



HAL
open science

La germination des semences de betterave sucrière (*Beta vulgaris* L.) en conditions d'hypoxie: modélisation, contribution à un diagnostic au champ

Guy Richard

► To cite this version:

Guy Richard. La germination des semences de betterave sucrière (*Beta vulgaris* L.) en conditions d'hypoxie: modélisation, contribution à un diagnostic au champ. Sciences du Vivant [q-bio]. Institut National Agronomique Paris Grignon, 1988. Français. NNT: . tel-02857880

HAL Id: tel-02857880

<https://hal.inrae.fr/tel-02857880>

Submitted on 8 Jun 2020

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

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

THESE

PRESENTEE A L'INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
PARIS-GRIGNON

POUR OBTENIR LE TITRE DE
DOCTEUR-INGENIEUR

«Sciences Agronomiques»

**LA GERMINATION DES SEMENCES DE BETTERAVE
SUCRIERE (*Beta vulgaris* L.) EN CONDITIONS D'HYPOXIE :
MODELISATION, CONTRIBUTION A UN
DIAGNOSTIC AU CHAMP**

PAR

Guy RICHARD

Ingénieur agronome de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon

Soutenue le 27 MAI 1988 devant la commission d'examen :

- MM. M. SEBILLOTTE**
Professeur à l'Institut National Agronomique Paris-GrignonPrésident
R. CALVET
Professeur à l'Institut National Agronomique Paris-GrignonRapporteur
R. BOURDU
Professeur à l'Université Paris XIExamineur
G. MONNIER
Directeur de Recherches à l'Institut National de la Recherche
Agronomique (Avignon)Examineur
A. FLEURY
Maître de Conférences à l'Institut National Agronomique
Paris-GrignonExamineur
B. BADUFLE
Directeur de l'Institut de Recherche Mennesson
(Anizy-Le-Château)Examineur

AVANT-PROPOS

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'une collaboration entre la Chaire d'Agronomie de l'Institut National Agronomique PARIS-GRIGNON (I.N.A.P.G.) et la Station de Science du Sol du Centre de Recherches Agronomiques d'AVIGNON (I.N.R.A.), avec la participation du Laboratoire de Physiologie Végétale du Centre de Recherches Agronomiques de BORDEAUX (I.N.R.A.).

C'est grâce à une bourse du Ministère de la Recherche attribuée à la Chaire d'Agronomie de l'I.N.A.P.G. que j'ai pu réalisé ce travail. J'ai de plus bénéficié d'un soutien technique et financier de la part de l'Institut de Recherche MENNESSON (ANIZY-LE-CHATEAU) que je remercie ici. Les frais de fonctionnement occasionnés par ce travail ont été financés en partie par l'Action Incitative Programmée de l'I.N.R.A. intitulée "Implantation et croissance juvénile des cultures semées" animée par Gérard MONNIER (I.N.R.A. AVIGNON).

Je tiens tout d'abord à exprimer ma respectueuse gratitude à Monsieur le Professeur Michel SEBILLOTTE (I.N.A.P.G.) pour la confiance qu'il m'a exprimée en m'accordant une bourse, et je le remercie de présider cette thèse. Je remercie également Monsieur le Professeur CALVET (I.N.A.P.G.) d'en avoir été le rapporteur, ainsi que Monsieur le Professeur BOURDU (PARIS XI), Messieurs MONNIER (Directeur de Recherches I.N.R.A.), FLEURY (Maître de Conférences I.N.A.P.G.) et BADUFLE (Directeur de l'Institut de Recherche Mennesson) pour le temps qu'ils ont consacré à l'examen de ce mémoire.

Le sujet tel qu'il a été traité in fine s'est dégagé de réflexions conjointes entre André FLEURY, Jean BOIFFIN (actuellement I.N.R.A. LAON) et Gérard MONNIER.

Le travail s'est déroulé principalement à la Station de Science du Sol de l'I.N.R.A. d'AVIGNON, et je remercie P. STENGEL qui m'a accueilli dans son service. J'ai bénéficié d'un encadrement assuré par Gérard MONNIER, Pierre STENGEL et Jérôme GUERIF. Ils ont joué un rôle primordial dans l'accomplissement de ce travail, de part la disponibilité permanente qu'ils ont manifesté à mon égard, l'ensemble du savoir qu'ils m'ont communiqué dans le domaine de la Physique du Sol, et leurs encouragements durant les périodes où mon moral faiblissait... Je leur en suis profondément reconnaissant.

Laurent BRUCKLER m'a fait bénéficié de son expérience concernant la germination et la modélisation, je l'en remercie vivement. Je remercie François LAFOLIE pour sa contribution décisive de part son aide toujours efficace à résoudre les problèmes concernant la partie numérique de la modélisation, ainsi que Pierre RENAULT qui a toujours été disponible pour discuter "diffusion gazeuse". Je n'oublie pas Jean ROYERE qui m'a fait profité de son savoir expérimental, et Alain ORIOL pour son aide à la confection des dispositifs expérimentaux.

A la Chaire d'Agronomie de l'I.N.A.P.G., j'ai bénéficié du soutien de Jean BOIFFIN, André FLEURY et Michel SEBILLOTTE. Jean BOIFFIN a toujours montré un vif intérêt à mon travail, et malgré ses nouvelles responsabilités à l'I.N.R.A. de LAON, il a participé activement à son suivi. Ses critiques pertinentes et constructives m'ont toujours stimulé et aidé, et je lui en suis très reconnaissant. C'est avec André FLEURY que j'ai commencé à travailler sur la phase d'implantation de la betterave sucrière. Même si la démarche finalement adoptée ne lui était pas familière, ses efforts pour la suivre ont toujours permis d'avoir des discussions fructueuses. Enfin, chaque rencontre avec Michel SEBILLOTTE m'a permis de prendre du recul par rapport au travail effectué, et je le remercie de tous les conseils qu'il m'a prodigués.

Je remercie Alain PRADET et tous les membres de son équipe pour la chaleur de leur accueil au Laboratoire de Physiologie Végétale de l'I.N.R.A. à BORDEAUX. Philippe RAYMOND m'a beaucoup aidé lors de mes séjours à BORDEAUX. Nous avons passé de nombreuses heures ensemble pour réaliser et interpréter les expériences de germination. Il a toujours suivi avec un grand intérêt l'ensemble du travail effectué, je ne saurais suffisamment le remercier. La compétence et l'aide de Christiane PRAT pour réaliser les dosages m'ont été précieuses.

J'ai réalisé les premières expériences concernant la germination et l'oxygène au Laboratoire de Physiologie Végétale du C.N.R.S. à MEUDON. Là encore, je ne saurais remercier suffisamment Françoise CORBINEAU pour sa disponibilité, et l'intérêt qu'elle a porté à la poursuite du travail.

Monsieur CHAVAGNAT de l'I.N.R.A.-G.E.V.E.S. à la MINIERE a mis à ma disposition le matériel nécessaire à la réalisation et à l'interprétation des clichés radiographiques. Qu'il soit ici remercié.

Messieurs LE DEUNFF et CHAUSSAT de la Chaire de Physiologie Végétale de l'I.N.A.P.G. ont participé aux réflexions préliminaires à ce travail, et ils m'ont permis de travailler dans leurs locaux. Je les en remercie vivement.

Michèle FIES et Michèle MAXIMILIEN de l'Unité Régionale de Documentation de l'I.N.R.A. d'AVIGNON m'ont aidé à réaliser les recherches bibliographiques. Qu'elles soient ici remerciées pour cette aide efficace, et pour avoir laissé à ma disposition leur matériel informatique pour imprimer ce mémoire.

J'ai été amené à travailler dans différents endroits, et ils ont été très nombreux ceux qui m'ont aidé. Je les en remercie tous.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
PREMIERE PARTIE :	
OXYGENE ET GERMINATION DE LA SEMENCE DE BETTERAVE SUCRIERE : POSITION DU PROBLEME, ETUDE EXPERIMENTALE, PRESENTATION DU MODELE DE PREVISION DE LA GERMINATION	5
I. PRESENTATION DU PROBLEME	6
II. EFFET DE L'OXYGENE SUR LA SEMENCE ET SA GERMINATION : ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE	7
A. Caractérisation de la germination	7
B. Rôles de l'oxygène absorbé pendant la germination	8
1. Cinétique de l'absorption d'oxygène au cours de la germination	8
2. Rôles de l'oxygène dans le métabolisme de la germination	9
C. Caractérisation de l'absorbant d'oxygène «semence»	9
D. Types de prévision de la germination	10
1. Relation «quantité d'oxygène consommé-germination»	10
2. Relation «concentration en oxygène-germination»	13
E. Un indicateur biologique de la concentration en oxygène autour d'une semence : la charge énergétique	14
F. Conclusion	15
III. EFFET DE L'OXYGENE SUR LA GERMINATION DE LA SEMENCE DE BETTERAVE SUCRIERE : ETUDE EXPERIMENTALE	16
A. La germination de la semence de betterave sucrière	16
1. Caractéristiques de la semence	16
a. Structure de la semence	16
b. Caractéristiques du péricarpe	16
c. Définition du stade «semence germée»	17
2. Matériel végétal et protocole de germination en conditions optimales	18
3. Variabilité des temps de germination - Recherche d'indicateurs non destructifs du temps de germination	18
a. Présentation du problème	18
b. Caractérisation de la semence à partir de clichés radiographiques	20
B. Consommation d'oxygène au cours de la germination	21
1. Protocole de mesure	21
2. Résultats	21
3. Conclusion	23

C. Comportement en phase de germination en fonction de la concentration en oxygène	23
1. Dispositif expérimental	23
2. Résultats	24
3. Conclusion	24
D. Relation entre la charge énergétique et la concentration en oxygène	25
1. Méthode de dosage des nucléotides adényliques (ATP, ADP et AMP)	25
a. Dispositif de fixation	25
b. Extraction et dosage des nucléotides adényliques	26
2. Relation «charge énergétique-concentration en oxygène»	27
a. Cas des semences placées dans l'air	27
b. Cas des semences imbibées dans l'air puis transférées dans 1% d'oxygène	27
c. Cas des semences imbibées dans 1% d'oxygène	28
d. Conclusion	28
E. Conclusion : Présentation de la partie «biologique» du modèle	29
IV. LES PROCESSUS PHYSIQUES DE TRANSFERT GAZEUX DANS LE SOL : PRESENTATION DE LA PARTIE «PHYSIQUE» DU MODELE	30
V. CONCLUSION A LA PREMIERE PARTIE	32
DEUXIEME PARTIE :	
ETUDE EXPERIMENTALE DE L'INFLUENCE DES CONDITIONS D'ALIMENTATION EN OXYGENE DES SEMENCES DE BETTERAVE SUCRIERE SUR LEUR GERMINATION - EVALUATION DU MODELE	33
I. ETUDE EXPERIMENTALE DE LA GERMINATION EN CONDITIONS D'ALIMENTATION EN OXYGENE LIMITEE	34
A. Choix des conditions expérimentales	34
1. Facteurs de variation des paramètres de la diffusion	34
2. Conséquences	36
B. Méthode de fabrication des éprouvettes de sol	38
1. Principes de la méthode	38
2. Réalisation pratique des tests de germination	39
3. Présentation des situations étudiées	41
C. Résultats des tests de germination	42
1. SITUATIONS S1	42
a. Potentiel hydrique de -20 kPa	42
b. Potentiel hydrique de -2 ou -1 kPa	42
2. SITUATIONS S2	43
3. Conclusion	43

II. CARACTERISATION DES EPROUVETTES DE SOL VIS-A-VIS DES TRANSFERTS GAZEUX PAR DIFFUSION	44
A. Mesure des paramètres physiques de la diffusion gazeuse : coefficient de diffusion relatif et porosité de transfert	44
1. La méthode employée	44
2. Estimation du coefficient de diffusion	45
3. Estimation de la porosité de transfert	47
B. Mesure de l'activité biologique du sol : estimation de la fonction puits à oxygène d'origine microbienne	48
1. Dispositif de mesure	48
2. Mesure de l'activité biologique du sol	49
3. Estimation de la fonction puits à oxygène	49
C. Conclusion	50
III. EVALUATION DU MODELE - CONFRONTATION DES RESULTATS DE GERMINATION OBSERVES AUX PREVISIONS D'HYPOXIE	51
A. Caractéristiques du modèle	51
1. Le système étudié	51
2. Les équations régissant le phénomène - les conditions initiales et aux limites	52
3. Méthodes de résolution des équations de transfert	54
a. Présentation du logiciel utilisé	54
b. Choix de la grille de discrétisation	55
B. Résultats des simulations et confrontation aux données expérimentales	57
1. Milieu non confiné	57
a. Fonction puits à oxygène d'origine microbienne faible	58
b. Fonction puits à oxygène d'origine microbienne forte	59
2. Milieu confiné	60
IV. ANALYSE DES HYPOTHESES DU MODELE	63
A. Hypothèses relatives au milieu	63
1. Hypothèse H1	63
2. Hypothèse H2	63
B. Hypothèses relatives à la semence et à sa germination	66
1. Effet de la surface de contact «semence-phase gazeuse» sur le comportement en phase de germination	67
2. Rôle du pore basal et de l'opercule	68
3. Conclusion	69
C. Conclusion	69

TROISIEME PARTIE :	
APPLICATION DU MODELE AU DIAGNOSTIC DE CONDITIONS D'HYPOXIE DANS LE LIT DE SEMENCE	71
I. LE SYSTEME ETUDIE - CARACTERISTIQUES DU MODELE	72
A. Nature des fonctions puits prises en compte	72
B. Caractérisation du profil de sol - définition des systèmes étudiés	73
C. Estimation des paramètres de transfert	75
1. Estimation du coefficient de diffusion et de la porosité de transfert	75
2. Estimation de la fonction puits à oxygène d'origine microbienne	75
a. Fonction à oxygène «potentielle»	75
b. Effets des facteurs physiques	76
D. Définition des situations «critiques» vis-à-vis de la germination	77
II. LES ETATS DU PROFIL ETUDIE - GAMME DE VARIATION DES PARAMETRES RETENUS POUR LES SIMULATIONS	77
III. RESULTATS DES SIMULATIONS	78
A. Profil sans croûte de battance	79
B. Profil avec une croûte de battance continue et saturée	81
1. Cas d'une température constante	81
2. Effet de la température	83
C. Profil avec une croûte de battance désaturée et/ou fissurée	85
1. Cas d'une croûte de battance désaturée	86
2. Cas d'une croûte de battance fissurée	86
3. Effet de la température	87
D. Conclusion	88
CONCLUSION GENERALE	89
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	93
ANNEXES	103

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 : Evolution du rayonnement global (moyenne 82-87) et de l'indice foliaire au cours du cycle de la betterave sucrière
- Figure 2 : Vitesse de consommation d'oxygène au cours de la phase de germination par l'embryon et par les réserves
- Figure 3 : Vitesse relative de consommation d'oxygène en fonction de la concentration en oxygène
- Figure 4 : Concentration en oxygène pour laquelle le temps au bout duquel 50% des semences germent est le plus court en fonction de la concentration en oxygène pour laquelle la vitesse de consommation d'oxygène, en phase II de germination, est la plus forte
- Figure 5 : Inverse du temps au bout duquel 50% des semences germent en fonction de la vitesse relative de consommation d'oxygène (en phase II de germination)
- Figure 6 : Germination en fonction de la concentration en oxygène
- Figure 7 : Charge énergétique en fonction de la concentration en oxygène
- Figure 8 : Schéma d'une semence de betterave sucrière
- Figure 9 : Effet du lavage des semences de betterave sucrière sur la cinétique de germination
- Figure 10 : Effet du calibre des semences de betterave sucrière sur la cinétique de germination
- Figure 11 : Effet de caractéristiques anatomiques de la semence de betterave sucrière sur son temps de germination
- Figure 12 : Vitesse de consommation d'oxygène par les semences de betterave sucrière au cours de la phase de germination
- Figure 13 : Vitesse de consommation d'oxygène par les graines isolées ou par les péricarpes isolés de semences de betterave sucrière
- Figure 14 : Vitesse de consommation d'oxygène au cours de la germination par des semences ou par des péricarpes isolés. Les semences ont été conservées pendant deux ans à une température de 2°C
- Figure 15 : Schéma du dispositif expérimental de germination pour l'étude de l'effet de la concentration en oxygène sur la germination
- Figure 16 : Cinétique de germination des semences de betterave sucrière en fonction de la concentration en oxygène
- Figure 17 : Charge énergétique des semences de betterave sucrière pendant la phase de germination en fonction de la concentration en oxygène
- Figure 18 : Schéma du dispositif de fabrication des éprouvettes de sol

- Figure 19 : Courbe de retrait et du potentiel hydrique en fonction de l'humidité massique du matériau utilisé (établies à partir d'agrégats de 2-3 mm)
- Figure 20 : Cinétique de germination en fonction de l'indice des vides structuraux
- Figure 21 : Taux de germination après quatre jours en fonction de l'indice des vides structuraux et du potentiel hydrique
- Figure 22 : Taux de germination après quatre jours pour de forts potentiels hydriques en fonction de l'indice des vides structuraux et du diamètre des agrégats
- Figure 23 : Effet de l'activité biologique du sol sur le taux de germination après quatre jours
- Figure 24 : Effet du confinement du milieu sur le taux de germination après quatre jours en fonction de l'indice des vides structuraux
- Figure 25 : Dispositif de mesure du coefficient de diffusion et de la porosité de transfert
- Figure 26 : Exemple d'évolution du taux de comptage mesuré dans chaque chambre au cours du temps
- Figure 27 : Exemple de valeurs de taux de comptage mesurées et estimées par le logiciel, dans chacune des chambres, ou pour la somme des deux chambre
- Figure 28 : Coefficient de diffusion relatif en fonction des paramètres d'états physiques des éprouvettes de sol (indice des vides structuraux, diamètre des agrégats, potentiel hydrique), ou de la porosité libre à l'air des éprouvettes de sol
- Figure 29 : Valeurs de taux de comptage mesurées et estimées par le logiciel, dans chacune des deux chambres, ou pour la somme des deux chambres, dans le cas d'une éprouvette de sol avec un indice des vides de 0,55 et un potentiel de -20 kPa
- Figure 30 : Porosité de transfert en fonction de la porosité libre à l'air
- Figure 31 : Vitesse de dégagement de gaz carbonique d'origine microbienne mesurée sur des agrégats saturés suivant l'addition ou pas de glucose
- Figure 32 : Vitesse relative de respiration d'origine microbienne en fonction de la concentration en oxygène
- Figure 33 : Présentation du système «sol-semence» étudié
- Figure 34 : Présentation du système en coordonnée linéaire
- Figure 35 : Comparaison des gradients de concentration en oxygène obtenus à partir de la solution analytique ou du logiciel «FORSIM» pour différents maillages (coordonnée linéaire)
- Figure 36 : Présentation du système en coordonnée cylindrique
- Figure 37 : Comparaison des gradients de concentration en oxygène obtenus à partir de la solution analytique ou du logiciel «FORSIM» pour différents maillages (coordonnée cylindrique)

- Figure 38 : Concentrations en oxygène calculées à la périphérie de la semence
- Figure 39 : Concentration en oxygène au niveau de la semence en régime permanent en fonction du coefficient de diffusion relatif de l'éprouvette de sol, et de la fonction puits à oxygène d'origine microbienne (cas d'une faible fonction puits)
- Figure 40 : Concentration en oxygène au niveau de la semence en régime permanent en fonction du coefficient de diffusion relatif de l'éprouvette de sol, et de la fonction puits à oxygène d'origine microbienne (cas d'une forte fonction puits)
- Figure 41 : Evolution de la concentration en oxygène au niveau de la semence au cours du temps (régime transitoire), pour deux porosités de transfert
- Figure 42 : Evolution du gradient de concentration en oxygène au cours du temps au sein du volume de sol disponible par semence en milieu confiné. Comparaison avec la concentration en oxygène obtenue par un bilan de masse
- Figure 43 : Evolution de la concentration en oxygène au cours du temps en milieu confiné (calculée par un bilan de masse), en fonction du niveau de fonction puits à oxygène d'origine microbienne pris en compte
- Figure 44 : Evolution de la concentration en oxygène au cours du temps en milieu confiné (calculée par un bilan de masse), en fonction du volume de la boîte où est placée l'éprouvette de sol, pour deux indices des vides structuraux
- Figure 45 : Evolution de la concentration en oxygène au cours du temps en milieu confiné (calculée par un bilan de masse) en fonction de l'indice des vides structuraux de l'éprouvette de sol
- Figure 46 : Effet du potentiel hydrique sur la germination des semences de betterave sucrière
- Figure 47 : Géométrie du système comprenant une semence sphérique entourée d'une zone saturée considérée sphérique
- Figure 48 : Effet d'une variation de la surface de contact «semence-phase gazeuse» induite par une variation de l'indice des vides structuraux sur la germination dans différentes concentrations en oxygène
- Figure 49 : Présentation de la structure multicouche du profil
- Figure 50 : Géométrie du système en coordonnées axi-cylindriques (Profil avec une croûte fissurée)
- Figure 51 : Profils de concentration d'oxygène à l'équilibre, dans un lit de semence sans croûte de battance, en considérant la fonction puits comme indépendante de la concentration d'oxygène

- Figure 52 : Evolution de la concentration d'oxygène au cours du temps dans un lit de semence sans croûte de battance, en considérant la fonction puits dépendante de la concentration d'oxygène
- Figure 53 : Profils de concentration d'oxygène à l'équilibre dans un lit de semence sans croûte de battance en fonction du coefficient de diffusion relatif de la couche labourée sous-jacente, en considérant la fonction puits dépendante de la concentration d'oxygène
- Figure 54 : Evolution de la concentration en oxygène dans un lit de semence ayant une croûte de battance saturée en surface
- Figure 55 : Evolution de la concentration en oxygène au cours du temps à 3 cm de profondeur sous une croûte désaturée, en considérant la fonction puits dépendante de la concentration d'oxygène
- Figure 56 : Evolution de la concentration d'oxygène au cours du temps à 3 cm de profondeur sous une croûte fissurée en considérant la fonction puits indépendante de la concentration en oxygène

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 1 : Définition des notations et termes utilisés
- Tableau 2 : Résultats de l'analyse du sol utilisé
- Tableau 3 : Présentation de la gamme de variation des situations étudiées
- Tableau 4 : Taux de germination après quatre jours en fonction de l'indice des vides structuraux, du confinement du milieu, et d'un éventuel ajout de glucose aux agrégats
- Tableau 5 : Variabilité de l'estimation du coefficient de diffusion relatif et de la porosité de transfert
- Tableau 6 : Estimation de la fonction puits à oxygène d'origine microbienne en fonction de l'indices des vides structuraux
- Tableau 7 : Concentration en oxygène au niveau de la semence en régime permanent en fonction du rayon du cylindre de sol disponible par semence, et des conditions aux limites
- Tableau 8 : Effet de la prise en compte des variations de la fonction puits d'origine microbienne en fonction de la concentration en oxygène sur la concentration en oxygène au niveau de la semence en régime permanent
- Tableau 9 : Estimation de la quantité initiale d'air et d'oxygène disponible par semence dans les éprouvettes de sol confinées
- Tableau 10 : Confrontation des résultats de germination observés et prévus par le modèle
- Tableau 11 : Epaisseur de la zone saturée entourant la semence telle que la concentration en oxygène à la périphérie de la semence soit de 10% pour différents niveaux de coefficient de diffusion
- Tableau 12 : Germination des semences de betterave sucrière selon que le pore basal ou l'opercule est en contact avec une pâte texturale saturée
- Tableau 13 : Gammes de variation de l'état structural et des paramètres de transfert de chaque couche du profil de sol considéré
- Tableau 14 : Fonctions puits à oxygène d'origine microbienne telles que la concentration en oxygène sous la croûte saturée s'abaisse de 21% à 10% d'oxygène en 24 heures
- Tableau 15 : Fonctions puits à oxygène d'origine microbienne telles que la concentration en oxygène sous la croûte saturée soit inférieure à 10% d'oxygène 24 heures après l'apparition de la croûte, en fonction des conditions initiales et du coefficient de diffusion relatif des couches sous-jacentes à la semence
- Tableau 16 : Variation du coefficient K (comme définie par la relation (37)) en fonction de la température minimale et maximale, et de la valeur du Q_{10}

INTRODUCTION

La phase d'implantation est une étape essentielle dans le cycle d'une culture semée. En fixant le nombre d'individus par unité de surface et leurs dates de levée, elle détermine en grande partie la structure du peuplement et la cinétique d'extension du feuillage face aux ressources en énergie lumineuse, donc la quantité maximale d'énergie lumineuse pouvant être captée par le peuplement durant le cycle. Suite aux progrès techniques de ces dernières années en matière de fertilisation et de protection phytosanitaire, la lumière devient le principal facteur limitant du rendement dans un grand nombre de situations culturales. D'où l'objectif jugé prioritaire par les agronomes d'une meilleure maîtrise de la phase d'implantation qui passe par la mise au point de modèles prévisionnels de son déroulement.

La phase d'implantation d'une culture semée peut être décomposée en deux étapes (en dehors de la croissance juvénile) :

- la germination : elle correspond, suite à la réhydratation cellulaire, à une reprise de l'activité métabolique qui aboutit au début de croissance de l'embryon. Celui-ci se traduit, en règle générale, par la percée des téguments de la semence par la radicule.
- l'émergence : c'est la phase de croissance de l'embryon à partir des réserves de la semence qui aboutit à la sortie de terre de la plantule.

Indépendamment des problèmes de parasitisme, ces deux étapes dépendent principalement des trois facteurs eau, oxygène et température. Dans le cas de l'émergence interviennent en plus les obstacles mécaniques à la sortie de terre des plantules.

La phase d'implantation est une phase difficile à maîtriser : elle se déroule dans les couches de surface, donc dans un milieu soumis directement aux événements climatiques. Compte tenu des périodes d'implantation (printemps, automne), les conditions climatiques sont le plus souvent irrégulières et contrastées. La phase d'implantation peut donc avoir lieu dans des conditions physiques extrêmement variables, voire opposées (conditions sèches ou situation d'excès d'eau par exemple), et très fluctuantes, aussi bien du point de vue des conditions hydriques et thermiques que de l'état structural.

Le problème de la phase d'implantation se pose particulièrement pour une culture comme la betterave sucrière (*Beta vulgaris* L.) (SCOTT *et al.*, 1974 ; FLEURY & CANEILL, 1984) :

- c'est une plante sans ramification ; compte tenu de la pratique du semis en place, le nombre maximum d'organes à récolter est fixé dès la fin de la phase d'implantation.
- étant donné la période des semis (fin mars-début avril) et la vitesse de croissance de la betterave après la levée, la période de recouvrement maximal du sol par les feuilles ne

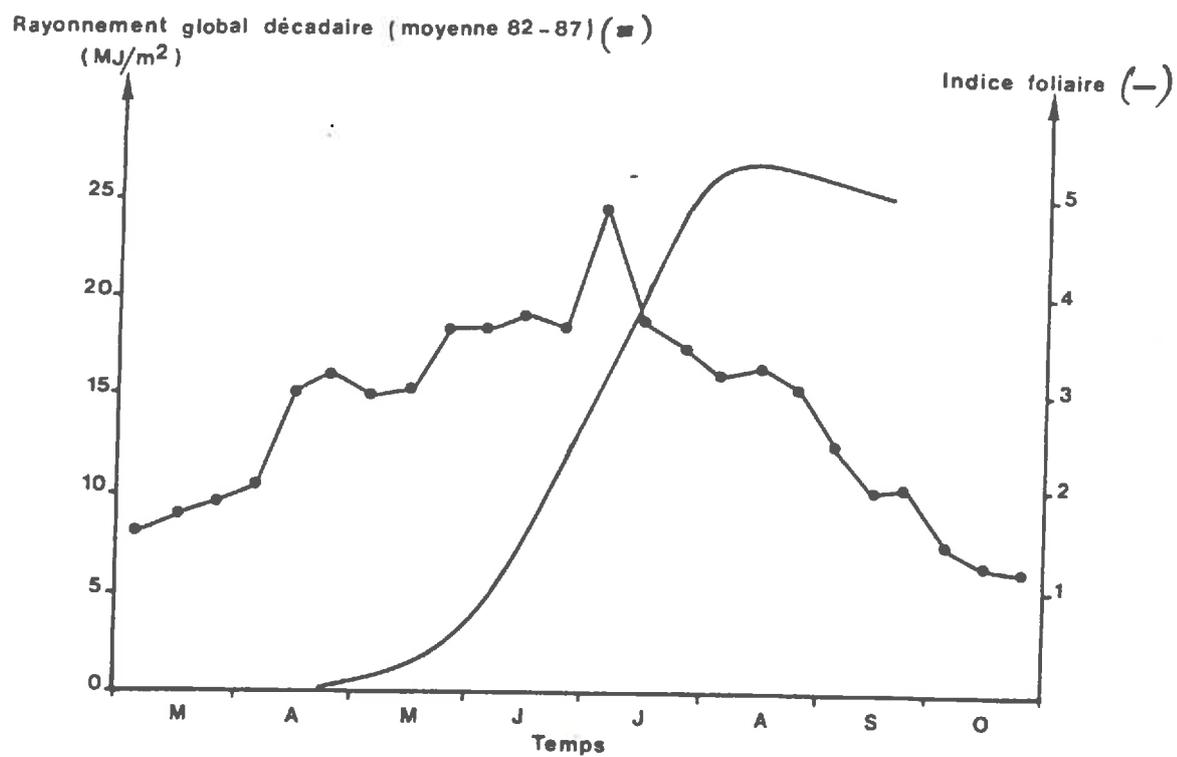


Figure 1 : Evolution du rayonnement global (moyenne 82-87) et de l'indice foliaire au cours du cycle de la betterave sucrière.

(d'après des données de la station agronomique de LAON).

coïncide pas, du moins dans le Nord du Bassin Parisien, avec les périodes de forts rayonnements (figure 1) ; tout retard à la levée entraîne donc une diminution de la quantité de rayonnement intercepté.

- l'avancement des dates de semis apparaît comme le moyen privilégié pour accroître le rendement ; mais, compte tenu de températures alors plus faibles en moyenne, il entraîne un allongement de la durée de la phase d'implantation. La probabilité d'un déroulement de la phase d'implantation en conditions défavorables est donc augmentée. Nous pouvons d'ailleurs noter que l'abandon des semences polygermes et de la pratique du démariage avait entraîné, dans les années 60-70 un retard dans le calendrier des périodes de semis.

Or, la réussite de la phase d'implantation de la betterave sucrière est loin d'être assurée (FLEURY & CANEILL, 1984 ; FLEURY, 1987). Comme nous l'avons déjà souligné, les causes peuvent être diverses : sécheresse, croûte de battance, excès d'eau. Cependant, l'avancement des dates de semis augmente les risques d'une pluviométrie élevée pendant la phase d'implantation, donc les risques d'apparition de conditions humides dans le lit de semence et de formation d'une croûte de battance. Ces deux caractéristiques sont *a priori* susceptibles d'entraîner l'apparition de conditions dites «hypoxiques» dans le lit de semence, c'est-à-dire des conditions où l'oxygène devient limitant. Les conditions d'occurrence effective de l'hypoxie au champ, tout comme leurs conséquences que ce soit pendant la phase de germination ou d'émergence, ne sont cependant pas clairement établies, et la part respective des conditions d'hypoxie dans les échecs des semis est mal connue. On trouve de plus actuellement de nombreuses études concernant l'incorporation dans les enrobages de semences de betterave sucrière ou dans le sol, de produits chimiques susceptibles de fournir de l'oxygène à la semence (comme des peroxydes), ou l'utilisation des conditionneurs de sol devant diminuer le risque de battance et d'apparition de conditions hypoxiques dans le lit de semence (CALLEBAUT *et al.*, 1981, 1982 ; BROCKLEHURST & DEARMAN, 1983 ; LEAVER & ROBERTS, 1984).

L'objectif du travail est donc de rechercher les caractéristiques du lit de semence susceptibles d'engendrer des conditions d'hypoxie des semences de betterave sucrière, afin d'aboutir à des moyens de diagnostic, et de prévision.

Le travail se limite à la phase de germination. La distinction entre la germination et l'émergence est importante à faire aussi bien du point de vue agronomique que et de la modélisation (LINDSTROM *et al.*, 1976) :

- si ce sont les mêmes facteurs qui agissent sur ces deux phases, leur mode d'action diffère et la sensibilité de chaque phase à un niveau donné d'un facteur n'est généralement pas

la même. Dans le cas de l'eau par exemple, une sécheresse peut entraîner la mort d'une plantule alors que, pour une semence en cours de germination, elle ne fait que retarder la date de germination.

- une semence a une géométrie fixe, contrairement à une plantule en croissance, et il n'y a pas, pendant la germination, de problèmes mécaniques qui peuvent interagir avec l'hypoxie. Le fait de ne prendre en compte dans un premier temps que la germination permet donc de s'affranchir des interactions entre le facteur oxygène et les autres facteurs dont dépend la phase d'implantation, et il permet, pour la mise au point d'un modèle, d'avoir une géométrie plus simple de l'objet d'étude.

Nous cherchons à bâtir un modèle de prévision de la germination en conditions d'hypoxie qui permette de rendre compte du déroulement de la germination en fonction des caractéristiques physiques du lit de semence. Dans une première partie, nous présentons la structure du modèle choisi.

PREMIERE PARTIE :

**OXYGENE ET GERMINATION DE LA SEMENCE DE BETTERAVE
SUCRIERE : POSITION DU PROBLEME, ETUDE EXPERIMENTALE,
PRESENTATION DU MODELE DE PREVISION DE LA GERMINATION**

I. PRESENTATION DU PROBLEME

La plupart des semences exigent de l'oxygène pour germer et, hormis quelques espèces notamment aquatiques, la germination est perturbée lorsque les semences sont placées en atmosphère raréfiée en oxygène, c'est-à-dire dans des milieux où la concentration en oxygène est plus faible que dans l'air (SIEGEL & ROSEN, 1962 ; DASBERG *et al.*, 1966 ; *in* BEWLEY & BLACK, 1982 ; AL-ANI *et al.*, 1985). Lors du semis, la concentration en oxygène au niveau de la semence est égale à celle de l'air atmosphérique, c'est-à-dire 21% d'oxygène. Elle évolue ensuite en fonction des capacités de transferts gazeux du lit de semence, elles mêmes dépendantes de l'état physique du lit de semence au moment du semis et des conditions climatiques ultérieures, et de la consommation d'oxygène à la fois par la semence et par les micro-organismes du sol. Suivant le niveau qu'elle atteint autour de la semence, la germination peut être perturbée.

Pour une modélisation de la germination en conditions hypoxiques, il s'agit alors :

- d'une part, de prévoir l'évolution de la concentration en oxygène au niveau de la semence. Cette première partie du modèle doit s'appuyer sur les lois physiques classiques décrivant les processus de transfert gazeux dans le sol (diffusion gazeuse et mass-flow). Elle nécessite notamment de caractériser l'absorbant d'oxygène «semence».
- d'autre part, de prévoir le comportement en phase de germination des semences à partir de la concentration en oxygène au niveau de la semence. Cette seconde partie du modèle dépend de la possibilité de modéliser l'effet de l'oxygène sur la germination.

A partir d'une étude bibliographique concernant l'effet de l'oxygène sur la semence et sur la germination, nous commençons par définir l'absorbant d'oxygène «semence», et le(s) modèle(s) possible(s) de prévision de la germination. Nous étudierons ensuite le cas de la semence de betterave sucrière, et nous devons alors être en mesure de proposer le type de modèle envisagé pour la prévision de la germination de la betterave sucrière en conditions d'hypoxie.

La variable «concentration en oxygène au niveau de la semence» apparaît comme une des variables importantes d'un tel modèle et le protocole de validation de l'ensemble du modèle devrait donc comporter sa mesure. Or, c'est une variable difficile à mesurer, et ce d'autant plus que nous cherchons à l'obtenir à une échelle locale. Les techniques de mesure courantes, comme les «chambres d'équilibre» ou les électrodes à oxygène classiques ne sont pas adaptées. Seules des microélectrodes à oxygène pourraient rendre compte de concentration en oxygène sur un faible pas d'espace (SEXTONE *et al.*, 1985). Mais elles n'ont été testées qu'au sein d'agrégats saturés et isolés.

Sous réserve d'une analyse critique de leur fonctionnement dans un massif d'agrégats, le volume de mesure de ce type de capteur est si faible (l'électrode est de 3 μm de diamètre) que les concentrations en oxygène mesurées ne pourraient pas être confrontées à celles calculées à partir des modèles macroscopiques classiques de transfert gazeux. L'utilisation de ces microélectrodes à oxygène impliquerait donc tout d'abord la mise au point de modèles de transfert susceptibles de décrire les transferts à une échelle locale.

D'après PRADET & RAYMOND (1983), les variations de concentration en oxygène autour de la semence entraînent des modifications de sa charge énergétique. Nous chercherons à utiliser la charge énergétique comme un indicateur biologique de la concentration en oxygène autour de la semence.

II. EFFET DE L'OXYGENE SUR LA SEMENCE ET SA GERMINATION : ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

Dans cette partie, les conditions hydriques sont toujours supposées optimales.

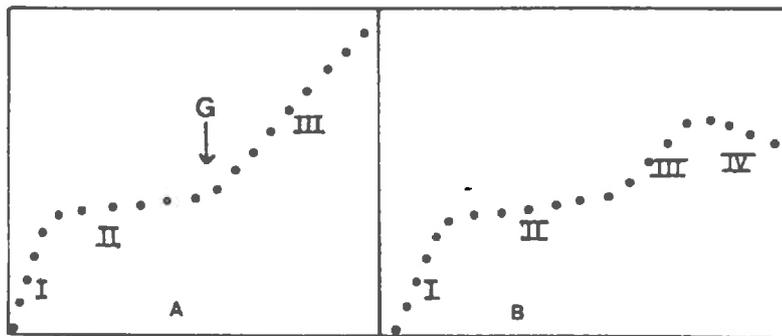
A. Caractérisation de la germination

Le terme «germination» est un terme ambigu puisqu'il désigne à la fois :

- une phase du cycle d'une plante, comprise entre le moment où la semence est mise à imbiber et le moment où la radicule perce les téguments,
- un stade du cycle d'une plante qui correspond à l'apparition de la radicule hors des téguments de la semence (on dit qu'une semence est germée, ou que la germination a eu lieu).

Pour une semence, la germination est caractérisée par le temps de germination, c'est-à-dire le temps au bout duquel la semence germe, ou par le temps au bout duquel la semence n'a toujours pas germé. On travaille cependant avec un lot de semences, constitué de semences qui ne sont pas identiques et qui ne germent pas au même moment. La germination est alors caractérisée par une cinétique de germination, c'est-à-dire par l'évolution de la proportion de semences germées au cours du temps, jusqu'à un temps maximal à définir. Pour décrire la germination, nous nous référerons au «comportement en phase de germination», qui est défini par rapport à la cinétique de germination observée en conditions optimales. La germination est dite «perturbée» à partir du moment où la cinétique de germination n'est plus équivalente à cette cinétique de référence. La germination est

Vitesse de consommation
d'oxygène



Temps d'imbibition

Figure 2 : Vitesse de consommation d'oxygène au cours de la phase de germination par l'embryon (A) et par les réserves (B).

(d'après RAYMOND *et al.*, 1982, redessiné d'après KOLLOFFEL, 1967).

«inhibée» lorsque, au bout d'un temps que l'on juge suffisamment long (généralement entre une et trois semaines), aucune semence constitutive du lot de semences n'a germé.

C'est la possibilité de traduire le stade «semence germée» par une variable décrivant l'effet de l'oxygène sur la germination, et la possibilité de prendre en compte la variabilité entre individus, qui vont nous imposer le(s) type(s) de modèle(s) de prévision de la germination, c'est-à-dire :

- soit la cinétique réelle de germination au cours du temps.
- soit la valeur d'un indicateur de la germination, comme par exemple le temps au bout duquel un taux de germination donné est atteint, ou le taux de germination au bout d'un temps donné.
- soit le fait que la germination sera ou ne sera pas perturbée, mais sans pouvoir quantifier précisément cette perturbation.

B. Rôles de l'oxygène absorbé pendant la germination

1. Cinétique de l'absorption d'oxygène au cours de la germination

La courbe typique d'évolution de la vitesse de consommation d'oxygène par une semence au cours de la germination, *i.e.* la quantité d'oxygène consommée par unité de temps, présente généralement deux phases (KOLOFELL, 1967) comme indiquées sur la figure 2, aussi bien pour les tissus de réserves que pour l'embryon (à une température constante) :

- phase I pendant laquelle la vitesse de consommation d'oxygène augmente progressivement, et qui correspondrait à la phase d'imbibition de la semence (*in* BEWLEY & BLACK, 1978).
- phase II pendant laquelle la vitesse de consommation d'oxygène est pratiquement constante. Elle précède une nouvelle phase d'augmentation de la vitesse de consommation d'oxygène (phase III) après l'émergence de la radicule ; la phase III correspond à la phase de croissance de l'embryon. La diminution de la vitesse de consommation d'oxygène des tissus de réserve (phase IV) au cours de la croissance de l'embryon est liée à l'épuisement de ces réserves (*in* BEWLEY & BLACK, 1978). Pour certaines semences, la phase II semble inexistante (*in* BEWLEY & BLACK, 1978).

2. Rôles de l'oxygène dans le métabolisme de la germination

La principale voie métabolique utilisant l'oxygène absorbé pendant la phase de germination serait la **respiration** qui assurerait, par l'intermédiaire de l'oxydation phosphorylante, la production d'énergie sous forme d'ATP (RAYMOND *et al.*, 1982).

Ce mode de production d'ATP pendant la phase de germination a pendant longtemps été remis en cause : on pensait que l'oxydation phosphorylante ne pouvait être fonctionnelle dès le début de la phase de germination du fait de la désorganisation des membranes, en particulier mitochondriales, liée à la déshydratation des semences pendant leur conservation. C'est un sujet qui reste controversé, mais il semble acquis maintenant que l'oxydation phosphorylante est bien la principale voie métabolique productrice d'ATP pendant la germination et qu'elle est fonctionnelle dès le début de l'imbibition (RAYMOND *et al.*, 1982).

En situation d'hypoxie et pour certaines espèces, les **voies fermentaires** peuvent contribuer aussi à la production d'ATP (LEBLOVA, 1978 ; RAYMOND *et al.*, 1982). D'autres mécanismes de production d'ATP, spécifiques de la germination, ont été proposés, comme la production d'ATP à partir de la déphosphorylation de protéines phosphorylées (MAYER, 1977) ; leur importance n'est pas clairement établie.

Enfin, une partie de l'oxygène absorbé participe à des oxydations non respiratoires ; elles sont très mal connues, certaines seraient cependant indispensables à la germination (AL-ANI *et al.*, 1985). Après inhibition de la respiration, la consommation d'oxygène résiduelle représenterait 5 à 15% de la consommation totale d'oxygène (RAYMOND *et al.*, 1985a).

Les téguments de certaines semences peuvent aussi fixer de l'oxygène. Cette prise d'oxygène est indépendante du métabolisme de l'embryon et de sa germination. Elle serait notamment liée à l'oxydation de composés phénoliques présents dans les téguments de la semence (COME, 1982).

L'oxygène absorbé participerait donc essentiellement à la production d'énergie (ATP) pendant la germination. Cette énergie peut aussi être produite à partir de la fermentation. Enfin, les téguments de certaines semences peuvent consommer de l'oxygène, indépendamment du processus de germination.

C. Caractérisation de l'absorbant d'oxygène «semence»

On dispose d'un modèle d'absorption de l'eau par une semence (BRUCKLER, 1979). On peut définir un potentiel de l'eau de la semence dépendant de son humidité, donc de la quantité

Vitesse relative de
consommation d'oxygène

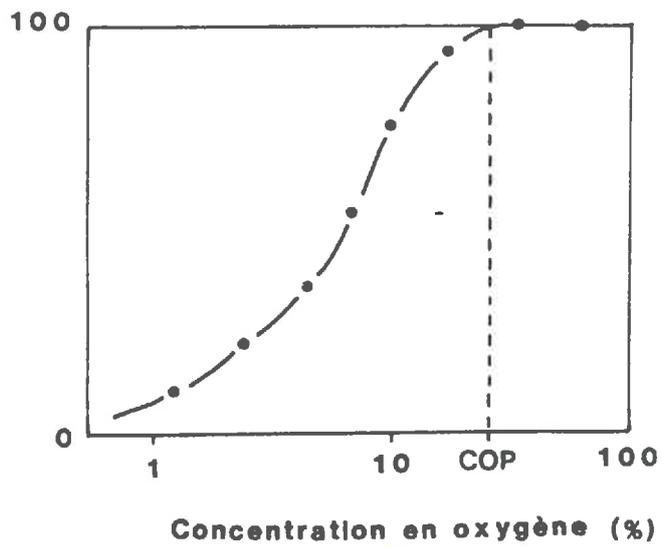


Figure 3 : Vitesse relative de consommation d'oxygène en fonction de la
concentration en oxygène.

(redessiné d'après AL-ANI *et al.*, 1985)

COP : Critical Oxygen Pressure

d'eau absorbée depuis le début de l'imbibition, et c'est la différence de potentiel entre le sol et la semence qui entraîne la prise d'eau par la semence.

On ne peut pas définir pour l'oxygène une variable similaire, de type «concentration en oxygène équivalente de la semence», qui dépendrait de la quantité d'oxygène absorbé depuis le début de la germination, et dont le gradient avec la concentration en oxygène de la phase gazeuse au contact de la semence déterminerait sa consommation d'oxygène.

L'absorbant d'oxygène «semence» est alors caractérisé par sa cinétique de consommation d'oxygène au cours de la germination (comme sur la figure 2), et il est nécessaire de définir la loi de variation de la vitesse de consommation d'oxygène avec la concentration en oxygène.

Pour des semences supposées en phase II de germination, AL-ANI *et al.* (1985) établissent une relation entre la vitesse relative de consommation d'oxygène et la concentration en oxygène, comme représentée sur la figure 3. Ils définissent de la même manière que AMSTRONG & GAYNARD (1976) une concentration en oxygène critique ou COP (critical oxygen pressure) en dessous de laquelle la vitesse relative de consommation d'oxygène est diminuée. Cependant, la relation ainsi établie, ainsi que la valeur de la COP, n'ont de sens que si la vitesse de consommation d'oxygène est constante en conditions d'alimentation en oxygène non limitantes, c'est-à-dire uniquement en phase II de germination. La difficulté pour établir une telle relation à tout moment de la phase I peut éventuellement nous conduire à n'utiliser, dans un premier temps, que des semences en phase II de germination afin que l'absorbant «semence» soit totalement défini. Si la phase II ne peut pas être mise en évidence dans le cas de la betterave sucrière, l'absorbant «semence» ne peut donc être défini que par une cinétique maximale de consommation d'oxygène.

D. Types de prévision de la germination

1. Relation «quantité d'oxygène consommé-germination»

Pour l'eau, on définit une humidité critique en deça de laquelle la germination est impossible, peu variable entre semences dans le cas du maïs ou du blé (BRUCKLER, 1979 ; BOUAZIZ, 1987). C'est cette notion d'humidité critique qui permet de prévoir le temps de germination d'une semence en fonction des conditions d'imbibition. De la même manière, peut-on définir une quantité d'oxygène nécessaire à la germination, qui permettrait de prévoir le temps de germination d'une semence dans des atmosphères à concentration en oxygène variable ?

Nous ne disposons pas de références concernant la quantité totale d'oxygène consommé pendant la germination, c'est-à-dire jusqu'au moment où la radicule perce les téguments, en fonction de la concentration en oxygène. Cependant, d'après les travaux de AL-ANI *et al.* (1985), la seule

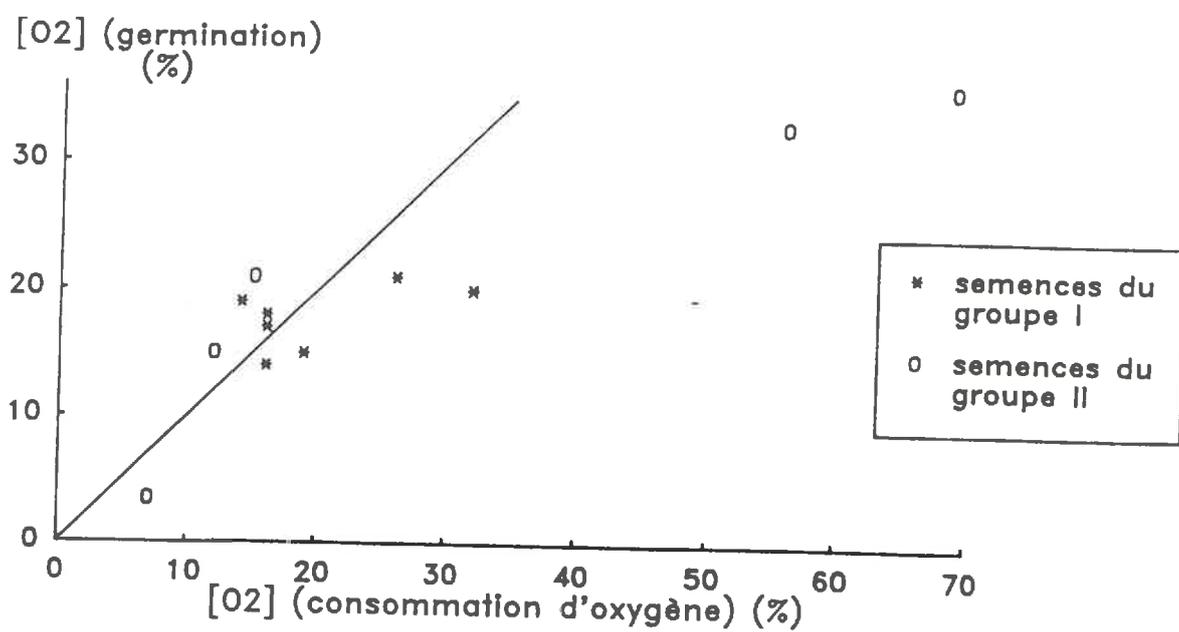


Figure 4 : Concentration en oxygène ($[O_2]$) pour laquelle le temps au bout duquel 50% des semences germent est le plus court en fonction de la concentration en oxygène pour laquelle la vitesse de consommation d'oxygène, en phase II de germination, est la plus forte.

Un point représente une espèce.

(d'après des données de AL-ANI *et al.*, 1985)

quantité d'oxygène consommé par les semences ne permet pas de prédire leur comportement en phase de germination.

Ces auteurs ont établi une relation entre un indicateur du temps de germination et la vitesse de consommation d'oxygène, ceci pour différentes concentrations en oxygène et pour différentes espèces. L'indicateur du temps de germination est l'inverse du temps au bout duquel 50% des semences sont germées. La vitesse de consommation d'oxygène est mesurée sur des semences en phase II, imbibées dans l'air (dans 21% d'oxygène), puis transférées dans des atmosphères à concentration en oxygène variable. Ils définissent deux groupes de semences suivant le niveau de la concentration en oxygène auquel la germination est inhibée :

- groupe I : la germination est inhibée en dessous de 1 à 3% d'oxygène. Tel est le cas de semences à réserves lipidiques (exemples des semences de dicotylédones comme la laitue, le radis, le tournesol).
- groupe II : la germination est inhibée pour des concentrations en oxygène très faibles, inférieure à 0,1% voire 0,01% d'oxygène. Tel est le cas de semences à réserves amylacées (exemples des semences de monocotylédones et du pois).

Ces deux groupes de semences ne se distinguent pas par le niveau de la COP, c'est-à-dire par la sensibilité de la respiration à la concentration en oxygène, mais par l'activité des voies fermentaires en situation d'hypoxie : les semences du groupe I n'ont pas de processus fermentaires actifs, contrairement aux semences du groupe II.

Lorsque la concentration en oxygène diminue, la cinétique de germination et la vitesse de consommation d'oxygène sont modifiées. La première condition pour définir une quantité d'oxygène nécessaire à la germination est que la concentration en oxygène à laquelle le temps de germination est le plus court, et celle à laquelle la vitesse de consommation d'oxygène est la plus élevée, soient équivalentes. Sinon, cela signifierait que la germination ne dépendrait pas que de la consommation d'oxygène, et qu'il serait alors impossible de prévoir un temps de germination à partir de la seule consommation d'oxygène. Sur la figure 4 sont comparés les niveaux respectifs de chacune de ces deux concentrations en oxygène pour différentes espèces, en distinguant les semences des groupes I et II. Hormis pour deux espèces du groupe II (pois et maïs), les points se situent en moyenne à proximité de la bissectrice ; on peut donc supposer que, pour la plupart des espèces étudiées, c'est la vitesse de consommation d'oxygène qui contrôle la germination, pour une concentration en oxygène voisine de la COP.

(temps relatif de germination) -1

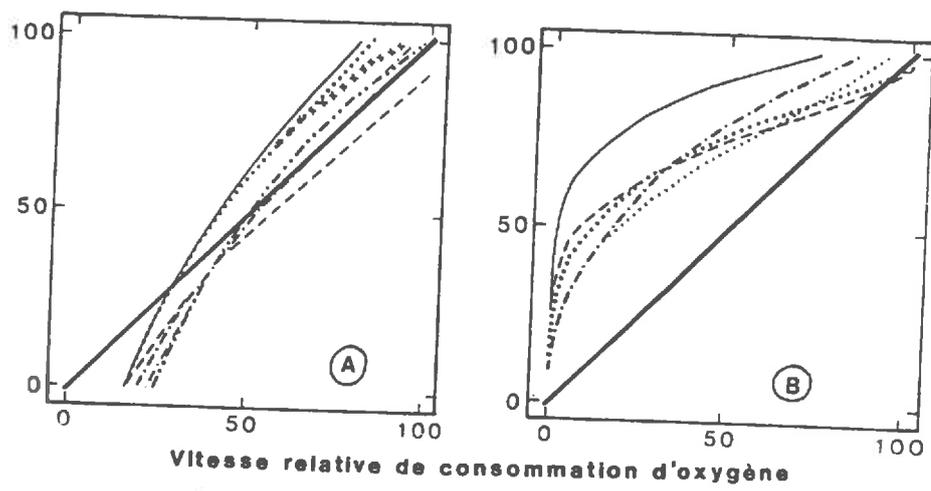


Figure 5 : Inverse du temps au bout duquel 50% des semences germent en fonction de la vitesse relative de consommation d'oxygène (en phase II de germination).

(d'après AL-ANI *et al.*, 1985)

Chaque type de tiret représente une espèce

A : semences du groupe I

B : semences du groupe II

La seconde condition pour définir une quantité d'oxygène nécessaire à la germination est que, pour toutes concentrations en oxygène inférieures à la COP, la quantité d'oxygène consommé soit constante.

Nous supposons, comme AL-ANI *et al.* (1985), que la vitesse de consommation d'oxygène mesurée en phase II représente la vitesse de consommation moyenne pendant la germination (nous négligeons l'oxygène consommé en phase I). La vitesse de consommation d'oxygène divisée par l'inverse du temps au bout duquel 50% des semences germent représente alors la quantité d'oxygène moyenne consommée pendant la germination. Sur les figures 5 A et 5 B représentant l'inverse du temps au bout duquel 50% des semences germent en fonction de la vitesse de consommation d'oxygène, cette quantité d'oxygène est représentée par la bissectrice.

