de cette thèse ont été apportés par le C.T.I.F.L.. J'ai beaucoup apprécié l'intérêt et l'attention avec lesquels ses membres ont suivi la réalisation de cette étude, et je suis heureuse que Monsieur Jean Leteinturier représente cet organisme lors de l'examen de ce mémoire. Je remercie François Villeneuve et son équipe du S.I.L.E.B.A.N. pour avoir partagé en permanence leurs connaissances sur la culture de la carotte, mais aussi pour avoir toujours montré un grand intérêt à ce que nous réalisions au laboratoire.

Cette étude a été réalisée principalement à la Station I.N.R.A. d'Agronomie de LAON-PERONNE. Je remercie donc avec beaucoup de reconnaissance Jean Boiffin, Directeur de cette Station, pour m'avoir accueillie et confié ce travail, dont il a été en grande partie à l'origine. Son investissement dans ce travail m'a beaucoup aidée à le mener à bien en m'investissant moi-même toujours davantage. Je remercie également Carolynne Durr pour la part importante qu'elle a prise dans ce travail. Je joins à ces remerciements l'ensemble des chercheurs de la Station (Yves Duval, Jean-Marie Machet, André Marin-Laflèche, Alain Masclet, Sylvie Recous et Guy Richard) pour l'intérêt qu'ils ont manifesté pour l'étude et les nombreux conseils qu'ils m'ont donnés. Je remercie également les techniciens qui ont participé à ce travail, et tout particulièrement Caroline Dominiarczyk, pour toute l'énergie investie à mes côtés, ainsi que Daniel Boitez et Damien Bouthors. Je remercie l'ensemble des personnes travaillant à la Station I.N.R.A. de LAON ainsi qu'à la Station Agronomique de l'Aisne pour leur accueil et leur gentillesse.

Ayant passé plus de 6 mois à la Station I.N.R.A. de Science du Sol d'Avignon, je remercie Monsieur Pierre Stengel de m'y avoir accueillie et d'avoir porté beaucoup d'intérêt à mon travail. De même, je remercie très chaleureusement Nicole Souty pour sa participation décisive à mon encadrement et pour le travail que nous avons pu réaliser ensemble, à l'origine des résultats et réflexions concernant la force d'émergence. J'associe à ces remerciements Colette Rode qui a contribué à la réussite de cette partie du travail. Je remercie également les personnes travaillant dans cette Station pour m'avoir permis d'y passer des séjours toujours agréables et intéressants.

Enfin, je remercie Joëlle Happillon et Brigitte Rocourt pour leur participation à la réalisation de ce document dans les conditions d'urgence où je me trouvais.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE	p. 1
CHAPITRE I – L'IMPLANTATION DE LA CULTURE DE CAROTTE : BILAN DES CONNAISSANCES DISPONIBLES	p. 6
INTRODUCTION	p. 7
I – ANALYSE DES PROCESSUS BIOLOGIQUES ET RELATION AVEC LES FACTEURS DU MILIEU	p. 8
1.1. CARACTERISTIQUES GENERALES DES SEMENCES ET PLANTULES DE CAROTTE	p. 8
1.2. LA GERMINATION DE LA SEMENCE	p. 9
1.2.1. Imbibition et rôle des caractéristiques hydriques de l'environnement	
1.2.2. Rôle de l'oxygène	
1.2.3. Rôle de la température	
1.2.4. Influence de la constitution et de la qualité des semences	
1.2.5. Conclusion partielle sur la germination des semences de carotte	
1.3. CROISSANCE SOUTERRAINE JUSQU'A L'EMERGENCE	p. 12
1.3.1. Processus de base intervenant dans la croissance des organes	
1.3.2. Effet des facteurs externes	
1.3.3. Rôle des obstacles mécaniques	
1.3.4. Rôle de la constitution et de la qualité de semences	
1.4. CROISSANCE AUTOTROPHE DES PLANTULES	p. 16
II – MAITRISE TECHNIQUE DE L'IMPLANTATION DANS LE CAS DE LA CULTURE DE CAROTTE	p. 17
2.1. INVENTAIRE ET DESCRIPTION DES TECHNIQUES D'IMPLANTATION	p. 17
2.1.1. Choix du matériel végétal	
2.1.2. Préparation du lit de semences	
2.1.3. Densité de semis	
2.1.4. Placement des semences	
2.2. BILAN	p. 19
III – OBJECTIF ET DEMARCHE DE L'ETUDE	p. 20

CHAPITRE II – DESCRIPTION DE LA CROISSANCE DES PLANTULES DURANT LA PHASE HETEROTROPHE	p. 22
I – MATERIEL ET METHODE	p. 23
1.1. DISPOSITIF ET TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX	p. 23
1.1.1. Matériel végétal utilisé	
1.1.2. Conditions de culture	
1.2. PROTOCOLE EXPERIMENTAL	p. 25
II – RESULTATS	p. 26
2.1. DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE DE LA CROISSANCE DES PLANTULES	p. 26
2.2. EVOLUTION PONDERALE DE LA SEMENCE ET DE LA PLANTULE	p. 27
2.3. EVOLUTION PONDERALE DES DIFFERENTS ORGANES	p. 27
2.4. ELONGATION DES ORGANES	p. 28
III – DISCUSSION	p. 29
3.1. MISE EN EVIDENCE D'UN SCHEMA GENERAL DE LA CROISSANCE HETEROTROPHE	p. 29
3.2. EFFET DES POIDS DES SEMENCES ET DE LA TEMPERATURE	p. 31
3.3. CONSEQUENCES SUR L'EMERGENCE ET LA CROISSANCE ULTERIEURE	p. 33
3.3.1. Croissance de l'hypocotyle et possibilités d'émergence	
3.3.2. Evolution des cotylédons et croissance après émergence	
CONCLUSION	p. 35
CHAPITRE III – RELATION ENTRE LA PHASE HETEROTROPHE ET L'APTITUDE A L'EMERGENCE DES PLANTULES FACE A UN OBSTACLE	p. 36
I – CARACTERISATION DE LA FORCE D'EMERGENCE DES PLANTULES	p. 37
1.1. MATERIEL ET METHODE	p. 37
1.1.1. Dispositif expérimental et mesures effectuées	
1.1.2. Traitements expérimentaux	
1.1.3. Protocole expérimental	
1.2. RESULTATS	p. 41
1.3. DISCUSSION	p. 42
1.3.1. Ordre de grandeur	
1.3.2. Effet des différents stades de croissance hétérotrophe et du poids de semences	
II – EMERGENCE SOUS OBSTACLE	p. 45
2.1. CARACTERISATION DE L'OBSTACLE	p. 45
2.1.1. Fabrication et mesure de la résistance de l'obstacle	
2.1.2. Résultats et discussion	
2.2. CALCUL THEORIQUE DE L'EMERGENCE SOUS OBSTACLE	p. 46
2.2.1. Hypothèse d'enfoncement	
2.2.2. Hypothèse de flexion	
2.2.3. Prévision de l'émergence	
2.3. CONFRONTATION EXPERIMENTALE PLANTULE-OBSTACLE	p. 49
2.3.1. Dispositif expérimental	
2.3.2. Résultats et discussion	
CONCLUSION	p. 50

CHAPITRE IV – INFLUENCE DE LA PHASE HETEROTROPHE SUR LA CROISSANCE DES PLANTULES A LA LUMIERE p. 52

I – MATERIEL ET METHODE p. 53

- 1.1. TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX p. 53
- 1.2. DISPOSITIF EXPERIMENTAL p. 54
- 1.3. PROTOCOLE EXPERIMENTAL p. 54
 - 1.3.1. Croissance des plantules à l'obscurité
 - 1.3.2. Mise à la lumière des plantules
 - 1.3.3. Suivi de croissance des plantules à la lumière

II – RESULTATS p. 55

- 2.1. ALLURE GENERALE DES COURBES DE CROISSANCE p. 56
- 2.2. ANALYSE DES VARIATIONS DE MS_0 p. 56
- 2.3. ANALYSE DES VARIATIONS DU RGR p. 57
- 2.4. CROISSANCE DES ORGANES p. 59

III – DISCUSSION p. 59

CONCLUSION p. 61

CHAPITRE V – INFLUENCE DE LA PROFONDEUR DE SEMIS, DE L'ETAT STRUCTURAL DE SURFACE ET DU POIDS DES SEMENCES, SUR LES CARACTERISTIQUES DE L'IMPLANTATION D'UN PEUPEMENT DE CAROTTES p. 62

INTRODUCTION p. 63

I – MATERIEL ET METHODE p. 64

- 1.1. TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX p. 64
- 1.2. MISE EN OEUVRE DES TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX p. 64
- 1.3. CONDITIONS GENERALES DE CULTURE p. 65
- 1.4. PROTOCOLE D'OBSERVATIONS p. 66

II – RESULTATS p. 67

- 2.1. CINETIQUES DE GERMINATIONS p. 67
- 2.2. CINETIQUES ET TAUX DE LEVEES p. 68
- 2.3. CROISSANCE APRES-EMERGENCE p. 69

III – DISCUSSION p. 71

CONCLUSION p. 72

CONCLUSION GENERALE p. 73

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES p. 80

ANNEXES

LISTE DES SIGLES ET ABREVIATIONS

- I.N.R.A. Institut National de la Recherche Agronomique
C.T.I.F.L. Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes
S.I.L.E.B.A.N. Station Expérimentale Légumière et Horticole
I.S.T.A. International Seed Testing Association
- ϕ_c potentiel hydrique cellulaire
P pression de turgescence des cellules
 π_c pression osmotique cellulaire
Y valeur seuil d'extensibilité des parois
R résistance des obstacles mécaniques
PS petites semences de 0,5 à 1,0 mg
GS grosses semences de 1,6 à 2,2 mg
MS matière sèche
T somme de température, base 3,5°C.j
T_j moyenne des températures journalières enregistrées
T_{hj} température horaire journalière
T_b température dite "base"
°C.j degrés-jours
F force exercée par la plantule
 ϵ déformation relative de la lamelle
 α coefficient de raideur de la lamelle
 ϵ_0 déformation de la lamelle lors de la mise en place
T₀ temps de latence au bout duquel la plantule exerce un effort
 ϵ_{max} déformation maximum subie par la lamelle sous l'action de la plantule
T_{max} temps au bout duquel on enregistre une déformation maximale de la lamelle
T° température
F/e² module de rupture de la croûte
e épaisseur de la croûte
W teneur en eau
P_h pression exercée par l'hypocotyle
F_h force exercée par l'hypocotyle
r_h rayon de l'hypocotyle
P_e pression exercée par l'embout du pénétromètre
F_e force exercée par l'embout
r_e rayon de l'embout
a demi-portée de la plaque circulaire
r rayon de la charge appliquée
 τ coefficient de Poisson
 σ_{max} contrainte maximum exercée
MS₀ ordonnée à l'origine
RGR taux de croissance de la plantule à la lumière
A surface ayant une activité photosynthétique
NAR taux d'assimilation nette de la surface assimilatrice
A_{cotylédons}/MS_{cotylédons} surface massique des organes photosynthétisants
MS_{cotylédons}/MS_{plantule} part des organes assimilateurs dans le poids de la plantule
k taux de croissance des plantules à la lumière en fonction du temps thermique écoulé

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Calendrier de production.

Figure 2: Représentation schématique des facteurs influant sur le rendement commercial et la précocité de la récolte.

Figure 1.1: Représentation schématique d'une semence de carotte.

Figure 1.2: Représentation schématique d'une inflorescence de carotte.

Figure 1.3: Comportements possibles des plantules face à différents obstacles superficiels.

Figure 2.1: Cinétiques de germination des différents lots disponibles.

Figure 2.2: Histogramme de poids de semence de la variété Nandor pour chaque calibre.

Figure 2.3: Cinétiques de germination et semences transplantées.

Figure 2.4: Description d'une plantule de carotte et principe de séparation des organes.

Figure 2.5: Evolution morphologique d'une plantule de carotte au cours de sa croissance souterraine.

Figure 2.6: Evolution pondérale du résidu de semence et de la plantule à 20 °C.

Figure 2.7: Evolution pondérale des résidus de semence et des plantules à 10 °C.

Figure 2.8: Evolution pondérale des organes à 20 °C.

Figure 2.9: Evolution pondérale des organes à 10 °C.

Figure 2.10: Evolution de la longueur des organes à 20 °C.

Figure 2.11: Evolution de la longueur des organes à 10 °C.

Figure 2.12: Elongation de l'hypocotyle en l'absence de contrainte mécanique à 20°C.

Figure 2.13: Evolution pondérale du résidu et de la plantule en valeur relative au poids sec initial des semences à 20 °C.

Figure 2.14: Evolution pondérale des organes en valeurs relative au poids de la plantule entière à 20 °C.

Figure 2.15: Evolution pondérale du résidu et de la plantule en fonction du temps thermique écoulé depuis la germination.

Figure 2.16: Evolution pondérale de la plantule et du résidu de semence depuis la germination.

Figure 2.17: Evolution pondérale des organes depuis la germination.

Figure 2.18: Evolution du poids de matière sèche et d'eau contenues dans l'hypocotyle.

Figure 3.1: Dispositif de mesure de la force d'émergence des plantules.

- Figure 3.2:** Suivi de la déformation de la lamelle sous l'action de la plantule et calcul des paramètres de force.
- Figure 3.3:** Forces enregistrées et mode d'expression.
- Figure 3.4:** Effet du temps de croissance souterraine sur les forces d'émergence exercées.
- Figure 3.5:** Effet du poids de semences sur les forces d'émergence exercées.
- Figure 3.6:** Effet du poids de semence au sein de chaque classe sur les forces exercées.
- Figure 3.7:** Effet de la température sur les forces d'émergence exercées.
- Figure 3.8:** Dispositif pour la mesure de la résistance d'une croûte.
- Figure 3.9:** Relations entre la résistance de la croûte et ses caractéristiques (épaisseur et teneur en eau).
- Figure 3.10:** Module de rupture des croûtes fabriquées à partir du sol de la Manche.
- Figure 3.11:** Comparaison entre les croûtes fabriquées à partir du sol de la Manche et celles fabriquées à partir d'autres sols étudiées à la Station INRA de Science du Sol d'Avignon, en fonction de leurs teneur en argile.
- Figure 3.12:** Modes de franchissement de l'obstacle par une plantule.
- Figure 3.13:** Emergence théorique en fonction de la résistance de la croûte, selon le mode de franchissement de la plantule.
- Figure 3.14:** Emergence théorique par flexion en fonction de la résistance de la croûte.
- Figure 3.15:** Montage pour l'étude expérimentale de l'émergence sous obstacle.
- Figure 3.16:** Emergence à 20 °C, 4 jours après germination en fonction de la résistance de l'obstacle.
- Figure 4.1:** Cinétiques de levées à la surface des pots et plantules étudiées.
- Figure 4.2:** Principe et protocole d'étude de la croissance des plantules à la lumière.
- Figure 4.3:** Croissance des plantules à la lumière à 20 °C.
- Figure 4.4:** Relation entre le poids de la semence et le poids de la plantule à la fin du transfert des réserves de la semence vers la plantule.
- Figure 4.5:** Relation entre la masse surfacique des cotylédons lors de l'exposition à la lumière et le NAR calculé pour la croissance des plantules.
- Figure 4.6:** Croissance des organes à la lumière à 20 °C.
- Figure 5.1:** Cinétiques de germination sans pluie.
- Figure 5.2:** Cinétiques de germination en conditions d'apport d'eau de pluie.
- Figure 5.3:** Cinétiques d'élongation de l'hypocotyle établies en l'absence de contrainte mécanique.
- Figure 5.4:** Relation entre k et le délai de germination-levée.

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I: Taux d'émergence en fonction de la date de semis.

Tableau 1.I: Comparaison entre différentes espèces végétales du type de semence et du mode de croissance de la plantule.

Tableau 3.I: Traitements expérimentaux pour la caractérisation de la force d'émergence des plantules.

Tableau 3.II: Valeurs moyennes des caractéristiques des forces mesurées pour les différents traitements expérimentaux.

Tableau 3.III: Force d'émergence de différentes espèces végétales.

Tableau 4.I: Traitements expérimentaux pour l'étude de la croissance des plantules à la lumière en fonction des états de croissance des plantules à l'obscurité.

Tableau 4.II: Paramètres des ajustements exponentiels de croissance des plantules à la lumière à 20 °C.

Tableau 4.III: Analyse des variations du RGR et calcul du NAR.

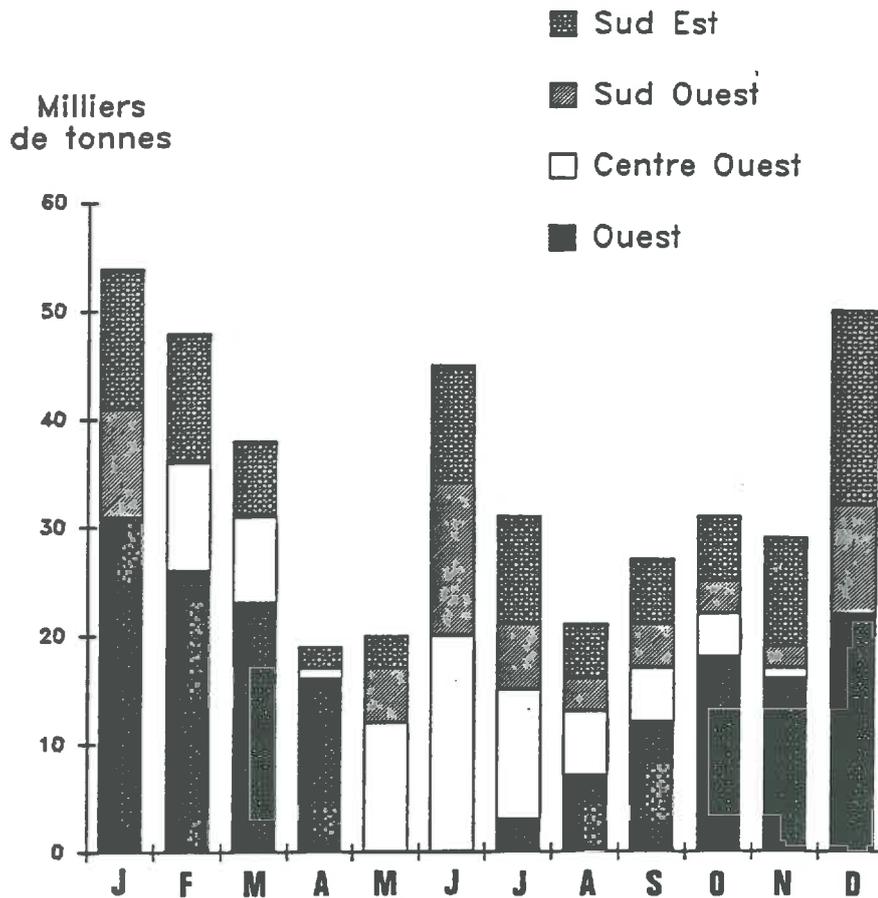
Tableau 5.I: Traitements expérimentaux de l'expérimentation réalisée en serre.

Tableau 5.II: Délai à l'émergence et taux de levées.

Tableau 5.III: Paramètres de la croissance après-émergence des plantules.

INTRODUCTION GENERALE

Figure 1 Calendrier de production
D'après Villeneuve et Leteinturier (1992)



SEMIS

RECOLTE

Petite Carotte d'Industrie

Grosse Carotte d'Industrie

Carotte de conservation

Carotte Primeur

La production française de carotte, relativement stable au cours de ces dix dernières années, est de l'ordre de 540 000 tonnes par an, et place la France au 3ème rang mondial des producteurs après la Pologne et le Royaume-Uni. Avec une consommation nationale qui se situe à une moyenne de 10 kg par personne et par an (car il s'agit d'un produit bon marché et de base dans l'alimentation d'hiver), la carotte est en volume le 2ème légume consommé en France et représente 12,5 % du marché. La production française est actuellement confrontée à des problèmes de **précocité de mise sur le marché** et de **qualité du produit commercialisé**. Pour son avenir, la maîtrise de ces deux aspects est cruciale, comme le montre la croissance des volumes d'importations qui représentent actuellement 15 à 20% de la quantité disponible sur le marché.

La filière se compose de quatre types de productions, implantés dans différentes régions, et correspondant à des calendriers de semis et de récolte particuliers (Figure 1). Pour chaque type de production, la racine recherchée est définie par des normes commerciales précises en particulier au niveau de son diamètre.

La production de pleine saison destinée à l'*industrie agro-alimentaire* représente un volume en augmentation, qui se situait en 1991 à 150 000 tonnes. Elle comprend deux types de carotte qui se distinguent par leur taille :

- la *petite carotte* pour appertisation est semée de mars à fin juin, pour une récolte réalisée avant maturité de la mi-juillet à novembre, de racines de 8 à 20 mm de diamètre ;

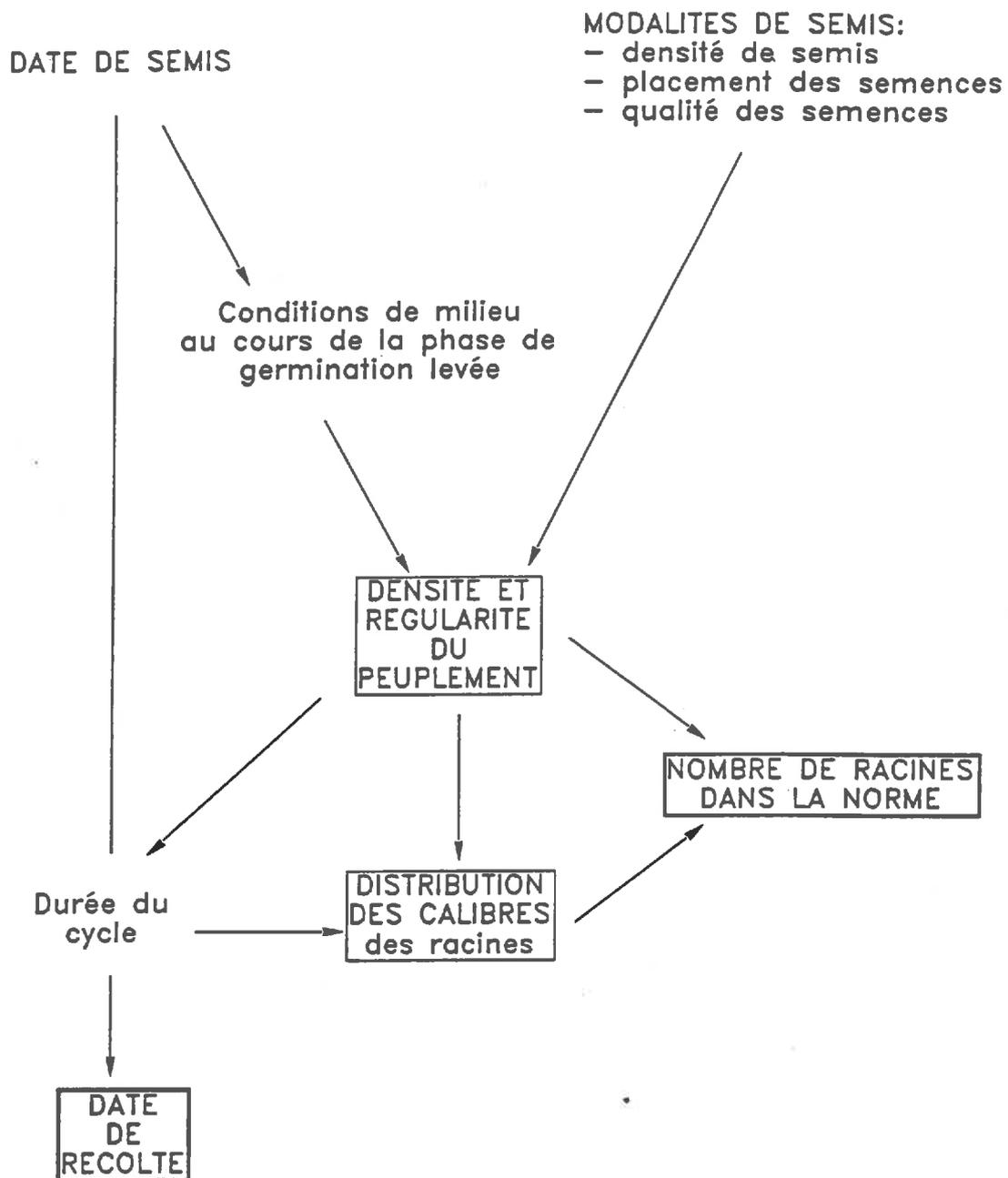
- la *grosse carotte* est semée du printemps jusqu'à l'automne pour produire des racines de 5 à 6 cm de diamètre.

Ces productions alimentant les usines de transformation sont situées dans les départements de l'Aisne, de la Somme, du Morbihan, du Nord et du Pas de Calais. Les conditions de production sont très spécifiques en raison d'accords contractuels liant producteurs et industriels, basés principalement sur les tonnages à fournir, les normes de qualité du produit récolté et les dates de livraison (Nicoulaud, 1988 a).

Ensuite, on trouve deux autres types de productions destinées au marché de la *carotte de frais* de 25 à 45 mm de diamètre. Ces productions sont localisées dans des régions à climat doux où l'on enregistre rarement de gel en hiver. Il s'agit principalement des zones littorales du nord-ouest de la France, à climat relativement pluvieux en été mais également, des régions au Sud de la France, équipées en systèmes d'irrigation. Les productions de carotte de frais diffèrent par leurs périodes de production :

- la *carotte de conservation* représente une production d'environ 260 000 tonnes par an. Semée de janvier à juin, elle est soit récoltée à partir de la fin de l'été puis conservée par stockage frigorifique, soit conservée en terre. Elle est ensuite mise sur le marché pendant la période hivernale marquée par la plus importante consommation. Les régions de production sont la Manche (leader avec 130 000 tonnes), la Bretagne, le Sud-Ouest et la Provence. La principale exigence pour ce type de production est une présence commerciale durant toute la période de consommation nécessitant une bonne maîtrise des dates de récolte et de la qualité du produit mis sur le marché. Or, les arrachages en hiver sont parfois rendus difficiles du fait de pluies abondantes, et des problèmes parasitaires ainsi que de maintien de la qualité alimentaire apparaissent lors de la conservation en terre ou du stockage en chambre froide (Villeneuve, 1991).

Figure 2 Représentation schématique des facteurs influant sur le rendement commercial et la précocité de récolte



La fin de la production, au printemps, appelée "carotte de garde", constitue un produit peu attractif face à l'arrivée sur le marché de la carotte primeur.

- la carotte de printemps appelée *carotte primeur* est produite de mai à juillet avec un volume annuel d'environ 90 000 tonnes. Les semis sont réalisés de novembre à février, dans des régions à climat hivernal doux et réchauffement précoce au printemps : Pays Nantais, Pays de Loire, Sud-Ouest et Provence. Le début de la production correspond à un prix sur le marché très élevé. Il est marqué par une forte concurrence régionale et par un important volume d'importations en provenance de l'Italie et de l'Espagne à production plus précoce (40 % des importations annuelles sont réalisées durant cette période). Ensuite, on observe une chute des cours au fil des semaines de la campagne.

Le prix de vente et la rémunération du producteur varient dans une large gamme et présentent une extrême sensibilité à des variations de date et de qualité de production très courantes dans la pratique. Le rendement d'une culture de carotte peut être décomposé de la façon suivante :

rendement brut = nombre de plantes x poids moyen d'une racine.

Les normes de qualité, portant en particulier sur les dimensions de la racine, définissent le poids moyen recherché pour une racine, déterminant ainsi le rendement net - ou commercialisable - de la culture de la façon suivante :

rendement net = nombre de plantes x poids moyen d'une racine.
(dans la norme) (dans la norme)

Les déterminants agronomiques de la date de récolte (donc de la précocité de mise en marché) et du poids moyen de la racine peuvent être principalement rattachés à la phase d'implantation de la culture, comme l'indique le diagramme de la **Figure 2**.

La date de récolte est liée à la date de semis et à la durée nécessaire au cycle de la culture en fonction des conditions de milieu rencontrées. La densité de peuplement dépend des modalités de semis et des conditions de milieu rencontrées au cours de la phase d'implantation. Elle détermine le nombre de racines obtenues et la distribution de leurs calibres. Les faibles densités de peuplement, avec une moindre compétition entre plantes, conduisent à la production de carottes de fort diamètre. A l'inverse, les fortes densités de plantes réduisent le développement de chaque racine conduisant à de faibles calibres de racines. Ainsi, pour une même date de récolte, le rendement net augmente avec la densité de peuplement puis diminue, déterminant ainsi une densité de peuplement optimale pour un rendement net maximum (Salter *et al.*, 1980). De plus, le développement souhaité des racines est obtenu d'autant plus tard que la densité de peuplement est élevée, retardant ainsi la date de récolte possible. D'autre part, l'homogénéité du peuplement à l'issue de la phase d'implantation influe fortement sur la distribution des calibres des racines (Salter *et al.*, 1981 ; Benjamin, 1982 et 1987 a). L'hétérogénéité des dates d'émergence et des poids entre plantes existant à l'issue de la levée est accrue par la compétition ultérieure. Elle est en grande partie à l'origine de la variabilité du diamètre des carottes produites, et diminue par conséquent le pourcentage de racines aux normes.

Tableau I : Taux d'émergence expérimentaux d'après Villeneuve et Leteinturier (1992)

Date de semis	Pourcentage d'émergence totale
10/04	40,2
17/04	5,2
24/04	77,7
02/05	53,1
09/05	74,1
15/05	82,7
22/05	56,5
29/05	77,5
13/06	28,0
19/06	31,6
26/06	57,4
03/05	47,7

La phase d'implantation est donc cruciale dans le cycle cultural de la carotte. Les résultats obtenus à la Station expérimentale du S.I.L.E.B.A.N. (Manche) montrent qu'elle est mal maîtrisée et présente une forte variabilité de réussite. Elle doit souvent se réaliser en conditions qui peuvent être considérées comme défavorables et qui se traduisent par des levées faibles et étalées. Ces productions sont implantées sur des sols profonds à texture légère, peu argileuse, permettant un enracinement régulier et facilitant l'arrachage à la récolte (Nicoullaud, 1988 b). Cependant, ces types de sols présentent une forte sensibilité à la battance.

Sur le plan climatique, pour les nombreux semis réalisés au printemps, les températures parfois basses, peuvent ralentir la croissance et prolonger le temps de réalisation de la phase d'implantation. Les pluies fréquentes et intenses qui se produisent lors des semis de printemps, suivies de séquences sèches, peuvent conduire à l'apparition de croûtes de battance qui limitent la levée des plantules (Villeneuve *et al.*, 1991).

On constate finalement que les conditions rencontrées perturbent fortement la réalisation de l'implantation et rendent très aléatoire sa réussite et la maîtrise de la densité de peuplement (Tableau I). Cela conduit à un accroissement des doses de semis qui apparaît dangereux (risque de densité trop forte) quand des conditions moins défavorables sont rencontrées.

Les problèmes d'implantation et de semis précoce sont partiellement résolus dans le cadre de systèmes de culture fort coûteusement artificialisés. Par exemple, en région Nantaise, on procède par sablage de surface après semis, puis on recouvre les parcelles de films plastiques ou de tunnels chenilles. Dans le Sud-Ouest et en Provence, on a recours aux systèmes d'irrigations très répandus dans ces régions de tradition maraîchère.

De nombreuses expérimentations ont été menées au S.I.L.E.B.A.N. dans le cadre du "Programme National Carotte" du C.T.I.F.L.. Elles ont consisté à tester globalement toute une série de moyens techniques sensés jouer sur l'implantation :

- la qualité des semences suivant les variétés et leurs modes de production, de conservation, de conditionnement et de traitement, ainsi que le calibre et la taille des semences utilisées ;
- le placement des semences et leur répartition, en largeur et en profondeur, en fonction du type de semoir et des conditions climatiques de semis ;
- utilisation de conditionneurs ou d'amendements calcaïques pour augmenter la stabilité structurale des fragments de surface du sol ;
- les traitements phytosanitaires ;
- l'irrigation après semis ;
- l'utilisation de films plastiques qui protègent la surface du sol contre l'effet mécanique des gouttes de pluie tout en permettant une augmentation de température par rapport au sol nu.

Les travaux réalisés visent à mettre en évidence les combinaisons optimales de ces différentes techniques. Face au nombre de modalités à prendre en compte, à l'interaction entre techniques et à l'extrême instabilité des résultats obtenus suivant les conditions climatiques rencontrées, leurs effets sont difficiles à cerner. Pour pouvoir juger du bien fondé de chaque technique et du domaine dans lequel elles peuvent contribuer à une amélioration de l'implantation, il apparaît indispensable d'étudier parallèlement les facteurs et processus en cause lors d'une

mauvaise implantation. Ce mode d'approche devrait permettre de mieux hiérarchiser les paramètres à maîtriser, et donc de mieux choisir les actions techniques à mettre en oeuvre.

L'étude présentée ici comporte tout d'abord une analyse bibliographique des processus mis en jeu au cours de la phase d'implantation d'une culture. Leur inventaire, dans le cas de la carotte, permet de hiérarchiser leur importance par rapport aux conditions de production propres à cette culture.

Il est certain que la germination représente une étape très importante sur laquelle ont été accumulés de nombreux éléments de compréhension. Par contre, la phase de croissance des jeunes plantules jusqu'à la levée, ainsi que le début de croissance ultérieure, apparaissent moins bien connus, et constituent l'objet central de l'étude.

La deuxième partie du travail présenté porte donc sur une analyse du déroulement de la croissance souterraine des plantules de carotte. Elle est réalisée en décrivant l'évolution morphologique, pondérale et en longueur des organes de la jeune plantule, et en la mettant en relation avec les caractéristiques de la semence dont elle est issue.

Dans les troisième et quatrième parties, l'étude porte sur les répercussions du déroulement de la croissance souterraine sur l'aptitude à l'émergence de la plantule face à un obstacle mécanique de surface, et sur le début de croissance de la plantule à la lumière.

Enfin, dans la cinquième et dernière partie on vérifie que les réponses à différentes variantes expérimentales, simulant des conditions de semis réelles rencontrées au champ, sont conformes avec les mécanismes mis en évidence dans les parties précédentes.

CHAPITRE I

L'IMPLANTATION DE LA CULTURE DE CAROTTE :

BILAN DES CONNAISSANCES DISPONIBLES

INTRODUCTION

L'implantation d'une culture se caractérise par trois critères qui vont sanctionner sa réussite :

- Le taux de levées correspond au nombre de plantules constituant le peuplement par rapport à la quantité de graines semées. L'objectif est qu'il soit de 100%, de façon à semer un nombre de semences voisin de la densité de peuplement recherchée.
- La distribution des dates de levées, qui définissent le début de croissance des plantules à la lumière, doit être la plus homogène possible.
- La croissance des plantules après émergence doit être la plus rapide et homogène possible, de façon à ce que le couvert végétal valorise au plus tôt le rayonnement incident, et pour réduire la durée de grande sensibilité aux parasites, caractéristique des jeunes plantules.

Du point de vue de la plante, la phase d'implantation commence au semis et s'achève conventionnellement à l'entrée en compétition pour les ressources du milieu (lumière, éléments minéraux et eau) des plantules qui constituent le peuplement végétal. La phase d'implantation se déroule en trois étapes successives :

- la germination des semences qui ont été mises en terre,
- la croissance souterraine des plantules qui aboutit à leur émergence : cette croissance en l'absence de lumière se réalise aux dépens des réserves séminales,
- le début de croissance à la lumière : les plantules deviennent autotrophes pour l'alimentation carbonée lorsque seule la photosynthèse contribue à leur croissance.

En suivant chacune de ces phases, l'analyse bibliographique conduit dans un premier temps à dégager les différents processus biologiques en cause, ainsi que leurs interactions avec les facteurs physiques du milieu et les facteurs techniques de semis. Dans un deuxième temps, l'inventaire des connaissances techniques acquises dans le cas de la culture de la carotte trace le cadre pratique de réalisation de l'implantation pour cette production. Il permet également de faire le point sur les facteurs en cause dans une mauvaise implantation. Ces bilans bibliographiques et techniques débouchent sur les objectifs de l'étude à entreprendre et sur le plan de la démarche adoptée pour les atteindre.

Figure 1.1 Représentation schématique d'une semence de carotte
(D'après Roland et Roland, 1986)

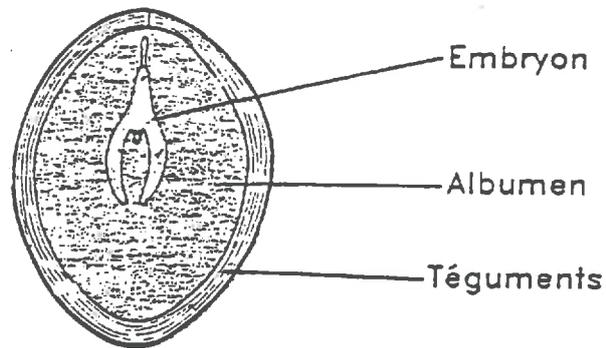
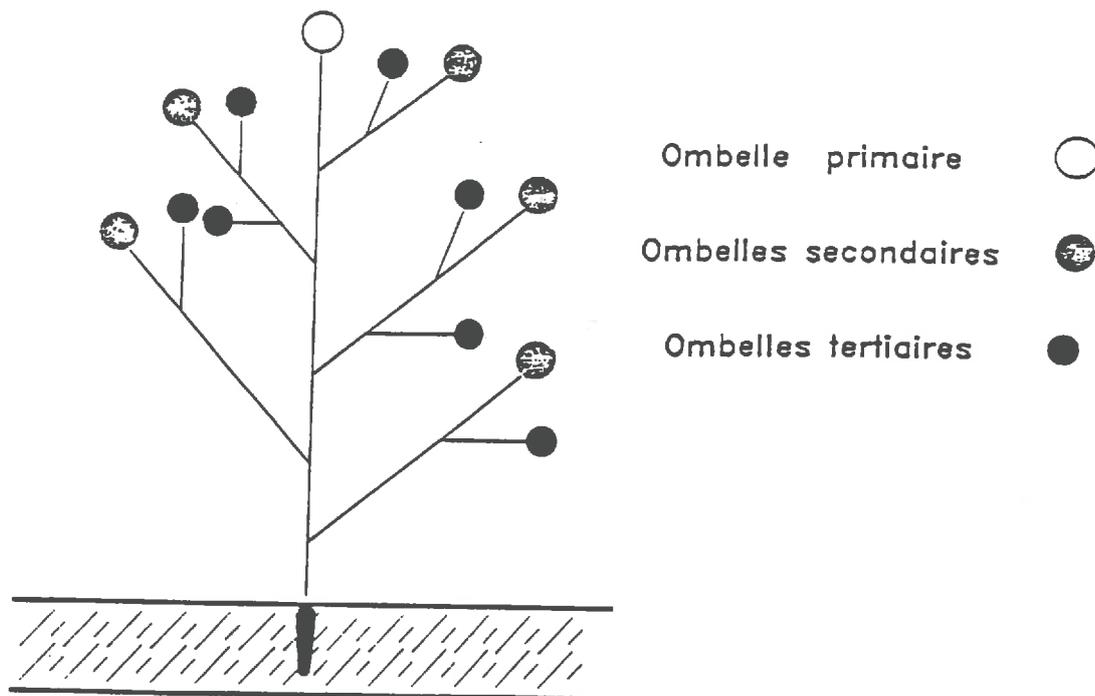


Figure 1.2 Représentation schématique d'une inflorescence de carotte
(D'après Gray, 1979)



I - ANALYSE DES PROCESSUS BIOLOGIQUES ET RELATION AVEC LES FACTEURS DU MILIEU

1.1 CARACTERISTIQUES GENERALES DES SEMENCES ET PLANTULES DE CAROTTE

La carotte est une espèce dicotylédone de la famille des ombellifères. Sa semence, un diakène de forme ovale, présente de nombreux aiguillons à sa surface. Elle se caractérise par sa *petite taille*, de 1 à 2 mm de largeur et de 2 à 5 mm de longueur, et son poids varie de 0,5 à 2,5 mg. Celui-ci apparaît faible par rapport à de nombreuses autres espèces telles que : le maïs (250 à 350 mg), le pois et le soja (150 à 300 mg), le blé (40 à 60 mg), le riz (30 mg), la betterave sucrière (10 à 20 mg) ou encore le colza (4 à 6 mg). Son poids est comparable à celui de la plupart des graminées et légumineuses fourragères (luzerne, Ray-grass, trèfle violet ou dactyle). Cependant il existe quelques espèces de taille encore plus petite comme le tabac par exemple.

Une représentation schématique de la semence de carotte, illustrée par la **Figure 1.1**, a pu être établie en recoupant différentes informations disponibles dans la bibliographie étudiée. La semence est entourée d'une épaisseur importante de téguments sclérifiés représentant environ 20% du poids total de la semence. L'embryon de la semence comporte, par définition, deux cotylédons. Il est entouré d'une masse importante de réserves séminales contenues dans l'albumen. Le schéma de développement de la semence décrit par Gray *et al.* (1984) montre qu'il y a d'abord, sur la plante mère, une croissance importante de l'albumen à laquelle succède le développement de l'embryon. A maturité de la semence, l'albumen représente un volume 40 fois plus important que celui de l'embryon, tout en étant constitué de 5 fois moins de cellules. Il s'agit donc d'une semence *albuminée* comme le ricin et le tabac ainsi que les graminées. Elle est comparable à la betterave sucrière, qui est une semence à périsperme c'est à dire que les réserves séminales sont contenues dans les tissus de la plante mère non résorbés lors du développement de la semence. La semence de carotte présente une structure très différente de celle de nombreuses espèces dites sans albumen ou exalbuminées pour lesquelles l'embryon, ayant complètement digéré l'albumen lors de son développement, contient les réserves séminales. Dans ce groupe des graines exalbuminées, on trouve les légumineuses (haricot, pois, fève, lentille, arachide, soja, trèfle, luzerne, lupin...), les composées (tournesol, topinambour...), les crucifères (radis, moutarde, chou, colza...) ainsi que le coton.

La structure de l'inflorescence de la carotte, décrite sur la **Figure 1.2**, est à l'origine d'une forte variabilité des caractéristiques de taille, de poids ainsi que de répartition des assimilats entre semences produites. Le développement des semences se produit tout d'abord au niveau de l'ombelle primaire puis au niveau des ombelles secondaires et tertiaires. Ceci entraîne un retard de maturité et de stade de développement pour les semences des ombelles d'ordre secondaire ou tertiaire, qui s'exprime par des semences plus petites et un embryon moins développé (Gray et Steckel, 1983).

Tableau 1.I : Comparaison entre différentes espèces végétales du type de semence et du mode de croissance de la plantule.

	Croissance épigée	Croissance hypogée
Semences à périsperme	Betterave	
Semences albuminées	Carotte Ricin	Graminées (blé, orge, maïs riz, canne à sucre)
Semences exalbuminées	Haricot Tournesol Soja Trèfle Radis Moutarde	Pois

Le mode de croissance souterraine de la plantule de carotte, n'est pas décrit dans la littérature, mais l'observation directe montre immédiatement qu'il est *de type épigée*. Dans ce cas, l'hypocotyle de la plantule s'allonge vers le haut en entraînant les cotylédons contenus dans la semence vers la surface du sol. Les cotylédons sont les premiers organes à assurer la photosynthèse avant l'apparition de la première feuille. C'est le cas du haricot, du tournesol, du ricin, du radis et de la betterave. Dans le cas du haricot, les premières feuilles apparaissent dès l'émergence et assurent seules la photosynthèse, les cotylédons ne verdissent pas et se réduisent progressivement. Dans le cas d'une levée de type hypogée, les cotylédons contenus dans la graine restent au niveau du semis, servent d'organes de transfert des réserves séminales mais ne participent jamais à la photosynthèse. Le coléoptile s'allonge vers le haut et à la lumière, les premières feuilles de la jeune plantule se déploient et assurent la photosynthèse. C'est le cas des graminées ainsi que du pois.

Les réserves séminales des semences de carotte sont à dominance de nature *lipidique* (Earle et Jones, 1962), comme pour le colza, l'arachide, le tournesol et le ricin.

La synthèse de ces différentes caractéristiques présentée dans le Tableau 1.I, en distinguant les types de structure des semences et le mode de croissance des plantules, permet de situer la place de la carotte. Celle-ci est identique à celle du ricin mais pour cette espèce il n'y a aucun autre élément dans la bibliographie étudiée. La carotte apparaît proche de la betterave sucrière sur laquelle de nombreux travaux sont réalisés à la Station I.N.R.A. d'Agronomie de LAON. On peut également rapprocher la carotte d'espèces telles que le tournesol, le trèfle et le soja, dont la croissance souterraine est également de type épigée, avec cependant des réserves séminales initialement dans l'embryon.

1.2. LA GERMINATION DE LA SEMENCE

Conventionnellement, la germination d'une semence est effective lorsque la radicule perce les téguments de la semence, marquant ainsi le début de croissance de la jeune plantule (Côme, 1975 a). La faculté germinative d'un lot de semences est caractérisée par le pourcentage de graines germant dans des conditions standard, normalisées par l'International Seed Testing Association (I.S.T.A.). On peut également chercher à caractériser la vitesse de germination des semences, par exemple par le temps nécessaire pour atteindre 50% de germination, souvent noté "T50".

La germination d'une semence commence par son imbibition, c'est à dire par sa réhydratation, qui rend possible l'activation de son métabolisme général et le début de croissance de l'embryon.

1.2.1. Imbibition et rôle des caractéristiques hydriques de l'environnement

Lors de sa mise en terre, l'humidité et l'activité métabolique d'une semence sont très faibles. L'imbibition de la semence correspond à une rapide absorption d'eau pendant les premières heures, puis la germination survient plus ou moins longtemps après que la semence ait atteint sa teneur maximale en eau (Côme, 1975 b).

Au champ, semence et sol constituent deux absorbants entre lesquels s'établissent des transferts d'eau régis par la différence de potentiel hydrique entre ces deux absorbants. L'équilibre entre ces deux potentiels détermine les possibilités de germination de la semence. Le délai de la phase de germination dépend avant tout du potentiel hydrique du sol, et est modulé par l'état structural autour de la semence (Bruckler, 1983 a et 1983 b). Ce dernier joue sur la conductivité hydrique à l'interface sol-semence (notion de contact terre-graine).

La germination de la semence de carotte est ralentie à un potentiel de -2 bars, ses vitesses et taux sont diminués à -5 bars et elle est inhibée à -10 bars (Corbineau *et al.*, 1992). Elle apparaît exigeante quant à la disponibilité en eau du milieu, par rapport au maïs pour lequel le seuil pour la germination est de -16 bars (Bruckler, 1983 a).

1.2.2. Rôle de l'oxygène

Pour germer, la plupart des semences exigent de l'oxygène qui est nécessaire à la respiration pour la production d'énergie sous forme d'ATP (Raymond *et al.*, 1982).

Lors du semis, la concentration en oxygène au niveau de la semence est égale à celle de l'atmosphère, soit 21%. La formation d'une croûte saturée en surface, la forte activité des microorganismes du sol, ou la saturation en eau du sol autour de la semence peuvent conduire à l'apparition de conditions hypoxiques au sein du lit de semences pendant la germination (Richard et Boiffin, 1990).

La semence de carotte étant essentiellement à réserves lipidiques, on peut s'attendre à ce qu'elle présente une forte sensibilité à l'hypoxie (Al-Ani *et al.*, 1985). Effectivement, une pression partielle en oxygène inférieure à 15%, même temporaire, diminue la vitesse de germination des semences à 20°C, voire inhibe la germination chez certaines variétés (Corbineau *et al.*, 1992). La betterave sucrière présente des seuils de sensibilité plus bas : la germination des semences à 20°C est ralentie en-dessous d'une concentration en oxygène de 10% et inhibée à une concentration de 1%. (Richard *et al.*, 1989). Dans le cas du blé, la germination de la semence à 25°C n'est ralentie qu'à une concentration inférieure à 4% et inhibée en-dessous de 0,01% (Al-Ani *et al.*, 1985).

1.2.3. Rôle de la température

La température joue un rôle important sur la vitesse des réactions biochimiques et donc sur la durée de la phase de germination des semences (Côme, 1975 b). La température joue également un rôle indirect sur la germination par interaction avec les autres facteurs du milieu, par exemple l'oxygène (Côme, 1975 b).

Dans le cas de la carotte, Bierhuizen et Wagenvoort (1974) ont déterminé une température minimale de 1,3°C et une gamme de températures optimales de 11 à 25°C. Les résultats expérimentaux obtenus par Corbineau *et al.* (1992) indiquent des températures de référence plus élevées avec un minimum de 5°C et une gamme optimale de 20 à 30°C. Les travaux de Gray (1979) montrent que la germination est optimale entre 15 et 25°C, et que la réponse de la germination des semences de carotte à la température est liée aux conditions de production de ces semences.

1.2.4. Influence de la constitution et de la qualité des semences

Certaines semences s'imbibent mais ne montrent pas de signe de croissance de l'embryon, on les qualifie alors de dormantes (Côme, 1970). Cette dormance peut être inhérente à l'embryon et imputable à une immaturité physiologique de la semence bien que celle-ci soit morphologiquement mûre (Côme, 1970). La dormance peut être d'origine tégumentaire lorsque l'embryon isolé est capable de germer. Les téguments peuvent contenir des substances inhibitrices ou être imperméables à l'oxygène ou opposer une résistance mécanique à la percée de la radicule (Côme, 1970).

La semence de carotte ne présente pas de dormance particulière (Corbineau et Côme, 1989). Cependant les lots de semences présentent une forte hétérogénéité de faculté germinative et de sensibilité aux facteurs du milieu. Cette sensibilité apparaît tout d'abord liée aux conditions de production de chaque semence sur la plante mère, à la place de la semence sur l'inflorescence et au degré de maturité au moment de la récolte (Gray, 1979). L'aptitude des semences à germer diminue lors de leur maturation et de leur conservation (Bonnet, 1991). Comme pour d'autres espèces elle est soumise à des influences génétiques (Dowker, 1978 ; Corbineau *et al.*, 1992). Austin et Longden (1967) ont montré que la germination dépend de la taille des semences de carotte sans que l'on puisse toutefois mettre en évidence un sens de variation stable.

1.2.5. Conclusion partielle sur la germination des semences de carotte

La germination des semences de carotte est en soi un facteur à l'origine de nombreux problèmes rencontrés lors de l'implantation. Elle est tout d'abord fortement sensible aux facteurs physiques du milieu, mais également soumise à une importante hétérogénéité liée au mode de production et de conservation des semences. L'étude des seuils de sensibilité et des causes d'hétérogénéité a déjà permis l'acquisition de connaissances précises sur cette espèce en matière de germination. La transposition des

démarches expérimentales menées sur d'autres espèces, paramétrées par les résultats acquis sur la carotte, permettrait d'être en mesure de prévoir l'effet des conditions de milieu rencontrées lors de cette phase, et d'en tenir compte quant à leurs répercussions sur l'implantation.