Pour les semences du groupe II (figure 5 B), il apparaît que la quantité d'oxygène consommée pendant la germination n'est pas une constante. L'oxygène contrôlerait la germination au travers de la production d'ATP, et ces semences peuvent produire de l'ATP par fermentation. Une partie de la baisse de production d'ATP en conditions d'hypoxie liée à la baisse de l'intensité respiratoire, serait donc compensée par la production d'ATP d'origine fermentaire. Nous ne pouvons pas, pour ces semences, définir une quantité d'oxygène nécessaire à la germination.

Pour les semences du groupe I (figure 5 A), il apparaît que, à partir d'une vitesse de consommation d'oxygène supérieure à 30 ou 50% de la vitesse maximale, la relation «consommation d'oxygène-temps de germination» est pratiquement confondue avec la bissectrice : la germination pourrait avoir lieu pour une quantité constante d'oxygène. Ce n'est plus le cas en dessous de 30 à 50% de la vitesse maximale de consommation d'oxygène.

La prévision possible du temps de germination à partir de la quantité d'oxygène absorbé par la semence ne pourrait donc se faire que pour des espèces qui n'ont pas de voies fermentaires actives, et seulement dans une certaine gamme de concentrations en oxygène.

Une telle prévision suppose de plus qu'il soit possible de définir la loi de variation de la vitesse de consommation d'oxygène avec la concentration en oxygène, donc de n'utiliser que des semences en phase II de germination. Sinon, on serait incapable de calculer le cumul de l'oxygène consommé au cours du temps en fonction de la concentration en oxygène au niveau de la semence.

Pour les semences utilisées dans les travaux de AL-ANI *et al.* (1985), l'oxygène absorbé est essentiellement respiratoire. Pour les semences dont les téguments fixent de l'oxygène, la définition d'une quantité d'oxygène nécessaire à la germination suppose de pouvoir distinguer et mesurer la consommation d'oxygène respective de la graine et des téguments.

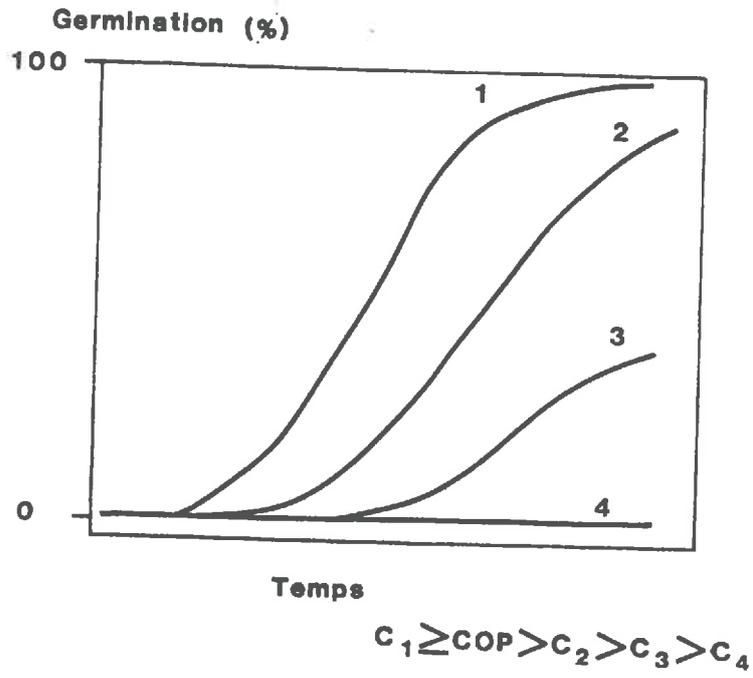


Figure 6 : Germination en fonction de la concentration en oxygène
(redessiné d'après AL-ANI *et al.*, 1985).

Enfin, compte tenu de la variabilité des temps de germination inter-semences, la prévision des temps de germination de chaque semence, c'est-à-dire de la cinétique de germination, suppose de pouvoir caractériser la variabilité inter-semences de la quantité d'oxygène consommé jusqu'à ce que la germination ait lieu.

2. Relation «concentration en oxygène-germination»

La prévision de la germination dans des atmosphères à concentration en oxygène variable, à partir de la quantité d'oxygène consommé, apparaît donc délicate voire impossible pour certaines semences, et de toutes façons limitée à une certaine gamme de concentrations en oxygène, et pour des semences en phase II.

Deux concentrations en oxygène permettent de caractériser le comportement en phase de germination, indépendamment de la quantification de son effet sur la consommation d'oxygène par les semences :

- la concentration en oxygène en dessous de laquelle la germination est perturbée. C'est celle qui permettrait à la vitesse de consommation d'oxygène d'être maximale tout au long de la phase de germination (que nous appellerons COP).
- la concentration en oxygène en dessous de laquelle la germination est inhibée. Elle est d'environ 1% pour les semences du groupe I, et de 0,01% pour les semences du groupe II.

A partir de la connaissance de la concentration en oxygène autour de la semence (figure 6), il est donc possible de distinguer trois types de situations :

- (1) la concentration en oxygène est supérieure ou égale à la COP : la germination est maximale, c'est-à-dire que la cinétique de germination est équivalente à celle obtenue en conditions non limitantes (courbe C1).
- (2) la concentration en oxygène est inférieure à celle inhibant toute germination : aucune semence ne germe (courbe C4).
- (3) la concentration en oxygène est inférieure à la COP à un moment de la phase de germination : la germination risque d'être perturbée, mais il n'est pas possible de prévoir la cinétique de germination, sauf si la concentration en oxygène est constante (courbe C2 ou C3). On ne peut prévoir qu'un risque de perturbation de la germination car l'effet de séjours momentanés des semences à des concentrations en oxygène plus faibles que la COP sur la germination est inconnu, et il est difficile de l'établir.

Charge énergétique

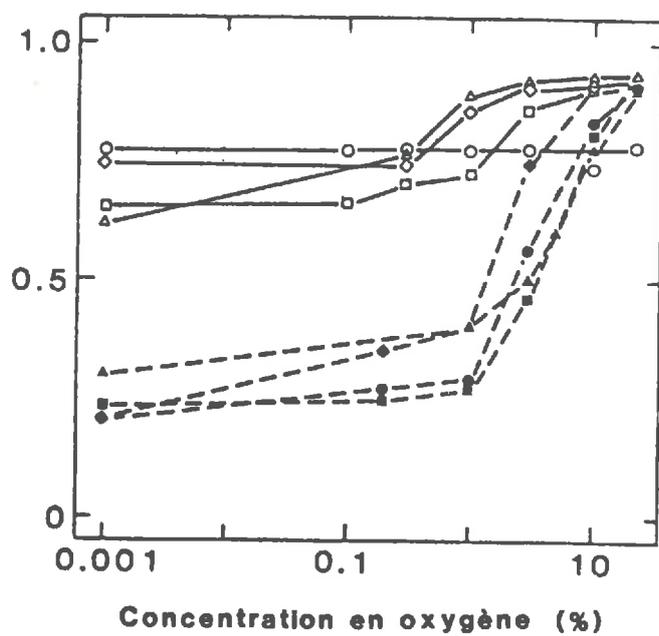


Figure 7 : Charge énergétique en fonction de la concentration en oxygène.

(d'après AL-ANI *et al.*, 1985)

Chaque symbole représente une espèce

--- semences du groupe I

— semences du groupe II

E. Un indicateur biologique de la concentration en oxygène autour d'une semence : la charge énergétique

L'oxygène absorbé par la respiration participe essentiellement à la production d'énergie (ATP) nécessaire à la germination. L'état énergétique de la semence peut être caractérisé par la charge énergétique comme définie par PRADET & RAYMOND (1983) :

$$CE = \frac{[ATP] + 1/2 [ADP]}{[ATP] + [ADP] + [AMP]}$$

Le niveau de la charge énergétique varie en hypoxie et en anoxie suivant l'intensité respiratoire et l'activité des processus fermentaires (PRADET & RAYMOND, 1983), elles-mêmes dépendantes de la concentration en oxygène. La charge énergétique est mesurable dans un milieu «sol» (contrairement à la consommation d'oxygène par une semence) ; elle pourrait jouer le rôle d'un révélateur de la concentration en oxygène.

La figure 7 représente la variation de la charge énergétique avec la concentration en oxygène. La charge énergétique a été mesurée en phase II de germination sur des semences de différentes espèces, imbibées dans l'air (pendant la phase I) puis transférées dans des atmosphères à concentration en oxygène variable.

Pour les semences du groupe II, la variation de la charge énergétique avec la concentration en oxygène est faible, voire inexistante. Cette faible sensibilité de la charge énergétique serait due à la production d'ATP par les voies fermentaires qui compenserait la baisse de la production d'ATP liée à la réduction de l'activité respiratoire (RAYMOND *et al.*, 1985a). Pour ces semences, la charge énergétique ne peut donc pas être utilisée comme un révélateur de la concentration en oxygène.

Par contre, pour les semences du groupe I, la charge énergétique varie environ entre 0,9 dans 21% d'oxygène, 0,5 dans 1% d'oxygène, et 0,3 en anoxie. Sous réserve qu'une telle relation soit peu variable entre semences, stable selon l'état de la semence (semence en phase I ou II) et selon les concentrations en oxygène subies depuis le début de l'imbibition (c'est-à-dire selon l'«histoire» de la semence), la charge énergétique pourrait être utilisable. D'après PRADET & RAYMOND (1983), la charge énergétique est identique pour des semences imbibées en anoxie, ou imbibées dans l'air puis transférées en anoxie. Le problème est cependant de savoir si ce résultat reste valable pour des conditions moins extrêmes que l'anoxie.

F. Conclusion

Cette étude permet de définir les expérimentations à réaliser sur la semence de betterave sucrière :

- caractéristique de l'absorbant d'oxygène : cinétique d'absorption au cours de la germination, mise en évidence possible d'une phase II de germination, et caractérisation éventuelle de la loi de variation de la vitesse de consommation d'oxygène avec la concentration en oxygène.
- prévision de la germination : évolution du comportement en phase de germination en fonction de la concentration en oxygène et définition éventuelle d'une quantité d'oxygène nécessaire à la germination.
- charge énergétique : activité des voies fermentaires et sensibilité de la charge énergétique à la concentration en oxygène, variabilité entre semences, et stabilité de la relation «charge énergétique-concentration en oxygène» en fonction de l'histoire de la semence.

Un préliminaire à cette étude est d'essayer de maîtriser la variabilité des semences, qui est peu prise en compte dans les travaux de physiologie cités. Il serait alors possible d'obtenir des populations de semences plus homogènes, ce qui faciliterait à la fois la réalisation des protocoles expérimentaux, et la caractérisation des semences notamment du point de vue consommation d'oxygène ou charge énergétique.

Par ailleurs, la température modifie à la fois la cinétique de consommation d'oxygène pendant la germination et la sensibilité de la germination à la concentration en oxygène : plus la température est faible, plus la vitesse de consommation d'oxygène est faible (COME, 1975), et moins la germination est sensible à l'oxygène (TISSAOUI, 1970 ; JUNTILLA, 1974). Elle modifie donc à la fois les caractéristiques de l'absorbant «semence», et la relation entre la concentration en oxygène et la germination. Dans un souci de simplification, nous ne travaillerons que dans des conditions où la température est constante. Ce choix posera évidemment le problème de l'extrapolation des conclusions acquises.

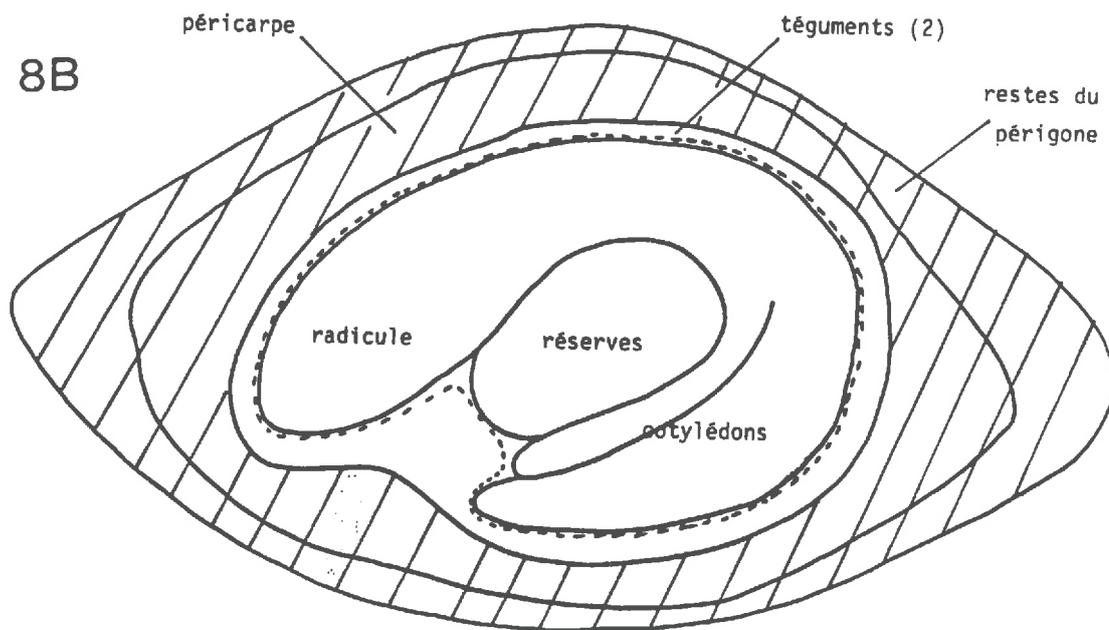
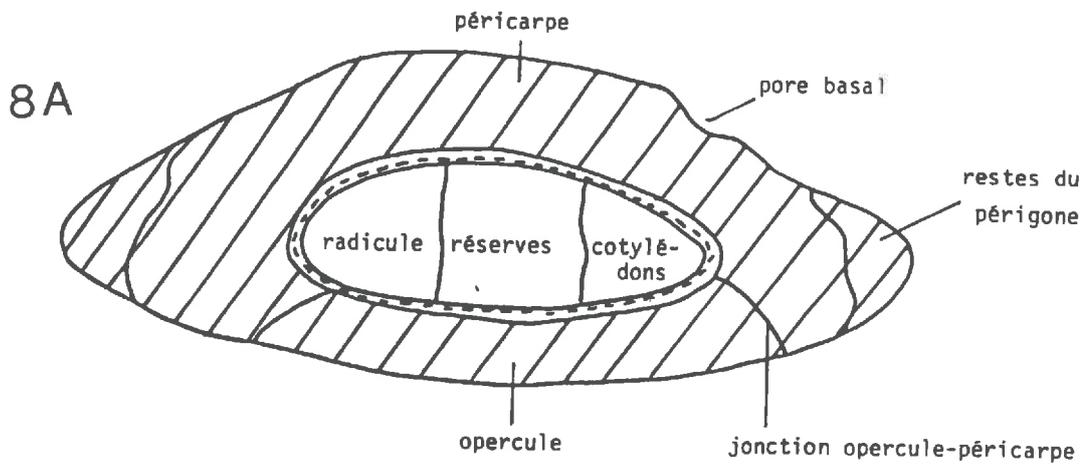


Figure 8 : Schéma d'une semence de betterave sucrière.
(d'après des clichés radiographiques et d'après COUMANS, 1978)

A : coupe transversale

B : coupe longitudinale

Terminologie employée par la suite :

Radicule + Cotylédons = EMBRYON

Embryon + Réserves + Téguments = GRAINE

Graine + Péricarpe = FRUIT = SEMENCE

III. EFFET DE L'OXYGENE SUR LA GERMINATION DE LA SEMENCE DE BETTERAVE SUCRIERE : ETUDE EXPERIMENTALE

A. La germination de la semence de betterave sucrière

1. *Caractéristiques de la semence*

a. Structure de la semence

La semence de betterave sucrière est un fruit, et plus précisément un akène. La graine est entourée de téguments morts d'origine ovarienne, le péricarpe, autour desquels subsistent quelques restes du périgone (figures 8 A et 8 B). Ces téguments qui entourent la graine peuvent représenter jusqu'à 80% du poids total de la semence sèche (SCOTT *et al.*, 1974). L'embryon est arqué autour des réserves qui contiennent de l'amidon (GRIMNWADE *et al.*, 1987).

La cavité péricarpique est fermée par un opercule (figure 8 A). Au cours de la germination, l'opercule se désolidarise du reste du péricarpe ; le péricarpe s'ouvre, et la radicule peut atteindre le milieu extérieur. La radicule commence par s'allonger, de moins d'un millimètre, avant de percer les téguments de la graine, et elle apparaît alors blanche.

b. Caractéristiques du péricarpe

Au sein du péricarpe, on distingue le pore basal qui est un reste du funicule (PERRY & HARRISON, 1974 ; COUMANS, 1978) : il est constitué des anciennes cellules des vaisseaux conducteurs reliant la graine à l'inflorescence florale, et de parenchyme. L'épaississement en cellulose des cellules du pore basal est beaucoup moins important que celui des cellules du reste du péricarpe (PERRY & HARRISON, 1974 ; COUMANS, 1978).

Les zones singulières que sont le pore basal et la jonction «péricarpe-opercule» seraient des zones de passage préférentielles de l'eau et de l'oxygène jusqu'à la graine (HEYDECKER *et al.*, 1971 ; PERRY & HARRISON, 1974 ; COUMANS, 1976, 1978). Cependant, il existe une variabilité importante de l'importance de ces deux zones vis-à-vis des transferts d'eau et d'oxygène entre lots de semences (COUMANS, 1978), et même entre semences d'un même lot (PERRY & HARRISON, 1974). Une telle variabilité ne se retrouve pas au niveau de la structure histologique du péricarpe et du pore basal, qui pourtant expliquerait leurs caractéristiques de transfert (COUMANS, 1978). Ces auteurs considèrent d'autre part que l'oxygène diffuse jusqu'à la graine dans une phase gazeuse au sein du pore basal et du pourtour de l'opercule. Or, si les zones de passage pour l'eau et l'oxygène

sont communes, sauf mouillabilité particulière des parois cellulaires, elles doivent être saturées (pour des cellules de quelques dizaines de μm de diamètre) : l'oxygène devrait alors diffuser dissous dans l'eau et non pas dans une phase gazeuse. Le rôle particulier du pore basal et de la jonction «péricarpe-opercule» dans les transferts d'eau et d'oxygène jusqu'à la graine n'est donc pas clairement établi.

Le péricarpe contient de nombreux inhibiteurs de la germination (SNYDER *et al.*, 1965 ; COUMANS , 1978 ; MORRIS *et al.*, 1984). Leurs concentrations au sein du péricarpe seraient en général insuffisantes pour entraîner une inhibition de la germination (COUMANS, 1978 ; MORRIS *et al.*, 1984), mais ils pourraient retarder la germination (BATTLE & WHITTINGTON, 1969a).

Certains de ces inhibiteurs, et différents composés phénoliques que contient le péricarpe, sont susceptibles de s'oxyder (COUMANS, 1978). Le péricarpe consomme donc de l'oxygène indépendamment de la respiration de la graine. A la consommation d'oxygène du péricarpe liée à l'oxydation de composés type phénols peut s'ajouter une consommation d'oxygène due à une population bactérienne et fongique se développant à la surface du péricarpe, dont l'importance dépendrait des conditions de germination (HEYDECKER & CHETRAM, 1971 ; COUMANS, 1978).

c. Définition du stade «semence germée»

Il est difficile de savoir à partir de quel moment on doit considérer qu'une semence de betterave sucrière est germée. La déhiscence du péricarpe n'est probablement pas un phénomène uniquement liée à l'imbibition de la semence (MORRIS *et al.*, 1985), et elle pourrait déjà marquer la fin de la phase de germination et le début de la phase de croissance. Nous avons observé en anoxie (*i.e.* absence totale d'oxygène) et en conditions hydriques optimales (cf paragraphe 2) qu'un quart des semences avaient l'opercule soulevé, et que le reste des semences étaient intactes. Sous-réserve que l'anoxie ne modifie pas l'imbibition de la semence, le soulèvement de l'opercule indiquerait donc, pour les trois-quarts des semences, un début de croissance de l'embryon. Cependant, la radicule ne perce les téguments de la graine qu'après avoir atteint le milieu extérieur, c'est-à-dire après le soulèvement de l'opercule. De plus, le critère habituellement utilisé dans les travaux de physiologie pour considérer qu'une semence est germée, est l'apparition de la radicule hors des téguments de la graine. Enfin, la seule déhiscence du péricarpe s'avère un critère délicat à observer, surtout sur des semences placées dans un milieu «sol» où il est difficile de les retrouver.

Sauf pour les figures 9 à 11, nous considérerons donc qu'une semence est germée seulement à partir du moment où la radicule est visible à l'extérieur du péricarpe et où elle a percé les

Germination (%)

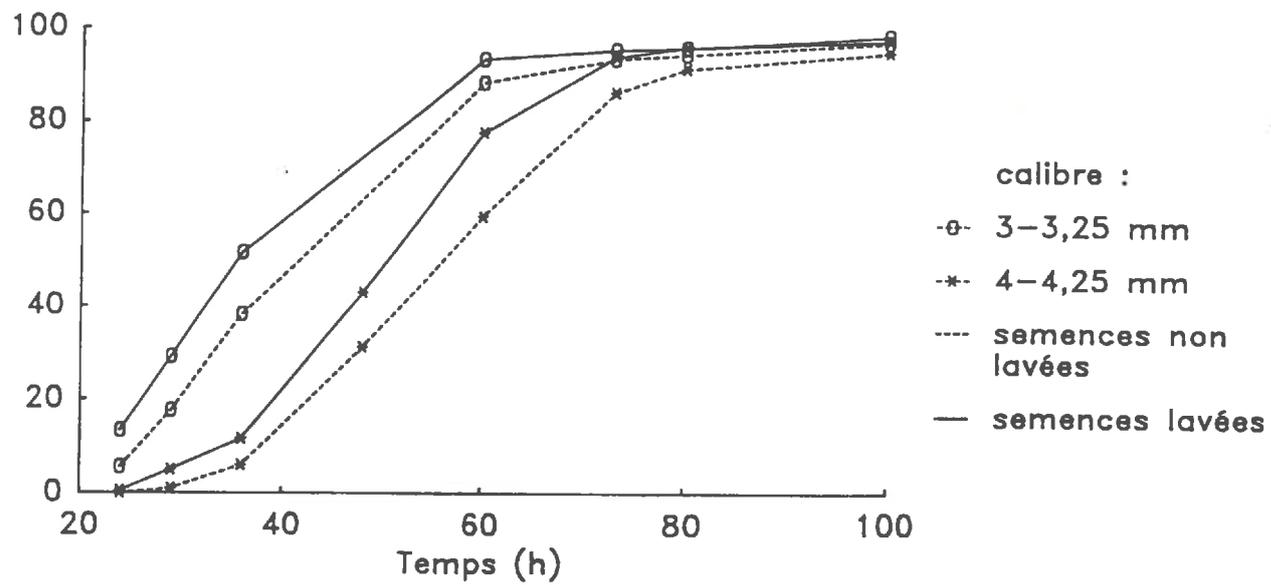


Figure 9 : Effet du lavage des semences des betterave sucrière sur la cinétique de germination (taux de germination calculé sur 200 semences).

téguments de la graine. Pour les figures 9 à 11, une semence ayant un opercule ouvert laissant apparaître la radicule est considérée comme germée.

2. Matériel végétal et protocole de germination en conditions optimales

Dans tout ce travail, un seul lot de semences de betterave sucrière a été utilisé. C'est un lot de semences de variété ATLAS (Etablissement MENNESSON, Anizy Le Château) ; les semences sont monogermes et non enrobées, elles ont été calibrées après polissage entre 3 et 4,25 mm par classe de 0,25 mm.

Pour tous les tests de germination en milieu «artificiel», nous avons adopté les conditions de germination préconisées par l'I.S.T.A. (1). Les semences sont placées sur du papier plissé (50 plis, deux semences par pli) recouvert par une bande enveloppe. Le papier plissé est déposé dans des boîtes en plastique (18 cm de long, 12 cm de large), elles-même placées dans des sacs hermétiques. Une quantité d'eau distillée de 40 cm³ est apportée par boîte. Les semences sont mises à germer à une température constante de 20°C.

Un lavage des semences sous eau courante à 20°C pendant deux heures, puis un séchage d'une nuit, avant la mise en germination est recommandé par l'I.S.T.A.. Ce traitement doit permettre d'améliorer le taux de germination des semences de betterave sucrière, et il diminuerait le temps moyen de germination. Nous avons pu vérifier qu'effectivement le pré-lavage des semences entraînait une cinétique de germination plus rapide (figure 9). Cependant, pour le lot utilisé, le taux de germination est pratiquement identique avec ou sans lavage, et le lavage ne diminue pas la variabilité des temps de germination entre semences. Nous n'avons donc pas adopté ce prétraitement des semences. Aucun autre traitement des semences (notamment à l'aide de produits fongicides) n'a été effectué.

3. Variabilité des temps de germination - Recherche d'indicateurs non destructifs du temps de germination

a. Présentation du problème

La figure 10 montre que la durée de la période pendant laquelle la germination a lieu, au sein du lot de semences utilisé, est d'environ trois jours ; elle commence le second jour et se termine

1 I.S.T.A. : International Seed Testing Association

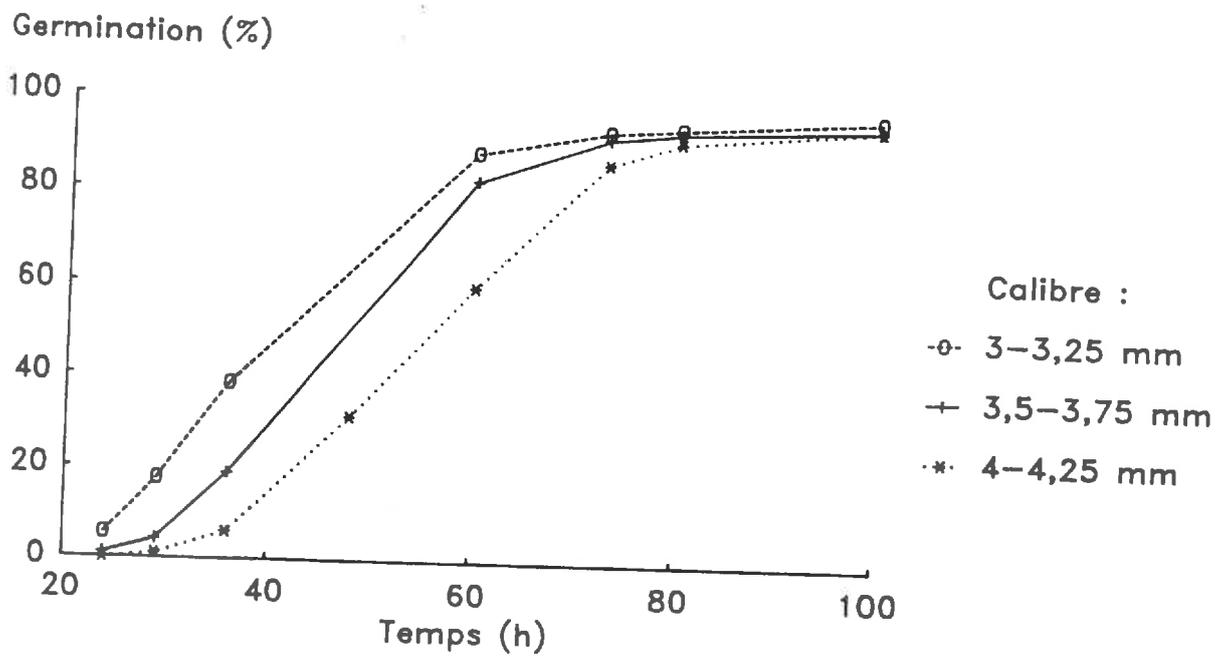


Figure 10 : Effet du calibre des semences de betterave sucrière sur la cinétique de germination (taux de germination calculé sur 200 semences).

environ le quatrième jour après le début de l'imbibition. Nous avons déjà souligné l'intérêt d'essayer de maîtriser la variabilité des semences, dont le temps de germination est une des caractéristiques.

Une part importante de la variabilité des semences est liée à la nature génétique des plantes mères, à la position des semences sur l'inflorescence, aux conditions de croissance des plantes mères et aux conditions de maturation des semences (HOGABOAM & SNYDER, 1964 ; BATTLE & WHITTINGTON, 1969a et b ; ALCARAZ, 1981). Cette variabilité serait liée en partie aux quantités et à la nature des inhibiteurs présents dans le péricarpe (BATTLE & WHITTINGTON, 1969). Une autre partie de la variabilité des semences, plus faible que la précédente, serait due à la taille des semences qui refléterait celle du péricarpe et la quantité d'inhibiteurs présents dans la semence (HOGABOAM & SNYDER, 1964). Enfin, la plus ou moins grande facilité avec laquelle l'opercule se désolidariserait du reste du péricarpe pourrait expliquer aussi la variabilité des temps de germination (MORRIS *et al.*, 1985).

Un échantillonnage des semences par parcelle de production et par plante mère n'a pu être effectué. Nous n'avons donc pas la possibilité de maîtriser la source de variabilité *a priori* la plus importante. Cependant, la figure 10 montre que nous retrouvons, sur notre lot de semences, l'effet de la taille de la semence sur la cinétique de germination : celle-ci apparaît plus lente pour les gros que pour les petits calibres. Des caractéristiques plus fines de la semence que sa seule taille pourraient mieux rendre compte du temps de germination :

- la taille spécifique du péricarpe, puisque l'effet «taille de la semence» serait essentiellement un effet «quantité d'inhibiteurs présents dans le péricarpe».
- l'importance au sein des enveloppes autour de la graine des restes du périgone par rapport au péricarpe au sens strict, le périgone pouvant ne pas avoir les mêmes propriétés notamment vis-à-vis des inhibiteurs.
- la taille du péricarpe par rapport à celle de la graine. Si la taille du péricarpe équivaut à une quantité d'inhibiteurs, une quantité donnée d'inhibiteurs pourrait ne pas entraîner le même retard à la germination suivant la taille de la graine.

Ces différentes caractéristiques de la semence sont liées à sa structure anatomique. La radiographie est une technique non destructive qui permet d'obtenir une image de la structure interne d'une semence, sans affecter leur germination (HOGABOAM, 1961).

b. Caractérisation de la semence à partir de clichés radiographiques

L'appareil de radiographie utilisé est un Faxitron, type 43805 N, de la société HEWLETT PACKARD. Le protocole de prise des clichés radiographiques est celui de CHAVAGNAT & LE LEZEC (1984) : les semences sèches sont tout d'abord disposées sur des étiquettes autocollantes. Ces étiquettes sont ensuite déposées sur les films radiographiques à l'intérieur du compartiment d'irradiation. Les semences sont placées à 40 cm de la source émettrice, la tension est de 25 kV sous 3 mA pendant 1 mn.

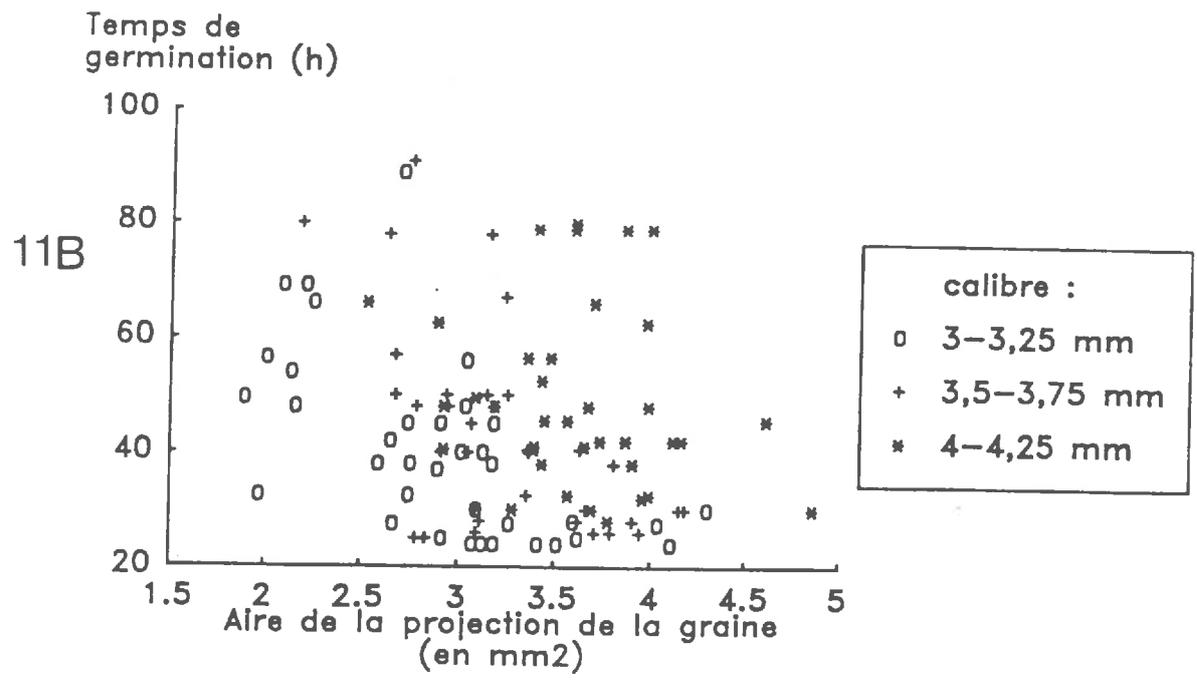
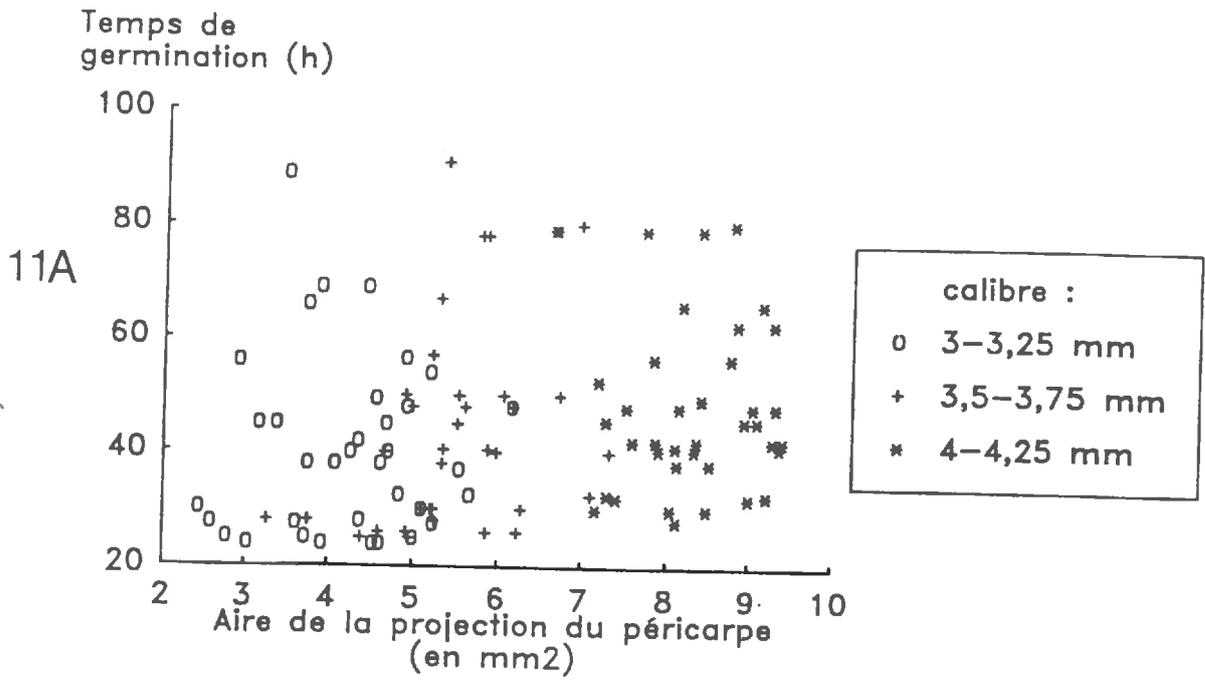
Nous avons caractérisé la structure interne d'une semence à partir de clichés représentant une coupe longitudinale de la semence (cf figure 8 B). Chaque semence est visionnée sur un lecteur agrandisseur (grossissement de 48 fois). La structure de la semence est reproduite sur calque. Après découpage, l'aire de la projection de chaque partie de la semence est mesurée par planimétrie. Nous avons distingué l'embryon, les réserves, la cavité péricarpique, le péricarpe *s.s.*, et les restes du périgone.

Cent semences de trois calibres ont été radiographiées. La moitié a été mise à germer un matin, et l'autre moitié le soir ; les observations ont eu lieu toutes les deux à trois heures. Pour trente à quarante semences par calibre, nous avons pu disposer du temps de germination et d'un cliché radiographique de qualité suffisante pour déterminer les contours de chaque partie de la semence.

Aucun des critères analysés ne s'est révélé être un indicateur du temps de germination d'une semence, que ce soit :

- l'aire de la projection du péricarpe au sens large comme indiquée sur la figure 11 A, ou en distinguant les restes du périgone,
- l'aire de la projection de la graine (figure 11 B), en distinguant ou pas les réserves de l'embryon,
- la taille de la graine par rapport à celle du péricarpe (figure 11 C). Il apparaît cependant dans ce dernier cas, une tendance à ce que les graines les plus grosses par rapport au péricarpe aient des temps de germination plus faibles.

La caractérisation de la structure interne d'une semence, à partir de clichés radiographiques et en coupe longitudinale, ne s'avère donc pas suffisante pour permettre une prévision de son temps de germination. Comme nous l'avons déjà souligné, la variabilité des temps de germination entre semences est probablement davantage lié à leur origine (génétique et lieu de production) plutôt qu'à leurs caractéristiques morphologiques, ou anatomiques. Cependant, à l'échelle du lot de semences et non pas entre individus, une caractéristique comme le calibre permet de classer des lots de semences



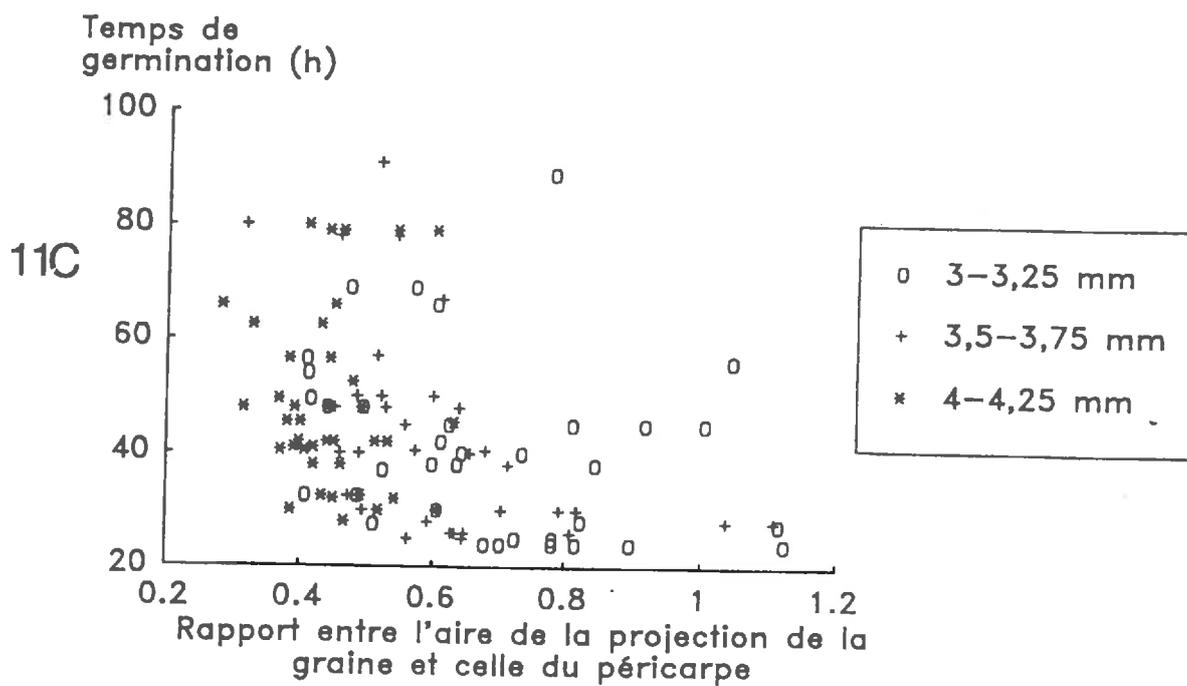


Figure 11 : Effet de caractéristiques anatomiques de la semence de betterave sucrière sur son temps de germination.

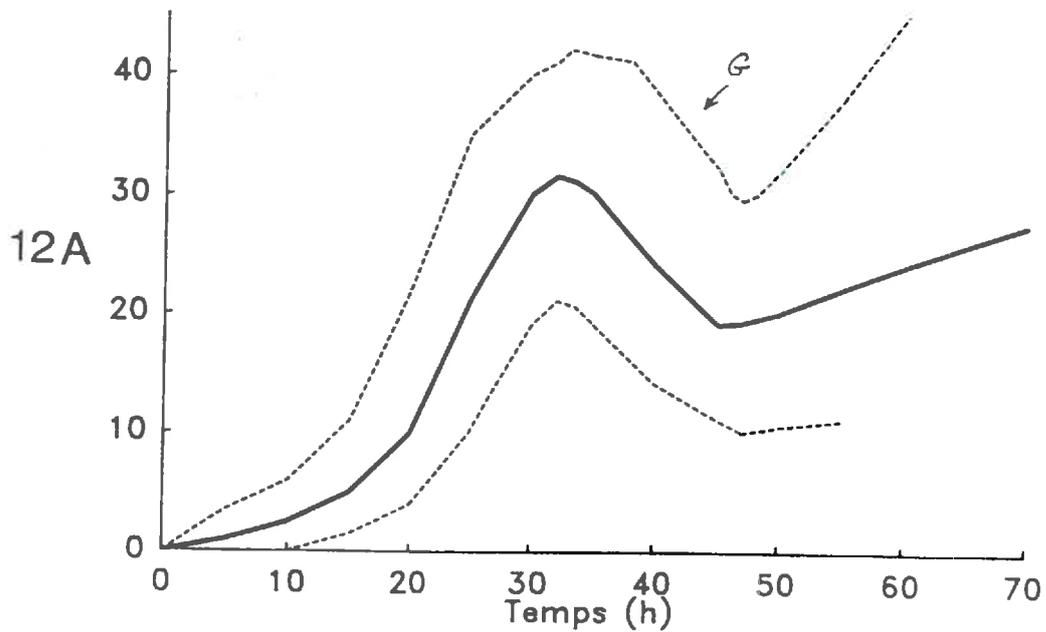
A : Aire de la projection du péricarpe

B : Aire de la projection de la graine

C : Rapport entre l'aire de la projection de la graine et celle du péricarpe

Les aires de projection sont mesurées à partir d'une coupe longitudinale de la semence obtenue par radiographie.

Vitesse de consommation
d'oxygène ($\mu\text{l/h}/10$ semences)



Vitesse de consommation
d'oxygène ($\mu\text{l/h}/10$ semences)

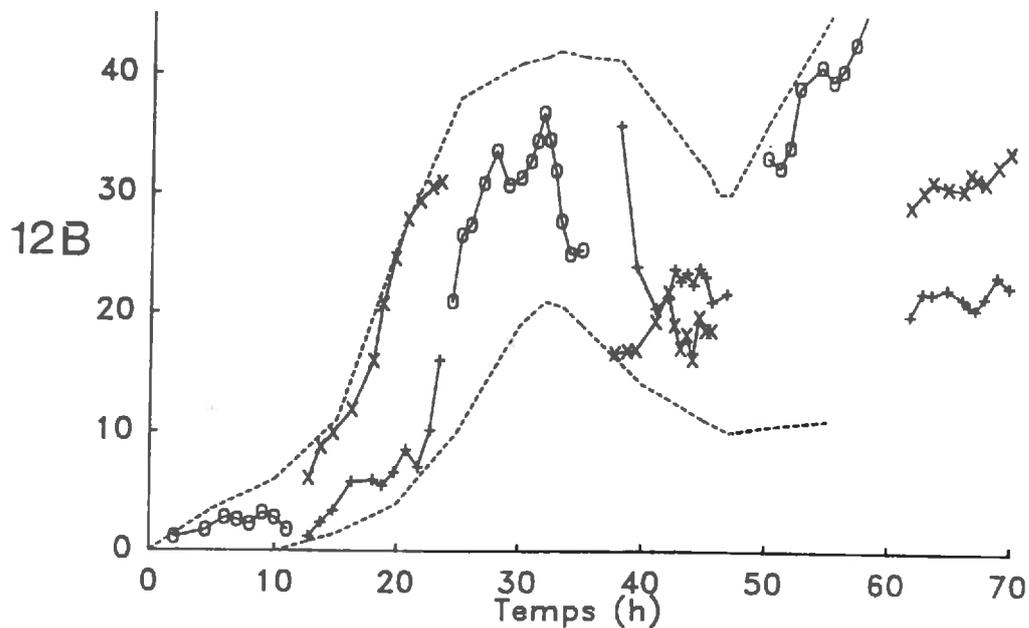


Figure 12 : Vitesse de consommation d'oxygène par les semences de betterave sucrière au cours de la phase de germination. «G» indique la première semence germée observée. (mesure par respirométrie avec 10 semences par fiole, mesure sur 14 fioles).

A : Allure générale de la cinétique de consommation d'oxygène.

— cinétique moyenne

- - - enveloppe des cinétiques extrêmes

B : Exemples de cinétiques mesurées.

Chaque symbole (o, +, x) représente une fiole contenant 10 semences.

en fonction de la cinétique de germination. Dans la suite du travail, nous ne travaillerons qu'avec des semences d'un même calibre afin d'homogénéiser la taille des semences. Les semences de petit calibre (3-3,25 mm) sont choisies car ce sont celles qui germent en moyenne le plus rapidement.

B. Consommation d'oxygène au cours de la germination

1. Protocole de mesure

La consommation d'oxygène a été mesurée dans un respiromètre GILSON, ou dans un appareil de WARBURG à une température constante de 20°C. Nous avons utilisé des fioles de 15 cm³, contenant 0,2 cm³ de KOH (20%) dans la coupelle centrale pour absorber le CO₂. Dix semences ont été placées par fiole, sur un papier filtre imbibé avec 0,2 ou 0,3 cm³ d'eau distillée. Les mesures commencent après 30 minutes d'équilibrage thermique. Les mesures ont eu lieu sur des périodes maximales de 10 heures. Les semences sont mises à germer dans les fioles avec un décalage de 12 heures entre fiole afin d'obtenir une cinétique complète de consommation.

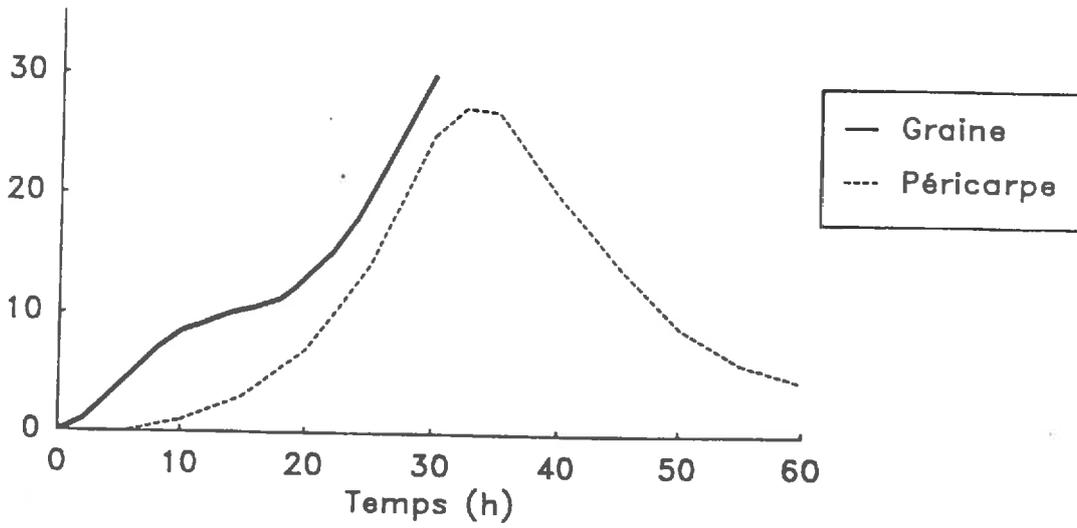
2. Résultats

Il apparaît, sur la figure 12 A, que la cinétique de consommation d'oxygène par la semence de betterave sucrière ne ressemble pas à la cinétique typique présentée sur la figure 2 : la vitesse de consommation d'oxygène varie tout au long de la phase de germination et il n'est pas possible de mettre en évidence une phase II. La vitesse de consommation d'oxygène augmente pendant environ les 30 premières heures de la germination, puis elle diminue avant de réaugmenter à partir du moment où des semences sont germées.

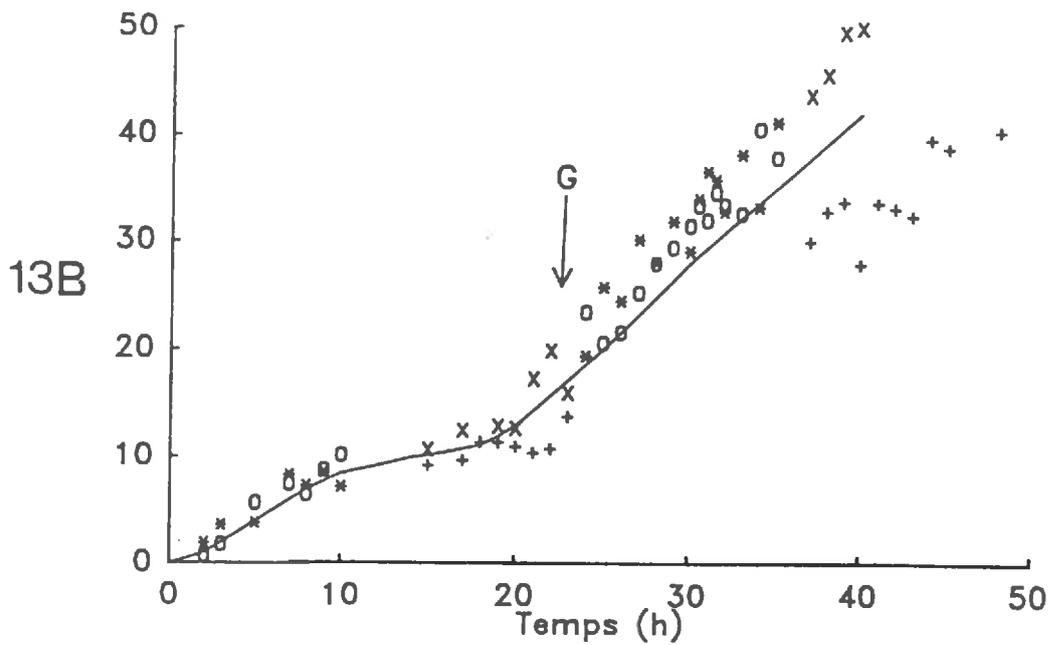
Si l'allure de la cinétique de consommation d'oxygène est similaire entre chaque fiole contenant 10 semences, la vitesse de consommation d'oxygène à un instant donné est variable (figure 12 B) : la consommation d'oxygène apparaît donc variable entre semences.

La même expérience a été conduite sur des graines isolées, et sur des péricarpes isolés. Les résultats sont présentés sur les figures 13 A, B, C. Il apparaît que la courbe en cloche décrite pour la semence est vraisemblablement due à la prise d'oxygène par le péricarpe (figure 13 A). Le péricarpe a une cinétique de consommation d'oxygène équivalente à celle de la semence, contrairement à la graine isolée. La graine isolée présente une cinétique de consommation d'oxygène classique, il est possible de distinguer une phase II même si elle semble de courte durée.

Vitesse de consommation
d'oxygène ($\mu\text{l/h}$)



Vitesse de consommation
d'oxygène ($\mu\text{l/h}/10$ graines)



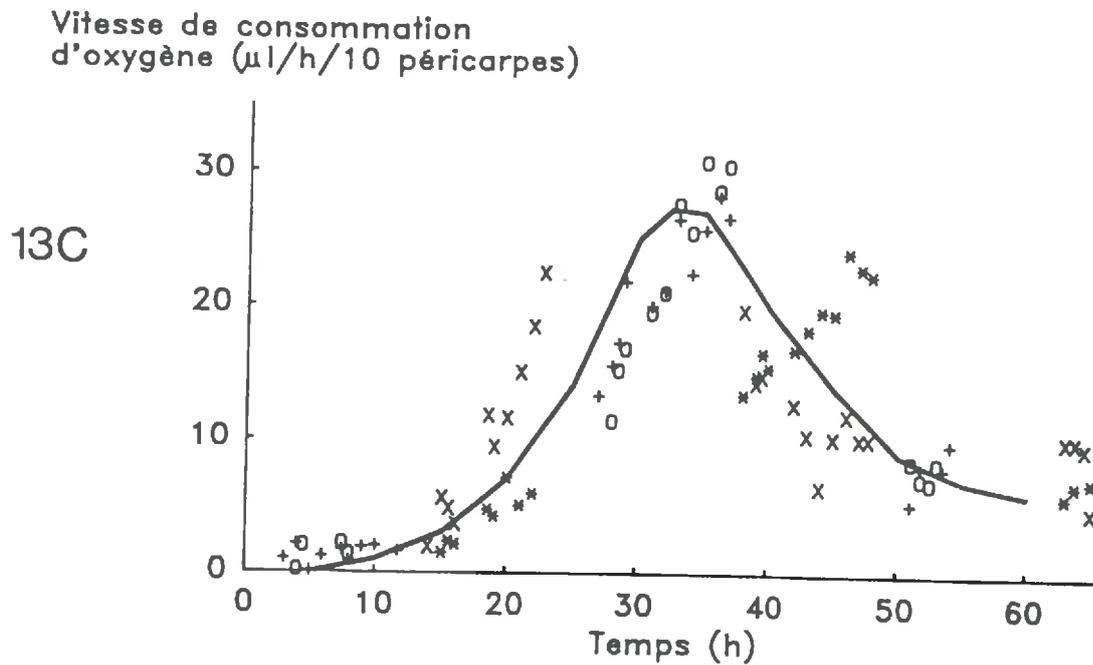


Figure 13 : Vitesse de consommation d'oxygène par les graines isolées ou par les péricarpes isolés de semences de betterave sucrière.

A : Allure générale des cinétiques moyennes de la graine et du péricarpe

B : Cinétique de consommation des graines isolées (points expérimentaux)

C : Cinétique de consommation des péricarpes isolés (points expérimentaux)

Chaque symbole représente une fiole contenant 10 graines isolées ou 10 péricarpes isolés.

Vitesse de consommation
d'oxygène ($\mu\text{l/h}$)

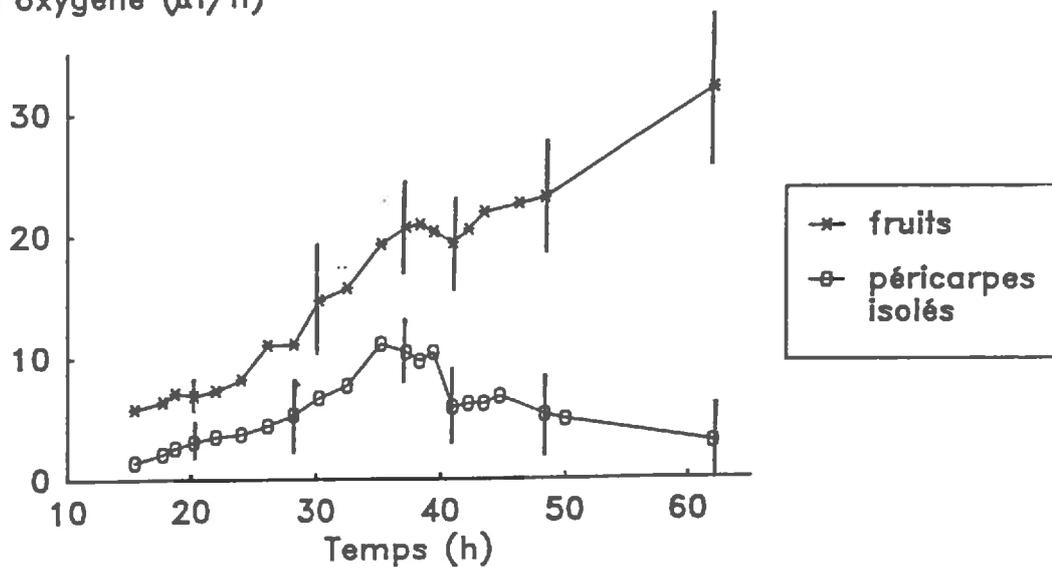


Figure 14 : Vitesse de consommation d'oxygène au cours de la germination par des semences ou par des péricarpes isolés. Les semences ont été conservées pendant deux ans à une température de 2°C .

Mesures réalisées en continue. Chaque point est la moyenne de trois fioles contenant 10 semences (ou 10 péricarpes isolés). Les traits verticaux représentent deux écart-types.

Comme nous l'avons déjà souligné, la prise d'oxygène par le péricarpe serait essentiellement liée à l'oxydation de composés phénoliques qui se ferait par l'intermédiaire d'une enzyme : la polyphénoloxydase (COUMANS, 1978). La décroissance de la prise d'oxygène après 30 heures d'imbibition serait due à l'inhibition de la polyphénoloxydase par les produits de l'oxydation des phénols (WALKER, 1980). Une cinétique identique a été observée sur les glumelles d'orge (LENOIR *et al.*, 1986) ou d'avoine (CORBINEAU *et al.*, 1986).

La variabilité des cinétiques de consommation d'oxygène entre graines ou entre péricarpes (figures 13 B et 13 C) montre que la variabilité des cinétiques entre semences est probablement liée à la présence du péricarpe.

Il apparaît que la vitesse de consommation d'oxygène par la semence à un instant donné ne peut être considérée comme la somme de celle du péricarpe isolé et de celle de la graine isolée :

- d'une part, la graine isolée germe plus rapidement que la semence, et sa cinétique de consommation d'oxygène est donc très différente de celle de la graine sous le péricarpe. La germination plus rapide de la graine isolée pourrait être due à une limitation de la consommation d'oxygène de la graine en place du fait de la présence du péricarpe qui constitue un obstacle à la diffusion de l'oxygène (PERRY & HARRISON, 1974 ; COUMANS, 1976), ou à l'action des inhibiteurs présents dans le péricarpe. Une étude annexe à ce travail a montré que l'effet du péricarpe serait essentiellement lié aux inhibiteurs (RICHARD *et al.*, 1988).
- d'autre part, la mesure de la prise d'oxygène sur un péricarpe isolé pourrait surestimer la prise d'oxygène du péricarpe en place, comme c'est le cas pour les glumelles d'avoine (DURAND, 1986).

Pendant tout ce travail, un seul lot de semences a été utilisé. Les semences ont été conservées à une température de 2°C. La figure 14 présente la cinétique de consommation d'oxygène pour des semences conservées deux ans, la figure 12 ayant été établie trois mois après la récolte des semences. Les semences ont été imbibées 12 heures sur papier plissé avant d'être introduites dans les fioles.

L'allure de la cinétique de consommation d'oxygène est identique entre les semences conservées pendant trois mois ou deux ans. Cependant, pour les semences conservées deux ans, le pic de consommation d'oxygène est retardé, il est de moindre amplitude et la variabilité inter-fiole est plus faible.

Un tel décalage du pic de consommation d'oxygène au cours de la conservation des semences a déjà été observé sur les glumelles d'avoine (CORBINEAU *et al.*, 1986) et d'orge

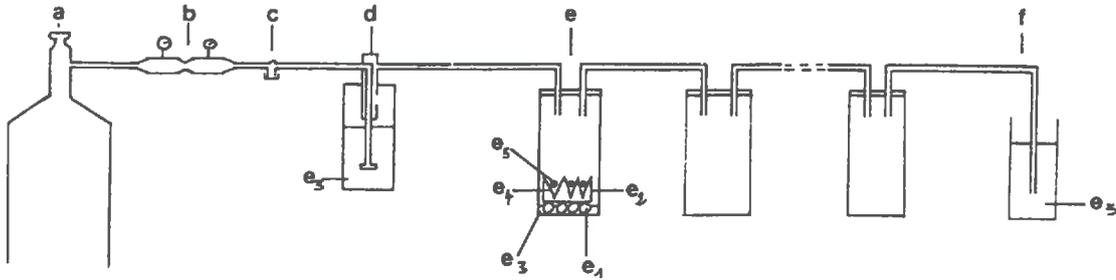


Figure 15 : Schéma du dispositif expérimental de germination pour l'étude de l'effet de la concentration en oxygène.

- a : bouteille de gaz (mélange N_2-O_2) à haute pression
- b : manomètre
- c : vanne de réglage du débit
- d : flacon laveur
- e : bocal en verre étanche au gaz = chambre de germination
- f : barboteur
- e1 : bille de verre
- e2 : boîte de Pétri
- e3 : eau libre
- e4 : papier plissé
- e5 : semence

(LENOIR *et al.*, 1986), sans que l'amplitude du pic soit modifié (conservation d'environ 8 mois à 20-30°C). D'autre part, RAYMOND *et al.* (1985b) ont mesuré une baisse de 20% de la vitesse de respiration des semences de laitue après 10 mois de conservation à 22°C.

3. Conclusion

La cinétique d'absorption d'oxygène par la semence ne présente pas l'allure classique de celle de la figure 2, et nous n'avons pas pu mettre en évidence une phase II de germination pendant laquelle la vitesse de consommation d'oxygène serait constante en conditions d'alimentation en oxygène non limitantes. Cette absence apparente de phase II (au niveau de la semence, et non pas de la graine) semble liée à la prise d'oxygène par le péricarpe, qu'il n'est pas possible de quantifier précisément. Le péricarpe entraîne en plus une variabilité importante de la cinétique de consommation d'oxygène entre semences, au moins dans les mois qui suivent la récolte.

Indépendamment des propriétés de la semence de betterave sucrière vis-à-vis de l'activité des voies fermentaires, il n'apparaît donc pas possible de définir une quantité d'oxygène nécessaire à la germination. La prévision du comportement en phase de germination ne pourra se faire qu'à partir d'une relation directe entre la concentration en oxygène et la germination.

Du fait de l'absence de phase II, on ne peut établir la loi de variation de la consommation en oxygène avec la concentration en oxygène. L'absorbant d'oxygène «semence» sera donc défini par les cinétiques de consommation d'oxygène moyenne ou extrêmes présentées sur les figures 12 et 14.

C. Comportement en phase de germination en fonction de la concentration en oxygène

1. Dispositif expérimental

Nous avons utilisé un dispositif à circulation continue de gaz, identique à celui utilisé par AL-ANI (1985) (figure 15).

Des mélanges gazeux azote-oxygène sont tout d'abord préparés à haute pression. Ils sont analysés par chromatographie en phase gazeuse, ou avec un analyseur à oxyde de Zirconium.

La pression de sortie des bouteilles contenant le mélange gazeux est de 100 kPa. Le débit est fixé à $100 \text{ cm}^3 \cdot \text{mn}^{-1}$. Le gaz, initialement à l'état sec, passe au travers d'un flacon laveur afin de le saturer en vapeur d'eau. Il traverse ensuite des bouchons en verre (de volume 1 dm^3) étanches au gaz au sein desquels les semences sont placées sur du papier plissé. Le gaz sort enfin dans un récipient

Germination (%)

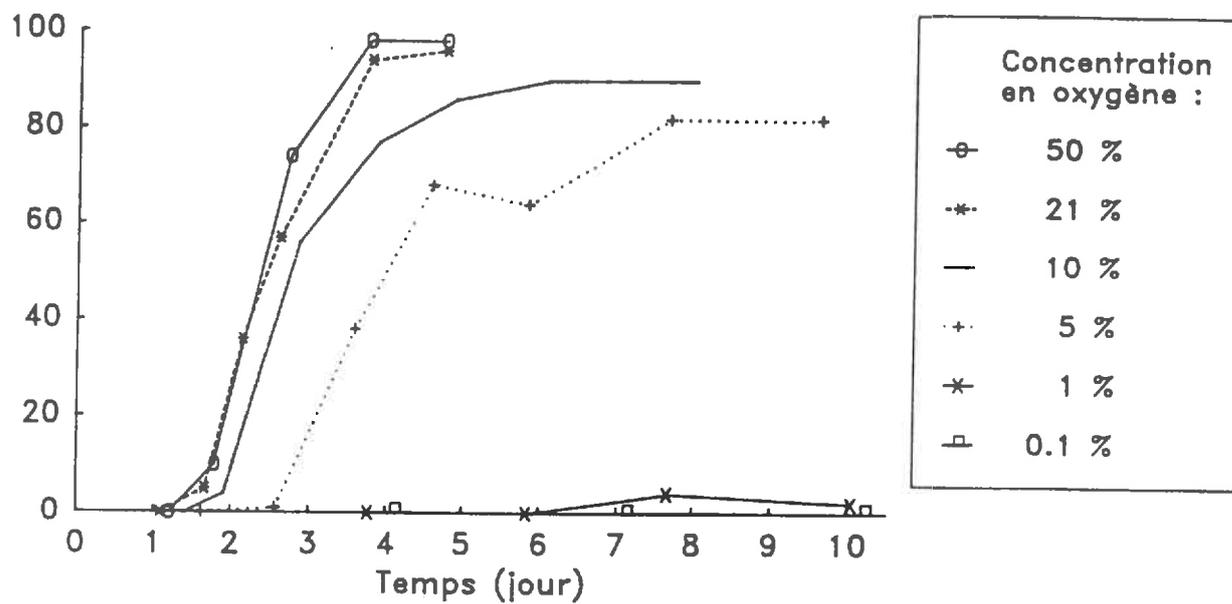


Figure 16 : Cinétique de germination des semences de betterave sucrière en fonction de la concentration en oxygène (taux de germination calculé sur 50 semences).

rempli d'eau empêchant une diffusion de l'air atmosphérique dans les bocaux. La concentration en oxygène est contrôlée en sortie de circuit.

Les semences sont placées sur du papier plissé, humidifié en proportion identique à celle préconisée par l'I.S.T.A. . De l'eau libre est ajoutée au fond de chaque bocal pour assurer un taux de saturation en vapeur d'eau le plus élevé possible. Un bocal est retiré du dispositif à chaque date de mesure : les semences ne sont jamais en contact durant l'expérience avec l'air atmosphérique.

2. Résultats

Les cinétiques de germination obtenues en fonction de la concentration en oxygène sont présentées sur la figure 16.

La cinétique de germination apparaît équivalente entre 50 et 21% d'oxygène.

Dans 10% d'oxygène, la cinétique de germination n'est que légèrement décalée (quelques heures) ; par contre, le taux de germination mesuré à 8 jours reste inférieur au taux de germination obtenu dans 21% ou 50% d'oxygène à 4 jours.

Dans 5% d'oxygène, le décalage est beaucoup plus important (de l'ordre de 24 heures), et le taux de germination n'est que de 80% à 8 jours.

Dans 1% d'oxygène, la germination est pratiquement inhibée (le taux de germination est de moins de 5% au bout de 10 jours), et dans 0,1% d'oxygène aucune semence n'a germé après 15 jours.

3. Conclusion

Il apparaît que c'est pour une concentration en oxygène voisine de 10% que la germination commence à être perturbée, et que c'est pour une concentration en oxygène voisine de 1% que la germination est inhibée. Ces résultats sont équivalents à ceux de PERRY & HARRISON (1974), pour un matériel génétique différent. Le même type d'expérience que celle décrite précédemment a été réalisé avec des semences conservées pendant 18 mois. Nous avons observé que la germination n'était perturbée qu'en dessous d'une concentration en oxygène au niveau de la semence de 10% (le protocole et ces résultats seront présentés dans la seconde partie du mémoire (figure 48)).

Nous avons donc fixé les valeurs de concentration en oxygène de références vis-à-vis du comportement en phase de germination à 10% et à 1% d'oxygène.

Alors que les réserves des semences de betterave sucrière contiennent de l'amidon, cette semence ne germe pas en dessous de 1% d'oxygène, elle se comporte comme une semence du groupe I. Elle a un comportement équivalent à la semence de lentille, qui est aussi une semence à

réserves amylacées et qui ne germe pas dans 1% d'oxygène (AL-ANI *et al.*, 1985). Nous pouvons cependant remarquer que dans le cas de la betterave sucrière, il y a un problème de définition du stade «germination». En effet, si dans 1% d'oxygène aucune des radicules n'a percé les téguments de la graine, environ 50% des semences ont un opercule ouvert et, la radicule est visible à l'extérieur du péricarpe. La germination pourrait donc être possible dans 1% d'oxygène alors que le début de croissance de la radicule serait inhibé. Mais, dans 0,1% d'oxygène, aucun signe de germination n'est visible et le comportement de la semence de betterave sucrière reste particulier par rapport à celui de la plupart des autres semences à réserves amylacées.

D. Relation entre la charge énergétique et la concentration en oxygène

1. Méthode de dosage des nucléotides adényliques (ATP, ADP et AMP)

Nous avons employé la méthode de RAYMOND & PRADET (1980).

a. Dispositif de fixation

Pour la mesure de la charge énergétique de semences placées dans l'air, les semences sont simplement prélevées de leur milieu de germination, et plongées dans l'éther éthylique à -100°C .

Pour les mesures de charge énergétique de semences soumises à des concentrations en oxygène plus faible que celle de l'air, les semences sont placées dans des godets de 50 cm^3 fermés par un bouchon de caoutchouc percé de trois orifices. Deux d'entre eux permettent le balayage du godet par le gaz à la concentration en oxygène désiré, avec un dispositif équivalent à celui présenté sur la figure 15. Le troisième orifice est occupé par un entonnoir, fermé par un robinet au téflon qui permet d'introduire de l'éther éthylique à -100°C dans le godet. Ce dispositif permet de fixer le matériel à une concentration en oxygène différente de celle de l'air, en évitant tout contact entre la semence et l'air atmosphérique.

Une fois le matériel fixé dans l'éther éthylique, l'éther est décanté et les semences sont ensuite conservées au congélateur à -25°C jusqu'au moment de l'extraction des nucléotides adényliques.

b. Extraction et dosage des nucléotides adényliques

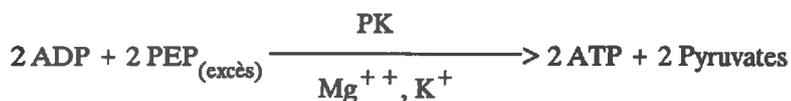
L'extraction et le dosage ont été effectués semence à semence.

Chaque semence est broyée à l'aide d'un système polytron tout d'abord en présence de 1,5 cm³ d'une solution d'acide trichloroacétique dilué dans l'éther éthylique (10 g.mm⁻³) à une température de -20°C, puis avec 4 cm³ d'une solution d'acide trichloroacétique dilué dans l'eau (0,6 M) à une température comprise entre 0 et 2°C. La suspension est centrifugée à 12 000 g pendant 20 min et le surnageant est récupéré. La majeure partie de l'acide trichloroacétique est éliminé par trois extractions à l'éther ; les traces d'éther sont ensuite évaporées avec un barbotage d'air dans l'extrait. Enfin, le pH de l'extrait est ramené à environ 5,5 par addition de soude (0,2 N). Les différentes opérations ont lieu à une température de 0 à 2°C. L'extrait est ensuite conservé à -25°C jusqu'au moment du dosage.

Les nucléotides adényliques sont dosés par la méthode de bioluminescence (STREHLER & TOTTER, 1952) en utilisant un biophotomètre Pico ATP, selon la réaction suivante :



L'ADP et l'AMP sont convertis en ATP d'après la méthode de PRADET (1967), modifiée par SAGLIO *et al.* (1979), en présence de pyruvate kinase (PK) et d'adénylate kinase (AK) selon les réactions suivantes :



La méthode de dosage est présentée précisément en annexe. Un standard interne est utilisé pour tous dosages d'ATP : il permet de contrôler l'éventuelle action inhibitrice de l'extrait sur l'activité de la luciférine-luciférase.

2. Relation «charge énergétique-concentration en oxygène»

La germination est inhibée dans 1% d'oxygène. Afin de tester l'indicateur «charge énergétique», nous avons mesuré, au cours du temps, la charge énergétique des semences placées soit dans 21% d'oxygène, soit dans 1% d'oxygène et selon deux modalités (i) semences imbibées dans 21% d'oxygène, puis transférées dans 1% d'oxygène, (ii) semences placées dès le début de l'imbibition dans 1% d'oxygène.

a. Cas des semences placées dans l'air

La charge énergétique est de 0,5-0,6 à l'état sec, et après six heures d'imbibition dans l'air, elle est en moyenne de 0,8-0,9 (figure 17 A). Elle augmente légèrement ensuite, et jusqu'à 40 heures après le début de l'imbibition, elle est d'environ 0,9. Cette évolution a été décrite pour de nombreuses semences (RODOWAY *et al.*, 1979 ; HOURMANT & PRADET, 1981)

Les semences pour lesquelles l'opercule est ouvert, ou qui sont germées ont une charge énergétique d'environ 0,9.

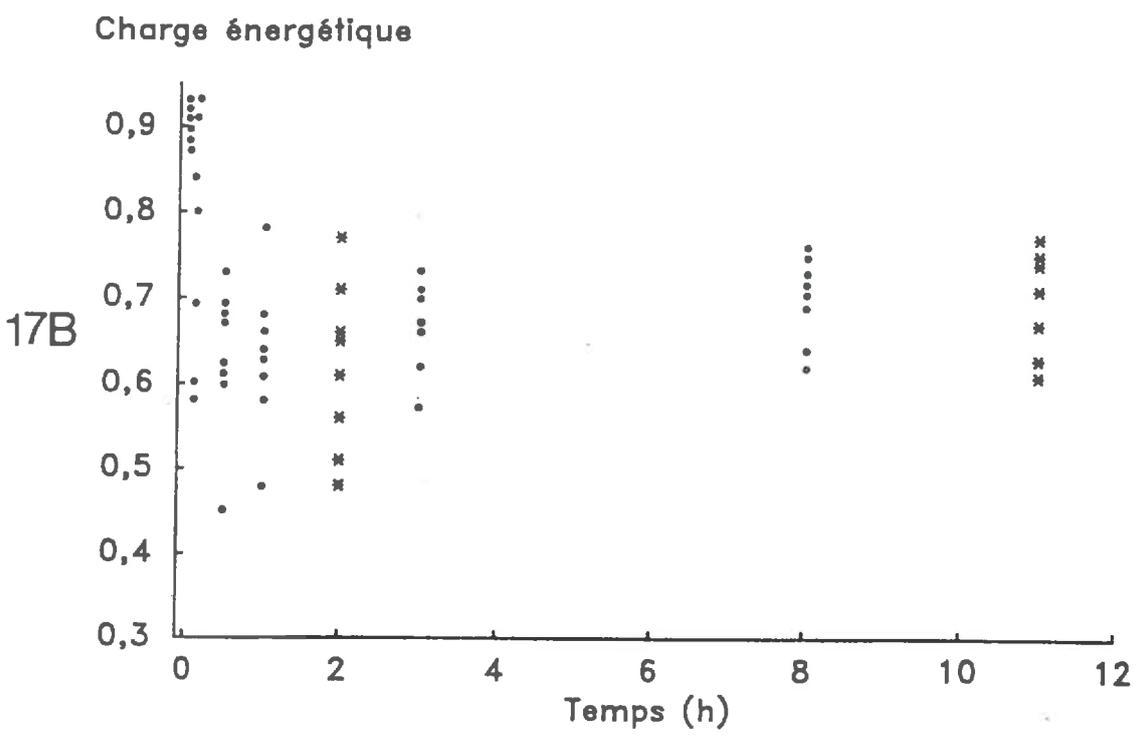
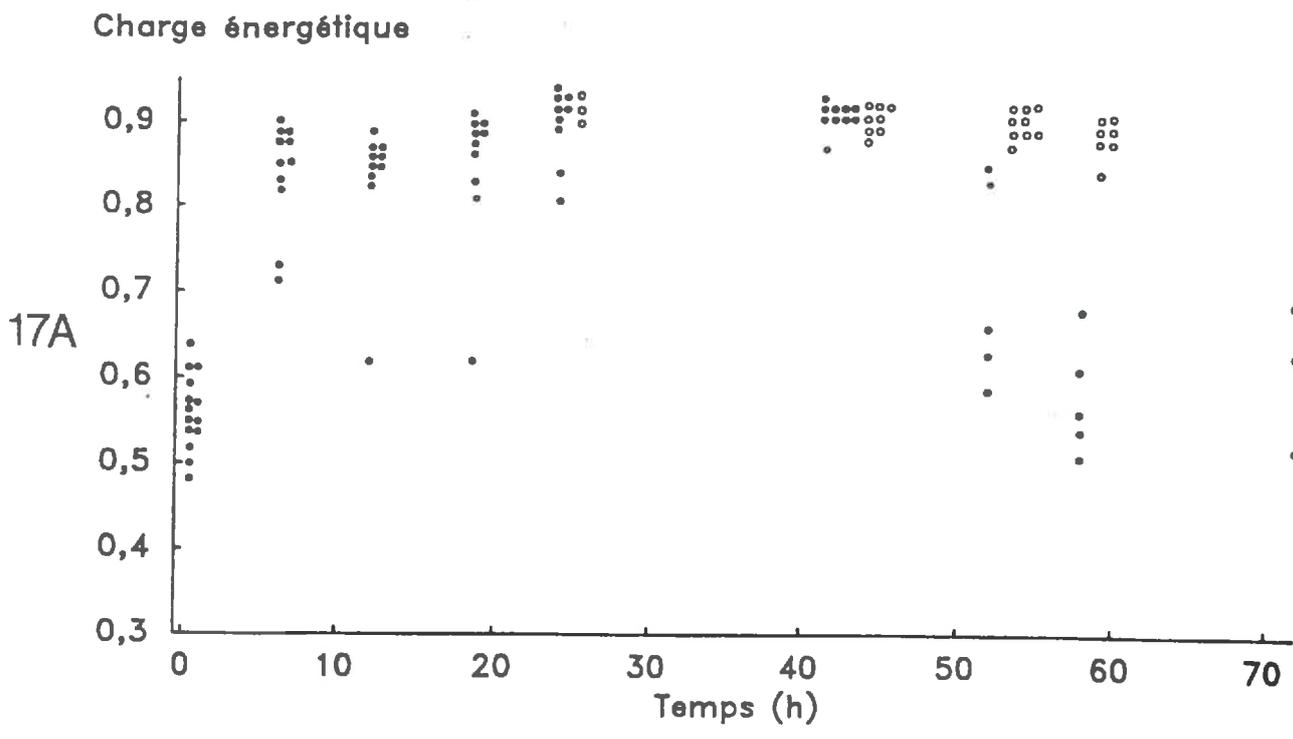
Par contre, il apparaît qu'une partie des semences a une charge énergétique plus faible, de 0,6-0,7. Cette proportion de semences est d'autant plus forte (à un temps donné) que le temps d'imbibition est élevé, c'est-à-dire que la proportion de semences non germées est faible. Ces semences pourraient donc correspondre essentiellement à celles qui ont des temps de germination longs ou qui ne germent pas.

La charge énergétique de la plupart des semences est donc de 0,8-0,9, elle est de 0,9 pour celles ayant l'opercule ouvert ou qui sont germées ; une partie des semences a une charge énergétique plus faible, inférieure à 0,7.

b. Cas des semences imbibées dans l'air puis transférées dans 1% d'oxygène

La figure 17 B montre l'évolution de la charge énergétique de semences imbibées dans l'air puis transférées dans une atmosphère à 1% d'oxygène (au bout de 18 ou 33 heures). De 0,9 dans l'air, la charge énergétique diminue jusqu'à 0,65 en moyenne une heure après le transfert, puis réaugmente légèrement et elle atteint 0,7 huit à dix heures après le transfert.

Autour de cette valeur moyenne de 0,65-0,70, la variabilité de la charge énergétique entre semences est élevée : la charge énergétique varie entre 0,5 et 0,8. Par contre, elle semble indépendante de la durée préalable d'imbibition dans l'air.



7C

Charge énergétique

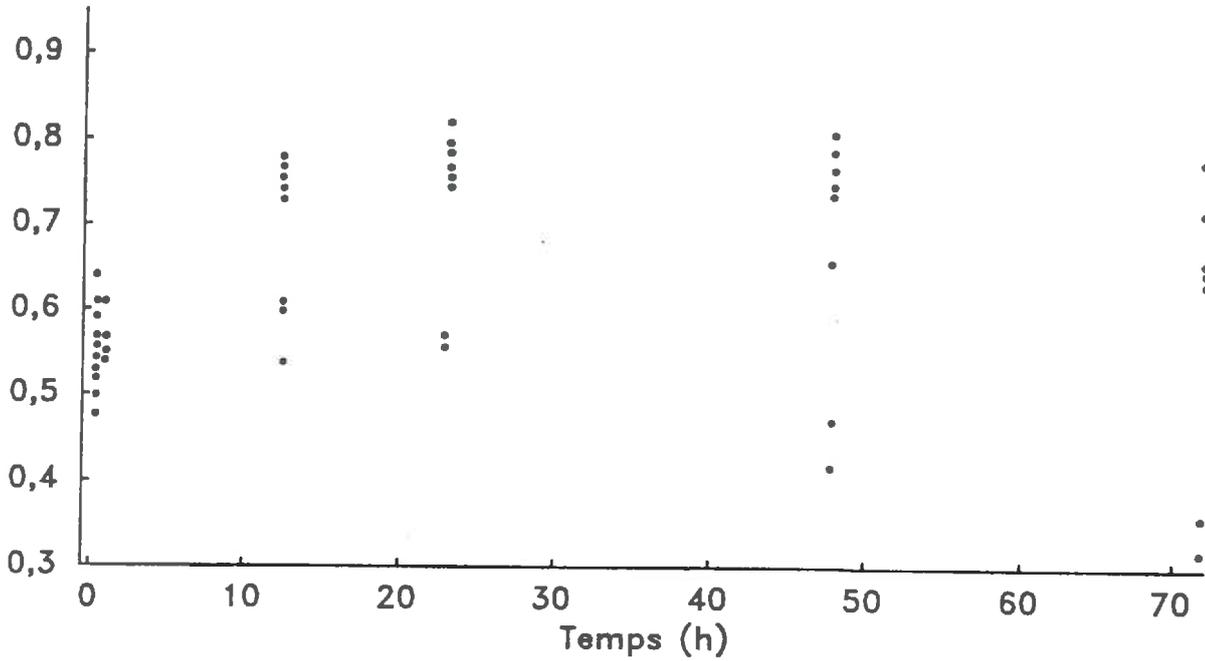


Figure 17 : Charge énergétique des semences de betterave sucrière pendant la phase de germination en fonction de la concentration en oxygène (chaque point représente une semence)

- A : Semences placées dans 21% d'oxygène (le signe o indique des semences ayant l'opercule ouvert ou des semences germées).
- B : Semences imbibées dans 21% d'oxygène, puis transférées dans 1% d'oxygène. Transfert après 18 heures (•) ou 33 heures (*) d'imbibition.
- C : Semences placées dans 1% d'oxygène.

c. Cas des semences imbibées dans 1% d'oxygène

La figure 17 C présente l'évolution de la charge énergétique de semences placées dès le début de l'imbibition dans 1% d'oxygène. La variabilité de la charge énergétique entre semences est très forte, et il est difficile de définir une charge énergétique moyenne. Nous pouvons cependant distinguer un premier groupe de semences qui ont une charge énergétique de 0,7-0,8 et un second groupe qui ont des charges énergétiques plus faibles, inférieures à 0,6 voire à 0,4.

d. Conclusion

- (1) la charge énergétique des semences de betterave sucrière est peu sensible à la concentration en oxygène, du moins dans la gamme qui nous intéresse, à savoir entre 21% et 1% d'oxygène : elle passe seulement et en moyenne de 0,8-0,9 dans 21% d'oxygène à 0,7 voire 0,8 dans 1% d'oxygène.
- (2) elle est variable entre semences : dans chacune des conditions étudiées, nous avons mesuré des différences de charge énergétique entre semences atteignant 0,2 voire 0,3.
- (3) les valeurs de charge énergétique mesurées sur des semences imbibées dans l'air puis transférées dans 1% d'oxygène (plutôt inférieures à 0,7), ou sur des semences placées dès le début de l'imbibition (plutôt supérieures à 0,7) ne sont pas équivalentes.

Il n'est donc pas possible d'utiliser la charge énergétique des semences de betterave sucrière comme un indicateur de la concentration en oxygène au niveau de la semence.

Remarque : en anoxie, nous avons mesuré une charge énergétique moyenne de 0,4 (comprise entre 0,3 et 0,5). Cette faible valeur indique que, malgré la présence d'amidon dans les réserves, les voies fermentaires sont peu actives, ce qui est en accord avec le fait que la germination soit inhibée dès 1% d'oxygène.

E. Conclusion : Présentation de la partie «biologique» du modèle

Nous rappelons la structure globale du modèle :

- une première partie dite «physique», qui doit permettre de calculer la concentration en oxygène au niveau de la semence,
- une seconde partie dite «biologique», qui doit permettre de prévoir le comportement en phase de germination, à partir de l'évolution de la concentration en oxygène au niveau de la semence.

Nous ne disposons pas d'une variable liée à l'oxygène et susceptible de rendre compte, de manière déterministe, de la possibilité de germination et du temps de germination des semences de betterave sucrière. Par contre, trois situations peuvent être distinguées suivant la concentration en oxygène autour de la semence, ceci pour une température constante de 20°C :

- (1) la concentration en oxygène, pendant toute la phase de germination, est supérieure à environ 10% . La germination n'est pas perturbée (par rapport à des conditions de germination supposées optimales).
- (2) la concentration en oxygène, pendant toute la phase de germination, est inférieure à 1% . La germination est inhibée.
- (3) la concentration en oxygène, à un moment donné de la phase de germination, devient inférieure à 10% . Il y a un risque de perturbation de la germination.

La seconde partie du modèle se réduit alors à la comparaison entre :

- la gamme de variation de la concentration en oxygène au niveau de la semence pendant la phase de germination, devant être calculée à partir de la première partie, et plus particulièrement le niveau le plus bas de concentration en oxygène,
- et les valeurs de références de 10% ou 1% d'oxygène (à une température constante de 20°C).

Elle ne permet donc pas de prévoir une cinétique de germination. Elle permet de prévoir des types de comportement en phase de germination : elle permet de distinguer les situations où la germination ne doit pas être perturbée de celles où il existe un risque que la germination soit perturbée, voire inhibée.

La seconde partie du modèle dépend directement des valeurs de références de 10% et 1% d'oxygène. Nous avons déjà souligné que, pour la plupart des espèces, la concentration en oxygène la plus élevée en dessous de laquelle la germination est perturbée correspond à celle qui entraîne une réduction de la vitesse de consommation d'oxygène (figure 4). L'utilisation de valeurs de références

de concentration en oxygène suppose que la vitesse de consommation d'oxygène de la graine de betterave sucrière ne dépende, en conditions hydriques et thermiques optimales, que de la concentration en oxygène autour de la semence. Les valeurs de références de 10% et 1% ont été déterminées pour des semences placées sur du papier plissé, donc pour lesquelles la majeure partie de la surface externe est directement en contact avec la phase gazeuse. Leur utilisation dans un milieu «sol» suppose que le type de contact entre la semence et la phase gazeuse du sol (proportion de la surface de la semence en contact avec l'air, positionnement du pore basal ou de l'opercule) ne modifie pas la quantité d'oxygène qui peut atteindre la graine.

Des concentrations en gaz carbonique supérieures à celles dans l'air atmosphérique peuvent aussi perturber la germination, et elles peuvent interférer avec l'effet de faibles concentrations en oxygène (*in* BEWLEY & BLACK, 1982). Cependant, d'après DASGERG *et al.* (1966), l'effet du gaz carbonique est faible comparé à celui de l'oxygène, et d'après THIELEBEIN (cité par AURA, 1975), le gaz carbonique a peu d'effet sur la germination de la betterave sucrière. L'effet éventuel du gaz carbonique sera donc négligé.

La charge énergétique de la semence de betterave sucrière ne peut pas être utilisée comme un révélateur de la concentration en oxygène. Le seul moyen de valider le modèle est alors la comparaison entre les comportements pendant la phase de germination prévus et observés. Du fait de l'imprécision de la relation «concentration en oxygène-germination», plutôt qu'une validation proprement dite, il s'agira d'effectuer un test de contradiction entre les comportements prévus et observés. La seule réponse à des conditions de germination mesurable étant un taux de germination, il ne sera pas possible de caractériser la variabilité éventuelle des conditions de germination entre différentes semences placées dans un même milieu.

IV. LES PROCESSUS PHYSIQUES DE TRANSFERT GAZEUX DANS LE SOL : PRESENTATION DE LA PARTIE «PHYSIQUE» DU MODELE

Deux processus physiques sont responsables des transferts gazeux dans le sol : la diffusion gazeuse et le mass-flow.

Le mass-flow dépend des gradients de pression qui, dans le sol, peuvent être induits par des variations de pression atmosphérique ou de température, par l'infiltration ou l'évaporation de l'eau, ou par la présence de vent en surface. Ce type de transfert est en général négligeable devant la diffusion gazeuse (BAVER *et al.*, 1972 ; HENIN, 1976 ; GLINSKI & STEPNIIEWSKI, 1985), et nous ne le prendrons pas en compte.

La diffusion gazeuse dépend d'un gradient de concentration dans le sol, qui dans le cas de l'oxygène, est induit par la consommation d'oxygène de la semence ou des micro-organismes. Les transferts gazeux par diffusion sont régis par la loi de FICK. C'est une loi empirique, établie à partir d'études sur les transferts de solutés. Des travaux montrant son accord avec le processus de diffusion en milieu poreux ont permis de l'étendre aux transferts de gaz par diffusion (JAYNES & ROGOWSKI, 1983). Elle se présente sous la forme suivante :

$$(1) \quad q_x = - D_x \cdot \frac{\partial c}{\partial x} \quad \text{avec :}$$

Ox : axes des transferts

q_x : flux de gaz selon l'axe Ox, rapporté à une section de sol ($\text{kg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)

D_x : coefficient de diffusion selon Ox ($\text{m}^2.\text{s}^{-1}$). C'est le coefficient de diffusion apparent du gaz considéré.

C : concentration du gaz rapportée au volume d'air (kg.m^{-3})

Par ailleurs, la condition de conservation de la masse conduit à l'équation suivante (appelée seconde loi de FICK) :

$$(2) \quad N \cdot \frac{\partial c}{\partial t} = - \frac{\partial q_x}{\partial x} - \frac{\partial q_y}{\partial y} - \frac{\partial q_z}{\partial z} - P$$

avec :

N : porosité de transfert gazeux

P : fonction puits à oxygène, rapporté au volume de sol ($\text{kg.m}^{-3}.\text{s}^{-1}$)

t : temps (s)

La première partie du modèle consiste donc à appliquer les deux équations (1) et (2) au système «sol-semence». Elle nécessite la détermination de deux types de paramètres :

- les paramètres physiques de la diffusion gazeuse, c'est-à-dire le coefficient de diffusion apparent de l'oxygène dans le sol et la porosité de transfert,
- les paramètres biologiques, à savoir la consommation d'oxygène par les microorganismes et par la semence.

Au sein du lit de semence, la semence est entourée d'éléments structuraux de taille équivalente ou plus grande que la sienne. La mesure du coefficient de diffusion d'un massif

d'agrégats ne peut pas se faire à l'échelle de la taille de la semence ; elle ne peut se faire que de manière macroscopique à l'échelle de l'ensemble du massif, on mesure un coefficient de diffusion global. Un des problèmes liés alors à l'utilisation des lois de FICK pour calculer la concentration en oxygène à un niveau local (au niveau de la semence) est qu'il est nécessaire de supposer qu'un volume de taille inférieure à celui du massif peut être caractérisé par le coefficient de diffusion global mesuré à l'échelle du massif.

V. CONCLUSION A LA PREMIERE PARTIE

Nous avons donc proposé, dans cette première partie, un modèle de prévision de la germination en conditions hypoxiques basé :

- d'une part, sur les lois physiques de transfert gazeux et les paramètres qui leur sont associés,
- d'autre part, sur la relation entre la concentration en oxygène et le comportement en phase de germination des semences.

Le modèle permet de prévoir s'il y a un risque ou pas de perturbation de la germination.

Il s'agit maintenant de tester ce modèle à partir de la confrontation entre des résultats de germination observés et simulés. Les problèmes liés à la mesure des paramètres de la diffusion gazeuse, et les contraintes thermiques nous conduisent à travailler en laboratoire et dans un milieu «sol» reconstitué.

Un des problèmes de la modélisation est lié à l'impossibilité de caractériser localement le milieu vis-à-vis de la diffusion. Or la semence de betterave sucrière, déjà complexe de par sa structure anatomique, se présente généralement sous une forme enrobée. L'enrobage s'humidifie au cours de la germination, éventuellement il se fissure, et il est *a priori* difficile de le caractériser vis-à-vis de ses propriétés de transfert. Nous n'avons donc travaillé qu'avec des semences nues.

DEUXIEME PARTIE :

**ETUDE EXPERIMENTALE DE L'INFLUENCE DES CONDITIONS
D'ALIMENTATION EN OXYGENE DES SEMENCES DE
BETTERAVE SUCRIERE SUR LEUR GERMINATION -
EVALUATION DU MODELE**

Il s'agit tout d'abord de créer, au laboratoire, une large gamme de conditions d'alimentation en oxygène de semences placées dans un milieu «sol» pendant la germination. Nous commençons par analyser les caractéristiques du sol susceptibles de modifier les paramètres de transfert gazeux par diffusion pour définir la gamme des situations expérimentales. Pour chaque situation, le comportement en phase de germination sera observé et les paramètres de la diffusion gazeuse seront mesurés ou estimés.

Nous serons alors en mesure de confronter les résultats de germination observés dans les différentes situations créées à ceux simulés à partir du modèle appliqué aux conditions de l'expérimentation.

Dans toute cette partie, la température est de 20°C.

I. ETUDE EXPERIMENTALE DE LA GERMINATION EN CONDITIONS D'ALIMENTATION EN OXYGENE LIMITEE

A. Choix des conditions expérimentales

1. Facteurs de variation des paramètres de la diffusion

Le processus de diffusion de l'oxygène dans un sol dépend donc de trois paramètres :

- le coefficient de diffusion apparent de l'oxygène dans la couche de sol considéré (D).
- la porosité de transfert du sol (N).
- la fonction puits à oxygène du sol (P).

Notons que la diffusion d'un gaz dans un milieu peut être caractérisée :

- soit par le coefficient de diffusion apparent du gaz (D) dans ce milieu,
- soit par le coefficient de diffusion relatif du milieu (D/D_o), égal au rapport du coefficient de diffusion apparent d'un gaz quelconque sur le coefficient de diffusion de ce même gaz dans l'air (D_o). D/D_o est, en première approximation, indépendant du gaz considéré.

Pour caractériser l'espace poral d'un sol, nous utiliserons l'analyse des systèmes de porosité proposée par STENGEL (1979). Nous distinguerons au sein du volume poral d'un sol :

- le volume poral d'origine texturale, qui résulte de l'assemblage des particules élémentaires constitutives du sol (dans les horizons anthropiques). Il est déterminé

Tableau 1 : Définition des notations et termes utilisés :

V	:	volume apparent du sol : $V = V_s + V_T$
V_s	:	volume de solide
M_s	:	masse de solide
d_s	:	densité de solide du matériau : $d_s = M_s/V_s$
V_T	:	volume poral total : $V_T = V_t + V_S$
V_t	:	volume poral textural
V_S	:	volume poral structural
e_T	:	indice des vides total : $e_T = V_T/V_s$
e_S	:	indice des vides structuraux : $e_S = V_S/V_s$
e_t	:	indice des vides texturaux : $e_t = V_t/V_s$
n_T	:	porosité totale : $n_T = V_T/V$
n_S	:	porosité structurale : $n_S = V_S/V$
n_a	:	porosité libre à l'air : $n_a = V_T(\text{air})/V$
n_{Sa}	:	porosité structurale libre à l'air : $n_{Sa} = V_S(\text{air})/V$
T_t	:	taux de saturation du volume poral textural : $T_t = V_t(\text{eau})/V_t$
T_S	:	taux de saturation du volume poral structural : $T = V_S(\text{eau})/V_S$
d_a	:	densité apparente du sol : $d_a = M_s/V$
d_{at}	:	densité texturale apparente (c'est à dire celle des agrégats déterminée à partir de la courbe de retrait-gonflement)
w	:	teneur en eau pondérale
D	:	coefficient de diffusion apparent du gaz considéré dans le sol
indice 0 :		indice du milieu «air»
D_0	:	coefficient de diffusion de ce même gaz dans l'air
D/D_0	:	coefficient de diffusion relatif du sol
N	:	porosité de transfert
P	:	fonction puits à oxygène

essentiellement par les caractéristiques de ces particules (taille, forme, nature minéralogique).

- le volume poral d'origine structurale, complémentaire du volume poral textural au sein du volume poral total, principalement dû au travail du sol, et aux facteurs climatiques et biologiques.

La liste des symboles utilisés et les définitions des paramètres d'états physiques du sol sont présentées dans le tableau 1.

a/ Le coefficient de diffusion apparent d'un gaz dans un sol donné dépend avant tout de la nature de la phase de transfert : phase gazeuse ou phase liquide. En effet, le coefficient de diffusion de l'oxygène dans l'eau est environ 300 000 fois plus faible que celui dans l'air libre (à 20°C, *in* GLINSKI et STEPNIEWSKI, 1985). Une telle différence d'ordre de grandeur permet de négliger la diffusion dans l'eau, sauf en milieu saturé.

En milieu non saturé, le coefficient de diffusion dépend de la porosité libre à l'air du sol, de la taille et de la forme des pores, et de leur continuité (CURRIE, 1960, 1961 ; BAKKER & HIDDING, 1970).

La morphologie de l'espace poral textural et celle de l'espace poral structural sont très différentes, notamment en ce qui concerne le diamètre des pores, leur tortuosité et leur continuité. Le diamètre des pores a un effet direct sur la diffusion en dessous de 2 μm (CLIFFORD et HILLEL, 1986). La répartition du volume d'air entre le volume poral textural et le volume poral structural est donc déterminante vis-à-vis de la diffusion.

Le diamètre des pores a d'autre part un effet indirect sur la diffusion : en interaction avec le potentiel hydrique, il détermine la présence éventuelle de ménisque d'eau au sein des pores, et la continuité entre les pores. Aussi, dans les situations où les pores texturaux sont saturés, le coefficient de diffusion dépend, pour une porosité libre à l'air donnée (qui est alors uniquement d'origine structurale), de la taille des éléments structuraux et de leur arrangement, et du potentiel hydrique.

Le coefficient de diffusion dépend de la forme des pores, notamment du rapport entre leurs sections minimales et maximales (CURRIE, 1960 ; RENAULT, 1988), qui sont déterminées, au niveau structural, par la taille des éléments structuraux et par leur arrangement.

Le coefficient de diffusion est donc la résultante complexe des caractéristiques texturale, structurale et hydrique du sol. On ne dispose pas de modèle déterministe de la valeur du coefficient de diffusion en fonction des caractéristiques physiques du sol : il n'est représenté le plus souvent que comme une fonction de la porosité libre à l'air (CURRIE, 1960 ; GRABLE & SIEMER, 1968 ;

BAKKER & HIDDING, 1970 ; STEPNIEWSKI, 1981). En plus des caractéristiques physiques du sol, le coefficient de diffusion dépend de la température et de la pression atmosphérique selon une loi de type (*in* GLINSKI & STEPNIEWSKI, 1985) :

$$(3) D_1 = D_2 \cdot (P_2/P_1) \cdot (T_1/T_2)^{1,5} \text{ (T étant la température absolue, et P la pression totale du milieu)}$$

b/ La porosité de transfert N représente la porosité libre à l'air accessible au gaz, c'est-à-dire la porosité libre à l'air continue. Lorsqu'une fraction de la porosité est bloquée, la porosité de transfert est inférieure à la porosité libre à l'air. Elle n'est cependant jamais mesurée dans la littérature et toujours assimilée à la porosité libre à l'air totale (CURRIE , 1975 ; *in* GLINSKI & STEPNIEWSKI, 1985).

c/ La fonction puits à oxygène P, qui correspond à l'activité biologique du sol, est fonction essentiellement du niveau de biomasse dans le sol, c'est-à-dire de la quantité de carbone dégradable et de la nature de la source carbonée. Elle dépend étroitement de la température et de l'humidité, et de la concentration en oxygène de la phase gazeuse du sol (*in* GLINSKI & STEPNIEWSKI, 1985).

2. Conséquences

Il apparaît que les conditions d'alimentation en oxygène d'une semence dans un sol dépendent (en dehors des variations de température et de pression) :

- de la texture du sol,
- de son état structural (niveau de compacité, taille des éléments structuraux),
- de son état hydrique,
- du niveau de l'activité biologique.

Nous ne disposons pas de références sur le niveau de ces différents facteurs susceptibles d'entraîner une perturbation de la germination, en liaison avec les conditions d'alimentation en oxygène de la semence.

Seul l'effet de très forts potentiels de l'eau a été analysé de manière spécifique sur la germination de la betterave sucrière (HEYDECKER *et al.*, 1971 ; RENARD, 1974 ; AURA, 1975). Il n'a pas été étudié dans un milieu «sol», mais dans différents dispositifs expérimentaux (sur plaque de tension, sur papier plissé ou dans du sable). D'après ces travaux, le taux de germination diminue pour des forts potentiels de l'eau, supérieurs à -2 ou -0,2 kPa. On aurait, pour ces potentiels, la formation d'un film d'eau autour de la semence d'une épaisseur telle qu'il limiterait la diffusion de

l'oxygène jusqu'à la semence et perturberait la germination (AURA, 1975). DASBERG & MENDEL (1971) observent un effet équivalent des forts potentiels sur la germination de l'oryzopsis.

Pour ce qui est de la levée, on trouve des études concernant l'effet de l'état structural et hydrique du sol (AURA, 1975), l'effet de l'incorporation d'une source carbonée dans le sol (HAKANSON & VON POLGAR (1979 a et b) sur le radis), ou l'effet d'une croûte de battance (CALLEBAUT *et al.*, 1982), mais sans références quant au déroulement spécifique de la germination de la betterave sucrière. D'après DURRANT & SCOTT (1981), le taux de levée de la betterave sucrière est corrélé négativement à la quantité de pluies dans les trois jours qui suivent le semis (semis précoce en Angleterre).

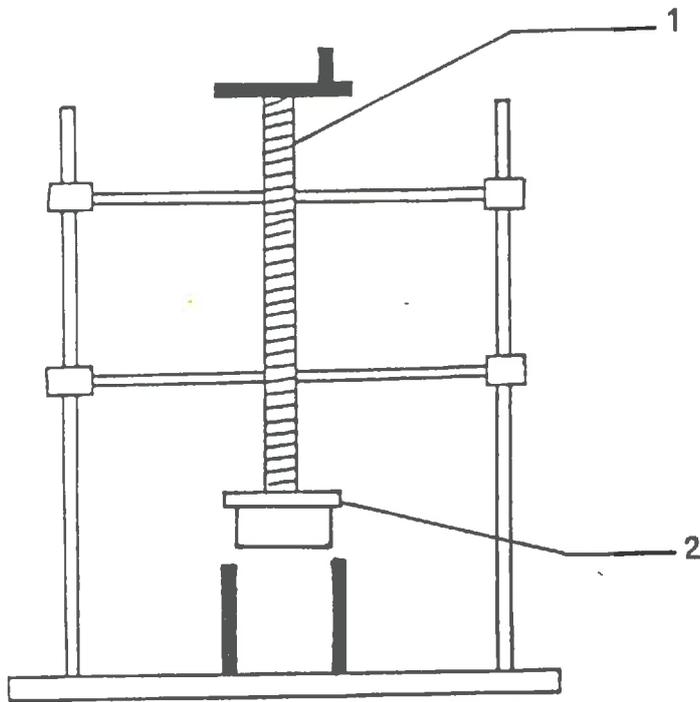
Dans beaucoup de travaux consacrés au déroulement de la levée en conditions d'hypoxie, le sol est caractérisé par l'ODR (Oxygen Diffusion Rate), ou vitesse de diffusion de l'oxygène, mesurée à l'aide d'une électrode au platine selon la méthode proposée par LEMON et ERICKSON (1952). La fiabilité de cet indicateur des conditions de diffusion de l'oxygène est contestée par certains auteurs (MCINTYRE, 1970), il ne serait bien adapté qu'à des conditions quasi-saturées et il ne permet d'estimer aucune variable ou paramètre nécessaire à la modélisation. Nous n'avons donc pas cherché à l'utiliser.

Il s'agit donc de se donner une gamme de variation *a priori* des conditions d'alimentation en oxygène de semences placées dans un milieu «sol». Des potentiels hydriques de plus de -2 kPa doivent être spécifiquement pris en compte.

Le potentiel de l'eau est aussi un des facteurs de la vitesse d'imbibition. Nous devons choisir un potentiel de l'eau minimal pour lequel l'imbibition n'est pas limitante puisque toutes nos références ont été établies en conditions hydriques optimales. D'après FORNSTOM & POCHOP (cité par FLEURY, 1987), la durée de la levée est minimale et stable entre -60 kPa et -10 kPa. D'après GUMMERSON (1986), la vitesse de germination est affectée à un potentiel de -200 kPa. En choisissant un potentiel minimal de travail de -20 kPa, nous devons donc nous situer dans le domaine où le potentiel n'est pas limitant.

Reste le problème du choix du ou des matériaux. La texture du sol n'est susceptible de modifier le coefficient de diffusion que dans une gamme de potentiels hydriques telle que le volume poral textural ne soit pas saturé en eau (en dehors de son effet sur l'évolution structurale du lit de semence). S'intéressant aux conditions hypoxiques donc essentiellement à des périodes humides, nous pouvons considérer que la porosité texturale est dans ces conditions saturée (sauf pour des sols

18A



18B

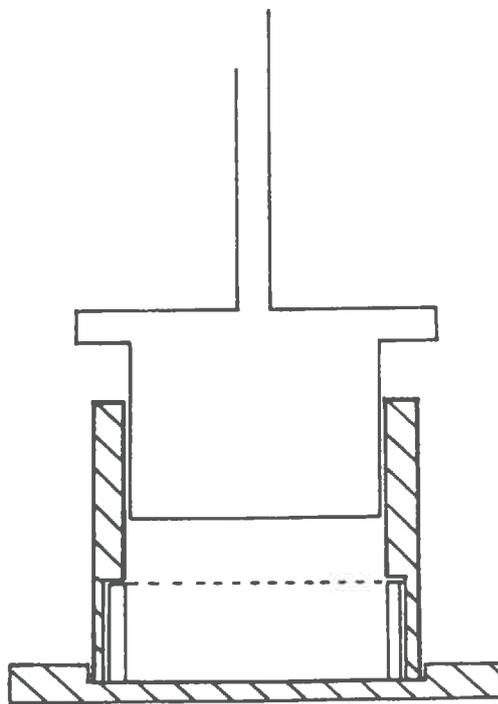


Figure 18 : Schéma du dispositif de fabrication des éprouvettes de sol.

A : Schéma général de la presse.

1 : vis sans fin

2 : piston

B : Détail de la cellule et du piston.

à texture très grossière). Nous ne prendrons donc pas en compte un effet texture du sol. Le matériau est choisi de telle manière qu'à un potentiel de -20 kPa, sa porosité texturale soit saturée.

B. Méthode de fabrication des éprouvettes de sol

1. Principes de la méthode

Les éprouvettes de sol sont obtenues par compactage standard, dans une cellule de volume constant (figures 18A et 18B), d'une quantité d'agrégats calculée suivant l'état structural visé compte tenu de leur humidité.

Les agrégats sont obtenus à partir de mottes naturelles par un tamisage à sec, et ils sont calibrés entre 2 et 3 mm ou entre 1 et 2 mm. Ils sont préalablement humectés sous vide à un potentiel très faible ($-0,3$ kPa) pendant 36 à 48 heures afin de saturer la porosité intra-agrégat. La réhumectation sous vide permet de saturer les agrégats sans modifier leur structure. Ils sont ensuite amenés à l'humidité souhaitée par une dessiccation ménagée sous gel de silice. L'établissement préalable de la courbe de retrait du matériau à partir des mêmes agrégats, et de la courbe «potentiel-humidité», permet de s'assurer que, à l'humidité correspondante au potentiel de -20 kPa, les agrégats restent saturés.

Fabriquer des éprouvettes de sol à partir d'agrégats calibrés entre 2 et 3 mm permet d'assimiler l'espace poral intra-agrégat à l'espace poral textural, et l'espace poral inter-agrégat à l'espace poral structural (FIES, 1978 ; STENGEL, 1979). Ainsi, en choisissant une humidité des agrégats dans leur domaine de saturation, la porosité libre à l'air est uniquement d'origine structurale. Vu les modalités de fabrication des éprouvettes et le potentiel choisi, elle a un taux de saturation nul au moment de la fabrication de l'éprouvette de sol. Le protocole permet donc la maîtrise de la répartition de la phase liquide et gazeuse entre le volume poral textural et structural.

La mise en équilibre d'une éprouvette de sol ainsi fabriquée sur une plaque de tension à différents potentiels permet ensuite de faire varier éventuellement le taux de saturation de la porosité structurale. L'éprouvette de sol est tout d'abord amenée à saturation totale (potentiel de l'eau nul), puis mise à l'équilibre au potentiel voulu.

Les dimensions de la cellule de compactage (cylindre de 7 cm de diamètre et de 2,4 cm de hauteur, avec un rapport du diamètre sur la hauteur de l'ordre de 3) permettent à la fois d'obtenir :

- une taille de l'éprouvette de sol représentative de l'environnement d'une semence et facilement manipulable,

- une éprouvette de sol *a priori* homogène vis à vis de la répartition du volume gazeux et isotrope vis à vis du processus de diffusion.