1.3. CROISSANCE SOUTERRAINE JUSQU'A L'EMERGENCE

On parle d'émergence ou de levée pour désigner l'apparition des parties aériennes d'une plantule à la surface du sol. La levée est donc consécutive à la croissance souterraine de la plantule jusqu'à la surface du sol. Elle dépend de l'élongation de l'organe qui entraîne les parties aériennes vers la surface ; c'est à dire de l'élongation de l'hypocotyle dans le cas de la carotte, plante à croissance épigée.

1.3.1. Processus de base intervenant dans la croissance des organes

Dans le cas des plantules à levée épigée comme la carotte, la croissance souterraine des plantules se manifeste par une modification de poids et de taille de trois séries d'organes dont les fonctions sont bien distinctes :

- l'hypocotyle qui s'allonge et permet l'émergence,
- les cotylédons qui assureront le début de la photosynthèse ultérieure,
- la racicule qui assure l'absorption d'eau et d'éléments minéraux du milieu extérieur.

Cette croissance en l'absence de lumière est régie par une double série de processus étroitement interdépendants :

- le transfert et la répartition des réserves initialement présentes dans la semence
- l'absorption d'eau et d'éléments minéraux en provenance du milieu extérieur.

Il faut d'ailleurs souligner que c'est de l'absorption d'eau que dépend directement l'accroissement de volume (et en particulier de longueur) de l'hypocotyle et de la racicule.

Dans le cas de la carotte, les réserves séminales sont initialement à l'extérieur de l'embryon. La croissance de la plantule nécessite tout d'abord un transfert des réserves de la semence vers la plantule. Dure (1960) évoque le fait que le transfert des réserves pourrait nécessiter des dépenses énergétiques importantes. Dans le cas des semences exalbuminées, les réserves séminales sont par contre transférées au sein des cotylédons au cours du développement de l'embryon sur la plante mère. La croissance souterraine est alors marquée par une redistribution des réserves des cotylédons vers l'hypocotyle et la racicule (Miller, 1910, sur tournesol ; Black, 1956 et 1957, sur trèfle).

L'élongation de l'hypocotyle correspond à un allongement cellulaire car il n'y a pas de multiplication cellulaire dans l'hypocotyle. Cet allongement cellulaire se produit dans la partie supérieure de l'organe, au niveau de la crosse dans le cas de l'hypocotyle de haricot

(Maeshima, 1990). L'allongement des cellules dépend de l'entrée d'eau dans les cellules qui est déterminée par le potentiel hydrique cellulaire défini de la façon suivante :

$$\phi_c = P + \pi_c$$

Le potentiel hydrique cellulaire ϕ_c , négatif, est la somme algébrique de la pression de turgescence des cellules P et de leur pression osmotique π_c . La pression de turgescence (P) est la pression exercée par le contenu cellulaire sur les parois cellulaires. Pour qu'il y ait allongement il faut que P soit supérieure à Y , valeur seuil d'extensibilité des parois (Lockhart, 1965). La pression osmotique π_c dépend de la nature et de la concentration des substances solubles contenues dans le milieu cellulaire.

La pression osmotique des cellules (π_c) étant initialement inférieure à celle du milieu extérieur, il y a entre le milieu cellulaire et le milieu externe (si celui-ci n'est pas lui-même fortement déshydraté) un gradient de potentiel qui provoque une entrée d'eau. Cette dernière s'accompagne elle-même d'une élévation de la pression de turgescence et d'une extension des parois cellulaires jusqu'à la limite d'extensibilité (Y). Un nouvel allongement des cellules par entrée d'eau n'est alors possible que si les parois se distendent (Hettiaratchi et O'Callaghan, 1974). Cette dernière favorise l'entrée de solutés osmotiquement actifs qui entraînent une diminution de π_c .

Les possibilités d'élongation de l'hypocotyle sont donc liées aux capacités d'ajustement osmotique cellulaire d'une part, ainsi que de la consolidation des parois cellulaires. Elles dépendent de l'accumulation et de l'hydrolyse de solutés osmotiquement actifs dans le contenu cellulaire, tels que des sucres solubles (glucose, fructose, saccharose), des sels minéraux (potassium, phosphore, sulfates, nitrates), voire d'acides aminés. Lors de son élongation, l'hypocotyle constitue un puits important des produits séminaux et d'éléments minéraux. Dans le cas du soja (Meyer et Boyer, 1981), ainsi que du tournesol (Kutschera, 1991), il y a transfert des réserves cotylédonaire dans l'hypocotyle. L'élongation de l'hypocotyle dépend également du fonctionnement de la racine lors de la croissance souterraine, puisqu'elle assure l'absorption d'eau et d'éléments minéraux du milieu extérieur. La régulation de la pression de turgescence des cellules met donc en jeu différents processus et fait sans doute intervenir des hormones (Goss, 1974).

1.3.2. Effet des facteurs externes

L'émergence des plantules apparaît déterminée par des interactions plus ou moins bien connues des facteurs physiques du milieu liés aux conditions climatiques rencontrées pendant la phase de germination-levée, qui entrent en interaction avec les techniques culturales adoptées (Gummerson, 1989). Les nombreux travaux réalisés sur l'étude des caractéristiques de l'émergence des plantules établissent des relations statistiques et empiriques entre les différents facteurs physiques du milieu et les cinétiques d'émergence obtenues pour une espèce donnée. De façon générale, ces modèles prennent surtout en compte les facteurs température et potentiel hydrique du sol qui jouent de façon interactive (Lindstrom *et al.*, 1976, sur blé d'hiver ; Schneider et Gupta, 1985, sur

maïs ; Sethi et Aggarwal, 1986, sur blé). L'absence de distinction entre les différentes étapes biologiques de la croissance souterraine des plantules ne permet pas de dissocier les effets respectifs des différents facteurs impliqués. On peut noter en effet de fréquentes confusions entre les répercussions sur la germination et sur la croissance souterraine des plantules.

Agissant sur la vitesse des réactions métaboliques, la température modifie l'allocation des réserves séminales principalement en ralentissant la croissance pondérale des organes. Dans le cas du trèfle, la température optimale de croissance est de 21°C ; des températures de 14°C ou de 28°C conduisent à un retard de croissance pondérale de la jeune plantule et à 7°C, la croissance pondérale de l'hypocotyle et de la radicule est inhibée (Black, 1955). Par ailleurs, dans le cas du maïs, une baisse de température conduit à une diminution du taux d'utilisation des réserves séminales (Derieux *et al.*, 1989).

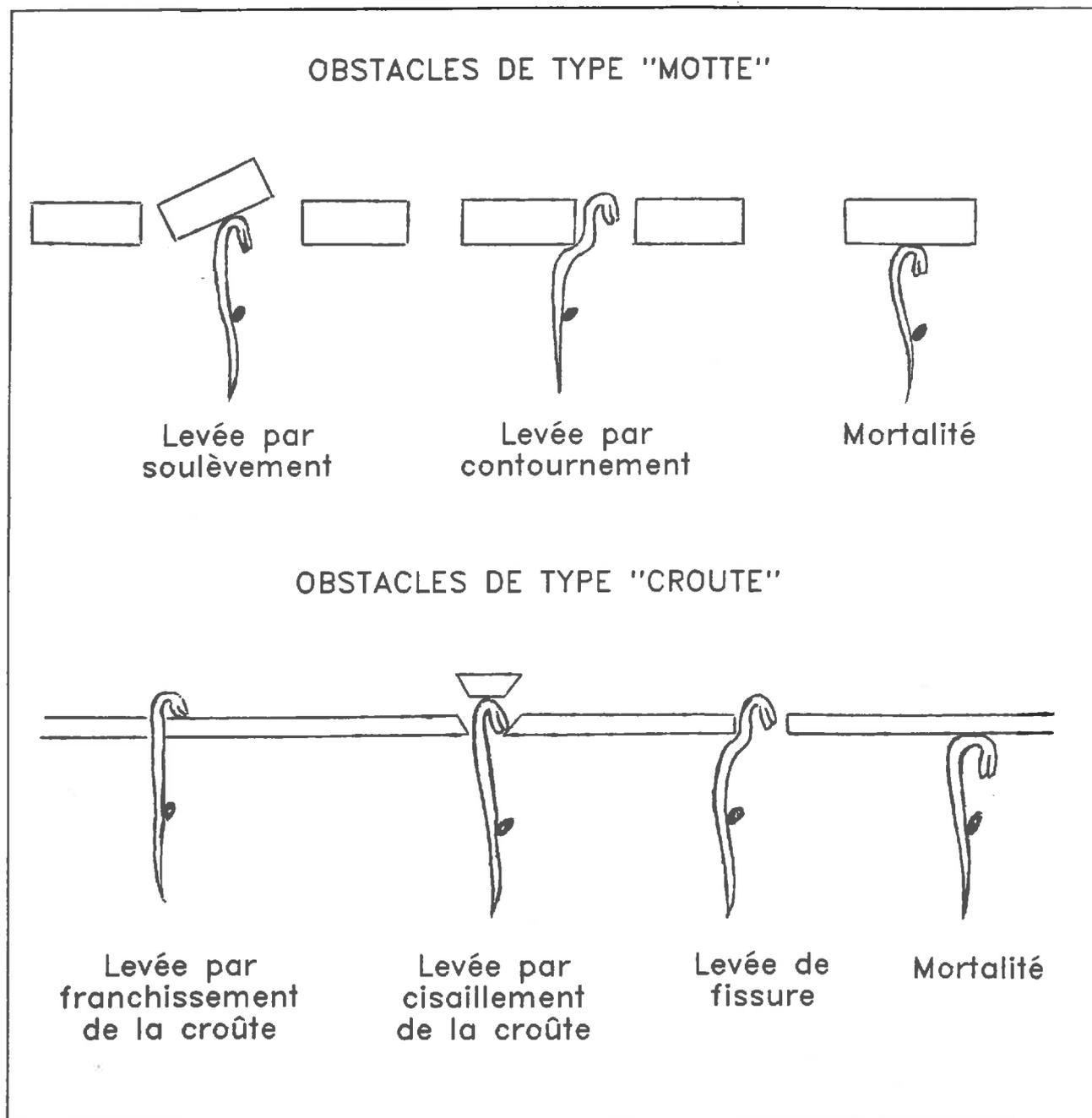
Une diminution de la température réduit la vitesse d'élongation et la longueur de l'hypocotyle (Blacklow, 1972 ; Miedema, 1982). En effet, la température joue sur les propriétés plastiques et de transport (élasticité et perméabilité) des cellules. Une baisse de la température pourrait donc réduire les possibilités d'allongement des cellules de l'hypocotyle (Hettiaratchi et O'Callaghan, 1974). Les faibles températures se traduisent donc par un ralentissement de l'émergence des plantules (Schneider et Gupta, 1985, sur maïs ; Charles *et al.*, 1991, sur fétuque).

La diminution du potentiel hydrique du milieu extérieur, en limitant l'entrée d'eau dans les cellules, ralentit voire empêche l'élongation de l'hypocotyle. Elle se traduit par une stabilisation de P à une valeur constante (Meyer et Boyer, 1972 ; Cosgrove, 1985). Il n'est donc pas surprenant que les faibles potentiels hydriques apparaissent également augmenter le délai à l'émergence des plantules (Schneider et Gupta, 1985 sur maïs ; Hanks et Thorp, 1956 et 1957, sur blé, sorgho et soja).

1.3.3. Rôle des obstacles mécaniques

Les obstacles mécaniques de surface rencontrés par les plantules peuvent être des fragments terreux (mottes) situés sur le trajet vertical de la plantule vers la surface du sol. Une croûte superficielle résultant de la dégradation de la structure de la surface du sol sous l'action des pluies, peut également constituer un obstacle mécanique à la levée. Selon le stade atteint par le processus de dégradation, les croûtes superficielles présentent différentes caractéristiques morphologiques (Boiffin *et al.*, 1990). Au début de ce processus apparaissent les croûtes de type structural, qui se forment par accumulation de particules fines détachées des mottes de surface. A un stade plus avancé, marqué par l'apparition fréquente d'excès d'eau à la surface du sol, une croûte sédimentaire peut alors se former par dépôt dans les micro-dépressions du sol.

Figure 1.3 Comportements possibles des plantules face à différents types d'obstacles superficiels.
(D'après Arndt, 1965, cité par Richard et Boiffin, 1990)



Les obstacles mécaniques s'opposent à l'émergence en empêchant l'élongation de l'hypocotyle de la plantule. La résistance R qu'ils exercent s'ajoute à la résistance des parois (Greacen et Oh, 1972). En présence d'une contrainte mécanique, il y a donc élongation si :

$$P > Y + R$$

La capacité d'allongement de l'hypocotyle face à une contrainte mécanique est appelée **force d'émergence**. Les caractéristiques de la force et les méthodes de sa mesure seront développées ultérieurement. Dans le cas de la carotte, aucune référence n'a été trouvée dans la littérature.

Les comportements de la plantule face à un obstacle, illustrés par la **Figure 1.3**, sont variés (Ardnt, 1965). Face à un obstacle de type motte, la plantule peut soulever ou contourner la motte; dans le cas d'une croûte, la plantule peut soit traverser, soit briser la croûte, soit contourner l'obstacle en passant par une fissure.

Plus la taille des mottes est grande, plus l'émergence est perturbée. Bouaziz (1987) a montré que face à des mottes de poids supérieur à 25 g, la vitesse et le taux de levées de plantules de blé sont diminués, le coléoptile ne pouvant plus soulever la motte et étant contraint de la contourner. Ces résultats coïncident avec les mesures de force d'émergence des plantules de blé qu'il a effectuées parallèlement indiquant des valeurs de l'ordre de 30-35 g. L'effet néfaste de la taille des mottes rencontrées est accru lorsque la profondeur de semis augmente (Hammerton, 1961, sur betterave sucrière).

Les mêmes résultats sont obtenus en présence de croûtes superficielles quel que soit leur mode de fabrication : croûtes fabriquées à partir de résine (Heather et Siczka, 1991, sur brocoli) ou croûtes fabriquées à partir de pluies simulées (Hegarty et Royle, 1976, sur choux ; Hadas et Stibbe, 1977, sur blé ; Sivaprasad et Sundara Sarma, 1987, sur pois et millet). L'importance des dégâts provoqués par une croûte superficielle dépend de plusieurs paramètres (Souty *et al.*, 1992 a) :

- épaisseur et compacité de la croûte formée, qui elle-même dépend de la quantité et de l'énergie cinétique des pluies reçues à partir du semis (Hadas et Stibbe, 1977 ; Sivaprasad et Sundara Sarma, 1987),
- cohésion de cette croûte, qui pour une texture donnée dépend de son état hydrique (Richards, 1953),
- précocité de sa formation par rapport à la cinétique de levée,
- caractéristiques propres à la plantule considérée, qui déterminent son aptitude à franchir un obstacle.

1.3.4. Rôle de la constitution et de la qualité des semences

Le poids des semences a une grande influence sur la croissance souterraine des plantules. Dans le cas du maïs, les petites semences présentent un moindre taux d'utilisation des réserves séminales (Abd el Rahman et Bourdu, 1986). Dans le cas du trèfle (Black, 1956 et 1957), le

poids des semences joue sur le poids des plantules mais ne modifie pas la répartition de matière sèche entre organes. L'influence du poids des semences est souvent rapproché de différences de taille d'embryon ou de quantité de réserves séminales. Dans le cas du blé, Bremner *et al.* (1963) puis Peterson *et al.* (1989) ont très nettement montré que l'effet du poids des semences est lié à la masse de réserves séminales. A partir de grosses et petites semences intactes, ramenées au même poids par ablation d'une partie de l'albumen, la différence entre tailles initiales disparaît.

Les caractéristiques de l'émergence apparaissent également déterminées par la taille des semences utilisées. Dans le cas de la carotte, le tri de semences de poids plus élevé augmente et homogénéise la levée des plantules (Austin et Longden, 1967 ; Currah et Salter, 1973 ; Salter *et al.*, 1981). Les travaux sur de nombreuses espèces montrent également des taux de levées supérieurs à partir de grosses semences conduisant à un peuplement végétal plus dense (sur trèfle : Black, 1956 et 1957 ; sur betterave sucrière : Scott *et al.*, 1974 ; sur blé : Carver, 1977 puis Hampton, 1981 ; sur espèces potagères : Benjamin, 1984 et 1987 b ; sur brocoli : Heather et Sieczka, 1991). Ce rôle du poids des semences peut être lié aux possibilités d'élongation supérieures dans le cas de grosses semences (Black, 1956) ainsi qu'à des forces d'émergence plus élevées (Sinha et Guildyal, 1979 ; Williams, 1956).

1.4. CROISSANCE AUTOTROPHE DES PLANTULES

Après émergence des plantules, les cotylédons apparaissent à la surface du sol et verdissent à la lumière. Ils commencent à photosynthétiser, ce qui constitue une nouvelle source de carbone pour les plantules. On peut penser que leur activité photosynthétique dépend fortement des conditions de croissance rencontrées au cours de la phase souterraine. En effet, dans le cas de la betterave sucrière, on observe une forte hétérogénéité des états de croissance à l'issue de la phase d'implantation. Celle-ci apparaît liée au déroulement de cette phase, avec une croissance moins importante de la plantule lorsque l'émergence est retardée (Durr *et al.*, 1992). Dans le cas du trèfle, la prolongation de la croissance hétérotrophe ne modifie pas la croissance ultérieure (Black, 1956 et 1957).

La transition entre hétérotrophie et autotrophie est marquée par une "crise de croissance" des plantules dans le cas du maïs (Bourdu et Gregory, 1983). La croissance de la racine est interrompue alors que se met en place la translocation des assimilats photosynthétiques des parties aériennes vers les parties souterraines. Grâce à des traçages isotopiques, Deleens *et al.* (1984) sur maïs et Pinto Contreras et Gaudillère (1987) sur blé ont montré que durant cette période, les réserves séminales servent préférentiellement de source de matériaux de structures tandis que les photosynthétats assurent un important métabolisme respiratoire.

Les études réalisées sur la croissance des plantules à la lumière mettent souvent en évidence l'effet du poids des semences (Black, 1956 et

1957, sur trèfle ; Scott *et al.*, 1974, sur betterave sucrière ; Benjamin, 1984 et 1987 b, sur espèces potagères). Le poids des plantules issues de semences de poids plus élevé est supérieur en début de croissance puis, les taux de croissance des plantules étant indépendant du poids des semences, cette différence initiale est maintenue jusqu'à l'entrée en compétition des plantules.

II - MAITRISE TECHNIQUE DE L'IMPLANTATION DANS LE CAS DE LA CULTURE DE CAROTTE

2.1. INVENTAIRE ET DESCRIPTION DES TECHNIQUES D'IMPLANTATION

2.1.1. Choix du matériel végétal

Dans le cas de la carotte, les problèmes de qualité germinative des semences sont connus. Les normes de commercialisation sont de 65% contre des normes de 85% pour les céréales en général et pour le maïs de 96%.

Les lots de semences issues de populations ne représentent plus que 20% des lots utilisés. Ils ont été remplacés par des lots de variétés Hybride F1 qui doivent permettre une plus grande homogénéité de réponse au niveau de la germination et de croissance de la jeune plantule (Buret, 1976).

Les semences actuellement commercialisées sont souvent des semences dites calibrées et graduées : ces semences triées sur leur largeur et leur longueur présentent un volume relativement homogène, ce qui augmente la précision de la densité de semis réalisée et doit homogénéiser la réponse des plantules (Buret, 1976).

La production d'hybrides F1 et les traitements effectués sur les semences ont fortement augmenté leur coût qui est de 2 000 à 6 000 F/ha contre 50 à 250 F/ha pour le blé ou 400 à 1 000 F/ha pour le maïs.

Les nombreux essais réalisés au champ ne permettent pas de dégager de tendance systématique caractérisant le comportement à la levée des différents calibres de semences. Ceci peut être rapproché de la variabilité des conditions de milieu rencontrées lors de ces essais, qui sont par ailleurs souvent mal caractérisées. De plus, le déroulement des phases de germination et de levée n'étant pas observé, on ne sait pas alors à laquelle des deux phases les variations de taux de levée sont imputables.

2.1.2. Préparation du lit de semences

La reprise des couches superficielles après labour vise à :

- affiner la couche de surface pour favoriser la germination des semences de petite taille et l'action des produits herbicides,
- ameublir le sol sur l'ensemble de la profondeur colonisée ultérieurement par les racines afin d'éviter les déformations racinaires.

Dans la pratique, la préparation des lits de semence se fait par un passage d'une herse alternative, combinée au semoir, ou au cultirateur. La couche ameublie, étant donnés les types de sols sur lesquels se cultive la carotte, est alors assez importante. Cela peut constituer ensuite une difficulté pour le fonctionnement du semoir et le positionnement des semences.

2.1.3. Densité de semis

Dans le cas de la carotte, la densité de semis est très variable et fixée par le type de production pratiqué. Les densités choisies sont très élevées par rapport aux objectifs de peuplement recherchés, par exemple :

- 500 à 600 graines semées au mètre linéaire pour une production de 250 à 350 carottes par mètre carré pour la production de petites carottes pour l'industrie;
- 100 à 120 graines semées pour obtenir environ 70-80 plantes par mètre carré pour les carottes de frais.

Mais les densités réelles sont plus imprécises du fait de la variabilité de forme, de rugosité et de poids des semences de carotte. En Pays Nantais, on utilise les semoirs pneumatiques (type Namète pour les graines nues, ou Millet pour semences enrobées) alors qu'en Manche on utilise encore beaucoup de semoirs mécaniques à godets moins précis quant au placement des semences (type Nibex ou Nodet Gougis). Les semences utilisées en Manche (ainsi que dans le Sud-Ouest, le Sud-Est et l'Ain) sont souvent nues ou pelliculées alors que les formes très variables des semences de carotte limitent la précision de la densité de semis. En revanche, en région Nantaise les semences enrobées sont plus souvent utilisées.

2.1.4. Placement des semences

Le placement des semences en largeur et l'écartement entre rangs est, comme pour le choix de la densité de semis, fonction de l'espace que l'on souhaite laisser à la plante pour son développement. Il peut se faire en ligne, sur bande ou à la volée. Dans le cas de la carotte, en Manche, le semis est un semis dispersé ou éclaté sur rangs larges de 5 à 10 cm et espacés de 20 à 40 cm. En région Nantaise, le semis est réalisé en ligne. Les semis sont réalisés à plat ou en butte pour favoriser l'écoulement d'eau et limiter les problèmes parasitaires.

La profondeur de semis recherchée est de 1 centimètre. Le contrôle de cette profondeur dépend du type de semoir utilisé et de son réglage. Le semoir doit en particulier créer à la base du lit de semence une couche rappuyée, qui permet ensuite le contrôle de la profondeur de placement des semences par l'élément semeur. Dans la pratique, la zone rappuyée est plus ou moins bien réalisée et le contrôle de profondeur de semis s'avère plus ou moins efficace selon les semoirs. Les profondeurs de semis peuvent être variables entre parcelles et irrégulières pour un même semis. Les travaux menés au S.I.L.E.B.A.N. (Villeneuve *et al.*, 1991) révèlent des variations de 1 à 5 centimètres alors que le réglage imposé correspond à un objectif de 1 à 1,5 centimètre.

2.2. BILAN

Les fortes densités de semis adoptées, par rapport aux objectifs de densités de peuplement, montrent le niveau élevé des risques envisagés de perte de plantules au cours de la phase de germination-levée. Le prix des semences étant élevé, la phase de semis apparaît fort coûteuse et met en évidence un intérêt économique supplémentaire à la maîtrise et à la réussite du semis et de l'implantation.

De nombreuses améliorations ont été apportées au calibrage, à l'enrobage et aux traitements des semences permettant d'améliorer la maîtrise des densités de semis, la qualité germinative des lots et de limiter les risques de pertes de plantules par parasitisme au cours des levées. Toutefois, les effets éventuels du calibrage des semences sur la croissance des plantules et leur taux d'émergence reste mal cernés.

Par tâtonnement empirique, l'évolution des techniques de semis a abouti à la pratique générale de semis très superficiels, que l'on peut mettre en relation avec la petite taille de la semence de carotte. En effet, si l'on considère globalement les différentes espèces cultivées, il y a une certaine corrélation entre les profondeurs de semis usuelles et la taille de la semence. Cependant, la recherche d'un semis superficiel augmente les risques de mauvaise imbibition en conditions sèches, dont la fréquence n'est pas négligeable. En tout état de cause, les informations empiriques dont on dispose ne permettent pas d'apprécier la nature et l'importance réelle des conséquences que peuvent avoir la variabilité effectivement constatée des profondeurs de semis, sur les taux de levée et la croissance ultérieure des plantules.

Etant donnés le degré d'affinement du lit de semence et les caractéristiques pédo-climatiques des régions de culture, le risque d'apparition d'obstacles superficiels apparaît très important. Ces obstacles peuvent fortement perturber les levées. Toutefois, les critères permettant de caractériser le type d'obstacle non franchissable par une plantule de carotte restent mal définis. Ainsi la gravité des dégâts possibles lors de l'apparition de ces obstacles et la nécessité de semer à nouveau restent difficiles à évaluer.

L'étude des techniques utilisées pour l'implantation de la culture de carotte conduit à constater que les faibles densités de levée et les

irrégularités de peuplement peuvent être rapprochées des caractéristiques des lits de semences préparés et du placement de celles-ci. Par ailleurs, la part de variabilité des levées liée aux caractéristiques des semences choisies reste mal cernée.

La grande instabilité des résultats des expérimentations au champ ne permet pas de mettre en évidence précisément l'influence de ces différents facteurs techniques, ni de les hiérarchiser. Une analyse en conditions contrôlées, permettant de relier cette influence à des variables physiques et biologiques bien définies apparaît nécessaire.

III – OBJECTIF ET DEMARCHE DE L'ETUDE

La perspective générale du travail entrepris est d'identifier les facteurs et processus responsables d'une mauvaise implantation, c'est à dire :

- de faibles taux de levées,
- des levées étalées,
- d'une croissance ultérieure hétérogène et lente.

On fait l'hypothèse que ces éléments sont fortement déterminés par les modalités de redistribution des réserves de la semence vers la plantule et ses organes. L'objectif de notre travail sera d'explicitier ces relations et d'examiner comment elles sont modulées par différents facteurs qui sont susceptibles de présenter dans la pratique, une gamme de variation importante : poids de semences, profondeur de semis, température, résistance mécanique des horizons de surface.

La démarche expérimentale adoptée pour cette étude consiste tout d'abord en une description de la croissance hétérotrophe de la plantule. Les observations et mesures effectuées portent sur :

- la croissance pondérale des différents organes,
- leur allongement, en particulier celui de l'hypocotyle qui entraîne la plantule vers la surface,
- l'évolution des cotylédons qui assureront la photosynthèse ultérieure.

L'étude de l'aptitude à l'émergence des plantules face à un obstacle mécanique, repose sur la mesure de la force d'émergence des plantules et de leur relation mécanique avec l'obstacle rencontré.

Ensuite, l'étude de la croissance des plantules à la lumière consiste à identifier les principaux paramètres des courbes de croissance et à déterminer leurs sens de variation en fonction des modalités de déroulement de la croissance hétérotrophe préalable.

Dans la dernière partie, les variantes expérimentales étudiées simulent des conditions réelles rencontrées au champ lors de la phase de germination-levée. On vérifie alors que les réponses des plantules en matière de levée et de croissance ultérieure sont conformes aux mécanismes et processus mis en évidence précédemment.

L'essentiel des expérimentations est réalisé en chambre de culture et sur substrat artificiel, de façon à pouvoir isoler les facteurs dont on

veut étudier les effets : on s'est donc efforcé de réaliser des conditions d'alimentation en eau, en oxygène et en éléments minéraux non limitantes pour la croissance et de contrôler le plus étroitement possible les propriétés mécaniques du milieu où s'opère l'élongation des organes.

Les expérimentations de la dernière partie sont réalisées en serre et sur un substrat de sol réel, de façon à obtenir des conditions proches de celles d'un semis en plein champ. Dans ce cas, l'objectif n'est plus de séparer strictement les facteurs, mais de vérifier que certains d'entre eux expriment leurs effets de façon prédominante par rapport à d'autres sources potentielles de variabilité du comportement des plantules (fluctuations climatiques, complexité mécanique et géométrique du milieu sol).

CHAPITRE II

DESCRIPTION DE LA CROISSANCE DES PLANTULES

DURANT LA PHASE HETEROTROPHE

Figure 2.1 Cinétiques de germination des différents lots disponibles (test I.S.T.A., 1985)

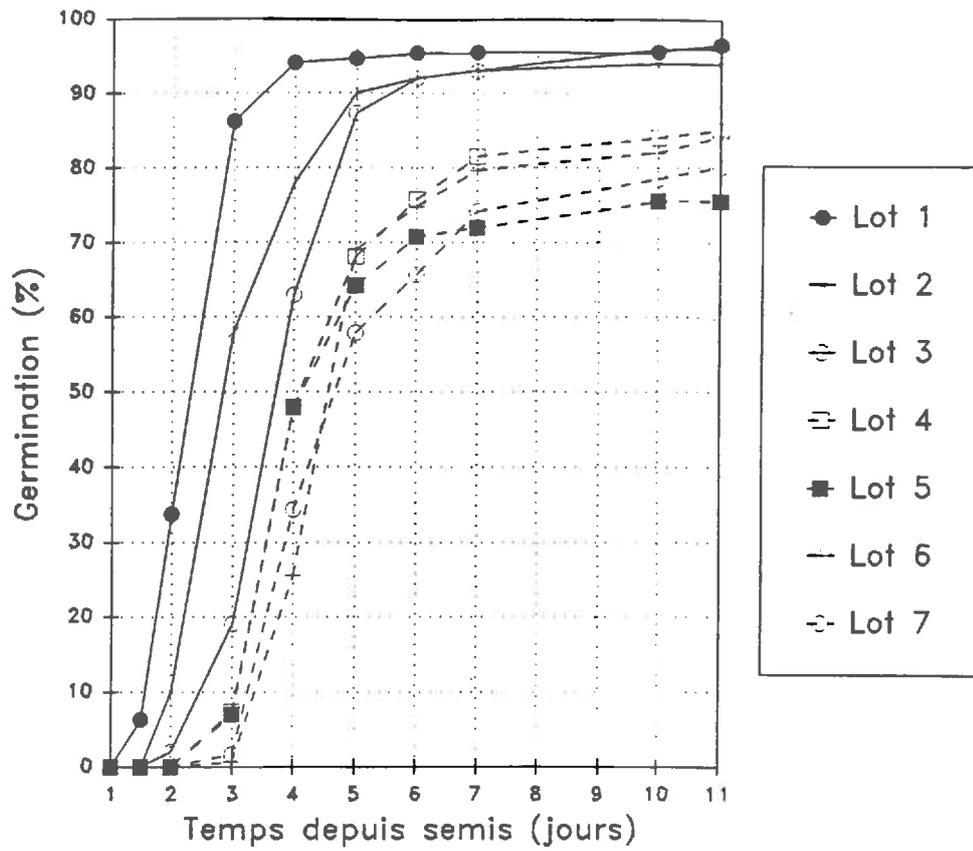
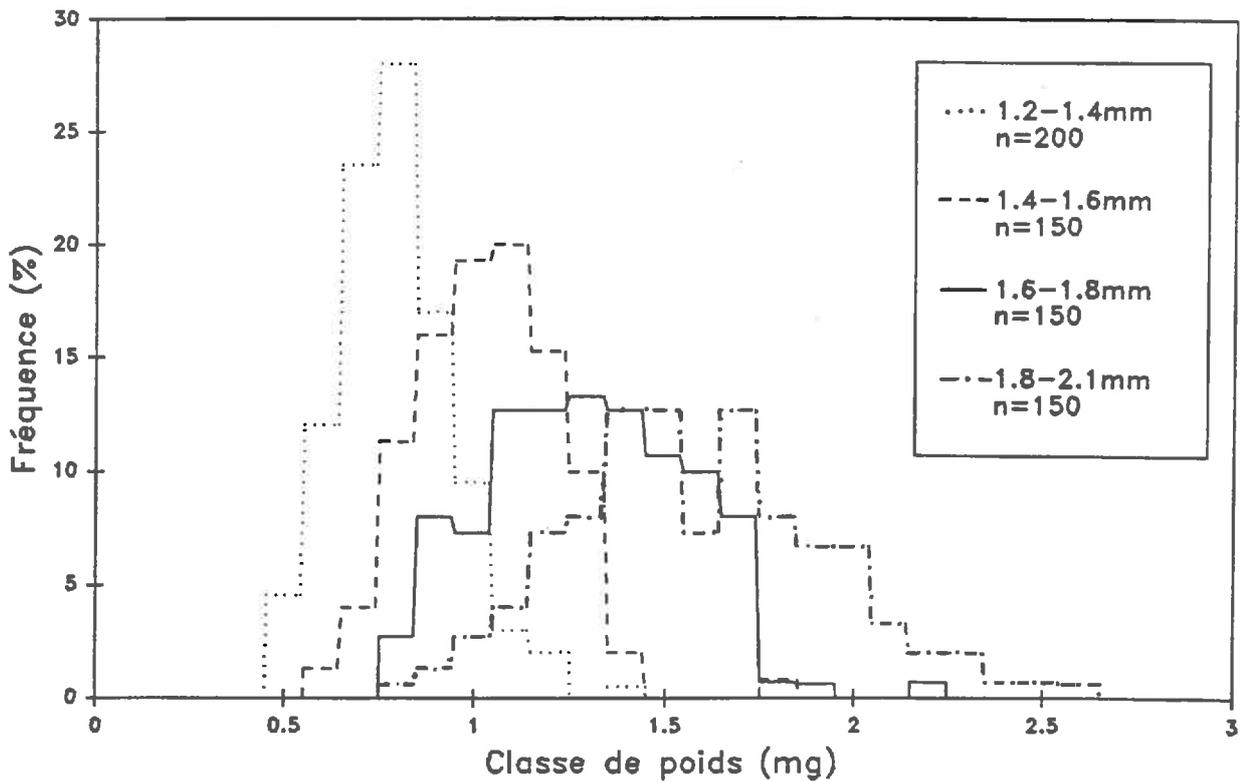


Figure 2.2 Histogramme de poids de semence de la variété Nandor pour chaque calibre



L'objectif de cette étude est de décrire et de comprendre le déroulement de la croissance hétérotrophe des plantules de carotte. Pour cela, les plantules sont maintenues à l'obscurité, afin de simuler leur croissance souterraine. Les observations et mesures effectuées portent sur :

- l'évolution morphologique de la plantule,
- son évolution pondérale et celle de ses organes,
- l'élongation de ces derniers.

Les conditions de culture ont été mises au point de façon à ce que ni l'alimentation en eau, en oxygène, en éléments minéraux, ni la contrainte mécanique du milieu de culture, ne soient limitantes pour la croissance des plantules.

Dans un premier temps, la croissance souterraine des plantules a été étudiée à 20°C, ce qui correspond à une température optimale pour cette phase de croissance (Bierhuizen et Wagenvoort, 1974 ; Corbineau *et al.*, 1992). Puis la croissance a été étudiée à 10°C, température se rapprochant de celles rencontrées dans les conditions naturelles de semis. Le deuxième facteur expérimental étudié est le poids des semences, compte-tenu de son influence sur la croissance des plantules, d'après la bibliographie.

L'étude portant sur la croissance des plantules après germination, on a retenu de travailler sur un lot de semences présentant une excellente qualité germinative, afin de minimiser la variabilité liée à cet aspect. Dans le même esprit, on a cherché à minimiser la variabilité des états de croissance des plantules liée à l'hétérogénéité des dates de germinations des semences dont elles sont issues.

I – MATERIEL ET METHODE

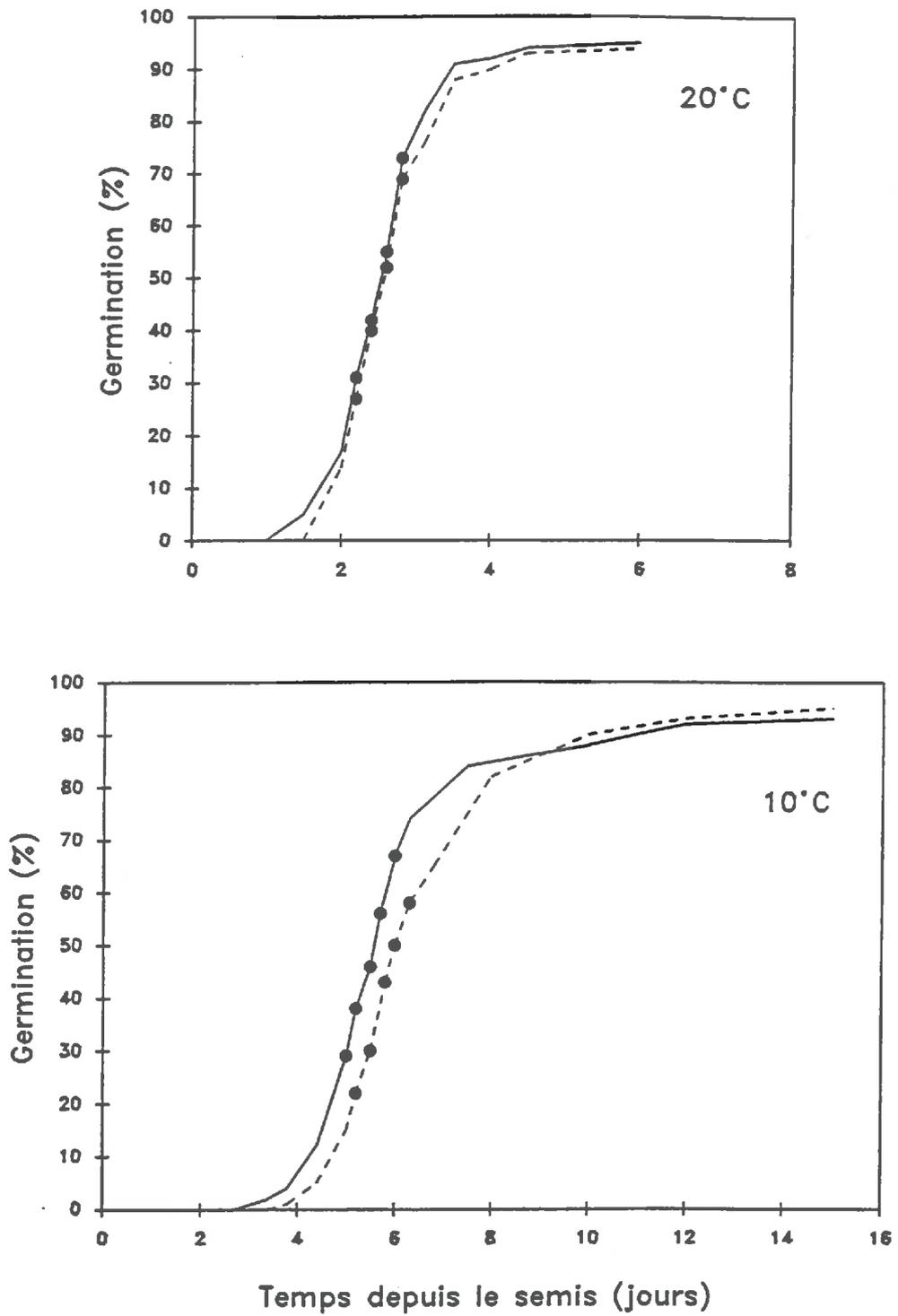
1.1. DISPOSITIF ET TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX

1.1.1. Matériel végétal utilisé

Les résultats des tests de germination réalisés sur différents lots de semences de carotte commercialisés sont représentés sur la Figure 2.1. On observe une forte variabilité des vitesses et taux finaux (obtenus 11 jours après semis) de germination, entre les 7 lots testés. Ceci illustre bien les problèmes de variabilité de la qualité germinative des lots de semences de carotte évoqués dans le Ch.I §1.2.4. Parmi ces différents lots, celui présentant la germination la plus rapide et homogène possible, ainsi qu'un taux final élevé, a été retenu. Il correspond à un lot de la variété NANDOR (Clause, type Nantaise améliorée). Il s'agit d'une variété hybride F1, ce qui permet également une plus grande homogénéité des plantules produites.

Les lots de semences de cette variété sont vendus sous plusieurs calibres, issus de tris sur la densité, la longueur et la largeur des semences. La répartition des poids de semences pour différents calibres est illustrée sur la Figure 2.2. On constate qu'à l'intérieur de chaque

Figure 2.3 Cinétiques de germination et semences transplantées (●) (—) GS, (---) PS



calibre, il persiste une forte variabilité du poids des semences qui est d'autant plus importante que le calibre est élevé. D'après les observations visuelles, on note que cette variabilité de poids correspond à des tailles différentes de semences au sein d'un même calibre, révélant ainsi l'imprécision des tris effectués. Pour les deux plus gros calibres, on observe effectivement la présence de petites, de moyennes et de grosses semences. Le calibre choisi est de 1,60-1,80 mm, dans lequel ont été retenues après tri visuel, deux classes distinctes de poids de semences :

- de 0,5 à 1,0 mg, classe désignée par la suite par le sigle PS (petites semences),
- de 1,6 à 2,2 mg, classe désignée par la suite par le sigle GS (grosses semences).

Ces deux classes ne représentent pas des catégories extrêmes de poids de semences de carotte (Cf. Figure 2.2). Dans chaque classe, le poids individuel des semences est enregistré avec une précision de 2 µg.

Pour réduire la variabilité liée à l'hétérogénéité des dates de germination des semences, on a sélectionné, pour l'étude de la croissance des plantules, des semences à dates de germinations voisines. La Figure 2.3 montre que les semences ainsi retenues, représentent 40 à 50% des semences initialement utilisées. Ce sont celles qui ont germé entre 2,4 et 3 jours après semis à 20°C, et entre 5,2 et 6,3 jours après semis à 10°C. Les semences ainsi sélectionnées, dont la date de germination est connue individuellement avec une précision de 3 heures, sont transplantées, sur le milieu de culture, au fur et à mesure des germinations. La connaissance de la date de germination de chaque semence permet, pour toutes les plantules étudiées, de ramener leurs évolutions morphologique et pondérale, à une même origine de temps correspondant pour chaque individu au début de croissance.

1.1.2. Conditions de culture

Les expériences ont été réalisées en enceinte climatisée, à 20°C ou à 10°C.

Le support de culture est du sable de Fontainebleau d'une granulométrie de 150 à 210 µm, dont sont remplis des pots de 6x6x7 cm. La densité apparente sur l'ensemble du pot est de 1,43. Ce support permet une répartition rapide et homogène de la solution apportée pour l'alimentation hydrique et minérale des plantules. Ce matériau a également été choisi pour minimiser les risques de contrainte mécanique à la croissance des plantules.

L'humidité pondérale du milieu de culture a été définie de façon à éviter les risques de stress hydrique et d'anoxie pour les plantules. L'humidité pondérale de 20% retenue, représente un compromis permettant de satisfaire leurs besoins en eau et en oxygène. Elle correspond à un faible potentiel hydrique en valeur absolue (inférieur à 20 mb, Annexe 1), ainsi qu'à une porosité libre à l'air calculée de 17%. Ces valeurs peuvent être jugées comme non limitantes pour la germination de la betterave sucrière (Richard, 1988). On a vérifié que ces conditions permettaient une germination optimale des semences de carotte. Ces références, établies sur la germination, ont été considérées comme adéquates pour la croissance des plantules.

Les travaux de Mac Williams *et al.* (1970) montrent, sur différentes espèces prairiales, une utilisation précoce par la plantule des éléments minéraux apportés dans le milieu, avant la croissance autotrophe. Ici, l'alimentation minérale des plantules a été assurée grâce à une solution nutritive adaptée à la croissance des jeunes plantules (Saglio et Pradet, 1980). L'effet de différentes doses de cette solution a été testé sur la vitesse de levée et sur la croissance après-émergence des plantules de carotte. La dose choisie permet des levées plus rapides et correspond au plateau de la courbe de réponse de la croissance après-émergence. La composition de cette solution et les résultats des expériences préliminaires portant sur son emploi sont reportés en Annexe 1. Cette solution est apportée lors de l'humectation du sable avant et après la transplantation des graines germées. Par la suite, l'humidité du milieu de culture, contrôlée par pesée des pots, est maintenue constante par apport d'eau déminéralisée tous les deux jours.

Les semences sont transplantées à raison de 5 par pot, puis recouvertes de 1 cm de sable. La position de chaque semence étudiée est repérée précisément dans chaque pot.

Une expérience additionnelle a été réalisée afin de compléter l'étude de l'élongation des plantules, à 20°C à l'obscurité, en modifiant les conditions de semis. En effet, la technique de semis adoptée dans la 1ère expérience pouvait engendrer une contrainte mécanique à la croissance des plantules. Dans la 2ème expérience, les semences germées ont été placées à la pince, dans des conduits verticaux pratiqués dans le sable, et non bouchés.

1.2. PROTOCOLE EXPERIMENTAL

Les prélèvements sont effectués tous les jours ou tous les deux jours, suivant les variantes expérimentales, et portent sur 10 plantules (soit 2 pots). Pour chaque prélèvement, les dates de germination des semences dont sont issues les plantules prélevées sont les plus proches possible, dans la gamme des dates déjà sélectionnées. Par cette procédure, chaque point de

Figure 2.4 Description d'une plantule de carotte et principe de séparation (<----->) des différents organes

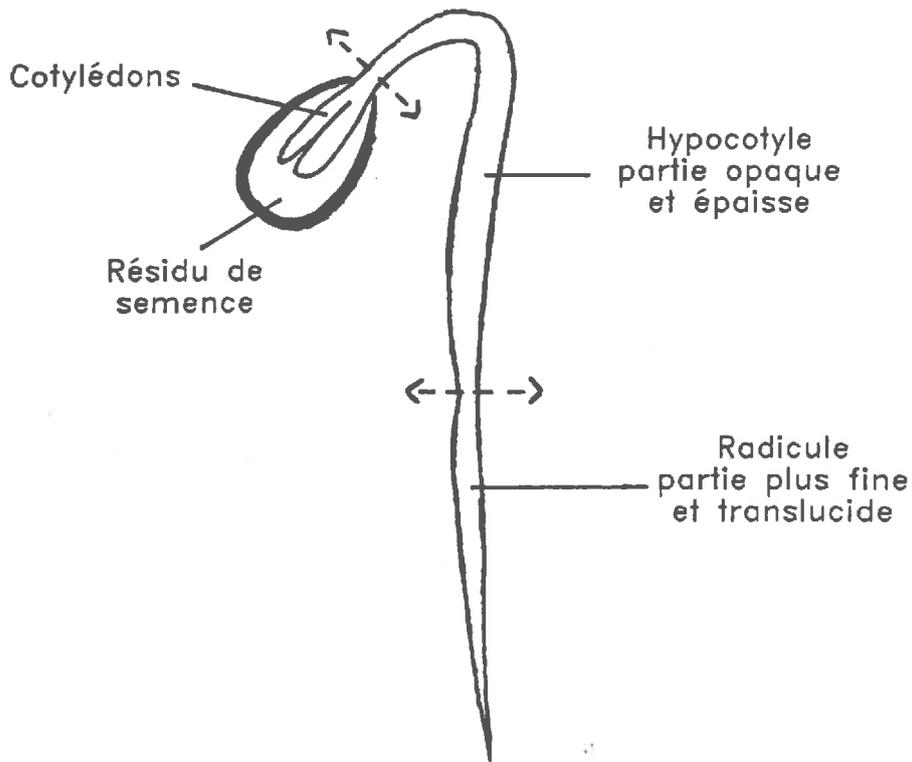
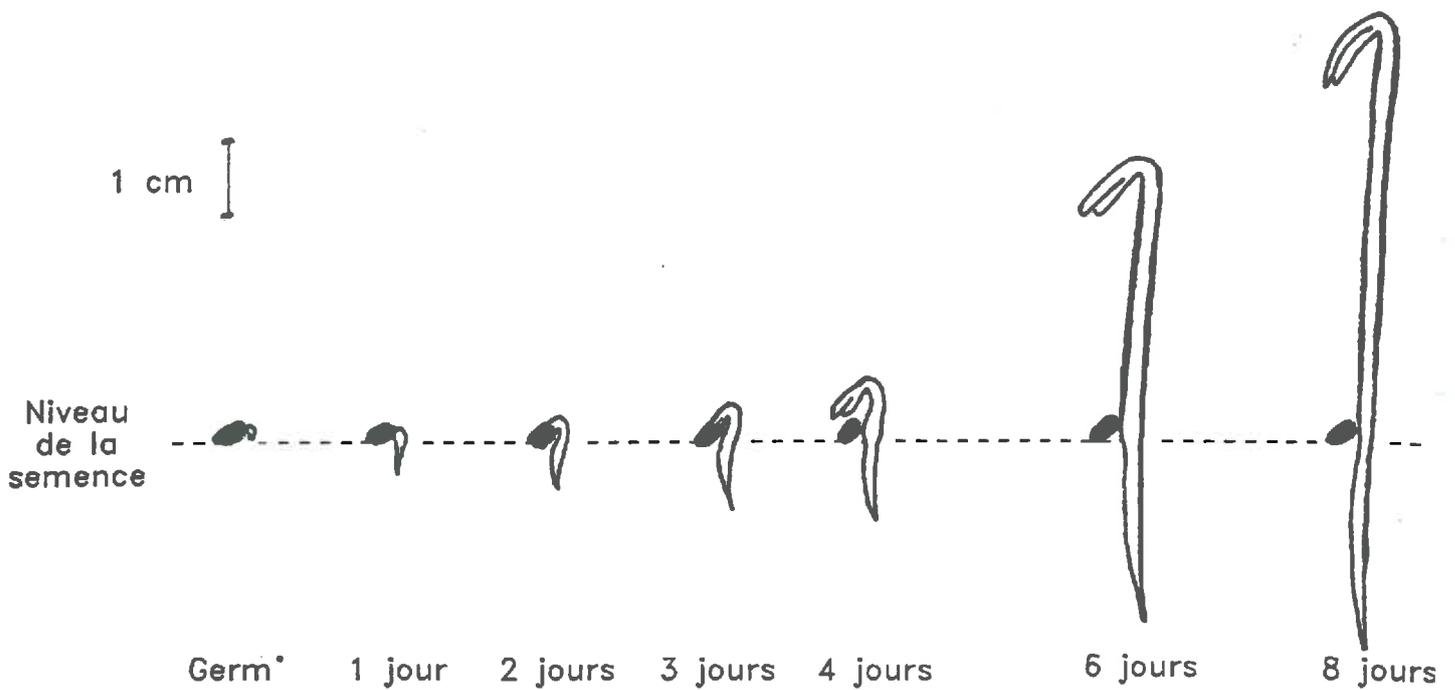


Figure 2.5 Evolution morphologique d'une plantule de carotte au cours de sa croissance souterraine (Temps de déroulement à 20°C)



mesure illustré par la suite (correspondant à la moyenne des résultats obtenus pour cet échantillon de 10 plantules) peut être représenté avec un minimum d'imprécision sur la détermination de l'abscisse-temps.