Enfin, un tel protocole permet la fabrication d'éprouvettes de sol sur lesquels il est possible de réaliser les tests de germination et la mesure du coefficient de diffusion (cf paragraphe III).

2. Réalisation pratique des tests de germination

Les caractéristiques du sol utilisé sont présentées dans le tableau 2 et sur les figures 19 A et B. C'est un limon argileux avec 26% d'argile. La courbe de retrait indique que l'humidité au point d'entrée d'air est d'environ 20%, elle correspond à un potentiel hydrique de -100 à -50 kPa. A un potentiel de -20 kPa, l'humidité est de 22%.

Le mode de calcul de la masse d'agrégats M_S pour fabriquer une éprouvette de sol d'indice des vides structuraux e_S est le suivant :

On a :

$$e_T = e_S + e_t \text{ avec :}$$

$$e_T = (V - V_S)/V_S = (V \cdot d_S / M_S) - 1$$

$$e_t = (d_S/d_{at}) - 1$$

On en déduit :

$$(4) \quad M_S = \frac{V \cdot d_S}{e_S + d_S/d_{at}}$$

Si à l'humidité pondérale choisie w les agrégats sont saturés, on a :

$$1/d_{at} = 1/d_S + w$$

donc

$$(5) \quad M_S = \frac{V \cdot d_S}{e_S + w \cdot d_S + 1}$$

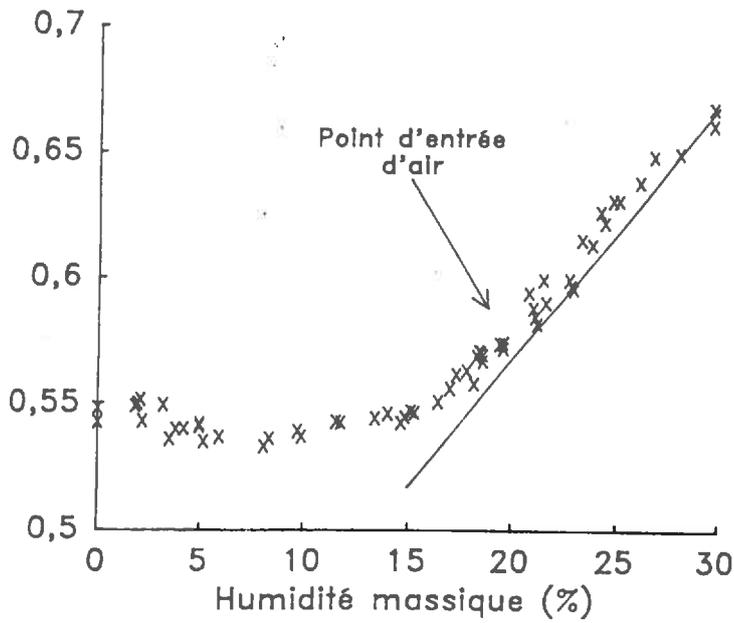
M_S ne dépend alors que de l'humidité et de l'indice des vides structuraux choisis.

Tableau 2 : Résultats de l'analyse du sol utilisé

granulométrie :	
argile	26,5%
limon fin	39,1%
limon grossier	17,4%
sable fin	14,8
sable grossier	2,2%
pH eau	8,3
Calcaire total	37,7%
CEC (méthode de METSON)	8,2 m.eq.p.100
Carbone organique (méthode ANNE)	0,8%
Matières organiques	1,4%

La densité de solide (d_s), déterminée par pycnométrie, est de 2,274.

1/(densité apparente
des agrégats)



Potentiel hydrique (kPa)
(en valeur absolue)

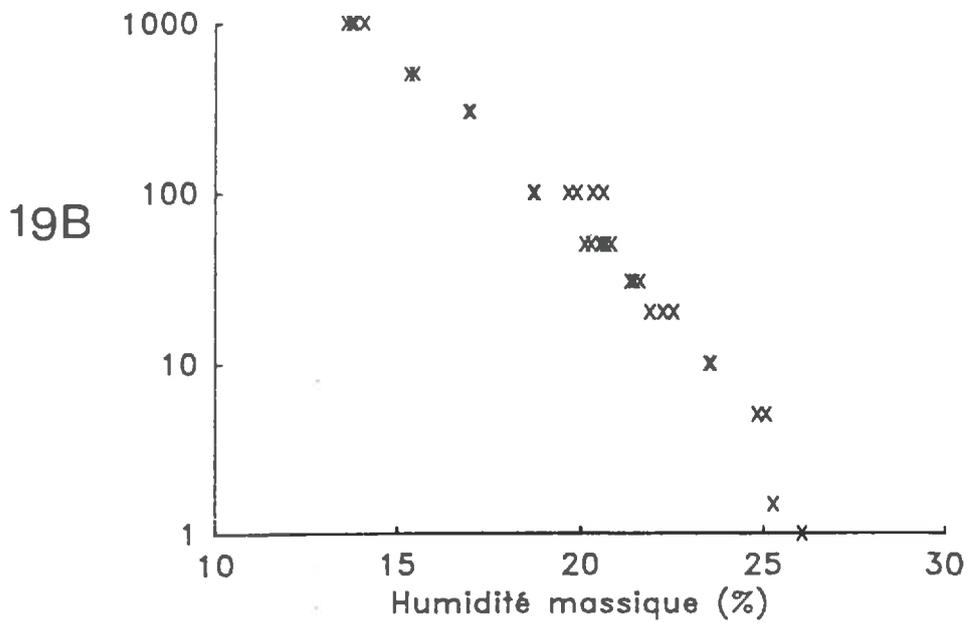


Figure 19 : Courbes caractéristiques du matériau utilisé (établies à partir d'agrégats de 2-3 mm)

A : Courbe de retrait (déterminée selon MONNIER *et al.*, 1973)

B : Courbe du potentiel hydrique en fonction de l'humidité massique

Le mode opératoire est le suivant :

- les agrégats sont amenés préalablement à l'humidité choisie, puis déposés pendant 24 à 48 heures dans une boîte hermétique afin d'homogénéiser l'humidité entre les agrégats.
- la moitié de la masse calculée d'agrégats M_s est introduite dans le cellule de compactage.
- la surface est nivelée manuellement et 15 semences sont déposées, de telle manière que chaque semence ait un volume de sol disponible équivalent.
- la moitié restante de la masse calculée d'agrégats est ajoutée.
- l'éprouvette de sol est constituée par compactage.

Une fois le piston enlevé, il y a une légère relaxation en hauteur de l'éprouvette de sol (d'environ 0,5 mm), qui modifie l'indice des vides structuraux réel de l'éprouvette de sol (supérieur de 0,03 en moyenne à l'indice visé).

Une fois l'éprouvette de sol fabriquée :

- soit elle est mise dans une boîte hermétique de grand volume afin de limiter le dessèchement des agrégats tout en évitant le confinement. L'éprouvette est posée sur un anneau percé afin que les conditions aux limites soient identiques sur les deux faces circulaires du cylindre.
- soit elle est introduite dans une boîte hermétique de volume intérieur égal au volume de l'éprouvette, de telle manière que l'on obtienne une éprouvette de sol totalement confinée.
- soit elle est mise en équilibre, après saturation préalable à un potentiel nul, sur une plaque de tension à différents potentiels hydriques (-2 ou -1 kPa). Dans ces conditions, l'éprouvette de sol est fabriquée avec des agrégats amenés à un potentiel de -5 kPa (potentiel maximal auquel les agrégats restent manipulables).

L'éprouvette de sol est détruite pour permettre l'observation du nombre de semences germées. A chaque date d'observation, le taux de germination est calculée sur trois à quatre éprouvettes de sol, soit sur au moins 45 semences. Lorsque la germination n'a été observée qu'à une seule date, l'observation a eu lieu au bout de 4 jours : c'est le temps nécessaire pour que, en conditions optimales, le taux maximum de germination (de l'ordre de 95%) soit atteint.

Tableau 3 : Présentation de la gamme de variation des situations étudiées

niveau de compacité	variation de e_s entre 0 et 1	
confinement du milieu	NON	OUI
potentiel hydrique (kPa)	-20 kPa	-2 ou -1 kPa
diamètre des agrégats	2-3 mm	1-2 mm ou 2-3 mm
activité biologique du sol	faible	forte
type de SITUATION	S1	S2
		S1
		S2
		faible ou forte
		-20 kPa
		2-3 mm
		2-3
		faible ou forte
		S1
		S2

3. Présentation des situations étudiées

Le tableau 3 indique l'ensemble des situations étudiées. Nous avons cherché à créer deux grands types de conditions expérimentales :

SITUATIONS S1 :

Nous cherchons à privilégier l'effet «diffusion gazeuse» par rapport à la consommation d'oxygène de la semence, en travaillant sans fonction puits à oxygène d'origine microbienne importante (donc *a priori* sans une forte «compétition» pour l'oxygène entre la semence et la biomasse), et en milieu non confiné (donc sans que la quantité d'oxygène disponible soit limitée).

Ces situations sont créées en faisant varier le niveau de compacité des éprouvettes de sol (l'indice des vides structuraux peut varier entre 0 et 1), le diamètre des agrégats et le potentiel hydrique.

A un potentiel de -20 kPa, le taux de saturation du volume poral structural est nul, et dans ces conditions, la taille des éléments structuraux ne devrait pas avoir d'effet important sur la diffusion. Nous n'avons travaillé qu'avec des agrégats de 2-3 mm de diamètre qui sont les plus faciles à manipuler.

A un potentiel de -2 kPa ou -1 kPa, le taux de saturation du volume poral structural peut ne pas être nul. Dans ce cas, nous avons fait varier la taille des agrégats (diamètre de 1-2 mm ou de 2-3 mm).

Le sol a été prélevé en profondeur. Sa teneur en matière organique est faible, et son activité biologique devrait être faible. L'éprouvette n'est pas confinée.

SITUATIONS S2 : en plus des variations de coefficient de diffusion apparent de l'oxygène, nous cherchons à faire varier :

- soit la quantité d'oxygène disponible par semence et les conditions aux limites de l'éprouvette de sol, c'est-à-dire création d'un milieu confiné (condition de flux d'oxygène nul sur les bords de l'éprouvette de sol).
- soit le niveau de la fonction puits à oxygène d'origine microbienne. Une forte activité biologique est induite par addition d'une source carbonée rapidement dégradable, en l'occurrence du glucose. Le glucose est ajouté aux agrégats après qu'ils aient été amenés au potentiel hydrique choisi.

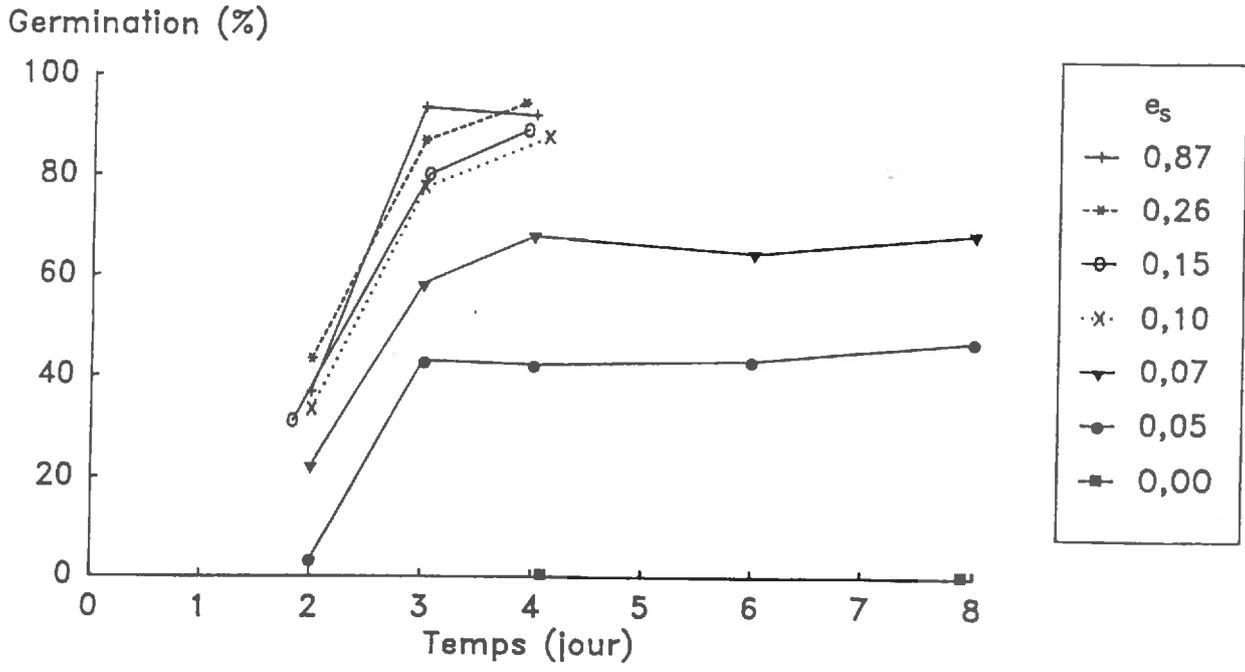


Figure 20 : Cinétique de germination en fonction de l'indice des vides structuraux (e_s) (potentiel hydrique de -20 kPa).

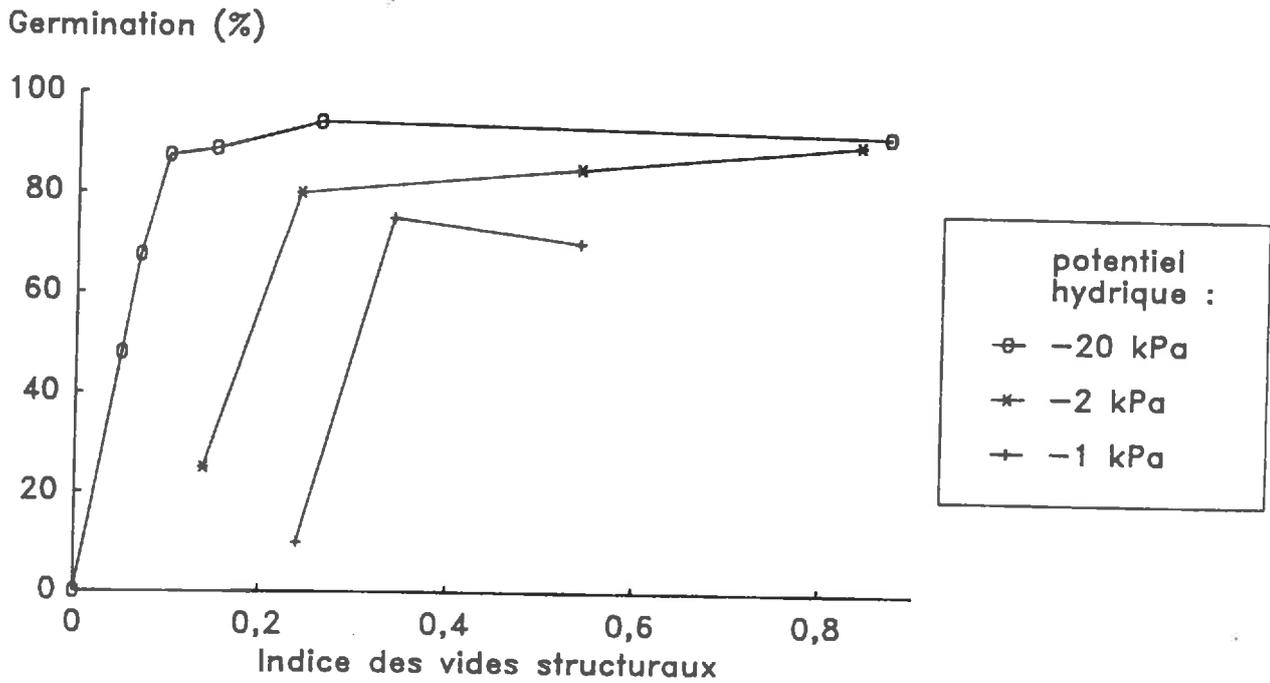


Figure 21 : Taux de germination après 4 jours en fonction de l'indice des vides structuraux et du potentiel hydrique (agrégats de 2-3 mm).

Remarque : les conditions aux limites des éprouvettes de sol à -20 kPa et celles à -2 ou -1 kPa sont différentes.

C. Résultats des tests de germination

1. SITUATIONS S1

a. Potentiel hydrique de -20 kPa

La figure 20 présente la cinétique de germination pour des indices des vides structuraux variant entre 0 et 1. Il apparaît que tant que l'indice des vides structuraux est plus grand que 0,1, il est difficile de mettre en évidence une perturbation de la germination.

Pour un indice des vides structuraux supérieur à 0,2, le taux de germination après 4 jours est équivalent au maximum de germination obtenu sur papier plissé.

Pour un indice des vides structuraux compris entre 0,1 et 0,2, le taux de germination après 3 ou 4 jours est légèrement plus faible que celui pour des indices supérieurs.

Pour un indice des vides structuraux plus faible que 0,1, le taux de germination est plus faible, quelle que soit la date d'observation. Dans ces conditions, même au bout de 8 jours, une partie des semences n'a toujours pas germé.

Si l'indice des vides structuraux est nul, ce qui signifie, pour nos conditions expérimentales, que le milieu est saturé ($T_t = 100\%$ et $V_S = 0$), le taux de germination est nul même après 8 jours.

Nous remarquons cependant que, quel que soit l'indice des vides structuraux (et s'il n'est pas nul), le taux de germination le plus élevé est atteint au bout de 4 jours : le temps moyen de germination (égale à la moyenne des temps de germination de chaque semence) ne semble pas modifié par l'état structural de l'éprouvette de sol (figure 20).

b. Potentiel hydrique de -2 ou -1 kPa

La figure 21 indique le taux de germination après 4 jours pour trois niveaux de potentiel hydrique (-20, -2 ou -1 kPa) en fonction de l'indice des vides structuraux et pour une taille d'agrégats de 2 à 3 mm de diamètre.

A un potentiel de -2 kPa, la germination ne semble perturbée que pour un indice des vides structuraux plus petit que 0,8. Pour un indice des vides structuraux plus faible que 0,6 et dans la gamme des potentiels étudiés, plus le potentiel est élevé, plus, à un indice des vides structuraux donné, le taux de germination est faible.

La figure 22 met en évidence l'effet de la taille des agrégats pour un potentiel hydrique de -2 kPa ou -1 kPa. Dans les deux cas, le taux de germination observé dans les éprouvettes de sol

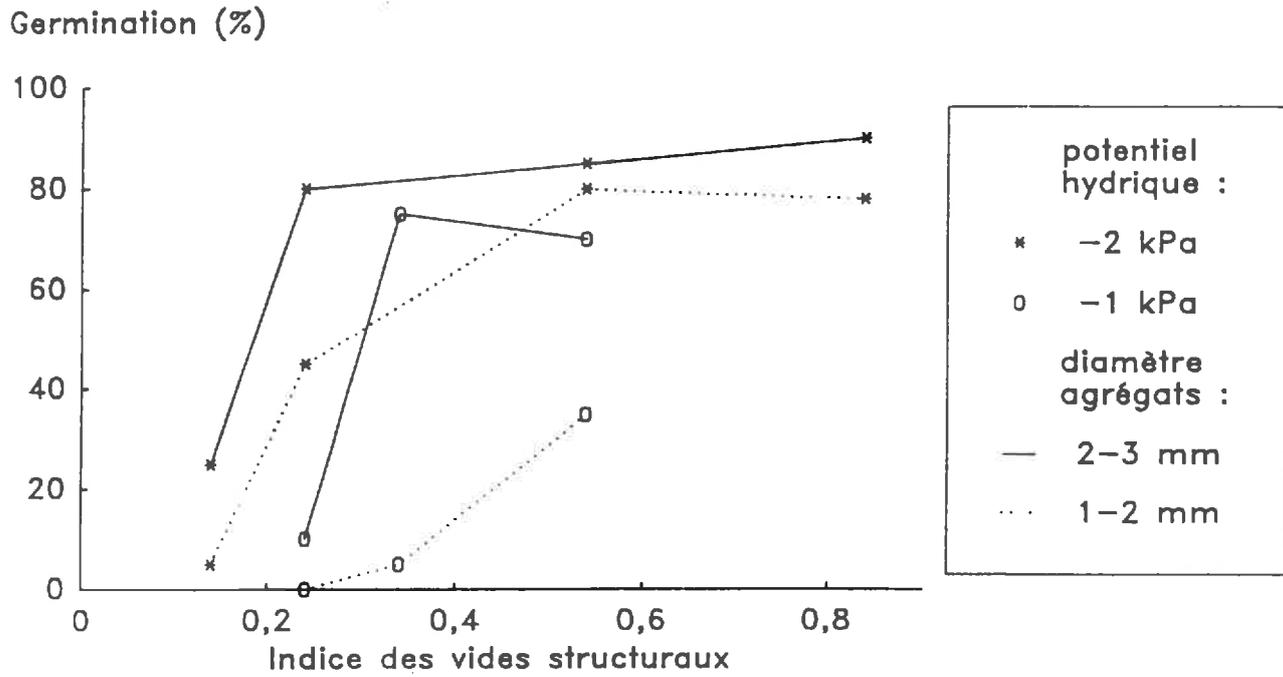


Figure 22 : Taux de germination après 4 jours pour de forts potentiels hydriques (-2 ou -1 kPa) en fonction de l'indice des vides structuraux et du diamètre des agrégats.

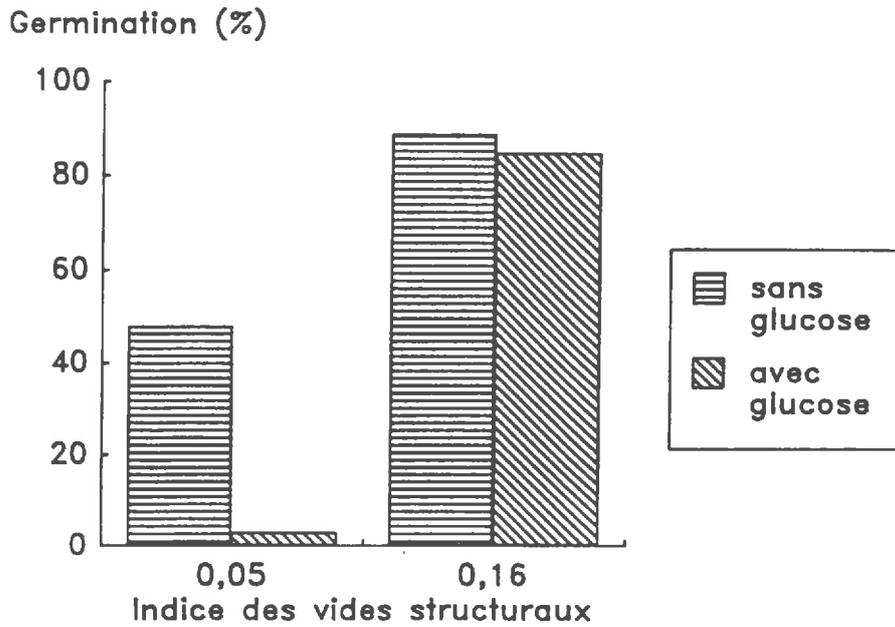


Figure 23 : Effet de l'activité biologique du sol sur le taux de germination après 4 jours (milieu non confiné).

constituées d'agrégats de 1-2 mm de diamètre est plus faible que dans celles constituées d'agrégats de 2-3 mm de diamètre.

2. SITUATIONS S2

La figure 23 indique l'effet d'une addition de glucose aux agrégats devant induire une forte activité biologique dans les éprouvettes de sol en milieu non confiné (à un potentiel de -20 kPa). Pour un indice des vides structuraux de 0,15, le taux de germination est équivalent avec ou sans glucose. Par contre, pour un indice des vides structuraux de 0,05, la germination est pratiquement inhibée en présence de glucose.

La figure 24 indique l'effet d'un confinement des éprouvettes de sol, sans ajout de glucose aux agrégats. Il apparaît que si l'indice des vides structuraux est plus grand que 0,2 (à un potentiel de -20 kPa), la germination n'est pas perturbée. Pour un indice des vides structuraux plus faible que 0,2, le taux de germination en milieu confiné est plus faible qu'en milieu non confiné.

Si du glucose est ajouté aux agrégats et si l'éprouvette de sol est confinée, la germination est inhibée pour des indices des vides structuraux de 0,15 ou 0,05 (tableau 4). Le tableau 4 récapitule les principaux résultats des situations S2.

3. Conclusion

Par variation de l'état structural (indice des vides structuraux et taille des agrégats) et hydrique (niveau de potentiel hydrique) des éprouvettes de sol et pour une activité biologique *a priori* faible, nous avons donc obtenu une large gamme de comportements en phase de germination : germination totalement inhibée, cinétique de germination équivalente à celle obtenue en conditions optimales, et comportements intermédiaires. Cependant, il apparaît que dans nos conditions expérimentales, la germination n'est généralement perturbée que dans des conditions extrêmes, c'est-à-dire une forte compacité (moins de 0,1 d'indice des vides structuraux à -20 kPa), ou un fort potentiel hydrique (supérieur à -2 kPa).

En milieu non confiné, l'addition de glucose ne modifie le comportement en phase de germination que pour un indice des vides structuraux faible (inférieur à 0,15).

Le confinement du milieu ne modifie la germination que pour un indice des vides structuraux plus faible que 0,2, sauf si du glucose a été ajouté aux agrégats.

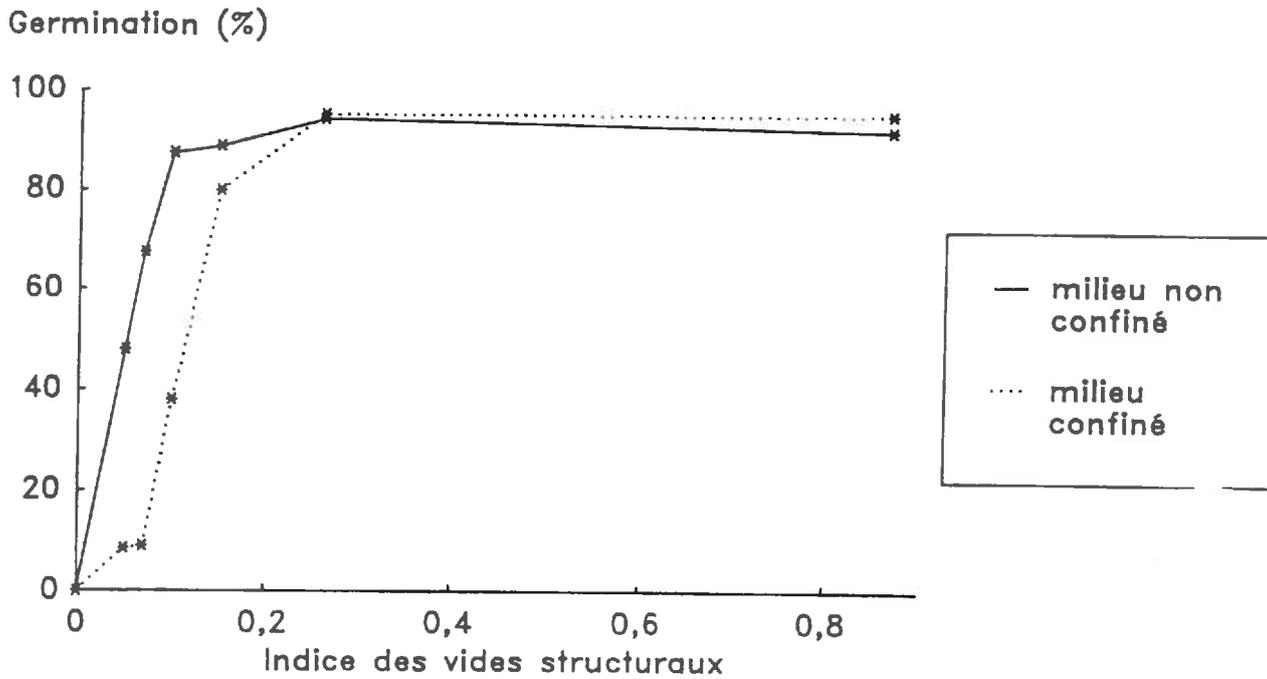


Figure 24 : Effet du confinement du milieu sur le taux de germination après 4 jours en fonction de l'indice des vides structuraux (potentiel hydrique de -20 kPa, activité biologique faible).

Tableau 4 : Taux de germination de la betterave sucrière après quatre jours, en fonction de l'indice des vides structuraux, du confinement du milieu et d'un éventuel ajout de glucose aux agrégats.

		indice des vides structuraux		
		0.05	0.16	0.27
milieu confiné	addition de glucose			
	non	48%	89%	94%
oui	non	7%	80%	95%
	oui	0	0	

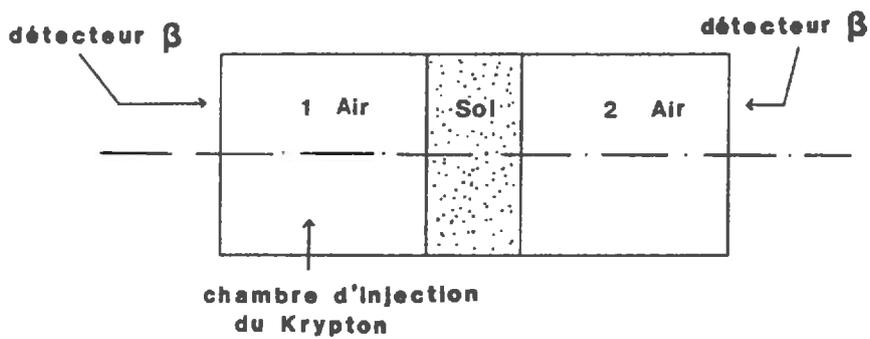
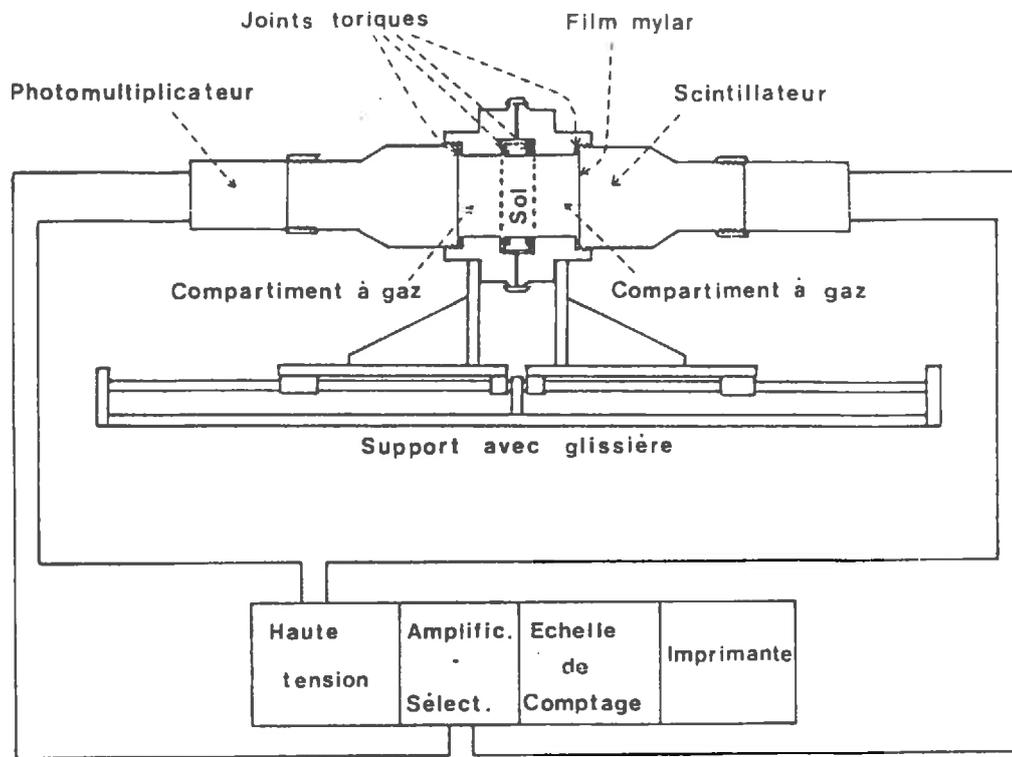


Figure 25 : Dispositif de mesure du coefficient de diffusion et de la porosité de transfert.

II. CARACTERISATION DES EPROUVETTES DE SOL VIS-A-VIS DES TRANSFERTS GAZEUX PAR DIFFUSION

A. Mesure des paramètres physiques de la diffusion gazeuse : coefficient de diffusion relatif et porosité de transfert

1. La méthode employée

Nous avons utilisé le dispositif mis au point par BALL *et al.* (1981) (figure 25A) dont le principe de base est le suivi de la diffusion d'un traceur radioactif au travers de l'échantillon de sol placé dans une cellule close. L'éprouvette de sol, fabriquée exactement de la même manière que celle devant servir au test de germination au sein d'un anneau métallique, est introduite au milieu d'une cellule cylindrique qui peut s'ouvrir par un système à glissières. L'étanchéité de la cellule est assurée par des joints toriques, préalablement graissés avant chaque mesure. On a donc un échantillon de sol entouré de deux chambres gazeuses (figure 25B).

A $t = 0$, une faible quantité de gaz contenant du Krypton radioactif (^{85}Kr) (environ 1 cm^3) est introduite dans une des deux chambres à l'aide d'une seringue par un septum. Le ^{85}Kr est un émetteur β ; les radiations β sont comptées par l'intermédiaire de l'ensemble scintillateur-photomultiplicateur pendant un intervalle de temps fixé en début d'expérience, variable en fonction de la durée probable de l'expérience (en pratique il varie entre 10 et 1000 secondes). Le gaz diffuse de la chambre d'injection (chambre 1) à travers l'échantillon de sol vers la chambre de réception (chambre 2), et on suit l'évolution de la quantité de Krypton dans chaque chambre, par un comptage du nombre d'électrons émis, jusqu'au moment où l'équilibre entre les deux chambres est pratiquement atteint. Un exemple d'évolution typique de la quantité de Krypton dans les deux chambres est présenté sur la figure 26.

Le coefficient de diffusion et la porosité de transfert sont ensuite estimés à l'aide d'une méthode mise au point par BRUCKLER *et al.* (1988).

Ces auteurs appliquent les lois de la diffusion gazeuse au système «chambre1-sol-chambre2» en considérant l'éprouvette de sol homogène et isotrope. Ce logiciel associe un programme de résolution numérique des équations aux dérivées partielles de transfert à un programme d'estimation non-linéaire des paramètres à estimer, où la somme des carrés des écarts entre les comptages calculés et observés dans chaque chambre à chaque temps de mesure est minimisée.

Nombre de coups/s

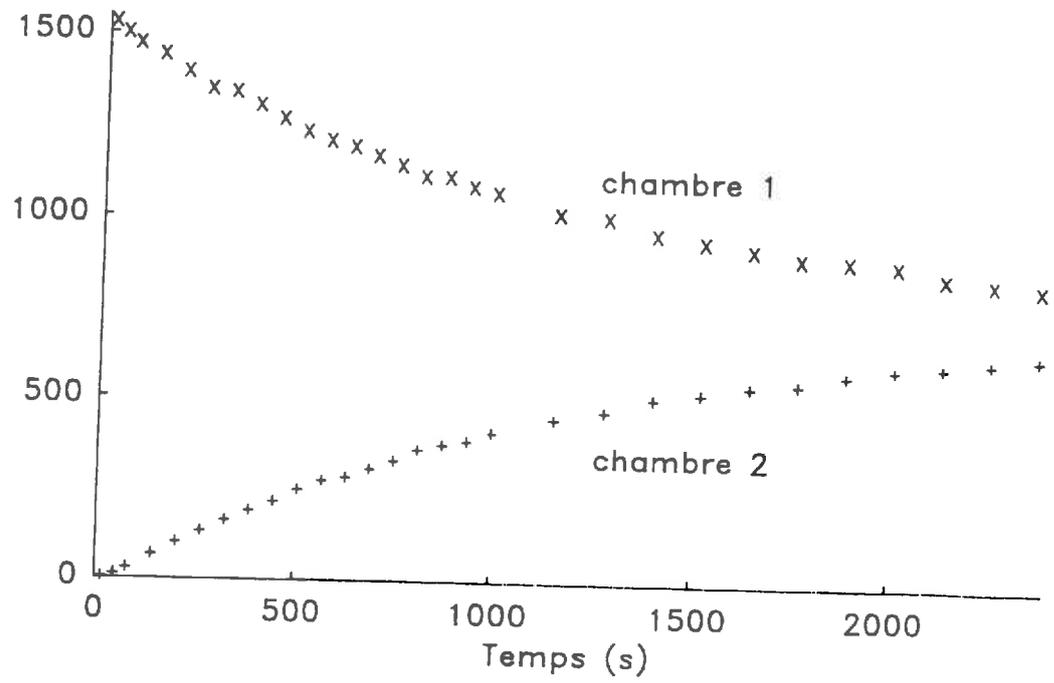


Figure 26 : Exemple d'évolution du taux de comptage mesuré dans chaque chambre au cours du temps (cas d'une éprouvette de sol avec un indice des vides de 0,27 à un potentiel hydrique de -20 kPa).

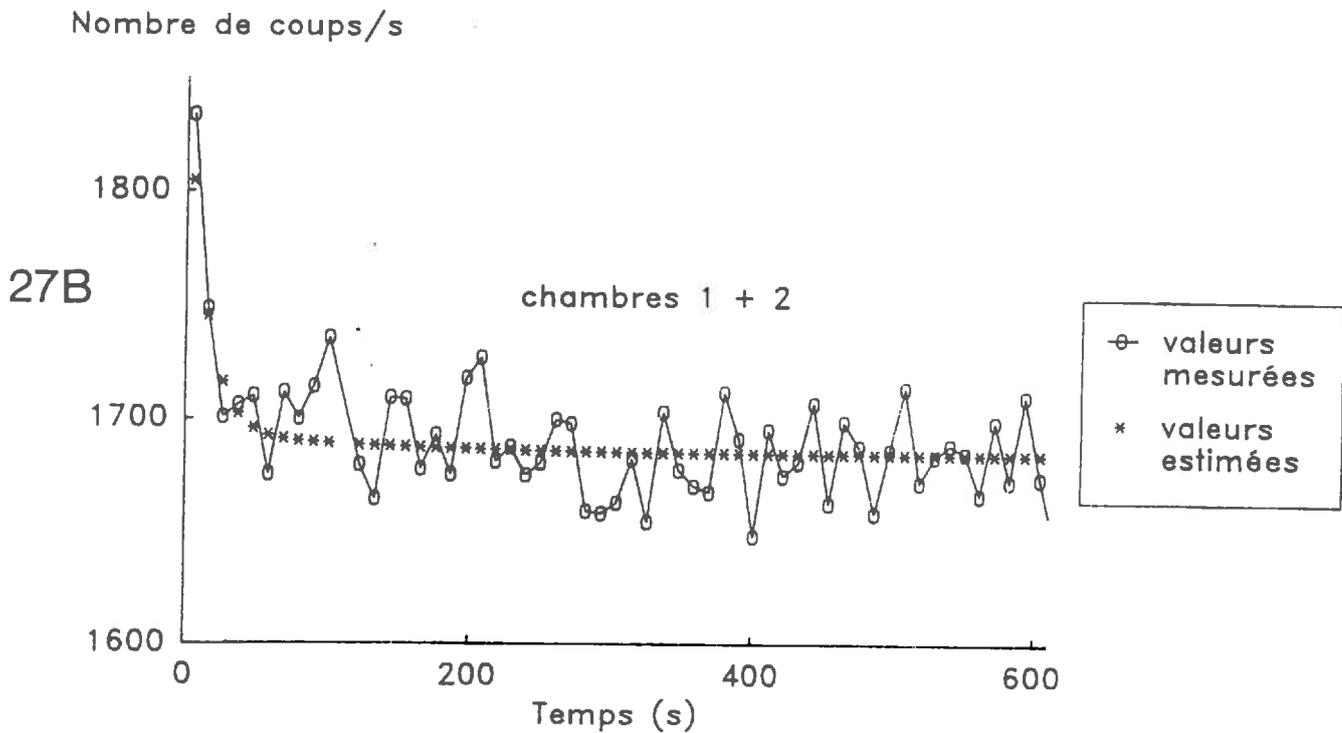
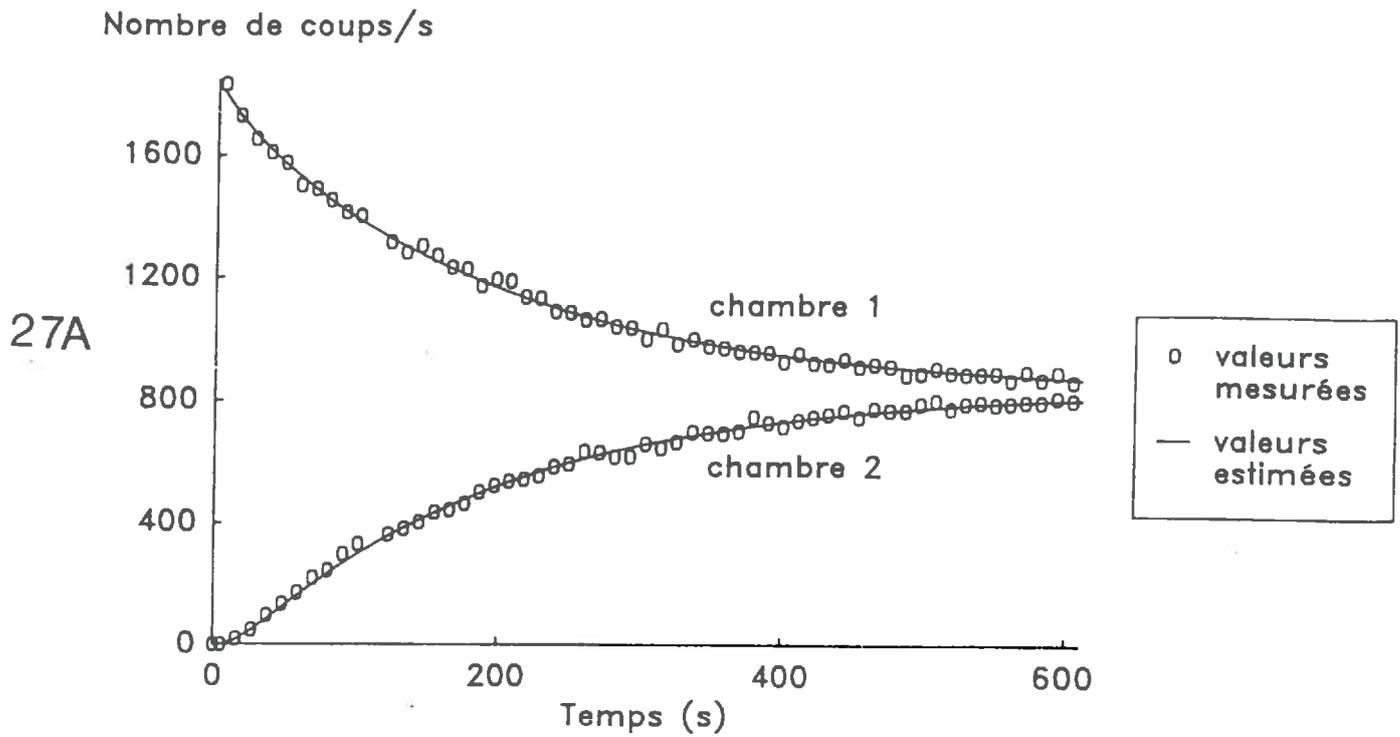


Figure 27 : Exemple de valeurs de taux de comptage mesurées et estimées par le logiciel, dans chacune des chambres (A), ou pour la somme des deux chambres (B).

(cas d'une éprouvette de sol avec un indice des vides de 0,88 et un potentiel de -20 kPa ;

$$D(\text{estimé})/D_0 = 2,1 \cdot 10^{-1} \text{ et } N(\text{estimé}) = 31\%.$$

Remarque : l'échelle du nombre de coups/s est différente entre les figures A et B

La procédure est la suivante :

- on indique au logiciel une valeur initiale des paramètres à estimer, choisie empiriquement.
- la partie numérique du logiciel recalcule l'évolution des comptages dans chaque chambre, compte tenu des paramètres choisis.
- la partie «estimation non linéaire» calcule la somme des carrés des écarts entre comptages observés et estimés par le modèle, puis fait varier la valeur des paramètres.
- la partie numérique du logiciel recalcule de nouveau l'évolution des comptages dans chaque chambre, compte tenu des nouveaux paramètres choisis.
- etc ..., jusqu'au moment où la somme des carrés des écarts devient stable. On obtient alors la valeur du coefficient de diffusion et de la porosité de transfert qui minimise la somme des carrés des écarts entre comptages observés et calculés.

Les figures 27 A et B montrent un exemple d'ajustement obtenu, tant en ce qui concerne l'évolution des comptages dans les deux chambres (figure 27 A), que l'évolution de la somme des comptages des deux chambres (figure 27 B).

Un des problèmes du dispositif de mesure et du logiciel associé est le fait que les conditions initiales dans la cellule sont inconnues. En effet, en raison des conditions d'injection, on ne connaît ni la quantité précise de ^{85}Kr injectée et son activité, ni la répartition du krypton dans la cellule à l'instant qui suit l'injection. Dans le logiciel, à $t = 0$, la concentration en krypton est considérée comme uniforme dans la chambre d'injection et nulle partout ailleurs. La concentration initiale en krypton dans la chambre d'injection est estimée par le modèle, de la même manière que les deux autres paramètres à estimer.

L'émission de radiations β est un processus aléatoire : BRUCKLER *et al.* (1988) ont montré par simulation que la variabilité aléatoire de chaque comptage n'entraînait pas de variabilité importante du coefficient de diffusion estimé : pour un D/D_0 à estimer de 0,068, le D/D_0 estimé varie entre 0,067 et 0,069. Il n'en est pas de même pour la porosité de transfert : pour une porosité de transfert à estimer de 24,5% la porosité de transfert estimée varie entre 22,5% et 27,5%. Les auteurs soulignent qu'une autre source de variabilité de la porosité de transfert estimée pourrait être liée au mode de prise en compte des conditions initiales du fait qu'elles sont précisément inconnues.

2. Estimation du coefficient de diffusion

Les tableaux 5 A et 5 B présentent la variabilité du coefficient de diffusion et de la porosité de transfert estimées entre différentes répétitions d'une même éprouvette de sol, ou entre éprouvettes de sol de mêmes caractéristiques (le résultats concernant la porosité de transfert N

Tableau 5 : Variabilité de l'estimation du coefficient de diffusion relatif (D/D_0) et de la porosité de transfert (N) :

A : entre 6 mesures effectuées sur une même éprouvette de sol

B : entre 4 mesures effectuées sur quatre éprouvettes différentes de même caractéristiques

L'indice des vides structuraux des éprouvettes de sol est de 0,55 et le potentiel hydrique est de -20 kPa.

D/D_0	N
0,080	0,142
0,080	<u>0,124</u>
0,079	<u>0,190</u> A
0,079	0,159
0,078	0,159
0,078	0,132

D/D_0	N
0,077	0,125
0,077	0,100% B
0,076	<u>0,099</u>
0,076	<u>0,163</u>

Les valeurs soulignées correspondent au minima et maxima.

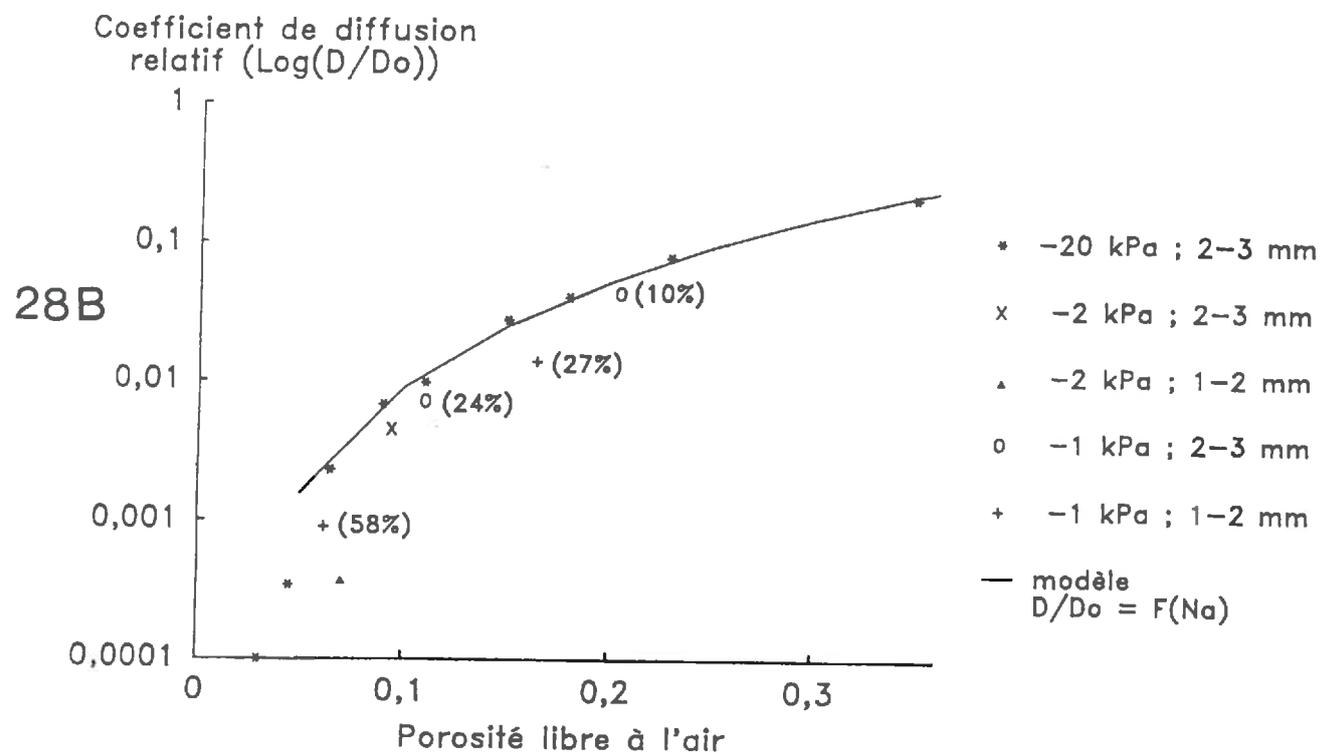
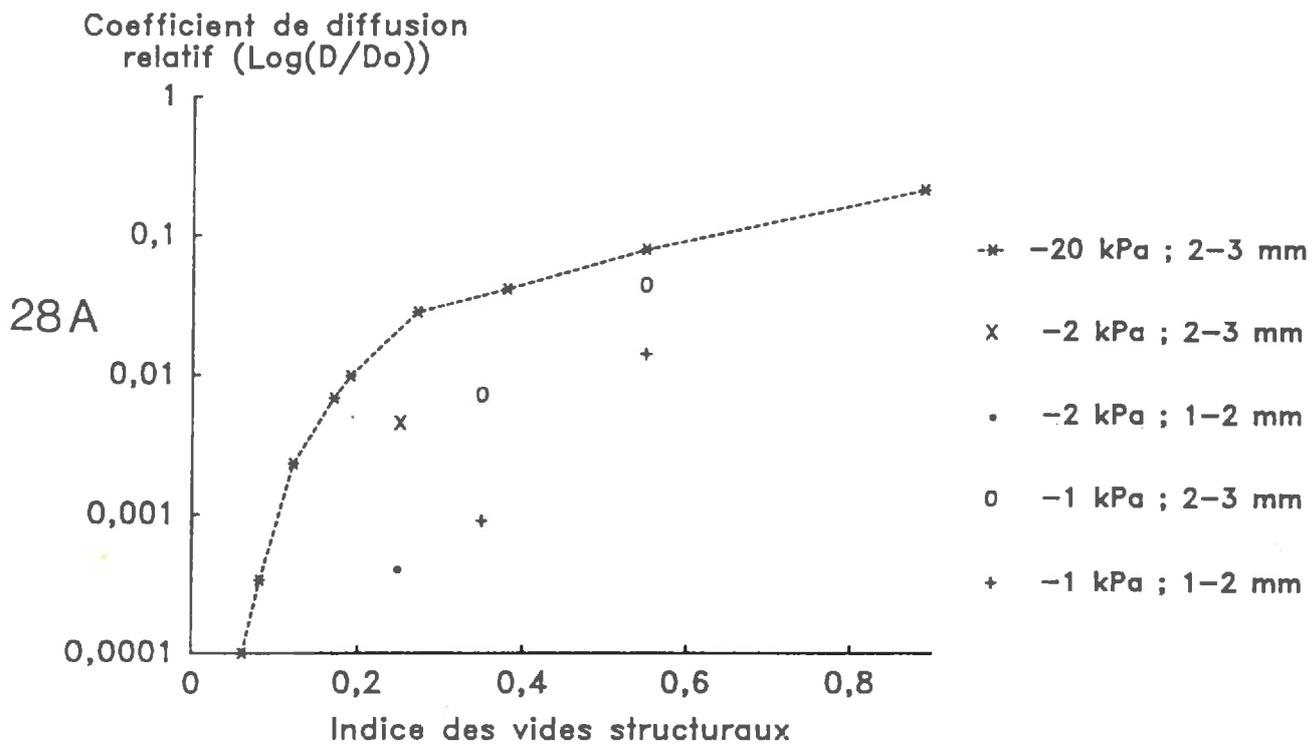


Figure 28 : Coefficient de diffusion relatif en fonction :

A : des paramètres d'états physiques des éprouvettes de sol (indice des vides structuraux, diamètre des agrégats, potentiel hydrique).

B : de la porosité libre à l'air des éprouvettes de sol.

Le chiffre entre parenthèses indique le taux de saturation du volume poral structural.

$$D/D_0 = F(N_a) = \alpha \cdot N_a^\beta \quad (\text{ajustement})$$

seront analysés dans le paragraphe suivant). Dans les deux cas, la variabilité est faible et d'un ordre de grandeur équivalent à celui estimé par BRUCKLER *et al.* (1988). L'ensemble de la chaîne «dispositif de fabrication de l'éprouvette de sol, dispositif de mesure et procédure d'estimation du coefficient de diffusion» permet donc d'obtenir une estimation stable et reproductible du coefficient de diffusion d'éprouvettes de sol aux caractéristiques physiques données.

Les figures 28 A et B présentent la valeur du coefficient de diffusion relatif pour différentes caractéristiques physiques des éprouvettes de sol utilisées pour les tests de germination (figure 28A), ou en fonction de la porosité libre à l'air (figure 28B).

Pour les éprouvettes de sol avec un potentiel hydrique de -20 kPa qui, dans nos conditions expérimentales, ont un taux de saturation de la porosité structurale nul, et de porosité libre à l'air de plus de 5%, nous pouvons ajuster la relation «coefficient de diffusion relatif-porosité libre à l'air» à différentes fonctions mathématiques présentées dans la littérature qui sont d'origine strictement empirique (CURRIE, 1960 ; BAKKER & HIDDING, 1970 ; PAPENDICK & RUNCKLES, 1965 ; STEPNIEWSKI, 1981). Il est *a priori* justifié de ne faire l'ajustement que sur un certain nombre de points, ceux pour lesquels le volume poral libre à l'air est *a priori* continue.

On obtient :

$$(6) \quad D/D_0 = N_a^\beta \text{ avec } \beta = 1,62$$

ou

$$(7) \quad D/D_0 = \alpha N_a^\beta \text{ avec } \alpha = 3,22 \text{ et } \beta = 2,55$$

Le coefficient de diffusion relatif des éprouvettes de sol avec un potentiel hydrique de -2 ou -1 kPa est systématiquement plus faible, à une même porosité libre à l'air, que celui des éprouvettes de sol avec un potentiel de -20 kPa. Dans le cas du potentiel de -1 kPa, le taux de saturation du volume poral structural est indiqué sur la figure 28 B. Il apparaît qu'une partie de l'espace poral structural est donc saturée à -1 kPa, contrairement à un potentiel de -20 kPa. On a alors probablement à -1 kPa des ménisques d'eau entre agrégats qui entraînent une diminution du coefficient de diffusion.

Les éprouvettes de sol d'indice des vides structuraux 0,1 à -2 kPa, ou 0,2 à -1 kPa ont un coefficient de diffusion nul, ou tellement faible qu'il n'est pas possible de l'estimer.

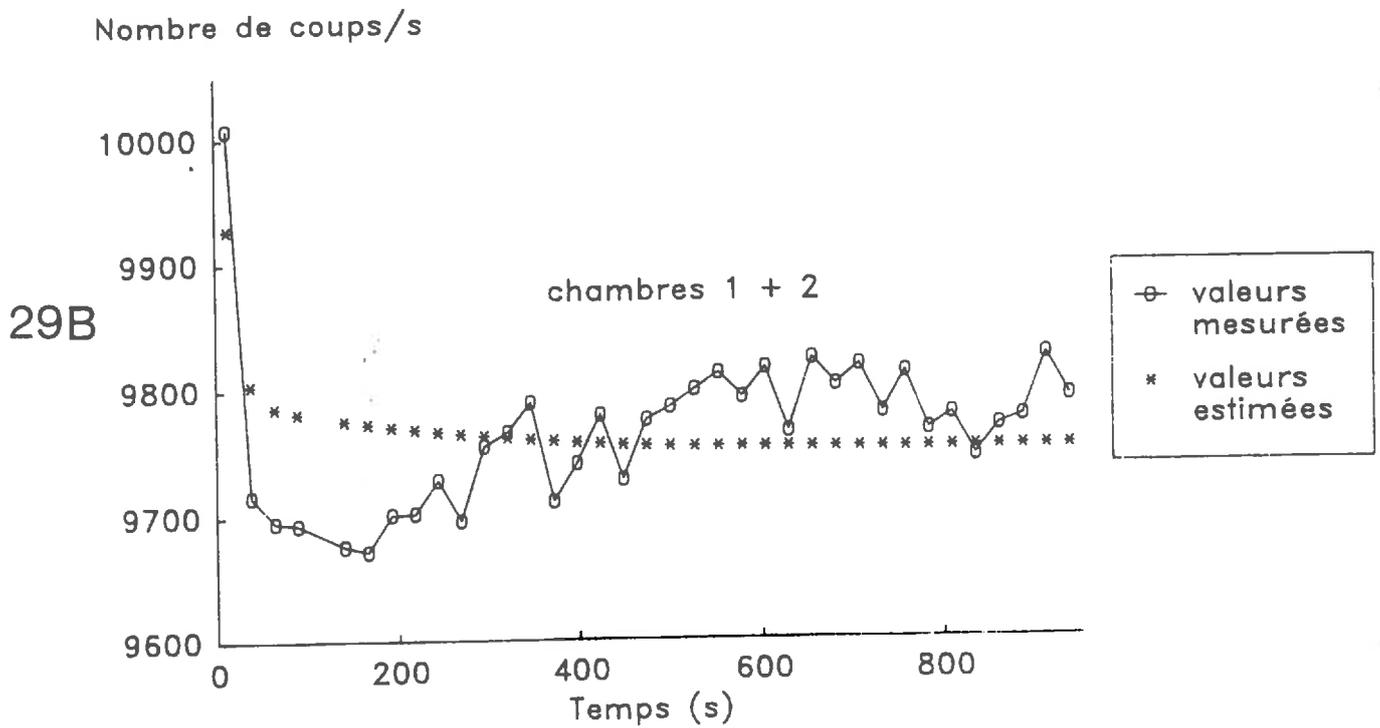
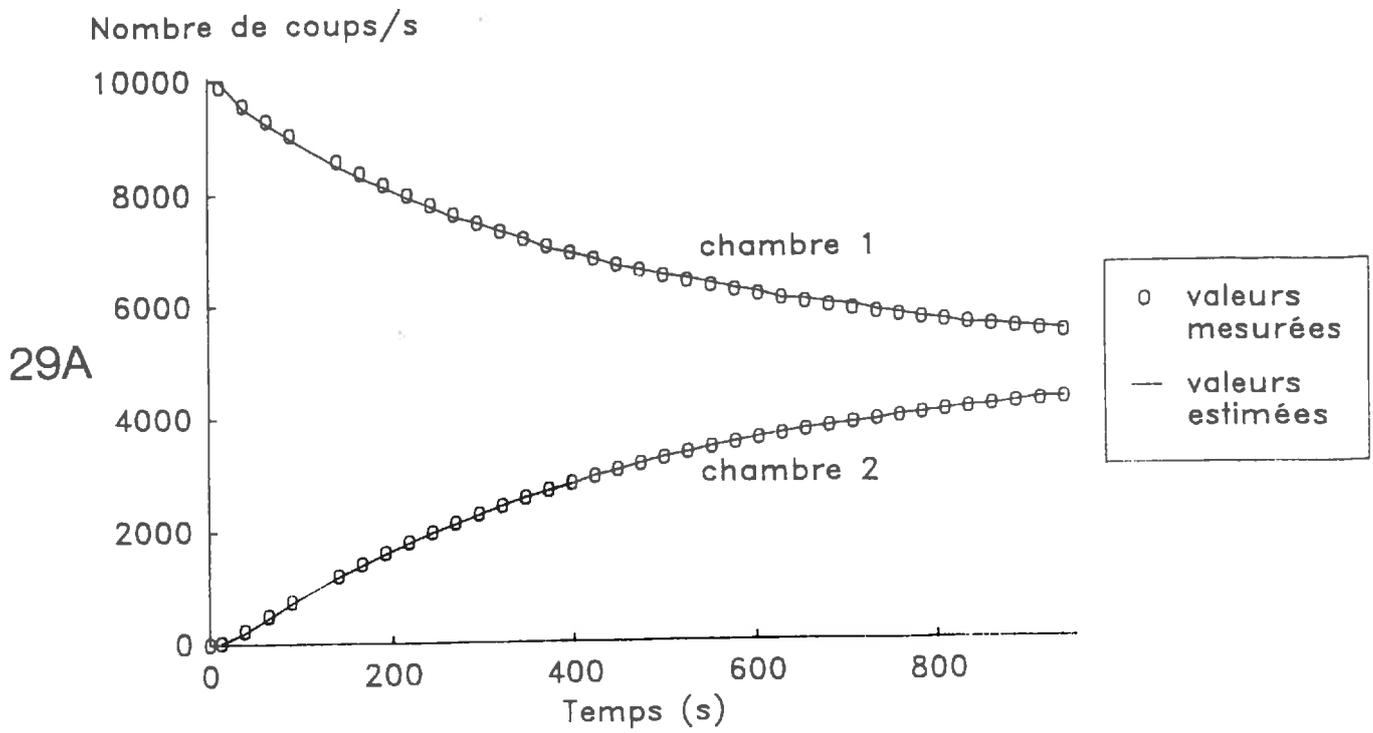


Figure 29 : Valeurs de taux de comptage mesurées et estimées par le logiciel, dans chacune des deux chambres (A), ou pour la somme des deux chambres (B), dans le cas d'une éprouvette de sol avec un indice des vides de 0,55 et un potentiel de -20 kPa ($D(\text{estimé})/D_0 = 8.10^{-2}$ et $N(\text{estimé}) = 12\%$).

Remarque : l'échelle du nombre de coups/s est différente entre les figures A et B

3. Estimation de la porosité de transfert

De la même manière que pour le coefficient de diffusion, nous avons cherché à estimer la variabilité de l'estimation de la porosité de transfert entre répétitions d'une même éprouvette de sol, ou entre éprouvettes de sol de mêmes caractéristiques physiques (tableau 5). Il apparaît que dans les deux cas la variabilité est forte, et qu'elle est supérieure à celle uniquement liée au processus aléatoire d'émission radioactive.

Un exemple d'estimation est présenté sur les figures 29 A et B. La figure 29 A montre que l'ajustement est satisfaisant, le coefficient de corrélation entre taux de comptages mesurés et estimés est de 1. La figure 29 B montre cependant que l'évolution de la somme des comptages mesurés dans les deux chambres au cours du temps ne suit pas la cinétique typique présentée sur la figure 27 B. La somme des comptages diminue puis réaugmente, phénomène dont le modèle ne peut pas rendre compte. Lors de l'injection, une partie du krypton pourrait se trouver introduite dans l'échantillon de sol, notamment du fait de phénomènes convectifs. Les conditions initiales ne correspondraient alors plus à celles imposées au modèle (le krypton injecté est uniquement dans la chambre d'injection). La mauvaise maîtrise des conditions d'injection du krypton pourrait donc expliquer la forte variabilité observée de l'estimation de la porosité de transfert. Remarquons que les conditions d'injection du krypton n'ont pas d'effet notable sur l'estimation du coefficient de diffusion.

Contrairement à l'estimation du coefficient de diffusion, l'estimation de la porosité de transfert s'avère donc très sensible aux conditions de l'expérience.

Sur la figure 30 est représentée la porosité de transfert estimée en fonction de la porosité libre à l'air mesurée sur les éprouvettes de sol au potentiel hydrique de -20 kPa. D'une part, en comparant la position des points par rapport à la bissectrice, il apparaît que la porosité de transfert estimée, compte tenu de l'erreur aléatoire, est toujours inférieure à la porosité libre à l'air, condition nécessaire à une validation de l'estimation effectuée. Il apparaît d'autre part, que la porosité de transfert estimée est équivalente à la porosité libre à l'air, sauf pour des porosités libre à l'air voisine de 20% (18 et 24% précisément). En fabricant les éprouvettes de sol avec des agrégats saturés, c'est-à-dire avec un volume libre à l'air correspondant uniquement au volume inter-agrégat, nous pouvions supposer que l'ensemble du volume poral libre à l'air était continu, au moins pour des porosités libre à l'air d'environ 20% : la porosité de transfert devrait alors être équivalente à la porosité libre à l'air. Une telle contradiction a aussi été mise en évidence par RENAULT (1988) sur des éprouvettes de sol à l'état sec pour lesquelles le volume poral libre à l'air est uniquement d'origine texturale. BRUCKLER *et al.* (1988) soulignent cependant que la porosité de transfert, telle qu'elle est estimée par le logiciel, correspond au volume poral libre à l'air continu au travers duquel le gaz diffuse et s'équilibre dans toutes les directions pendant le processus de transfert. Cette

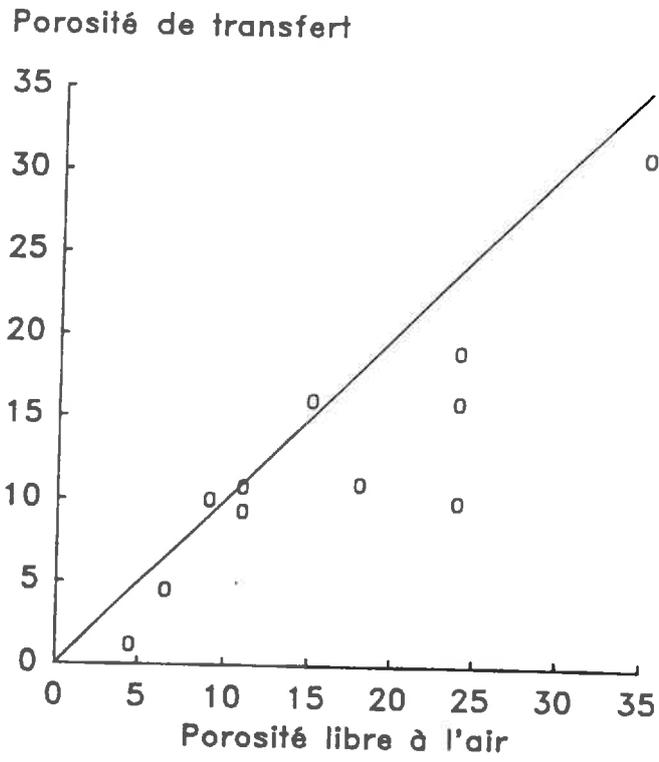


Figure 30 : Porosité de transfert en fonction de la porosité libre à l'air.

estimation pourrait exclure la partie du volume poral libre à l'air, qui bien qu'en continuité avec le reste du volume poral, serait d'un accès «difficile» par rapport à la vitesse du processus de diffusion. Ceci semble notamment le cas au niveau textural (RENAULT, 1988), pour lequel le volume poral libre à l'air est constitué du volume poral lacunaire et de celui de la phase argileuse (défini selon FIES, 1978). Une telle hypothèse pourrait donc expliquer les résultats obtenus sur nos éprouvettes de sol si pour des porosités libre à l'air de l'ordre de 20%, le volume poral libre à l'air était constitué de parties plus ou moins accessibles pendant le temps de l'expérience.

Il apparaît donc que :

- d'une part, l'estimation de la porosité de transfert est délicate,
- d'autre part, l'estimation de la porosité de transfert effectuée par le logiciel pourrait ne représenter qu'une partie de la porosité de transfert réelle totale.

Dans la suite du travail, nous estimerons la porosité de transfert d'une éprouvette de sol simplement par sa porosité libre à l'air. Ce choix sera justifié *a posteriori* par le fait que le modèle de prévision de la germination en conditions d'hypoxie est peu sensible à la variable «porosité de transfert».

B. Mesure de l'activité biologique du sol : estimation de la fonction puits à oxygène d'origine microbienne

1. Dispositif de mesure

La consommation d'oxygène a été estimée à partir de la mesure du dégagement de gaz carbonique, en considérant un quotient respiratoire de 1 (rapport entre le volume de gaz carbonique dégagé et le volume d'oxygène absorbé).

De l'air comprimé, à un débit de $0,4 \text{ dm}^3 \cdot \text{mn}^{-1}$, passe au travers d'une colonne de chaux sodée afin de fixer le gaz carbonique qu'elle contient. L'air débarrassé de son gaz carbonique passe ensuite au travers d'un flacon laveur afin de la saturer en vapeur d'eau, puis arrive dans un flacon (2 dm^3) contenant les agrégats (100 g d'agrégats secs) préalablement humectés à un potentiel de -20 kPa . L'analyse de la concentration en gaz carbonique a lieu en continue (une mesure toutes les 30 minutes) à l'aide d'un analyseur de gaz carbonique à infra-rouge (analyseur ADC Mark II). Une colonne contenant du chlorure de calcium est intercalée entre le flacon contenant les agrégats et l'analyseur afin de fixer la vapeur d'eau avant la mesure.

Nous avons d'autre part effectué des mesures de la concentration en gaz carbonique dans des flacons étanches (500 cm^3) contenant des agrégats réhumectés au même potentiel de -20 kPa .

Vitesse de dégagement de
CO₂ (mm³/h/g sol sec)

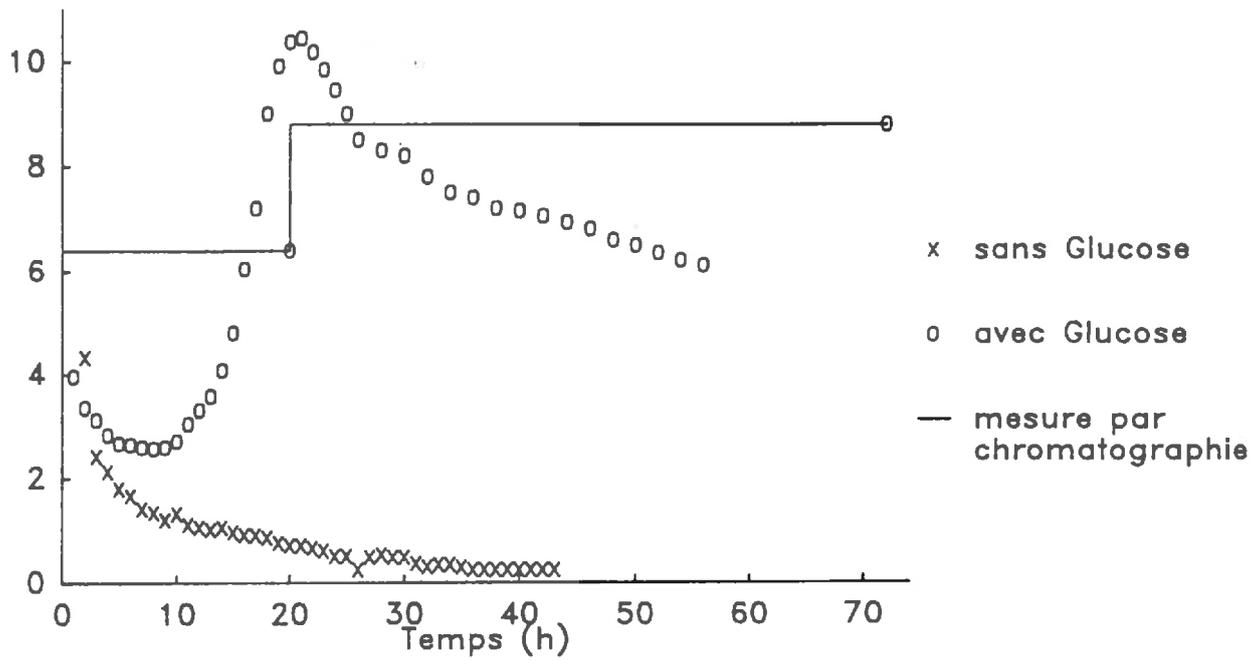


Figure 31 : Vitesse de dégagement de gaz carbonique d'origine microbienne mesurée sur des agrégats saturés (potentiel de -20 kPa) suivant l'addition ou pas de glucose (moyenne de deux répétitions).

Ces flacons sont fermés par un bouchon muni d'un septum, qui permet le prélèvement du gaz intérieur au flacon dont la concentration en gaz carbonique est ensuite mesurée par chromatographie. Deux mesures ont été effectuées, 20 heures ou 72 heures après l'addition de glucose.

2. Mesure de l'activité biologique du sol

Les résultats sont présentés sur la figure 31. La décroissance de la production de gaz carbonique en début d'expérience est liée au fait que l'air introduit dans les flacons avec les agrégats est chargé de gaz carbonique.

En l'absence de glucose, le dégagement de gaz carbonique est faible, inférieur à $1 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ de sol sec : il se stabilise entre 0,25 et $0,6 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$.

L'addition de glucose entraîne une rapide augmentation de la vitesse de dégagement de gaz carbonique, jusqu'à environ 20 heures après l'addition du glucose (le temps 0 correspond dans ce cas à l'instant où le glucose est mélangé aux agrégats) ; elle atteint alors plus de $10 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ de sol sec. La vitesse de dégagement de gaz carbonique diminue ensuite progressivement jusqu'à environ $6 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ de sol sec. PARR & REUSZER (1959), LYDA & ROBINSON (1969) ont observé une cinétique équivalente après incorporation de résidus de récolte (avec un pic de production de gaz carbonique décalé dans le temps). Les mesures par chromatographie confirment les ordres de grandeur de production de gaz carbonique obtenus par ailleurs : jusqu'à 72 heures après l'addition de glucose, le dégagement de gaz carbonique est compris entre 6 et $10 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ de sol sec.

Les niveaux de vitesse de production de gaz carbonique avec ou sans glucose sont conformes à ceux de la littérature, en l'absence ou en présence d'une source carbonée (BROWN *et al.*, 1965 ; LYDA & ROBINSON, 1969 ; BRIDGE & RIXON, 1976 ; in GLINSKI & STEPNIIEWSKI, 1985).

3. Estimation de la fonction puits à oxygène

La fonction puits à oxygène s'exprime par rapport à un volume de sol. Nous avons mesuré la vitesse de production de gaz carbonique sur des agrégats non compactés et nous l'avons rapporté à la masse d'agrégats utilisés.

Pour estimer la fonction puits à oxygène d'origine microbienne des éprouvettes de sol, nous allons supposer que l'activité biologique du sol ne dépend pas du niveau de compacité de l'éprouvette de sol, pour une alimentation en oxygène non limitante : la fonction puits sera simplement calculée en fonction de la densité apparente de l'éprouvette de sol (tableau 6). Ce mode d'estimation suppose notamment que la consommation d'oxygène par un agrégat est indépendante

Tableau 6 : Estimation de la fonction puits à oxygène d'origine microbienne (P en $\text{mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$) en fonction de l'indice des vides structuraux, en conditions d'alimentation en oxygène non limitantes

e_s	d_a	P faible	P forte
0,88	1,10	0,28 à 0,66	
0,27	1,46	0,37 à 0,88	
0,16	1,55	0,39 à 0,93	9,3 à 15,5
0,10	1,60	0,40 à 0,96	
0,07	1,63	0,41 à 0,98	
0,05	1,65	0,41 à 0,99	9,9 à 16,5

$$d_a = M_s/V = \frac{d_s}{1 + e_s + w \cdot d_s} \quad \text{d'après la relation (5)}$$

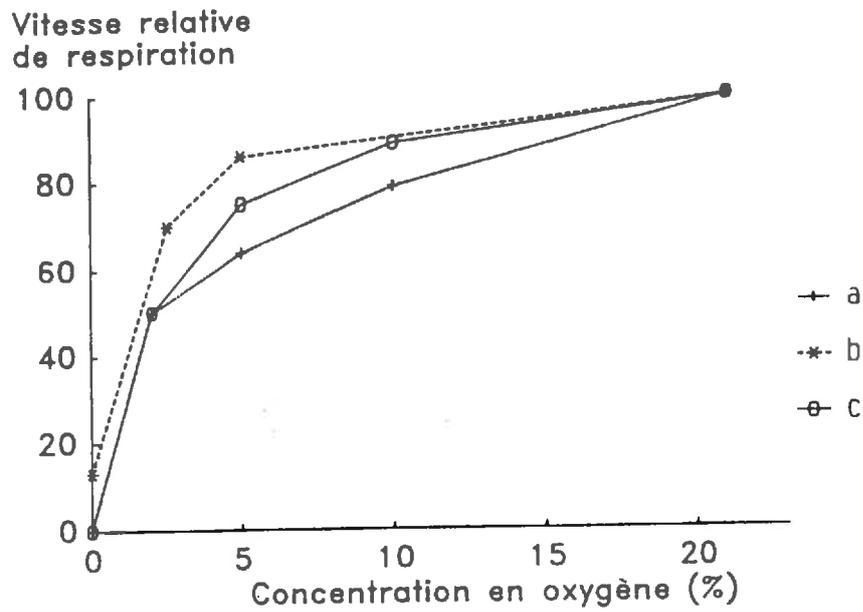


Figure 32 : Vitesse relative de respiration d'origine microbienne en fonction de la concentration en oxygène.

a : d'après les données de ICW Report (1975) (en % de la consommation horaire d'oxygène).

b : d'après les données de PARR & REUSZER (1959) (en % de la production cumulée de gaz carbonique).

c : d'après la relation (8).

de la surface de contact entre l'agrégat et la phase gazeuse ; il pourrait donc maximiser la fonction puits à oxygène. Nous supposons d'autre part que pour des potentiels hydriques supérieurs à -20 kPa, la fonction puits biologique est indépendante du potentiel.

La fonction puits à oxygène d'origine microbienne dépend de la concentration en oxygène. D'après GRABLE & SIEMER (1968), la consommation d'oxygène par les micro-organismes diminuent en dessous d'une concentration en oxygène de 10%.

A partir des données de PARR & REUSZER (1959) et de celles contenues dans ICW REPORT (1975) présentées sur la figure 32, il apparaît que nous pouvons traduire la variation de la consommation d'oxygène par les microorganismes en fonction de la concentration en oxygène par une courbe de type MICHAELIS-MENTEN, comme c'est le cas au niveau cellulaire (GREENWOOD, 1961), avec un coefficient K_m de $2,5 \cdot 10^{-2}$. Nous obtenons la relation suivante :

$$(8) \quad P(C) = P_{\max} / (1 + K_m / C) \text{ avec}$$
$$K_m = 2,5 \cdot 10^{-2} \text{ et } P_{\max} = P_{21\%} \cdot (1 + K_m / 0,21)$$

Nous prendrons en compte la variation de la fonction puits à oxygène avec la concentration en oxygène à l'aide de cette relation, dans toutes nos conditions expérimentales.

C. Conclusion

L'absorbant d'oxygène «semence» a été défini dans la première partie. Nous avons estimé ou mesuré le coefficient de diffusion relatif, la porosité de transfert, la fonction puits microbienne et sa loi de variation avec la concentration en oxygène. Nous disposons donc de l'ensemble des paramètres nécessaires à la modélisation, mise à part la variation de la consommation d'oxygène de la semence en fonction de la concentration en oxygène. Ceci nous conduira à analyser la sensibilité du modèle à différents niveaux de vitesse de consommation d'oxygène par la semence. De la même manière, la relation (8) ne représente qu'une estimation de la loi de variation de la fonction avec la concentration en oxygène, et nous serons amené à comparer les concentrations en oxygène calculées selon que l'on tient compte ou pas de ces variations.

Tableau 1bis : Notations utilisées

D	:	coefficient de diffusion apparent de l'oxygène dans le milieu considéré
D₀	:	coefficient de diffusion de l'oxygène dans l'air $D_0 = 720 \text{ cm}^2 \cdot \text{h}^{-1}$ à 20°C
D/D₀	:	coefficient de diffusion relatif du sol
N	:	porosité de transfert
P	:	fonction puits à oxygène
C	:	concentration en oxygène
C₀	:	concentration en oxygène de l'air atmosphérique ($C_0 = 21\%$)
t	:	temps
q	:	flux d'oxygène
R_{ep}	:	rayon de l'éprouvette de sol (R_{ep} est d'environ 3,5 cm)
H_{ep}	:	hauteur de l'éprouvette de sol (H_{ep} est d'environ 2,4 cm)
R_{cyl}	:	rayon du cylindre de sol disponible par semence
H_{cyl}	:	hauteur du cylindre de sol disponible par semence
R_{sem}	:	rayon de la semence
H_{sem}	:	hauteur de la semence supposée cylindrique
S_{sem}	:	surface de la semence
deb	:	vitesse de consommation d'oxygène de la semence

III. EVALUATION DU MODELE : CONFRONTATION DES RESULTATS DE GERMINATION OBSERVES AUX PREVISIONS D'HYPOXIE

Nous commençons par présenter les caractéristiques précises du modèle, notamment sa première partie concernant le calcul de la concentration en oxygène.

A. Caractéristiques du modèle

Le tableau 1bis récapitule les notations utilisées dans cette partie.

1. Le système étudié

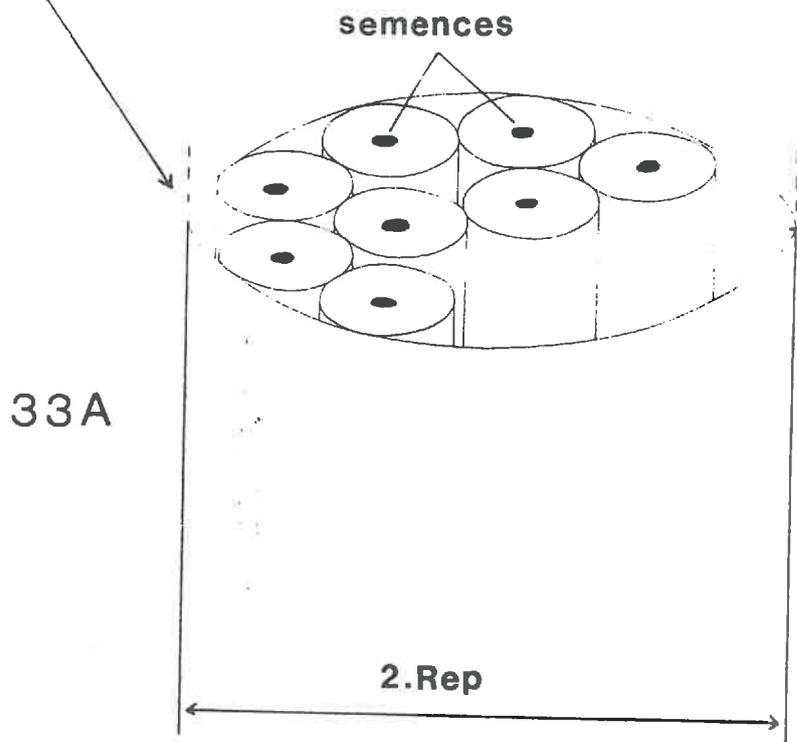
Pour réaliser les tests de germination, nous avons placé 15 semences à mi-hauteur des éprouvettes de sol, de rayon R_{ep} et de hauteur H_{ep} . Nous considérons que chaque semence dispose d'un volume de sol idéatique, de géométrie cylindrique, de rayon $R_{cyl} = R_{ep}/\sqrt{15}$ et de hauteur $H_{cyl} = H_{ep}$, la semence étant au centre du cylindre (figure 33 A et B). Le système n'est pas l'éprouvette de sol et les 15 semences, mais un cylindre de sol contenant une semence.

Au moment de la fabrication de l'éprouvette de sol, c'est-à-dire au temps $t = 0$, la concentration en oxygène dans sa phase gazeuse est de 21%. Imposant en tous points du cylindre la fonction puits à oxygène d'origine microbienne, et à l'interface «sol-semence» la consommation d'oxygène par la semence, il s'agit donc de calculer l'évolution de la concentration en oxygène au sein du cylindre, et plus particulièrement à la périphérie de la semence.

Nous adoptons les hypothèses suivantes :

- H1** : l'éprouvette de sol est homogène et isotrope vis-à-vis de la diffusion gazeuse, et homogène vis-à-vis de la fonction puits à oxygène d'origine microbienne.
- H2** : le voisinage immédiat de la semence est un petit volume représentatif de l'ensemble de l'éprouvette de sol, et l'hypothèse d'homogénéité est conservée à cette échelle : on peut considérer que le coefficient de diffusion à l'interface «sol-semence» est le même que celui dans le reste de l'éprouvette de sol. Cette hypothèse suppose en plus que la mise en place d'une semence dans un massif d'agrégats ne modifie pas les paramètres de transfert à son voisinage immédiat.
- H3** : la consommation d'oxygène par la semence est homogène sur toute la surface de la semence : le flux d'oxygène imposé à l'interface «sol-semence» est égal, en tous points de la surface de la semence, à la vitesse de consommation de la semence divisée par l'aire de sa surface.

Section circulaire de l'éprouvette de sol où sont situées les semences



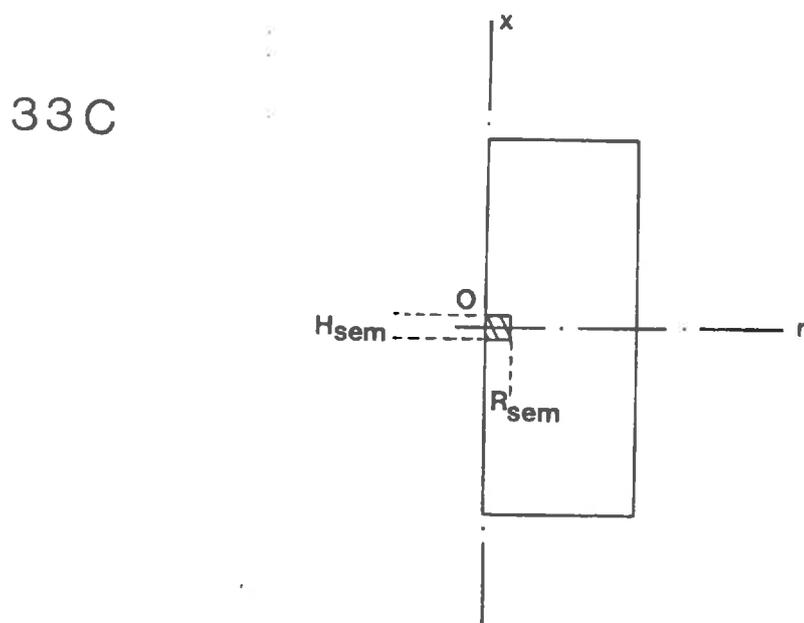
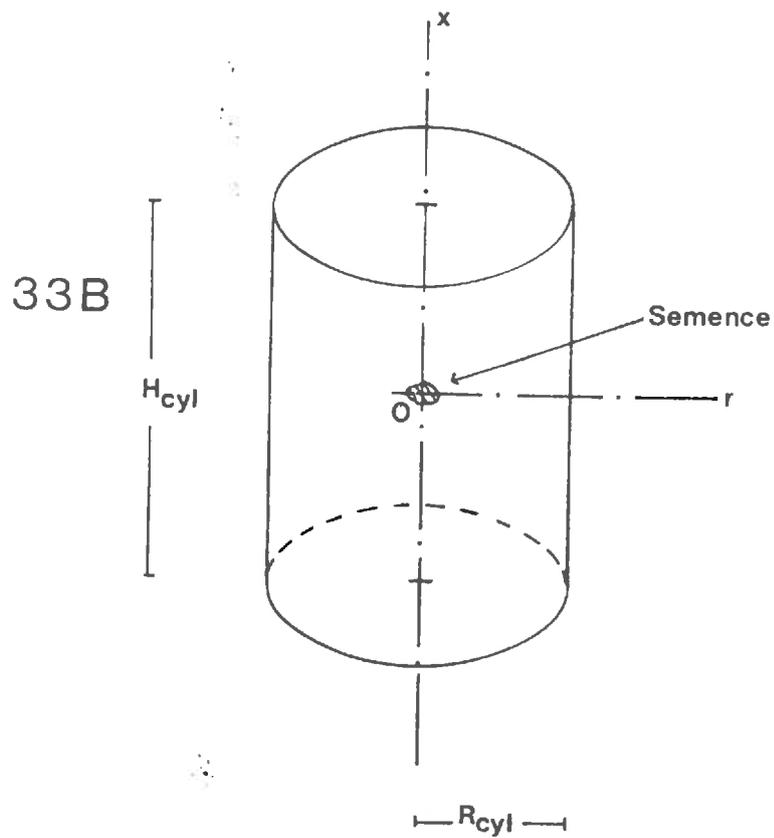


Figure 33 : Présentation du système étudié.

A : Schéma de la disposition des semences au sein de l'éprouvette de sol, et du volume de sol disponible par semence

B : Volume de sol disponible par semence

C : idem B en tenant compte d'une symétrie radiale

H4 : le comportement en phase de germination des semences ne dépend que de la concentration en oxygène à l'interface «sol-semence», et tant que la concentration en oxygène est supérieure à 10%, la germination n'est pas perturbée.

H5 : la semence est assimilée à un cylindre. Les semences sont calibrés entre 3 et 3,25 mm, le rayon du cylindre R_{sem} est considéré égal à 1,56 mm. Le volume moyen d'une semence est de $11,7 \text{ mm}^3$ (estimé sur des semences imbibées, par la mesure de la poussée d'ARCHIMEDE après leurs immersions dans du pétrole) ; la hauteur du cylindre H_{sem} est supposée telle que le volume calculé soit égal au volume mesuré d'une semence, soit $H_{sem} = 1,54 \text{ mm}$ (la hauteur maximale d'une semence est de l'ordre de 2 mm).

Compte tenu des hypothèses d'homogénéité et d'isotropie, de géométrie du volume disponible par semence et de géométrie de la semence, le système à modéliser est de géométrie cylindrique et il présente une symétrie radiale : la concentration en oxygène au sein du cylindre ne dépend que de la hauteur (x) et de la distance à l'axe du cylindre (r) à un temps donné (figure 33C). La modélisation est à réaliser en coordonnées axi-cylindriques.

2. Les équations régissant le phénomène - les conditions initiales et aux limites

La première loi de FICK s'écrit :

$$(9) \quad q_x = -D_x \cdot \frac{\partial C}{\partial x} \text{ selon l'axe (Ox)}$$

$$(10) \quad q_r = -D_r \cdot \frac{\partial C}{\partial r} \text{ selon l'axe (Or)}$$

En coordonnées axi-cylindriques et compte tenu de la symétrie axiale, la loi de conservation de masse s'écrit (in GLINSKI & STEPNIIEWSKI, 1985) :

$$(11) \quad N_{x,r} \cdot \frac{\partial C}{\partial t} = - \frac{\partial(q_x)}{\partial x} - (1/r) \cdot \frac{\partial(r \cdot q_r)}{\partial r} - P_{x,r,t}$$

Compte tenu de l'hypothèse d'homogénéité et d'isotropie, on obtient :

$$(12) \quad N \cdot \frac{\partial C}{\partial t} = D \cdot \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + D \cdot \frac{\partial^2 C}{\partial r^2} + (D/r) \cdot \left(\frac{\partial C}{\partial r} \right) - P_t$$

La condition initiale est une concentration en oxygène uniforme et égale à 21% dans le système : $C_{x,r}(t=0) = C_0$

Nous avons cinq conditions aux limites à imposer au système : faces circulaires supérieure ($x = H_{cyl}/2$) et inférieure ($x = -H_{cyl}/2$) du cylindre, axe du cylindre ($r = 0$), face extérieure du cylindre ($r = R_{cyl}$) et interface «sol-semence».

Seules les conditions aux limites sur les faces supérieure et inférieure du cylindre varient selon les expériences. Elles sont de deux types :

- condition de concentration en oxygène constante :

$$C(x = -H_{cyl}/2) = C_0 \text{ ou } C(x = H_{cyl}/2) = C_0$$

- condition de flux d'oxygène nul : $q_x(x = -H_{cyl}/2) = 0$ ou $q_x(x = H_{cyl}/2) = 0$

Pour les expériences de germination en milieu non confiné et à un potentiel hydrique de -20 kPa, les deux faces du cylindre sont en contact avec l'atmosphère. On a :

$$C(x = -H_{cyl}/2) = C(x = H_{cyl}/2) = C_0$$

Pour les expériences de germination en milieu non confiné et à un potentiel hydrique de -2 ou -1 kPa, la face supérieure du cylindre est en contact avec l'atmosphère, et la face inférieure est en contact avec la plaque de tension. On a :

$$C(x = H_{cyl}/2) = C_0 \text{ et } q_x(x = -H_{cyl}/2) = 0$$

Pour les expériences en milieu confiné, les deux faces du cylindre sont en contact avec les parois de la boîte dans laquelle l'éprouvette de sol a été introduite. On a :

$$q_x(x = -H_{cyl}/2) = q_x(x = H_{cyl}/2) = 0$$

Les autres conditions aux limites sont identiques quelle que soit la nature des conditions de germination. On a :

- une condition de flux nul selon l'axe (Or) sur l'axe du cylindre, par symétrie à l'intérieur du cylindre : $q_r(r=0) = 0$

- une condition de flux nul selon l'axe (Or) du fait de l'hypothèse de symétrie et d'isolement de chaque cylindre contenant une semence par rapport à ses voisins : $q_r(r = R_{cyl}) = 0$

- à l'interface «sol-semence» une condition de flux selon l'axe (Ox) ou (Or) égal à la vitesse de consommation d'oxygène par la semence (deb) divisée par l'aire de la surface de la semence (S_{sem}). On obtient :

$$q_x(x = -H_{sem}/2, 0 \leq r \leq R_{sem}) = deb/S_{sem}$$

$$q_x(x = H_{sem}/2, 0 \leq r \leq R_{sem}) = - deb/S_{sem}$$

$$q_r(-H_{sem}/2 \leq x \leq H_{sem}/2, r = R_{sem}) = - deb/S_{sem}$$

$$\text{avec } S_{sem} = 2.\pi . (R_{sem}^2 + R_{sem} . H_{sem})$$

3. Méthodes de résolution des équations de transfert

a. Présentation du logiciel utilisé

Nous avons à résoudre l'équation (12) compte tenu des conditions initiales et aux limites présentées précédemment : c'est une équation différentielle aux dérivées partielles, où la concentration en oxygène C à calculer dépend du temps t et de la position du point dans l'espace repéré par les deux coordonnées (x, r).

Dans la plupart des situations, il n'existe pas de solution analytique à une telle équation. Nous utiliserons un logiciel de résolution de systèmes d'équations différentielles ordinaires et/ou aux dérivées partielles : le logiciel «FORSIM» (CARVER *et al.*, 1979 ; LAFOLIE & CHAHUNEAU, 1985).

On peut distinguer deux parties principales dans FORSIM :

- une première partie du logiciel assure l'intégration temporelle d'équations différentielles à l'aide de différents algorithmes (par exemple méthodes d'EULER, de RUNGE-KUTTA, d'ADAMS ou de GEAR-HINDMARSH).
- la seconde partie permet, pour les problèmes distribués spatialement, de transformer, par une discrétisation spatiale, les équations aux dérivées partielles en un système d'équations différentielles ordinaires (par la méthode des lignes), soluble à l'aide des algorithmes précédents. La discrétisation spatiale est de type «différences finies».

D'après LAFOLIE & CHAHUNEAU (1985), il est cependant préférable de discrétiser soi-même le problème, et de fournir à FORSIM le système d'équations différentielles ordinaires résultant de la discrétisation spatiale. On n'utilise alors FORSIM que pour réaliser l'intégration temporelle. C'est de cette manière que l'on a utilisé FORSIM, en adoptant le schéma de discrétisation spatiale proposé par LAFOLIE & CHAHUNEAU (1985), qui est présenté en annexe.

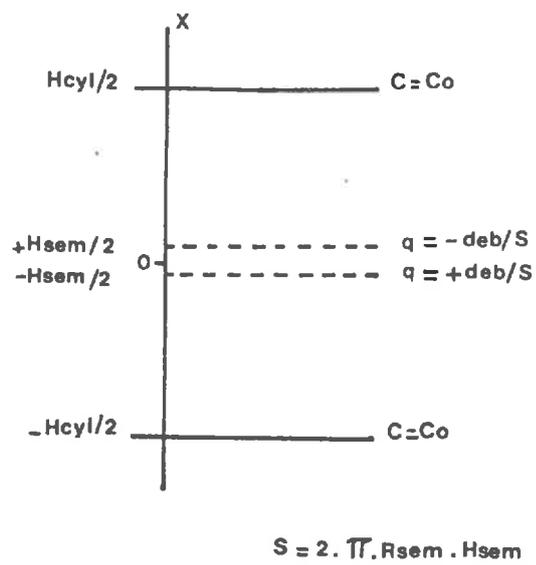


Figure 34 : Présentation du système en coordonnées linéaire.

L'algorithme d'intégration temporelle utilisé est celui correspondant à la méthode de GEAR-HINDMARSH : c'est une méthode à pas de temps variable, utilisant un schéma «prédicteur-correcteur», et qui est la méthode la plus générale pour la résolution d'équations différentielles. Cette méthode étant à pas de temps variable, ce n'est pas l'utilisateur qui choisit le pas de temps de calcul pendant la simulation, il est imposé par le logiciel. Par contre, c'est à l'utilisateur de choisir la grille de discrétisation.

b. Choix de la grille de discrétisation

Nous avons à choisir une discrétisation selon l'axe (Ox) et selon l'axe radial (Or).

On dispose, en régime permanent et pour certaines conditions, en coordonnées linéaires (selon (Ox)) ou cylindriques (selon (Or)), d'une solution analytique à l'équation (12). On peut alors tester, d'une part la solution donnée par le logiciel, et d'autre part la grille de discrétisation à utiliser selon les deux directions (Ox) et (Or), ce qui nous permettra de décider de la grille de discrétisation à utiliser en coordonnées axi-cylindriques.

Pour tester le maillage, nous choisissons les conditions où les gradients au sein de l'éprouvette de sol sont les plus forts, c'est-à-dire pour un faible coefficient de diffusion : les simulations sont réalisées pour un coefficient de diffusion relatif D/D_0 de 10^{-4} . Le régime est permanent, la consommation d'oxygène par la semence ou par les microorganismes est considérée constante et indépendante de la concentration en oxygène.

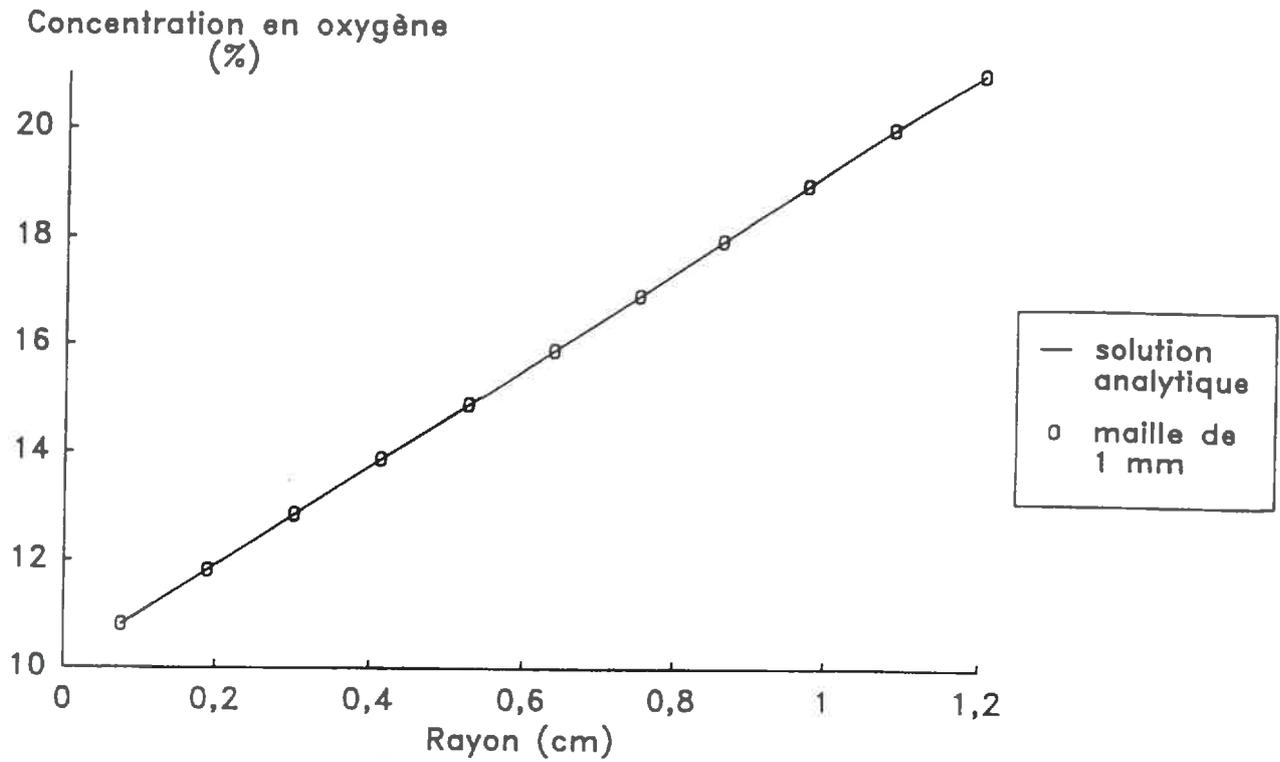
b1. Coordonnée linéaire : c'est le cas où l'on suppose le rayon du cylindre et celui de la semence infinis (figure 34).

En régime permanent, l'équation (12) s'écrit :

$$(13) \quad D \cdot d^2C/dx^2 - P = 0$$

Compte tenu des conditions aux limites présentées sur la figure 34, la solution de cette équation est :

35A



35B

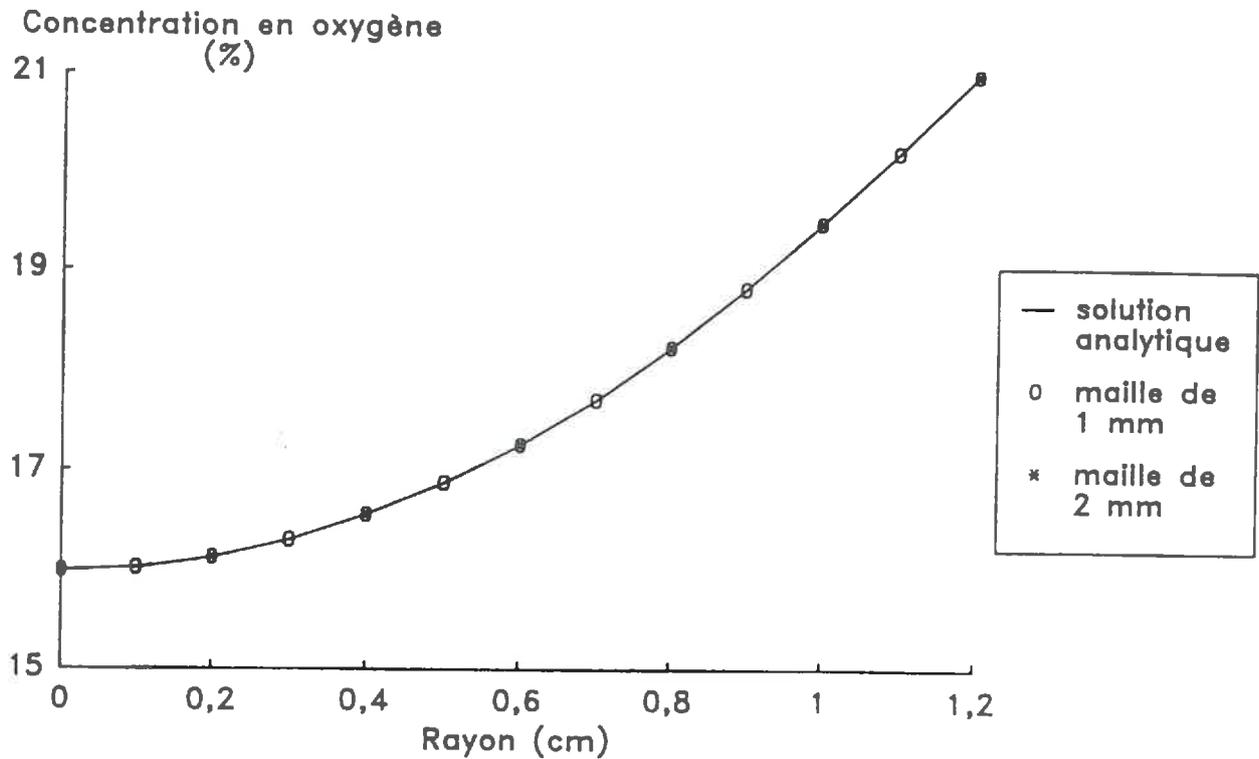


Figure 35 : Comparaison des gradients de concentration en oxygène obtenus à partir de la solution analytique ou du logiciel «FORSIM» pour différents maillages.

A : $D/D_0 = 10^{-4}$; $deb = 1 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$ et $P = 0$ (équation (14))

B : $D/D_0 = 10^{-4}$; $deb = 0$ et $P = 5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^3$ (équation (15))

Le maillage est de 1 à 2 mm entre $x = H_{sem}/2$ et $x = H_{cyl}/2$

si $P = 0$

$$(14) \quad C = C_0 - (H_{\text{cyl}}/2 - x) \cdot \frac{\text{deb}}{D \cdot S}$$

$$\text{pour } H_{\text{sem}}/2 \leq x \leq H_{\text{cyl}}/2$$

si $\text{deb} = 0$

$$(15) \quad C = C_0 - \frac{P}{2 \cdot D} \cdot (x^2 - H_{\text{cyl}}^2/4) \quad \text{pour } 0 \leq x \leq H_{\text{cyl}}/2$$

Dans ces deux cas, avec un pas d'espace constant de l'ordre du millimètre voire de deux millimètre, les concentrations en oxygène calculées sont identiques à celles calculées à partir de la solution analytique (figures 35 A et B).

b2. Coordonnée cylindrique : c'est le cas où l'on suppose la hauteur du cylindre et celle de la semence infinies (figure 36).

En régime permanent, l'équation (12) s'écrit :

$$(16) \quad D \cdot d^2C/dr^2 + (D/r) \cdot dC/dr - P = 0$$

Compte tenu des conditions aux limites présentées sur la figure 36, la solution de cette équation est :

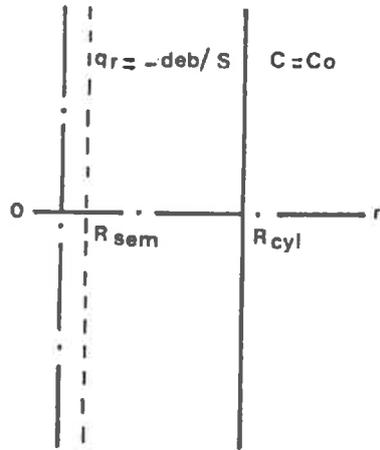
si $P = 0$

$$(17) \quad C = C_0 - \frac{\text{deb}}{2 \cdot \pi \cdot D \cdot H_{\text{sem}}} \cdot \text{Log}(R_{\text{cyl}}/r)$$

$$\text{pour } R_{\text{sem}} \leq r \leq R_{\text{cyl}}$$

si $\text{deb} = 0$

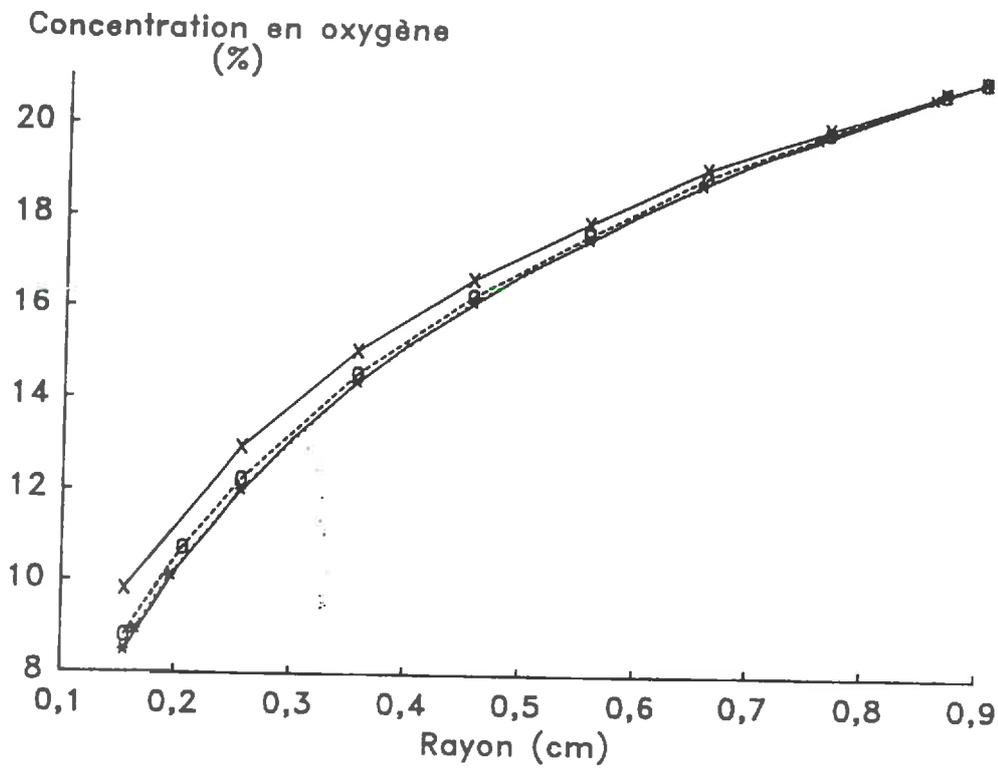
$$(18) \quad C = C_0 - (R_{\text{cyl}}^2 - r^2) \cdot \frac{P}{4 \cdot D} \quad \text{pour } 0 \leq r \leq R_{\text{cyl}}$$



$$S = 2 \cdot \pi \cdot R_{sem} \cdot H_{sem}$$

Figure 36 : Présentation du système en coordonnées cylindrique.