Dans un premier temps, la morphologie des plantules prélevées est observée. On peut en distinguer les différentes parties, illustrées par la **Figure 2.4** : la radicule, l'hypocotyle et les cotylédons, ainsi que le résidu de la semence qui correspond aux téguments et au reste des réserves séminales.

La longueur de chaque organe est mesurée avec une précision de 0,5 mm. Le diamètre de l'hypocotyle et la largeur des cotylédons sont mesurés à l'aide d'une loupe équipée d'une échelle micrométrique permettant une précision de 0,05 mm. Ensuite les organes et les résidus de semences sont pesés séparément et individu par individu, après séchage à 80°C pendant 48 heures. Grâce au positionnement des semences dans les pots, chaque plantule observée peut être reliée au poids et à la date de germination de la semence dont elle est issue.

Dans la 2ème expérience réalisée en modifiant les techniques de semis, le poids de matière fraîche de chaque hypocotyle a également été enregistré avant séchage des échantillons.

II - RESULTATS

2.1. DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE DE LA CROISSANCE DES PLANTULES

L'évolution morphologique des plantules de carotte, maintenues à l'obscurité à 20°C, au cours du temps depuis la germination, est présentée sur la **Figure 2.5**.

Après la germination de la semence, la radicule, qui a percé les téguments de la semence, s'allonge vers le bas. L'hypocotyle se dégage de la semence et s'allonge en formant une crosse. Il entraîne vers le haut les cotylédons qui se dégagent progressivement de la semence. On retrouve ici le schéma de croissance de type épigée.

Au 4ème jour depuis la germination, les cotylédons - et donc la plantule - se séparent de la semence. Au-delà de 4 jours après la germination, l'élongation de l'hypocotyle vers la surface se poursuit. La crosse disparaît et on observe que l'hypocotyle devient de moins en moins épais.

Figure 2.6 Evolution pondérale du résidu de semence (●) et de la plantule (■) à 20°C

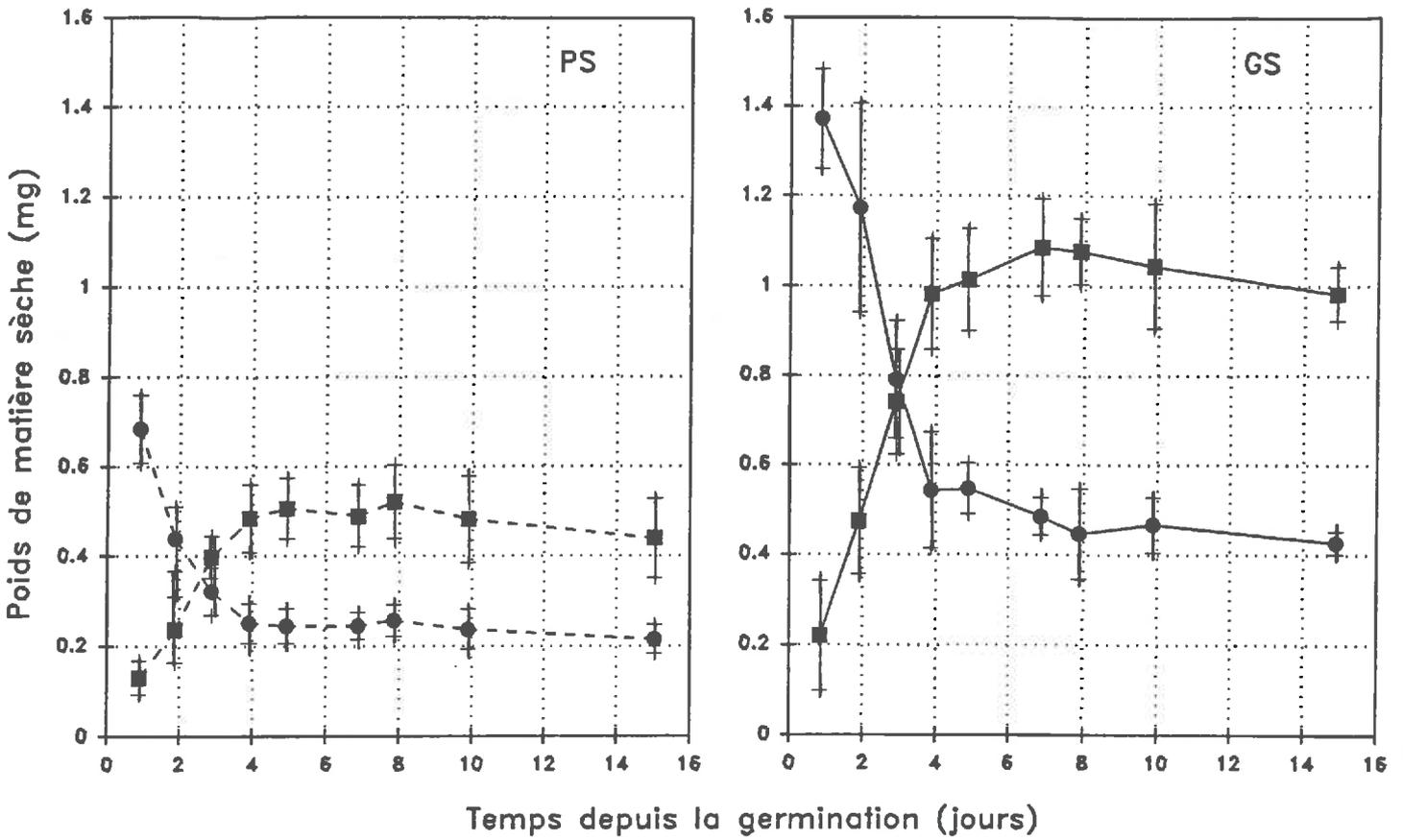
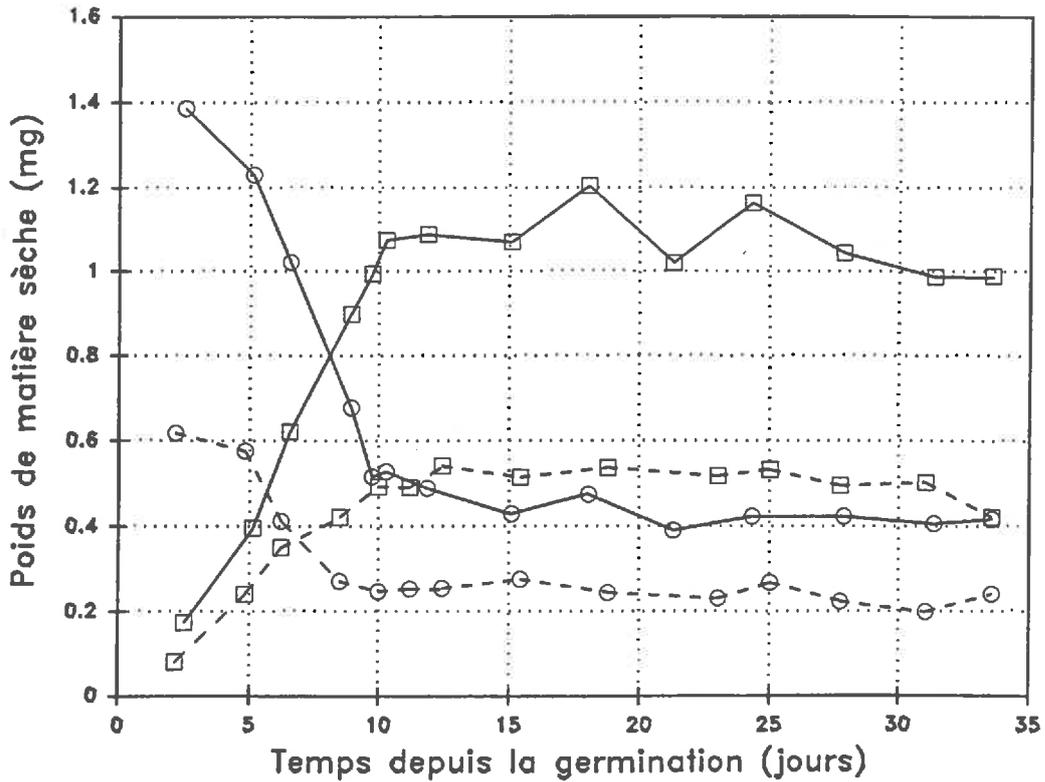


Figure 2.7 Evolution pondérale des résidus de semence (○) et des plantules (□) à 10°C (—GS, ---PS)



Durant toute la croissance à l'obscurité, aucun organe nouveau n'apparaît : ni racine secondaire ni ébauche de feuille.

A 10°C, l'évolution morphologique des plantules est identique mais plus étalée dans le temps : la séparation entre semence et plantule se produit environ 10 jours après la germination.

2.2. EVOLUTION PONDERALE DE LA SEMENCE ET DE LA PLANTULE

Les évolutions des poids moyens de matière sèche des résidus de semences et des plantules depuis la germination, à 20°C, sont présentées sur la **Figure 2.6**, pour les deux classes de poids de semences. Les tests statistiques de comparaison entre traitements expérimentaux des poids finaux atteints pour les résidus de semences et les plantules sont présentés en **Annexe 2A**.

Jusqu'au 4ème jour après la germination, le poids de matière sèche des plantules augmente fortement pour atteindre environ 0,5 mg pour les petites semences et environ 1,0 mg pour les grosses semences. Parallèlement le poids de matière sèche des résidus de semences chute.

Après le 4ème jour, les poids de matière sèche des résidus et des plantules se stabilisent, à des valeurs significativement supérieures dans le cas des grosses semences. La variabilité du poids de matière sèche des résidus de semences, illustrée par les écarts-type, diminue.

A partir du 8ème jour depuis la germination, on note une légère diminution du poids de matière sèche de la plantule, d'environ 10% par rapport au poids maximum atteint à 8 jours.

Les évolutions pondérales de la plantule et du résidu de la semence, à 10°C, sont présentées sur la **Figure 2.7**, pour les deux classes de poids de semences. La croissance de la plantule et la décroissance du poids du résidu de semence durent 10 jours. Les poids se stabilisent à des valeurs finales statistiquement non différentes de celles obtenues à 20°C.

2.3. EVOLUTION PONDERALE DES DIFFERENTS ORGANES

L'évolution des poids de matière sèche des organes des plantules issues de petites et grosses semences est présentée par la **Figure 2.8**, pour

Figure 2.8 Evolution pondérale des organes à 20°C (* cotylédons, ● hypocotyle, + radicule)

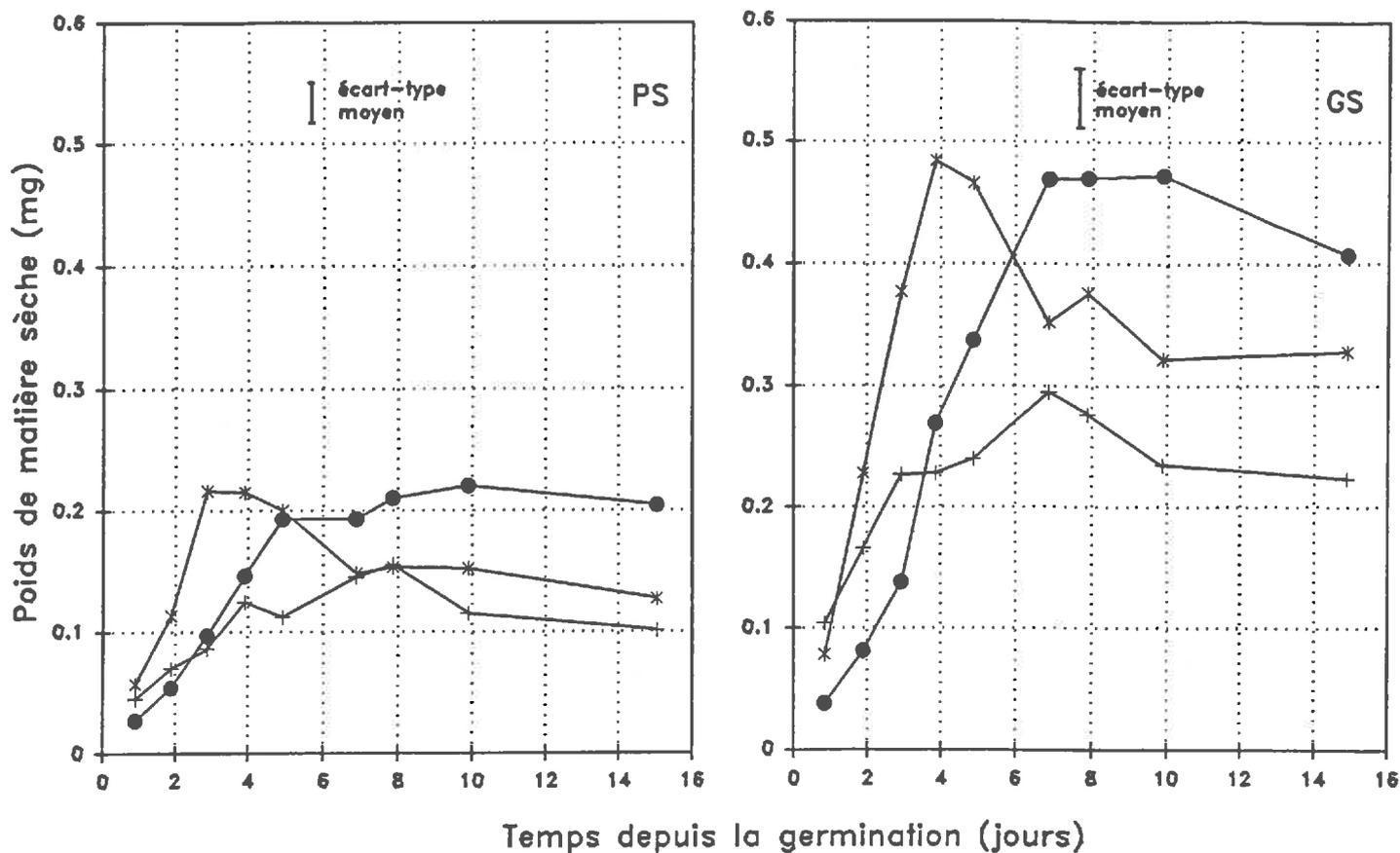
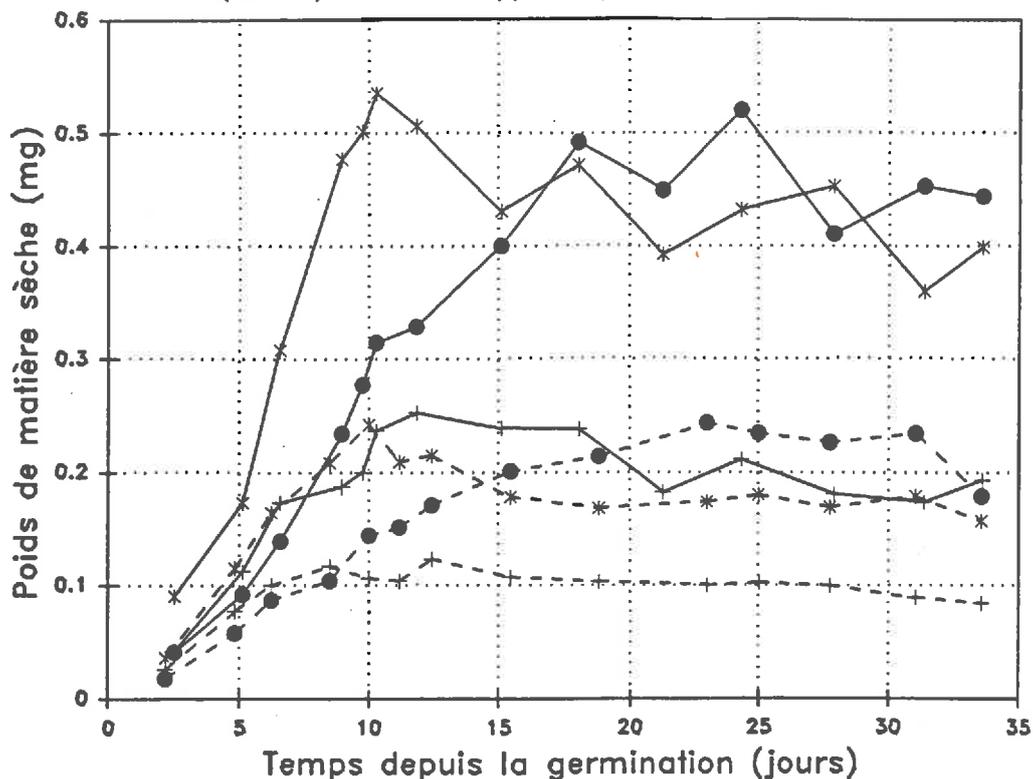


Figure 2.9 Evolution pondérale des organes à 10°C (---PS, —GS) (* cotylédons, ● hypocotyle, + radicule)



l'expérimentation menée à 20°C. Les tests statistiques réalisés sur les poids finaux atteints par les organes, entre traitements expérimentaux, sont présentés en Annexe 2B.

La période de croissance importante observée pour la plantule entière correspond à une augmentation du poids de matière sèche de chaque organe, jusqu'à 4 jours après la germination. La croissance des cotylédons apparaît plus importante : ils atteignent environ 0,250 mg pour les petites semences et environ 0,500 mg pour les grosses semences. L'hypocotyle et la radicule présentent des évolutions pondérales relativement semblables pour atteindre environ 0,100 et 0,200 mg respectivement pour les deux classes de poids de semences.

La stabilisation apparente ultérieure du poids de matière sèche de la plantule correspond à des évolutions pondérales très différentes pour les trois organes. Le poids de matière sèche de la radicule n'augmente pas et reste relativement stable. Le poids de matière sèche des cotylédons chute jusqu'à environ 0,150 mg et 0,300 mg respectivement pour petites et grosses semences. Le poids de matière sèche de l'hypocotyle continue à augmenter jusqu'à respectivement 0,200 et 0,500 mg.

A partir du 8ème jour après la germination, la perte de poids des cotylédons et l'augmentation de celui de l'hypocotyle s'arrêtent. Le poids de matière sèche de chaque organe est significativement supérieur (à 5%) dans le cas des grosses semences par rapport aux petites semences.

Les évolutions pondérales des organes à 10°C sont illustrées par la **Figure 2.9**. Elles sont ralenties par rapport à 20°C. Le poids des cotylédons augmente jusqu'au 10ème jour après germination puis chute jusqu'au 20ème jour. Comme à 20°C, les poids finaux diffèrent significativement entre classes de poids de semences. Aux deux températures, le poids atteint par l'hypocotyle est identique. En revanche, le poids de la radicule est supérieur à 10°C par rapport à 20°C, et celui des cotylédons est inférieur. Ces différences sont faibles, de l'ordre de 30 µg et 50 µg respectivement pour petites et grosses semences.

2.4. ELONGATION DES ORGANES

L'évolution des longueurs des organes des plantules issues des deux classes de poids de semences à 20°C, est présentée sur la **Figure 2.10**. Les tests statistiques réalisés sur les longueurs finales atteintes par les organes sont présentées en **Annexe 2C**.

Jusqu'au 4ème jour après germination, la croissance pondérale s'accompagne d'une élévation de chaque organe.

Figure 2.10 Evolution de la longueur des organes à 20°C
(—GS,—PS)

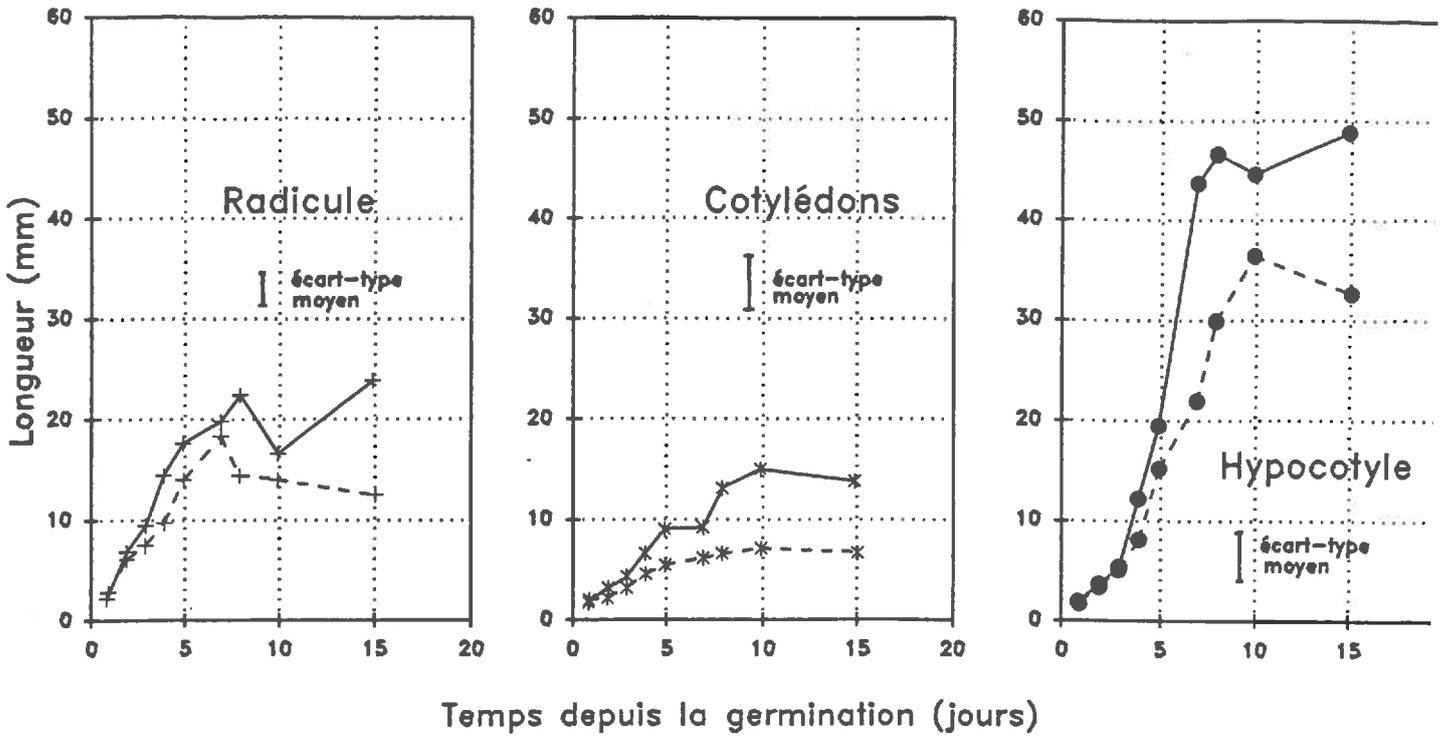
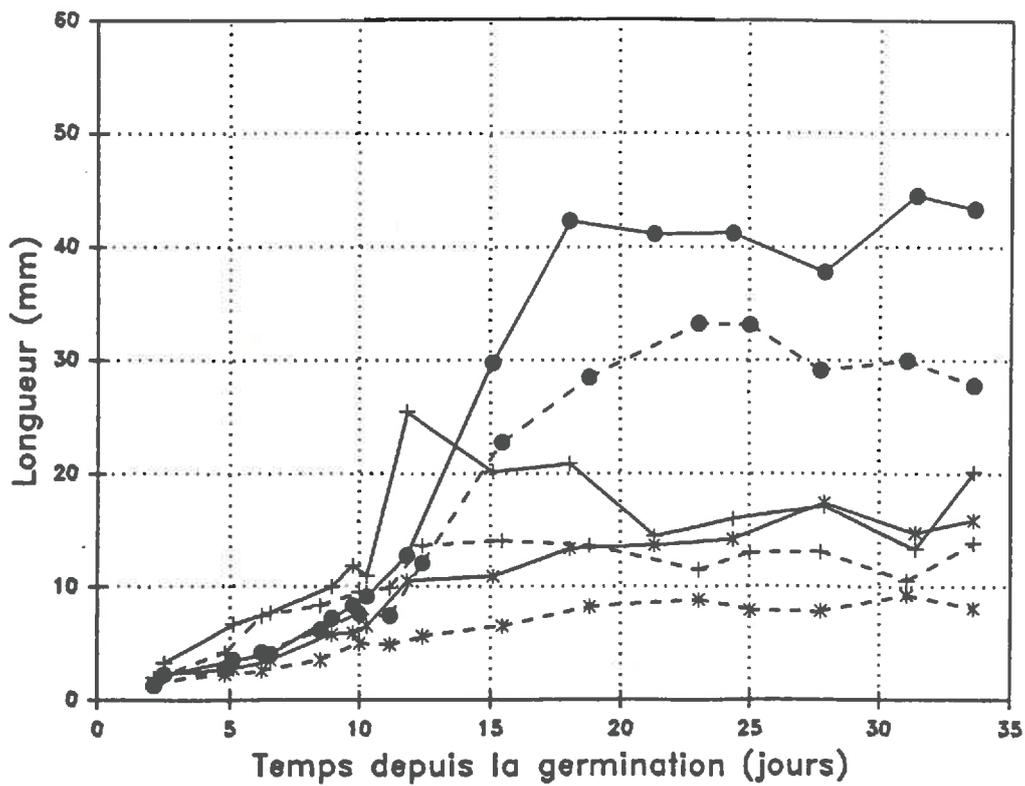


Figure 2.11 Evolution de la longueur des organes à 10°C
(+ radicule, * cotylédons, ● hypocotyle)
(—GS,—PS)



Ensuite, chaque organe continue à s'allonger, jusqu'au 8ème jour après germination. Chaque organe atteint alors sa longueur finale, qui est significativement supérieure dans le cas des grosses semences. La part d'élongation totale de la plantule réalisée entre le 4ème et le 8ème jour après germination est beaucoup plus importante au niveau de l'hypocotyle. La longueur de ce dernier quadruple, alors que pendant le même temps, les longueurs de la radicule et des cotylédons sont seulement doublées.

Par rapport aux résultats obtenus à 20°C, l'élongation des organes, présentée sur la Figure 2.11, est ralentie à 10°C. Il existe entre les deux températures, une différence faible mais significative des longueurs finales atteintes par chaque organe. Les longueurs atteintes à basse température sont inférieures d'environ 10% à celles obtenues à 20°C.

L'allongement de l'hypocotyle des plantules issues de petites et grosses semences, n'ayant subi aucune contrainte mécanique dans le cadre de la 2ème expérience, est illustré par la Figure 2.12. Pour les deux classes de poids de semences, il apparaît supérieur de 30 mm par rapport aux résultats précédemment obtenus dans la 1ère expérience (Cf Figure 2.10). Au début les cinétiques d'élongation des hypocotyles apparaissent identiques entre classes de poids de semences, alors qu'auparavant elles différaient dès le 6ème jour après germination. Seules les longueurs finales diffèrent et sont d'environ 60 mm pour les petites semences et de 75-80 mm pour les grosses semences.

III - DISCUSSION

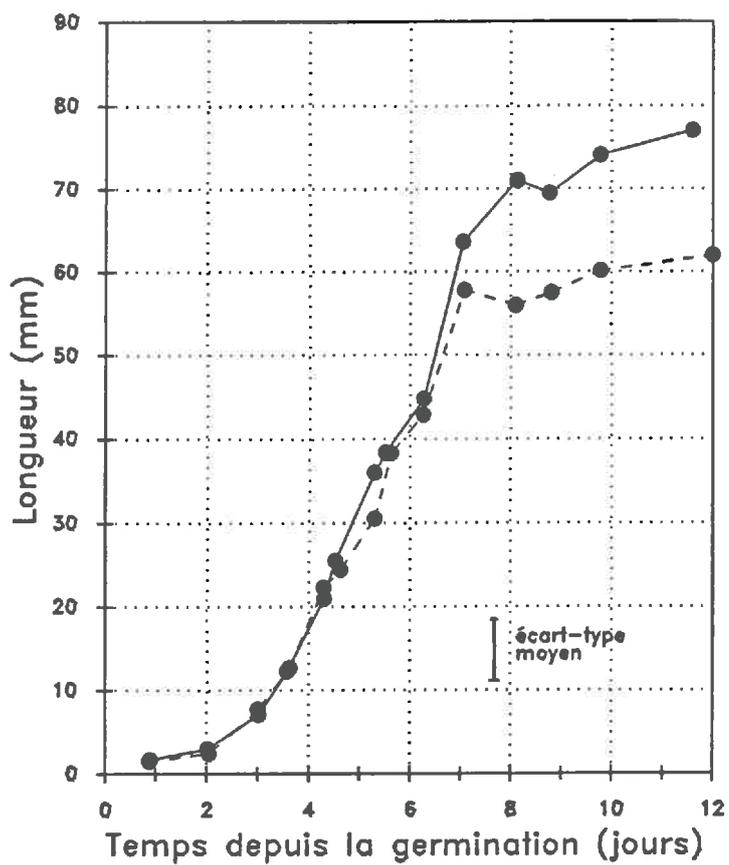
3.1. MISE EN EVIDENCE D'UN SCHEMA GENERAL DE CROISSANCE HETEROTROPHE

Les évolutions pondérales observées correspondent au bilan net de trois sources de variations du poids sec :

- les importations et exportations des réserves entre organes,
- les pertes par respiration,
- l'absorption minérale.

On ne dispose pas des dosages qui nous permettraient de distinguer ces trois flux. En effet, des pertes importantes en carbone pourraient être masquées par l'absorption d'éléments minéraux provenant du milieu extérieur. Ceci semble être le cas pour la betterave sucrière, dont le schéma de croissance hétérotrophe est similaire à celui de la carotte (Durr, travaux en cours). Cependant, on peut faire l'hypothèse que certaines étapes correspondent principalement à des transferts de réserves au sein de la plantule.

Figure 2.12 Elongation de l'hypocotyle (---PS, —GS) en l'absence de contrainte mécanique à 20°C



Quels que soient les traitements expérimentaux, les évolutions pondérales du résidu de la semence, de la plantule et de ses organes, présentent des allures communes. On distingue dans tous les cas trois phases de croissance des plantules de carotte.

La première phase est caractérisée par une croissance importante de la plantule qui s'accompagne d'une chute symétrique du poids du résidu de semence. Elle correspond à une augmentation de poids de tous les organes, principalement des cotylédons. Elle s'achève par la séparation mécanique entre la semence et la plantule. Il s'agit très clairement d'une phase de transfert des réserves séminales vers la jeune plantule, via les cotylédons qui se dégagent petit à petit du résidu de la semence.

Durant la deuxième phase de croissance, les poids de la plantule et du résidu de semence n'évoluent plus. L'évolution des trois organes est très différente. La radicule cesse sa croissance pondérale, les cotylédons présentent une perte de poids importante, alors que la croissance pondérale de l'hypocotyle se poursuit et que son élongation s'accélère. On peut interpréter cette étape comme une phase de redistribution des réserves séminales, essentiellement des cotylédons vers l'hypocotyle.

Au début de la troisième phase, la perte de poids des cotylédons de même que la croissance de l'hypocotyle s'arrêtent. La troisième phase se caractérise par une stabilisation de l'évolution pondérale et de l'élongation de tous les organes, tandis que le poids de la plantule diminue légèrement. Elle peut être interprétée comme une phase de stabilisation des transferts de réserves entre organes, les pertes respiratoires étant globalement compensées sur le plan pondéral, par l'absorption minérale.

Dans la bibliographie étudiée, il n'apparaît pas de description de la croissance hétérotrophe pour des espèces à semences albuminées et à croissance épigée. La 1ère phase de croissance observée dans le cas de la carotte représente alors un schéma qui peut être considéré comme spécifique de ce type d'espèce. Elle apparaît effectivement dans le cas de la betterave sucrière, espèce de même type dont l'étude de la croissance souterraine est actuellement en cours. La 2ème phase de croissance hétérotrophe, quant à elle, peut-être rapprochée du schéma de croissance souterraine observé dans le cas d'autres espèces végétales à levée épigée, mais dont les semences sont exalbuminées (tournesol: Miller, 1910; cacao: Goodall, 1949; trèfle: Black, 1955 et 1956). Pour ces espèces, les réserves séminales ont été accumulées dans les cotylédons sur la plante mère, et la perte de poids des cotylédons commence dès la germination, avec une redistribution continue des réserves au sein de la plantule vers l'hypocotyle et la radicule.

Figure 2.13 Evolution pondérale du résidu (●) et de la plantule (■) en valeur relative au poids sec initial des semences (---PS, —GS) à 20°C

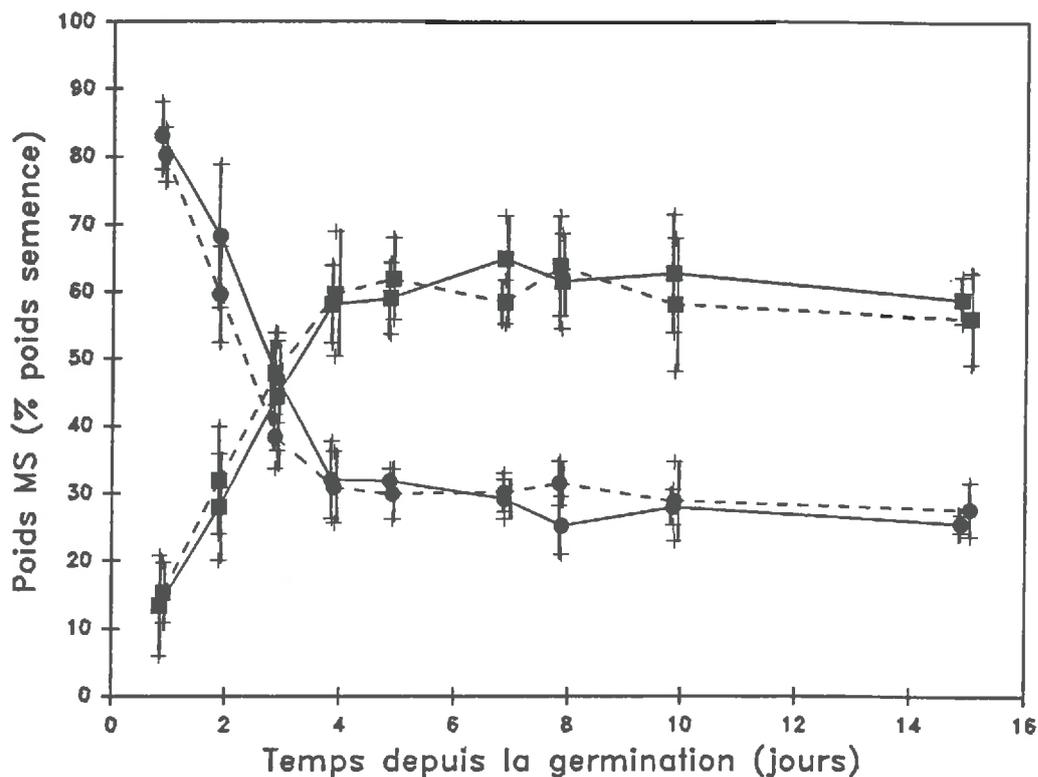
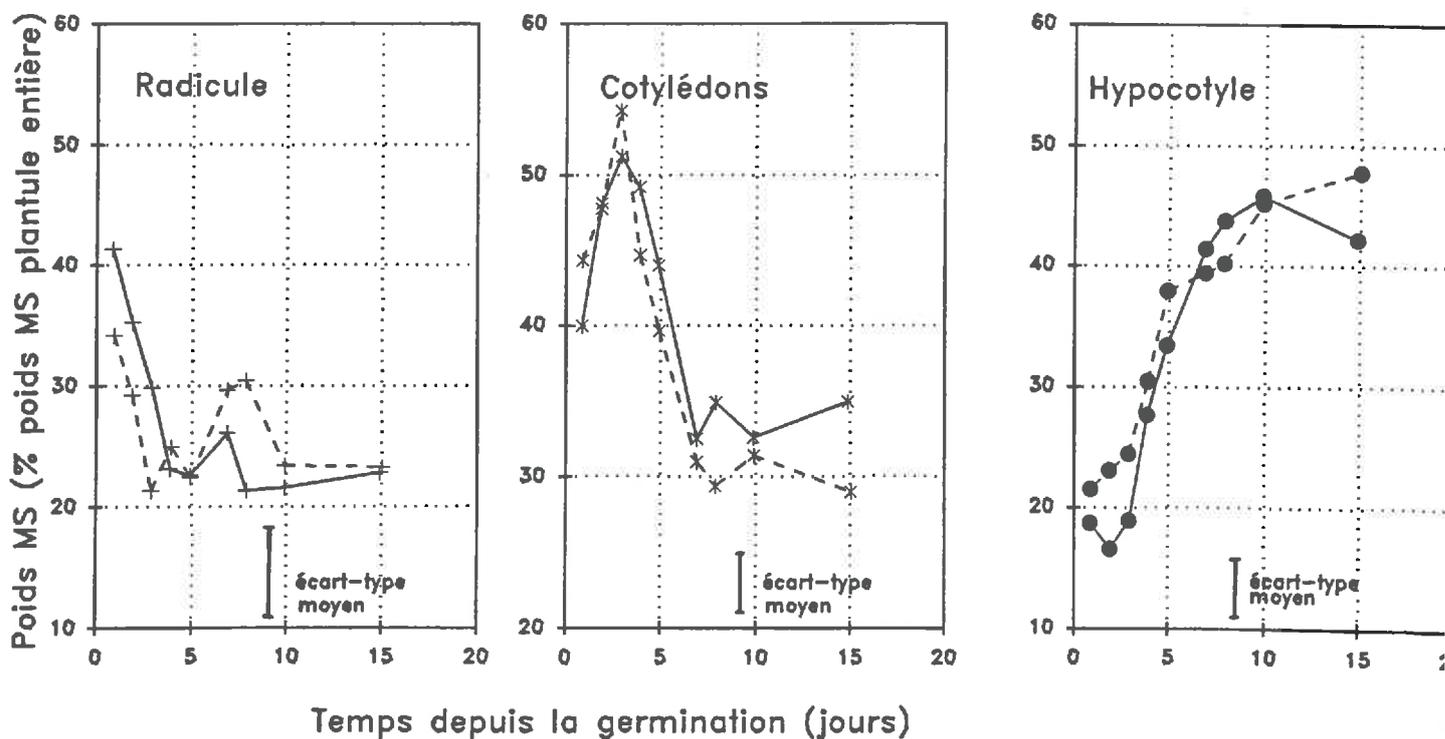


Figure 2.14 Evolution pondérale des organes (20°C) en valeur relative au poids de la plantule entière (—GS, ---PS)



3.2 EFFET DU POIDS DES SEMENCES ET DE LA TEMPERATURE

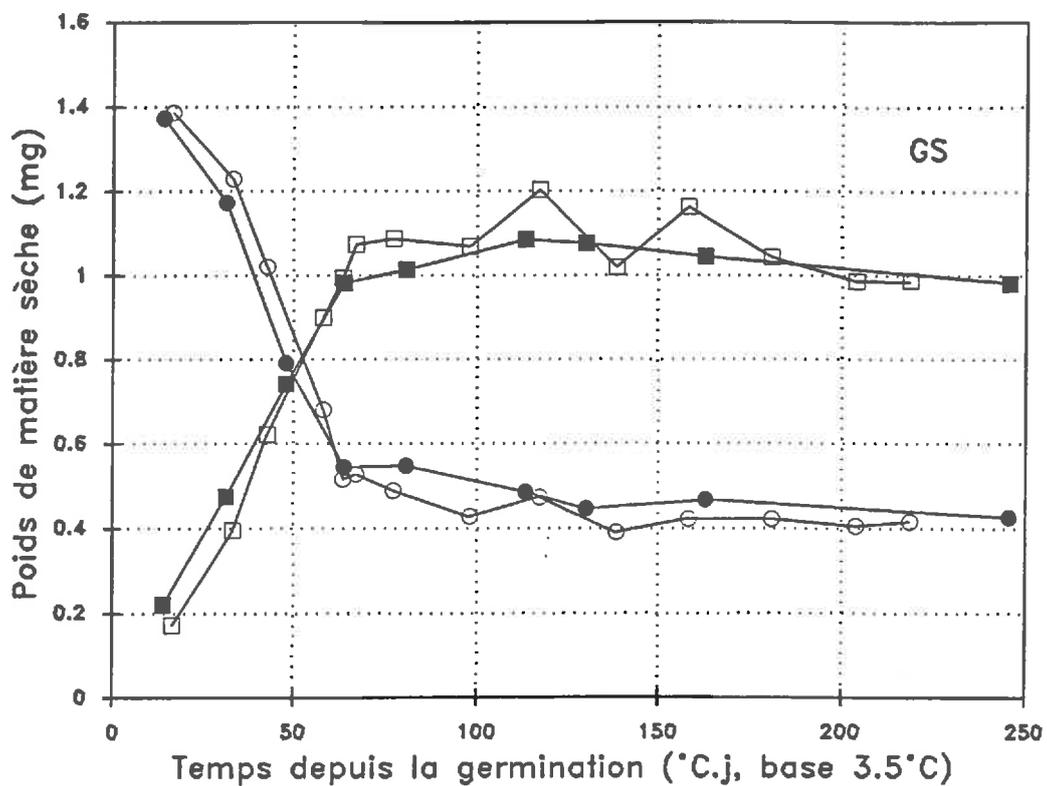
Les résultats obtenus ont montré que le poids de matière sèche et la longueur des organes diffèrent entre classes de poids de semences, et sont statistiquement supérieurs pour les plantules issues de semences de poids plus élevé. Ces résultats sont en accord avec les nombreux travaux réalisés sur l'effet du poids des semences, mettant en évidence une corrélation positive entre le poids des plantules et le poids des semences. Les travaux de Black (1955, 1956 et 1957) en particulier, réalisés à partir de trois classes de poids distinctes de semences de trèfle, montrent que l'on obtient trois gammes de poids de plantules différentes et croissantes, ainsi qu'une longueur finale de l'hypocotyle qui augmente avec le poids des semences. Ces travaux font également état d'un même taux de répartition de la matière sèche entre organes à tout moment de la croissance hétérotrophe des plantules, quel que soit le poids initial des semences.

Le fait de connaître le poids initial de chaque semence, dont la plantule et le résidu de semence sont issus, permet d'exprimer leurs évolutions pondérales en fonction du poids de matière sèche initial des semences. Comme le montre la Figure 2.13, dans le cas des résultats obtenus à 20°C, les cinétiques d'évolutions apparaissent alors identiques entre classes de poids de semences. Les écart-types sont fortement réduits par ce mode d'expression par comparaison avec les résultats présentés sur la Figure 2.6. Cette réduction montre la part importante de la variabilité des valeurs observées, liée à l'hétérogénéité des poids de semences au sein de chaque classe. Finalement, les poids de matière sèche de la plantule et du résidu de semences se stabilisent respectivement à environ 60 et 30% du poids de la semence. Ces valeurs obtenues diffèrent très légèrement entre classes de poids de semences, avec une part de la plantule inférieure de 3% dans le cas des petites semences. Ces différences sont attribuables à des proportions de téguments différentes, de 22% pour les petites semences contre 18% pour les grosses semences.

La répartition du poids entre organes (à 20°C) est illustrée par la Figure 2.14, où le poids de chaque organe est exprimé en pourcentage du poids total de matière sèche de la plantule. Au 4ème jour après la germination, les cotylédons représentent 50% du poids de la plantule et l'hypocotyle et la radicule représentent chacun 25%. Ensuite, la part de l'hypocotyle continue à augmenter jusqu'à environ 45% alors que la part des cotylédons se réduit à 30%, et celle de la radicule reste stable à 25%. On observe des répartitions de matière sèche entre organes très voisines pour les deux classes de poids de semences comme le montrent la Figure 2.14 et l'Annexe 2B.

Les résultats montrent que l'abaissement de la température de 20°C à 10°C se traduit essentiellement par un ralentissement de la croissance en poids et en longueur de la plantule et de ses organes.

Figure 2.15 Evolution pondérale du résidu (● 20°C, ○ 10°C) et de la plantule (■ 20°C, □ 10°C) en fonction du temps thermique écoulé depuis la germination



Les poids de plantule et du résidu de semence sont équivalents à 20°C et 10°C. Une température de 10°C n'est pas assez basse pour perturber les processus de croissance de la jeune plantule de carotte. En revanche, dans le cas du maïs, le passage de 24 à 12°C se traduisait par une utilisation plus poussée des réserves séminales, avec un résidu passant de 28 à 9% (Bourdu et Gregory, 1983 ; Derieux *et al.*, 1989). Cette utilisation supplémentaire des réserves séminales correspondrait à des pertes importantes en carbone à basse température (Penning de Vries et Van Laar, 1977). Le fait de ne pas avoir exploré de température plus basse que 10°C ne nous permet ni de confirmer ni d'exclure un comportement semblable des plantules de carotte.

L'élongation des organes est ralentie et également légèrement réduite à 10°C par rapport à 20°C. L'abaissement de la température se traduit donc par une diminution des potentialités d'allongement des organes, comme cela a souvent été montré (sur maïs : Blacklow, 1972, Miedema, 1982 ; sur trèfle : Black, 1955). Par ailleurs, sur trèfle, Black (1955) a observé un ralentissement de l'élongation de l'hypocotyle plus important que celui du transfert des réserves séminales. A même longueur de l'hypocotyle, cela se traduit par des répartitions des réserves entre les organes de la plantule dépendantes de la température.

De façon générale, on peut admettre que dans une certaine gamme de températures, les vitesses de variations pondérales et d'élongation sont linéairement liées à la température. Il est alors possible de donner une représentation homogène aux cinétiques obtenues à différentes températures, en substituant au temps un indice que l'on peut dénommer "temps thermique" exprimé en somme de degré.jours (Derieux et Bonhomme, 1982 ; Durand *et al.*, 1982). Cet indice peut se calculer de la façon suivante :

$$T = \sum_{j=1}^n [\overline{T}_j - T_b]$$

avec \overline{T}_j : moyenne des températures journalières enregistrées

si la température est constante T_j est égale à cette constante,

si la température est fluctuante $\overline{T}_j = \sum_{h=1}^{24} T_{hj} / 24$, T_{hj} étant la température relevée chaque heure

T_b : température dite "base" qui, en extrapolant la relation linéaire reliant la vitesse de croissance et la température, correspond à une vitesse de croissance nulle.

En exprimant les évolutions pondérales en fonction du temps thermique depuis la germination, en prenant une base de 3,5°C, on constate alors que les courbes se superposent, comme le montre la Figure 2.15 concernant l'évolution pondérale de la plantule et du résidu de semence. Le poids de matière sèche de la plantule et du résidu de semence se stabilisent à environ 65-70 degré.jours depuis la germination. En procédant par le même calcul, on peut noter que les arrêts de la chute de poids des cotylédons et de la croissance de l'hypocotyle se produisent à environ 130 degré.jours depuis la germination.

Figure 2.16 Evolution pondérale de la
plantule et du résidu de semence
depuis la germination

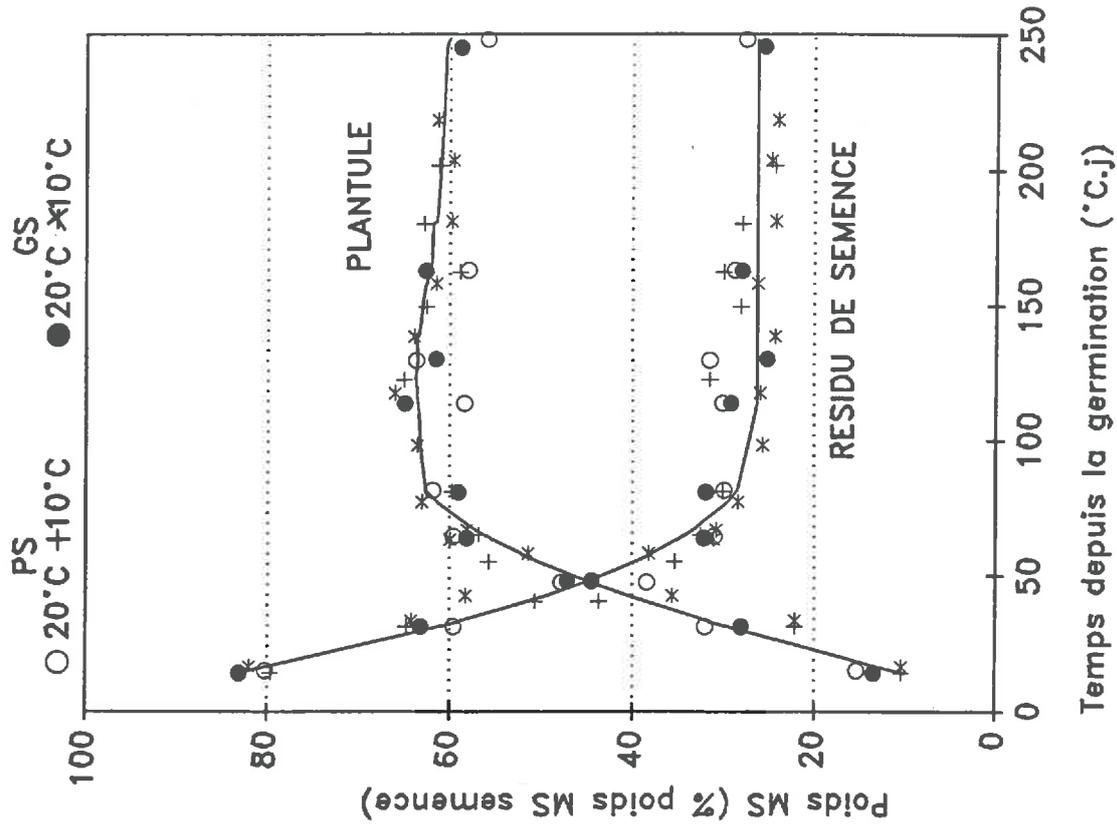
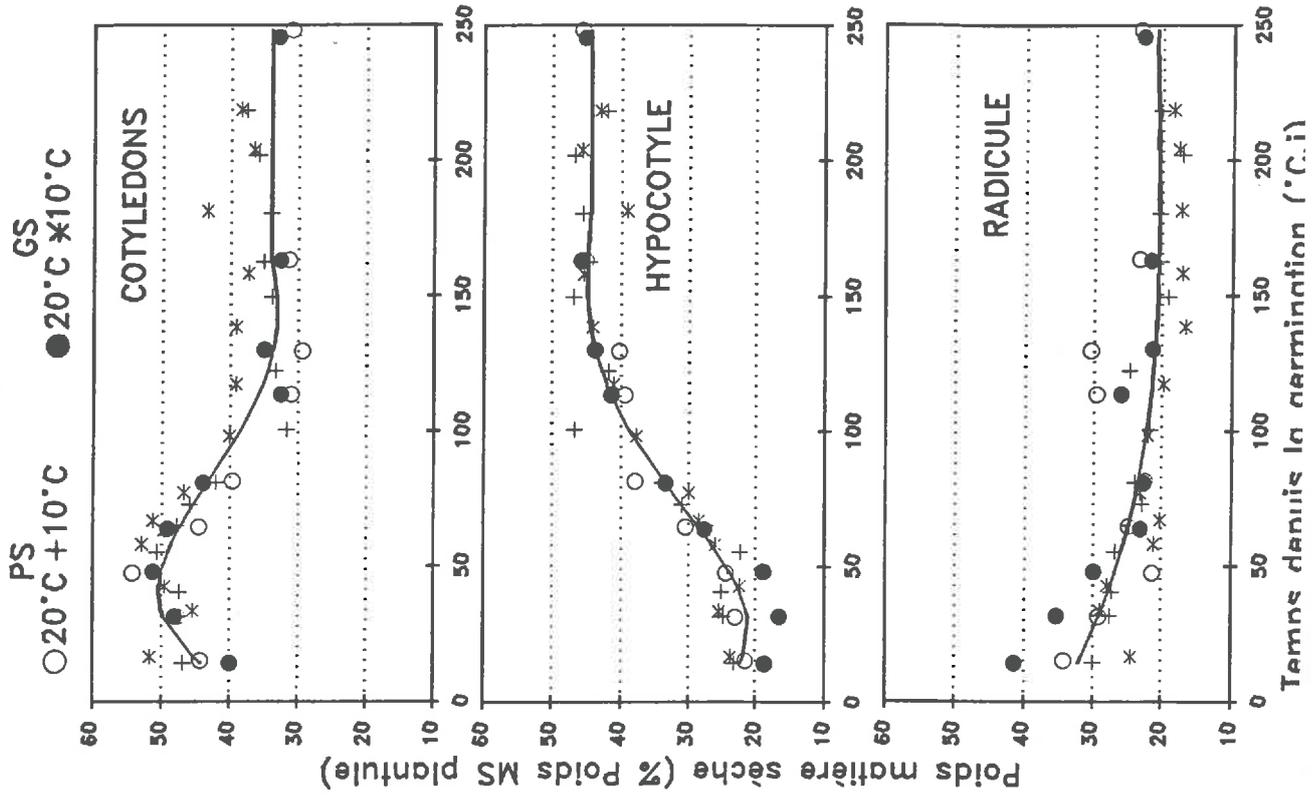


Figure 2.17 Evolution pondérale des organes
depuis la germination



La base de température adoptée permet également de superposer les cinétiques de germination. Elle est proche de celles obtenues dans différents travaux et concernant uniquement la germination. Bierhuizen et Wagenvoort (1974) ont calculé une vitesse nulle de germination des semences de carotte pour une température de 1,3°C. Corbineau *et al.* (1992) ont observé que la germination est très fortement ralentie à une température de 5°C, qui réduit également le taux final de germination.