37A



37B

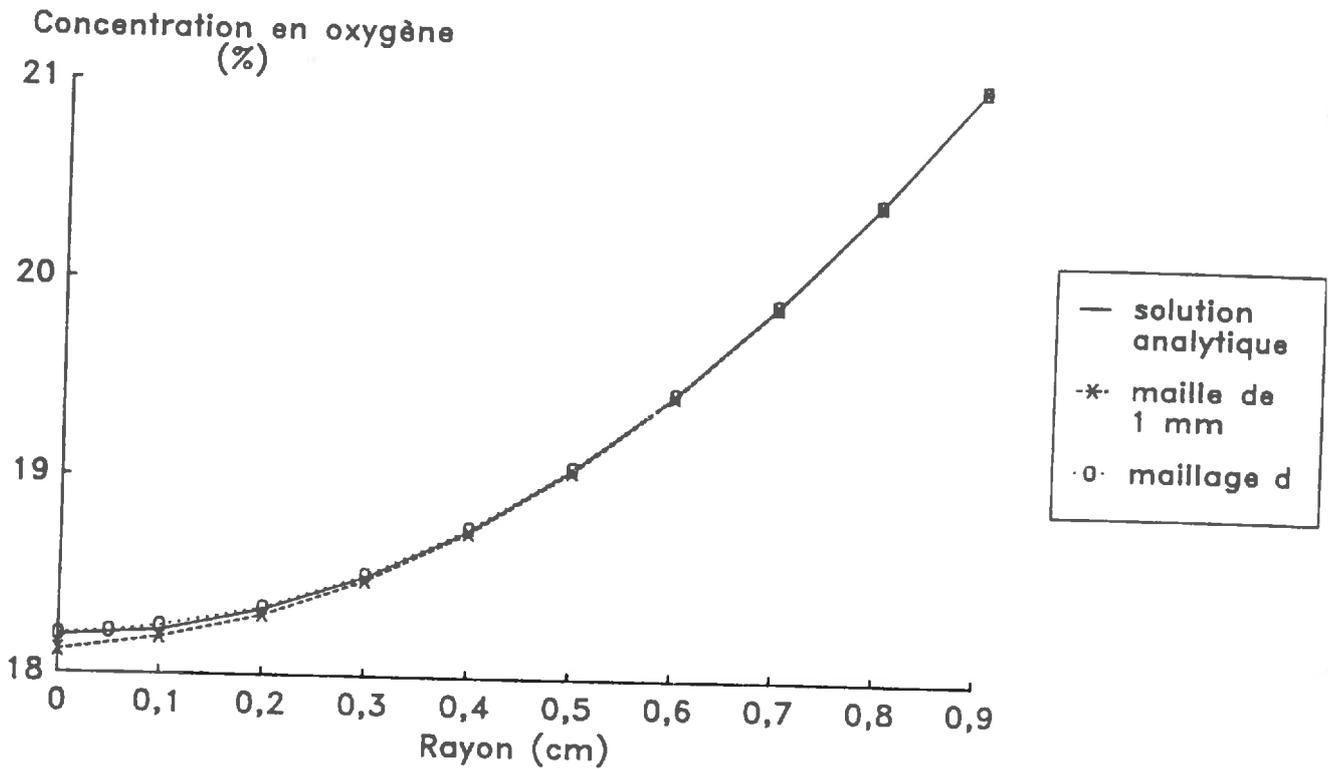


Figure 37 : Comparaison des gradients de concentration en oxygène obtenus à partir de la solution analytique ou du logiciel «FORSIM» pour différents maillages.

A : $D/D_0 = 10^{-4}$; $deb = 5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$ et $P = 0$ (équation (17))

maillage a : $r_1 = 0,156 \text{ cm}$; $r_2 = 0,256 \text{ cm}$ puis maille de 1 mm jusqu'à $r = R_{\text{cyl}}$

maillage b : $r_1 = 0,156 \text{ cm}$; $r_2 = 0,206 \text{ cm}$; $r_3 = 0,256 \text{ cm}$ puis idem a

maillage c : $r_1 = 0,156 \text{ cm}$; $r_2 = 0,166 \text{ cm}$; $r_3 = 0,196 \text{ cm}$; $r_4 = 0,256 \text{ cm}$ puis idem a

B : $D/D_0 = 10^{-4}$; $deb = 0$ et $P = 10 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^3$ (équation (18))

maillage d : $r_1 = 0$; $r_2 = 0,05 \text{ cm}$; $r_3 = 0,10 \text{ cm}$ puis maille de 1 mm jusqu'à $r = R_{\text{cyl}}$

Dans le cas où $P = 0$, la figure 37 A montre que la discrétisation au voisinage de la semence doit être très fine, de l'ordre du dixième de millimètre, pour obtenir des concentrations en oxygène calculées par le logiciel équivalentes à celles calculées à partir de la solution analytique.

Si $deb = 0$, la figure 37 B montre que avec une maille de discrétisation de 0,5 mm autour de l'axe du cylindre, puis une maille constante de 1 mm, les concentrations en oxygène calculées par le logiciel et celles calculées à partir de la solution analytique sont équivalentes.

b3. Conclusion :

Nous avons donc choisi une maille de discrétisation de un dixième de millimètre au voisinage immédiat de la semence ; cette maille augmente ensuite progressivement jusqu'à un millimètre, puis jusqu'à deux millimètre près des limites du système.

B. Résultats des simulations et confrontation aux données expérimentales

1. *Milieu non confiné*

Nous commençons par un calcul de la concentration en oxygène en régime permanent. Les consommations d'oxygène par la semence ou par les microorganismes varient en fonction du temps et de la concentration en oxygène : dans un premier temps, nous les considérons constantes au cours du temps, indépendantes de la concentration en oxygène, et nous les faisons varier entre les minima et maxima mesurés, c'est-à-dire :

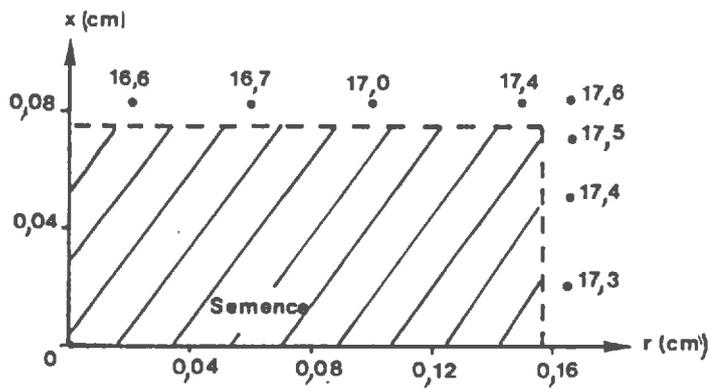
$$deb = 0 \text{ à } 5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$$

$$P = 0 \text{ à } 1 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3} \text{ en l'absence de glucose}$$

$$P = 10 \text{ à } 16,5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3} \text{ en présence de glucose}$$

En considérant les fonctions puits indépendantes de la concentration en oxygène, et en travaillant en régime permanent, nous obtenons les concentrations en oxygène minimales, ce qui permet un premier tri des situations selon que la concentration en oxygène calculée se situe en dessous ou pas de 10% au niveau de la semence. Pour les situations où la concentration en oxygène s'abaisse en dessous de 10% au niveau de la semence, nous étudierons l'évolution de la concentration en oxygène en régime transitoire afin de déterminer si effectivement, durant la phase de germination, cette concentration peut être atteinte, et nous prendrons en compte la variation de la fonction puits microbienne avec la concentration en oxygène. Remarquons que si on se limite à une prévision de la germination en terme de germination perturbée ou non, le fait de ne pas prendre en compte les variations de la fonction puits microbienne avec la concentration en oxygène

38A



38B

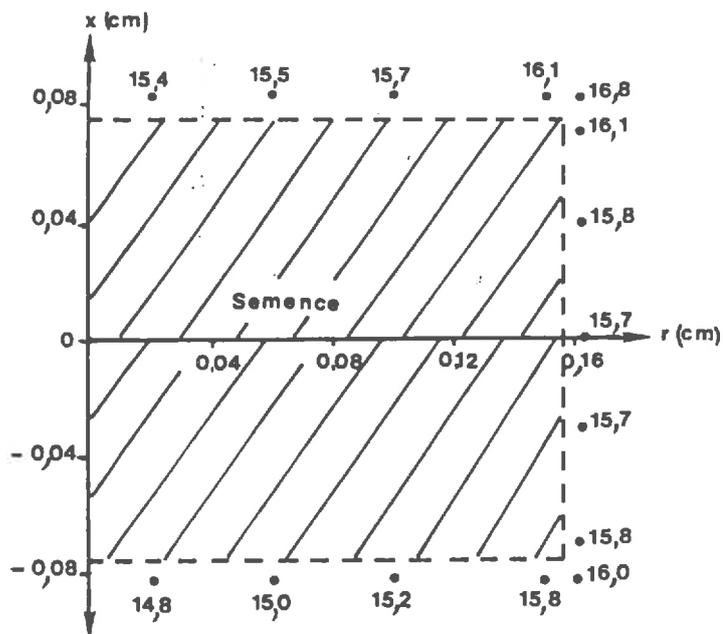


Figure 38 : Concentrations en oxygène calculées à la périphérie de la semence (le point (0,0) est le centre de la semence, les noeuds du maillage ne sont pas situés sur la frontière «sol-semence», cf annexe 2).

$D/D_0 = 10^{-4}$; $deb = 5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$ et $P = 0$

A : conditions aux limites de type «potentiel de -20 kPa»

B : conditions aux limites de type «potentiel de -2 kPa»

ne devrait pas modifier de beaucoup les résultats du modèle puisque la fonction puits ne diminue significativement qu'en dessous de 10% d'oxygène, limite en dessous de laquelle la germination est perturbée.

Nous prenons en compte la consommation d'oxygène sous la forme d'un flux d'oxygène imposé à l'interface «sol-semence». On obtient, par simulation, des concentrations en oxygène variables à la périphérie de la semence en fonction de la hauteur et de la distance à l'axe du cylindre (figures 38 A et B). L'écart maximal entre les concentrations en oxygène calculées à la périphérie de la semence est de 1 à 2% selon les conditions aux limites. Dans la suite, nous ne nous référerons qu'au point de coordonnées ($x = 0$, $r = R_{\text{sem}}$), ou son plus proche voisin, pour décrire la concentration en oxygène autour de la semence. Ce point représente approximativement la concentration en oxygène moyenne à la périphérie de la semence. Si besoin était, nous avons toujours la possibilité de préciser la répartition des concentrations en oxygène autour de la semence.

a. Fonction puits à oxygène d'origine microbienne faible

La figure 39 montre que, pour une fonction puits à oxygène faible, la concentration en oxygène au niveau de la semence en régime permanent est supérieure à 10% pour un coefficient de diffusion relatif de l'éprouvette de sol supérieur à 10^{-4} .

Le tableau 7 montre que ce résultat est inchangé, pour un D/D_0 de 10^{-4} , dans les conditions expérimentales correspondant à un potentiel de -2 ou -1 kPa (condition de flux nul pour $x = -H_{\text{cyl}}/2$), et/ou en considérant un rayon du cylindre de sol disponible par semence plus faible que celui calculé théoriquement (sauf pour un rayon de 0,5 cm et une condition de flux nul pour $x = -H_{\text{cyl}}/2$). Nous avons fait varier le rayon du cylindre de sol disponible par semence pour deux raisons : (i) le volume réel disponible n'est pas exactement un cylindre (figure 33A), (ii) une fois qu'une partie des semences ont germé, l'équivalence des conditions de germination entre semences n'est plus respectée du fait de l'augmentation de la vitesse de consommation d'oxygène après la germination.

Pour un indice des vides structuraux nul, le coefficient de diffusion relatif de l'éprouvette de sol est plus faible que celui de l'eau, qui est $D(\text{eau})/D_0 = 3,3 \cdot 10^{-6}$ (in GLINSKI & STEPNIIEWSKI, 1985 à 20°C, compte tenu d'une solubilité de l'oxygène dans l'eau de 3,3%). Dans ces conditions, la concentration en oxygène est nulle pour $deb = 1,2 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$ et $P = 0$, ou pour $deb = 0$ et $P = 1 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$.

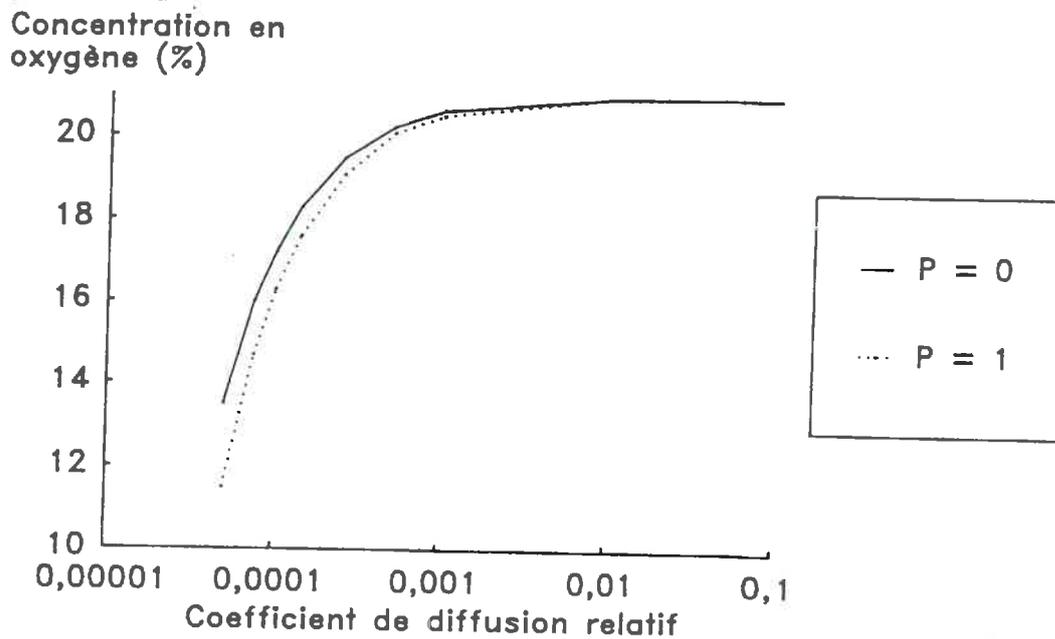


Figure 39 : Concentration en oxygène au niveau de la semence en régime permanent en fonction du coefficient de diffusion relatif de l'éprouvette de sol, et de la fonction puits à oxygène d'origine microbienne (cas d'une faible fonction puits).
 $deb = 5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$; conditions aux limites de type «potentiel de -20 kPa».

Tableau 7 : Concentration en oxygène au niveau de la semence en régime permanent en fonction du rayon du cylindre de sol disponible par semence, et des conditions aux limites.

$D/D0 = 10^{-4}$; $P = 1 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$; $deb = 5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$

	R_{cyl}		
	0,5 cm	0,7 cm	0,91 cm
Potentiel hydrique de -20 kPa	13,5%	15,5%	16,3%
Potentiel hydrique de -2 ou -1 kPa	6,0%	10,7%	12,6%

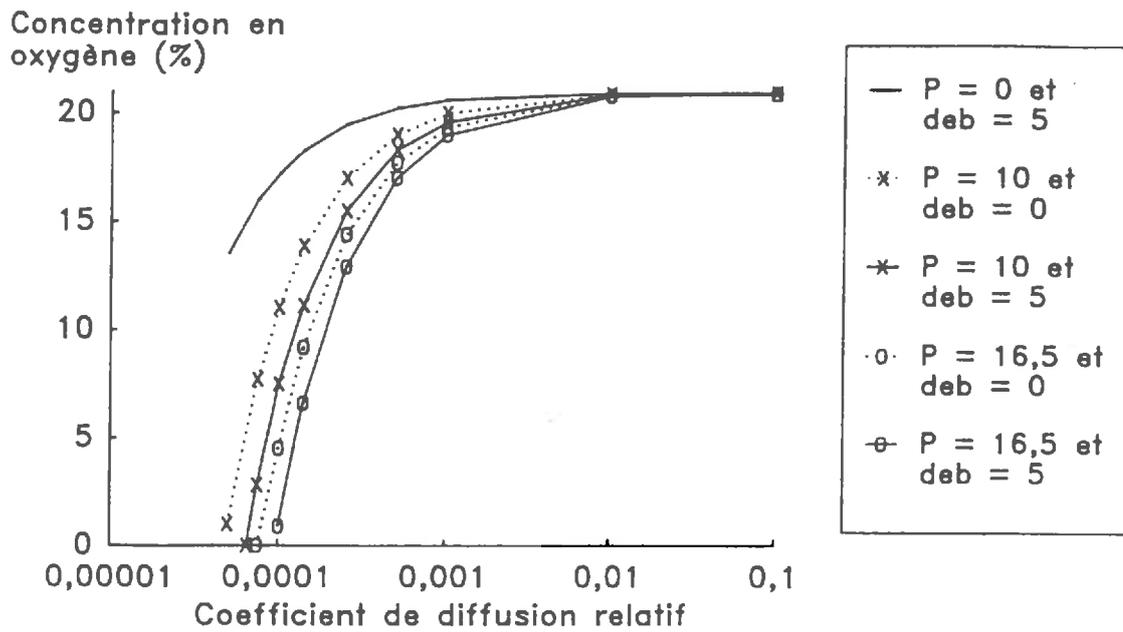


Figure 40 : Concentration en oxygène au niveau de la semence en régime permanent en fonction du coefficient de diffusion relatif de l'éprouvette de sol, et de la fonction puits à oxygène d'origine microbienne (cas d'une forte fonction puits).
Conditions aux limites de type «potentiel de -20 kPa».

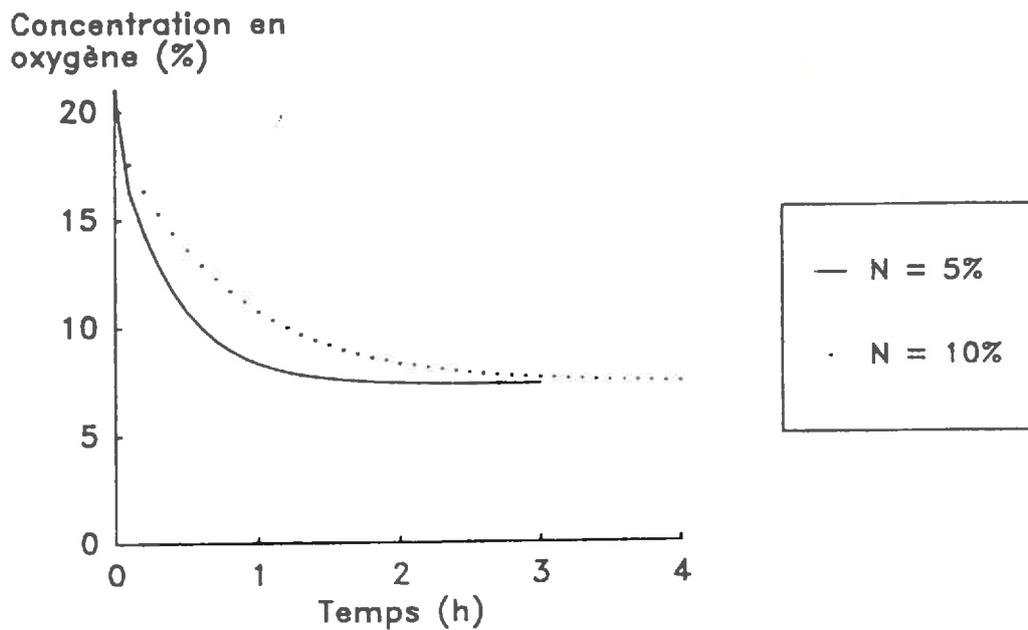


Figure 41 : Evolution de la concentration en oxygène au niveau de la semence au cours du temps (régime transitoire), pour deux porosités de transfert (N).
 $D/D_0 = 10^{-4}$; $deb = 5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$ et $P = 10 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$

Le modèle prévoit donc qu'en l'absence d'une forte fonction puits microbienne la germination n'est pas perturbée, sauf pour un indice des vides structuraux nul. C'est effectivement le cas pour des indices de vides structuraux supérieurs à 0,2 à un potentiel de -20 kPa (figure 20). Mais, pour des indices de vides structuraux plus faibles, ou pour des potentiels de -2 kPa ou -1 kPa, nous avons par contre observé une perturbation de la germination, dont le modèle ne rend pas compte (figures 20, 21, 22).

b. Fonction puits à oxygène d'origine microbienne forte

La figure 40 montre que, même en présence d'une forte fonction puits microbienne dans les éprouvettes de sol, la concentration en oxygène au niveau de la semence n'est inférieure à 10% que pour un coefficient de diffusion relatif de l'ordre de 10^{-4} , avec une forte sensibilité du modèle autour de cette valeur.

Pour une éprouvette de sol d'indice des vides structuraux de 0,16 et à un potentiel hydrique de -20 kPa (coefficient de diffusion relatif supérieur à 10^{-3}), nous n'avons pas mis en évidence de perturbation de la germination, en accord avec le résultat du modèle (figure 23).

Au même potentiel et à un indice des vides structuraux de 0,05 (coefficient de diffusion relatif de 10^{-4}), nous avons observé une germination pratiquement inhibée (figure 23). La figure 41 montre que le régime transitoire est de courte durée : le temps pour atteindre le régime permanent est seulement de quelques heures, ceci pour une porosité de transfert de 5 ou 10%. Compte tenu de la durée de la phase de germination (entre deux et quatre jours), les concentrations en oxygène présentées sur la figure 40 sont effectivement atteintes pendant la phase de germination.

Sur le tableau 8 sont comparées les concentrations en oxygène calculées suivant que l'on considère la fonction puits à oxygène d'origine microbienne indépendante ou dépendante de la concentration en oxygène. La prise en compte des variations de la fonction puits microbienne avec la concentration en oxygène modifie les concentrations en oxygène calculées au niveau de la semence surtout dans le cas de l'estimation la plus élevée de la fonction puits auquel correspondent les concentrations en oxygènes les plus faibles. Dans le cas de l'estimation la plus faible de la fonction puits, la concentration en oxygène est proche de 10%, et la prise en compte des variations de la fonction puits avec la concentration en oxygène la modifie peu.

Il apparaît donc, pour une éprouvette de sol d'indice des vides structuraux de 0,05 et en présence de glucose, que si la concentration en oxygène au niveau de la semence est inférieure à 10% (compte tenu d'une consommation d'oxygène non nulle par la semence), cette concentration est supérieure à une concentration en oxygène de 1% susceptible d'inhiber la germination. Donc, si le

Tableau 8 : Effet de la prise en compte des variations de la fonction puits à oxygène d'origine microbienne en fonction de la concentration en oxygène sur la concentration en oxygène calculée au niveau de la semence.

$$D/D_0 = 10^{-4}$$

$$P \text{ en } \text{mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3} ; \text{ deb en } \text{mm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$$

		P indépendant de O ₂	P dépendant de O ₂
P = 10	deb = 0	11,0%	11,7%
	deb = 5	7,4%	8,1%
P = 16,5	deb = 0	4,5%	6,8%
	deb = 5	0,9%	3,5%

Concentration en oxygène (%)

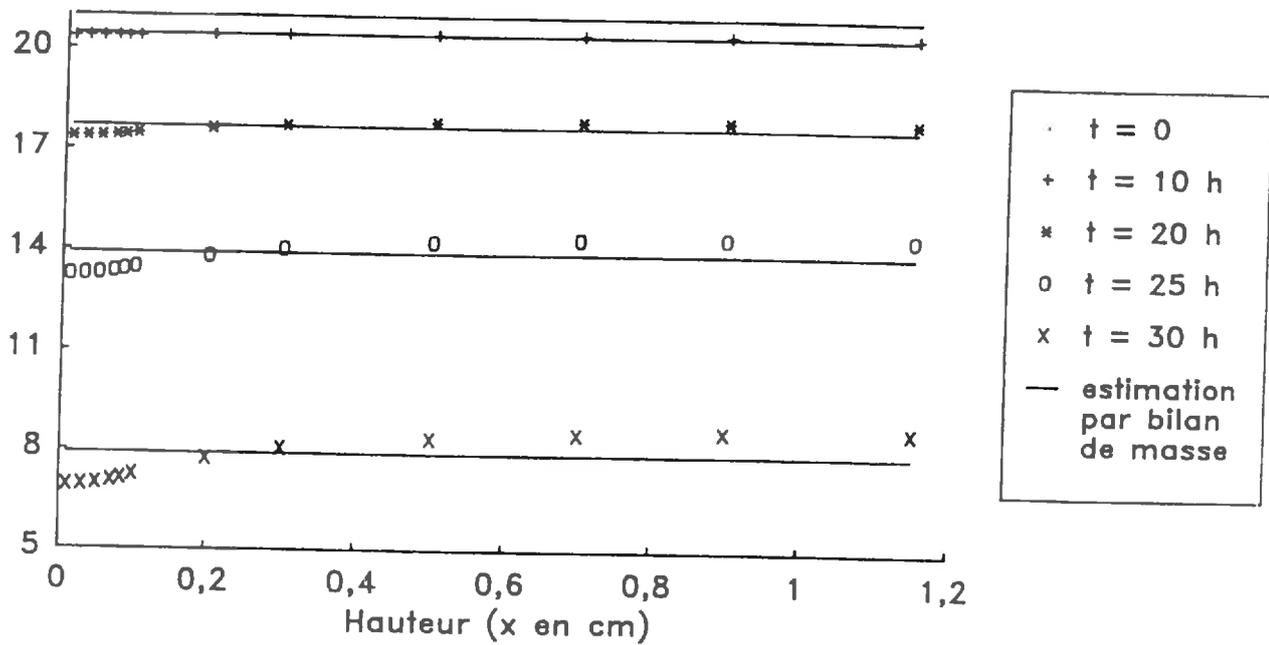


Figure 42 : Evolution du gradient de concentration en oxygène au cours du temps, au sein du volume de sol disponible par semence et suivant l'axe (Ox) en milieu confiné ($r = R_{sem}$). Comparaison avec la concentration en oxygène obtenue par un bilan de masse.

deb est égal à la consommation moyenne d'oxygène de la figure 12A.

$$D/D_0 = 10^{-4}, N = 3,5\% \text{ et } P = 0$$

modèle prévoit effectivement une perturbation de la germination, les concentrations en oxygène calculées ne permettent pas de prévoir une germination pratiquement inhibée.

Il apparaît enfin que, en milieu non confiné et pour une situation extrême, le modèle est peu sensible à la variable «porosité de transfert». L'estimation de la porosité de transfert par la porosité de libre à l'air, dans nos conditions expérimentales et en milieu non confiné, est donc justifiée.

2. Milieu confiné

La figure 42 présente les gradients de concentration en oxygène au sein de l'éprouvette de sol au cours de la phase de germination, dans le cas d'un coefficient de diffusion relatif de 10^{-4} . Même pour un faible coefficient de diffusion relatif, il apparaît que les gradients de concentration sont faibles. La concentration en oxygène s'équilibre donc rapidement dans tout le système, ce qui est en accord avec le fait que le régime permanent, en milieu non confiné, soit atteint très rapidement (figure 41). La concentration en oxygène au niveau de la semence calculée par le modèle est alors pratiquement équivalente à celle calculée par un bilan de masse, entre la quantité initiale d'oxygène dans le système et la vitesse de consommation d'oxygène au cours du temps par la semence et par les microorganismes. Elle ne dépend plus du coefficient de diffusion.

Nous avons donc calculé l'évolution de la concentration en oxygène au niveau de la semence à partir de ce simple bilan de masse (équation (19)).

$$(19) \quad c = \frac{V_{O_2}(t=0) - P \cdot t \cdot V_{sol}}{V_{(air)}}$$

$$\text{avec } V_{O_2}(t=0)/V_{(air)} = C_0$$

$$\text{et } V_{sol} = \pi \cdot R_{cyl}^2 \cdot H_{cyl}$$

La quantité initiale d'oxygène a été calculée en tenant compte du fait que les boîtes dans lesquelles les éprouvettes de sol ont été introduites n'ont pas un volume interne (environ 100 cm^3) strictement équivalent au volume des éprouvettes de sol ($94,5 \text{ cm}^3$). Nous avons d'autre part pris en compte l'oxygène dissous dans l'eau (Tableau 9). Il apparaît que le volume d'air présent autour de l'éprouvette de sol n'est pas du tout négligeable, tout comme le volume d'oxygène dissous dans l'eau : en dessous de 0,2 d'indice des vides structuraux, la quantité d'oxygène présente dans la phase gazeuse du sol ne représente que la moitié, ou moins, de la quantité d'oxygène estimée disponible par semence. Dans le cas de l'indice des vides de 0,05, elle ne représente que le quart.

Tableau 9 : Estimation de la quantité initiale d'air et d'oxygène disponible par semence dans les éprouvettes de sol confinées.

Es	n _a (%)	V _{air} (sol) mm ³	V _{air} (boîte) mm ³	V _{O₂} (air) mm ³	V _{O₂} (eau) mm ³	V _{O₂} (total) mm ³	V _{air} (équivalent) mm ³
0,88	35,5	2236	367	547	50	597	2843
0,27	15,0	945	367	275	67	342	1629
0,16	9,5	599	367	203	71	274	1305
0,10	6,5	410	367	164	73	237	1129
0,07	4,5	284	367	137	75	212	1010
0,05	3,5	221	367	124	76	200	952

La concentration en oxygène de l'air est de 21%. La solubilité de l'oxygène dans l'eau est de 3,3%.

$$V_{O_2}(\text{air}) = (V_{\text{air}}(\text{sol}) + V_{\text{air}}(\text{boîte})) \cdot 0,21$$

$$V_{O_2}(\text{eau}) = V_{\text{eau}}(\text{sol}) \cdot 0,033 \cdot 0,21$$

$$V_{\text{air}}(\text{équivalent}) = V_{O_2}(\text{total})/0,21$$

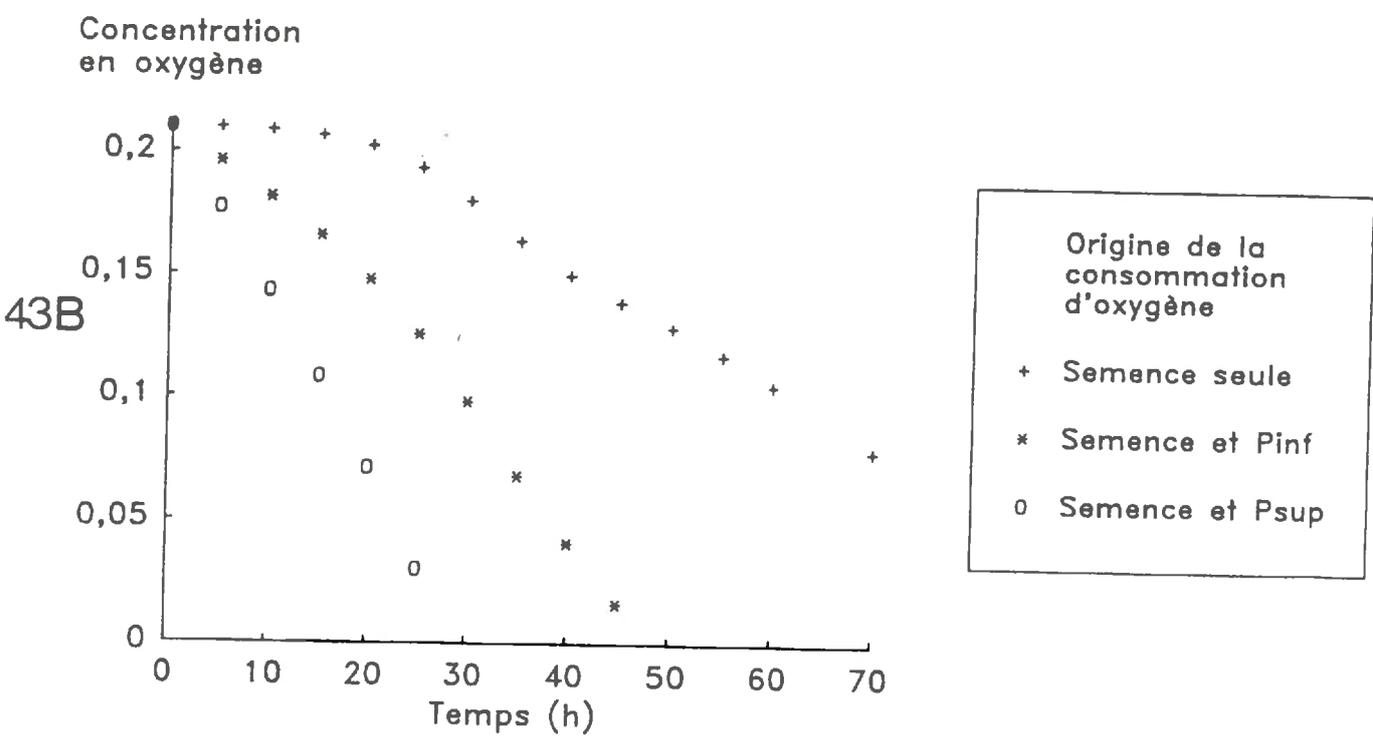
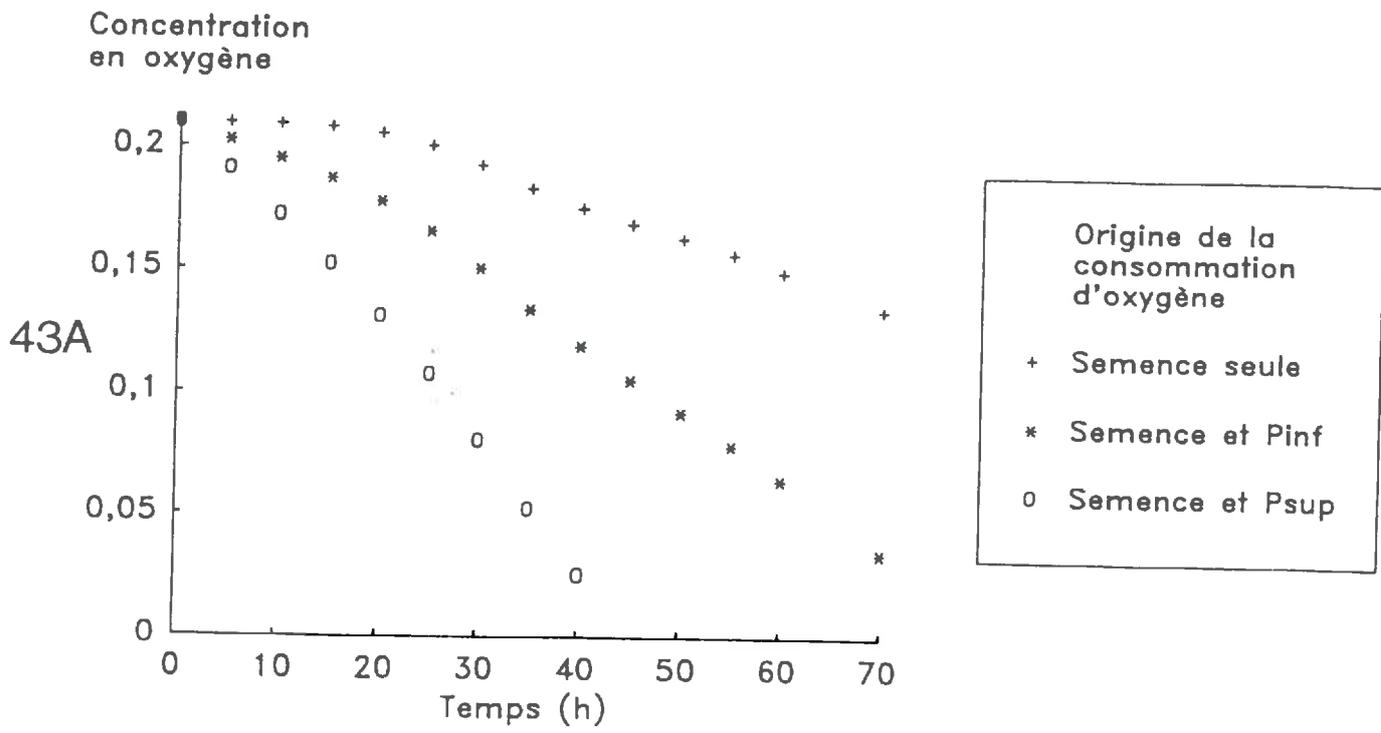


Figure 43 : Evolution de la concentration en oxygène au cours du temps en milieu confiné (calculée par un bilan de masse), en fonction du niveau de fonction puits à oxygène d'origine microbienne pris en compte.

P_{inf} correspond à une activité biologique de $0,25 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$

P_{sup} correspond à une activité biologique de $0,60 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$

A : cas d'un indice des vides structuraux de 0,27

B : cas d'un indice des vides structuraux de 0,05

La consommation d'oxygène par la semence prise en compte est la cinétique de consommation en oxygène moyenne présentée précédemment sur la figure 12 A. La fonction puits à oxygène prise en compte est celle du tableau 6. Nous avons distingué, dans le cas d'une faible fonction puits, sa valeur estimée supérieure ou inférieure (tableau 6).

Sur les figures 43 A et B, sont présentés deux exemples d'évolution de la concentration en oxygène au niveau de la semence au cours du temps, en fonction de l'origine de la consommation d'oxygène et dans le cas d'une fonction puits faible. Il apparaît que la valeur de la fonction puits d'origine microbienne, même si elle ne peut varier que dans une faible gamme, est déterminante vis-à-vis de cette évolution. D'après la figure 44, la concentration en oxygène est moins sensible au volume d'air présent autour de l'éprouvette de sol qu'il est difficile de déterminer précisément.

Nous avons comparé les types d'évolution de la concentration en oxygène pour différents indices des vides structuraux, dans le cas d'une fonction puits faible (figure 45). Il apparaît que, hormis le cas de l'indice des vides structuraux de 0,88, la concentration en oxygène descend en dessous de 10% après un ou deux jours. Pour un indice des vides de 0,88, la concentration en oxygène reste supérieure à 10% après trois jours.

Alors que nous n'avons pas observé de perturbation de la germination pour un indice des vides structuraux supérieur à 0,2 en présence d'une faible fonction puits (figure 24), il apparaît que, pour un indice des vides de 0,27, la concentration en oxygène descend en dessous de 10%, après deux jours environ. Si pour un indice des vides structuraux de 0,88 ou inférieur à 0,2, les résultats simulés sont conformes aux résultats de germination observés en milieu confiné, ce n'est pas le cas pour l'indice des vides de 0,27.

Si la fonction puits est forte, la concentration en oxygène s'annule en moins de cinq heures dans le cas d'un indice des vides de 0,16 (figure 45) et la germination devrait être inhibée. Nous avons observé dans ces conditions, et aussi pour un indice des vides plus faible (0,05), une germination inhibée (tableau 4).

C. Conclusion

La confrontation des comportements en germination observés ou simulés est résumée sur le tableau 10. Il apparaît donc des cas d'accord (cases A et D) et de contradiction (cases B et C), aussi bien dans les situations où la germination n'est pas perturbée que dans celles où la germination est perturbée.

Concentration en oxygène

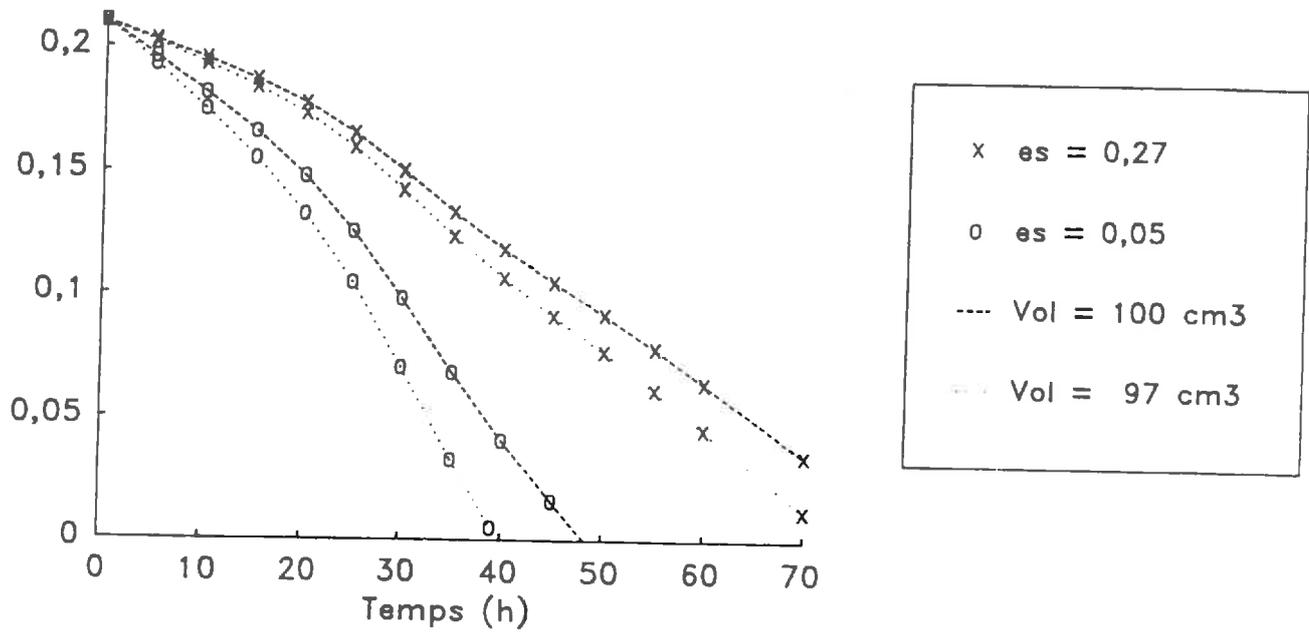


Figure 44 : Evolution de la concentration en oxygène au cours du temps en milieu confiné (calculée par un bilan de masse), en fonction du volume de la boîte où est placée l'éprouvette de sol, pour deux indices des vides structuraux.

La fonction puits est de type P_{inf}

Concentration en oxygène

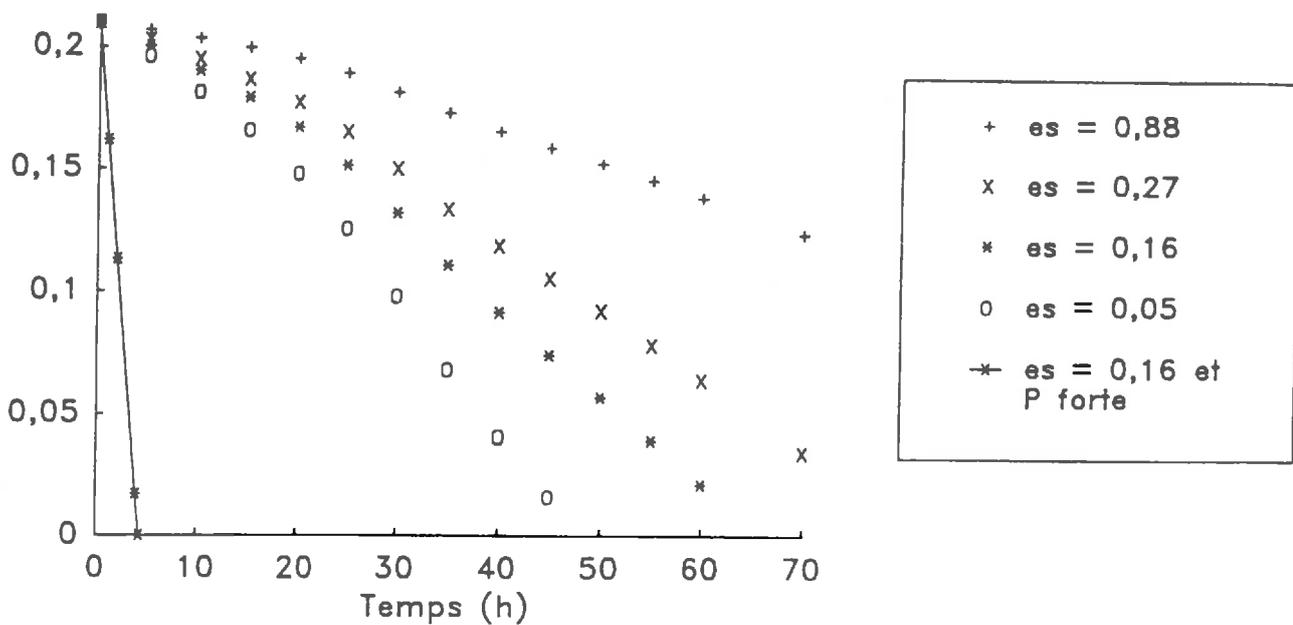


Figure 45 : Evolution de la concentration en oxygène au cours du temps en milieu confiné (calculée par un bilan de masse) en fonction de l'indice des vides structuraux de l'éprouvette de sol.

La fonction puits est de type P_{inf} , le volume de la boîte est de 100 cm³.

Tableau 10 : Confrontation des résultats de germination (G) observés et simulés.

		G OBSERVEE						
		NON PERTURBEE		PERTURBEE				
		Confi- nement	Potentiel hydrique	Niveau de fonction puits	Confi- nement	Potentiel hydrique	Niveau de fonction puits	
G SIMULEE	MNC	0,10	-20 kPa	faible	MNC	≤0,1	-20 kPa	faible
		à 0,88						
	MNC	0,16	-20 kPa	élevé	MNC	<0,80	≥-2 kPa	faible
NON PERTURBEE	MC	0,88	-20 kPa	faible				
	MC	0,27	-20 kPa	faible	MNC	0	-20 kPa	faible
G SIMULEE	MNC	0,05	-20 kPa	élevé	MNC	0,05	-20 kPa	élevé
					MC	≤0,2	-20 kPa	faible
	MC	0,15	-20 kPa	élevé	MC	≤0,15	-20 kPa	élevé

MNC : milieu non confiné

MC : milieu confiné

Niveau de fonction puits faible : $P \leq 1 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^3$

Niveau de fonction puits élevé : $P = 10 \text{ à } 15 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^3$

A	B
C	D

Il faut rappeler tout d'abord que le modèle ne prévoit que l'existence d'un risque de perturbation de la germination, à partir du moment où la concentration en oxygène diminue en dessous de 10%. La situation où la germination n'est pas perturbée alors que la concentration diminue en dessous de 10% après environ deux jours de germination (milieu confiné et $e_S = 0,27$, case C) ne peut donc remettre en cause le modèle. Elle incite à prendre en compte le facteur «temps», c'est-à-dire le temps au bout duquel la concentration en oxygène diminue en dessous de 10%, par rapport au début de la phase de germination. D'après DURAND (1986), un temps de séjour dans l'air au début de l'imbibition diminue la sensibilité ultérieure de la germination à la concentration en oxygène. Cette situation conduit à envisager une amélioration du modèle en cherchant à établir des références sur l'effet de concentrations en oxygène variables sur la germination.

Les situations où il y a une réelle contradiction (case B) correspondent à des niveaux de compacité élevée (indice des vides structuraux plus faible que 0,1), ou à des potentiels hydriques élevés (-2 ou -1 kPa), pour une fonction puits faible. Remarquons de plus, toujours dans le cas d'une forte compacité, que si pour un indice de vides de 0,05 en milieu non confiné et en présence d'une forte fonction puits le modèle prévoit une perturbation de la germination, il ne prévoit pas une germination pratiquement inhibée.

Nous sommes donc amenés à rechercher parmi les hypothèses du modèle celles qui sont à remettre en cause dans ce genre de situations.

IV. ANALYSE DES HYPOTHESES DU MODELE

Nous distinguons les hypothèses relatives au milieu de germination, c'est-à-dire celles sur les transferts dans le sol, de celles relatives à la semence et sa germination.

A. Hypothèses relatives au milieu

1. Hypothèse H1

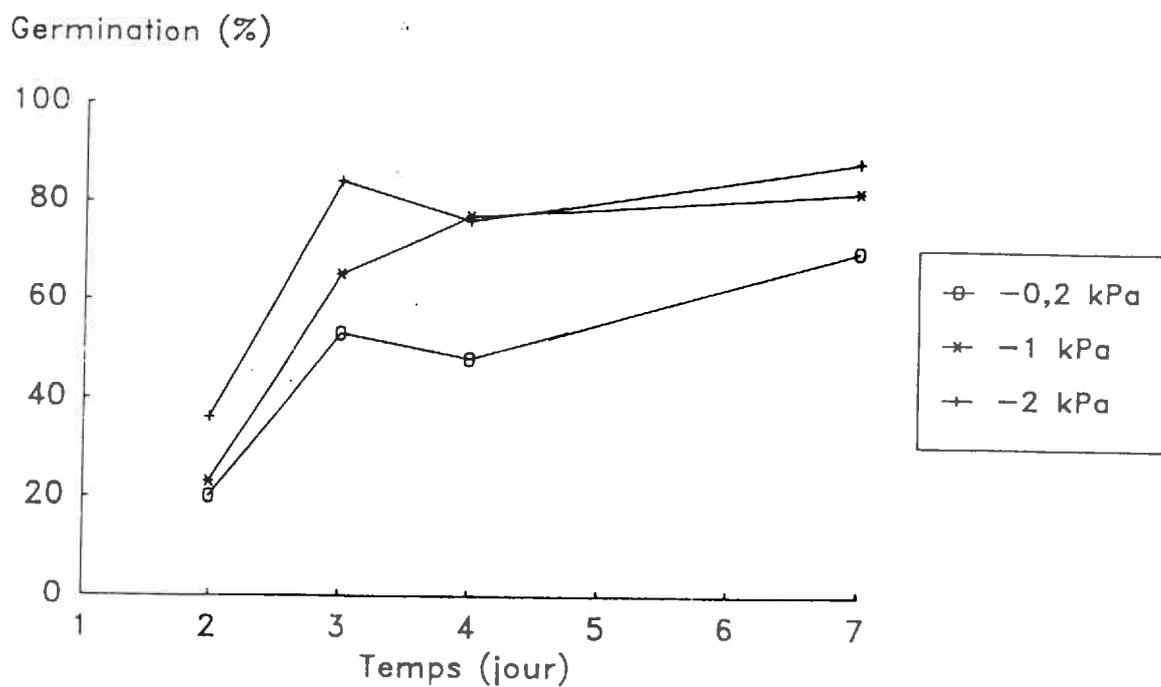
Nous avons supposé que l'éprouvette de sol était homogène vis-à-vis de la diffusion gazeuse, et plus précisément que l'homogénéité de l'éprouvette était vérifiée à l'échelle des dimensions de la semence : en dehors du problème spécifique de l'interface «sol-semence», elle consiste à admettre que la concentration en oxygène est identique dans le voisinage de chaque semence. La semence étant d'une taille équivalente à celle des agrégats, cette hypothèse est probablement fautive, et on s'en écarte d'autant plus que la porosité libre à l'air est faible. La concentration en oxygène que nous avons calculée ne représente qu'une valeur moyenne des concentrations en oxygène au niveau de chaque semence, dont nous ne connaissons pas la variabilité. Si la semence se trouve au sein d'une zone à porosité «bloquée», la concentration en oxygène calculée par le modèle ne peut en refléter la concentration en oxygène au niveau de cette semence. Aussi, même si la concentration en oxygène calculée par le modèle dans les situations à très faible porosité libre à l'air est très supérieure au seuil de 10% (tableau 7), et que ce résultat reste vrai pour des coefficients de diffusion relatifs plus faibles que ceux mesurés (figure 39), nous ne pouvons exclure que la concentration en oxygène au niveau de certaines semences soit inférieure à 10%.

2. Hypothèse H2

Nous avons supposé que le volume élémentaire de sol au voisinage immédiat de la semence était représentatif de l'ensemble de l'éprouvette de sol, et que les flux d'oxygène au sein de ce volume pourraient être estimés à partir du coefficient de diffusion mesuré à l'échelle de l'éprouvette de sol.

Dans les situations où la porosité libre à l'air est très faible, la compacité est telle qu'entre certains agrégats, il n'y a probablement pas de volume libre à l'air. Du fait que l'éprouvette de sol est constituée d'agrégats de même taille que la semence, certaines semences pourraient alors avoir leur surface complètement en contact avec des agrégats (la probabilité serait plus faible si les agrégats

16A



16B

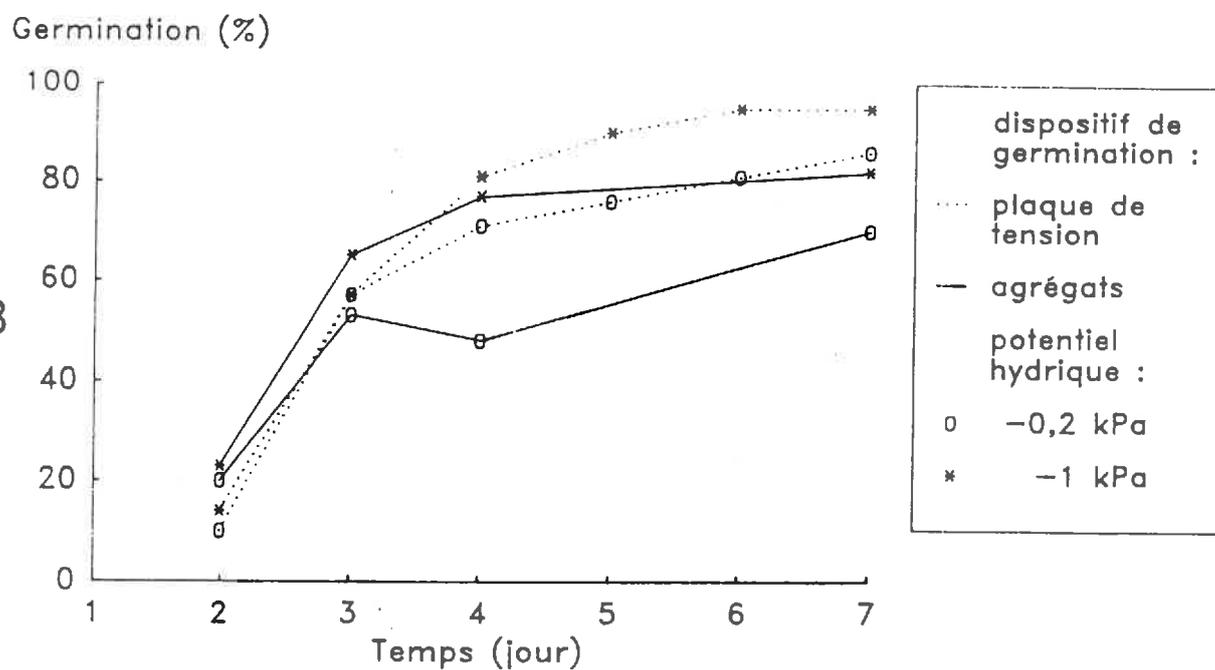


Figure 46 : Effet du potentiel hydrique sur la germination des semences de betterave sucrière.