Les résultats obtenus montrent également qu'il n'y a pas d'interaction entre la température et le poids des semences, puisque les sens de variations observés entre classes de poids de semences sont stables entre 20 et 10°C.

Les modalités d'expression choisies, en calculant le temps écoulé depuis la germination par somme de température avec une base de 3,5°C et en se référant au poids initial de la semence ou au poids de la plantule entière, permettent de mettre en évidence la généralité des résultats obtenus. Quelles que soient les variantes expérimentales considérées, on obtient en effet une relation unique d'évolution pondérale de la plantule et du résidu de semence (Figure 2.16) ou de répartition de masse entre organes (Figure 2.17).

3.3. CONSEQUENCES SUR L'EMERGENCE ET LA CROISSANCE ULTERIEURE

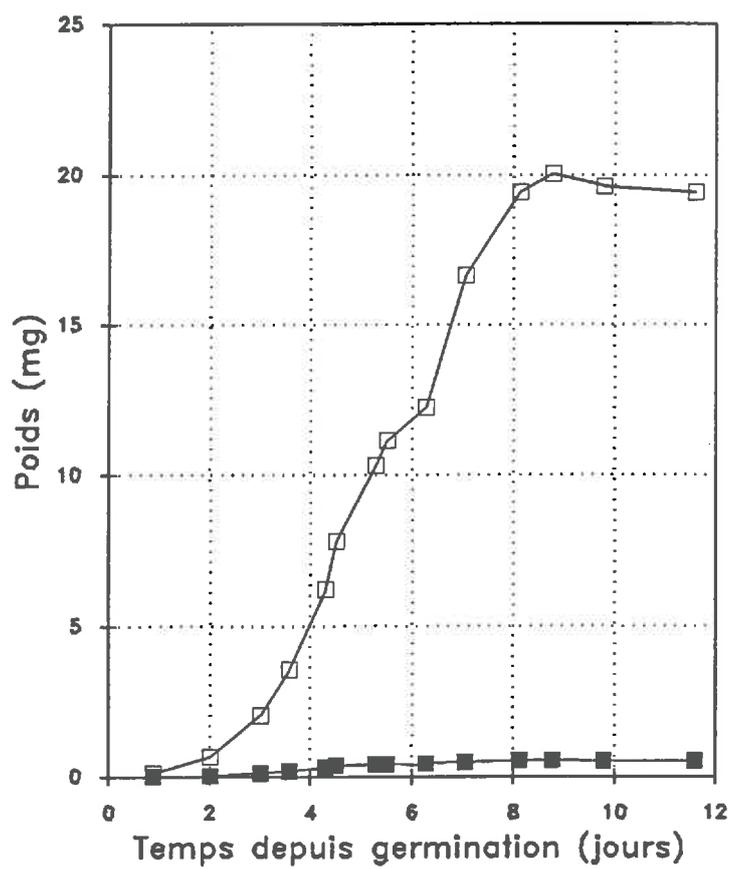
3.3.1. Croissance de l'hypocotyle et possibilités d'émergence

La date d'émergence des plantules et à l'extrême, leur possibilité d'émergence, dépendent des potentialités d'élongation de l'hypocotyle, entre la profondeur de semis et la surface du sol. Les résultats obtenus suggèrent que les cinétiques d'élongation sont très dépendantes des conditions mécaniques, comme l'indique l'extrême sensibilité des résultats aux conditions de culture (Cf §2.4).

Les potentialités d'élongation de l'hypocotyle sont liées au poids des semences dont sont issues les plantules, et sont supérieures dans le cas de grosses semences. Les profondeurs maximales de semis diffèrent donc entre classes de poids de semences, et sont d'autant plus faibles que les plantules sont issues de petites semences.

D'autre part, les potentialités d'élongation de l'hypocotyle - et donc les profondeurs maximales de semis - sont également réduites à basses température. Par ailleurs, l'élongation de l'hypocotyle est ralentie à basse température. Ceci augmente la durée de la phase de germination-levée et accroît les risques d'apparition de conditions difficiles au cours de cette période, comme par exemple la formation d'un obstacle mécanique de surface.

Figure 2.18 Evolution du poids de matière sèche (■) et d'eau (□) contenues dans l'hypocotyle (20°C, GS)



Le mécanisme d'élongation de l'hypocotyle a été décrit dans le Chapitre I § 1.3.1. Ces considérations conduisent à supposer que l'élongation dépend principalement de l'absorption d'eau. Les résultats des mesures de poids de matière fraîche de l'hypocotyle, reportés sur la Figure 2.18 permettent de quantifier cette prise d'eau. On constate effectivement que la quantité d'eau contenue dans l'hypocotyle augmente fortement au cours des 8 premiers jours de croissance des plantules depuis la germination, et est strictement corrélée à la cinétique d'élongation de cet organe. On peut donc penser qu'au cours de cette période, la pression de turgescence des cellules est maintenue à un niveau relativement élevé, permettant aux plantules d'exercer une force d'émergence non négligeable face à un obstacle mécanique. Par la suite, la prise d'eau et l'élongation de l'hypocotyle s'arrêtant, on peut supposer que la pression de turgescence ne dépasse plus les valeurs critiques qui lui permettent de surmonter la résistance des parois et que, pour une bonne partie des plantules, les forces d'émergence s'annulent. On est donc conduit à émettre l'hypothèse qu'à l'échelle d'un lot de plantules, la moyenne statistique des forces d'émergence doit décroître.

Les profondeurs de semis varient dans la pratique de 1 à 4 cm. D'après les élongations d'hypocotyle observées, la plantule atteint donc la surface au cours de la 2ème phase de croissance souterraine. Or on a vu que durant cette phase, l'élongation de l'hypocotyle est ralentie en présence d'une contrainte mécanique (Cf §2.4.), ce qui peut être une cause de retard des levées. D'autre part, l'élongation est davantage perturbée dans le cas des petites semences, avec un allongement maximum inférieur en moyenne à 4 cm (Cf Figure 2.10). Il apparaît alors un risque important de non levée dans le cas de semis les plus profonds pour ces petites semences. De plus, les profondeurs maximum de semis correspondent au moment où la force d'émergence des plantules semble décroître, indiquant d'importants risques de non levée des plantules en présence d'un obstacle mécanique.

3.3.2. Evolution des cotylédons et croissance après émergence

Les deux premières phases de croissance souterraine des plantules se caractérisent par une croissance et une élongation importante des cotylédons puis par une chute de poids. Les cotylédons peuvent apparaître comme des organes de stockage temporaire des réserves séminales qui sont ensuite utilisées à la croissance de l'hypocotyle. Mais, étant portés à la surface du sol par l'hypocotyle, ils seront aussi les premiers organes de la plantule à assurer le début de croissance photosynthétique puisqu'aucune ébauche foliaire n'apparaît au cours de la croissance hétérotrophe. La question se pose donc de savoir si, parallèlement au transfert des réserves qui s'exerce à leurs dépens, il y a ou non une modification de leur aptitude fonctionnelle à la photosynthèse. Il est d'ailleurs à noter qu'au cours des 2ème et 3ème phases les cotylédons ont tendance à se décolorer. Cette question est d'autant plus importante que, vu les profondeurs de semis réalisées dans la pratique (Cf §3.3.1), l'émergence peut se produire effectivement au cours de la phase de redistribution des réserves au dépens des cotylédons.

La bibliographique ne permet pas de répondre nettement à cette question. Selon Mac Williams *et al.* (1970), sur trèfle et luzerne à semences exalbuminées, les réserves accumulées dans les cotylédons ne constitueraient qu'un complément de réserves utilisées en conditions difficiles, permettant la survie de la plantule. Black (1955) sur le trèfle qui est aussi une espèce de type exalbuminée, montre que la perte de poids des cotylédons ne limite pas la croissance ultérieure des plantules. Cependant, elle pourrait limiter le développement des premières feuilles en cas d'épuisement trop intense des réserves contenues dans les cotylédons (Cooper, 1970).

D'autre part, on a vu que les caractéristiques des cotylédons, au cours de la croissance hétérotrophe, dépendent du poids initial des semences dont les plantules sont issues. Le poids et la surface des cotylédons sont systématiquement supérieurs dans le cas de plantules issues de grosses semences. Les différences de surface d'assimilation photosynthétique pour petites et grosses semences pourraient également contribuer à des différences de croissance après émergence.

CONCLUSION

L'étude de la croissance hétérotrophe des plantules de carotte a permis de mettre en évidence un schéma général de croissance comprenant trois phases successives et distinctes. Ainsi, au cours de la croissance souterraine, la plantule parcourt différents états liés :

- à la durée de croissance depuis la germination,
- au poids de la semence dont elle est issue,
- à la température de croissance.

Au cours de la croissance souterraine, la plantule subit des modifications morphologiques et physiologiques importantes. Celles-ci apparaissent non négligeables lorsqu'on les replace par rapport aux profondeurs de semis réalisées dans la pratique. L'objectif de la suite du travail est donc d'étudier les effets de cette évolution en terme de possibilité d'émergence et de croissance ultérieure des plantules en s'appuyant sur les différentes étapes de croissance mises en évidence.

CHAPITRE III

RELATION ENTRE LA PHASE HETEROTROPHE ET L'APTITUDE A L'EMERGENCE DES PLANTULES FACE A UN OBSTACLE

L'étude de la croissance hétérotrophe des plantules de carotte a permis de mettre en évidence une évolution morphologique importante de l'hypocotyle au cours de la croissance souterraine. Cette évolution est fonction :

- de la durée de croissance souterraine,
- du poids des semences,
- de la température.

L'objectif de cette partie de l'étude est de caractériser l'effet de ces différents facteurs sur les possibilités d'émergence des plantules lorsqu'elles sont confrontées à un obstacle mécanique superficiel. Nous avons indiqué dans la première partie, que ce cas est fréquent dans la réalité, du fait des conditions pédoclimatiques qui prévalent dans les aires de culture et au cours des périodes de semis de la carotte, et induisent une dégradation de la structure de surface des lits de semences.

Dans un premier temps, l'objectif a été de caractériser la force d'émergence exercée par les plantules en fonction des différents facteurs de variations retenus. Des mesures directes de force ont été réalisées grâce à un dispositif présentant une forte sensibilité, compte-tenu des faibles forces exercées et des variations entre traitements a priori très faibles. D'autres part, les techniques de culture des plantules ont rigoureusement correspondu à celles adoptées pour l'étude de la croissance souterraine.

Dans un deuxième temps, les plantules ainsi caractérisées ont été confrontées à des obstacles de résistance connue. L'étude des mécanismes de franchissement d'un obstacle superficiel par des plantules de carotte a conduit à l'établissement d'un modèle de prévision du taux d'émergence des plantules face à un obstacle.

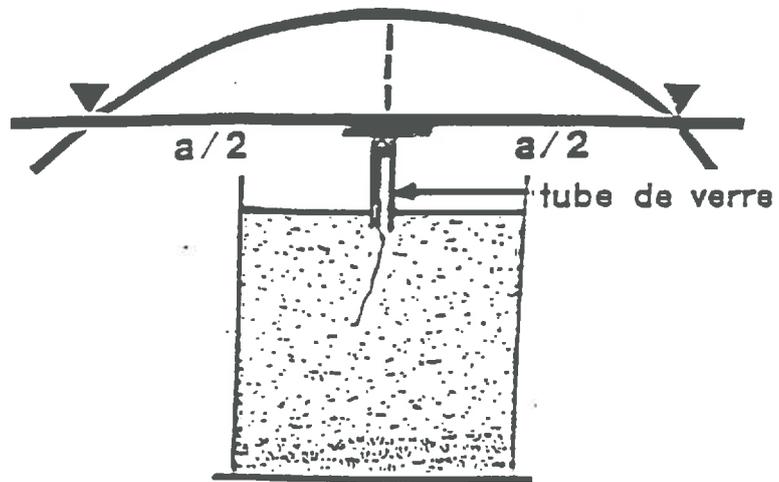
I - CARACTERISATION DE LA FORCE D'EMERGENCE DES PLANTULES

1.1. MATERIEL ET METHODE

1.1.1. Dispositif expérimental et mesures effectuées

Les différentes méthodes de mesure de la force d'émergence proposées dans la littérature sont variées et ont été appliquées à de nombreuses espèces. Suivant les dispositifs utilisés, les mesures de force sont plus ou moins directes. Pour tous ces dispositifs, une certaine contrainte mécanique est imposée à la plantule. La gamme de contraintes imposées doit être aussi large que possible dans le cas des méthodes de mesure indirecte. Dans le cas des méthodes de mesure directe, la contrainte imposée à la

Figure 3.1 Dispositif de mesure de la force d'émergence des plantules (d'après Souty et al, 1992 b)



$$F = \alpha \cdot \varepsilon$$

$$\varepsilon = \frac{\Delta a}{a}$$

$$\alpha = \frac{2}{3} \cdot \frac{E b e^2}{a} \text{ (déterminé par étalonnage)}$$

E:coefficient d'élasticité de l'acier

b:largeur de la lamelle

e:épaisseur de la lamelle

plantule détermine la sensibilité du dispositif, et doit être adaptée à l'ordre de grandeur de la force à mesurer. D'autre part, les caractéristiques physiques de la contrainte, servant au calcul de la force exercée, doivent être précisément connues.

Les dispositifs très similaires de Williams (1956) et de Sinha et Guildyal (1979) consistent en une mesure indirecte de la force d'émergence exercée par les plantules. Un poids de valeur connue est appliqué sur une graine en germination ou sur une plantule en croissance, puis on note si le végétal est capable de prolonger sa croissance malgré la contrainte imposée. Sur une gamme de poids donnée, le nombre de plantules ayant pu provoquer un déplacement de la contrainte est comptabilisé. La force moyenne exercée par les plantules correspond au poids face auquel 50% des plantules sont parvenues à exprimer un allongement.

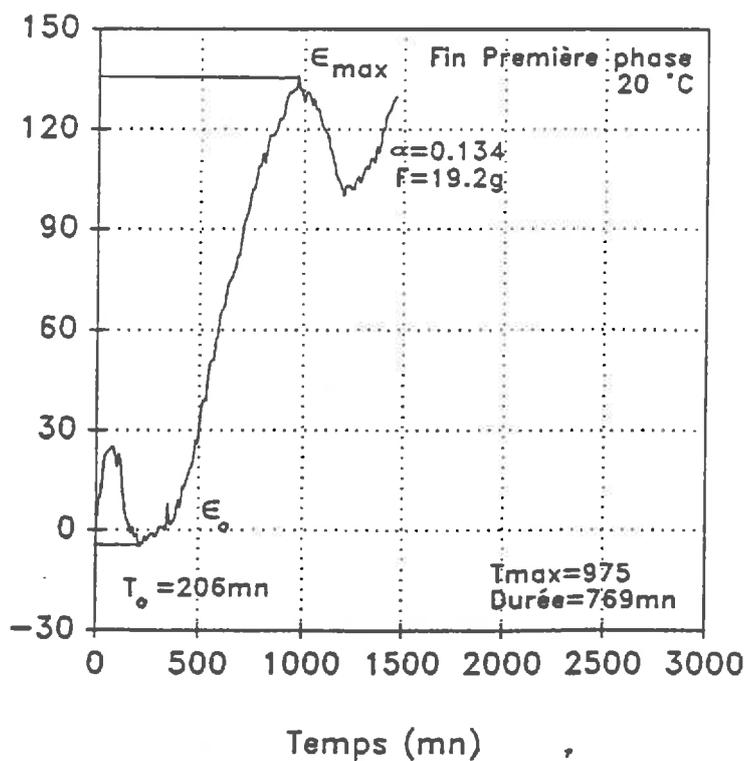
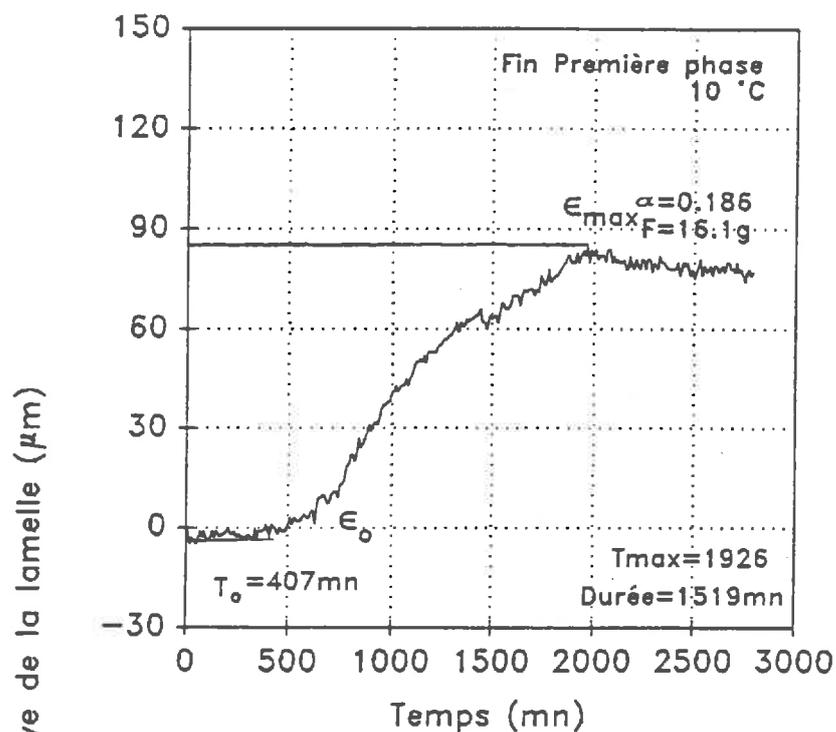
De nombreux dispositifs permettent une mesure directe de la force d'émergence des plantules. Le dispositif de Garner et Bowen (1966) mesure la pression qu'exerce la plantule sur un bloc de sol mobile dans lequel s'effectue la croissance de l'hypocotyle, la racine se trouvant dans un bloc de sol fixe. Ce système de mesure est contingent de l'état de compacité du sol. Le dispositif mis au point par Gerard (1980) permet de mesurer la pression exercée sur l'extrémité d'un piston, placée au sommet de la plantule en croissance. Le contact entre l'objet de mesure et la plantule est alors très important. Deux dispositifs reposent sur la mesure du soulèvement par la plantule de l'élément mobile d'un balancier. Le poids, les caractéristiques géométriques du balancier et la distance entre la partie fixe du balancier et la plantule, sont les paramètres de calcul de la force exercée. Le soulèvement du balancier est mesuré à l'aide d'un manomètre (Prihar et Aggarwal, 1975) ou lu sur un graphique placé sur un cylindre tournant à l'extrémité mobile du balancier (Jensen *et al.*, 1972). Ce dernier dispositif permet d'observer l'évolution de la force exercée au cours du temps.

Le dispositif expérimental utilisé pour déterminer la force d'émergence des plantules de carotte, mis au point à la Station I.N.R.A. de Science du Sol d'Avignon est décrit sur la Figure 3.1. Il a déjà été éprouvé pour des mesures de croissance de racines (Souty, 1987), de force d'émergence du maïs (Souty *et al.*, 1992 a) ou de la betterave sucrière. Son principe est basé sur la déformation d'une lamelle d'acier, montée en poutre double appui, sous l'action de la force exercée par la plantule. Il existe une relation linéaire entre la force exercée (F) et la déformation relative ($\epsilon = \Delta a/a$) de la lamelle :

$$F = \alpha \epsilon.$$

Le coefficient α , de raideur de la lamelle, lié à ses caractéristiques géométriques, est déterminé préalablement par étalonnage. Une jauge extensométrique d'épaisseur négligeable est collée sous la lamelle. Les déformations identiques de la lamelle et de la jauge, provoquées par la poussée de la plantule, sont enregistrées au niveau de la jauge dont la résistance électrique est modifiée. Ces variations de résistance sont enregistrées et retraduites en déformations relatives de la lamelle.

Figure 3.2 : Suivi de la déformation de la lamelle sous l'action de la plantule et calcul des paramètres de force



La saisie à intervalles de temps réguliers des déformations de la lamelle permet de suivre l'action de la plantule au cours du temps d'expérimentation. La Figure 3.2 représente le suivi de la déformation ϵ de la lamelle et permet de visualiser des paramètres de calcul de la force d'émergence :

- ϵ_0 : déformation de la lamelle lors de la mise en place,
- T_0 : temps de latence au bout duquel la plantule exerce un effort,
- ϵ_{\max} : déformation maximum subie par la lamelle sous l'action de la plantule,
- T_{\max} : temps au bout duquel on enregistre une déformation maximale de la lamelle.

La force exercée par la plantule est calculée par la relation suivante :

$$F = \alpha (\epsilon_{\max} - \epsilon_0),$$

et la durée de déformation de la lamelle par la plantule est égale à $T_{\max} - T_0$.

Le dispositif global est constitué d'un ensemble de 10 lamelles différentes de raideurs comprises entre 0,032 et 0,219 g/ μm . Les lamelles de faible raideur, très souples, ne présentant pas un pouvoir discriminant suffisant entre plantules, n'ont pas été retenues pour cette étude (Cf justification de ce choix en Annexe 3). Les résultats présentés par la suite portent donc uniquement sur les mesures effectuées à l'aide des lamelles de raideur comprise entre 0,100 et 0,210 g/ μm .

1.1.2. Traitements expérimentaux

Les traitements expérimentaux réalisés sont présentés sur le Tableau 3.I et correspondent aux hypothèses d'évolution de la force d'émergence au cours de la croissance hétérotrophe des plantules (Cf Ch.II §3.3.1).

Ils visent à étudier l'effet :

- de la durée de croissance souterraine de plantules issues de grosses semences, à 4, 6 ou 8 jours après germination à 20°C. Ces différents âges des plantules correspondent respectivement à la fin de la 1ère, au milieu et à la fin de la 2ème phase de croissance hétérotrophe.
- du poids initial des semences avec des plantules issues de petites semences, à 4 ou 8 jours après germination à 20°C,
- de la température de croissance hétérotrophe avec des plantules issues de grosses semences, 6 ou 11,5 jours après germination à 15°C, et 10 ou 20 jours après germination à 10°C. Ces 2 variantes correspondent au même état d'évolution pondérale de la plantule.

1.1.3 Protocole expérimental

Le protocole de mise en croissance des plantules pour la mesure de leur force d'émergence, est rigoureusement identique à celui mis au point

Tableau 3.I : Traitements expérimentaux pour la caractérisation de la force d'émergence des plantules.

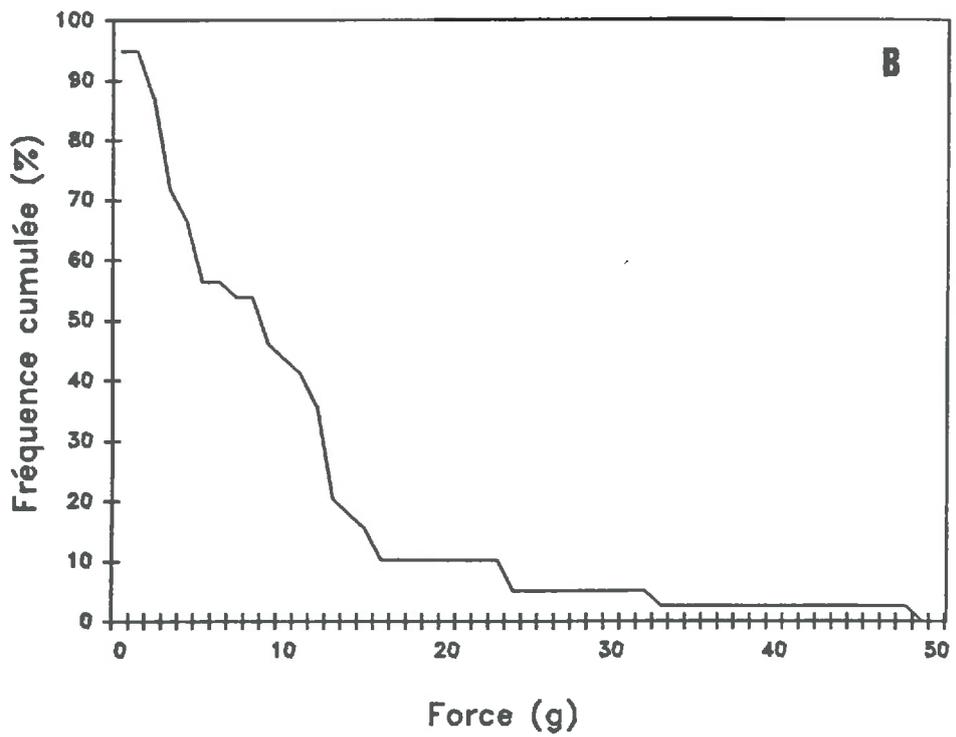
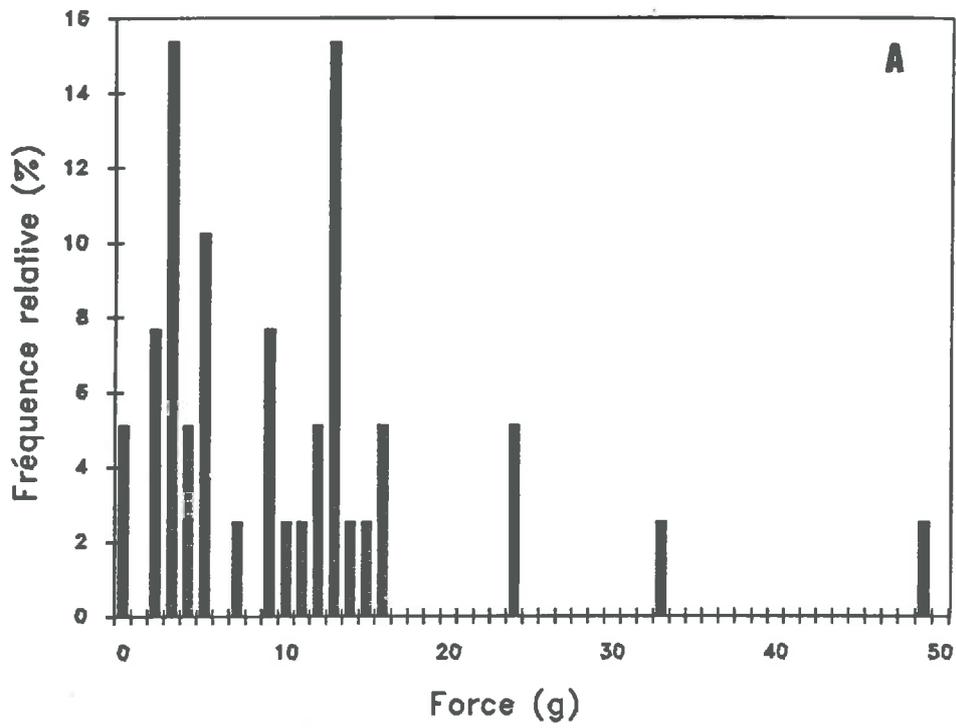
Poids semences	T°	Temps depuis la germination		
		Fin phase 1	Mi-phase 2	Fin phase 2
GS	20°C	4 jours	6 jours	8 jours
PS	20°C	4 jours	-	8 jours
GS	10°C	10 jours	-	20 jours
GS	15°C	6 jours	-	11,5 jours

pour l'étude de la croissance hétérotrophe des plantules (Cf Ch.II §1.1). Les plantules, issues de semences à dates de germinations les plus homogènes possible, sont cultivées en conditions d'alimentation hydrique, minérale et en oxygène non limitantes.

Au moment choisi pour effectuer la mesure de leur force d'émergence, les plantules sont prélevées et installées dans le dispositif de mesure de force (Figure 3.1). La partie supérieure de l'hypocotyle de la plantule est insérée dans un tube de verre (de 2 mm de diamètre intérieur) servant de guide de façon à mesurer l'effort vertical exercé par la plantule. L'ensemble est mis dans des pots remplis de sable de Fontainebleau, porté à une humidité pondérale de 20%, le tube contenant la plantule dépassant légèrement des bords du pot pour que la plantule soit bien dégagée tout en étant fixée dans sa partie basse. Chaque pot, contenant une plantule, est ensuite solidement fixé sous une lamelle et placé de façon telle que le sommet de la plantule se trouve au milieu de la lamelle, sous la jauge. A cet endroit, une pièce de velcro est collée sous la lamelle pour éviter la déviation de la plantule lors de sa croissance.

Les plantules sont maintenues sous les lamelles, à l'obscurité, tout au long de la mesure. Les temps de mesure ont été choisis d'après les résultats obtenus lors de l'étude de la croissance hétérotrophe des plantules, soit 24 h. à 20°C, 36 h. à 15°C et 48 h. à 10°C, et permettent de mesurer la totalité de l'effort produit par la plantule (Figure 3.2). Pour chaque traitement, 5 séries de 10 plantules ont été étudiées. Lorsque l'on retire les plantules du dispositif, on vérifie qu'elles présentent un aspect normal. Celles qui n'ont pas poussé verticalement ou celles qui ont subi une lésion lors de leur manipulation, sont retirées de l'échantillon.

Figure 3.3 Forces enregistrées et mode d'expression.
(GS, 20°C, 4 jours depuis germination)



1.2. RESULTATS

Les valeurs de forces sont exprimées en grammes, de façon à pouvoir les comparer aux résultats présentés dans la littérature. Par la suite, elles seront exprimées en Newton dans les tests d'émergence sous obstacle (Cf §2.3). Les forces enregistrées sont très variables de 0 à 48 g, soit de 0 à 0,49 N. Pour chaque traitement expérimental, elles peuvent être exprimées en fréquences relatives au nombre de plantules normales observées suivant la représentation de la **Figure 3.3 A**. Chaque barre d'histogramme représente la proportion de plantules exerçant une force comprise entre deux valeurs d'abscisse différant de 1 g. Le mode de représentation choisi pour comparer les forces exercées entre traitements expérimentaux est illustré par la **Figure 3.3 B**. Chaque point de la courbe représente alors la fréquence cumulée de plantules exerçant une force strictement supérieure à une valeur seuil exprimée par l'abscisse. D'autre part, les moyennes obtenues pour les différents traitements expérimentaux, ainsi que les comparaisons statistiques réalisées, sont regroupées dans le **Tableau 3.II**.

La force moyenne exercée par les plantules de 4 jours depuis germination, à 20°C, issues de grosses semences, est de 9,8 g (**Tableau 3.II**). Elle est significativement supérieure aux forces moyennes obtenues pour les plantules de 6 et 8 jours, respectivement de l'ordre de 3 à 4 g, qui elles ne diffèrent pas. Pour les plantules de 4 jours, on peut également noter que le temps de latence et la durée de déformation de lamelle, sont significativement supérieurs par rapport aux valeurs enregistrées pour les plantules plus âgées.

Plus de 40 % des plantules de 4 jours exercent une force d'au moins 10 g, alors qu'elles ne représentent que quelques pour-cents dans le cas des plantules de 6 ou 8 jours (**Figure 3.4**).

Les forces moyennes exercées par les plantules issues de petites semences, sont de l'ordre de 5,8 et 2,4 g respectivement pour les plantules de 4 et 8 jours (**Tableau 3.II**). Elles sont significativement inférieures à celles exercées par les plantules de même âge issues de grosses semences. La durée d'expression de la force d'émergence est également inférieure pour les petites semences par rapport aux grosses semences, dans le cas des plantules à 4 jours depuis la germination.

Les différences de forces exercées se traduisent par des courbes de fréquences cumulées très distinctes entre classes de poids de semences, comme le montre la **Figure 3.5**. Les plantules de 4 jours après la germination, issues de petites semences, présentent une fréquence de forces supérieures à 10 g très faible par rapport à celles issues de grosses semences. Les plantules de 8 jours, issues de petites semences, se caractérisent par une forte proportion de plantules de force très faible non détectable par le dispositif.

Du fait de l'extrême variabilité des forces d'émergence, la relation force d'émergence-poids de semence n'apparaît pas au niveau de l'individu plante **Figure 3.6**. Elle n'est donc perceptible qu'au niveau d'un échantillon de taille suffisante pour permettre d'établir une distribution statistique.

Tableau 3.II : Valeurs moyennes des caractéristiques des forces mesurées pour les différents traitements expérimentaux (pour chaque caractéristique étudiée une même lettre indique une différence non significative à $p = 0,10$)

Poids de semences	T°	Temps depuis germination	F (g)	T ₀ (mn)	Durée (mn)
GS	20°C	4 jours	9,8 a	224 a	909 a
		6 jours	3,3 c	130 c	585 b
		8 jours	4,3 c	55 d	461 b
PS	20°C	4 jours	5,8 b	212 b	534 b
		8 jours	2,4 d	195 b	489 b
GS	10°C	10 jours	10,9 a	274 a	2075 c
		20 jours	4,0 c	66 d	1535 d
GS	15°C	6 jours	7,4 a	192 a	1054 e
		11,5 jours	5,6 c	91 d	835 f

Figure 3.4 Effet du temps de croissance souterraine sur les forces d'émergence exercées. (—) 4 jours, (- -) 6 jours, (...) 8 jours depuis germination (GS, 20°C)

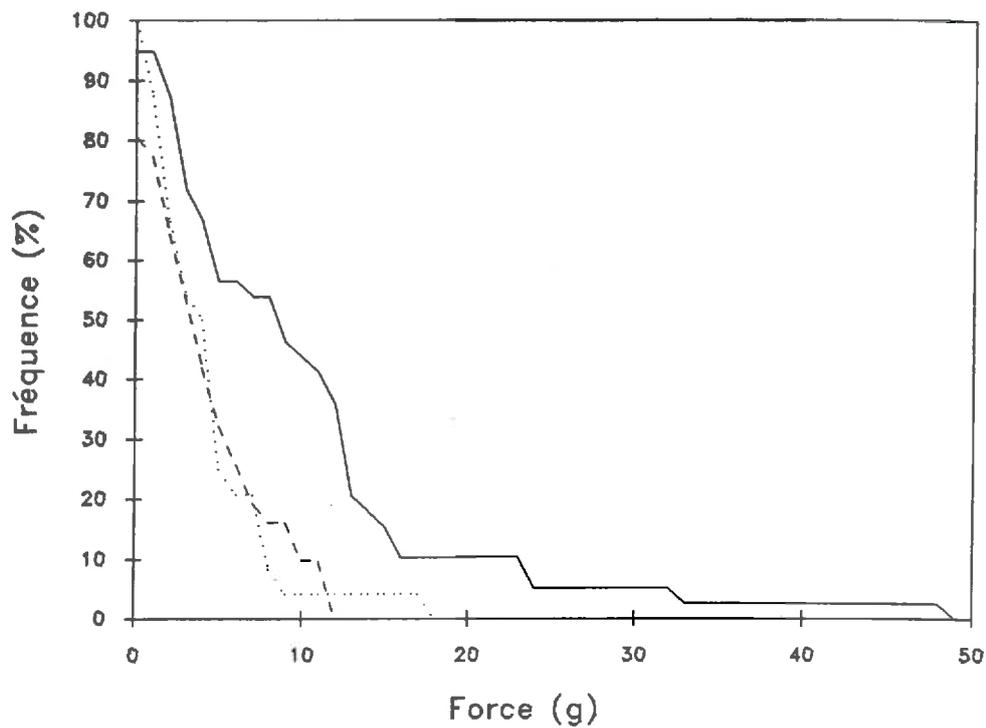


Figure 3.5 Effet du poids de semences sur les forces d'émergence exercées. (●) GS, (○) PS, (—) 4 jours, (- -) 8 jours depuis germination à 20°C

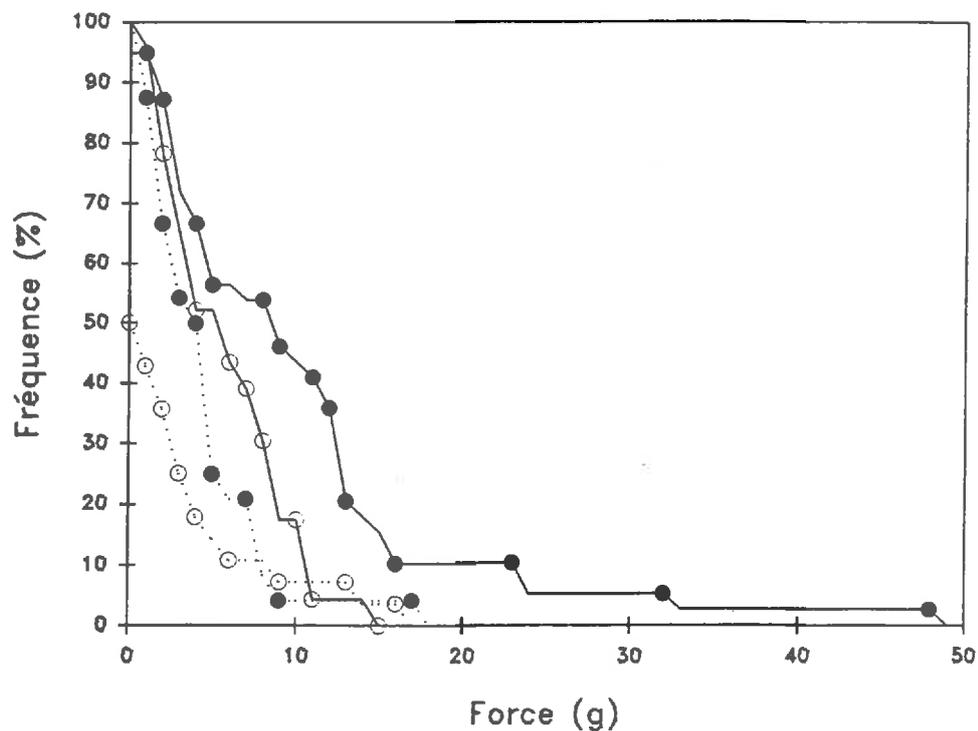


Figure 3.6 Effet du poids de semence au sein de chaque classe sur les forces d'émergence exercées. 4 jours depuis germination à 20°C

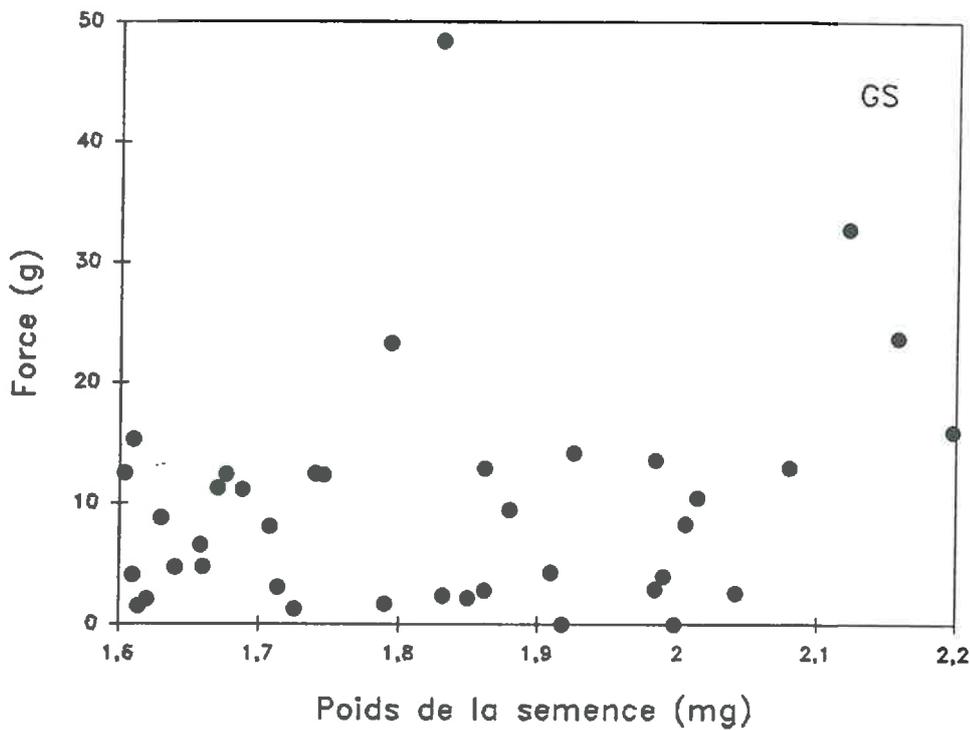
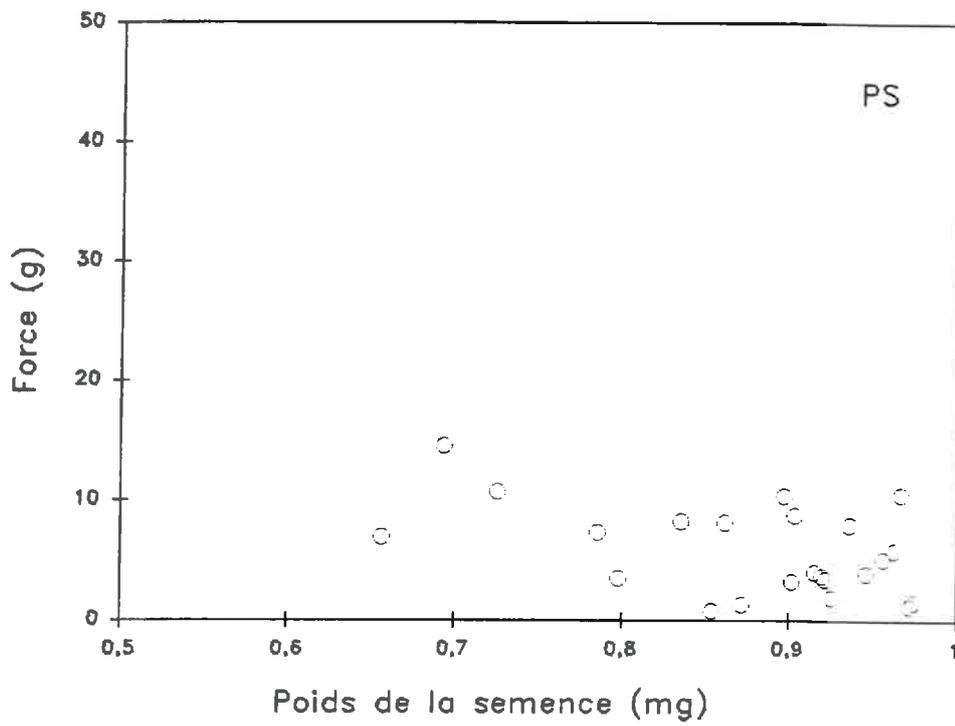
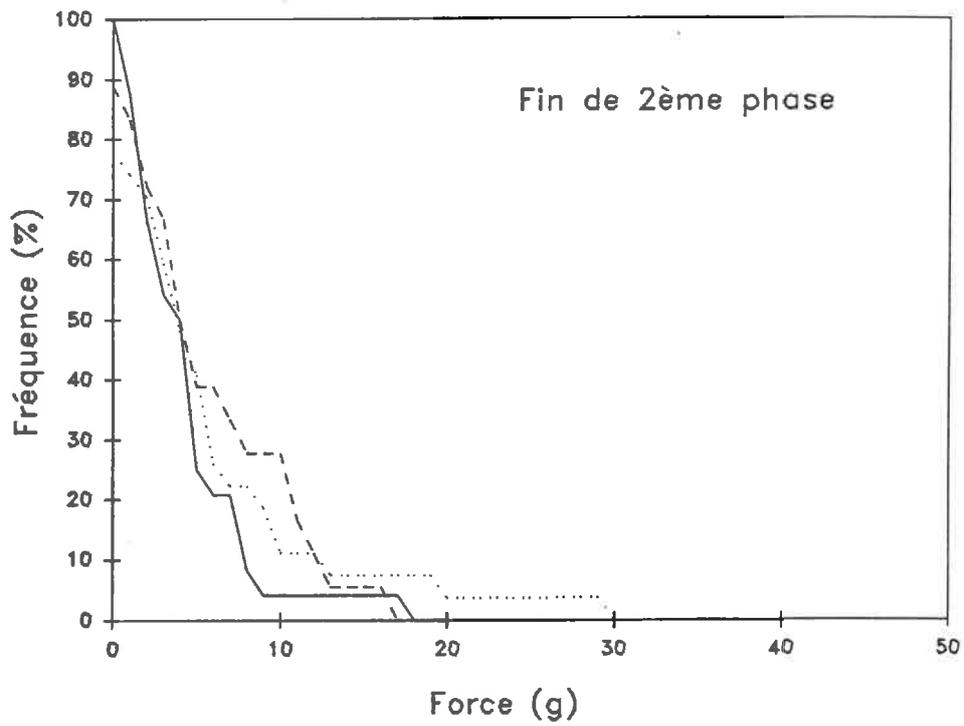
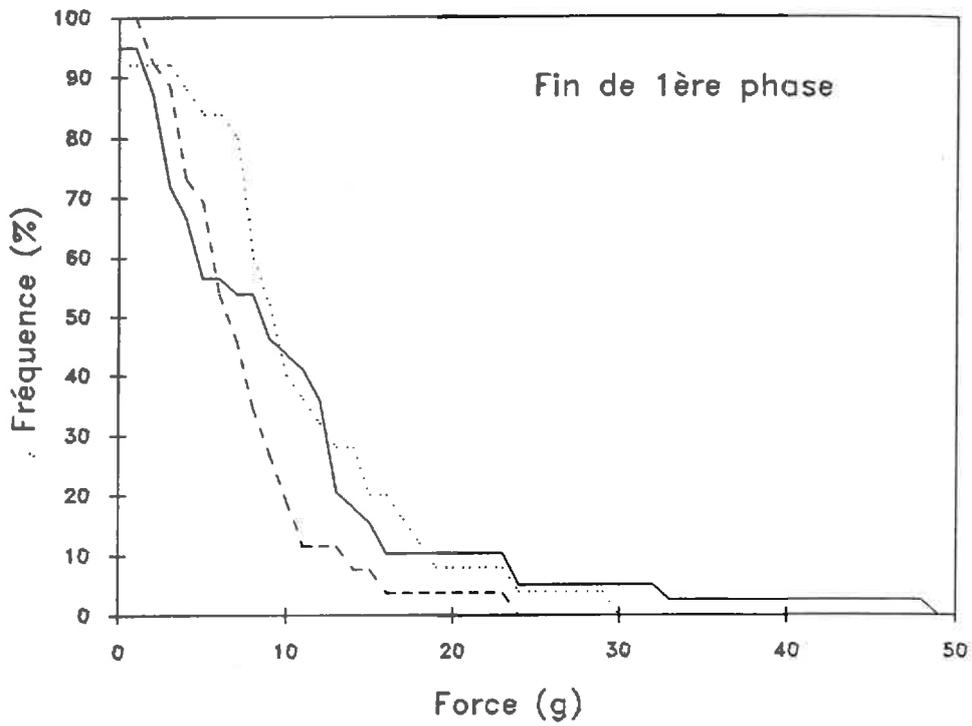


Figure 3.7 Effet de la température sur les forces d'émergence exercées.
(—) 20°C, (- -) 15°C, (····) 10°C.



A 20, 15 et 10°C, les forces moyennes exercées varient, de 7 à 11 g pour les plantules en fin de 1ère phase, et de 4 à 6 g pour celles en fin de 2ème phase (Tableau 3.II). Cependant, les valeurs obtenues ne diffèrent pas significativement entre les trois températures testées. Ainsi à même stade de croissance hétérotrophe, les fréquences de forces calculées sont voisines entre températures (Figure 3.7).

L'étude des déformations de la lamelle indique une durée d'expression de la force d'autant plus importante que la température est basse (Tableau 3.II). Si l'on calcule ces durées en temps thermique (Cf Ch II §3.2), elles apparaissent alors identiques entre températures, pour un même stade de croissance des plantules.

1.3. DISCUSSION

1.3.1. Ordre de grandeur

La force d'émergence exercée par les plantules diffère selon les espèces (Tableau 3.III). Les forces enregistrées sont de 200 à 600 g pour le coton (Garner et Bowen, 1966; Gerard, 1980), elles sont plus faibles pour les céréales : 20 à 200 g pour le maïs (Souty et al., 1992 a) et 30 à 35 g pour le blé (Bouaziz, 1987) et de l'ordre de 5 à 15 g pour les légumineuses fourragères (Williams, 1956; Jensen et al., 1972).

Par comparaison, la force d'émergence moyenne des plantules de carotte, de 2,4 à 10,9 g suivant les traitements expérimentaux, est comparable à celle de la betterave sucrière (Souty, travaux en cours), ainsi que des légumineuses fourragères, espèces pour lesquelles avaient été enregistrées jusqu'à présent les plus faibles forces d'émergence. Elle est faible comparée à d'autres espèces étudiées telles que blé, maïs, soja et coton.

1.3.2. Effet des différents stades de croissance hétérotrophe et du poids des semences

La force d'émergence exercée par une plantule est liée à la pression de turgescence des cellules du coléoptile, dans les cas des graminées, ou de l'hypocotyle, dans le cas d'espèces à croissance épigée comme la carotte. Elle dépend donc de la pression de turgescence et des capacités d'ajustement osmotique, par accumulation de réserves ou absorption d'éléments minéraux, de ces cellules (Cf Ch. I §1.3). Ces facteurs semblent pouvoir expliquer les variations de forces observées dans le cas des plantules de carotte.

Tableau 3.III : Force d'émergence de différentes espèces végétales

ESPECES	ORDRES DE GRANDEUR DES FORCES D'EMERGENCE MESUREES (g)	AUTEUR
COTON	200 g 200 à 600 g	Garner et Bowen (1966) Gerard (1980)
MAIS	100 g 0 à 200 g	Prihar et Aggarwal (1975) Souty <i>et al</i> (1992 a)
BLE	30 g	Bouaziz (1987)
BETTERAVE SUCRIERE	5 à 10 g	Souty (non publié)
LUZERNE	15 g 15 g	Williams (1956) Jensen <i>et al.</i> (1972)
TREFLE	9 à 12 g 15 g	Jensen <i>et al.</i> (1972) Williams (1956)
TREFLE SOUTERRAIN	59 g	Williams (1956)

La pression osmotique de l'hypocotyle de tournesol, espèce exalbuminée à croissance épigée, diminue lorsque la croissance à l'obscurité est prolongée (Kutschera, 1991). Dans le cas du soja, qui est une espèce de même type, il y a ajustement osmotique du contenu cellulaire de l'hypocotyle grâce au transfert des réserves des cotylédons (Meyer et Boyer, 1981). On peut donc penser qu'au cours de la croissance hétérotrophe des plantules, il y a diminution des capacités d'ajustement osmotique, parallèlement à l'épuisement progressif des réserves séminales. La relation entre ces deux phénomènes peut être à la fois directe et indirecte. Les substances transférées de la semence puis des cotylédons vers l'hypocotyle sont un facteur direct d'élévation de la pression osmotique. Elles constituent également un substrat énergétique qui permet l'absorption de sels minéraux par la racine, ces derniers pouvant à leur tour être impliqués dans l'ajustement osmotique. Lors des deux premières phases de croissance hétérotrophe, l'hypocotyle apparaît comme un organe puits des réserves séminales. Au début de la troisième phase, l'arrêt de sa croissance en poids et en longueur, serait le signe d'un épuisement des réserves en provenance des cotylédons. Ceci pourrait être à l'origine d'une diminution (voire d'une annulation) de la force exercée par les plantules lorsque leur croissance souterraine est prolongée jusqu'à la fin de la 2ème phase. Cependant, il apparaît que la force diminue dès le milieu de la 2ème phase, alors que la croissance et l'élongation de l'hypocotyle sont très importantes encore. Cette variation de la force d'émergence des plantules au cours de leur croissance souterraine n'a pas fait l'objet de travaux dans la bibliographie étudiée.

En reprenant le même schéma explicatif, on peut penser que la faible masse de réserves contenue dans les petites semences ne permet pas aux plantules d'avoir une capacité suffisante de maintien de la pression osmotique intracellulaire. En effet, pour la carotte, le poids et la longueur de l'hypocotyle sont inférieurs pour les petites par rapport aux grosses semences. Ces différences pourraient expliquer les plus faibles forces observées dans le cas des petites semences.

L'influence du poids des semences qui est observée confirme les résultats d'autres travaux. Le classement des forces exercées pour les différentes espèces coïnciderait avec celui des poids des semences (Sinha et Guildyal, 1979). Williams (1956) montre que la variabilité du poids des semences de quatre légumineuses fourragères expliquerait 67% de la variabilité des forces exercées par ces espèces. Il montre une corrélation plus élevée ($r^2 = 0.84$) avec la masse de carbone présent dans la semence.

Les variations de température peuvent modifier la perméabilité et l'élasticité des membranes cellulaires (Hettiaratchi et O'Callaghan, 1974). Cependant des températures de 15 et 10°C, n'apparaissent pas suffisamment basses pour limiter les caractéristiques des membranes. En effet, la croissance en poids et en longueur de l'hypocotyle de carotte est seulement ralentie à basse température. De même, les forces ne sont pas modifiées entre températures.

Ces résultats sont en opposition avec ceux montrant que la force d'émergence exercée par les plantules dépend de la température appliquée (Williams, 1963). L'étude de la durée des efforts exercées par les plantules montre qu'elle est d'autant plus importante que la température est basse. Ces résultats montrent l'importance méthodologique du temps de mesure de la force. Un temps de mesure suffisamment long permet de tenir

compte de la moindre vitesse d'élongation des organes à basse température et montre que les forces obtenues sont indépendantes de la température. Cependant, l'augmentation du temps nécessaire à la plantule pour qu'elle exerce sa force maximum est un facteur de retard à la levée en conditions de température basse et d'obstacle superficiel. De plus, le risque d'une évolution de l'état structural de surface du sol vers une augmentation de sa résistance peut s'accroître avec le temps et devenir un facteur indirect de diminution du taux de levée des plantules à température basse.

Figure 3.8 Dispositif pour la mesure de la résistance d'une croûte (D'après Souty et al, 1992 b)

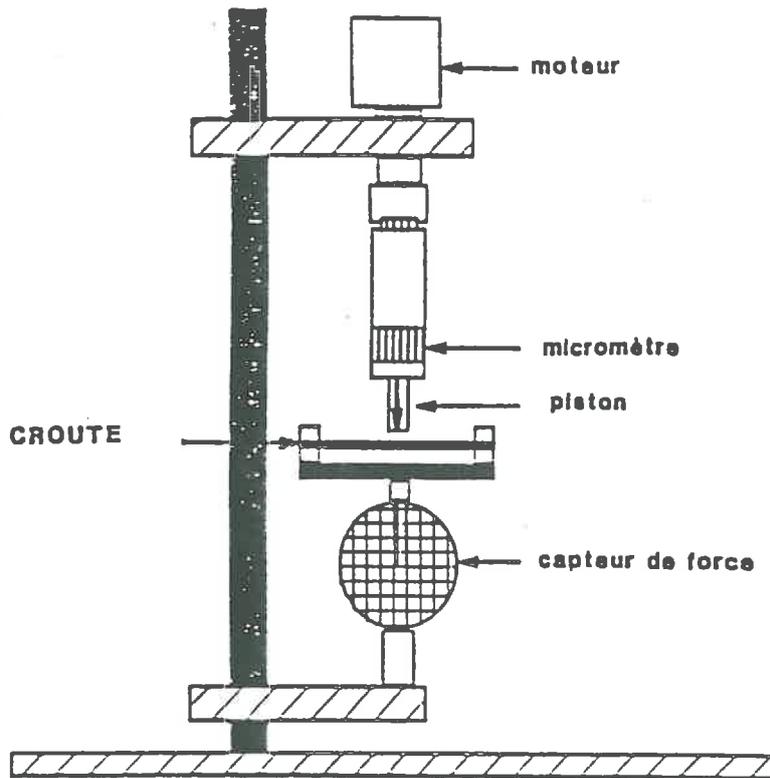
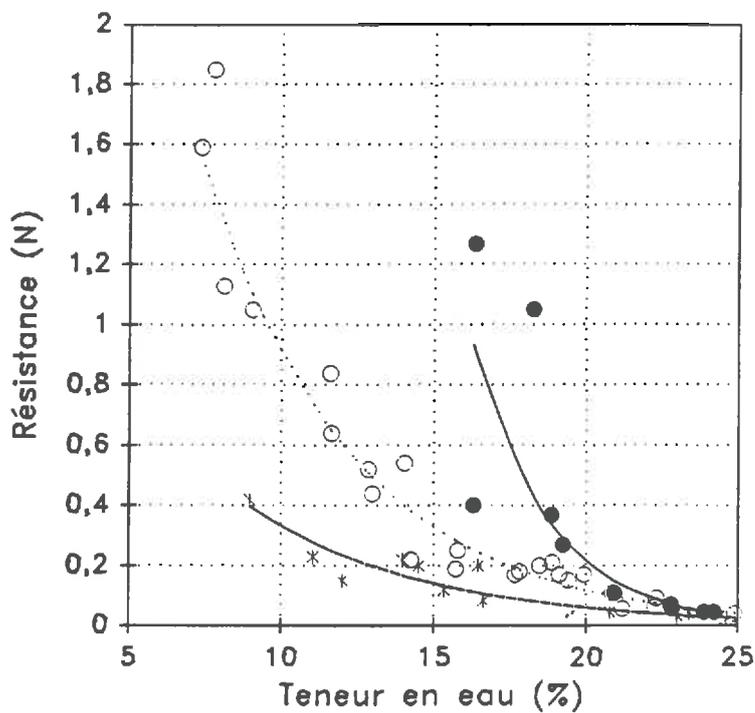


Figure 3.9 Relation entre la résistance de la croûte et ses caractéristiques (épaisseur et teneur en eau)
 (●) croûtes 5mm (○) croûtes 3mm (✱) croûtes 2mm



II - EMERGENCE SOUS OBSTACLE

La connaissance des forces exercées par les plantules et de leurs fréquences relatives sur un échantillon donné constitue une première étape dans la prévision des possibilités d'émergence des plantules face à l'obstacle rencontré. L'établissement d'un modèle d'émergence des plantules repose sur le mode de franchissement de l'obstacle, ses caractéristiques physiques devant être préalablement définies.

2.1. CARACTERISATION DE L'OBSTACLE

2.1.1. Fabrication et mesure de la résistance de l'obstacle

Les obstacles réalisés sont des croûtes continues obtenues à partir d'une pâte homogène de terre saturée. La terre utilisée pour la fabrication de ces croûtes a été prélevée près de Barfleur (Manche) sur le domaine de la station expérimentale du SILEBAN, où sont réalisées des études sur la culture de carotte. Les analyses granulométriques effectuées sur ce sol, reportées en Annexe 4, indiquent qu'il s'agit d'un limon moyen sableux.

A l'aide d'une spatule, la pâte est étalée dans des moules constitués d'une plaque de plexiglass recouverte de cellophane sur laquelle on place un anneau de 2,3 ou 5 mm de hauteur. Ainsi on obtient des croûtes d'environ 60 mm de diamètre et d'épaisseur variant de 1,3 à 5,5 mm. Ces croûtes sont ensuite placées dans une enceinte climatisée à 20°C où leur teneur en eau diminue progressivement. Lorsqu'elles ont atteint la teneur en eau souhaitée, variable de 24,8 à 7,3%, elles sont retirées de l'enceinte.

La résistance des croûtes ainsi fabriquées est mesurée à l'aide d'un mini-pénétrömètre équipé d'un embout cylindrique (3 mm de diamètre) descendant à la vitesse régulière de $4 \cdot 10^{-4}$ m.s⁻¹ (Figure 3.8). La croûte, maintenue entre deux anneaux, est rompue par l'embout du pénétrömètre avec une force calculée à partir du déplacement maximum du stylet sur un enregistreur graphique. Lorsque la mesure de résistance a été réalisée, l'épaisseur réelle de la croûte étudiée est mesurée avec une précision de 10^{-2} cm.

2.1.2. Résultats et discussion

La résistance des croûtes fabriquées, ou la force du pénétrömètre pour les rompre, varie en fonction de la teneur en eau et de l'épaisseur de l'obstacle (Figure 3.9). Elle augmente avec l'épaisseur et, pour chaque classe d'épaisseur, croît lorsque la teneur en eau diminue.

L'expression du "module de rupture" F/e^2 , en MPa, (F étant la force du pénétrömètre et e étant l'épaisseur de la croûte, en mm) est un paramètre de caractérisation de la résistance mécanique souvent utilisé (Timoshenko et Woinowsky-Krieger, 1961 ; Richards, 1953). Elle permet d'établir une

Figure 3.10 Module de rupture pour les croûtes fabriquées à partir du sol de la Manche
 (●) croûtes 5mm (○) croûtes 3mm (✕) croûtes 2mm

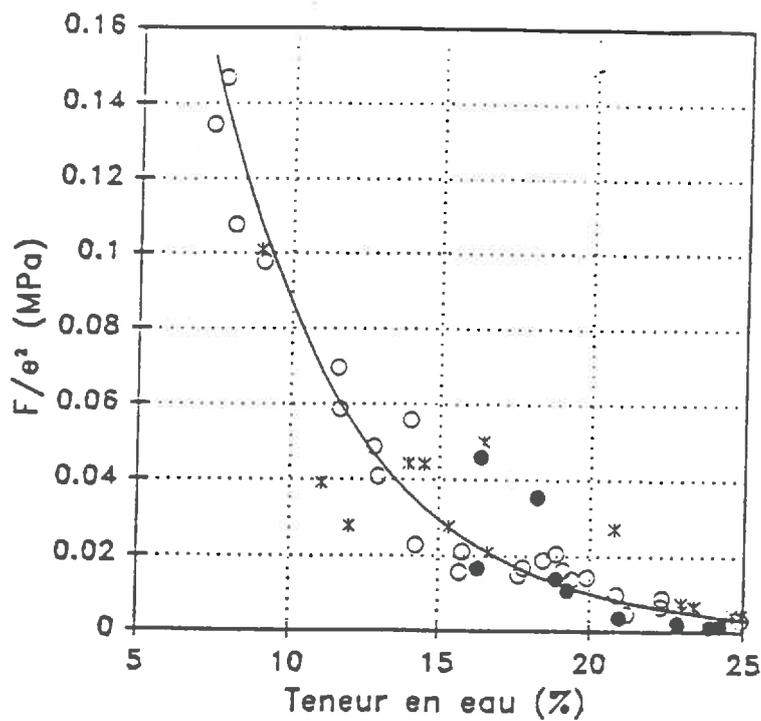
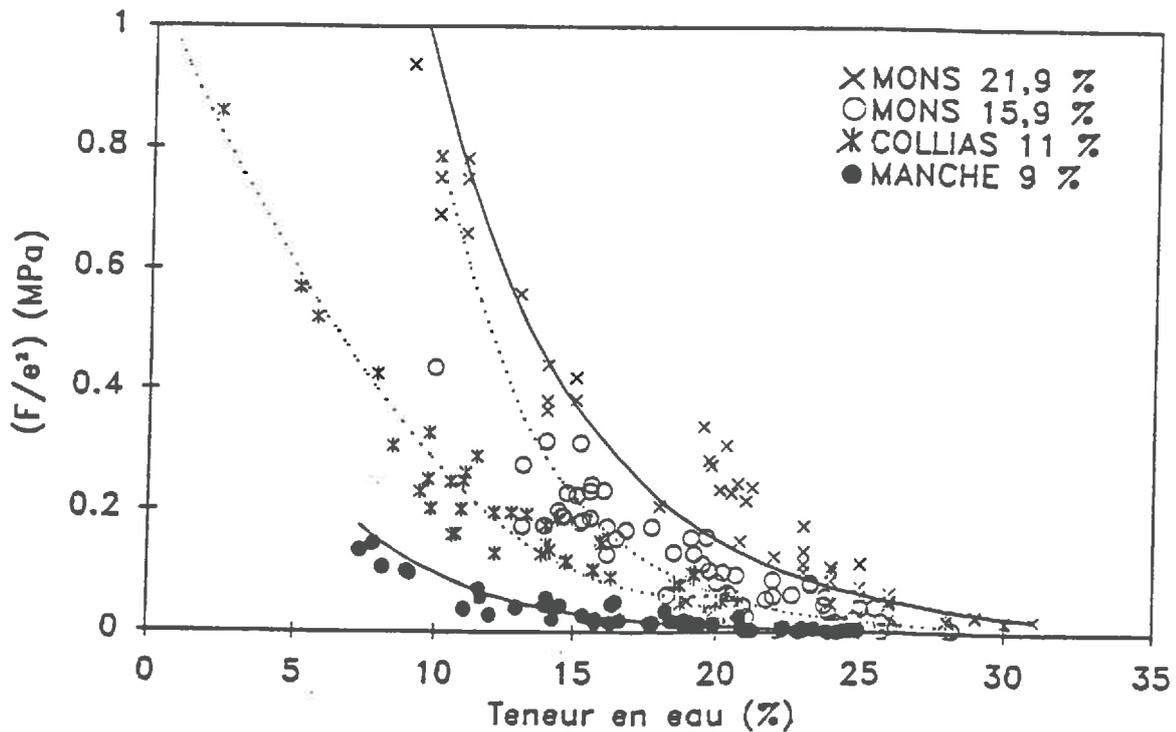


Figure 3.11: Comparaison entre les croûtes fabriquées à partir du sol de la Manche et celles fabriquées à partir d'autres sols étudiés à la Station INRA de Science du Sol d'Avignon, en fonction de leur teneur en argile



relation unique entre la résistance de l'obstacle, son épaisseur et son état hydrique, comme le montre la Figure 3.10. La valeur de F/e^2 augmente lorsque la teneur en eau de la croûte diminue.

La meilleure relation obtenue entre F/e^2 et la teneur en eau (W , en %) pour les croûtes fabriquées à partir du sol étudié est de forme exponentielle, et s'écrit de la façon suivante :

$$F/e^2 = 0,736 \exp [- 0,215 W] \quad r^2 = 0,84 \text{ (pour 50 croûtes mesurées)}$$

Connaissant l'épaisseur et la teneur en eau d'un obstacle de même type et fabriqué avec le même sol, on peut estimer son module de résistance à partir de cette relation.

La relation obtenue pour le sol de la Manche, entre le module de rupture et la teneur en eau des croûtes, a été confrontée à celles obtenues avec d'autres sols étudiés dans le laboratoire de la Station I.N.R.A. de Science du Sol d'Avignon (Souty et al., 1992 a). Cette comparaison, illustrée par la Figure 3.11 confirme la tendance déjà observée d'une diminution de la valeur de F/e^2 avec la teneur en argile, pour une teneur en eau donnée.

2.2. CALCUL THEORIQUE DE L'EMERGENCE SOUS OBSTACLE

L'étude de la force d'émergence des plantules de carotte a permis d'établir des fréquences de forces exercées par les plantules. Pour comparer ces fréquences aux possibilités d'émergence des plantules sous un obstacle de résistance donnée, il faut tout d'abord relier la force nécessaire à la plantule pour franchir cet obstacle et la force nécessaire à l'appareil de mesure de la résistance de ce même obstacle.

L'hypocotyle de la plantule et l'embout du pénétromètre possèdent des caractéristiques géométriques différentes. L'embout est un cylindre de 3 mm de diamètre ($r_e = 1,5$ mm), alors que la crosse de l'hypocotyle correspond à un cylindre de section elliptique. Ses dimensions, mesurées sur des plantules de 4 jours à 20°C, sont 1,45 mm de longueur et 0,70 mm de largeur soit un rayon calculé de $r_h \approx 0,5$ mm.

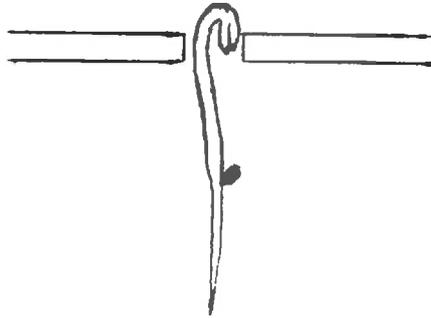
Ensuite, il convient de faire des hypothèses mécaniques quant au mode de franchissement de l'obstacle par la plantule.

2.2.1. Hypothèse d'enfoncement (Figure 3.12 A)

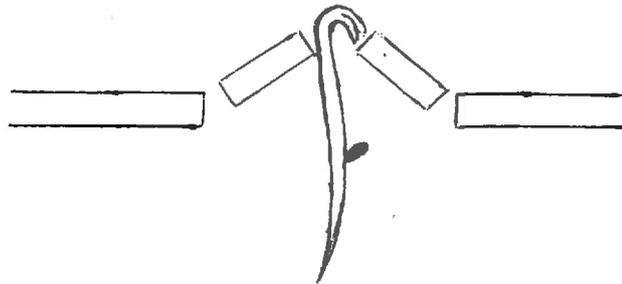
Cette hypothèse a été vérifiée dans le cas du maïs pour certains sols (Souty et al, 1992 a).

Figure 3.12 Modes de franchissement de l'obstacle par la plantule

A par enfoncement



B par flexion



La pression exercée par la plantule :

$$P_h = F_h / (\pi r_h^2)$$

doit être égale à la pression exercée par l'embout du pénétromètre pour franchir la même croûte, c'est à dire que :

$$P_e = P_h$$

$$\text{d'où } F_e / (\pi r_e^2) = F_h / (\pi r_h^2)$$

$$\text{or, } r_e = 3 r_h$$

$$\text{Donc } F_{\text{embout}} = 9 F_{\text{hypocotyle}}$$

2.2.2. Hypothèse de flexion (Figure 3.12 B)

Cette hypothèse a été validée dans le cas de l'hypocotyle de betterave sucrière (Souty, communication personnelle).

La théorie des plaques minces (Timošenko et Woinowsky-Krieger, 1961) permet de calculer la contrainte maximum en traction appliquée au centre et sur la face inférieure d'une plaque circulaire par une charge distribuée sur l'ensemble de la surface d'un cercle. Elle s'exprime de la façon suivante :

$$\sigma_{\text{max}} = (F/e^2) (1 + \tau) (3/2\pi) [1/4 (r/a)^2 - \log (r/a)]$$

avec : a = demi-portée de la plaque circulaire, ici 22 mm,
e = épaisseur de la plaque,
r = rayon de la charge,
 τ = coefficient de Poisson,
F = force appliquée.

Les contraintes maximum exercées par l'embout et par l'hypocotyle doivent être équivalentes pour rompre la même croûte, c'est à dire que :

$$\sigma_{\text{max}} (\text{embout}) = \sigma_{\text{max}} (\text{hypocotyle})$$

soit :

$$(F_e/e^2) [1/4 (r_e/a)^2 - \log(r_e/a)] = (F_h/e^2) [1/4 (r_h/a)^2 - \log(r_h/a)]$$

En tenant compte des caractéristiques géométriques de la croûte, de l'embout et de l'hypocotyle, on obtient :

$$F_{\text{embout}} = 1,4 F_{\text{hypocotyle}}$$

Figure 3.13 Emergence théorique en fonction de la résistance de la croûte selon le mode de franchissement par la plantule: (—) par enfoncement ou (- -) par flexion. GS 4 jours après germination à 20°C

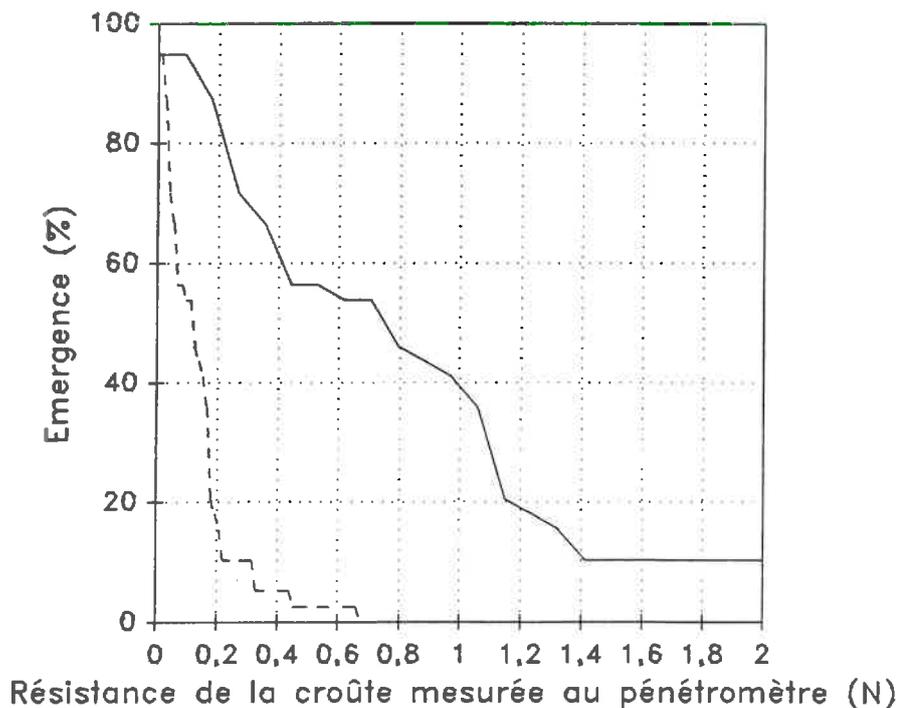
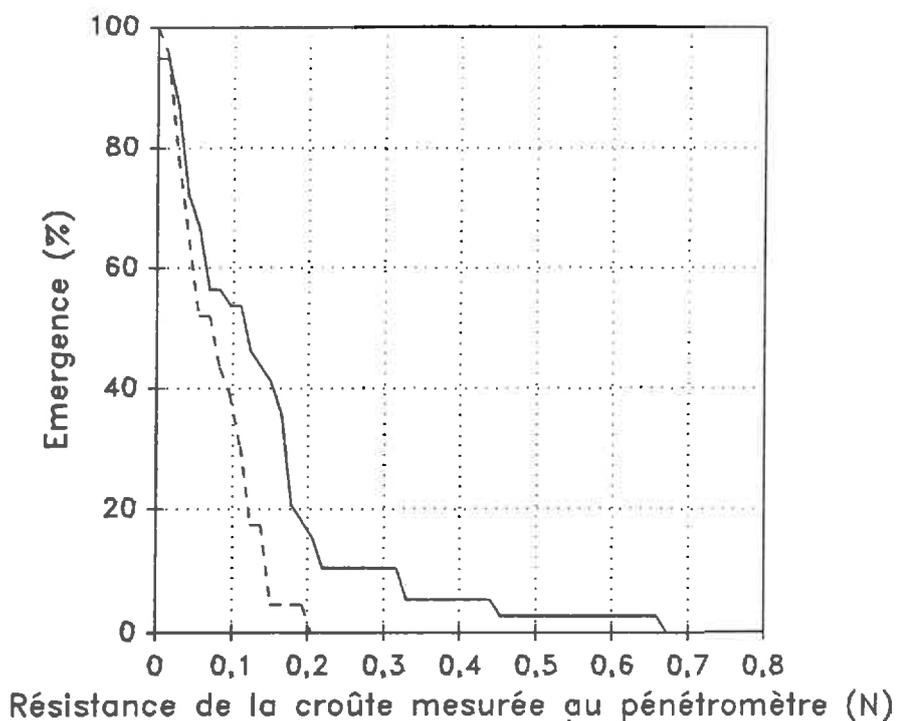


Figure 3.14 Emergence théorique par flexion en fonction de la résistance de la croûte. (—) GS, (- -) PS, 4 jours après germination à 20°C



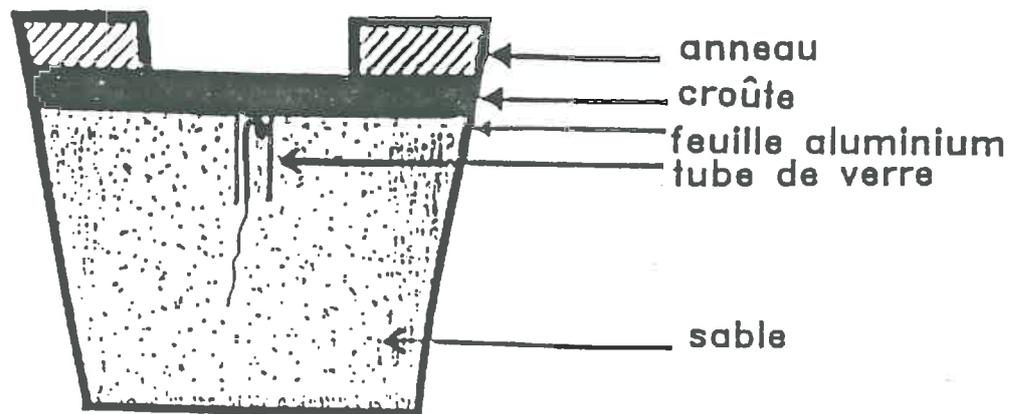
2.2.3. Pr evision de l' emergence

Les relations  tablies entre F_{embout} et $F_{\text{hypocotyle}}$ permettent de savoir si une plantule peut franchir un obstacle donn e. Par exemple dans le cas du mod le de flexion, une plantule dont la force, mesur e sous la lamelle, est  gale   F_h doit pouvoir franchir toute cro te dont la r sistance, mesur e au p n trom tre, est inf rieure   $1,4 F_h$. R ciproquement, une cro te de r sistance mesur e F_e peut  tre franchie par toute plantule dont la force mesur e est sup rieure   $F_e/1,4$.

Ce raisonnement peut  tre appliqu    un  chantillon de plantules dont on conn it la distribution des forces. Les courbes de taux d' emergence th oriques, en fonction de la r sistance de l'obstacle, peuvent  tre  tablies   partir des fr quences cumul es de la force exerc e par les plantules pour chacun des deux mod les m caniques (Figure 3.13). Dans une large gamme de r sistance les fr quences d' emergence pr vues sont beaucoup plus  lev es avec le mod le d'enfoncement.

Pour un m me mod le m canique de franchissement de l'obstacle, les fr quences th oriques d' emergence peuvent  tre compar es pour diff rents types de plantules, par exemple pour des plantules issues de poids de semences diff rents (cas pr sent  sur la Figure 3.14). Jusqu'  une r sistance de 0,1 N, les fr quences th oriques d' emergence sont identiques pour petites ou grosses semences. Lorsque la r sistance augmente, les fr quences pr vues sont inf rieures pour les plantules issues de semences de plus faible poids.

Figure 3.15 Montage pour l'étude expérimentale de l'émergence sous obstacle (d'après Souty et al, 1992 b)



2.3. CONFRONTATION EXPERIMENTALE PLANTULE-OBSTACLE

2.3.1. Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental adopté, illustré par la Figure 3.15, est homogène avec celui de la mesure de la force d'émergence (Cf §1.1.1) et celui de caractérisation des obstacles (Cf §2.1.1).

Des plantules issues de grosses semences (au nombre de 187) et de petites semences (au nombre de 43), 4 jours après la germination sont préparées comme pour la mesure de la force d'émergence. Parallèlement 230 croûtes d'épaisseurs comprises entre 1,9 et 5,9 mm et de 10 à 28 % de teneur en eau ont été fabriquées. La résistance mécanique de ces croûtes peut être calculée à partir de la courbe étalon établie pour le sol étudié (§ 2.1.2). Ces croûtes sont posées sur les pots, séparées du milieu de culture par une feuille d'aluminium pour ne pas modifier la teneur en eau des croûtes, la crosse de l'hypocotyle affleurant sous la croûte, qui est maintenue par un anneau.

Chaque pot contenant une plantule surmontée d'une croûte est placé à 20°C à l'obscurité. Les levées sont observées pendant 4 jours après la mise en place du dispositif.

Des groupes de 10 à 15 individus sont formés en rassemblant les pots surmontés de croûtes dont les résistances sont les plus proches possibles. Pour chacun de ces groupes, les taux d'émergence sont calculés et replacés par rapport aux fréquences théoriques d'émergence, en fonction de la résistance des croûtes rencontrées.

2.3.2. Résultats et discussion

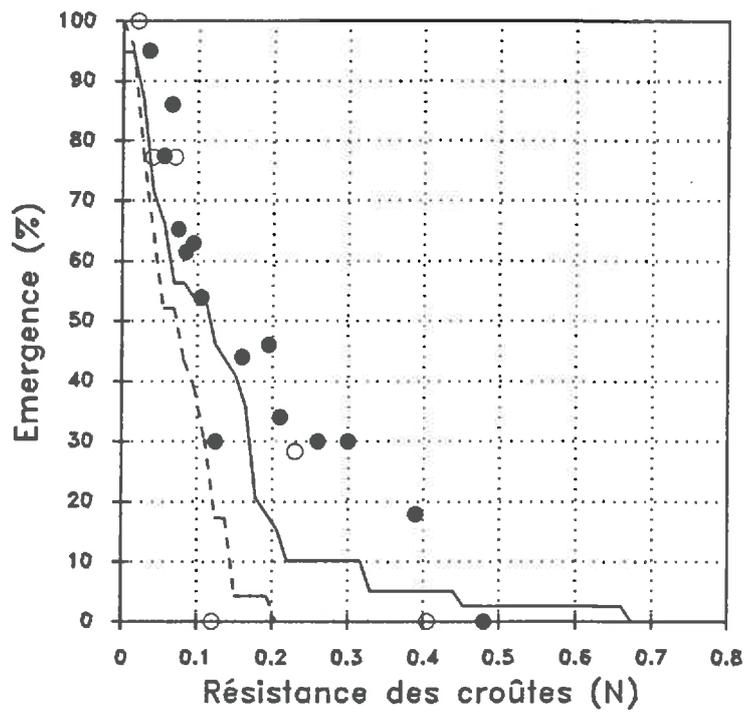
La confrontation des taux d'émergence observés et des fréquences théoriques est présentée, pour petites et grosses semences, sur la Figure 3.16.

Il y a une bonne adéquation entre les taux d'émergence observés et les fréquences théoriques calculées à partir du modèle mécanique de flexion. Les taux d'émergence observés diminuent progressivement lorsque la résistance de l'obstacle augmente jusqu'à environ 0,5 N.

Les résultats obtenus rendent compte des différences de distribution statistiques des forces observées entre les deux classes de poids de semences. Lorsque la résistance de l'obstacle augmente 0 à 0,1 N, les taux d'émergence observés sont identiques entre classes de poids des semences.

Figure 3.16 Emergence à 20°C
4 jours après germination

GS | — Courbe théorique (modèle flexion)
● Points expérimentaux
PS | --- Courbe théorique (modèle flexion)
○ Points expérimentaux



Lorsque la résistance augmente encore, les taux observés sont supérieurs pour les plantules issues de grosses semences.

Cependant, il existe une variabilité non négligeable des taux observés par rapport aux fréquences théoriques. Pour des résistances d'environ 0,120 N et de 0,250 à 0,300 N, les taux observés sont respectivement inférieurs et supérieurs aux fréquences théoriques.

Dans le premier cas, l'échantillon de plantules considéré a principalement été confronté à des croûtes fines, de 2 à 3 mm d'épaisseur, et relativement sèches, à une teneur en eau inférieure à 19%. Or dans cette gamme d'humidité, il existe une importante variabilité résiduelle autour de la courbe étalon de module de rupture pour le sol étudié (Cf Figure 3.10). Dans le deuxième cas, les croûtes utilisées sont pour la plupart épaisses (d'environ 5 mm) et très humides (plus de 23% de teneur en eau). Le modèle d'expression du module de rupture présente dans cette gamme d'humidité une tendance à la surestimation de la résistance de l'obstacle rencontré (Cf Figure 3.10). Ces éléments semblent indiquer une imprécision dans la caractérisation du sol étudié, par le module de rupture.

Cette variabilité peut également être liée au modèle mécanique, de franchissement de l'obstacle par la plantule, utilisé pour établir les fréquences théoriques d'émergence. Le modèle d'enfoncement semble être adapté aux espèces à levée hypogée telles que le maïs ; le modèle de flexion semble être adapté aux espèces à levée épigée telles que la betterave sucrière et la carotte. Les travaux réalisés par Souty *et al.* (1992 a) sur différents sols montrent que le modèle mécanique le mieux adapté, et donc le mode de franchissement de l'obstacle par la plantule, dépend également des caractéristiques du sol étudié. Ici, le mode de franchissement pourrait dépendre également de l'état hydrique de l'obstacle rencontré. En effet, les taux observés sont supérieurs aux fréquences calculées dans le cas de croûtes très humides, se rapprochant légèrement des prévisions par modèle d'enfoncement.

Par ailleurs, les taux d'émergence observés et théoriques ont été établis sur de relativement faibles échantillons de plantules. Une étude portant sur des échantillons nettement plus conséquents contribuerait sans doute à préciser les quelques points qui viennent d'être évoqués.

CONCLUSION

La force d'émergence que peut exercer une plantule de carotte est faible comparée à d'autres espèces, ce qui explique la forte sensibilité de cette espèce à l'état structural de la surface du sol.

Il existe une grande variabilité des forces mesurées qui peut être attribuée d'une part à une forte hétérogénéité entre plantules, d'autre part aux différents états dans lequel se trouvent les plantules au cours de leur croissance souterraine. Les potentialités d'émergence des plantules

diminuent lorsque la croissance hétérotrophe est prolongée et elles sont inférieures dans le cas de plantules issues de semences de faible poids. Les températures basses, dans la gamme étudiée, conduisent à un ralentissement du développement de la force exercée par les plantules, mais elles n'affectent pas le niveau de force exercée.

Il est possible d'établir un modèle de prévision du taux d'émergence des plantules en fonction de la résistance mécanique de l'obstacle rencontré. Ce modèle tient compte de la distribution statistique des forces d'émergence exercées par les plantules et des caractéristiques physiques de l'obstacle. Il repose sur le mode de franchissement de l'obstacle par la plantule. Dans le cas de la carotte, la plantule semble franchir l'obstacle surtout par flexion.

La confrontation expérimentale entre des plantules et des obstacles de caractéristiques connues montrent une assez bonne adéquation entre les taux d'émergence observés et les fréquences théoriques. Les taux d'émergence observés rendent compte des différences de forces des plantules liées au poids des semences dont elles sont issues.

CHAPITRE IV

INFLUENCE DE LA PHASE HETEROTROPHE

SUR LA CROISSANCE DES PLANTULES A LA LUMIERE

Tableau 4.I : Traitements expérimentaux pour l'étude de la croissance des plantules à la lumière en fonction des états de croissance des plantules à l'obscurité.

TEMPERATURE	POIDS SEMENCES	DÉLAI GERMINATION DÉBUT ÉCLAIREMENT (degré-jours)	TEMPS A L'OBSCURITE (jours)
20°C	PS	65-70 100-120 130-150	4 à 5 6 à 7 8 à 9
20°C	GS	65-70 100-120 130-150	4 à 5 6 à 7 8 à 9
10°C	PS	65-70	10 à 11
10°C	GS	65-70 80-90 100-110	10 à 11 13 à 14 16 à 17

L'étude de la croissance hétérotrophe des plantules de carotte a permis de mettre en évidence différents états des cotylédons lors de la croissance souterraine. Ces états se caractérisent par :

- une perte de poids des cotylédons lors de la 2ème phase de croissance hétérotrophe,
- des poids et longueurs des cotylédons systématiquement plus faibles pour les plantules issues de plus petites semences,
- des évolutions morphologiques des cotylédons identiques mais ralenties à basse température.

L'objectif de cette partie de l'étude est tout d'abord de décrire la croissance des plantules de carotte à la lumière. Ensuite, la variabilité de la croissance autotrophe des plantules est discutée par rapport aux différents états des cotylédons lors de la croissance hétérotrophe, afin d'évaluer les arrières-effets de la croissance souterraine des plantules sur leur croissance ultérieure.

I - MATERIEL ET METHODE

1.1. TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX

Les traitements expérimentaux sont présentés dans le **Tableau 4.I.**

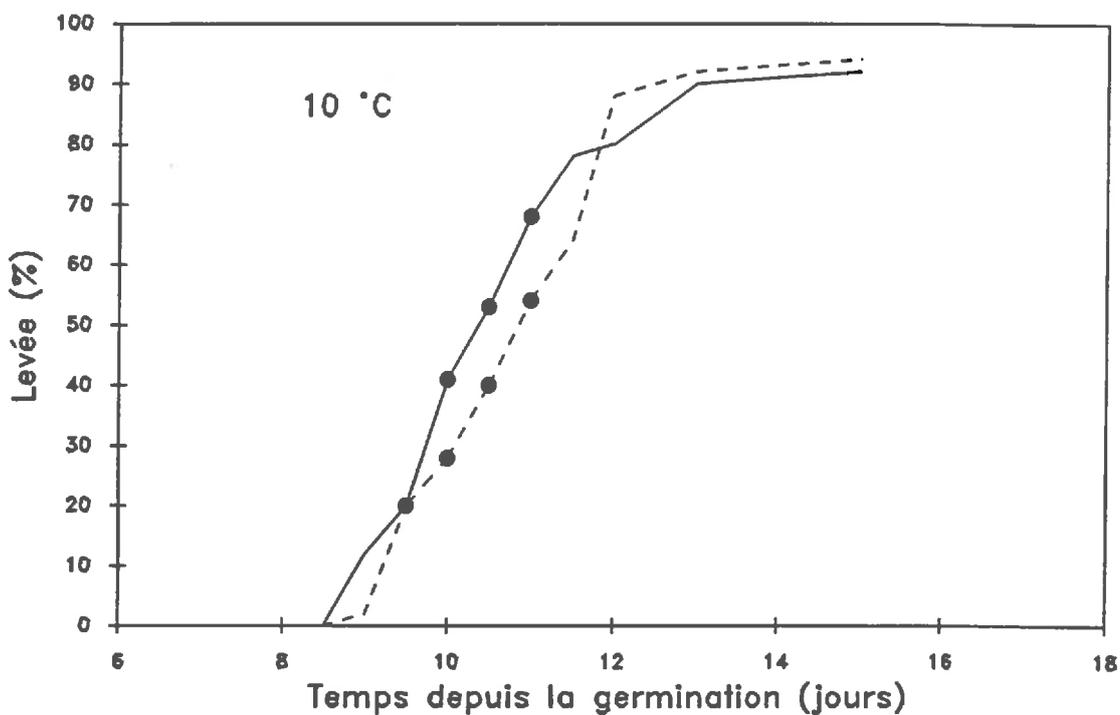
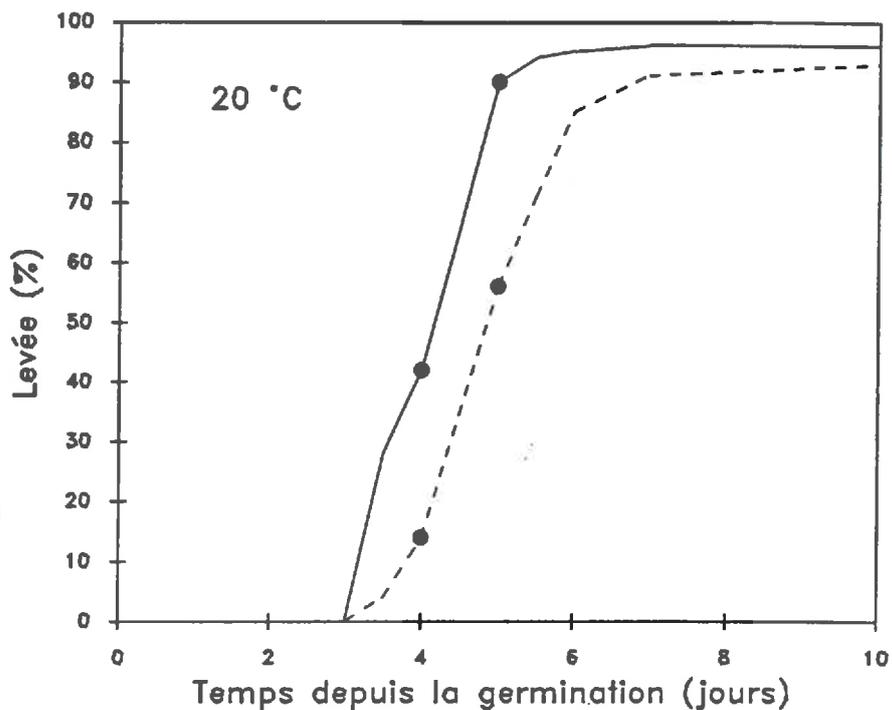
Ils permettent de comparer différents délais de croissance à l'obscurité correspondant à trois degrés d'évolution des cotylédons :

- en fin de 1ère phase hétérotrophe, où le poids des cotylédons est maximum,
- en milieu de 2ème phase hétérotrophe, où le poids des cotylédons a fortement diminué alors que leur surface tend à se stabiliser,
- en fin de 2ème phase hétérotrophe, lorsque le poids des cotylédons atteint son minimum.

Les effets des différents délais de croissance à l'obscurité sont comparés pour les deux classes de poids de semences (petites et grosses semences) étudiées précédemment.

La croissance des plantules à la lumière est également étudiée en fonction des deux températures de croissance à l'obscurité : 20°C et 10°C. Les différents délais de croissance à l'obscurité étudiés, correspondent à des temps de croissance supérieurs à basse température mais à des états d'avancement de la croissance souterraine équivalents.

Figure 4.1 Cinétiques de levées à la surface des pots et plantules étudiées (●), PS (--) GS (—)



1.2. DISPOSITIF EXPERIMENTAL

Les plantules sont maintenues à l'obscurité à 20°C et à 10°C en enceinte climatisée.

La croissance des plantules à la lumière est réalisée dans une chambre de culture, dont les caractéristiques sont indiquées en Annexe 5. L'éclairement des plantules, de $330 \mu\text{moles.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, est comparable aux conditions naturelles rencontrées lors des semis de printemps. Il est réalisé par périodes d'une demi-journée. Durant la période éclairée, malgré la ventilation, la température dans la chambre de culture est très hétérogène allant de 18,6 à 23,0°C. Un système de rotation des pots permet de réduire ces variations à 2 % autour d'une température moyenne identique de 20,4°C pour tous les pots.

1.3. PROTOCOLE EXPERIMENTAL

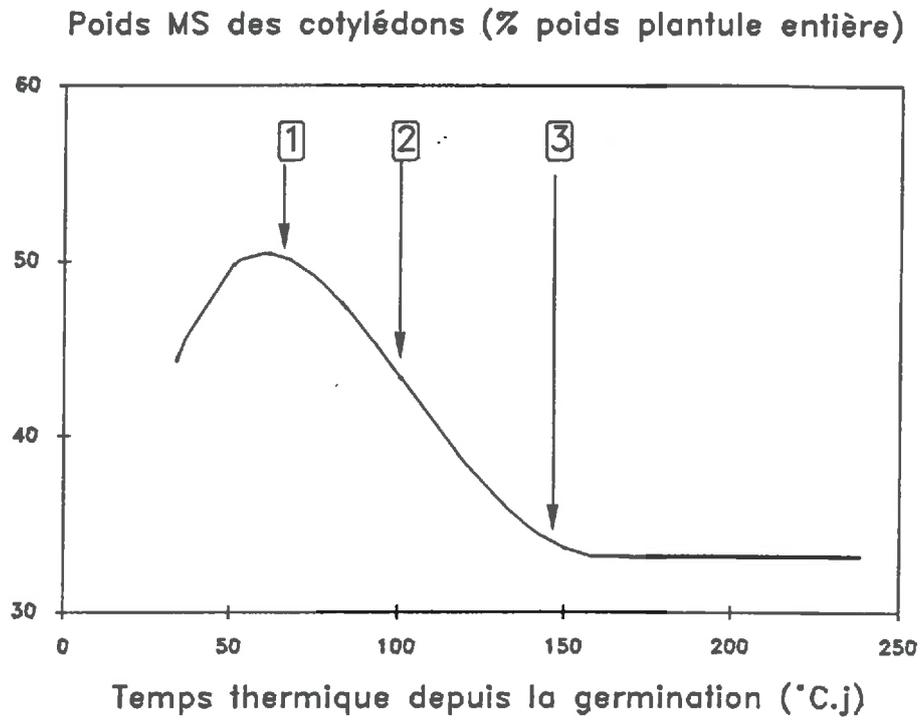
1.3.1. Croissance des plantules à l'obscurité

La culture des plantules à l'obscurité est réalisée suivant le protocole mis au point pour l'étude de la croissance hétérotrophe (Cf Ch.II §1.1). Les semences germées à des dates les plus proches possibles, sont transplantées dans des pots contenant du sable de Fontainebleau humecté à 20 % avec de l'eau déminéralisée et de la solution nutritive. Elles sont placées à 1 cm de profondeur.

Les cinétiques d'émergence des plantules à la surface du sable, suivies à 20°C et 10°C, sont représentées sur la Figure 4.1. Seules les plantules étant apparues durant le pic d'émergence ont été retenues pour le suivi de croissance à la lumière. Ce contrôle des dates d'émergence des plantules retenues pour cette étude conduit à une homogénéisation supplémentaire du matériel végétal utilisé. Par les techniques successives de sélection des dates de germination et d'émergence, la durée de croissance hétérotrophe des plantules est la plus homogène possible.

Les graines étant placées à 1 cm de profondeur, la date d'émergence des plantules à la surface du sable correspond à un allongement de l'hypocotyle d'une longueur égale à 1 cm. Ce moment correspond précisément à la fin de la 1ère phase de croissance hétérotrophe, qui est le plus court délai de croissance à l'obscurité étudié. Pour étudier l'effet de différentes durées de croissance souterraine, les plantules ont été maintenues plus ou moins longtemps à l'obscurité après qu'elles aient atteint la surface du sable.

Figure 4.2 Principe et protocole d'étude de la croissance des plantules à la lumière



1.3.2. Mise à la lumière des plantules

Le principe de mise à la lumière des plantules est illustré par la Figure 4.2. Les plantules retenues, pour chaque classe de poids de semences et chaque température de croissance, sont divisées en trois séries correspondant aux traitements expérimentaux précédemment présentés.

La première série de plantules (**série 1**) est exposée à la lumière dès l'émergence des plantules à la surface des pots. Les plantules ont terminé la première phase de croissance hétérotrophe : il s'est écoulé 65 à 70 degré-jours depuis la germination, soit 4 à 5 jours à 20°C et 10 à 11 jours à 10°C (Cf Tableau 4.I). Le poids des cotylédons est alors maximum.

Pour chaque classe de poids de semences et chaque température (sauf dans le cas des petites semences à 10°C), les deux autres séries de plantules sont exposées à la lumière à partir de 90 (**série 2**) à 150 (**série 3**) degré-jours après germination selon les traitements expérimentaux. Ces délais à l'obscurité correspondent à la décroissance rapide du poids des cotylédons.

Chaque série est exposée à la lumière au début d'une période éclairée de la chambre de culture.

1.3.3. Suivi de croissance des plantules à la lumière

Un premier prélèvement de plantules est réalisé après 12 heures d'exposition à la lumière, soit 0,5 jour. Les prélèvements ultérieurs sont réalisés respectivement 1,5 ; 2,5 ; 4,5 ; 6,5 puis 8,5 jours après le début d'exposition des plantules à la lumière.

A chaque fois, 5 à 10 plantules sont prélevées pour chaque traitement expérimental.