A : les semences sont placées sur un lit d'agrégats monocouche et recouvertes par un second lit monocouche d'agrégats déposés manuellement.

B : le semences sont placées directement sur une plaque de tension ou comme en A.

étaient beaucoup plus petits que la semence). Les agrégats sont saturés : la semence pourrait donc se trouver au sein d'une zone localement saturée, et l'hypothèse H2 est alors à remettre en cause. Nous avons pu vérifier expérimentalement que, dans de telles conditions, la germination est inhibée, en enrobant les semences à l'aide d'une pâte texturale saturée⁽²⁾ de 1 mm d'épaisseur environ.

Dans les situations où le potentiel hydrique est très élevé, le taux de saturation de la porosité structurale n'est pas nul. On a formation de films d'eau autour des agrégats et présence éventuelle de ménisques entre les agrégats. Certains pores peuvent alors être saturés : la semence peut donc se retrouver au sein d'une zone localement saturée qui entraîne une inhibition de sa germination. La porosité structurale de l'éprouvette de sol et la taille des agrégats vont déterminer les diamètres des pores structuraux, et la possibilité que ces pores seaturent ou pas à un potentiel donné. La probabilité d'existence de zones localement saturées au sein de l'éprouvette de sol à un potentiel donné est donc d'autant plus élevée que la porosité structurale est faible, et que les agrégats sont de petite taille.

On pourrait avoir aussi la formation d'un film d'eau autour de la semence, indépendamment de la présence de pores saturés à son voisinage. La figure 46 A montre en effet que les semences peuvent avoir une germination perturbée à de forts potentiels hydriques. Pour cette expérience, les semences ont été placées sur un lit d'agrégats monocouche et recouverts par un second lit monocouche d'agrégats, les agrégats étant amenés préalablement au potentiel voulu. Dans ces conditions, on peut supposer que si la semence se trouve au sein d'une zone localement saturée, ce n'est pas parce que des pores structuraux sont saturés, mais parce qu'il y a un film d'eau autour de la semence. La figure 46 B montre d'autre part que l'effet du potentiel est lié au type de contact entre la semence et la «source de potentiel» : si les semences sont simplement posées sur la plaque de tension, donc avec une seule zone de contact, la germination à un potentiel donné n'est pas identique à celle obtenue pour des semences placées sur des agrégats, et le taux de germination obtenue à 7 jours est plus élevé. La zone saturée est probablement constituée du film d'eau lié au potentiel, et des ménisques d'eau liés au contact entre la semence et les agrégats. Plus le nombre de zones de contact entre la semence et les agrégats est élevé, et plus les pores que ces zones délimitent sont de petite taille, plus l'épaisseur de la zone saturée peut être élevée. Elle dépend donc à un potentiel donné de la porosité structurale et de la taille des éléments structuraux en contact avec la semence.

Il peut donc y avoir, dans les éprouvettes de sol soumises à de forts potentiels hydrique, une zone localement saturée autour des semences, liée à la saturation de pores structuraux et/ou à la formation d'un film d'eau autour de la semence, qui remet en cause l'hypothèse H2. Plus la porosité

² une pâte texturale saturée est obtenue par un malaxage des agrégats avec de l'eau jusqu'à la destruction totale de la structure d'agrégat sans dispersion des argiles.

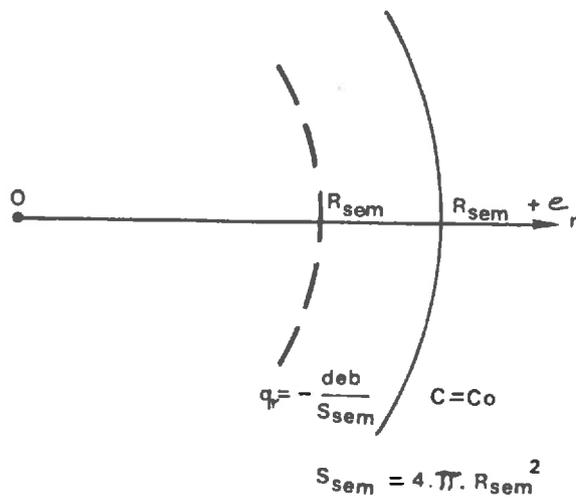


Figure 47 : Géométrie du système comprenant une semence sphérique entourée d'une zone saturée considérée sphérique.

Tableau 11 : Epaisseur de la zone saturée entourant la semence (en mm) telle que la concentration en oxygène à la périphérie de la semence soit de 10% pour différents niveaux de coefficients de diffusion (calculée à partir de l'équation 22).

		deb ($mm^3 \cdot h^{-1}$)		
		1	3	5
D(eau)	$R_{sem} = 1,41 \text{ mm}$	1,21	0,26	0,14
	$R_{sem} = 1,3 \text{ mm}$	0,35	0,10	0,06
0,5.D(eau)	$R_{sem} = 1,41 \text{ mm}$	0,42	0,12	0,07
	$R_{sem} = 1,5 \text{ mm}$	0,46	0,13	0,08
0,1.D(eau)	$R_{sem} = 1,41 \text{ mm}$	0,07	0,03	0,01

$$D(\text{eau})/D_0 = 3,3 \cdot 10^{-6} \text{ pour l'oxygène à } 20^\circ\text{C}$$

structurale de l'éprouvette de sol et la taille des éléments structuraux sont faibles, plus la probabilité qu'il y ait une zone saturée est forte et plus elle risque d'être épaisse, et plus la germination risque d'être perturbée. D'autre part, plus la porosité structurale est faible, plus le coefficient de diffusion de la zone saturée est faible, l'oxygène devant diffuser dans la phase liquide des agrégats. Les comportements en phase de germination observés vont dans ce sens (figures 21 et 22).

La zone saturée qui peut entourer la semence a un coefficient de diffusion relatif au plus égal à celui de l'eau, au moins égal à celui d'une pâte texturale saturée. D'après RENAULT (1988), le coefficient de diffusion relatif d'un massif textural sec est de l'ordre de 10^{-1} . Nous pouvons considérer que le coefficient de diffusion relatif de la zone saturée varie entre $0,1.D(\text{eau})/D_0$ et $D(\text{eau})/D_0$. Nous avons alors calculé, l'ordre de grandeur de l'épaisseur de la zone saturée qui entraîne une concentration en oxygène de 10% à la périphérie de la semence, dite «épaisseur critique». Pour ce calcul, nous avons assimilé la semence à une sphère de rayon R_{sem} tel que le volume de la semence soit équivalent au volume mesuré de la semence ; on obtient $R_{\text{sem}} = 1,41$ mm. La zone saturée est assimilée au volume compris entre les sphères de rayon R_{sem} et $R_{\text{sem}} + e$ (figure 47). En coordonnée sphérique, l'équation de conservation de la masse (équation (2)) s'écrit :

$$(20) \quad N \cdot \frac{\partial C}{\partial t} = -\left(\frac{1}{r^2}\right) \cdot \frac{\partial}{\partial r}(r^2 \cdot q_r) - P$$

D'après la figure 39, la concentration en oxygène au niveau de la semence reste voisine de 21% dans les éprouvettes de sol à un potentiel de -2 ou -1 kPa et avec une faible fonction puits microbienne. On impose donc au système «semence-zone saturée» les conditions aux limites suivantes :

$$C(r = R_{\text{sem}} + e) = C_0$$

$$q(r = R_{\text{sem}}) = -\text{deb}/S_{\text{sem}} \text{ avec } S_{\text{sem}} = 4 \cdot \pi \cdot R_{\text{sem}}^2$$

En négligeant la fonction puits à oxygène dans la zone saturée, la solution à l'équation (19) en régime permanent, compte tenu des conditions aux limites imposées, est :

$$(21) \quad C = C_0 - \frac{\text{deb}}{4 \cdot \pi \cdot D} \cdot \left(\frac{1}{R_{\text{sem}}} - \frac{1}{(R_{\text{sem}} + e)} \right)$$

pour $r = R_{\text{sem}}$

Pour différentes valeurs de deb et de D , on peut calculer à partir de l'équation (21) l'épaisseur critique « e_c » :

$$(22) \quad e_c = R_{sem} \cdot \left[\frac{deb}{deb - 4 \cdot \pi \cdot D \cdot R_{sem} \cdot (C_0 - 0,10)} - 1 \right]$$

Il apparaît que l'épaisseur critique dépend fortement du coefficient de diffusion de la zone saturée : elle est environ dix fois plus faible pour $0,1D(eau)/D_0$ que pour $D(eau)/D_0$. Par contre elle dépend peu de la taille de la semence. L'épaisseur critique moyenne est d'environ 0,1 mm, donc d'un ordre de grandeur qui ne semble par *a priori* aberrant, et qui confirme la possibilité d'une perturbation de la germination par la présence d'une zone saturée autour de la semence (tableau 11).

B. Hypothèses relatives à la semence et à sa germination

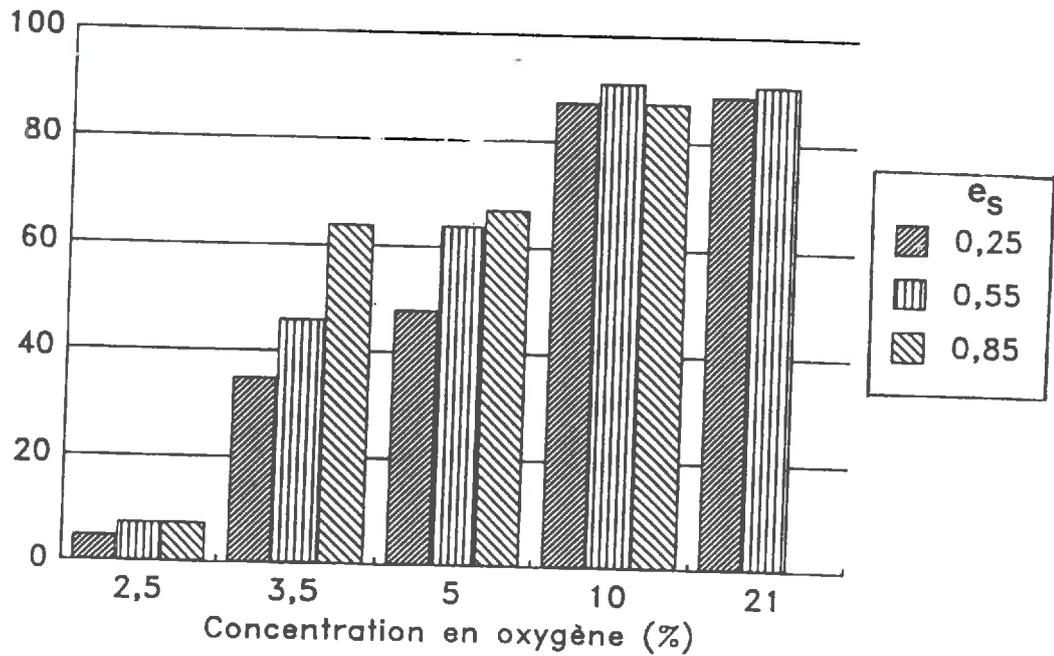
Nous avons supposé que tant que la concentration en oxygène à la périphérie de la semence était supérieure à 10%, la germination n'était pas perturbée. D'après AL-ANI *et al.* (1985), la concentration en oxygène en dessous de laquelle la germination est perturbée correspond à celle en dessous de laquelle la vitesse de respiration est réduite. Dans le cas de la semence de betterave sucrière, deux autres facteurs que la concentration en oxygène pourrait modifier la vitesse de consommation d'oxygène de la graine, et donc perturber la germination de la semence :

- 1/ l'existence de voies privilégiées de diffusion de l'oxygène au travers du péricarpe : le pore basal et le pourtour de l'opercule. Si ces zones sont obturées, par exemple par un agrégat, la germination pourrait être perturbée indépendamment de la concentration en oxygène à sa périphérie.
- 2/ la proportion de la surface de la semence en contact avec la phase gazeuse du sol (ou la phase liquide si le milieu est saturée), qui, pour une concentration en oxygène donnée à la périphérie de la semence, pourrait modifier la quantité d'oxygène qui peut rentrer dans la semence, et donc la vitesse de consommation d'oxygène de la graine.

Il s'agit donc d'analyser le rôle du pore basal et de l'opercule, et de la surface de contact «semence-phase gazeuse» sur le comportement en phase de germination des semences de betterave sucrière afin de préciser les conditions d'utilisation de la valeur de référence de 10% d'oxygène.

48A

Taux de germination après 4 jours (%)



48B

Taux de germination après 8 jours (%)

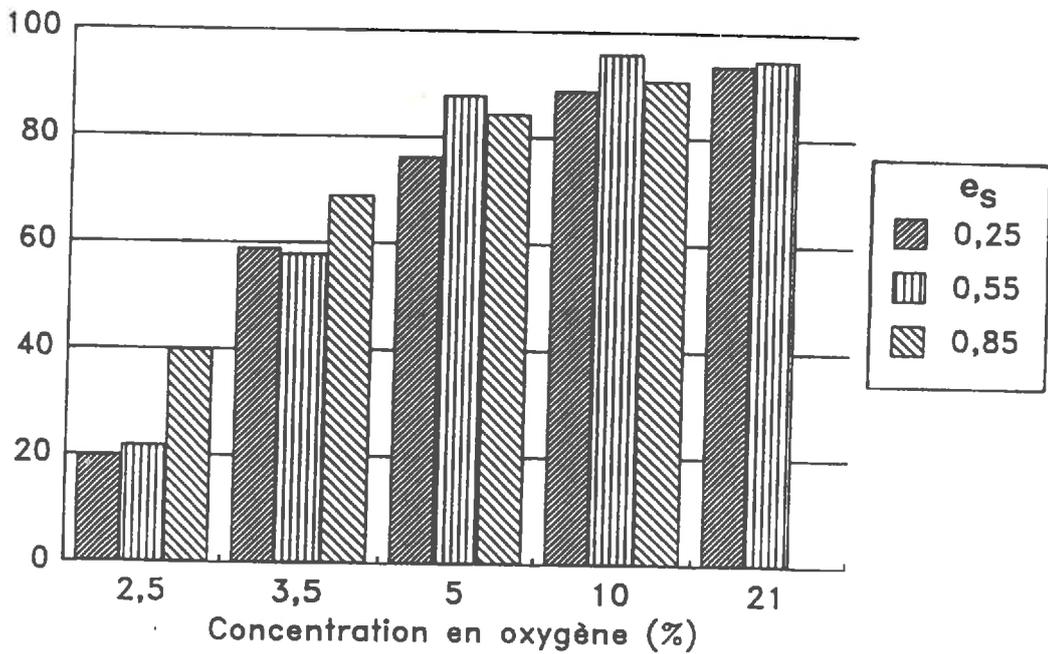


Figure 48 : Effet d'une variation de la surface de contact «semence-phase gazeuse» induite par une variation de l'indice des vides structuraux (e_s) sur la germination dans différentes concentrations en oxygène.

A : taux de germination observé après 4 jours

B : taux de germination observé après 8 jours

1. Effet de la surface de contact «semence-phase gazeuse» sur le comportement en phase de germination

D'après BRUCKLER (1979), la proportion de la surface correspondant aux transferts gazeux est en moyenne égale à la porosité libre à l'air du sol, au moins pour des agrégats de petite taille par rapport à celle de la semence. Nous avons donc cherché à analyser l'effet de la proportion de la surface de la semence en contact avec la phase gazeuse du sol en mettant en germination des semences dans des éprouvettes de sol à différentes porosités libre à l'air placées dans des atmosphères à différentes concentrations en oxygène. La diffusion de l'oxygène dans ces éprouvettes de sol ne doit pas être limitante afin de pouvoir considérer que la concentration en oxygène à la périphérie des semences est égale à celle imposée à l'extérieur des éprouvettes.

Les éprouvettes de sol sont fabriquées de la même manière que pour les tests de germination avec des agrégats amenés à un potentiel de -20 kPa. La hauteur de l'éprouvette de sol est de 1,2 cm de hauteur afin de limiter la distance «semence-atmosphère». Les agrégats sont de 1 à 2 mm de diamètre afin de se rapprocher des conditions d'application des travaux de BRUCKLER (1979). Nous avons choisi trois indices des vides structuraux : 0,25 ; 0,55 ou 0,85. L'indice des vides structuraux de 0,25 correspond à l'indice des vides structuraux le plus faible pour lequel la germination n'est pas perturbée dans 21% d'oxygène, donc pour lequel la diffusion de l'oxygène n'est pas limitante (du moins dans 21% d'oxygène). L'indice des vides structuraux de 0,85 correspond à l'indice des vides structuraux le plus élevé tel que l'éprouvette de sol ainsi constituée soit encore manipulable. A ces trois indices des vides structuraux correspondent respectivement des porosités libre à l'air (uniquement d'origine structurale) de 13,5%, 24% et 35%. Nous avons fait varier la concentration en oxygène de l'atmosphère à l'extérieur des éprouvettes de sol entre 2,5 et 10%, à l'aide du même dispositif que celui présenté sur la figure 15. Les résultats sont présentés sur les figures 48 A et B.

Dans 10% ou 21% d'oxygène, le taux de germination après quatre ou huit jours est équivalent quel que soit l'indice des vides structuraux. La valeur de référence de concentration en oxygène vis-à-vis du comportement en phase de germination semble donc indépendante de la proportion de la surface de la semence en contact avec la phase gazeuse (si celle-ci est supérieure à environ 15%).

Il apparaît d'autre part que le taux de germination à un indice des vides structuraux de 0,25 est systématiquement le plus faible, quelle que soit la concentration en oxygène. Le taux de germination à un indice des vides de 0,55 est équivalent à celui obtenu pour l'indice des vides de 0,85 dans 5 et 10% d'oxygène, et équivalent à celui de l'indice des vides de 0,25 en dessous de 5% d'oxygène.

Tableau 12 : Germination des semences de betterave sucrière selon que le pore basal ou l'opercule est en contact avec une pâte texturale saturée (potentiel hydrique de -20 kPa).

	taux de germination	
	après 4 jours	après 8 jours
pore basal en contact avec la pâte texturale saturée	64%	75%
opercule en contact avec la pâte texturale saturée	80%	94%

En admettant qu'à une variation de l'indice des vides structuraux correspond une variation de la surface de contact «semence-phase gazeuse», nous pouvons donc considérer que dans une large gamme de surfaces de contact «semence-phase gazeuse», la valeur de concentration en oxygène de référence de comportement en phase de germination fixée à 10% d'oxygène est stable. Mais, en deçà de cette valeur de 10% d'oxygène, le comportement en phase de germination ne semble néanmoins pas indépendant de cette surface de contact. Il est donc possible que les faibles taux de germination observés dans les éprouvettes de sol d'indice des vides structuraux inférieur à 0,1, alors que le modèle prévoit une concentration en oxygène de plus de 10%, soient liées à la faible surface de pénétration de l'oxygène dans la semence.

2. Rôle du pore basal et de l'opercule

Le rôle du pore basal et de l'opercule vis-à-vis des transferts d'eau et d'oxygène jusqu'à la graine a été mis en évidence à partir d'expériences consistant à obturer ces points singuliers par de la vaseline (PERRY & HARRISON, 1974 ; COUMANS, 1978). Or, celle-ci empêche aussi bien l'eau que l'oxygène de pénétrer, et il n'est pas exclu que, dans ces conditions, la germination ait été inhibée du fait d'une imbibition insuffisante de la graine.

Nous avons donc cherché à empêcher uniquement la pénétration de l'oxygène jusqu'à la graine par le pore basal et le pourtour de l'opercule. Pour cela, les semences sont enfoncées dans une pâte texturale saturée, soit du côté du pore basal, soit du côté de l'opercule. La semence est en contact sur la moitié de sa surface avec un milieu saturée, et avec l'atmosphère sur l'autre moitié. On empêche donc l'oxygène de passer par une partie de la surface de la semence, sans qu'il n'y ait *a priori* de problème d'imbibition. Les résultats sont présentés sur le tableau 12.

Lorsque l'opercule est en contact avec la pâte saturée, le taux de germination est de 80% au bout de 4 jours, et il atteint son maximum après 8 jours : la germination apparaît seulement retardée. Lorsque c'est le pore basal qui est en contact avec la pâte texturale, le taux de germination après 4 ou 8 jours est plus faible, et après 8 jours, le taux de germination maximum n'est toujours pas atteint.

D'après la figure 48, tant que la porosité libre à l'air est supérieure à 15%, la germination n'est pas perturbée pour des semences placées dans un massif d'agrégats avec une concentration en oxygène de 10% ou 21%. Le fait que dans nos traitements expérimentaux, la moitié de la surface de la semence soit au contact d'une pâte saturée ne doit donc pas modifier la germination. Les résultats de germination présentés sur le tableau 12 peuvent s'interpréter comme un effet de la seule obturation totale du pore basal ou du pourtour de l'opercule (sous réserve que la répartition de la des zones de la surface de la semence en contact avec l'atmosphère ne joue pas un rôle important).

Ces résultats montrent donc que la germination est perturbée lorsque le pore basal ou le pourtour de l'opercule sont en contact avec un milieu saturé, même dans une atmosphère à 21% d'oxygène, et essentiellement dans le cas du pore basal. Ces deux zones pourraient donc être effectivement des zones privilégiées de passage de l'oxygène au travers du péricarpe pour l'alimentation de la graine. Plus l'indice des vides structuraux est faible, plus la probabilité que ces zones soient en contact avec un agrégat saturé et totalement obturées est élevée. La diminution du taux de germination observée dans les éprouvettes de sol à indice des vides structuraux inférieur à 0,1 pourrait donc être liée à cette particularité de la semence de betterave sucrière.

3. Conclusion

Tant que la porosité libre à l'air d'un massif d'agrégats où sont placées les semences est supérieure à 10-15%, la germination ne semble dépendante que de la concentration en oxygène, et la valeur de référence de 10% d'oxygène est stable. Pour des porosités libre à l'air inférieures, la germination pourrait dépendre en plus de la surface de pénétration de l'oxygène dans la semence, et de l'obturation du pore basal ou du pourtour de l'opercule.

C. Conclusion

Nous avons mis en évidence, expérimentalement, que deux types d'hypothèses du modèle peuvent être remises en cause pour expliquer les différences entre les comportements en phase de germination prévus par le modèle et observés. Elles concernent le voisinage immédiat de la semence et le type de contact «sol-semence», et plus particulièrement :

- pour la première partie du modèle, l'homogénéité du milieu de transfert à l'échelle de la semence : la semence peut être entourée d'une zone saturée alors que le milieu n'est pas saturé. En mesurant un coefficient de diffusion global du milieu, on ne peut prendre en compte l'environnement de la semence.
- pour la seconde partie du modèle, l'utilisation d'une valeur de concentration en oxygène de référence : en plus de la concentration en oxygène, la germination dépend de la surface de pénétration de l'oxygène dans la semence, et de l'obturation éventuelle de voies privilégiées d'entrée de l'oxygène dans la semence.

Le modèle de diffusion macroscopique de l'oxygène adopté, basé sur l'utilisation d'un coefficient de diffusion global, permet de calculer la concentration en oxygène moyenne en limite du voisinage de la semence. Tant que la porosité libre à l'air est supérieure à 10-15% et que le potentiel

hydrique est inférieure à un potentiel d'environ -2 kPa, la concentration en oxygène calculée peut être comparée à la valeur de référence de 10% d'oxygène pour prévoir le comportement en phase de germination : le voisinage immédiat de la semence peut être assimilé à une phase gazeuse. Le modèle de prévision de la germination peut être utilisé, dans ces conditions, comme un moyen d'étudier l'effet des caractéristiques d'états du lit de semence, et plus globalement du profil de sol cultivé, sur le déroulement de la germination. C'est de cette manière que nous allons l'utiliser dans la troisième partie, afin de diagnostiquer les situations d'hypoxie dans le lit de semence.

Dans les autres situations, la concentration en oxygène moyenne calculée en limite du voisinage de la semence pourrait être variable entre semences (indépendamment de l'hétérogénéité des semences), et ce voisinage ne peut plus être assimilé à une phase gazeuse : la concentration en oxygène à la périphérie de la semence dépendrait de la diffusion au travers d'une zone saturée et/ou la germination dépendrait du type de contact «sol-semence» en plus de la concentration en oxygène. Il se pose pour ces situations le problème général du rôle des conditions locales dans le fonctionnement des organismes vivants dans le sol, dont l'étude passe par la mise au point de modèle «microscopique» de transfert, prenant en compte de manière probabiliste la variabilité locale des propriétés de transfert du milieu.

Vis-à-vis du diagnostic des conditions d'hypoxie des semences de betterave sucrière, l'étude expérimentale de la germination permet cependant de mettre en évidence que dans les situations à forte compacité ou à forts potentiels hydriques la germination est perturbée.

TROISIEME PARTIE :

APPLICATION DU MODELE AU DIAGNOSTIC DE CONDITIONS
D'HYPOXIE DANS LE LIT DE SEMENCE

A partir du modèle proposé et par simulation, nous allons chercher à estimer l'influence des caractéristiques d'états du lit de semence et plus globalement du profil d'un sol cultivé, sur les gradients de concentration en oxygène dans le lit de semence et sur leurs cinétiques, en prenant en compte certaines conditions du champ cultivé (anisotropie verticale et horizontale, variations thermiques) afin de mettre en évidence les situations qui sont susceptibles d'entraîner l'apparition de conditions d'hypoxie dans le lit de semence.

Il s'agit tout d'abord de définir le système devant représenter un profil de sol cultivé au moment des semis de betterave sucrière, puis de se donner une gamme d'états et de lui associer une gamme des paramètres de transfert d'oxygène par diffusion, à partir de laquelle nous réaliserons les simulations.

I. LE SYSTEME ETUDIE - CARACTERISTIQUES DU MODELE

A. Nature des fonctions puits prises en compte

La fonction puits à oxygène dans le sol correspond soit à la consommation d'oxygène de la semence, soit à celle des micro-organismes du sol. L'ordre de grandeur et les échelles d'espace concernées dans le profil par ces deux fonctions puits sont très différents :

- la fonction puits «semence» est de moins de $5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$ et elle est locale.
- la fonction puits «micro-organismes» est répartie sur l'ensemble du profil ; en considérant une fonction puits faible, de $0,5$ à $1 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$ sur 20 à 30 cm de profondeur, la consommation d'oxygène mesurée à la surface du sol est de 10 à $30 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-2}$.

Compte tenu d'une densité de semis de $100\ 000 \text{ semences} \cdot \text{ha}^{-1}$, la consommation d'oxygène par la semence apparaît négligeable devant celle des micro-organismes à l'échelle de la surface de sol disponible par semence (environ 100 fois plus faible). Nous considérerons donc que la concentration en oxygène dans le lit de semence ne dépend que de la fonction puits d'origine microbienne.

Le système est réduit à un volume de sol présentant une activité microbienne répartie sur l'ensemble du profil. Différents travaux ont déjà été consacrés à l'étude des conséquences de l'activité biologique sur la concentration en oxygène dans le profil à partir d'une modélisation des lois de diffusion gazeuse (VAN BAVEL, 1951 ; CURRIE, 1962 ; PAPENDICK & RUNKLES, 1965 ; GRABLE & SIEMER, 1968 ; in GLINSKI & STEPNIEWSKI, 1985). Cependant aucun ne concerne spécifiquement le lit de semence et la phase de germination. Le lit de

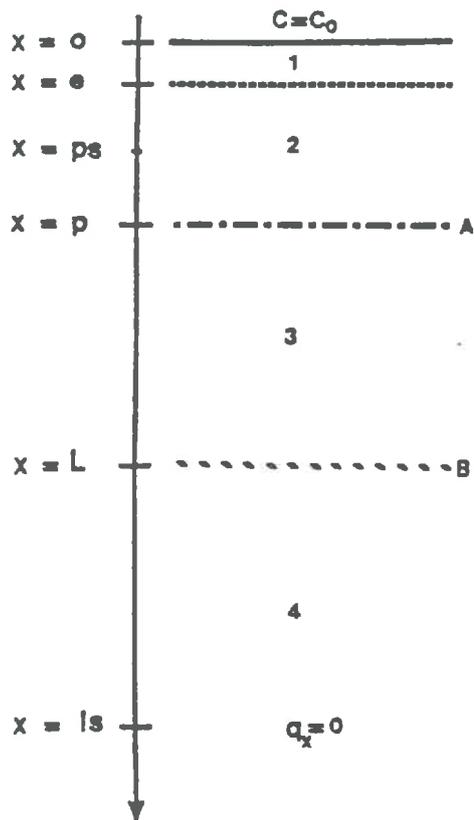


Figure 49 : Présentation de la structure multicouche du profil.

- 1 : croûte de battance
- 2 : lit de semence
- 3 : couche labourée non reprise
- 4 : sous-sol
- A : limite du travail du sol avant semis
- B : limite du labour

semence se caractérise par sa position à proximité de l'interface sol-atmosphère : il est proche de la source d'oxygène qu'est l'atmosphère, mais il est aussi directement soumis aux agressions climatiques. Une croûte de battance peut alors se former ; celle-ci est fortement limitante vis-à-vis de la diffusion gazeuse (AWADHWAL & THIERSTEIN, 1985), et elle peut être de structure hétérogène dont la prise en compte nécessite de travailler en coordonnées tridimensionnelles. La phase de germination est de courte durée, nous sommes donc amené à étudier l'évolution de la concentration en oxygène dans le lit de semence en régime transitoire. Or la plupart des travaux ont été réalisés en régime permanent et en coordonnée monodimensionnelle. De plus, aucun des travaux ne prend en compte la variation de la fonction puits avec la concentration en oxygène.

B. Caractérisation du profil de sol - définition des systèmes étudiés

Compte tenu du risque élevé de dégradation structurale en surface au moment des semis (sol nu à structure localement fine et conditions climatiques), nous pouvons distinguer quatre couches au sein d'un profil de sol cultivé au moment d'un semis de betterave sucrière (figure 49) :

- la croûte de battance éventuelle en surface,
- le lit de semence,
- la couche labourée sous-jacente au lit de semence, c'est-à-dire la couche non reprise par le travail du sol avant semis,
- le sous-sol ou horizon B.

Faute de données précises sur l'activité biologique du sol en fonction de la profondeur, nous négligerons l'activité biologique du sous-sol et la réserve d'oxygène qu'il représente. Nous ne prenons pas en compte les caractéristiques de l'horizon B du profil dans les simulations, nous imposons une condition de flux nul à la limite de la couche labourée : $q_x(x=L) = 0$

En surface, nous imposons une condition de concentration en oxygène constante et égale à celle de l'atmosphère : $C(x=0) = C_0$

L'état structural, le potentiel hydrique et l'activité microbienne sont supposés homogènes au sein du lit de semence et de la couche labourée sous-jacente, et chaque couche est supposée isotrope vis-à-vis de la diffusion gazeuse. Ces deux couches seront donc caractérisées par un coefficient de diffusion apparent de l'oxygène, une porosité de transfert et une fonction puits à oxygène, et par une épaisseur.

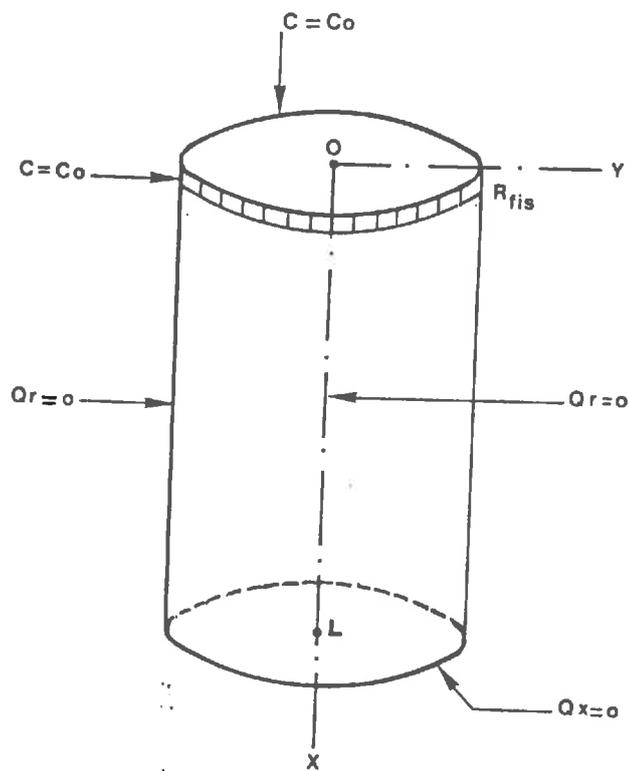


Figure 50 : Géométrie du système en coordonnées axi-cylindriques (Profil avec une croûte fissurée).



croûte de battance

En ce qui concerne la croûte de battance nous distinguons deux types de situations :

- la croûte est continue : elle est supposée homogène et isotrope, et elle est donc caractérisée par des mêmes paramètres de même nature que ceux du lit de semence et de la couche labourée sous-jacente.

En l'absence d'une croûte de battance ou en présence d'une croûte continue, le système se réduit à un profil monodimensionnel, ayant en surface une condition de concentration en oxygène constante et en profondeur une condition de flux nul. L'équation de conservation de la masse s'écrit :

$$(23) \quad N \cdot \frac{\partial C}{\partial t} = D \cdot \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} - P$$

La croûte de battance pouvant être saturée, C ne peut plus être définie comme la concentration en oxygène rapportée au volume d'air, et N comme la porosité libre à l'air accessible au gaz. C représentera donc la concentration en oxygène équivalente à celle dans l'air qui serait en équilibre avec la phase liquide du volume élémentaire de sol considéré. N représentera la porosité totale accessible au gaz dissous multipliée par le coefficient de solubilité de l'oxygène.

- la croûte est fissurée : chaque élément de sol délimité en surface par les fissures est assimilé à un cylindre, de rayon équivalent à la moitié de la maille moyenne de fissuration, noté R_{fis} (figure 50), et la profondeur des fissures est considérée équivalente à l'épaisseur de la croûte. Au sein de chaque cylindre, c'est-à-dire entre les fissures, l'état structural et hydrique de la croûte sont supposés homogènes. La croûte est, dans ce cas, caractérisée en plus par une maille de fissuration.

Le système est de géométrie cylindrique, et il présente une symétrie radiale, chaque couche étant supposée homogène et isotrope. En surface et en profondeur, les conditions aux limites sont identiques à celles pour un profil monodimensionnel. Sur la face latérale du cylindre, nous imposons :

- une condition de concentration en oxygène constante sur l'épaisseur de la croûte :

$$C(r=R_{fis}, 0 \leq x \leq e) = C_0$$

- une condition de flux nul sur le reste de la face, chaque élément du réseau de fissuration étant supposé équivalent :

$$q_r(r=R_{fis}, x > e) = 0$$

Sur l'axe du cylindre, nous imposons une condition de flux nul par symétrie :

$$q_r(r=0) = 0$$

L'équation de conservation de masse s'écrit (équation (12)) :

$$N \cdot \frac{\partial C}{\partial t} = D \cdot \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + D \cdot \frac{\partial^2 C}{\partial r^2} + (D/r) \cdot \frac{\partial C}{\partial r} - P$$

C. Estimation des paramètres de transfert

1. Estimation du coefficient de diffusion et de la porosité de transfert

On ne dispose pas de modèle de prévision (déterministe ou empirique) de ces deux paramètres en fonction des caractéristiques physiques du milieu de transfert. On estimera leurs valeurs à partir de relations empiriques qui les relient à des variables d'états accessibles pour des cas-types d'états physiques correspondant aux situations extrêmes risquant d'être rencontrées lors des semis.

Le coefficient de diffusion sera estimé à partir des mesures qui ont été réalisées sur les éprouvettes de sol à différents indices des vides structuraux et potentiels hydriques (figure 28). Ces mesures ont été établies pour un volume poral textural saturé, et elles ne sont donc pas, dans ces conditions, contingentes d'un matériau donné (3).

La porosité de transfert sera assimilée à la porosité libre à l'air de ces éprouvettes de sol, ou à la porosité totale multiplié par le coefficient de solubilité si le milieu est saturé.

Puisqu'entre le coefficient de diffusion et la porosité libre à l'air il n'y a pas de relation unique, il sera nécessaire de prendre pour un même coefficient de diffusion des porosités libre à l'air différentes et *vice-versa*.

2. Estimation de la fonction puits à oxygène d'origine microbienne

a. Fonction à oxygène «potentielle»

La fonction puits à oxygène «potentielle» est définie comme la vitesse de consommation d'oxygène d'un sol mesurée en conditions hydriques optimales, dans 21% d'oxygène et à une

3 sauf à admettre une influence, négligée ici, de la texture sur l'évolution morphologique de l'espace poral structural au cours du compactage

température d'environ 20°C. Nous nous donnons une gamme de variation de la fonction puits en distinguant les situations où il y a présence ou pas de résidus de récolte dans le profil, indépendamment de l'état structural.

Pour des sols cultivés de teneur en carbone organique voisine de 1%, où il n'y a pas eu incorporation récente de résidus de récolte ou d'amendements organiques, et de densité apparente moyenne de 1,2, la fonction puits à oxygène potentielle, mesurée en laboratoire, varie entre 0,1 et 2,5 mm³.h⁻¹.cm⁻³ (BROWN *et al.*, 1965; BRIDGE & RIXON, 1976; in GLINSKI & STEPNIIEWSKI, 1985; BOONE *et al.*, 1986).

Après apport de 1 à 2% de résidus de récolte, la fonction puits augmente en quelques jours jusqu'à des valeurs de 10 à 20 mm³.h⁻¹.cm⁻³, puis diminue progressivement dans les mois qui suivent jusqu'à atteindre son niveau de base antérieur (LYDA & ROBINSON, 1969; GUERIF, 1986).

b. Effets des facteurs physiques

Aucune loi ne rend bien compte des variations de la consommation d'oxygène des microorganismes du sol en fonction de la température qui modifie à la fois la population microbienne et sa cinétique respiratoire (*in* GLINSKI & STEPNIIEWSKI, 1985). Une des lois néanmoins utilisée est la loi empirique de VAN'T OFF ou loi du Q₁₀ qui se présente sous la forme suivante :

$$(24) \quad \text{Log}(P_1/P_2) = (T_1 - T_2) \cdot \text{Log}(Q_{10})/10$$

T étant la température

Q₁₀, qui représente le taux d'accroissement de la vitesse de la réaction considérée pour une variation de 10°C, varie en moyenne entre 2 et 3 en fonction du type de sol (ROSS & CAIRNS, 1978; HOWARD & HOWARD, 1979). Cependant, Q₁₀ n'est pas constant avec la température et varie entre 1,5 et 3 pour des températures variant entre 10 et 25°C, et entre 3 et 5 pour des températures variant entre 5 et 15°C (ROSS & CAIRNS, 1978).

L'humidité sera supposée n'être jamais suffisamment faible pour réduire l'activité microbienne.

La variation de la fonction puits à oxygène en fonction de la concentration en oxygène sera estimée à partir de la relation (8), en supposant que cette relation est valide quels que soient les états structural, hydrique et organique du milieu et la température.

Tableau 1.3 : Gammes de variation de l'état structural et des paramètres de transferts de chaque couche de profil de sol comme définie sur la figure 4.9

	e _s		D/D ₀		N		X (cm)	
	max	min	max	min	max	min	max	min
croûte de battance - saturée	0 (1)	-	3,3.10 ⁻⁶ (2)	-	3% (3)	-	0,2	0,05
- désaturée			10 ⁻⁵	10 ⁻³	3%	-		
lit de semence	1,0 (4)	0,5 (5)	2.10 ⁻¹ (6)	10 ⁻² (7)	40%	10% (7)	10	5
couche labourée sous-jacente	0,8 (8)	0,2 (8)	10 ⁻¹ (6)	0	35%	0%	30	20

(1) BOIFFIN, 1984

(2) in GLINSKI & STEPNIIEWSKI (1985)

(3) porosité totale de 50% et coefficient de solubilité de l'oxygène de 3,3% à 20°C (in GLINSKI & STEPNIIEWSKI, 1985)

(4) BOIFFIN, 1984 ; BOUAZIZ, 1987

(5) DEXTER et al., 1983 ; BOIFFIN, 1984

(6) d'après la figure 28

(7) valeurs pour un potentiel de -1 kPa, des agrégats de 1 à 2 mm de diamètre et pour l'indice des vides structuraux le plus faible (figure 28)

(8) BOONE et al., 1986 ; STENGEL, 1986 ; BOUAZIZ, 1987

$$(8) P = P_{\max} / (1 + K_m/C)$$

$$\text{avec : } K_m = 2,5 \cdot 10^{-2} \quad \text{et } P_{\max} = P_{21\%} \cdot (1 + K_m/21 \cdot 10^{-2})$$

D. Définition des situations «critiques» vis-à-vis de la germination

Appliquant les lois de diffusion à un profil multicouches, nous allons donc calculer l'évolution de la concentration en oxygène dans le lit de semence. La référence de concentration en oxygène dont on dispose pour prévoir le comportement en phase de germination est la valeur de 10% d'oxygène déterminée à une température de 20°C. Cette température peut être considérée comme une valeur maximale lors d'un semis de betterave sucrière. En considérant que la germination peut être perturbée à partir du moment où la concentration en oxygène s'abaisse en dessous de 10% quelle que soit la température, nous surestimerons les risques d'apparition de conditions hypoxiques dans le lit de semence.

II. LES ETATS DU PROFIL ETUDIE - GAMME DE VARIATION DES PARAMETRES RETENUS POUR LES SIMULATIONS

Le tableau 13 présente la gamme de variation de l'état structural caractérisé par l'indice des vides structuraux, la profondeur, le coefficient de diffusion relatif et la porosité de transfert de la croûte de battance, du lit de semence et de la couche labourée sous-jacente.

D'après le modèle de dégradation structurale des couches superficielles de BOIFFIN (1984), la croûte de battance a une structure continue, et on peut considérer qu'elle est initialement saturée. Le coefficient de diffusion relatif maximal de la croûte est alors égal à celui de l'eau. Elle ne se désature ou ne se fissure qu'après une période de dessèchement. On ne dispose pas de référence pour une croûte désaturée ; du fait de sa structure continue, nous avons considéré des coefficients de diffusion relatifs de la croûte faibles, variables entre 10^{-5} et 10^{-3} . Nous ne prenons pas en compte la phase de formation de la croûte de battance (phase F1 d'après BOIFFIN, 1984), pendant laquelle la croûte est discontinue. L'épaisseur de la croûte est supposée faible, entre 0,5 et 2 mm. Compte tenu de cette faible épaisseur, la maille maximale de fissuration serait de 5 à 10 cm (P. STENGEL, communication personnelle).

L'indice des vides structuraux minimum dans le lit de semence a été estimé, d'après BOIFFIN (1984), comme résultant de l'évolution d'un lit de semence ayant un indice des vides structuraux initial de 0,8 et ayant subi une quantité totale de pluies cumulées de 50 mm. Le coefficient de diffusion minimum dans le lit de semence ou dans la couche labourée sous-jacente a été estimé pour l'indice des vides structuraux le plus faible de la couche, pour un potentiel de -1 kPa et pour des agrégats de 1 à 2 mm de diamètre. Le potentiel de -1 kPa représente le potentiel maximal retenu ; on ne prend pas en compte le cas où le lit de semence est totalement saturé.

Nous considérons des fonctions puits à oxygène potentielles de moins de $3 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$ en l'absence de résidus de récolte et de 5 à $10 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$ en présence de résidus de récolte, dans le lit de semence et dans la couche labourée sous-jacente. Les fortes fonctions puits ne peuvent correspondre qu'à une quantité locale importante de résidus de récolte.

La température variera entre 5 et 10°C pour la température minimale et entre 10 et 20°C pour la température maximale.

Nous ne prendrons en compte ni les variations du coefficient de diffusion en fonction de la température, négligeables face à celles de la fonction puits, ni les variations du coefficient de diffusion en fonction de la pression atmosphérique. En effet, d'après l'équation (3) le coefficient de diffusion est multiplié par 1,1 entre 5 et 20°C , alors que la fonction puits est, dans ces mêmes conditions, multipliée par 5 (d'après l'équation (24) et pour un Q_{10} de 3).

III. RESULTATS DES SIMULATIONS

Nous décrivons l'évolution possible de l'état structural et hydrique du profil en considérant successivement : l'absence d'une croûte de battance à la surface du profil, la présence d'une croûte de battance continue et saturée, puis le dessèchement de cette croûte qui est alors désaturée et/ou fissurée.

Nous commençons par hiérarchiser les situations à partir d'une analyse en régime permanent à température constante, et avec une fonction puits indépendante de la concentration en oxygène. Nous obtenons alors la gamme extrême des situations risquant d'entraîner une perturbation de la germination. Nous étudions ensuite ces situations de façon plus précise en régime transitoire, en tenant compte des variations de la fonction puits à oxygène avec la concentration en oxygène et la température.

En dehors des situations pour lesquelles il existe une solution analytique simple (régime permanent, géométrie monodimensionnelle et fonction puits à oxygène constante) à l'équation différentielle de conservation de la masse, nous utiliserons le même logiciel que précédemment (logiciel «FORSIM»).

Dans la suite du texte, l'indice i relatif à D_i , N_i et P_i fera référence au numéro de la couche comme définie sur la figure 49. L'indice 0 représente le milieu «air atmosphérique».

A. Profil sans croûte de battance

Nous appliquons l'équation (23) aux couches 2 et 3, nous avons donc à résoudre le système d'équations suivant :

$$(25) \quad N_2 \cdot \frac{\partial C}{\partial t} = D_2 \cdot \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} - P_2 \quad \text{pour } 0 \leq x \leq p$$

$$(26) \quad N_3 \cdot \frac{\partial C}{\partial t} = D_3 \cdot \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} - P_3 \quad \text{pour } p \leq x \leq L$$

$$\text{avec } C_x(x=0) = C_0 \quad \text{et } q_x(x=L) = 0$$

La solution dans le lit de semence, en régime permanent et avec une fonction puits constante, est :

$$(27) \quad C - C_0 = (P_2 / (2 \cdot D_2)) \cdot x^2 - ((P_3 \cdot (L-p) + P_2 \cdot p) / D_2) \cdot x$$

Il apparaît que la concentration d'oxygène à l'équilibre à une profondeur donnée du lit de semence est indépendante du coefficient de diffusion relatif des couches sous-jacentes (D_3), ainsi que de la porosité libre à l'air de l'ensemble du profil (N_2 et N_3). Nous pouvons ne considérer alors que la partie supérieure du profil : le système est réduit à une seule couche, dont l'épaisseur est déterminée par la profondeur maximale de semis (fixée à $p_s = 5$ cm), avec à cette profondeur une condition de flux égal à la consommation d'oxygène des couches sous-jacentes (notée Q).

$$(28) \quad Q = (L-p) \cdot P_3 + (p-p_s) \cdot P_2$$

ou (29) $Q = (L-p_s) \cdot P_2$ en considérant la fonction puits homogène sur tout le profil.

Le profil de concentration en oxygène ne dépend alors que de trois paramètres : D_2 , P_2 et Q .

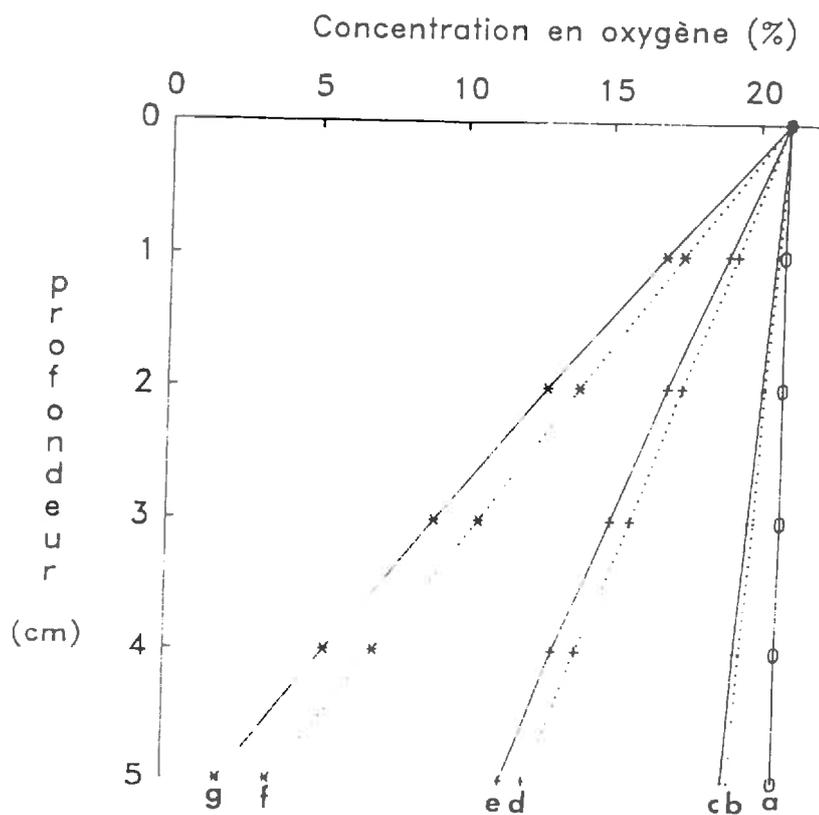


Figure 51 : Profils de concentration d'oxygène à l'équilibre, dans un lit de semence sans croûte de battance, en considérant la fonction puits comme indépendante de la concentration d'oxygène.

Caractéristiques des profils simulés :

D_2/D_0	10^{-1}	10^{-1}	10^{-2}	10^{-2}	10^{-2}
Q ($\text{mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-2}$)	25	250	25	125	250
P_2 ($\text{mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$)	1	0 10	0 1	0 5	0 10
	a	b c	b c	d e	f g

La figure 51 présente quelques simulations de profil de concentration d'oxygène dans les cinq premiers centimètres. En comparant respectivement les courbes b,d,f aux courbes c,e,g, il apparaît que le profil de concentration en oxygène est pratiquement indépendant de la fonction puits du lit de semence : l'accumulation de résidus de récolte dans le lit de semence, dans ces conditions, ne présente pas de risque particulier et elle constituerait même une situation plus favorable qu'une répartition homogène des résidus au sein du profil. En effet, ce n'est que pour des situations présentant de très fortes consommations d'oxygène dans les couches sous-jacentes à la semence, associées à un faible coefficient de diffusion relatif du lit de semence (courbe f et g) que la concentration en oxygène se situe en dessous de 10% à moins de cinq centimètres de profondeur.

Dans ces conditions, l'analyse en régime transitoire avec une fonction puits dépendante de la concentration en oxygène et pour une température constante montre que :

- d'une part le temps nécessaire pour atteindre la concentration d'oxygène à l'équilibre (figure 52) est faible par rapport à la durée de la phase de germination (environ 4 jours à 20°C), ceci pour une condition initiale de concentration en oxygène uniforme et égale à celle de l'atmosphère dans tout le profil.
- d'autre part, le profil de concentration en oxygène dépend alors du coefficient de diffusion relatif des couches sous-jacentes à la semence (figure 53). Plus le coefficient de diffusion relatif des couches sous-jacentes à la semence est élevé (courbes b,c,d), plus la consommation d'oxygène par ces couches est élevée, et plus la concentration en oxygène des premiers centimètres du lit de semence est réduite ; la concentration en oxygène reste néanmoins supérieure à celle calculée dans la situation où on ne prend pas en compte la variation de la fonction puits avec la concentration en oxygène (courbe a). Aussi, même dans le cas d'un profil avec un coefficient de diffusion relatif faible dans les cinq premiers centimètres, fort au-delà et une forte fonction puits dans tout le profil (courbe b), la concentration en oxygène n'atteint 10% qu'entre quatre et cinq centimètres de profondeur. Ce niveau élevé de fonction puits correspond à la valeur maximale de fonction puits à oxygène potentielle considéré : si la température est inférieure à 20°C, la concentration en oxygène des cinq premiers centimètres du lit de semence reste supérieure à 10%.

En l'absence d'une croûte de battance, pour la gamme de variation des différents paramètres que l'on s'est fixée, la concentration en oxygène ne descend jamais en dessous de 10% au niveau de la semence. Il est cependant à noter que cette gamme ne prend pas en compte les valeurs très faibles de coefficient de diffusion relatif du lit de semence qui correspondent à la saturation ;

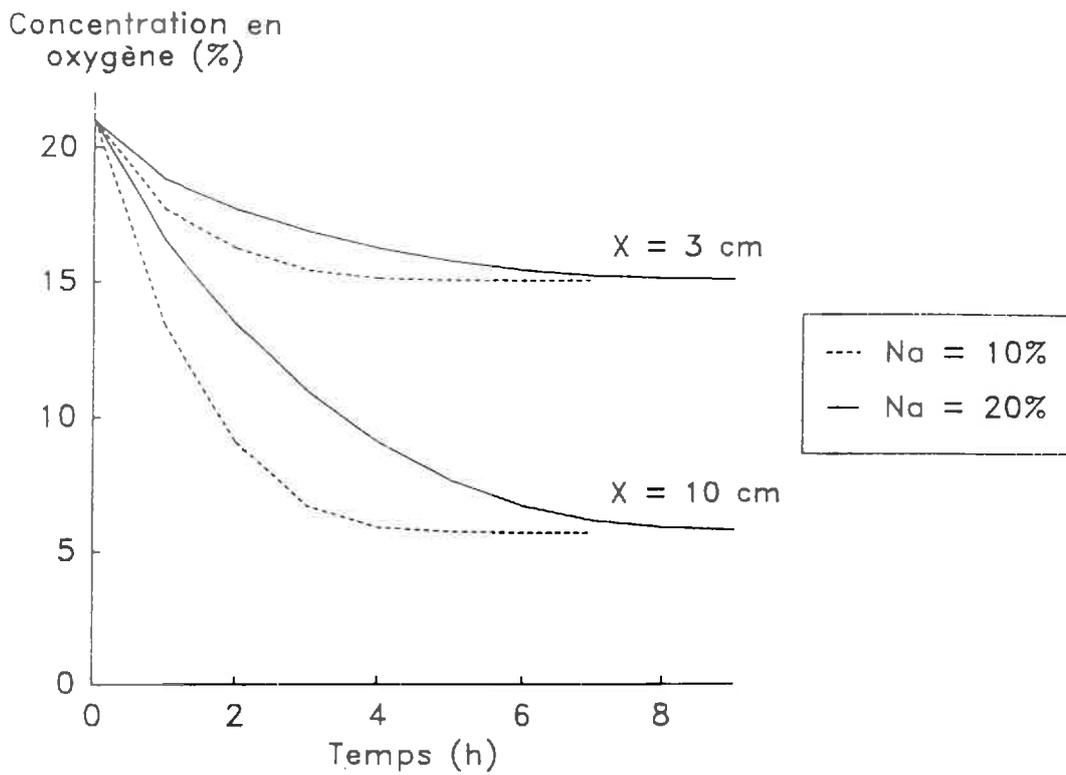


Figure 52 : Evolution de la concentration d'oxygène au cours du temps dans un lit de semence sans croûte de battance, en considérant la fonction puits dépendante de la concentration d'oxygène.