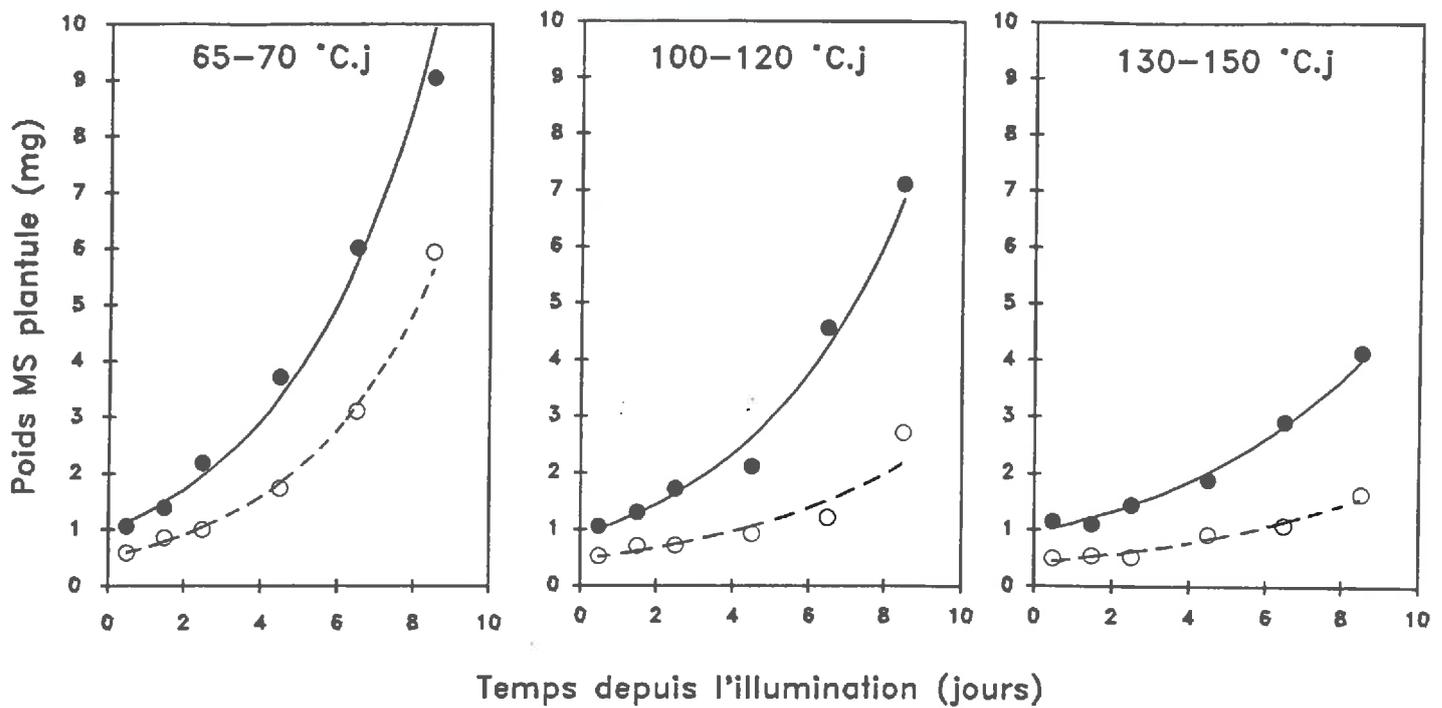
L'état sanitaire et la morphologie des plantules sont observés. Chaque organe est mesuré puis pesé individuellement après séchage à 80°C pendant 48 heures. Les mesures effectuées sur les cotylédons portent sur la longueur et la largeur de l'un des deux cotylédons. La surface des cotylédons a été calculée sur la base d'une forme rectangulaire. Cette simplification semble acceptable en tout début de croissance où les cotylédons ont une forme très allongée.

II - RESULTATS

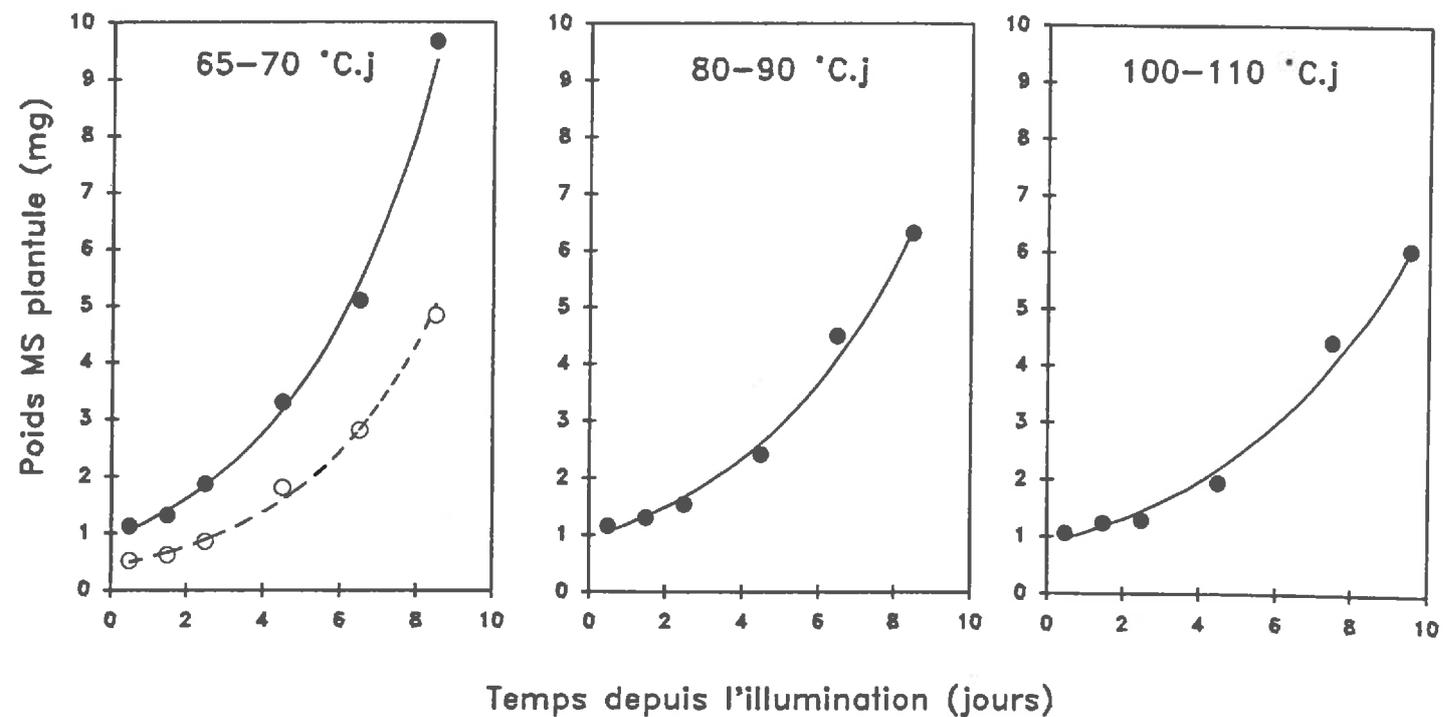
Dans le cadre d'observations annexes, il est apparu que l'exposition à la lumière de plantules de carotte, avant la fin de 1ère phase de croissance souterraine, perturbe fortement leur croissance ultérieure. En

Figure 4.3 Croissance des plantules à la lumière à 20°C
 (-○-) PS (-●-) GS

Croissance hétérotrophe à 20°C



Croissance hétérotrophe à 10°C



effet, à ce stade, les cotylédons sont encore emprisonnés dans la semence. A la lumière, ils verdissent et se gonflent mais ils ne peuvent se dégager de la semence. L'apparition de la première feuille se réalise rarement et les plantules restent chétives. Une croissance normale des plantules à la lumière n'est observée qu'à partir du moment où les cotylédons sont séparés de la semence et peuvent se déployer, c'est à dire à partir du début de la 2ème phase. Seul ce cas sera étudié ici.

2.1. ALLURE GENERALE DES COURBES DE CROISSANCE

L'évolution du poids de matière sèche de la plantule entière depuis l'exposition à la lumière est représentée sur les graphiques de la Figure 4.3 pour l'ensemble des dix traitements expérimentaux.

Le poids des plantules augmente peu au cours des premiers jours d'exposition à la lumière puis la croissance s'accélère. L'allure des résultats suggère un ajustement de type exponentiel, qui s'avère satisfaisant après analyse de la distribution des écarts résiduels, et qui peut être exprimé sous la forme suivante :

$$MS(t) = MS_0 \exp (RGR \ t)$$

avec : MS (mg) : Poids de matière sèche de la plantule à un instant t depuis l'exposition à la lumière,
MS₀(mg) : Ordonnée à l'origine,
RGR : Taux de croissance de la plantule à la lumière.

Les paramètres de ces ajustements, calculés pour chacun des traitements expérimentaux, sont présentés dans le Tableau 4.II. D'autre part, ces paramètres ont été comparés par des tests statistiques de Newman-Keuls.

2.2. ANALYSE DES VARIATIONS DE MS₀

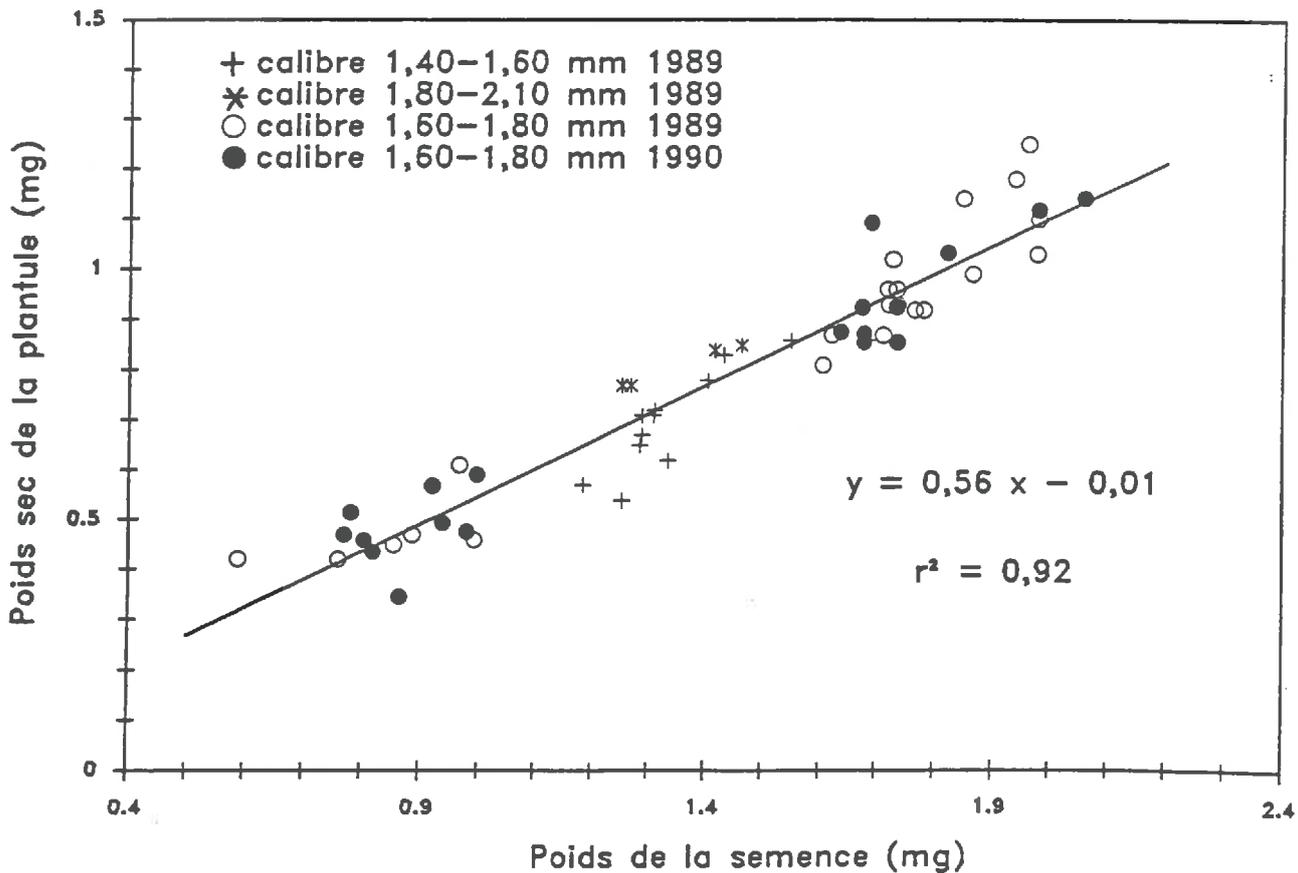
Les valeurs de MS₀, qui correspondent théoriquement au poids de matière sèche de la plantule au moment de l'exposition à la lumière, diffèrent très significativement (p<0,01) entre classes de poids de semences.

Ceci peut être rapproché de l'étude de la croissance hétérotrophe des plantules de carotte. On a vu, qu'à tout moment de la croissance hétérotrophe, le poids de la plantule dépend du poids de la semence dont elle est issue. A partir d'environ 60-70 degré-jours depuis la germination, le poids de la plantule est relativement stable et représente environ 60 % du poids de la semence, quelle que soit la classe de poids de semences étudiée. Il apparaît inévitable d'obtenir une étroite corrélation entre le poids initial de la semence et le poids de la plantule en début de croissance à la lumière. Une expérimentation annexe a été réalisée sur une large gamme de poids de semences, de 0,5 à 2,5 mg, issues de 2 lots et 3

Tableau 4.II : Paramètres des ajustements exponentiels de croissance des plantules à la lumière à 20°C.

T°	POIDS SEMENCES	DELAI GERMINATION DEBUT ECLAIREMENT (degré-jours)	MS _O (mg)	RGR	r ²	EFFECTIF
20°C	PS	65-70	0,530	0,276	0,98	41
		100-120	0,499	0,184	0,91	35
		130-150	0,453	0,151	0,91	35
20°C	GS	65-70	1,117	0,275	0,98	40
		100-120	0,994	0,240	0,95	42
		130-150	1,034	0,166	0,94	37
10°C	PS	65-70	0,432	0,288	0,99	42
10°C	GS	65-70	0,930	0,272	0,99	50
		80-90	0,942	0,225	0,97	47
		100-110	0,877	0,202	0,97	40

Figure 4.4 : Relation entre le poids de la semence et le poids de la plantule à la fin du transfert des réserves de la semence vers la plantule



calibres. Les résultats, illustrés par la Figure 4.4, confirment la relation établie entre le poids de la semence et le poids de la plantule lorsque celle-ci devient indépendante des réserves séminales. Ils indiquent une certaine constance du taux de transfert des réserves séminales vers la plantule.

Pour une même classe de poids de semences, la valeur du paramètre MS_0 présente une diminution légère, mais non significative, lorsque la croissance à l'obscurité est prolongée. Ceci apparaît essentiellement pour les petites semences à 20°C et les grosses semences à 10°C. Cette diminution du paramètre MS_0 observée pour certains traitements expérimentaux peut être reliée à la légère baisse du poids de la plantule mise en évidence en fin de croissance hétérotrophe.

Les valeurs de MS_0 obtenues pour les basses températures sont légèrement plus faibles qu'à 20°C. Ce résultat obtenu sur les valeurs estimées de MS_0 diffère des observations faites lors de l'étude de la croissance hétérotrophe des plantules de carotte. On a vu que, entre 20 et 10°C, la température ne jouait que sur le temps nécessaire à la réalisation de chaque phase de croissance, sans modifier le taux de transfert des réserves séminales vers la plantule. Ainsi, en considérant des plantules parvenues au même stade de croissance hétérotrophe, indépendamment du temps, le poids des plantules ne devrait pas différer entre 20°C et 10°C.

2.3. ANALYSE DES VARIATIONS DU RGR

Les taux de croissance des plantules exposées à la lumière en fin de 1ère phase de croissance hétérotrophe ne diffèrent ni entre classes de poids de semences, ni entre températures de croissance à l'obscurité. Ils sont compris entre 0,272 et 0,288.

En revanche, pour une même température ou une même classe de poids de semences, le taux de croissance à la lumière diminue fortement et significativement ($p < 0,03$) lorsque le temps de croissance à l'obscurité augmente. Cela correspond à une moindre croissance des plantules suite à un séjour antérieur à l'obscurité plus long.

Lorsque les plantules sont exposées à la lumière, l'augmentation de leur poids de matière sèche ne provient plus d'un transfert des réserves séminales, mais elle est due à la photosynthèse assurée par les cotylédons. Elle peut s'écrire, d'après le modèle de Watson (1952) :

$$dMS/dt = NAR \cdot A$$

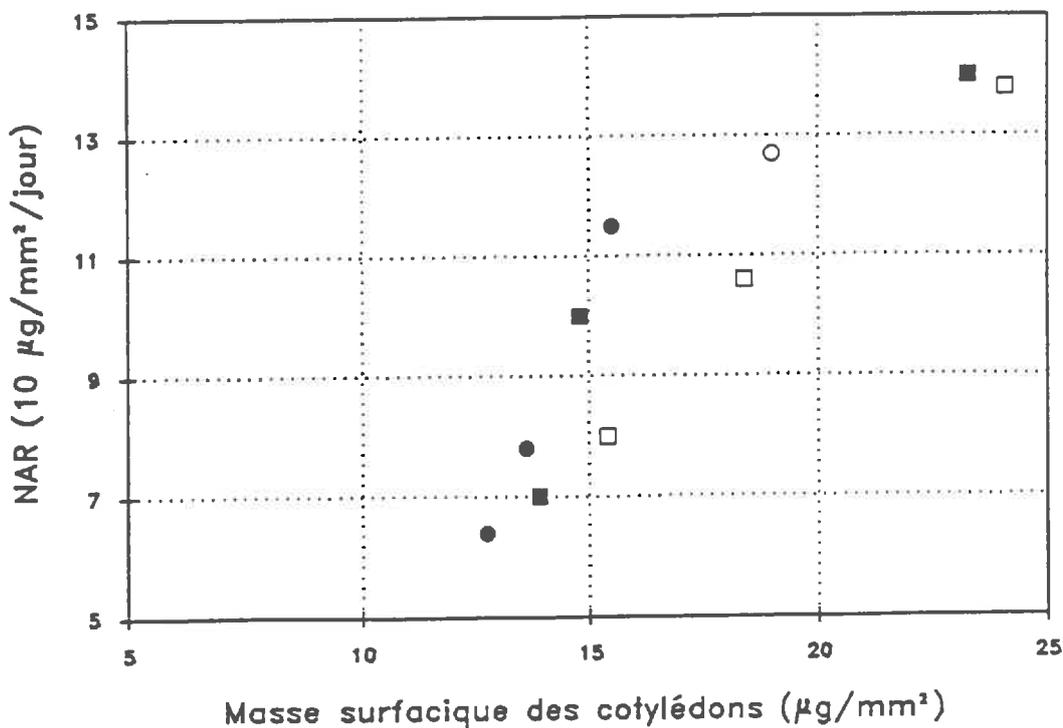
avec : A : surface ayant une activité photosynthétique
NAR : taux d'assimilation nette de cette surface

$$\text{d'où : } (dMS/dt) \cdot (1/MS) = RGR = NAR \cdot (A/MS)$$

Tableau 4.III : Analyse des variations du RGR et calcul du NAR

T°	POIDS SEMENCES	DELAI GERMINATION DEBUT ECLAIREMENT (degré-jours)	RGR estime	NAR calcule ($\mu\text{g}/\text{mm}^2/\text{j}$)	$\frac{\text{Acot}}{\text{MScot}}$ (mm^2/mg)	$\frac{\text{MScot}}{\text{MSpl}}$ (%)
20°C	PS	65-70	0,276	11,5	64,6 (16,4)	37,7 (6,4)
		100-120	0,184	7,8	73,8 (4,3)	31,9 (2,8)
		130-150	0,151	6,4	78,5 (10,6)	29,9 (5,3)
20°C	GS	65-70	0,275	14,0	42,9 (13,6)	45,8 (4,6)
		100-120	0,240	10,0	67,6 (13,1)	35,6 (4,7)
		130-150	0,166	7,0	72,2 (8,5)	32,6 (4,5)
10°C	PS	65-70	0,288	12,7	52,7 (5,5)	43,1 (3,0)
10°C	GS	65-70	0,272	13,8	41,5 (3,7)	47,6 (4,0)
		80-90	0,225	10,6	54,4 (5,7)	39,2 (3,6)
		100-110	0,202	8,0	64,9 (5,2)	38,6 (1,9)

Figure 4.5 Relation entre la masse surfacique des cotylédons lors de l'exposition à la lumière et le NAR calculé pour la croissance des plantules. Croissance à l'obscurité à 20°C (●) PS (■) GS, à 10°C (○) PS (□) GS



Sur la période de croissance étudiée, la surface assurant la photosynthèse est celle des cotylédons. Le taux de croissance des plantules peut donc s'écrire :

$$\begin{aligned} \text{RGR} &= \text{NAR} \cdot (A_{\text{cotylédons}} / \text{MS}_{\text{plantules}}) \\ &= \text{NAR} \cdot (A_{\text{cotylédons}} / \text{MS}_{\text{cotylédons}}) \cdot (\text{MS}_{\text{cotylédons}} / \text{MS}_{\text{plantule}}) \end{aligned}$$

Cette dernière équation fait apparaître trois termes représentant potentiellement trois types de sources de variabilité du RGR :

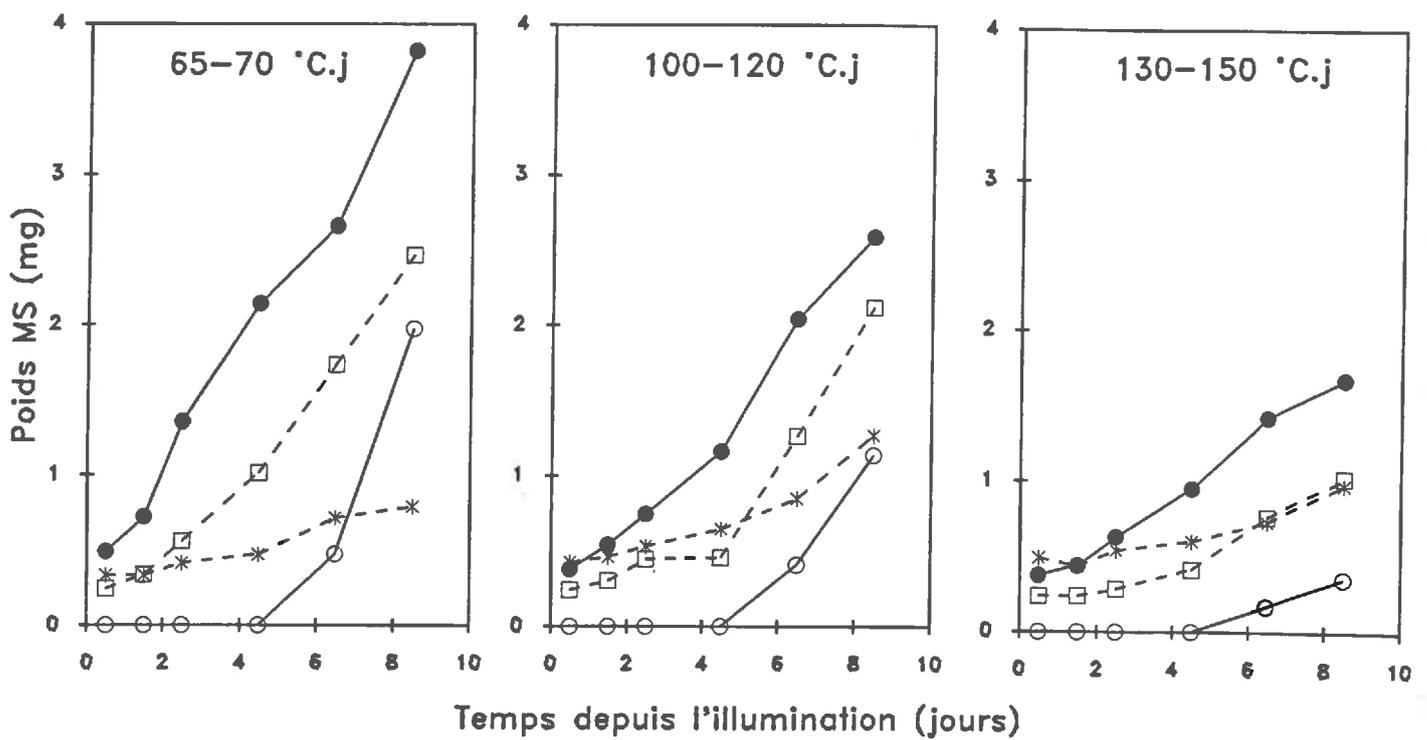
- NAR, taux d'assimilation nette de la surface assimilatrice rendant compte de son fonctionnement photosynthétique,
- $A_{\text{cotylédons}} / \text{MS}_{\text{cotylédons}}$, surface massique des organes photosynthétisants,
- $\text{MS}_{\text{cotylédons}} / \text{MS}_{\text{plantule}}$, part des organes assimilateurs dans le poids total de la plantule.

Ces deux derniers termes sont obtenus à partir des mesures de la surface et du poids des cotylédons qui ont été effectuées, au tout début de la croissance à la lumière, caractérisant ainsi leur état au début de leur fonctionnement photosynthétique. Une valeur de NAR a alors été calculée à partir des mesures effectuées et des valeurs de RGR estimé par ajustement exponentiel. Les valeurs des trois termes de l'équation du RGR sont présentés dans le **Tableau 4.III** pour toutes les variantes expérimentales testées.

La diminution du RGR s'accompagne d'une augmentation de la surface massique des cotylédons parallèlement à une diminution de la part des cotylédons dans le poids total de la plantule. Par ailleurs, le NAR décroît fortement et ces valeurs apparaissent être les plus discriminantes pour expliquer les variations de RGR. L'influence dépressive de la durée de la phase hétérotrophe sur la croissance à la lumière serait donc, pour une large part, liée à une diminution de l'aptitude à la photosynthèse des cotylédons.

On observe une diminution du NAR calculé parallèlement à une diminution de la part des cotylédons dans le poids de la plantule. On retrouve ici l'effet de la durée de croissance à l'obscurité qui avait été testé en se basant sur l'évolution pondérale des cotylédons. Les plus fortes valeurs de NAR calculées, correspondent aux expositions précoces des plantules à la lumière lorsque le poids de leurs cotylédons est maximum. La diminution du NAR intervient lorsque la croissance hétérotrophe est prolongée et que le poids des cotylédons décroît. Parallèlement, la masse surfacique des cotylédons est diminuée après un séjour prolongé à l'obscurité. L'étude de la croissance hétérotrophe des plantules a en effet montré, qu'après la 2ème phase de croissance, le poids des cotylédons diminue alors que leur élongation se poursuit légèrement. La valeur de la masse surfacique des cotylédons au moment de l'exposition à la lumière peut être comparée à la valeur du NAR calculée. La **Figure 4.5** montre que les variations de NAR sont corrélées de façon relativement continue et étroite à celles de la masse surfacique des cotylédons au début de la croissance à la lumière des plantules.

Figure 4.6 Croissance des organes (●) cotylédons (○) 1ère feuille
 (□) radicule (✱) hypocotyle GS 20°C



2.4. CROISSANCE DES ORGANES

L'évolution du poids de matière sèche des organes au cours de la croissance à la lumière est présentée sur la **Figure 4.6** dans le cas des plantules issues de grosses semences après une croissance à l'obscurité à 20°C.

La moindre croissance des plantules, liée à une prolongation de la croissance préalable à l'obscurité, se traduit au niveau de l'ensemble de tous les organes. La vitesse de croissance des cotylédons est d'autant plus ralentie que la durée de séjour à l'obscurité a été prolongée. La croissance de l'hypocotyle apparaît relativement faible.

Quel que soit la durée de séjour à l'obscurité, la première feuille apparaît environ 4 jours après le début d'exposition à la lumière. Cependant sa croissance apparaît généralement plus faible pour les séjours à l'obscurité les plus longs.

Le début de croissance de la racine apparaît retardé par rapport à celui des cotylédons. Ce retard de croissance de la racine est d'autant plus accentué que la durée de séjour à l'obscurité est importante.

III - DISCUSSION

La phase de croissance des plantules à la lumière étudiée ici correspond à une phase d'autotrophie. Seule la photosynthèse des cotylédons assure la nouvelle croissance pondérale de la plantule. Il n'y a plus de transfert des réserves de la semence vers la plantule qui en est alors détachée.

Le début de croissance autotrophe des plantules est caractérisé par une très faible augmentation de poids des plantules. Le passage d'une source de carbone issue du transfert des réserves séminales à une autre source carbonée provenant des assimilats de la photosynthèse, semble se traduire par une faible croissance de la plantule, et en particulier de la racine. Cette moindre croissance peut être rapprochée de la crise de croissance observée dans le cas du maïs lors de l'étape transitoire entre hétérotrophie et autotrophie stricte (Bourdu et Gregory, 1983). Pour cette espèce ainsi que pour le blé, cette phase est marquée par un important remaniement des réserves entre les organes (Deleens *et al* , 1984 ; Pinto Contreras et Gaudillère, 1987).

La croissance autotrophe des plantules de carotte est de type exponentiel et ses paramètres dépendent des facteurs de croissance hétérotrophe des plantules.

Le poids initial des semences détermine le poids des plantules au début de la croissance autotrophe. L'étude de la croissance hétérotrophe des plantules a déjà permis de mettre en évidence cet effet du poids de la semence que l'on retrouve dans la littérature (Cf Ch.I §1.4).

Le taux de croissance des plantules est indépendant du poids initial des semences. Ainsi à tout moment de la croissance autotrophe, toutes choses étant égales par ailleurs, le poids des plantules issues de grosses semences est toujours supérieur à celui des plantules issues de petites semences. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par Black (1956) montrant sur trèfle, à partir de poids de semences différents, des poids de plantules différents et des taux de croissance identiques.

Le poids des plantules au début de la croissance autotrophe ne dépend pas du temps de croissance à l'obscurité. En effet, le poids des plantules à l'issue de la phase d'utilisation des réserves séminales est très stable, et ne diminue que très légèrement lorsque la croissance hétérotrophe est prolongée.

En revanche, la suite de la croissance autotrophe des plantules diminue fortement lorsque la croissance préalable à l'obscurité est prolongée. Or, la prolongation de la croissance hétérotrophe des plantules, au delà de la 1ère phase, correspond à une redistribution pondérale marquée par la chute de poids des cotylédons.

L'analyse des variations des taux de croissance des plantules, lorsque le délai à l'obscurité augmente, met en évidence une diminution du taux d'assimilation nette calculé, alors que la surface des cotylédons est identique entre les différents délais.

La comparaison entre les valeurs de NAR calculées et la masse surfacique des cotylédons lors de l'exposition à la lumière montre une relation positive entre ces deux paramètres. L'évolution de la masse surfacique des cotylédons au cours de la croissance hétérotrophe des plantules pourrait être un indicateur pertinent de leur capacité ultérieure de photosynthèse. Ceci reste cependant à vérifier car ce caractère ne rend pas compte des évolutions structurelles et biochimiques des organes corrélées à la perte de poids des cotylédons. Dans le cas de la betterave sucrière, on observe également une moindre croissance autotrophe des plantules après de longs séjours préalables à l'obscurité (Durr, travaux en cours). Dans ce cas, une moindre présence de chlorophylle dans les cotylédons a pu être mise en évidence (Elamrani *et al*, 1992).

Au niveau des organes, la diminution du taux de croissance de la plantule entière s'accompagne d'un ralentissement de la croissance de la racine et de la première feuille.

Ces résultats sont différents de ceux obtenus par Black (1956) sur trèfle. A la suite de la prolongation de la croissance hétérotrophe des plantules de trèfle, obtenu par augmentation de la profondeur de semis, il n'observe aucune modification du taux de croissance des plantules à la lumière. Or, la prolongation de la croissance avant émergence correspond également à une perte de poids au niveau des cotylédons, mais celle-ci ne semble pas altérer la croissance ultérieure des plantules. Il se peut que la prolongation de la croissance à l'obscurité étudiée, n'ait pas été suffisante pour provoquer une altération ultérieure du fonctionnement des cotylédons. D'ailleurs, on peut noter que la masse surfacique des cotylédons observée dans le cas de cette espèce est environ dix fois plus élevée que celle observée dans le cas de la carotte.

CONCLUSION

La croissance hétérotrophe des plantules de carotte se caractérise par des modifications morphologiques et physiologiques importantes, ayant des répercussions importantes sur les possibilités de croissance autotrophe des plantules. En effet, perdant du poids au cours de la croissance à l'obscurité, les cotylédons subissent une altération réduisant leurs capacités photosynthétiques ultérieures.

Les différentes durées de séjour à l'obscurité testées ici peuvent être assimilées à des variations du délai à l'émergence des plantules. Ce dernier peut être allongé par l'augmentation de la profondeur de semis ou par la présence d'un obstacle superficiel qui retarderait l'émergence.

En définitive, il apparaît que les états de croissance précoce des plantules après émergence dépendent de deux sources de variations :

- le poids de la semence. Cet effet est largement connu ; dans le cas de la carotte, on confirme qu'il ne fait varier les états de croissance que par l'ordonnée à l'origine des courbes de croissance.
- la durée entre germination et émergence. Le retard à l'émergence conduit à une réduction de la croissance des plantules.

CHAPITRE V

INFLUENCE DE LA PROFONDEUR DE SEMIS, DE L'ETAT STRUCTURAL DE SURFACE ET DU POIDS DES SEMENCES SUR LES CARACTERISTIQUES DE L'IMPLANTATION D'UN PEUPEMENT DE CAROTTES

INTRODUCTION

Les résultats obtenus jusqu'à présent ont montré l'importance de différentes variantes expérimentales qui peuvent être rapprochées de variations de facteurs agronomiques liés aux techniques de conduite de la culture lors du semis.

La durée de croissance souterraine est liée à la profondeur de semis et dépend de la vitesse d'allongement de l'hypocotyle vers la surface du sol. Plus la profondeur de semis est importante, plus la croissance souterraine est prolongée. Or on a vu qu'en moyenne la force d'émergence des plantules décroît au cours de la croissance souterraine (Cf Ch.III §1.2), et que sa prolongation conduit à une moindre croissance ultérieure des plantules à la lumière (Cf Ch.IV §2.3).

Le poids des semences est effectivement très variable au sein des lots de semences utilisés dans la pratique (Cf Ch.II §1.1.1). Or, nous avons constaté que les plantules issues de grosses semences présentent une force d'émergence en moyenne supérieure (Cf Ch.III §1.2) et un poids de plantule plus élevé (Cf Ch.IV §2.2).

La résistance mécanique de la surface est liée à l'état structural de la surface du lit de semences et aux conditions climatiques rencontrées après le semis. Lorsqu'elle augmente, il y a réduction des taux d'émergence des plantules, d'autant plus que celles-ci sont issues de petites semences et/ou ont séjourné longtemps à l'obscurité.

Par ailleurs, on a vu que la température, qui dépend de la date de réalisation du semis, joue sur la vitesse de croissance et d'élongation des organes. On a vu que l'effet de variations de températures peut être pris en compte par un indice de temps thermique (Cf Ch.II §3.2).

L'objectif de l'expérimentation présentée ici, est de vérifier que les effets et interactions de ces facteurs pédoclimatiques et techniques, sont conformes à ce que l'on peut en attendre, d'après les analyses précédemment faites en conditions contrôlées.

Pour cela, les conditions expérimentales sont modifiées en les rapprochant de celles d'un semis réel. Le milieu de culture est un sol agrégé au lieu du sable de Fontainebleau préalablement utilisé. La profondeur de semis n'est plus simulée par une durée de séjour à l'obscurité mais correspond à un enfouissement des semences tel qu'il est réalisé lors d'un semis au champ. Les différents états de surface du sol ont été créés en fabriquant des croûtes par désagrégation. La température est fluctuante alors qu'auparavant elle avait été maintenue fixe, et les valeurs de rayonnement sont elles aussi fluctuantes.

Tableau 5.I : Traitements expérimentaux de l'expérimentation réalisée en serre.

N°	ETAT DE SURFACE	POIDS DE SEMENCES	PROFONDEUR DE SEMIS
1 2 3	SANS OBSTACLE	PS	1 cm
			3 cm
			5 cm
4 5 6		GS	1 cm
			3 cm
			5 cm
7 8	CROUTE 2 mm HUMIDE	PS	1 cm
		GS	
9 10	CROUTE 2 mm SECHE	PS	1 cm
		GS	
11 12	CROUTE 5 mm HUMIDE	PS	1 cm
		GS	
13 14	CROUTE 5 mm SECHE	PS	1 cm
		GS	
15 16	CROUTE 5 mm HUMIDE	PS	3 cm
		GS	
17 18	CROUTE 5 mm SECHE	PS	3 cm
		GS	

I - MATERIEL ET METHODE

1.1. TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX

Les variantes expérimentales testées sont les suivantes :

- différentes profondeurs de semis ont été réalisées : 1, 3 et 5 cm (Cf Ch.II §3.3.1) ;
- différents états de surface du sol ont été créés, soit en évitant la formation d'un obstacle mécanique à la levée, soit en fabricant des croûtes superficielles, de différentes épaisseurs, soumises ou non à une dessiccation ultérieure ;
- deux classes de poids de semences, identiques à celles précédemment étudiées ont été utilisées : PS et GS.

L'agencement des différents facteurs testés pour réaliser les traitements expérimentaux est présenté dans le Tableau 5.I. Toutes les combinaisons possibles de poids de semences et d'états structuraux et hydriques de surface ont été réalisés pour les semis à 1 cm de profondeur. Dans le cas des semis à 3 et 5 cm, seulement certaines variantes expérimentales ont été testées.

1.2. MISE EN OEUVRE DES TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX

Les semences ont été placées une à une sur un lit de terre préalablement humectée, puis elles ont été recouvertes de couches de terre humide de 1,3 ou 5 cm d'épaisseur.

Les croûtes superficielles ont été fabriquées à l'aide d'un simulateur de pluies, de façon à être proches des croûtes de battance naturellement créées sous l'action des pluies. L'effet de désagrégation est obtenu en recherchant les conditions les plus proches possibles du processus d'éclatement des agrégats terreux. Ce dernier se réalise lorsque les agrégats initialement secs, sont brutalement humectés sur toute leur périphérie (Hénin *et al.*, 1969 ; Boiffin, 1984 ; Le Bissonnais, 1988). On peut approcher ces conditions en appliquant pendant un temps très court, des pluies de forte intensité à une surface constituée d'agrégats de très petites dimensions et desséchés. L'intérêt de cette procédure est de permettre un contrôle partiel de l'épaisseur de l'obstacle, en faisant varier l'épaisseur de la couche d'agrégats secs, tout en minimisant le biais dans les conditions hydriques d'imbibition des semences. Les croûtes ont été réalisées à partir de couches d'agrégats secs de diamètre inférieur à 1 mm, de deux épaisseurs différentes (2,6 et 6,6 mm), soumises à des pluies artificielles d'une intensité de 66 mm/h pendant 1,5 mm (soit environ 1,65 mm d'eau).

L'observation des croûtes fabriquées montre qu'il y a eu désagrégation d'une partie des agrégats dont l'altération périphérique a produit des particules fines soudant les agrégats entre eux. La densité de ces croûtes reste faible à $1,32 \text{ g/cm}^3$. Il s'agit de croûtes peu compactes non homogènes et présentant des discontinuités, correspondant à des croûtes structurales lors du début de la formation de croûtes de battance. En conditions naturelles, les croûtes de battance se forment à partir de pluies de plus forte énergie cinétique et présentent une densité supérieure, proche de la densité texturale (Boiffin, 1984). Les croûtes ainsi fabriquées sont très différentes des croûtes de pâte de terre saturée fabriquées pour la réalisation des tests d'émergence sous obstacle (Cf Ch.III §2.1).

Les croûtes ont été protégées contre le dessèchement par évaporation, durant la phase de germination des semences. Cette protection a été prolongée pour maintenir les croûtes humides à une teneur en eau d'environ 20%, lorsque les plantules étaient prêtes à atteindre la face inférieure des croûtes. Pour obtenir des croûtes sèches, celles-ci ont été découvertes puis leur séchage a été accéléré et homogénéisé en utilisant des séchoirs électriques, jusqu'à une teneur en eau de 10 à 15%. Le séchage a été répété lorsque les croûtes se réhumectaient.

L'ensemble des caractéristiques hydriques des croûtes fabriquées, ainsi que leurs épaisseurs réelles sont présentées dans l'Annexe 6. La caractérisation de leur résistance mécanique s'est avérée impossible en raison de la forte hétérogénéité qu'elles présentaient (Cf Annexe 6).

1.3. CONDITIONS GENERALES DE CULTURE

Le sol utilisé pour cette expérimentation est celui précédemment décrit dans l'étude de l'émergence des plantules sous obstacle (Cf Ch.III §2.1). C'est un limon moyen sableux, à environ 9 % d'argile, qui présente une grande sensibilité à la battance (Cf Annexe 4). La terre a été tamisée pour obtenir des agrégats d'un diamètre inférieur à 5 mm, afin de créer un lit de semences relativement fin.

Trois bacs remplis de terre, de $11,2 \text{ dm}^3$, ont été consacrés à chaque traitement expérimental :

- un bac de 250 graines pour le suivi des cinétiques de germination,
- deux bacs de 200 graines chacun pour le suivi des levées et de la croissance après émergence des plantules.

Les semences et plantules ont été maintenues en conditions d'alimentation hydrique et minérale tout en maîtrisant l'état structural du lit de semences et des horizons de surface. Pour cela, les bacs de terre sont alimentés en eau au moyen d'un système de mèches à partir d'un réservoir à niveau constant. L'équilibre hydrique de la terre est maintenue en activant ou en interrompant l'alimentation en eau, c'est à dire en plaçant les mèches dans le réservoir ou en les retirant. Avant le semis, l'humectation de la terre est assurée par un mélange d'eau permutée et de solution nutritive (Cf Ch.II §1.1.2). Par la suite, seule de l'eau permutée est ajoutée dans le réservoir.

Le choix de l'humidité pondérale a été établi en fonction de tests de germinations réalisées dans le cadre d'expériences préliminaires et des caractéristiques du sol utilisé (Annexe 7). Les germinations sont les plus rapides et élevées pour des teneur en eau comprises entre 16,5 et 18,5 %, ce qui correspond à un potentiel hydrique élevé en valeur absolue, compris entre -160 et -250 mb. Cela permet, pour une densité apparente de remplissage des bacs de l'ordre de 1 g/cm^3 , une porosité libre à l'air de 20 à 22 %.

Les semis ont été effectués à la pince avec un placement précis des graines espacées de 2 cm les unes des autres. Cette opération a été réalisée en 4 heures, ce qui a permis d'homogénéiser les dates de semis entre traitements expérimentaux. Les croûtes ont été fabriquées le plus rapidement possible après le semis.

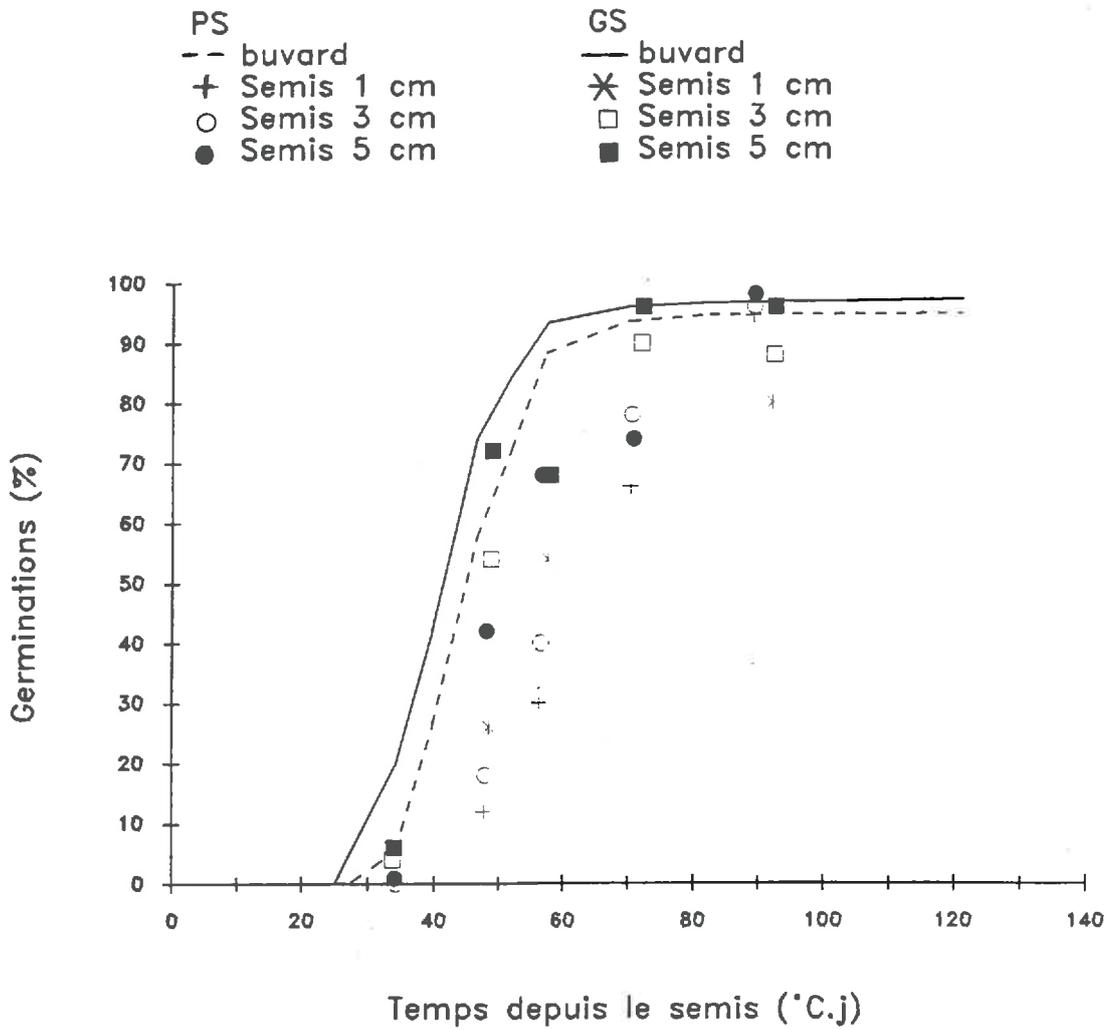
Les conditions climatiques rencontrées sont présentées en Annexe 8. L'expérimentation a été réalisée en serre du 5 mars au 3 avril 1992, ce qui permet la réalisation des conditions semi-contrôlées déjà mentionnées. Les fluctuations de température ont été partiellement régulées et limitées entre 10 et 25°C, avec une moyenne journalière de 15,4°C. Au sein de la serre, les températures enregistrées sont hétérogènes avec des amplitudes journalières supérieures du côté exposé au sud par rapport au côté exposé au nord. En raison de l'impossibilité de procéder à une rotation des bacs, les températures ont été mesurées au moyen de capteurs placés dans les bacs de terre. Ces mesures ont permis de tenir compte de la température et de comparer les traitements expérimentaux entre eux, grâce à l'utilisation de l'indice temps thermique. Les trois bacs constituant les répétitions d'un même traitement expérimental ont été regroupés dans un même site de la serre, et un capteur a été placé dans l'un des trois bacs. Ceci a permis d'obtenir des cinétiques de germination, de levées et de croissance des plantules simultanées entre les 3 bacs d'un même traitement. Les cinétiques sont exprimées en fonction du temps thermique, en prenant une base de 3,5°C obtenue lors de l'étude de la croissance hétérotrophe (Cf Ch.II §3.2).

Le rayonnement reçu par les plantules dans la serre, mesuré grâce à un capteur de lumière (type LICOR), a varié de 100 à 400 $\mu\text{moles.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Le rayonnement moyen, de l'ordre de 200 $\mu\text{moles.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ a été inférieur à celui reçu dans la chambre de culture (Cf Ch.IV §1.2).

1.4. PROTOCOLE D'OBSERVATIONS

Pour chaque traitement expérimental, un suivi des cinétiques de germination a été réalisé grâce à 5 prélèvements destructifs de 50 graines. Parallèlement, un suivi des germinations, pour chaque classe de poids de semences, a été réalisé selon les méthodes I.S.T.A., ce qui a permis d'obtenir des cinétiques de germination en conditions optimales, mais avec une température fluctuante.

Figure 5.1 Cinétiques de germinations sans pluie



Ensuite, les levées journalières ont été suivies pour chaque traitement expérimental, en les repérant individuellement par rapport à leur position dans le bac. En particulier dans le cas des traitements avec croûte superficielle, chaque plantule émergée a pu être repérée par rapport à son placement vis à vis du réseau de fissures des croûtes (Annexe 9). Par la suite, seules les levées hors fissures ont été prises en compte, ce qui permet de rendre compte de l'effet propre de chaque obstacle fabriqué sur les caractéristiques de la levée. En effet, lorsque la plantule apparaît à travers une fissure, il est impossible de dire si elle aurait pu franchir l'obstacle s'il n'y avait pas eu de fissure.

Le suivi de croissance après émergence des plantules a ensuite été réalisé quand le nombre de plantules émergées pour un jour donné est apparu suffisant, pour chaque traitement étudié. Celui-ci a donc porté sur le pic de levées des plantules, ce qui homogénéise le délai de séjour en terre au sein de chaque traitement expérimental et permet d'étudier l'effet propre au traitement en évitant l'effet de l'hétérogénéité des dates de levées. Entre traitements, cela a permis également d'étudier la croissance des plantules par rapport à une même position dans la cinétique de levées.

Le suivi de croissance a été réalisé sur l'un des deux bacs qui a été alors découvert, s'il ne l'était pas auparavant. L'autre bac n'a pas été modifié pour poursuivre le suivi des cinétiques de levées.

Parallèlement, le suivi des facteurs du milieu a porté sur :

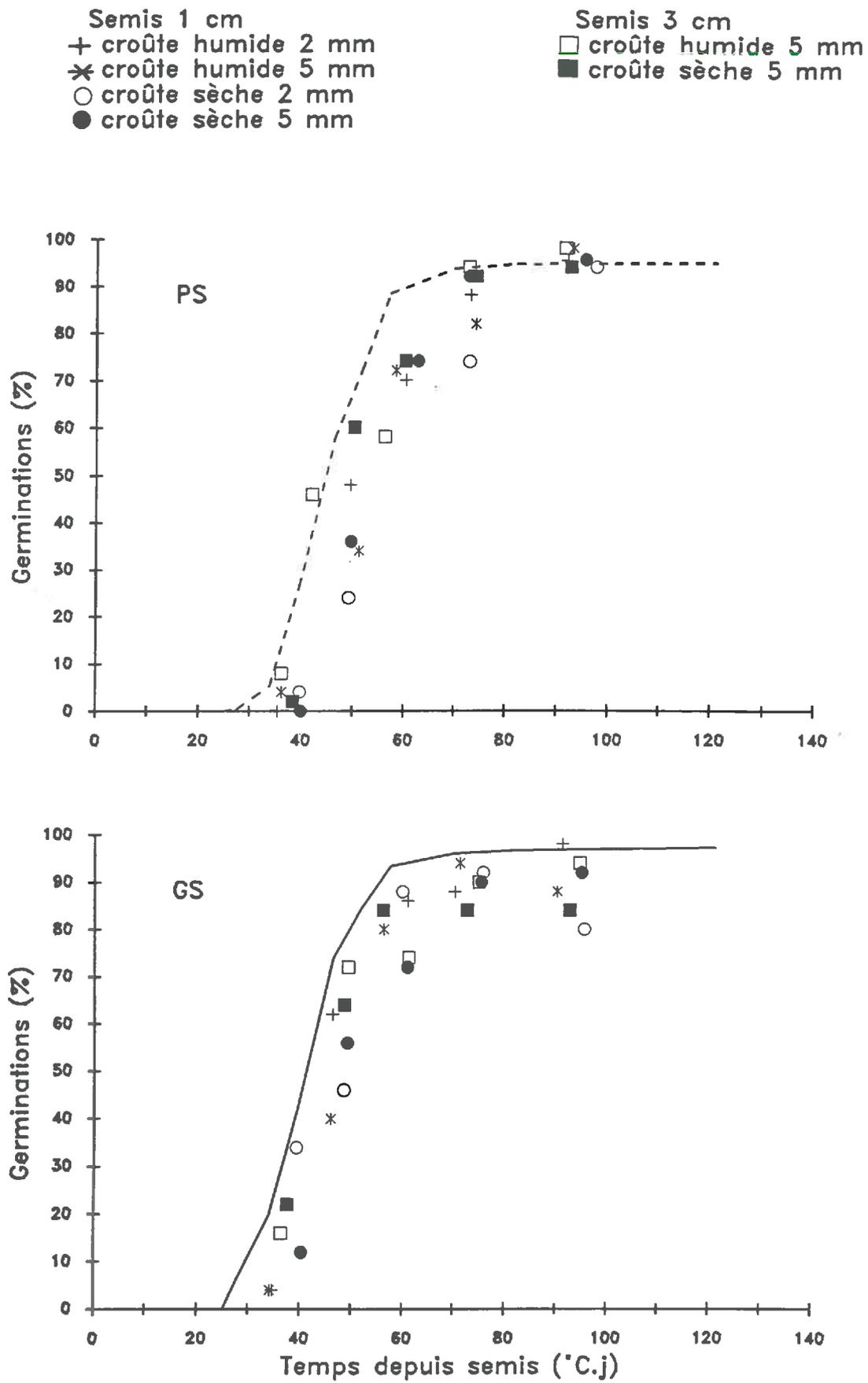
- l'état hydrique au cours de la germination,
- l'état hydrique des croûtes au cours de la levée,
- l'épaisseur réelle des croûtes mesurée en fin d'expérimentation,
- les fluctuations de température et d'éclairement dans la serre.

II - RESULTATS

2.1. CINÉTIQUES DE GERMINATIONS

Pour les traitements n'ayant pas subi de pluies, les cinétiques de germinations, présentées sur la Figure 5.1, sont en général moins rapides que celles obtenues sur buvard. Cela apparaissait déjà sur les tests de germinations (Annexe 10) et également sur les tests en pot de sable. Les taux finaux de germinations ne diffèrent pas entre traitements expérimentaux. Mais de façon générale, il apparaît une hiérarchisation des vitesses entre profondeurs de semis, avec des germinations d'autant plus rapides et proches de celles obtenues sur buvard que le semis est profond.

Figure 5.2 Cinétiques de germinations en conditions d'apport d'eau de pluie



Pour les traitements ayant subi une pluie simulée, les cinétiques de germination, illustrées par la **Figure 5.2** pour les 2 classes de poids de semences, diffèrent peu entre traitements expérimentaux et profondeurs de semis. Elles se rapprochent davantage des références sur buvard.

Les différences de cinétiques de germinations observées peuvent être rapprochées des évolutions hydriques observées pour les différents traitements expérimentaux (Cf profils hydriques en Annexes 10). La teneur en eau du sol est effectivement plus faible au niveau des horizons superficiels par rapport aux horizons profonds, dans les traitements où il n'y a pas eu de pluies. Il apparaît donc très probable que, dans le cas des semis superficiels, les germinations aient été retardées en raison d'un déficit hydrique. Pour les autres traitements, l'apport d'eau par les pluies s'est traduit par des teneurs en eau, et également par des vitesses de germinations, plus homogènes entre profondeurs de semis. Pourtant les humidités enregistrées apparaissent supérieures, en général, aux objectifs définis par les tests de germinations préalables (Cf §1.3). On peut penser que ces tests ont été réalisés dans des conditions physiques (densité et tassement) légèrement différentes des conditions de l'expérimentation.

Pour tenir compte des différences de vitesses de germinations liées aux conditions de cultures, et afin de ne prendre en compte que les effets propres aux traitements expérimentaux, les levées ont été étudiées en fonction des sommes de températures enregistrées depuis la germination. Pour cela, les temps moyens pour obtenir 50% de germinations et 50% de levées ont été calculés (**Annexe 10**) et permettent d'obtenir le délai moyen entre germination et levée pour chaque traitement expérimental.

Tableau 5.II : Délai à l'émergence et taux de levées

TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX					
N°	ETAT DE SURFACE	POIDS DE SEMENCES	PROFONDEUR DE SEMIS	DELAI GERM°-LEVEE (°C.)	TAUX DE LEVEES (% graines semées)
1	SANS OBSTACLE	PS	1 cm	55	94
2			3 cm	76	92
3			5 cm	125	45
4		GS	1 cm	66	93
5			3 cm	78	94
6			5 cm	95	89
7	CROUTE 2mm HUMIDE	PS	1 cm	68	94
8		GS		64	93
9	CROUTE 2mm SECHE	PS	1 cm	75	87
10		GS		76	86
11	CROUTE 5mm HUMIDE	PS	1 cm	82	78
12		GS		76	80
13	CROUTE 5mm SECHE	PS	1 cm	104	42
14		GS		73	62
15	CROUTE 5mm HUMIDE	PS	3 cm	106	44
16		GS		101	64
17	CROUTE 5mm SECHE	PS	3 cm	118	34
18		GS		121	57

2.2. CINETIQUES ET TAUX DE LEVEES

Les délais germination-levée et les taux de levées obtenus pour chaque traitement expérimental sont représentés dans le **Tableau 5.II**.

En l'absence d'obstacle mécanique, le délai entre germination et levée augmente avec la profondeur de semis, et le taux final de levées diminue (comparaison entre traitements 1, 2 et 3 pour les petites semences, entre les traitements 4, 5 et 6 pour les grosses semences). La perturbation des levées, liées à un semis très profond, est beaucoup plus marquée pour les petites semences (comparaison 3 et 6).

L'effet des obstacles se traduit par un ralentissement des levées et une diminution du taux final. Ces effets sont variables selon les caractéristiques de l'obstacle.

Dans le cas des semis à 1 cm, une croûte de 2 mm maintenue à l'état humide ne provoque qu'un léger ralentissement des levées sans affecter le taux final (traitements 7 et 8). En cas de dessiccation de la croûte, on observe un ralentissement plus marqué et une légère diminution du taux de levées (traitements 9 et 10). Pour des croûtes plus épaisses les perturbations sont plus importantes et l'effet maximum est enregistré pour les croûtes sèches de 5 mm (traitements 13 et 14 par rapport aux traitements 11 et 12).

Dans le cas des semis à 3 cm, la perturbation provoquée par les croûtes de 5 mm d'épaisseur est plus marquée que pour le semis moins profond (comparaison entre les traitements 15 à 18 et les traitements 11 à 14).

On n'observe aucun effet du poids des semences dans le cas des croûtes peu épaisses pour un semis superficiel (traitements 7 à 10). Par contre un effet très net du poids des semences apparaît dans les situations à fortes perturbations (traitements 13 à 18).

2.3. CROISSANCE APRES-EMERGENCE

Les évolutions du poids de matière sèche des plantules après émergence ont été étudiées pour une grande majorité des traitements car ils présentaient un nombre suffisant de plantules émergées le même jour.

Tableau 5.III : Paramètres de la croissance après-émergence des plantules

TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX						
N°	ETAT DE SURFACE	POIDS DE SEMENCES	PROFONDEUR DE SEMIS	MS ₀ (mg)	k	r ²
1	SANS OBSTACLE	PS	1 cm	0,524	0,0102	0,96
2			3 cm	0,522	0,0093	0,95
3			5 cm	0,518	0,0079	0,95
4		GS	1 cm	0,971	0,0107	0,98
5			3 cm	1,013	0,0094	0,96
6			5 cm	1,139	0,0091	0,95
7	CROUTE 2mm HUMIDE	PS	1 cm	0,511	0,0092	0,96
8		GS		1,005	0,0089	0,97
9	CROUTE 2mm SECHE	PS	1 cm	0,563	0,0093	0,96
10		GS		1,270	0,0055	0,91
11	CROUTE 5mm HUMIDE	PS	1 cm	0,572	0,0088	0,95
12		GS		0,995	0,0096	0,96
13	CROUTE 5mm SECHE	PS	1 cm	-	-	-
14		GS		1,058	0,0087	0,95
15	CROUTE 5mm HUMIDE	PS	3 cm	-	-	-
16		GS		0,945	0,0072	0,96
17	CROUTE 5mm SECHE	PS	3 cm	-	-	-
18		GS		-	-	-

Les points expérimentaux s'ajustent de façon satisfaisante à un modèle de type exponentiel qui peut s'écrire sous la forme :

$$MS(t) = MS_0 \exp (k T)$$

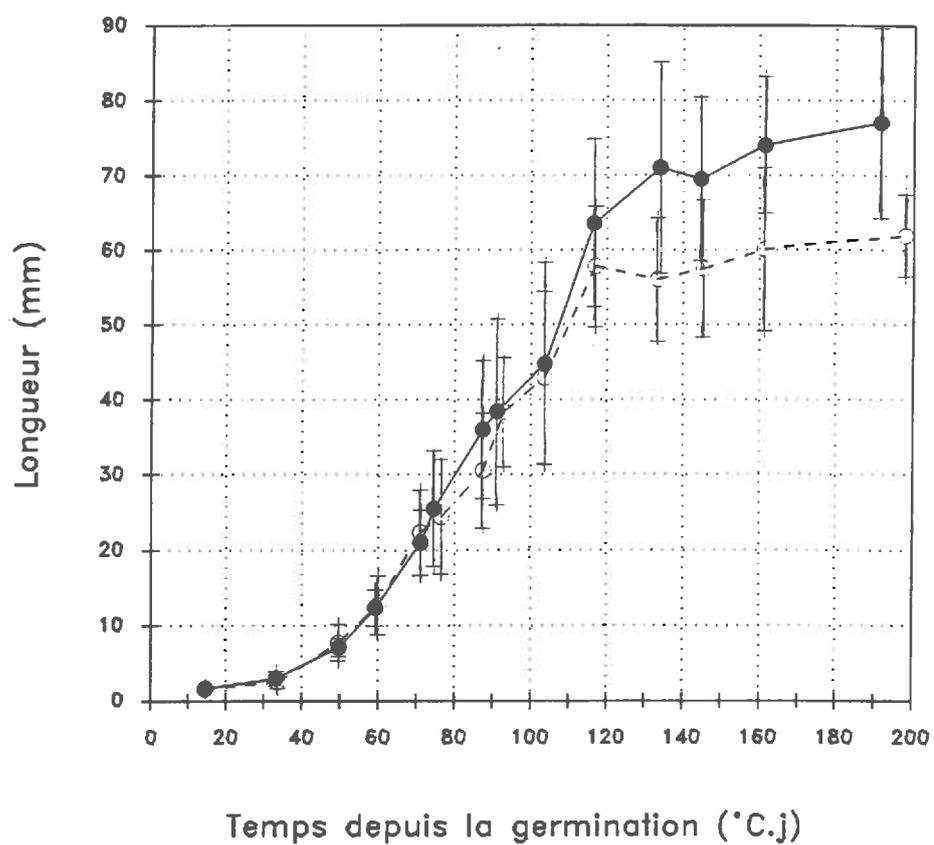
k : taux de croissance des plantules, en fonction du temps thermique écoulé
T : somme de température enregistrée depuis la levée, base 3,5°C.

Les paramètres de ces ajustements sont indiqués dans le **Tableau 5.III**.

Les valeurs des paramètres MS_0 sont en moyenne de 0,535 mg pour les petites semences et en moyenne de 1,018 mg pour les grosses semences. Entre les différentes profondeurs de semis et types d'obstacles, elles varient peu avec respectivement des coefficients de variations de 5 et 6% pour chaque classe de poids de semences.

Les valeurs calculées des paramètres k varient de 72 à 107 10^{-4} . Elles diminuent avec l'augmentation de la profondeur de semis, que ce soit en l'absence ou en présence d'un obstacle superficiel. A même profondeur de semis, les valeurs de k estimées sont systématiquement inférieures en présence d'un obstacle superficiel. Elles ne semblent pas présenter de variation systématique suivant l'épaisseur ou l'état hydrique de l'obstacle rencontré.

Figure 5.3 Cinétiques d'élongation de l'hypocotyle (○ PS, ● GS) établies en l'absence de contrainte mécanique



III - DISCUSSION

En l'absence d'obstacle mécanique tel qu'une croûte superficielle, l'effet de la profondeur de semis sur la vitesse et le taux de levées doit être mis en relation avec la cinétique d'élongation de l'hypocotyle. Les références obtenues précédemment dans le cas de l'étude de la croissance hétérotrophe des plantules (Cf Ch.II §2.4) montrent que cette cinétique est d'allure sigmoïde. En l'absence de contrainte mécanique, comme le montre la **Figure 5.3**, le poids des semences n'a pas d'effet sensible sur la vitesse d'élongation, puis les longueurs finales diffèrent entre classes de poids de semences. L'arrêt d'élongation des hypocotyles de plantules issues de petites semences intervient quand ces organes atteignent une longueur d'environ 60 mm, avec une assez forte variabilité autour de cette moyenne. Les fortes perturbations des cinétiques et taux de levées obtenues pour les petites semences dans le cas d'un semis à 5 cm peuvent être rapprochées de ces limites d'élongation, sachant qu'à l'effet de la profondeur de semis importante se rajoute celui d'une résistance mécanique à l'émergence non nulle, due au poids des agrégats et aux forces de frottement. Les sommes de températures nécessaires pour atteindre des longueurs de 1, 3 et 5 cm, correspondant aux profondeurs de semis testées, s'avèrent coïncider avec les sommes de températures enregistrées entre la germination et l'émergence dans cette expérimentation. Les cinétiques et taux de levées obtenus sont donc cohérents avec les références antérieurement acquises.

En présence d'un obstacle mécanique, la possibilité de levée dépend de la force de croissance exercée par les plantules, en moyenne relativement faible pour les plantules de carotte, et de la résistance de l'obstacle rencontré. Cette dernière dépend à la fois de son épaisseur et de son humidité. Quant à la force d'émergence, elle dépend dans le cas de la carotte (Cf Ch.III §1.2) :

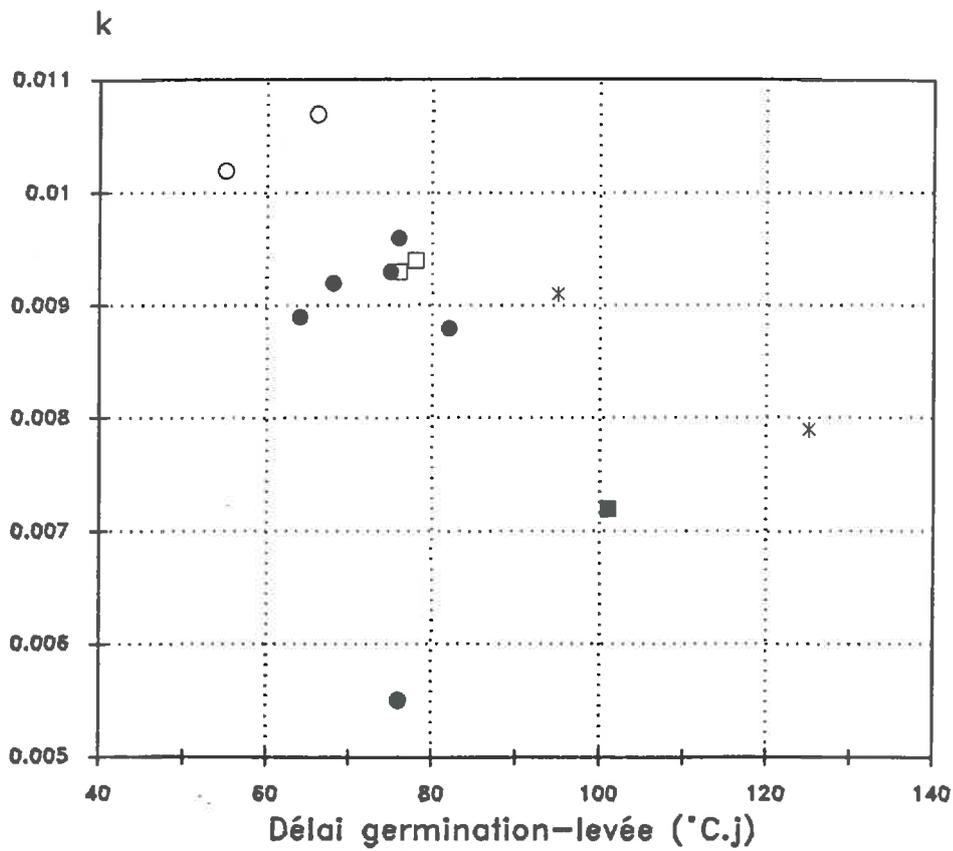
- du poids des semences : les forces enregistrées sont significativement inférieures pour les petites semences par rapport aux grosses semences ;
- de la durée de séjour à l'obscurité des plantules : la force diminue de façon importante lorsque la durée de croissance hétérotrophe augmente, ce qui est le cas lorsque la profondeur de semis est accrue.

En présence d'un obstacle de faible résistance (croûte peu épaisse) et dans le cas d'un semis peu profond, la proportion de plantules dont la force dépasse le seuil nécessaire pour le franchissement, est très élevée pour les deux classes de poids de semences (Cf Ch.III §2.3). En revanche, lorsque la résistance de l'obstacle croît, cette proportion diminue et les variations dans la distribution des forces d'émergence prennent beaucoup d'importance, d'où un effet plus marqué du poids de la semence et de la durée de séjour à l'obscurité donc de la profondeur de semis.

Le poids des plantules à l'émergence est fortement liée au poids initial des semences dont elles sont issues. Ce résultat ainsi que les valeurs obtenues, d'environ 0,5 mg pour les petites semences et 1,0 mg pour les grosses semences, est cohérent avec les résultats précédemment obtenus

Figure 5.4 Relation entre k et le délai de germination-levée

Semis 1 cm	Semis 3 cm	Semis 5 cm
○ sans obstacle	□ sans obstacle	* sans obstacle
● avec obstacle	■ avec obstacle	



(Cf Ch.IV §2.2) qui ont montré que l'ordonnée à l'origine des courbes de croissance autotrophe dépend du poids initial des semences.

Dans le cadre de l'étude de la croissance autotrophe des plantules (Cf Ch.IV §2.3), une diminution du taux de croissance des plantules à la lumière avait été observée à la suite de la prolongation du séjour préalable des plantules à l'obscurité. Les variations du paramètre k ont donc été comparées en fonction du délai entre germination et émergence (Figure 5.4). Dans le cas des traitements sans obstacle superficiel, on observe effectivement que le taux de croissance après émergence diminue lorsque la profondeur de semis augmente, au fur et à mesure que le délai à l'émergence s'accroît. A même profondeur de semis, les traitements avec obstacle superficiel se caractérisent par un retard à l'émergence. Les taux de croissance après émergence sont donc plus faibles en raison d'un séjour à l'obscurité plus long à profondeur de semis comparable. Cependant, pour des délais à l'émergence comparables, indépendamment de la profondeur de semis, les taux de croissance apparaissent inférieurs. En présence d'un obstacle mécanique, la moindre croissance des plantules après émergence, n'est donc pas seulement due à une augmentation du délai à l'émergence : à cet effet s'ajoute une répercussion spécifique qui n'avait pas été observée auparavant.

CONCLUSION

L'augmentation de la profondeur de semis conduit à un retard et à un ralentissement des levées. Les caractéristiques de la levée des plantules peuvent être perturbée par la présence d'un obstacle de surface. Dans le cas d'un semis superficiel, une croûte fine et humide ne perturbe pas l'émergence des plantules, mais les levées sont fortement ralenties et diminuées en présence d'une croûte épaisse et sèche. Un semis plus profond accroît l'effet défavorable de l'obstacle rencontré.

En conditions défavorables de semis profond et/ou en présence d'une croûte fortement résistante, les levées sont davantage retardées dans le cas de semences de faible poids.

Le poids des plantules à l'émergence dépend du poids de la semence. En prolongeant la durée de croissance souterraine des plantules, l'augmentation de la profondeur de semis se traduit par une moindre croissance après émergence. La rencontre d'un obstacle superficiel diminue également la croissance après émergence des plantules, parce qu'elle conduit à une prolongation de la croissance souterraine, mais aussi par un effet spécifique non identifié.

Les effets de différents facteurs cultureux sur les caractéristiques de la levée et de la croissance après émergence des plantules apparaissent cohérents avec les connaissances précédemment acquises, en conditions contrôlées.

CONCLUSION GENERALE

La phase d'implantation constitue une étape cruciale du cycle de la culture de la carotte, et s'avère difficile à réussir. Dans la pratique, on constate de fréquents échecs, conduisant à un nouveau semis ou se traduisant par un peuplement et, ultérieurement, par une récolte très hétérogènes qui pénalisent gravement cette production.

L'objectif de l'étude entreprise a été d'analyser le comportement des semences et plantules au cours de la phase souterraine, afin d'en comprendre les répercussions sur la levée et le début de croissance après émergence. Ces comportements ont été étudiés en introduisant des variantes expérimentales propres à rendre compte de l'effet de certains facteurs qui varient de façon relativement importante dans les conditions réelles d'implantation de la culture : poids des semences, profondeur de semis, température, état structural et propriétés mécaniques de la surface du sol.

PRINCIPAUX RESULTATS OBTENUS

L'étude de la croissance hétérotrophe des plantules de carotte a permis de mettre en évidence trois phases successives et distinctes :

1 - Transfert bref des réserves séminales vers la plantule via les cotylédons qui s'achève par la séparation entre la semence et la plantule.

2 - Redistribution des réserves au sein de la plantule, essentiellement des cotylédons vers l'hypocotyle, dont l'élongation s'accélère.

3 - Stabilisation de la croissance en poids et longueur de l'hypocotyle et du poids des cotylédons.

Le poids de la semence détermine le poids de la plantule, ainsi que le poids et la longueur finale atteints par les organes. Ces différentes variables atteignent des valeurs plus faibles dans le cas de petites semences. Cependant, le poids des semences n'affecte ni le taux de réserves séminales transférées à la plantule, ni la répartition de la matière sèche entre organes. L'abaissement de la température de 20°C à 10°C ne produit qu'un ralentissement des transferts et élongations. Le calcul des sommes de températures, en prenant une base de 3,5°C, permet de prendre en compte l'effet temps que produit la température et d'obtenir des cinétiques identiques entre les deux températures. La réutilisation de ce mode d'expression du temps en conditions de température fluctuante a fourni des données cohérentes et permis la comparaison de traitements expérimentaux dont les températures différaient.

La caractérisation de la force d'émergence des plantules a permis de montrer la faible force exercée par les plantules de carotte qui est en moyenne de 2 à 10 g. La force d'émergence des plantules diminue au cours de la croissance hétérotrophe : elle est au maximum en fin de phase 1 puis elle chute au cours de la 2ème phase de redistribution des réserves au sein de la plantule. La force d'émergence est systématiquement plus faible pour les plantules issues de petites semences. La valeur de la force exercée ne diminue pas avec la température.

A partir des fréquences de forces exercées et grâce à l'utilisation d'un modèle mécanique de franchissement de l'obstacle par flexion, il apparaît possible d'établir une prévision du taux d'émergence des plantules en fonction de la résistance de l'obstacle rencontré. La confrontation entre les taux d'émergence observés et les fréquences théoriques, montre une bonne adéquation entre l'observation et la prévision. Les taux d'émergence observés rendent compte des différences de forces mesurées entre classes de poids et de semences.

Après émergence, la croissance autotrophe des plantules de carotte est de type exponentiel. Le modèle exponentiel permet de distinguer deux paramètres dont les sources de variations sont distinctes : ordonnée à l'origine et taux de croissance.

Le poids des plantules au début de la croissance autotrophe est lié au poids initial de la semence dont elles sont issues. Les taux de transfert des réserves étant identiques entre classes de poids de semences, le poids de la plantule est supérieur lorsqu'elle est issue d'une semence de poids plus élevé. Il existe une bonne corrélation entre le poids de la semence et le poids de la plantule en début de croissance autotrophe.

Le taux de croissance des plantules ne dépend pas du poids initial des semences ; ainsi les différences initiales liées au poids de la semence se répercutent sur le poids ultérieur des plantules. En revanche, le taux de croissance est fortement lié à la durée de la croissance hétérotrophe et il diminue lorsque cette dernière est prolongée. La diminution de la capacité photosynthétique des plantules est corrélative de la perte de poids des cotylédons lors de la redistribution des réserves vers l'hypocotyle au cours de la deuxième phase de croissance hétérotrophe. Cette perte de poids pourrait elle-même être le signe d'une modification qualitative conduisant à l'altération des aptitudes photosynthétiques ultérieures des cotylédons.

Les effets, sur les cinétiques et taux de levées et sur la croissance après émergence, de la profondeur de semis, de l'état structural de surface du sol et du poids des semences sont cohérents avec les observations faites sur la croissance des plantules, en conditions contrôlées.

Les vitesses et taux de levées diminuent lorsque la profondeur de semis augmente, ce qui est cohérent avec les cinétiques d'élongation de l'hypocotyle d'allure sigmoïde, avec une limite qui dépend du poids des semences. Les effets des obstacles superficiels rencontrés dépendent de leur épaisseur et de leur état hydrique. En présence d'une croûte épaisse et sèche, les levées sont fortement ralenties et diminuées. Les conséquences défavorables des obstacles sont accrues par l'augmentation de la profondeur de semis. Ceci est cohérent avec le constat d'une diminution de la force d'émergence exercée par les plantules, lorsque la croissance souterraine est prolongée. En conditions défavorables, les perturbations sont plus importantes dans le cas de petites semences. Ceci est cohérent avec l'observation de forces exercées plus faibles pour ces petites semences.

Le poids des plantules à la levée dépend du poids initial des semences quelques soient les conditions rencontrées. La croissance après émergence des plantules est moindre lorsque la profondeur de semis augmente, en raison d'un accroissement du délai à l'émergence. On observe une diminution supplémentaire du taux de croissance des plantules, après émergence au travers d'un obstacle superficiel.

PORTEE ET LIMITE DE CES RESULTATS

Le travail présenté ici a tout d'abord permis une description et une analyse du début de croissance de la jeune plantule de carotte, ce qui n'avait pas été réalisé auparavant. Les résultats acquis justifient la démarche adoptée d'analyse préalable de la croissance hétérotrophe pour comprendre le déterminisme des caractéristiques de la levée et de la croissance après émergence des plantules.

Parmi différents moyens de contrôle technique pouvant limiter les risques de mauvaise implantation, l'étude réalisée précise les effets de deux d'entre eux : le poids des semences et la profondeur de semis. Les relations dégagées semblent suffisamment stables et reproductibles pour être généralisées à une large gamme de conditions de semis.

Une analyse plus explicative des phénomènes que nous avons étudiés, impliquerait l'accès à certaines variables non mesurées :

- analyse des flux de carbone et d'éléments minéraux pour une quantification plus précise des transferts de réserves séminales,
- mesures de pression de turgescence des cellules de l'hypocotyle pour mieux comprendre les sens de variations de force d'émergence des plantules,
- caractérisations histologiques et biochimiques des cotylédons, lors de la croissance souterraine et du début de la croissance à la lumière, afin de préciser les modifications responsables d'une moindre efficacité photosynthétique,
- caractérisation mécanique de la résistance des croûtes agrégées, afin de pouvoir adapter le modèle mécanique d'émergence établi en laboratoire à des situations d'état de surface dégradé au champ.

Le lot de semence utilisé pour cette étude est caractérisé par une très bonne qualité germinative. De plus, seule une certaine partie des semences au sein du lot a été sélectionnée. On peut s'interroger sur la stabilité des résultats obtenus, si l'on fait varier le lot de semence, sa qualité germinative, ses conditions de conservation et l'hétérogénéité des dates de germination des semences. D'autre part, la pertinence de la variable *poids de semence* étudiée peut dépendre des caractéristiques des semences. Elle est tout d'abord liée à l'importance des téguments, de plus, elle masque deux caractéristiques importantes des semences : la taille de l'embryon et le poids de réserves séminales. Cependant, une grande partie des comportements observés ont pu être interprétés comme résultant directement de transferts de masse. Dans ces conditions, à parts égales de téguments et en considérant des semences normales, il y a peu de chances que les résultats obtenus sur les effets du poids de semence soient contredits.

Enfin, cette étude a été menée en conditions contrôlées en maintenant le potentiel hydrique et l'état d'aération à des niveaux optimum. Or, ces facteurs physiques peuvent avoir des répercussions considérables sur l'élongation de l'hypocotyle.

CONSEQUENCES AGRONOMIQUES

L'effet du poids des semences observé coïncide avec les résultats précédemment obtenus sur de nombreuses espèces.

Le poids de la semence détermine le poids et la longueur des organes de la plantule et influe sur ses possibilités d'émergence. En conditions difficiles, pour un semis profond ou en présence d'un obstacle mécanique de surface, les possibilités d'émergence sont réduites dans le cas de semences de faible poids.

L'utilisation de semences de poids élevé apparaît donc comme une des voies possibles pour limiter les risques de non levée, en plus de l'amélioration de la qualité germinative des semences. D'autre part, en toutes conditions, le poids des semences déterminant le poids des plantules, l'utilisation de semences de poids élevé se traduit par un poids de plantule plus élevé.

Ce rôle important du poids des semences suggère que l'amélioration du tri des semences peut être source de progrès dans les performances agronomiques de cette culture. En effet, on peut noter dans le cas de la variété étudiée que l'efficacité du tri des semences n'est pas totale puisque, pour les petits calibres le poids des semences est assez homogène alors que pour les plus gros calibres le poids moyen des semences est plus élevé, mais présente une importante variabilité. De plus, un tri plus efficace permettrait une plus grande précision sur la densité de semis.

Il faut aussi noter qu'actuellement, la production de semence conduit à obtenir une majorité de petites semences. Gray *et al* (1984) ont montré les sources d'hétérogénéité du poids des semences liées à la structure de l'inflorescence de la plante mère : ordre de l'ombelle et stade de développement de la semence. Gray (1987) a proposé des améliorations techniques pour la production de semences de poids élevé et homogène que l'on peut retenir : réduction du nombre d'ombelles par augmentation de la densité de plantes puis récolte des semences à maturité ombelle par ombelle.

Bien entendu, ces différentes améliorations ne sont pas sans incidence sur le coût des semences qui est déjà élevé. Elles ne peuvent être recommandées sans évaluation économique préalable, portant à la fois sur l'augmentation des coûts au niveau de la filère de production des semences et sur l'amélioration des performances au niveau de la production légumière, cette dernière étant basée sur l'évaluation fréquentielle de la réussite des implantations.

L'importance du contrôle de la profondeur de semis a également été mise en évidence dans ce travail.

L'augmentation de la profondeur de semis, en prolongeant la durée de séjour souterrain des plantules, accroît le risque d'apparition d'un obstacle superficiel à la levée. En même temps, lorsque les conditions sont défavorables, les perturbations provoquées sur les levées des plantules sont d'autant plus importantes que le semis est profond. De plus, un semis trop profond conduit à une moindre croissance après émergence.

La réalisation d'un semis superficiel et régulier apparaît donc nécessaire pour obtenir des taux de levées importants et homogénéiser les états de croissance précoce des plantules. La pratique tend vers la réalisation d'un semis à 1 cm, mais le niveau de régularité souhaitable pour la profondeur de semis, ne semble pas encore atteint. Dans ce domaine des progrès sont à attendre de l'évolution des matériels de semis, éventuellement en interaction avec les techniques d'enrobage des semences. Cependant, avec un semis superficiel le risque de mauvaise imbibition des semences lors de conditions sèches s'accroît. Les travaux de Finch-Savage (1990) montrent l'intérêt d'une irrigation raisonnée complétée par l'utilisation de semences prégermées pour augmenter les chances de germination et d'émergence des plantules.

PERSPECTIVES DE RECHERCHE

Les résultats obtenus permettent de dégager quelques perspectives de recherches quant au déterminisme biologique de :

- l'élongation de l'hypocotyle,
- la force d'émergence des plantules,
- l'altération du fonctionnement photosynthétique des cotylédons en fonction des conditions de croissance à l'obscurité.

Etant donnée la forte sensibilité des plantules de carotte aux obstacles superficiels, les techniques contribuant à accélérer la phase de germination-levée et à diminuer les risques de formations d'obstacles superficiels, apparaissent également importantes à étudier.

Les données acquises constituent la première étape d'un modèle permettant la prévision de l'émergence et de la croissance précoce des plantules, en fonction des facteurs cultureux adoptés, en interaction avec les conditions climatiques qui pourraient être rencontrées.

La connaissance des cinétiques d'élongation de l'hypocotyle et de la variabilité des longueurs atteintes entre plantules permet de définir le temps nécessaire pour atteindre la surface en fonction du poids de la semence, de la profondeur de semis et de la température. Face à un obstacle mécanique, la connaissance de la distribution statistique des forces d'émergence des plantules et l'utilisation d'un modèle mécanique adapté, permettent d'établir la probabilité d'émergence face à un obstacle mécanique superficiel de caractéristiques connues. Ces données peuvent constituer la base d'une modélisation des cinétiques et taux d'émergence des plantules.

Les caractéristiques de la croissance des plantules après émergence peuvent être estimées à partir des conditions de réalisation de la phase de germination-levée. L'ordonnée à l'origine est liée au poids de la semence, et le taux de croissance dépend du délai à l'émergence. En utilisant un modèle de croissance exponentiel on peut prévoir le poids des plantules après émergence jusqu'à l'apparition de la première feuille.

La connaissance et la prévision de la densité de peuplement et de la variabilité des états de croissance au sein du peuplement ainsi acquises, pourraient constituer les variables des modèles actuellement étudiés sur la compétition entre plantes et l'élaboration du rendement pour la culture de la carotte (Benjamin, 1990).

Enfin, ces modèles de prévisions de l'émergence et de la croissance après émergence des plantules pourraient servir de référence pour l'étude des effets d'autres variantes physiques du milieu, comme le régime hydrique, l'alimentation en oxygène ou d'autres variantes techniques. Ces modèles pourraient aussi permettre de tester l'effet de différentes variantes et leurs combinaisons dans un grand nombre de conditions climatiques pouvant être rencontrées, donnant à l'expérimentation au champ un rôle de contrôle et de validation plutôt que de mise au point directe des normes techniques.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abd El Rahman N., Bourdu R., 1986.** Effet de la taille et de la forme des grains sur quelques caractéristiques du développement du maïs au stade jeune. *Agronomie*, 6, 181-186.
- Al-Ani A., Bruzau F., Raymond P., Saint-Ges V., Leblanc J.M., Pradet A., 1985.** Germination respiration and adenylate energy charge of seeds at various oxygen partial pressure. *Plant Physiol.*, 79, 885-890.
- Arndt W., 1965.** The nature of the mechanical impedance to seedlings by soil surface seals. *Aust. J. Soil Res.*, 3, 45-54.
- Austin R.B., Longden P.C., 1967.** Some effects of seed size and maturity on the yield of carrot crops. *J. hort. Sci.*, 42, 339-353.
- Benjamin L.R., 1982.** Somme effects of differing times of seedling emergence, population density and seed size on root-size variation in carrot populations. *J. agric. Sci., Camb.*, 98, 537-545.
- Benjamin L.R., 1984.** The relative importance of some different sources of plant-weight variation in drilled and transplanted leeks. *J. agric. Sci., Camb.*, 103, 527-537.
- Benjamin L.R., 1987 a.** Variation in plant size and timing of carrot production. *Acta Hortic.*, 198, 297-304.
- Benjamin L.R., 1987 b.** The relative importance of cluster size, sowing depth, time of seedling emergence and between-plant spacing on variation in plant size in red beet (*Beta vulgaris* L.) crops. *J. agric. Sci., Camb.*, 108, 221-230.
- Benjamin L.R., 1990.** Simulating competition between plants using mathematical models and the prospect of predicting marketable yield. *Acta Hortic.*, 267, 395-400.
- Bierhuizen et Wagenvoort, 1974.** Some aspects of seed germination in vegetables. I - The determination and application of heat sums and minimum temperature of germination. *Scientia Hortic.*, 2, 213-219.
- Black J.N., 1955.** The influence of depth of sowing and temperature on pre-emergence weight changes in subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) *Aust. J. agric. Res.*, 6, 203-211.
- Black J.N., 1956.** The influence of seed size and depth of sowing on pre-emergence and early vegetative growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). *Aust. J. agric. Res.*, 7, 98-109.
- Black J.N., 1957.** Seed size as a factor in growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) under space and sward conditions. *Aust. J. agric. Res.*, 8, 335-351.
- Blacklow, 1972.** Influence of temperature on germination and elongation of the radicle and shoot of corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.*, 12, 647-650.
- Boiffin J., 1984.** La dégradation structurale des couches superficielles du sol sous l'action des pluies. Thèse D-I INA PG, 320 p.+ annexes.

- Boiffin J., Guerif J., Stengel P., 1990.** Les processus d'évolution de l'état structural du sol : quelques exemples d'études expérimentales récentes. In *La structure du sol et son évolution : conséquences agronomiques, maîtrise par l'agriculteur*, J. Boiffin et A. Marin-Lafleche eds, Coll INRA, Paris, 37-70.
- Bonnet A., 1991.** Production and quality of hybrid carrot seeds. Eucarpia Carrot 1991, Proc. IVth Meeting on Breeding of Carrots, AvignonMonfavet (France), June 18-20 1991, A. Bonnet ed, Paris, 137-145.
- Bouaziz A., 1987.** Implantation d'un peuplement de blé tendre en conditions sèches : analyse physique et modélisation. Thèse de Doctorat es Sciences Agronomiques, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Rabat, Maroc, 101 p.
- Bourdu R., Gregory N., 1983.** Etude comparée du début de la croissance chez divers géotypes de maïs. *Agronomie*, 3, 761-770.
- Bremner P.M., Eckersall R.N., Scott R.K., 1963.** The relative importance of embryo size and endosperm size in causing the effects associated with seed size in wheat. *J. Agric. Sci.* 61,139-145.
- Bruckler L., 1983 a.** Rôle des propriétés physiques du lit de semence sur l'imbibition et la germination. I - Elaboration d'un modèle du système "terre-graine". *Agronomie*, 3 (3), 213-222.
- Bruckler L., 1983 b.** Rôle des propriétés physiques du lit de semence sur l'imbibition et la germination. II - Contrôle expérimental d'un modèle d'imbibition des semences et possibilités d'application. *Agronomie*, 3 (3), 223-232.
- Buret P., 1976.** Les hybrides F1 répondant au marché Français et Européen. *Rev. hortic.*, Paris, 196, 49-67.
- Carver M.F., 1977.** The influence of seed size on the performance of cereals in variety trials. *J. agric. Sci., Camb.*, 89, 247-249.
- Charles G.W., Blair G.J., Andrews A.C., 1991.** The effect of soil temperature, sowing depth and soil bulk density on the seedling emergence of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) and white clover (*Trifolium repens* L.). *Aust. J. agric. Res.*, 42,1261-1269.
- Côme D., 1970.** Les obstacles à la germination. Masson ed, Paris, 162 p.
- Côme D., 1975 a.** Quelques problèmes de terminologie concernant les semences et leur germination. In *La germination des semences*, R. Chaussat et Y. Le Deunff eds, Gauthier-Villars, Paris, 13-26.
- Côme D., 1975 b.** Rôle de l'eau, de l'oxygène et de la température dans la germination. In *La germination des semences*, R. Chaussat et Y. Le Deunff eds, Gauthier-Villars, Paris, 27-44.
- Cooper C.S., 1970.** Energetics of early seedling growth in corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.*, 10, 136-139.
- Corbineau F., Côme D., 1989.** Facteurs susceptibles d'influencer la germination des semences et la levée des plantules de carotte. Les cahiers du C.T.I.F.L., 47, 1-5.

- Corbineau F., Picard M.A., Côme D., 1992. Effects of temperature, oxygen and osmotic pressure on germination of carrot seeds : evaluation of seed quality. 1ères Rencontres Internationales sur la Carotte, Caen, Septembre 1992 (à paraître).
- Cosgrove D.J., 1985. Cell wall yield properties of growing tissue. Evaluation by *in vivo* stress relaxation. *Plant Physiol.*, 78, 347-356.
- Currah I.E., Salter P.J., 1973. Some combined effects of size grading and "hardening" seed on the establishment, growth and yield of four varieties of carrots. *Ann. Bot.*, 37, 709-719.
- Deleens E., Gregory N., Bourdu R., 1984. Transition between seed reserve use and photosynthetic supply during development of maize seedlings. *Plant Sci. Lett.*, 37, 35-39.
- Derieux M., Bonhomme R., 1982. Heat unit requirements for maize hybrids in Europe. Results of the European FAO subnetwork. I - Sowing-silking period. *Maydica*, 23, 59-77.
- Derieux M., Bourdu R., Duburcq J.B., Boizard H., 1989. La crise de croissance de la plantule de maïs à basse température. *Agronomie*, 9, 207-212.
- Dowker B.D., 1978. Genetic variation in seedling establishment and subsequent root size variation in carrots. *Acta Hortic.*, 72, 49-56.
- Durand R., Bonhomme R., Derieux M., 1982. Seuil optimal des sommes de températures. Application au maïs (*Zea mays* L.). *Agronomie*, 2, 589-597.
- Dure L. S., 1960. Gross nutritional contributions of maize endosperm and scutellum to germination growth of maize axis. *Plant Physiol.*, 35, 919-925.
- Durr C., Boiffin J., Fleury A., Coulomb I., 1992. Analysis of the variability of sugar beet (*Beta vulgaris* L) growth during the early stages. II. Factors influencing seedling size in field conditions. *Agronomie*, 12, 527-535.
- Earle F.R., Jones Q., 1962. Analyses of seed samples from 113 plant families. *Econ. Bot.*, 16, 221-250.
- Elamrani A., Gaudillère J.P., Saglio P., Raymond P., Pradet A., 1992. Depletion of seed reserves in relation with seedling vigour in sugar beet. 4ème Rencontres Internationales sur les Semences, Angers, Juillet 1992 (à paraître).
- Finch-Savage, W.E., 1990. The effects of osmotic seed priming and the timing of water availability in the seed bed on the predictability of carrot seedling establishment in the field. *Acta Hortic.*, 267, 209-216.
- Garner T.M., Bowen H.D., 1966. Plant mechanics in seedling emergence. *Trans. ASAE*, 650-653.
- Gerard C.I., 1980. Emergence force by cotton seedlings. *Agron. J.*, 72, 473-476.

- Goodall D.W., 1949. A quantitative study of the early development of the seedling of cacao (*Theobroma cacao*). Ann. Bot., 13(49), 1-21.
- Goss M.J., 1974. Effects of mechanical impedance root growth. Ph. D. Thesis. University of Reading (G.B.).
- Gray D., 1979. Temperature responses of germination of carrot seeds from different umbels and times of harvest of the seed crop. Seed Sci. Techn., 7, 169-178.
- Gray D., 1987. Some aspects of seed quality in relation to root-weight uniformity in carrot. Acta Hort., 198, 157-162.
- Gray D., Steckel J.R.A., 1983. Some effects of umbel order and harvest date on carrot seed variability and seedling performance. J. hort. Sci., 58, 73-82.
- Gray D., Ward J.A., Steckel J.R.A., 1984. Endosperm and embryo development in *Daucus carota* L. J. exp. Bot., 35(153), 459-465.
- Greacen E.L., Oh J.S., 1972. Physics of root growth. Nature, new Biol., 235, 24-25.
- Gummerson R.J., 1989. Seed-bed cultivations and sugar-beet seedling emergence. J. agric. Sci., Camb., 112, 159-169.
- Hadas A., Stibbe E., 1977. Soil crusting and emergence of wheat seedlings. Agron. J., 69, 547-550.
- Hammerton J.L., 1961. Studies of the effects of soil aggregate size on the emergence and growth of beet (*Beta vulgaris* L.). J. Agric. Sci., 56, 213-229.
- Hampton J.G., 1981. The extent and significance of seed size variation in New Zealand wheats. N. Z. J. exp. Agric., 9, 179-183.
- Hanks R.J., Thorp F.C., 1956. Seedling emergence of wheat as related to soil moisture content, bulk density, oxygen diffusion rate and crust strength. Soil Sc. Soc. Am. Proc., 20, 307-310.
- Hanks R.J., Thorp F.C., 1957. Seedling emergence of wheat, grain sorghum and soybeans as influenced by soil crust strength and moisture content. Soil Sc. Soc. Am. Proc., 21, 357-359.
- Heather D.W., Siczka J.B., 1991. Effect of seed size and cultivar on emergence and stand establishment of broccoli in crusted soil. J. Amer. Soc. hortic. Sci., 116 (6), 946-949.
- Hegarty T.W., Royle S.M., 1976. Impedance of calabrese seedling emergence from light soils after rainfall. Hortic. Res., 16, 107-114.
- Henin S, Gras R., Monnier G., 1969. Le profil cultural, 2ème édition. Masson ed, Paris, 332 p.
- Hettiaratchi D.R.P., O'Callaghan J.R., 1974. A membrane model of plant cell extension. J. theor. Biol., 45, 459-465.

- I.S.T.A., 1985. Règles internationales pour les essais de semences. Vol. 13, suppl. 2, Zurich.
- Jensen E.H., Frelich J.R., Gifford R.O., 1972. Emergence force of forage seedlings. *Agron. J.*, 64, 635-639.
- Kutschera O., 1991. Osmotic relations during elongation growth in hypocotyls of *Helianthus annuus* L. *Planta*, 184, 61-66.
- Le Bissonnais Y., 1988. Analyse des mécanismes de désagrégation et de la mobilisation des particules de terre sous l'action des pluies. Thèse de Doctorat Université Orléans, 197 p. + annexes.
- Lindstrom M.J., Papendick R.I., Koehler F.E., 1976. A model to predict winter wheat emergence as affected by soil temperature, water potential and depth of planting. *Agron. J.*, 68, 137-142.
- Lockhart J.A., 1965. An analysis of irreversible plant cell elongation. *J. theor. Biol.*, 8, 264-275.
- Mac Williams J.R., Clements R.J., Dowling P.M., 1970. Some factors influencing the germination and early seedling development of pasture plants. *Aust. J. Res.*, 21, 19-32.
- Maeshima M., 1990. Development of vacuolar membranes during elongation of cells in mung bean hypocotyls. *Plant Cell Physiol.*, 31 (3), 311-317.
- Meyer R.F., Boyer J.S., 1972. Sensivity of cell division and cell elongation to low water potentials in soybean hypocotyl. *Planta*, 108, 77-87.
- Meyer R.F., Boyer, 1981. Osmoregulation, solute distribution, and growth in soybean seedlings having low water potentials. *Planta*, 151, 482-489.
- Miedema P., 1982. The effects of low temperature on *Zea mays*. *Adv. Agron.*, 35, 93-127.
- Miller E.C., 1910. A physiological study of the germination of *Helianthus annuus*. *Ann. Bot.*, 24, 693-725.
- Nicoullaud B., 1988 a. Un exemple d'aide à la décision en culture légumière de plein champ : choix des parcelles et des calendriers culturaux pour la petite carotte. *B.T.I.*, 426-427, 3-20.
- Nicoullaud B., 1988 b. Influence du type de sol sur le comportement d'une culture de carottes. *Sci. Sol.*, 26, 65-80.
- Penning de Vries F.W.T., Van Laar H.H., 1977. Substrate utilization in germinating seeds. In *Environmental effects on crop physiology*, J.J. Landsberg and C.V. Cutting eds, Ac. Press, 388 p..
- Peterson C.M., Klepper B., Rickman R.W., 1989. Seed reserves and seedling development in winter wheat. *Agron. J.*, 81, 245-251.
- Pinto Contreras M., Gaudillère J.P., 1987. Efficacité de la croissance du blé lors du passage à l'autotrophie. *Plant Physiol. Biochem.*, 25, 35-42.

- Prihar S.S., Aggarwal G.C., 1975. A new technique for measuring emergence force of seedlings and some laboratory and field studies with corn (*Zea mays* L.). *Soil Sci.*, 120, 200-204.
- Raymond P., Hourmant A., Leblanc J.M., Al-Ani A., Pradet A., 1982. Mécanismes régénératoires d'ATP au cours des premières phases de la germination. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 129, 2, 91-97.
- Richard G., 1988. La germination des semences de betterave sucrière (*Beta vulgaris* L.) en conditions d'hypoxie : modélisation, contribution à un diagnostic au champ. Thèse D-I INA P-G, Paris, 102 p. + annexes.
- Richard G., Boiffin J., 1990. Effet de l'état structural du lit de semences sur la germination et la levée des cultures. In *La structure du sol et son évolution : conséquences agronomiques, maîtrise par l'agriculteur*, J. Boiffin et A. Marin-Laflèche eds, Coll INRA, Paris, 111-136.
- Richard G., Raymond P., Corbineau F., Pradet A., 1989. Effect of the pericarp on sugar beet (*Beta vulgaris* L.) seed germination : study of the energy metabolism. *Seed Sci. Technol.*, 17, 485-497.
- Richards L.A., 1953. Modulus of rupture as an index of crusting of soil. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 17, 321-323.
- Roland J.C. et Roland F., 1986. Atlas de Biologie Végétale, 2 - Organisation des plantes à fleurs. Masson ed, Paris, 119 p.
- Saglio et Pradet, 1980. Soluble sugars, respiration and energy charge during aging of excised maize root tips. *Plant Physiol.*, 66, 516-519.
- Salter P.J., Currah I.E., Fellows J.R., 1980. Further studies on the effects of plant density, spacial arrangement and time of harvest on yield and root size in carrots. *J. agric. Sci., Camb.*, 94, 365-378.
- Salter P.J., Currah I.E., Fellows J.R., 1981. Studies of some sources of variation in carrot root weight. *J. agric. Sci., Camb.*, 96, 549-556.
- Schneider E.C., Gupta S.C., 1985. Corn emergence as influenced by soil temperature, matric potential and aggregate size distribution. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 49, 415-422.
- Scott R.K., Harper F., Wood D.W., 1974. Effects of seed size on growth, development and yield of monogerm sugar beet. *J. agric. Sci., Camb.*, 82, 517-530.
- Sethi A.S., Aggarwal G.C., 1986. A dynamic model to predict wheat emergence from soil moisture and temperature. *Proc. Indian natn Sci. Acad.*, B52 (4), 495-498.
- Sinha A.K., Guildyal B.P., 1979. Emergence force of crop seedlings. *Plant Soil*, 51, 153-156.
- Sivaprasad B., Sundara Sarma K.S., 1987. Seedling emergence of chickpea (*Cicer arietum* L.), pigeonpea (*Cajanus cajan* L.) and pearl millet (*Pennisetum typhoides* L.). Effect of differential soil crusting as induced by raindrop size and depth of sowing. *Plant Soil*, 104, 263-268.

Souty N. 1987. Aspect mécanique de la croissance des racines. I. Mesure de la force de pénétration. *Agronomie*, 7, 623-630.

Souty N., Stengel P, Rode C., Tuttobene R., 1992 a. A mecanistic study of maize emergence through superficial crusts. *Soil Tillage Res.*, 23, 125-140.

Souty N., Tamet V., Rode C., 1992 b. Etude mécanique de l'émergence de la carotte à travers des croûtes superficielles. 1ères Rencontres Internationales sur la Carotte, Caen, Septembre 1992 (à paraître).

Timoshenko S., Woinowsky-Krieger S., 1961. Théorie des plaques et des coques. Lib. Polytechnique Ch. Béranger, Paris, 51-78.

Villeneuve F., 1991. Carotte : la conservation conditionne la maîtrise du marché. *Jardins du Littoral*, 1, 4-7.

Villeneuve F., Letouze P., Breton D., Luneau C., 1991. Carrot seeds: a very important factor to get a good quality. *Eucarpia Carrot 1991, Proc. IVth Meeting on Breeding of Carrots, Avignon-Monfavet (France), June 18-20 1991*, A. Bonnet ed, Paris, 151-164.

Villeneuve F., Leteinturier J., 1992. La carotte, 2 - Etat des connaissances, C.T.I.F.L. ed, Paris, 228 p..

Watson D.J., 1952. The physiological basis of variation in yield. *Adv. Agron.*, 42, 101-145.

Williams W.A., 1956. Evaluation of the emergence force exerted by seedlings of small seeded legumes using probit analysis. *Agron. J.*, 48, 273-274.

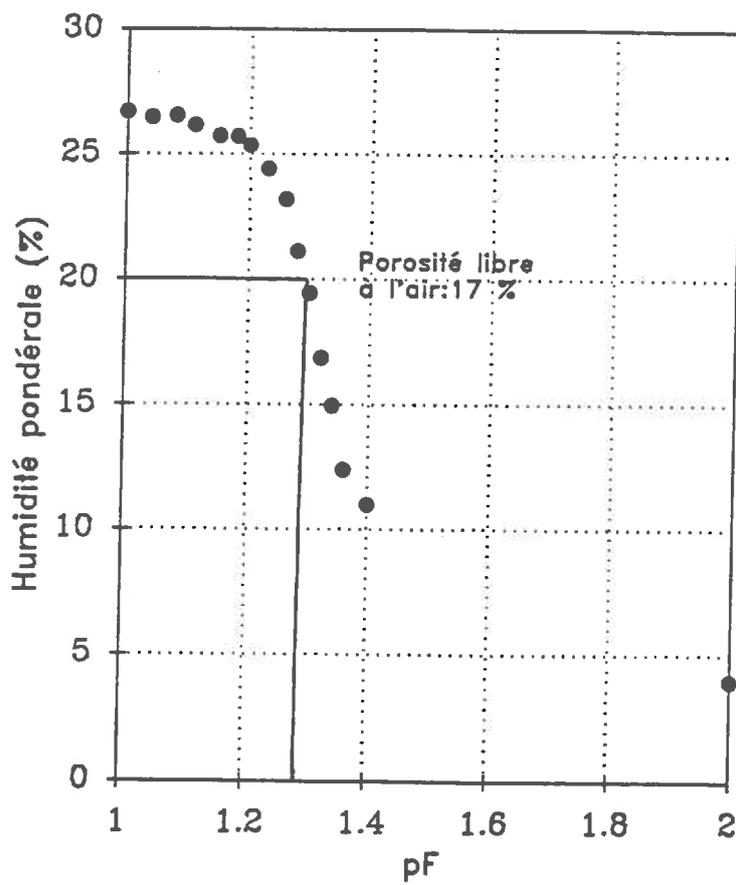
Williams W.A., 1963. The emergence force of forage legume seedlings and their response to temperature. *Crop Sci.*, 3, 472-474.

ANNEXES

ANNEXE 1

MISE AU POINT DES CONDITIONS CONTROLEES

Annexe 1A Choix de l'humidité pondérale
Relation entre le potentiel hydrique
et l'humidité pondérale du sable



ANNEXE 1B

COMPOSITION DE LA SOLUTION NUTRITIVE (SAGLIO et PRADET, 1980)

3 Solutions mères	PM	g/l	µmole/l
I - KNO ₃	101	70,8	700
- NH ₄ NO ₃	80	60,0	750
- Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	236	153,5	650
II - KH ₂ PO ₄	136	34,0	250
- HK ₂ PO ₄ , (3H ₂ O)	228	4,35	25
III - NaCl	58,5	2,9	50
- MgSO ₄ , 7H ₂ O	246	3	157
oligo-éléments		mg/l	µmole/l
- H ₃ BO ₃	62	372	6
- MnSO ₄ , H ₂ O	165	380	2,25
- ZnSO ₄ , 7H ₂ O	288	288	1
- (NH ₄) ₆ MO ₇ O ₂₄ ·H ₂ O	1236	12	10,4
- CuSO ₄ , 5H ₂ O	250	6,3	25

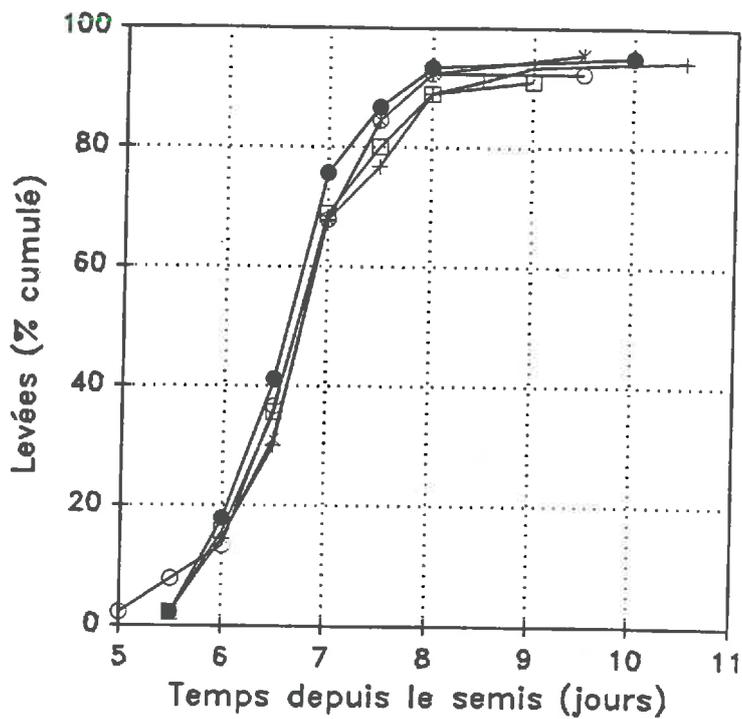
COMPARAISON DE LA COMPOSITION DES DOSES DE SOLUTION NUTRITIVE TESTEES

Dose	Concentration N (mg/l)	Quantité N mg	Concentration P (mg/l)	Quantité P (mg)	Concentration K (mg/l)	Quantité K (mg)
1	49	3,2	8,5	0,6	10,7	0,7
2	98	6,5	17,1	1,1	21,4	1,4
3	147	9,7	25,6	1,7	32,2	2,1
4	196	12,9	34,2	2,2	42,8	2,8
8	392	25,9	68,4	4,4	85,6	5,6

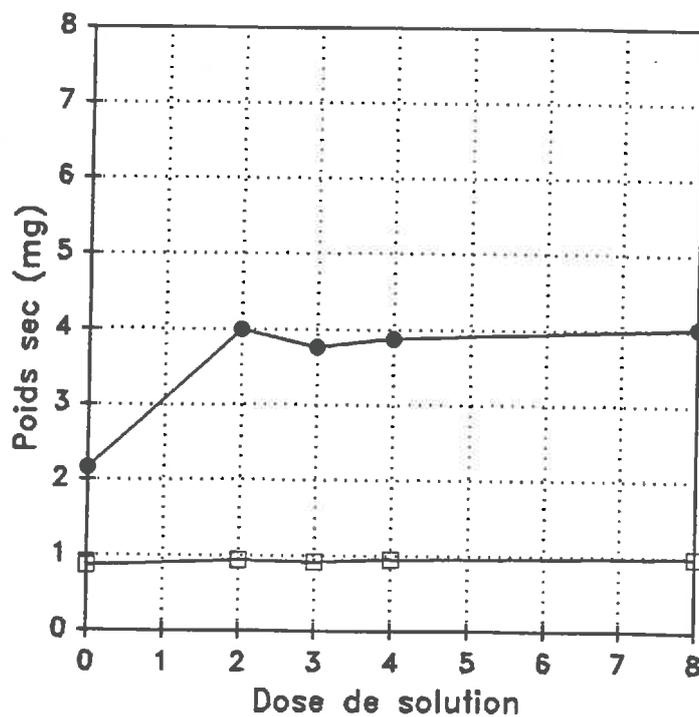
Dose 1 : 1 ml de chaque solution mère dans un litre d'eau permutée.

Dose choisie : 3

Annexe 1C
 Levées en fonction de la dose de solution nutritive
 (+0; *2; ●3; ○4; □8)



Annexe 1D Croissance après émergence
 suivant la dose de solution apportée
 (□1 jour et ●5 jours après émergence)



ANNEXE 2
TESTS STATISTIQUES SUR LES VALEURS
ATTEINTES EN FIN DE CROISSANCE HETEROTROPHE

A : POIDS DE MATIERE SECHE DES PLANTULES
ET RESIDUS DE SEMENCES

(pour chaque variable, une même lettre indique
une différence non significative à $p = 0,05$)

		20 °C		10 °C	
		PS	GS	PS	GS
PLANTULE	Poids MS (mg)	0,498 a	1,058 b	0,478 a	1,055 b
	Part (% semence)	60,8 a	62,2 b	58,0 a	61,7 b
RESIDU DE SEMENCE	Poids MS (mg)	0,245 a	0,477 b	0,252 a	0,455 b
	Part (% semence)	30,1 a	28,0 b	30,6 a	26,6 b
Poids MS plantule % MS réserves initiales		80,3 a	77,4 a	76,5 a	76,7 a
Poids MS résidu % MS réserves initiales		7,6 a	10,4 a	8,3 a	8,6 a

B : POIDS DE MATIERE SECHE DES ORGANES

(pour chaque variable, une même lettre indique
une différence non significative à $p = 0,05$)

		20 °C		10 °C	
		PS	GS	PS	GS
RADICULE	Poids MS (mg)	0,123 a	0,225 b	0,095 c	0,179 d
	Part (% plantule)	26,2 a	21,7 b	19,5 c	17,4 d
HYPOCOTYLE	Poids MS (mg)	0,204 a	0,448 b	0,221 a	0,445 b
	Part (% plantule)	43,8 a	43,6 a	45,2 a	43,5 a
COTYLEDONS	Poids MS (mg)	0,139 a	0,357 b	0,170 c	0,401 d
	Part (% plantule)	30,0 a	34,7 b	35,3 c	39,1 d

C : LONGUEURS FINALES ATTEINTES

(pour chaque variable, une même lettre indique
une différence non significative à $p = 0,05$)

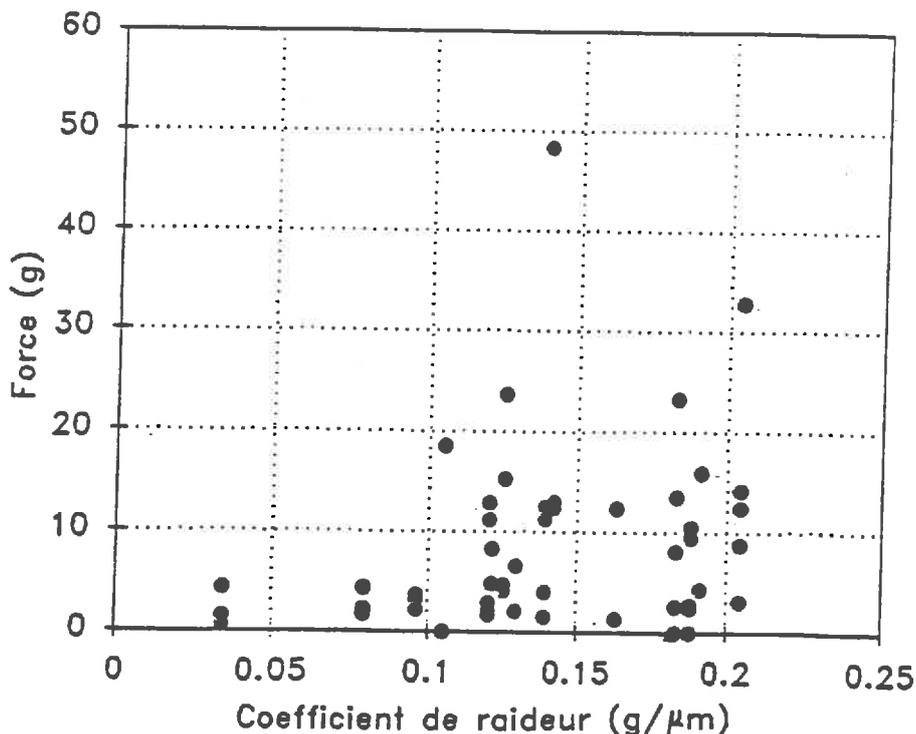
		20 °C		10 °C	
		PS	GS	PS	GS
LONGUEURS (mm)	Radicule	13,3 a	21,0 b	12,4 c	16,3 d
	Hypocotyle	33,8 a	46,5 b	30,1 c	41,6 d
	Cotylédons	6,8 a	14,5 b	8,3 c	15,2 d

ANNEXE 3

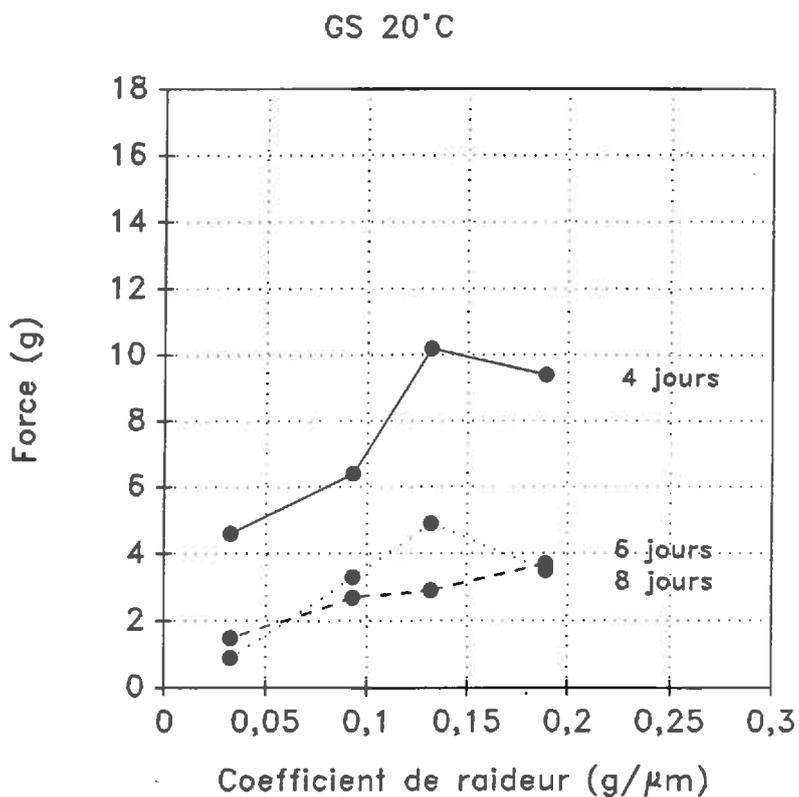
INFLUENCE DU COEFFICIENT DE RAIDEUR DES LAMELLES

Le dispositif global de mesure de la force d'émergence des plantules comprend un ensemble de 10 lamelles différentes, de coefficients de raideur compris entre 0,032 et 0,219 g/ μ m. L'annexe 3A illustre l'effet de la raideur de la lamelle sur la valeur de la force enregistrée. Pour une série de 5 plantules confrontées individuellement à une lamelle, la force et la variabilité des valeurs observées augmentent avec la raideur de la lamelle. L'hypothèse initiale de travail est celle d'une forte variabilité des forces exercées entre plantules. Il apparaît donc que pour une raideur comprise entre 0,100 et 0,210 g/ μ m la lamelle, ni trop souple ni trop raide, révèle l'amplitude maximale de la variabilité entre plantules. L'étude des forces d'émergence portera sur cette gamme de raideur de lamelle. Par ailleurs, les Annexes 3 A, B, C et D, montrent que les sens de variations des forces mesurées ne sont pas contingents des coefficients de raideur des lamelles.

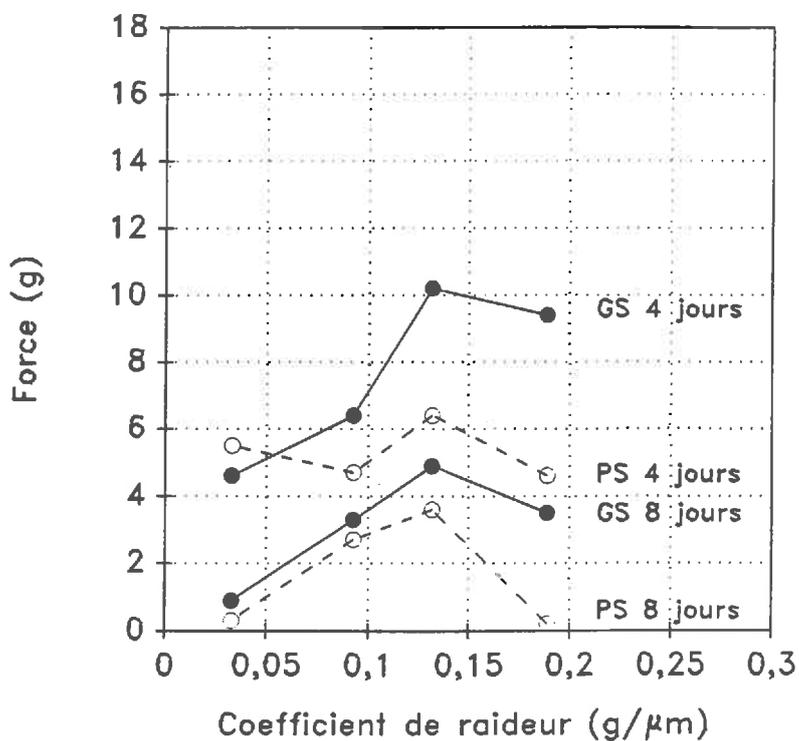
Annexe 3A Valeurs de force enregistrées pour un traitement expérimental en fonction de la raideur (GS 4 jours après la germination)



Annexe 3B Effet de l'âge des plantules sur les valeurs moyennes des forces mesurées en fonction des classes de raideur

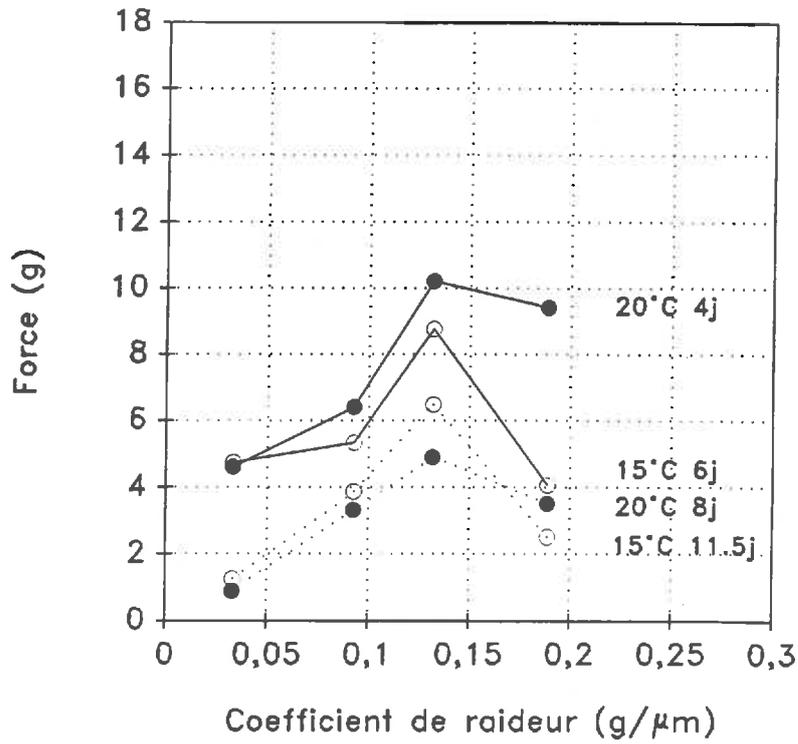


Annexe 3C Effet du poids initial des semences sur les valeurs moyennes des forces mesurées en fonction des classes de raideur de la lamelle

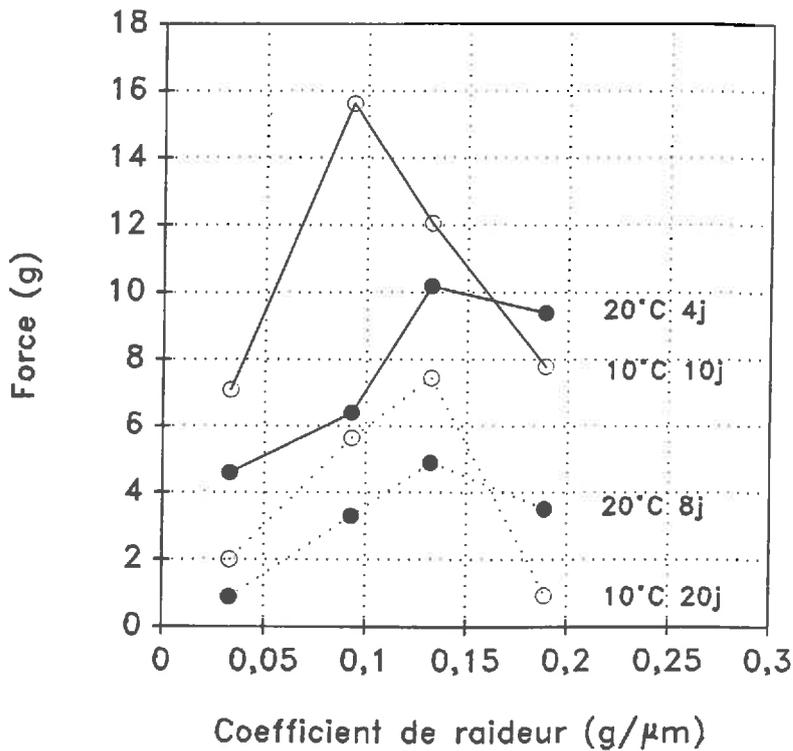


Annexe 3D Effet de la température sur les valeurs moyennes des forces mesurées en fonction des classes de raideur de la lamelle

GS 20°C et 15°C



GS 20°C et 10°C



ANNEXE 4

Composition granulométrique et chimique du sol prélevé au S.I.L.E.B.A.N. (Manche)

Analyses effectuées par la Station Agronomique de l'Aisne

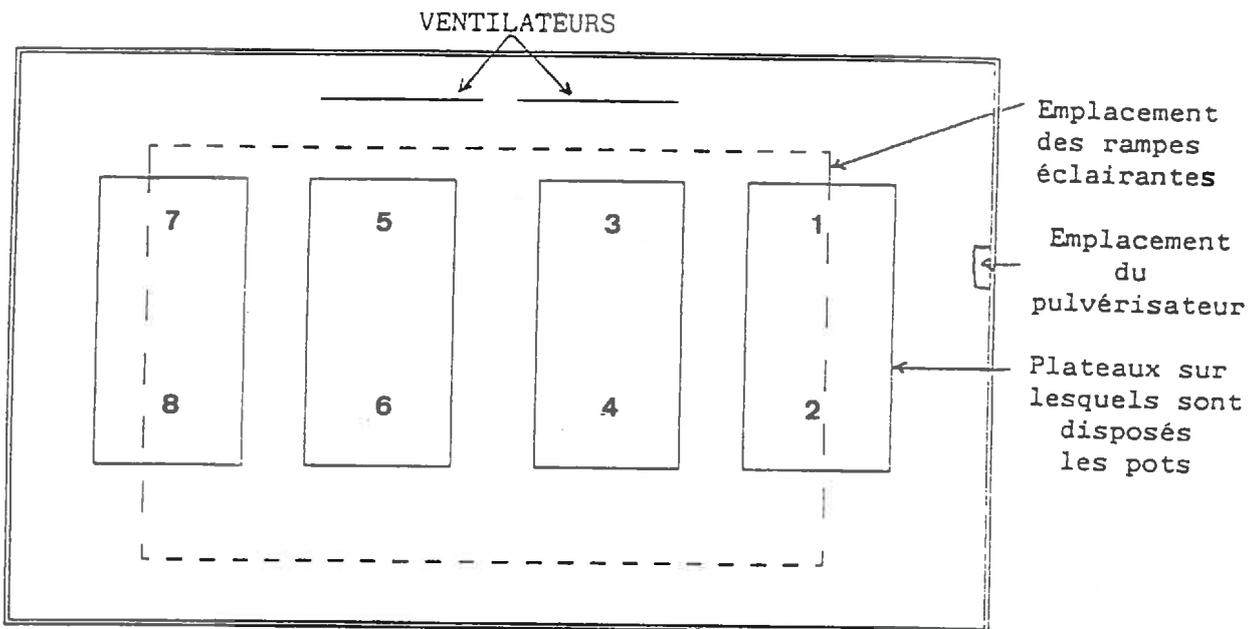
Analyse granulométrique:

Argile < 2 μm	9.1 %
Limon fin 2 à 20 μm	16.0 %
grossier 20 à 50 μm	37.4 %
Sable fin 50 à 200 μm	20.0 %
Sable grossier 200 à 2000 μm	13.3 %
Azote total	0.82 %
Calcaire total	1.0 %
Rapport C/N	8.0
ph H ₂ O	7.4

ANNEXE 5

DISPOSITIF D'ETUDE DE LA CROISSANCE A LA LUMIERE

A : DESCRIPTION DE LA CHAMBRE DE CULTURE



Hygrométrie : 70 % en phase éclairée
80 % en phase sombre

Eclairage : par 2 rangées de 8 projecteurs équipés de lampes
Iodure métallique de 400 W
 $330 \mu\text{moles.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ par périodes de 12 heures.

B : TEMPERATURES ENREGISTREES

CAPTEURS	1	2	3	4	5	6	7	8
Moyenne en période sombre	20,1	20,0	20,3	20,0	19,0	20,2	20,0	20,3
Moyenne en période claire	23,0	18,6	22,7	19,0	21,0	20,4	21,6	20,0
Moyenne sur 24 h	21,5	19,3	21,5	19,5	20,4	20,3	20,8	20,2

Écarts maximum : 0,4°C en période sombre (12 h) moyenne = 20,1°C
4,4°C en période éclairée (12 h) moyenne = 20,8°C
2,2°C sur 24 h moyenne = 20,4°C

écarts plus importants sur les 2 plateaux de droite (capteurs 1 et 2)

C : MOYENNES OBTENUES SUR LA PERIODE D'ETUDE APRES ROTATION DES POTS

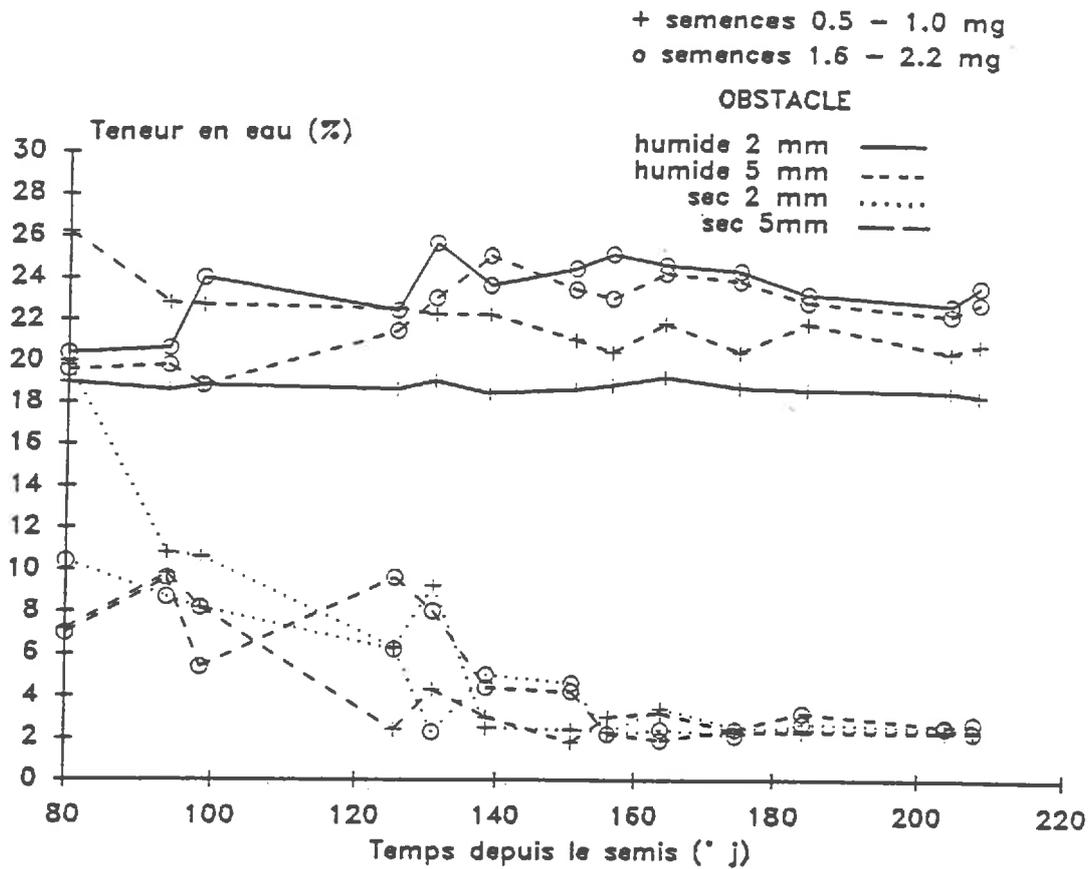
POSITION DE DEPART	1	2	3	4	5	6	7	8
MOYENNE	20,5	20,3	20,3	20,5	20,2	20,4	20,6	20,4

Moyenne : $T = 20,4^{\circ}\text{C} \pm 0,4^{\circ}\text{C}$

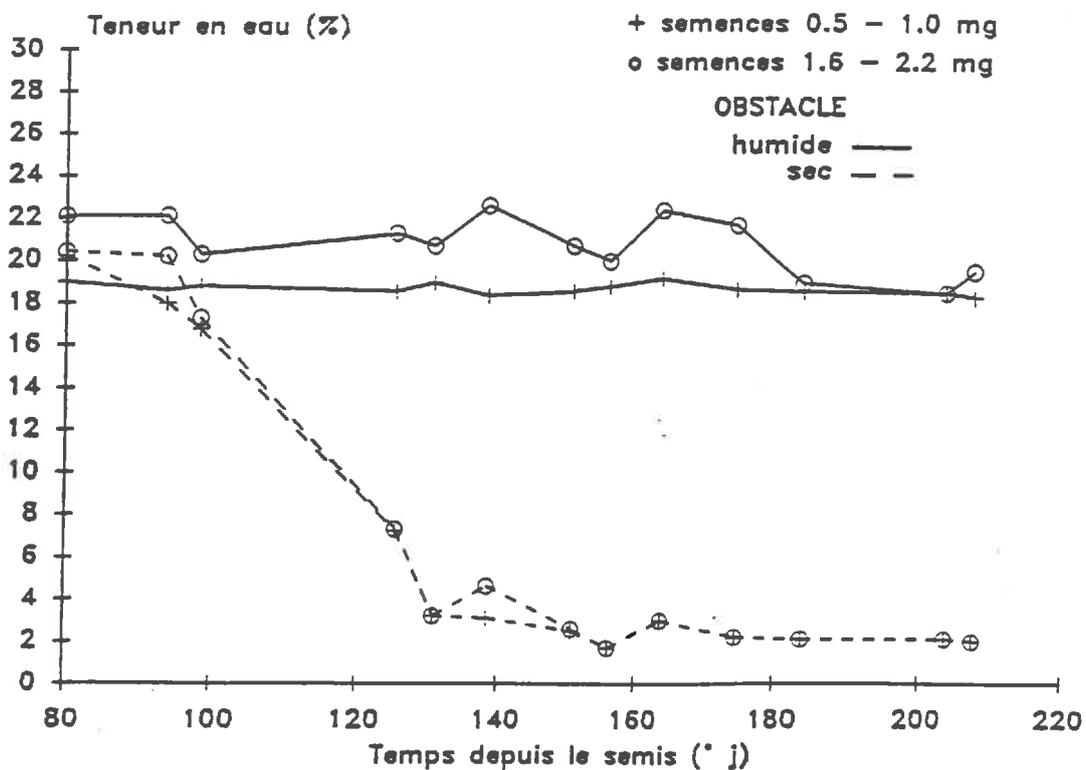
Écart maximum : 0,4°C

CARACTERISATION DES CROUTES FABRIQUEES

Annexe 6A Evolution hydrique des crôutes fabriquées dans le cas de semis à 1 cm



Annexe 6B Evolution hydrique des crôutes fabriquées dans le cas des semis à 3 cm



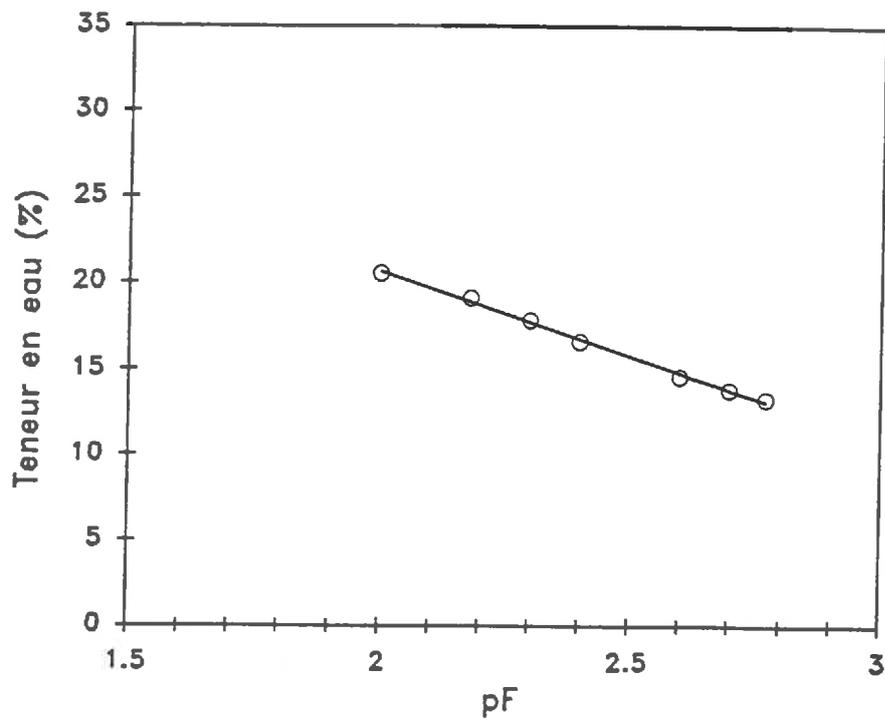
C: EPAISSEUR REELLE DES CROUTES FABRIQUEES

TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX				
N°	ETAT DE SURFACE	POIDS DE SEMENCES	PROFONDEUR DE SEMIS	EPAISSEUR DES CROUTES (mm)
7	CROUTE 2mm HUMIDE	PS	1 cm	2,27 ± 0,36
8		GS		2,23 ± 0,24
9	CROUTE 2mm SECHE	PS	1 cm	2,33 ± 0,41
10		GS		2,30 ± 0,43
11	CROUTE 5mm HUMIDE	PS	1 cm	4,34 ± 0,41
12		GS		4,23 ± 0,43
13	CROUTE 5mm SECHE	PS	1 cm	3,98 ± 0,51
14		GS		3,63 ± 0,67
15	CROUTE 5mm HUMIDE	PS	3 cm	5,09 ± 1,11
16		GS		4,98 ± 0,58
17	CROUTE 5mm SECHE	PS	3 cm	4,48 ± 0,67
18		GS		3,91 ± 0,99

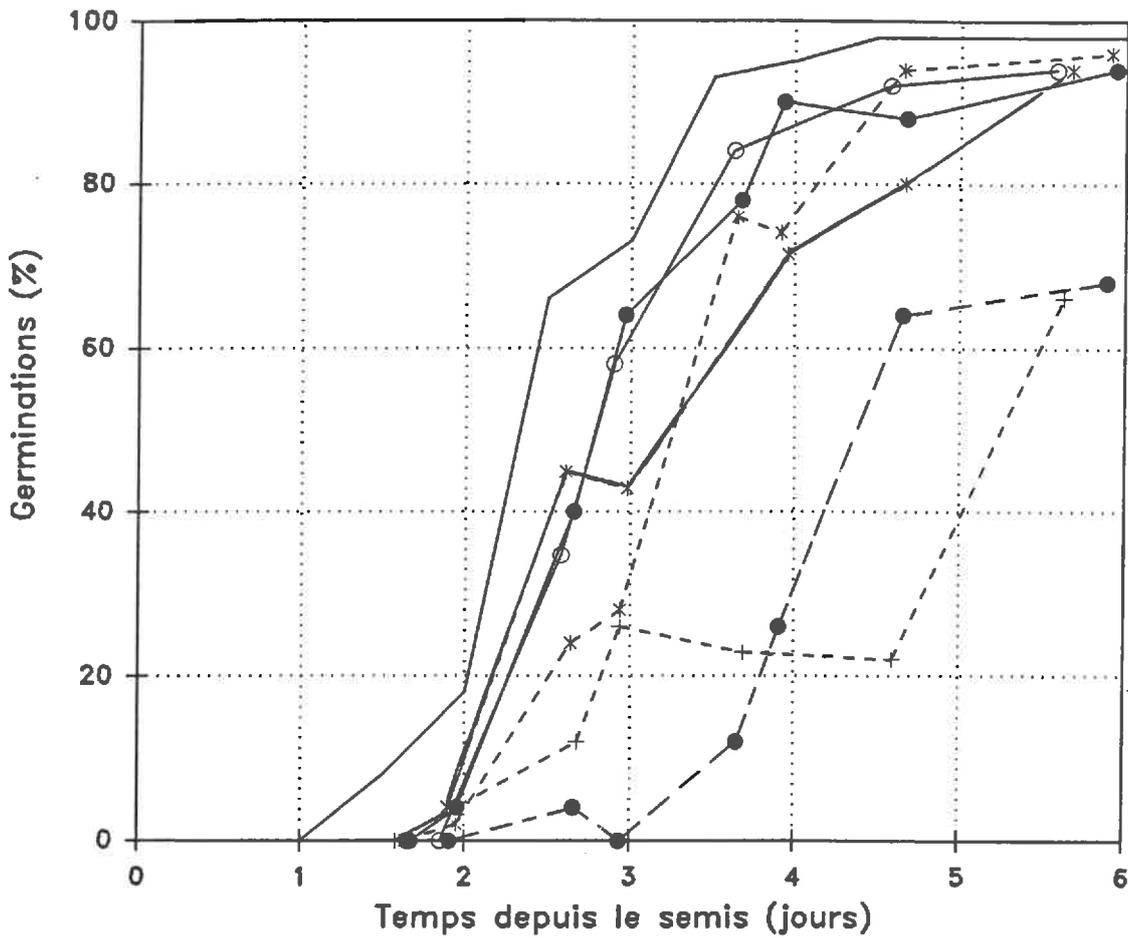
ANNEXE 7

DETERMINATION DES CONDITIONS HYDRIQUES OPTIMALES

Annexe 7A Courbe de potentiel hydrique du sol utilisé



Annexe 7B Cinétiques de germinations à 20 °C, Semences de 1,2 – 1,6 mg,
à différentes teneurs en eau du sol



ANNEXE 8

CONDITIONS CLIMATIQUES ET CONTROLE

A REPARTITION DES TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX ET POSITIONNEMENT DES CAPTEURS

(*) dans le sol, (o) sous abris

SUD

18	* 9	9	17	* 14	14
18 *	9	17	17 *	14	10

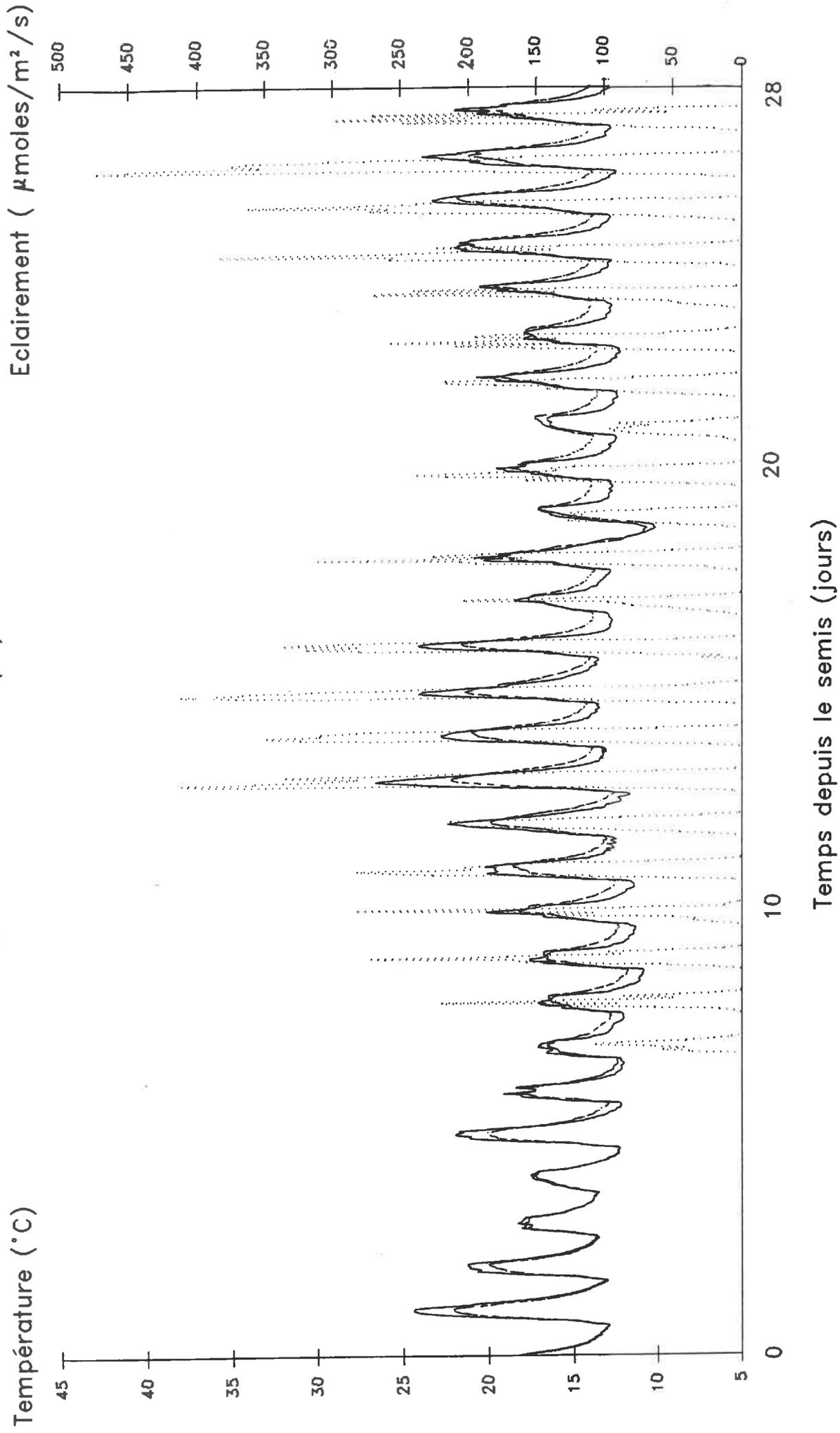
18	13	* 13	13	10 o	* 10	
4 *	4	5	6	o 1	2	3

1	2	3	4	5	6	* 1
8 *	8	8	11 *	11	14	

12	* 7	7	15	* 16	16
12 *	12	7	15 *	15	16

NORD

Annexe 8b Conditions climatiques rencontrées.
Températures moyennes enregistrées coté Sud (—) et coté Nord (- - -).
Eclairement mesuré (....).



ANNEXE 9

TAUX DE LEVEES EN FONCTION DE LA POSITION DES PLANTULES PAR RAPPORT AU RESEAU DE FISSURES

TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX						
N°	ETAT DE SURFACE	POIDS DE SEMENCES	PROFONDEUR DE SEMIS	Levées hors fissures	Levées dans fissure	Levées totales
7	CROUTE 2mm HUMIDE	PS	1 cm	86	9	95
8		GS		85	9	94
9	CROUTE 2mm SECHE	PS	1 cm	65	25	90
10		GS		67	22	89
11	CROUTE 5mm HUMIDE	PS	1 cm	73	7	80
12		GS		72	10	82
13	CROUTE 5mm SECHE	PS	1 cm	33	22	55
14		GS		46	26	72
15	CROUTE 5mm HUMIDE	PS	3 cm	42	5	47
16		GS		52	19	71
17	CROUTE 5mm SECHE	PS	3 cm	32	5	37
18		GS		52	8	67

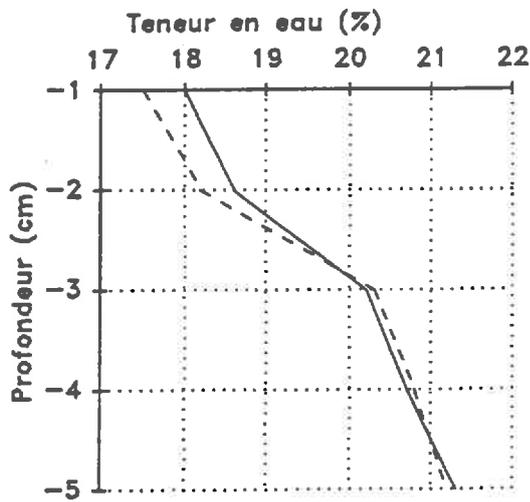
ANNEXE 10

CONDITIONS HYDRIQUES ET GERMINATION

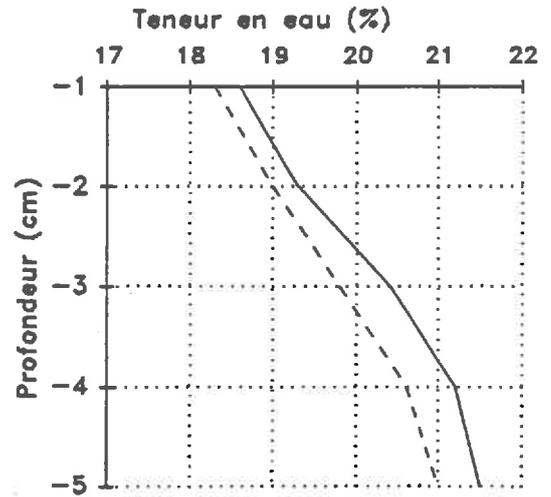
A: Profils hydriques au cours de la germination
(-- PS) (— GS)

20 °Cj depuis le semis

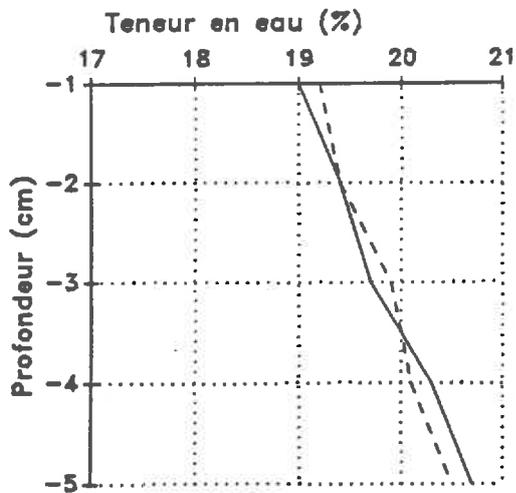
50 °Cj depuis le semis



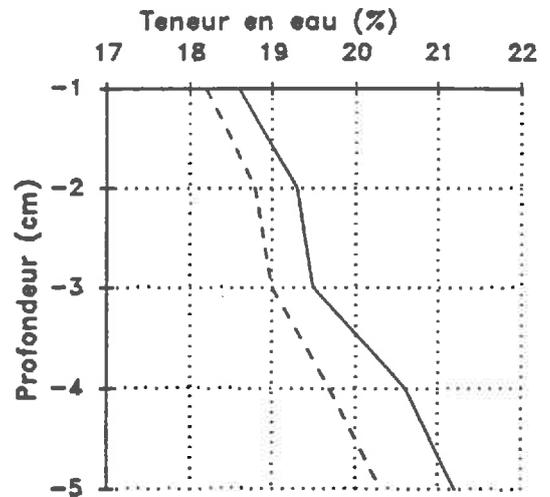
Moyenne sans pluie



Moyenne sans pluie



Moyenne avec pluie



Moyenne avec pluie

**B: TEMPS MOYENS DE GERMINATION ET DE LEVEES. CALCUL DU DELAI
ENTRE GERMINATION ET LEVEE POUR LES DIFFERENTS TRAITEMENTS**

TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX						
N°	ETAT DE SURFACE	POIDS DE SEMENCES	PROFONDEUR DE SEMIS	TEMPS MOYEN GERMINATION (°C j)	TEMPS MOYEN LEVEE (°C j)	DELAI MOYEN GERM ^o -LEVEE (°C j)
1	SANS OBSTACLE	PS	1 cm	60	115	55
2			3 cm	56	132	76
3			5 cm	45	165	125
4		GS	1 cm	54	120	66
5			3 cm	47	125	78
6			5 cm	40	135	95
7	CROUTE 2mm HUMIDE	PS	1 cm	47	115	68
8		GS		44	108	64
9	CROUTE 2mm SECHE	PS	1 cm	55	130	75
10		GS		44	125	81
11	CROUTE 5mm HUMIDE	PS	1 cm	48	158	104
12		GS		49	122	73
13	CROUTE 5mm SECHE	PS	1 cm	54	158	104
14		GS		49	122	73
15	CROUTE 5mm HUMIDE	PS	3 cm	46	152	106
16		GS		44	145	101
17	CROUTE 5mm SECHE	PS	3 cm	45	163	118
18		GS		44	165	121