Caractéristiques du profil simulé :

$$L = 30 \text{ cm} ; D_2/D_0 = D_3/D_0 = 10^{-2} ; P_2 = P_3 = 10 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$$

$$N_2 = N_3 = N_a$$

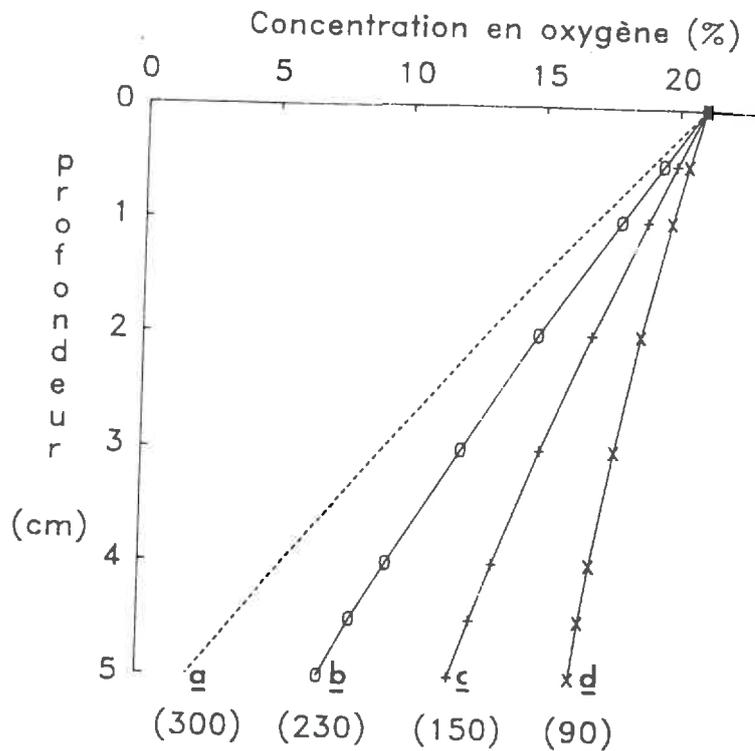


Figure 53 : Profils de concentration d'oxygène à l'équilibre dans un lit de semence sans croûte de battance en fonction du coefficient de diffusion relatif de la couche labourée sous-jacente, en considérant la fonction puits dépendante de la concentration d'oxygène.

Caractéristiques du profil simulé :

$$L = 30 \text{ cm} ; p = 5 \text{ cm} ; D_2/D_0 = 10^{-2} ; P_2 = P_3 = 10 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$$

() : consommation totale d'oxygène dans le profil.

a : P est indépendant de la concentration en oxygène

b : $D_3/D_0 = 10^{-1}$

c : $D_3/D_0 = 10^{-2}$

d : $D_3/D_0 = 10^{-3}$

dans ce cas, la concentration en oxygène devient limitante du fait de la seule fonction puits «semence».

Nous remarquons qu'en l'absence d'une croûte de battance, un profil *a priori* favorable, caractérisé par une porosité structurale libre à l'air élevée dans la couche labourée et une répartition homogène de la matière organique, est en fait, la situation qui risque d'entraîner les concentrations en oxygène les plus faibles dans le lit de semence. Par contre, si les couches sous-jacentes à la semence sont saturées, la concentration en oxygène au niveau de la semence reste proche de 21%.

B. Profil avec une croûte de battance continue et saturée

1. Cas d'une température constante

De la même manière que l'on a obtenu l'équation (27), si l'on néglige la fonction puits de la croûte, la concentration en oxygène à la base de la croûte est donnée par l'équation suivante :

$$(30) \quad C(x=e) = C_0 - (Q/D_1) \cdot e$$

Le flux maximum d'oxygène pouvant traverser la croûte est alors :

$$(31) \quad Q_{\max} = C_0 \cdot D_1 / e$$

En considérant le coefficient de diffusion relatif le plus élevé pour la croûte saturée, c'est-à-dire égal à celui dans l'eau ($3,3 \cdot 10^{-6}$), et une épaisseur de la croûte faible (0,05 cm), le flux maximum d'oxygène pouvant traverser la croûte est de $10 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-2}$: il correspond à des fonctions puits potentielles inférieures à $0,5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$ sur 20 à 30 cm de profil. Une fonction puits, même faible, dans le profil entraîne une concentration en oxygène nulle sous la croûte saturée : le flux maximal pouvant traverser la croûte est alors négligeable devant la consommation d'oxygène dans le profil et le système peut être considéré comme confiné.

La présence d'une croûte saturée en surface peut donc entraîner, même avec une faible consommation d'oxygène dans le profil, une concentration en oxygène de moins de 10% dans le lit de semence, et donc entraîner une perturbation de la germination. Cependant, la germination ne risque d'être perturbée que si la concentration en oxygène s'abaisse en dessous de 10% en un intervalle de temps suffisamment court, à définir en fonction de la durée de la phase de germination, et du moment où la croûte apparaît au cours de la phase de germination.

Tableau 14 : Fonctions puits à oxygène telles que la concentration en oxygène sous la croûte saturée s'abaisse de 21 à 10% en 24 heures en fonction de la porosité libre à l'air (N_a). La température est supposée constante.

N_a	P (en $\text{mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$)			
	a	b	c	d
10%	0,5	0,6		
20%	0,9	1,1	1,0	1,0
30%	1,4	1,5	1,4	1,4
40%	1,8	2,0		

a : selon la relation (32), avec P indépendant de la concentration en oxygène.

b, c et d : à partir de simulations avec P dépendant de la concentration d'oxygène.

Caractéristiques du profil simulé :

$$L = 30 \text{ cm} ; D_1/D_0 = 3,3 \cdot 10^{-6} ; N_1 = 3\% ; P_1 = 0$$

$$D_2/D_0 = D_3/D_0 = 10^{-1} ; N_2 = N_3 = N_a ; P_2 = P_3 = P$$

$$\text{b : } e = 0,05 \text{ cm}$$

$$\text{c : } e = 0,2 \text{ cm}$$

$$\text{d : } e = 0,2 \text{ cm et } D_2/D_0 = D_3/D_0 = 10^{-2}$$

Le temps pour atteindre 50% de germination est de l'ordre de trois jours à 20°C, et à 10°C nous avons observé qu'il était d'environ sept jours. Vu la faible durée de la phase de germination, nous considérerons que la germination risque d'être perturbée si la concentration en oxygène s'abaisse en dessous de 10% en moins de 24 heures quelle que soit la température et le moment où la croûte apparaît. Le choix de cet intervalle de temps reste arbitraire, il doit seulement nous permettre de mettre en évidence le type de conditions du lit de semence qui peuvent entraîner une perturbation de la germination ; il n'est pas inhérent au modèle, et il peut être remis en cause au vu de nouvelles données expérimentales.

Nous avons alors recherché la combinaison des paramètres de transfert qui entraîne une concentration en oxygène de moins de 10% dans un lit de semence présentant en surface une croûte saturée.

Le tableau 14 présente les fonctions puits dites «critiques», c'est-à-dire celles entraînant en 24 heures une concentration en oxygène inférieure à 10%, pour différentes caractéristiques du profil, et pour une concentration en oxygène initiale de 21% dans tout le profil, la figure 54 présente l'évolution de la concentration en oxygène au cours du temps. Il apparaît que le paramètre important à considérer est la porosité libre à l'air ; l'épaisseur de la croûte et le coefficient de diffusion relatif au sein du profil ne modifient pas le niveau de la fonction puits critique (colonnes b,c,d), l'évolution de la concentration en oxygène est équivalente pour des coefficients de diffusion relatif dans le profil différents (courbes b et c de la figure 54), et à différentes profondeurs (courbes c et d).

En présence d'une croûte de battance saturée, la concentration en oxygène ne reflète que le bilan entre le stock initial d'oxygène et la consommation d'oxygène au cours du temps, ce qui peut se traduire par l'équation suivante :

$$(32) \quad C = C_0 - (P \cdot t) / N$$

Sur la colonne a du tableau (14) sont présentées les fonctions puits à oxygène critiques calculées à partir de l'équation (32) en considérant la fonction puits indépendante de la concentration en oxygène. La fonction puits à oxygène n'étant sensible à la concentration en oxygène qu'en dessous de 10% (d'après la figure 32), il apparaît que cette équation simple suffit à rendre compte des fonctions puits critiques et de l'évolution de la concentration en oxygène dans le profil, dans le cas d'une porosité homogène dans le profil et d'une concentration en oxygène initial uniforme dans le profil.

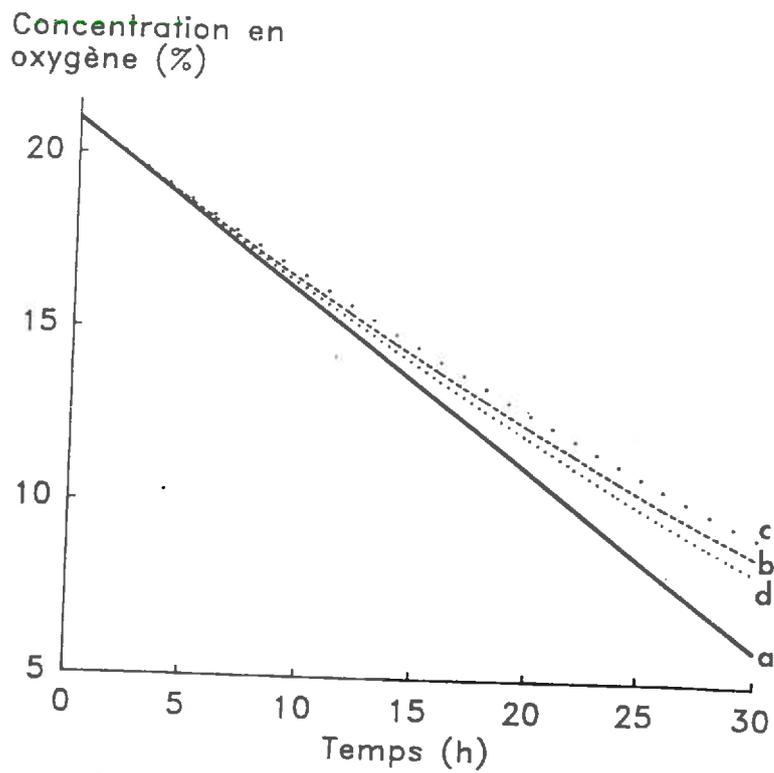


Figure 54 : Evolution de la concentration en oxygène dans un lit de semence ayant une croûte de battance saturée en surface.

Caractéristiques du profil simulé :

$L = 30 \text{ cm}$; $e = 0,05 \text{ cm}$; $D_1/D_0 = 3,3 \cdot 10^{-6}$; $N_1 = 3\%$

$D_2/D_0 = D_3/D_0 = D/D_0$; $P_2 = P_3 = 1 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$

$N_2 = N_3 = 20\%$

a : selon la relation (32)

b : $D/D_0 = 10^{-1}$ et $x = e$

c : $D/D_0 = 10^{-2}$ et $x = e$

d : $D/D_0 = 10^{-2}$ et $x = L$

Tableau 15 : Fonctions puits à oxygène telles que la concentration en oxygène, à 3 cm de profondeur dans un lit de semence avec une croûte saturée, soit inférieure à 10% en moins de 24 heures, en fonction des conditions initiales et du coefficient de diffusion relatif de la couche labourée sous-jacente au lit de semence (D_3/D_0) .

D_3/D_0	N_3	P (en $\text{mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$)		
		a	b	
10^{-1}	20%	1,0	0,9	i
10^{-1}	30%	1,5	1,2	j
10^{-2}	20%	1,0	0,7	k
10^{-3}	20%	1,0	0,6	l

Les conditions initiales sont :

a : $C_x = C_0$ dans tout le profil.

b : C_x est égale à la concentration d'oxygène à l'équilibre obtenue avant l'apparition de la croûte.

Caractéristiques du profil simulé :

$L = 30 \text{ cm}$; $p = 5 \text{ cm}$; $e = 0,1 \text{ cm}$; $D_1/D_0 = 3,3 \cdot 10^{-6}$; $N_1 = 3\%$; $P_1 = 0$

$D_2/D_0 = 10^{-2}$; $N_2 = 20\%$; $P_2 = P_3 = P$

En considérant une concentration en oxygène initiale homogène de 21% dans tout le profil, nous surestimons les fonctions puits à oxygène critiques. En effet, en conditions réelles, un gradient de concentration en oxygène préexiste au sein de profil quand la croûte apparait.

Le tableau 15 compare les ordres de grandeur de la fonction puits critique pour deux types de conditions initiales :

- la concentration en oxygène est uniforme et égale à 21% dans le profil (colonne a).
- le gradient initial de concentration en oxygène au sein du profil est égal à celui à l'équilibre pour les mêmes caractéristiques du profil sans la croûte de battance (colonne b). Ce gradient a été calculé pour différents paramètres de transfert de la couche labourée (lignes i,j,k,l).

Pour ces deux cas extrêmes de conditions initiales, le niveau de la fonction puits critique varie peu (colonnes a et b), même pour différents coefficients de diffusion relatifs de la couche labourée à une porosité donnée (lignes i,k,l). Plus le coefficient de diffusion relatif de la couche labourée est faible, plus le gradient de concentration au sein du profil est marqué, donc moins le stock d'oxygène est important au moment de l'apparition de la croûte : la fonction puits critique est alors légèrement plus faible. Cependant, le coefficient de diffusion et la porosité libre à l'air ne sont pas indépendants, et à un coefficient de diffusion relatif élevé dans la couche labourée correspond, en tendance, une porosité libre à l'air élevée, donc un niveau de fonction puits critique plus élevé (lignes i et j).

Donc, en présence d'une croûte saturée, la concentration en oxygène dans le lit de semence dépend essentiellement du niveau de la fonction puits et de la porosité libre à l'air, et du coefficient de diffusion relatif du profil qui détermine le profil de concentration au moment de l'apparition de la croûte. La concentration en oxygène dans le lit de semence est inférieure à 10% en moins de 24 heures pour des fonctions puits à oxygène potentielles faibles à moyennes (inférieures à $2 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$) dans une large gamme de porosités structurales libre à l'air. Il s'agit maintenant de savoir comment varie le niveau de la fonction puits à oxygène potentielle critique avec la température.

2. Effet de la température

Nous n'allons pas prendre en compte le gradient thermique au sein du profil, le déphasage et l'amortissement des variations thermiques avec la profondeur ; sinon, il serait nécessaire de réaliser un couplage des transferts thermiques et gazeux, de se donner une gamme de variation des paramètres de transfert thermiques. Pour une première approche par simulation de la

caractérisation des conditions d'hypoxie ce couplage n'apparaît pas justifié, mais il le sera nécessairement à partir du moment où le modèle sera utilisé pour analyser une situation au champ.

La relation (32) suffit à rendre compte de l'évolution de la concentration en oxygène sous une croûte de battance saturée. A partir de cette relation, nous allons seulement chercher à estimer le niveau de la fonction puits critique potentielle du sol pour différents régimes thermiques. Nous avons simplifié alors encore plus le modèle en considérant une variation linéaire de la température au cours de la journée.

Nous définissons les notations suivantes :

- P_{ref} la fonction puits telle qu'en 24 heures, la concentration en oxygène soit inférieure à 10% si la température est constante et égale à 20°C. P_{ref} est calculée à partir de la relation (32).
- P la fonction puits potentielle du sol telle que, compte tenu des conditions d'anisothermie, la concentration en oxygène soit inférieure à 10% en moins de 24 heures
- P_j la fonction puits réelle du profil au temps j
- T_j la température du sol au temps j

D'après la loi du Q_{10} (équation 24) :

$$(33) \quad P_j = P \cdot (Q_{10})^{((T_j - 20)/10)}$$

Si on considère une variation linéaire de la température journalière entre le minima (T_{min}) et le maxima (T_{max}), on obtient :

$$(34) \quad T_j = T_{min} + (j-1) \cdot (T_{max} - T_{min})/11$$

j étant l'indice horaire compris entre 1 et 12

Compte tenu des variations de température, la concentration en oxygène devient inférieure à 10% en 24 heures si :

$$(35) \quad 2 \cdot \sum_{j=1}^{12} P_j = 24 \cdot P_{ref}$$

Tableau 16 : Variations du coefficient K (relation (37)) en fonction de la température minimale (T_{\min}) et de la température maximale (T_{\max}) pour différentes valeurs du Q_{10} .

	$T_{\max} = 10^{\circ}\text{C}$					$T_{\max} = 15^{\circ}\text{C}$					$T_{\max} = 20^{\circ}\text{C}$				
valeurs du Q_{10}	2	3	5	2	3	5	2	3	5	2	3	5	2	3	5
$T_{\min} = 5^{\circ}\text{C}$	2,4	3,9	<u>7,0</u>	1,9	<u>2,9</u>	<u>4,4</u>	1,6	<u>2,0</u>	<u>2,6</u>	1,7	<u>2,3</u>	<u>3,2</u>	1,4	<u>1,6</u>	<u>2,0</u>
$T_{\min} = 10^{\circ}\text{C}$															

Les valeurs soulignées correspondent aux valeurs probables du Q_{10} compte-tenu de la gamme de température (d'après ROSS & CAIRNS, 1978).

On obtient alors, à partir des équations (33, 34 et 35) :

$$(36) \quad 12.P_{ref} = P \cdot ((Q_{10})^{((T_{min}-20)/10)}) \cdot \sum_{j=1}^{12} ((Q_{10})^{(((T_{max}-T_{min})/110) \cdot (j-1))})$$

soit (37) $P = P_{ref} \cdot K(T_{min}, T_{max})$

Au vu des valeurs de K données par le tableau 16, la température apparaît déterminante vis à vis du risque d'apparition d'une concentration limitante dans le lit de semence. En effet, si la température journalière n'excède pas 15°C, les fonctions puits critiques sont d'un ordre de grandeur triple de ceux présentés dans les tableaux 14 et 15. Dans ces conditions, si la porosité libre à l'air est inférieure à 20%, la situation devient critique pour des fonctions puits à oxygène potentielles de l'ordre de $3 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$ qui correspondent à l'activité biologique maximale d'un sol sans résidus de récolte ; si la porosité libre à l'air est supérieure à 20%, la situation ne devient critique que si le sol contient des résidus de récolte.

Une température de 15°C correspond au maximum thermique fin mars-début avril dans le Nord du Bassin Parisien. Il apparaît donc que, même sous une croûte de battance continue et saturée qui représente la situation la plus défavorable, la germination ne risque d'être perturbée que pour des fonctions puits à oxygène moyennes à fortes, correspondant à des sols riches en matière organique.

C. Profil avec une croûte de battance désaturée et/ou fissurée

La croûte de battance est saturée au moment de sa formation. En fonction des conditions climatiques, elle peut se désaturer et/ou se fissurer. Nous n'allons pas chercher à estimer la probabilité d'un type d'évolution de la croûte en fonction des conditions climatique. Nous ne présentons que les conséquences d'une désaturation ou d'une fissuration de la croûte sur l'évolution ultérieure de la concentration en oxygène dans le lit de semence.

Nous choisissons comme condition initiale une concentration en oxygène uniforme de 10% dans tout le profil. Cette concentration est supposée avoir été atteinte pendant la période durant laquelle la croûte était continue et saturée. Nous pouvons considérer que la concentration en oxygène initiale est homogène sur tout le profil car, en présence d'une croûte continue et saturée, le

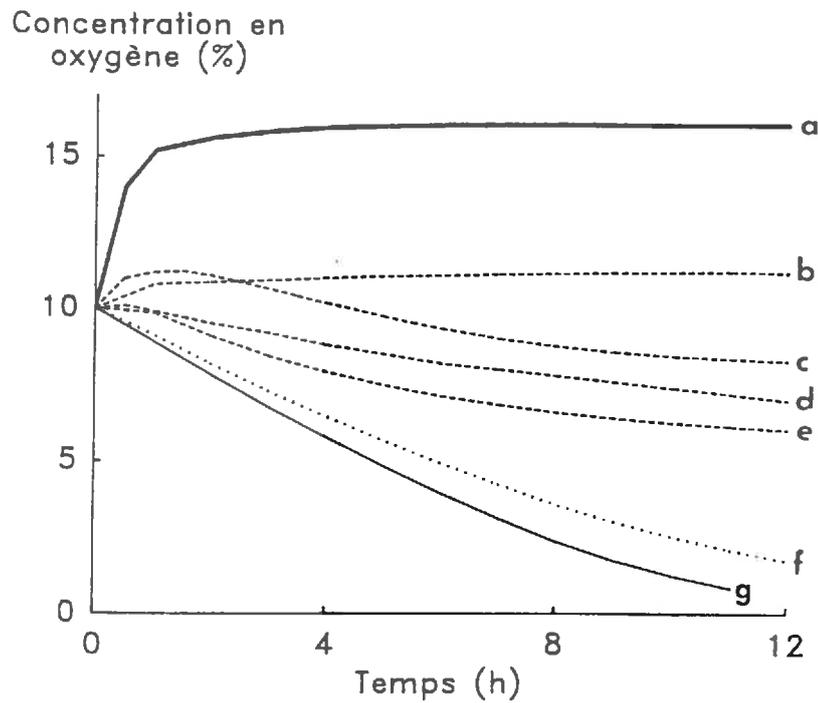


Figure 55 : Evolution de la concentration en oxygène au cours du temps à 3 cm de profondeur sous une croûte désaturée, en considérant la fonction puits dépendante de la concentration d'oxygène.

Caractéristiques du profil simulé :

$L = 30 \text{ cm}$; $e = 0,1 \text{ cm}$; $N_1 = 3\%$; $N_2 = N_3 = 20\%$

$D_2/D_0 = D_3/D_0 = D/D_0$; $P_2 = P_3 = P$

	a	b	c	d	e	f	g
D_1/D_0	10^{-3}	10^{-4}	10^{-4}	10^{-4}	10^{-4}	10^{-5}	0
P	10	2,5	5	2,5	5	2,5	2,5
D/D_0	10^{-1}	10^{-1}	10^{-2}	10^{-1}	10^{-1}	10^{-1}	10^{-1}
e	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1

gradient de concentration en oxygène au sein du profil est pratiquement nul quelques heures seulement après l'apparition de la croûte, quelles que soient les caractéristiques du profil.

Nous cherchons à estimer la durée pendant laquelle la concentration en oxygène au niveau de la semence reste en dessous de 10%, malgré l'évolution structurale et hydrique de la croûte. Nous nous fixons trois niveaux de fonction puits : moyen ($2,5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$), fort ($5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$) ou très fort ($10 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$).

1. Cas d'une croûte de battance désaturée

La figure 55 montre que :

- le système ne peut plus être considéré comme équivalent à un système confiné, sauf pour un coefficient de diffusion relatif de la croûte très faible (courbes f et g). Dans ce cas, la concentration en oxygène diminue très en deçà de 10% .
- si le coefficient de diffusion relatif de la croûte est supérieur à 10^{-3} , la concentration en oxygène au niveau de la semence, même pour une très forte fonction puits, se stabilise rapidement vers 15% (courbe a).
- pour des coefficients de diffusion relatifs de la croûte intermédiaires, de l'ordre de 10^{-4} , des fonctions puits de $2,5$ à $5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$ maintiennent une concentration en oxygène sous la croûte inférieure à 10%, suivant l'épaisseur de la croûte (courbes b et d) et le coefficient de diffusion relatif du profil (courbes c et e).

Donc, une fois la croûte désaturée, la concentration en oxygène ne reste limitante que si le coefficient de diffusion relatif de la croûte est faible (inférieure à 10^{-4}) et pour des fonctions puits potentielles minimales de $2,5$ à $5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$. De la même manière que pour un profil sans croûte de battance, le niveau de fonction puits critique dépend alors du coefficient de diffusion relatif du profil.

2. Cas d'une croûte de battance fissurée

Nous avons simplifié le phénomène en considérant une situation extrême, compte tenu des résultats pour une croûte saturée : nous supposons la croûte saturée entre les fissures et le flux d'oxygène qui la traverse est négligé. Nous imposons donc à la surface du volume de sol, assimilé à un cylindre, une condition de flux nul :

$$q_x(x=0 ; 0 \leq r < R_{\text{fis}}) = 0$$

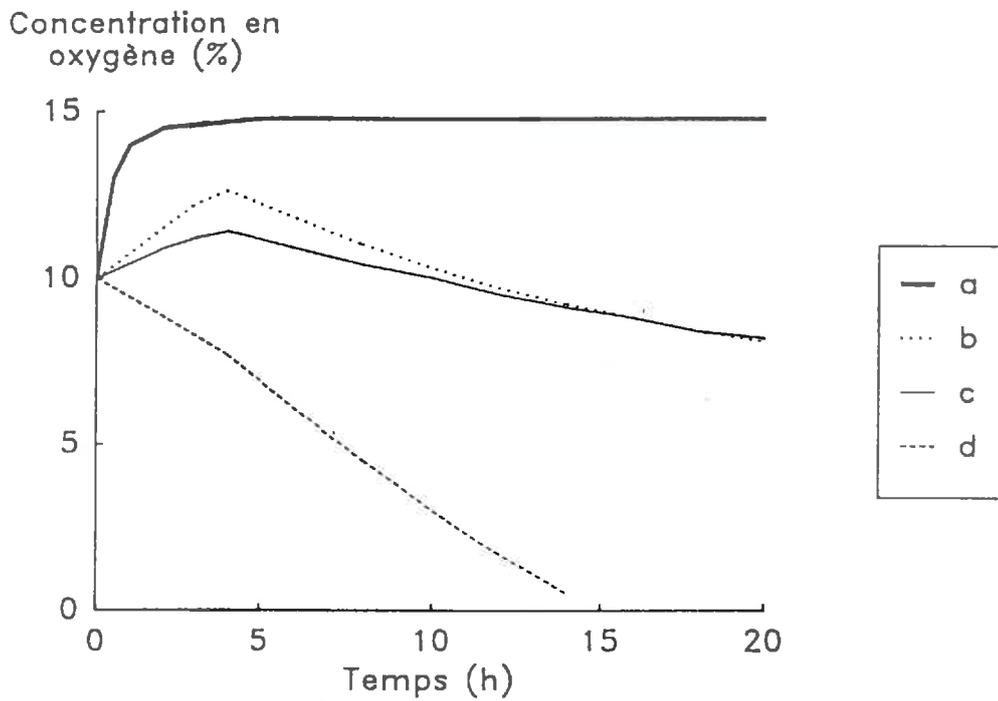


Figure 56 : Evolution de la concentration d'oxygène au cours du temps à 3 cm de profondeur sous une croûte fissurée en considérant la fonction puits indépendante de la concentration en oxygène ($r = 0$).

Caractéristiques du profil simulé :

$L = 30 \text{ cm}$; $e = 0,2 \text{ cm}$; $N_2 = N_3 = 20\%$

$D_2/D_0 = D_3/D_0 = D/D_0$; $P_2 = P_3 = P$

	a	b	c	d
D/D_0	10^{-1}		10^{-2}	
P	10	5	2,5	5
R_{fis}	10	5	10	10

A partir d'une situation initiale de concentration en oxygène égale à 10% dans tout le profil et en considérant la fonction puits comme indépendante de la concentration en oxygène, ce qui évite de prendre en compte le coefficient de diffusion de la couche labourée sous-jacente au lit de semence, la figure 56 montre que :

- si le coefficient de diffusion relatif du lit de semence est de 10^{-1} , même pour une fonction puits très forte, la concentration en oxygène reste supérieure à 10% (courbe a).
- si le coefficient de diffusion relatif du lit de semence est faible (10^{-2}), des fonctions puits potentielles de $2,5$ à $5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$ tendent à maintenir la concentration en oxygène inférieure à 10% suivant la maille de fissuration (courbes b,c,d). Mais, compte tenu de la situation initiale considérée, la concentration en oxygène ne reste inférieure à 10% que pour une maille de fissuration de 20 cm et une fonction puits forte de $5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$ (courbe d). Cette valeur de fonction puits critique ne représente en plus qu'une valeur minimale puisque nous n'avons pas pris en compte la variation de la fonction puits avec la concentration en oxygène, et que la semence est supposée se situer sur l'axe du cylindre ($r=0$).

Si la croûte se fissure, même dans le cas où elle est saturée entre les fissures, sauf pour un faible coefficient de diffusion relatif dans le lit de semence et une forte consommation d'oxygène par le profil, la concentration en oxygène n'est plus limitante. Cette forte consommation d'oxygène dans le profil n'est possible que si le coefficient de diffusion relatif de la couche labourée sous-jacente au lit de semence est lui-même élevé. Pour que la concentration en oxygène reste inférieure à 10% une fois la croûte fissurée, il faudrait donc que le coefficient de diffusion du lit de semence soit faible (par exemple 10^{-2}), et celui de la couche sous-jacente élevé (par exemple 10^{-1}), ce qui doit représenter une situation très particulière pour la plupart des profils de sol au moment des semis.

3. Effet de la température

Que la croûte soit désaturée ou fissurée, la fonction puits critique est forte, de l'ordre de $5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$. Si la température est de 10°C , une fonction puits potentielle forte de $5 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$ ne représente qu'une fonction puits réelle de moins de $2 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$, insuffisante dans la plupart des situations pour maintenir la concentration en oxygène inférieure à 10%. Vu la rapidité avec laquelle les régimes d'équilibre sont atteints, la concentration en oxygène ne sera donc inférieure à 10% qu'à certains moments de la journée. Le problème est alors de savoir si de courtes périodes d'hypoxie sont susceptibles de modifier le comportement en phase de germination de la semence.

D. Conclusion

Sans prendre en compte les caractéristiques de l'environnement immédiat de la semence, il apparaît donc que la germination ne risque d'être perturbée qu'en présence d'une croûte de battance en surface (en dehors du cas d'un lit de semence saturé). Les caractéristiques du profil importantes à prendre en compte sont essentiellement la porosité libre à l'air et la fonction puits à oxygène d'origine microbienne qui dépend du statut organique du sol et de la température. Pour une porosité libre à l'air de 20 à 30% et une température maximale journalière de 15°C, la concentration en oxygène ne s'abaisse en dessous de 10% en 24 heures que si des résidus de récolte sont présents dans le profil. Si la croûte de battance se désature ou se fissure, la concentration en oxygène tend en général à rester supérieure à 10%, ou alors elle n'est inférieure à 10% qu'à certains moments de la journée (aux heures les plus chaudes).

En présence d'une croûte saturée, plus la porosité libre à l'air de l'ensemble du profil est faible, plus le risque d'apparition de conditions d'hypoxie dans le lit de semence est élevée. Au contraire, à partir du moment où la croûte est désaturée ou fissurée, une porosité libre à l'air faible dans la couche labourée sous-jacente au lit de semence, qui entraîne un faible coefficient de diffusion relatif de cette couche, diminue le risque d'apparition de conditions d'hypoxie dans le lit de semence, du fait de la variation de la fonction puits avec la concentration en oxygène. Nous avons considéré ces variations indépendantes de l'état structural, hydrique et organique du milieu. Or, suivant la taille des éléments structuraux, leurs taux de saturation et la répartition de la matière organique au sein de ces éléments, la fonction puits à oxygène sera plus ou moins sensible à la concentration en oxygène autour des éléments structuraux. La loi de variation de la fonction puits adoptée ayant été établie pour des agrégats de petite taille, nous avons pu surestimer la valeur de la fonction puits, et donc sous-estimer la concentration en oxygène dans le lit de semence.

Cette modélisation permet de mettre en évidence que l'évaluation des risques d'apparition de conditions d'hypoxie dans le lit de semence dépend essentiellement des caractéristiques pédoclimatiques et du régime de restitution organique. Et, vu l'ensemble des conditions qui doivent être réunies pour que la concentration en oxygène devienne limitante vis-à-vis de la germination, le risque d'apparition de conditions d'hypoxie pendant la germination apparaît faible pour la plupart des situations susceptibles d'être rencontrées au champ, et ce d'autant plus que, compte tenu des hypothèses adoptées, nous avons eu tendance à les surestimer.

CONCLUSION GENERALE

L'objectif de ce travail était d'estimer et d'évaluer les conditions -et plus particulièrement celles liées à l'état du lit de semence et à son évolution- qui sont susceptibles d'entraîner une perturbation de la germination de la betterave sucrière par une non-satisfaction de ses besoins en oxygène, et de contribuer à l'élaboration d'un outil de diagnostic au champ des problèmes d'implantation.

Dans une première étape, nous avons cherché à caractériser, à l'aide de variables ou d'indicateurs physiologiques, les besoins en oxygène des semences de betterave sucrière pour leur germination. La nature même de la semence, la variabilité inter-semences, l'absence de lois générales et stables entre vitesse de consommation d'oxygène, quantité d'oxygène consommé et cinétique de germination, les insuffisances du critère «charge énergétique de la semence de betterave sucrière», nous ont conduit à construire un modèle présentant deux caractéristiques principales :

- il décrit le comportement en phase de germination d'un lot de semences, et non pas d'une semence,
- il est fondé sur des relations observées entre la concentration en oxygène au niveau des semences, et la présence ou l'absence de perturbation de la cinétique de germination du lot étudié, par rapport à une cinétique de référence.

Le modèle est structuré en deux parties :

- la première permet le calcul de la concentration en oxygène dans le milieu de germination, et en particulier au niveau de la semence, en régime transitoire ou en régime permanent.
- la seconde compare les concentrations en oxygène obtenues à des concentrations en oxygène de référence correspondant à des niveaux de risques de perturbation de la germination.

Cette démarche traduit la difficulté d'un couplage de phénomènes physiques que l'on peut décrire macroscopiquement, avec des phénomènes biologiques dont on connaît qualitativement les mécanismes, mais sans le plus souvent pouvoir les quantifier.

L'évaluation du modèle, par confrontation entre les comportements en phase de germination prévus par le modèle, et ceux observés dans des conditions expérimentales variées, en laboratoire, a permis de délimiter son domaine de validité : en sont exclus les situations à fortes compacités et/ou forts potentiels hydriques. Dans ces situations, l'environnement immédiat de la semence a une probabilité importante d'abaisser la concentration en oxygène à la surface de la semence (par rapport à celle calculée par la première partie du modèle), et/ou la diffusion de l'oxygène dans la semence. L'intérêt de concevoir un modèle qui tienne compte de telles situations mérite discussion : une telle tentative, qui s'inscrit dans le cadre générale du rôle des conditions

locales dans le fonctionnement des organismes vivants dans le sol, repose nécessairement sur une approche probabiliste et microscopique dans la partie «diffusion gazeuse», et sur une approche probabiliste dans la partie «biologique». La complexité du matériel végétal «betterave sucrière» en fait un matériel biologique peu adapté à ce type d'approche. En outre, de telles situations restent peu probables et/ou le plus souvent transitoires dans les lits de semence *in situ*.

Dans son domaine de validité, qui couvre l'essentiel des conditions susceptibles d'être observées *in situ*, le modèle proposé permet de rattacher chaque situation à un niveau de risque de perturbation de la germination. Son utilisation par simulation autorise la hiérarchisation et la mise en évidence des facteurs de risques liés aux caractéristiques du lit de semence, mais aussi à certaines conséquences du précédent cultural et du climat. Nous soulignerons l'importance de la consommation d'oxygène par les micro-organismes résultant principalement de l'évolution des résidus de récolte dans le profil, celle de l'existence de barrières à la diffusion de type croûte de battance saturée et de la présence d'eau dans la porosité de transfert. A l'opposé, et dans la gamme de compacités plausibles dans un lit de semence, l'état structural n'intervient qu'indirectement sur la concentration en oxygène : il influe sur la formation d'une croûte de battance, ou sur la dynamique d'infiltration de l'eau. Une fois la croûte désaturée et/ou fissurée, l'état structural et hydrique des couches sous-jacentes à la semence influe sur la quantité totale d'oxygène consommé par ces couches, et donc sur la concentration en oxygène dans le lit de semence.

Les références utilisées pour la modélisation ont été obtenues pour un matériau «sol» de constitution donnée, pour une variété de betterave sucrière et pour une température.

Sur le premier point, la partition de l'espace poral en un compartiment textural saturé à coefficient de diffusion négligeable dans une large gamme de constitutions et de potentiels hydriques, et un compartiment structural dans lequel sont localisées, sauf en conditions extrêmes, l'essentiel des flux diffusifs, apparaît comme un pas important vers la généralisation des références permettant l'estimation des paramètres de transfert par diffusion gazeuse. Il reste que, au moins dans la gamme des potentiels proches de la saturation, la morphologie de l'espace poral devient un facteur non négligeable de variation de ces paramètres.

Sur le second point, la variabilité éventuelle des valeurs de références de concentration en oxygène devra être précisée. Il en est de même pour l'effet des enrobages, dont le travail présenté devrait toutefois faciliter l'analyse.

Reste l'effet de la température. Elle modifie à la fois la sensibilité à l'oxygène de la germination, et la durée de la phase de germination. Du fait de l'absence de définition précise des besoins en oxygène pour que la germination ait lieu, l'évaluation des conséquences de l'hypoxie sur le peuplement (en terme notamment de retard à la levée) suppose (i) comme nous l'avons déjà

souligné, de rechercher des références sur l'effet de séjours momentanés en hypoxie sur la germination, (ii) et de le faire en fonction des conditions thermiques. Ces références ne pourraient donc être obtenues qu'au prix d'une expérimentation qui apparaît lourde à mettre en oeuvre.

D'un point de vue directement agronomique enfin, il apparaît possible d'améliorer le diagnostic au champ des accidents d'implantation dans le domaine d'accès difficile de l'influence de l'hypoxie sur la germination. L'abondance et la nature des résidus de récolte, les conditions thermiques, le suivi du développement des croûtes de battance, y compris dans leur première phase, leur saturation et leur évolution structurale, devront figurer parmi les critères susceptibles de conduire à un diagnostic plus objectif et plus sûr. La pertinence de l'ensemble de ces critères de diagnostic devra tout d'abord être précisée par une expérimentation au champ en conditions contrôlées, et/ou à l'aide d'un dispositif d'enquêtes parcellaires.

Il reste que, dans la plupart des situations susceptibles d'être rencontrées au champ, le risque d'une perturbation de la germination de la betterave sucrière du fait de l'apparition de conditions d'hypoxie dans le lit de semence, apparaît faible. Plutôt que d'approfondir l'étude de la germination, dont nous avons précisée les différents aspects, il semble alors préférable de poursuivre ce travail par une analyse de la phase d'émergence, pour un jugement global des conséquences de l'apparition de conditions d'hypoxie dans le lit de semence sur l'implantation, au moins dans le cas de la betterave sucrière.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AL-ANI A., 1985. Physiologie de la germination des semences en hypoxie et anoxie. Thèse de Docteur ès Sciences, Université de Bordeaux II, 154 p.
- 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 pressures. *Plant Physiology*, 79, 885-890.
- ALCARAZ G., 1981. Etude de certains aspects de l'hétérogénéité de la semence de betterave sucrière : influence sur le comportement en germination. Thèse de Docteur de 3^{ème} cycle, Université Pierre et Marie CURIE (Paris), 154 p.
- AMSTRONG W., GAYNARD T.J., 1976. The critical oxygen pressures for respiration in intact plants. *Physiologia Plantarum*, 37, 200-206.
- AURA E., 1975. Effects of soil moisture on the germination and emergence of sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Journal of the Scientific Agricultural Society of Finland*, 47, 1-70.
- AWADHWAL N.K., THIERSTEIN G.E., 1985. Soil crust and its impact on crop establishment : a review. *Soil and Tillage Research*, 5, 289-302.
- BAKKER J.W., HIDDING A.P., 1970. The influence of soil structure and air content on gas diffusion in soils. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 18, 37-48.
- BALL B.C., HARRIS W., BURFORD J.R., 1981. A laboratory method to measure gas diffusion and flow in soil and other porous materials. *Journal of Soil Science*, 32, 323-333.
- BATTLE J.P., WHITTINGTON W.J., 1969a. The relation between inhibitory substances and variability in time to germination of sugar beet clusters. *Journal of Agricultural Science of Cambridge*, 73, 337-346.
- BATTLE J.P., WHITTINGTON W.J., 1969b. The influence of genetic and environmental factors on the germination of sugar beet seed. *Journal of Agricultural Science of Cambridge*, 73, 329-335.
- BAVER L.D., GARDNER W.H., GARDNER W.R., 1972. Soil aeration. In *Soil Physics Fourth edition*, J. WILEY and son (ed), Inc New-York, 231-252.
- BEWLEY J.D., BLACK M., 1978. *Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination*. 1. Development germination and growth, Springer-Verlag, Berlin.

- BEWLEY J.D., BLACK M., 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. 2. Viability dormancy and environmental control, Springer-Verlag, Berlin.
- BOIFFIN J., 1984. La dégradation structurale des couches superficielles du sol sous l'action des pluies. Thèse de Docteur-Ingénieur, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 320 p.
- BOONE F.R., VAN DER WERF H.M.G., KROESBERGEN B., TEN HAG B.A., BOERS A., 1986. The effect of compaction of the arable layer in sandy soils on the growth of maize for silage. 1. Critical matric water potentials in relation to soil aeration and mechanical impedance. Netherlands Journal of Agricultural Science, 34, 155-171.
- BOUAZIZ A., 1987. Implantation d'un peuplement de blé tendre en conditions sèches. Analyse physique et modélisation. Thèse de Docteur ès Sciences, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Rabat, 101 p.
- BRIDGE B.J., RIXON A.L., 1976. Oxygen uptake and respiratory quotient of field soil cores in relation to their air-filled porosity. Journal of Soil Science, 27, 279-286.
- BROCKLEHURST P.A., DEARMAN J., 1983. Effects of calcium peroxide as a supplier of oxygen for seed germination and seedling emergence in carrot and onion. Seed Science and Technology, 11, 293-299.
- BROWN N.J., FOUNTAINE E.R., HOLDEN M.R., 1965. The oxygen requirement of crop roots and soils under near field conditions. Journal of Agricultural Science, 64, 195-203.
- BRUCKLER L., 1979. L'imbibition et la germination des semences en conditions sèches : influence des caractéristiques physiques du lit de semence. Thèse de Docteur-Ingénieur, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 118 p.
- BRUCKLER L., BALL B.C., RENAULT P., 1988. Gaseous diffusion coefficient and available porosity in soil samples using krypton-85 tracer and a finite element calculation method. Soil Science, in press.
- CALLEBAUT F., GABRIELS D., DE BOODT M., 1981. Time responses of sugar beet germination oxygen diffusion and redox potentials to crust formation polyacrylamide stabilization and peroxyde fertilization. Geoderma, 25, 275-283.

- CALLEBAUT F, MAGUNDA M.K., GABRIELS D., DE BOODT M., 1982. Oxygen diffusion and redox potential as influenced by crust formation in a clay soil. Proceedings of the 9th Conference of the International Soil Tillage Research Organization, Osijek, Yugoslavia, 423-428.
- CARVER M.B., STEWART D.G., BLAIR J.M., SELANDER W.N., 1979. The FORSIM VI simulation package for the automated solution of arbitrarily defined partial and/or differential equations systems. Atomic Energy of Canada Limited Chalk River Nuclear Laboratories, Ontario, 153 p.
- CHAVAGNAT A., LE LEZEC M., 1984. Détermination de la valeur culturale des semences par la radiographie industrielle aux rayons X. Applications aux pépins de pommier (*Malus pumila* Mill.). *Agronomie*, 5, 187-192.
- CLIFFORD S.M., HILLEL D., 1986. Knudsen diffusion : the effect of small pore size and low gas pressure on gaseous transport in soil. *Soil Science*, 141, 289-297.
- COME D., 1975. 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), Gauthiers-Villars, Paris, 27-44.
- COME D., 1982. Germination. In *Croissance et développement. Physiologie végétale II*, P. MAZLIAK (ed), Hermann, Paris, 129-225.
- CORBINEAU F., LECAT S., COME D., 1986. Dormancy of three cultivars of oat seeds (*Avena sativa* L.). *Seed Science & Technology*, 14, 725-735.
- COUMANS M., COME D., GASPAR T., 1976. Stabilized dormancy in sugarbeet fruits. 1. Seed coat as a physical barrier to oxygen. *Botanical Gazette*, 137, 274-278.
- COUMANS M., 1978. Etude des obstacles à la germination chez la betterave sucrière. Thèse de Docteur ès Sciences, Université de Liège, 234 p.
- CURRIE J.A., 1960. Gaseous diffusion in porous media. 2. Dry granular materials. *British Journal of Applied Physics*, 11, 318-324.
- CURRIE J.A., 1961. Gaseous diffusion in porous media. 3. Wet granular materials. *British Journal of Applied Physics*, 12, 275-281.

- CURRIE J.A., 1962. The importance of aeration in providing the right conditions for plant growth. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 13, 380-385.
- CURRIE J.A., 1975. Soil Respiration. In *Soil physical conditions and crop production*, Min. of Ag. Fish. and Food, London, Tech. Bull., n° 29, 461-468.
- DASBERG S., ENOCH H., HILLEL D., 1966. Effect of oxygen and carbon dioxide concentration on the germination of range grasses. *Agronomy Journal*, 58, 206-208.
- DASBERG S., MENDEL K., 1971. The effect of soil water and aeration on seed germination. *Journal of Experimental Botany*, 22, 992-998.
- DEXTER A.R., RADKE J.K., HEWITT J.S., 1983. Structure of a tilled soil as influenced by tillage wheat cropping and rainfall. *Soil Science Society of America. Journal*, 47, 570-575.
- DURAND V., 1986. Rôle des glumelles dans la germination des semences d'Avoine (*Avena sativa* L.). Diplôme d'études approfondies de Biologie et Physiologie Végétales, Université Pierre et Marie CURIE (Paris), 74 p.
- DURRANT M., SCOTT K., 1981. Prospects for improving plant establishment. *British Sugar Beet Review*, 4, 25-29.
- FIES J.C., 1978. Porosité du sol : étude de son origine texturale. Thèse U. L. P., Strasbourg, 139 p.
- FLEURY A., 1987. La qualité des semences de betterave sucrière. *Bulletin de la F.N.M.A.S.*, No.96, Juillet 1987.
- FLEURY A., CANEILL J., 1984. Croissance et développement de la betterave sucrière. Analyse de l'hétérogénéité du peuplement. Note Interne, Chaire d'Agronomie de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon, 6 pages.
- GLINSKI J., STEPNIEWSKI W., 1985. *Soil aeration and its role for plants*. CRC Press Inc., 288 p..
- GRABLE A.R., SIEMER E.G., 1968. Effects of bulk density, aggregate size and soil water suction on oxygen diffusion redox potentials and elongation of corn roots. *Soil Science Society of American Proceedings*, 32, 180-186.
- GREENWOOD D.J., 1961. The effect of oxygen concentration on the decomposition of organic materials in soil. *Plant and Soil*, 14, 360-376.

- GRIMWADE J.A., GRIERSON D., WHITTINGTON W.J., 1987. The effect of differences in time to maturity on the quality of seed produced by different varieties of sugar beet. *Seed Science and Technology*, 15, 135-145.
- GUERIF J., 1986. Modification de la répartition et de l'évolution des matières organiques par la simplification du travail du sol : conséquences sur quelques propriétés physiques. In *Les rotations céréalières intensives. Dix années d'études concertées INRA-ONIC-ITCF 1973-1983*, publication INRA (France), 63-88.
- GUMMERSON R.J., 1986. The effect of constant temperatures and osmotic potentials on the germination of sugar beet. *Journal of Experimental Botany*, 37, 729-741.
- HAKASSON I., VON POLGAR J., 1979a. Model experiments into the function of the seedbed. 3. Experiments with oxygen deficiency in the seedbed. Swedish University of Agricultural Sciences Uppsala, Report Division Soil Management 58, 17p.
- HAKASSON I., VON POLGAR J., 1979b. Effects on seedling emergence of soil slaking and crusting. In *The 8th Conference of the International Soil Tillage Research Organisation*, Hohenheim, Bundesrepublik Deutschland, 115-120.
- HENIN S., 1976. *Cours de Physique du Sol. Tome I*, édition ORSTOM, Paris, 159 p.
- HEYDECKER W., CHETRAM R.S., 1971. Water relations of beetroot seed germination. 1. Microbial factors with special reference to laboratory germination. *Annals of Botany*, 13, 17-29.
- HEYDECKER W., CHETRAM R.S., HEYDECKER J.C., 1971. Water relations of beetroot seed germination. 2. Effects of the ovary cap and of the endogenous inhibitors. *Annals of Botany*, 35, 31-42.
- HOGABOAM G.J., 1961. Radiographing as a method of observing some seed characters in monogerm sugar beet fruits. *Journal of the A.S.S.B.T.*, 11, 605-609.
- HOGABOAM G.J., SNYDER F.W., 1964. Influence of size of fruit and seed on germination of a monogerm sugar beet variety. *Journal of the A.S.S.B.T.*, 13, 116-126.
- HOURMANT A., PRADET A., 1981. Oxidative phosphorylation in germinating lettuce seeds (*Lactuca sativa*) during the first hours of imbibition. *Plant Physiology*, 68, 631-635.

- HOWARD P.J.A., HOWARD D.M., 1979. Respiration of decomposing litter in relation to temperature and moisture. *Oikos*, 33, 457-465.
- ICW WAGENINGEN, 1975. Annual Report "Medeling" 153, 54-55 (en hollandais).
- JAYNES D.B., ROGOWSKI A.S., 1983. Applicability of Fick's law to gas diffusion. *Soil Science Society of American Journal*, 47, 425-430.
- JUNTILLA O., 1974. Effects of low oxygen tension on the germination of *Syringa* seeds. *Zeitschrift Fuer Pflanzenphysiologie*, 74, 168-171.
- KOLLOFFEL C., 1967. Respiration rate and mitochondrial activity in the cotyledons of *Pisum sativum* L. during germination. *Acta Botanica Neerlandica*, 16, 111-122.
- LAFOLIE F., CHAHUNEAU F., 1985. Le logiciel FORSIM de résolution numérique des systèmes d'équations différentielles ordinaires et/ou aux dérivées partielles. Laboratoire de Biométrie, INRA, Jouy en Josas (France), 109 p..
- LEAVER J.P., ROBERTS E.H., 1984. Peroxides in seed coatings. *Outlook on Agriculture*, 13, No.3, 147-153.
- LEBLOVA S., SINECKA E., VANICKOVA V., 1976. Pyruvate metabolism in germinating seeds during natural anaerobiosis. *Biologia Plantarum*, 16, 406-411.
- LEMON E.R., ERICKSON A.E., 1952. The measurement of oxygen diffusion in the soil with a platinum micro-electrode. *Soil Science Society of America. Proceedings*, 16, 160-163.
- LENOIR C., CORBINEAU F., COME D., 1986. Barley (*Hordeum vulgare*) seed dormancy as related to glumella characteristics. *Physiologia Plantarum*, 68, 301-307.
- 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. *Agronomy Journal*, 68, 137-142.
- LYDA S.D., ROBINSON G.D., 1969. Soil respiration activity and organic matter depletion in an arid Nevada soil. *Soil Science Society of American Proceedings*, 33, 92-94.
- MAYER A.M., 1979. Metabolic control of germination. In the physiology and biochemistry of seed dormancy and germination, A. KHAN (ed), 357-383.

- MCINTYRE D.S., 1970. The platinum electrode method for soil aeration measurement. *Advances in Agronomy*, 22, 235-283.
- MONNIER G., STENGEL P., FIES J.C., 1973. Une méthode de mesure de la densité apparente de petits agglomérats terreux. Application à l'analyse des systèmes de porosité du sol. *Annales Agronomiques*, 24, 533-545.
- MORRIS P.C., GRIERSON D., WHITTINGTON W.J., 1984. Endogeneous inhibitors and germination of *Beta vulgaris*. *Journal of Experimental Botany*, 35, 994-1002.
- MORRIS P.C., GRIERSON D.G., WHITTINGTON W.J., 1985. The influence of fruit structure on germination of sugar beet (*Beta vulgaris*). *Seed Science & Technology*, 13, 41-51.
- PAPENDICK R.I., RUNKLES J.R., 1965. Transient-state oxygen diffusion in soil : the case when rate of oxygen consumption is constant. *Soil Science*, 100, 251-261.
- PARR J.F., REUSZER h.W., 1959. Organic matter decomposition as influenced by oxygen level and method of application to soil. *Soil Science Society America. Proceedings*, 214-216.
- PERRY D.A., HARRISON J.G., 1974. Studies on the sensivity of monogerm sugar beet germination to water. *Annals of Applied Biology*, 77, 51-60.
- PRADET A., 1967. Etude des adénosines-5'-mono di et tri-phosphates dans les tissus végétaux.1. Dosage enzymatique. *Physiologie Végétale*, 5, 209-221.
- PRADET A., RAYMOND P., 1983. Adenine nucleotide ratios and adenylate energy charge in energy metabolism. *Annuals Review of Plant Physiology*, 34, 199-224.
- RAYMOND P., PRADET A., 1980. Stabilization of nucleotide ratios at various values by oxygen limitation of respiration in germinating lettuce (*Lactuca sativa*) seeds. *Biochemistry Journal*, 190, 39-44.
- RAYMOND P., HOURMANT A., LEBLANC J.M., AL-ANI A., PRADET A., 1982. Mécanismes régénérateurs d'ATP au cours des premières phases de la germination. *Bulletins de la Société Botanique de France*, 129, Actualites Botaniques, 2, 91-97.
- RAYMOND P., AL-ANI A., PRADET A., 1985a. ATP production by respiration and fermentation and energy charge during aerobiosis and anaerobiosis in twelve starchy and fatty seeds. *Plant Physiology*, 779, 879-884.

- RAYMOND P., CARRE-NEMESIO A.M., PRADET A., 1985b. Metabolism of [14C]-glucose and [14C]-acetate by lettuce embryos during early germination. *Physiologia Plantarum*, 64, 529-534.
- RENARD H.A., 1974. Précisions sur les besoins en eau de la betterave (*Beta vulgaris* L.) lors de sa germination. *I.I.R.B.*, 6(4), 163-175.
- RENAULT P., 1988. Etude et modélisation du coefficient de diffusion en phase gazeuse en fonction de la morphologie de l'espace poral textural des sols cultivés. Thèse de Docteur I.N.P. Toulouse.
- RICHARD G., RAYMOND P., CORBINEAU F., PRADET A., 1988. Effect of the pericarp on sugar beet seed (*Beta vulgaris* L.) during germination : study of the energy metabolism. *Seed Science & Technology*, soumis pour publication.
- RODOWAY S., HUANG B.F., MARCUS A., 1979. Nucleotide metabolism and the germination of embryonic axes. In *The Plant Seed : Development preservation and germination*, I. RUBINSTEIN, R.L. PHILLIPS, C.E. GREEN, B.G. GEBENBACH (eds), Academic Press New-York, 208-213.
- ROSS D.J., CAIRNS A., 1978. Influence of temperature on biochemical processes in some soils from tussock grasslands. 1. Respiratory activity. *New Zealand Journal of Science*, 21, 581-589.
- SAGLIO P., DANIELS M.J., PRADET A., 1979. ATP and energy charge as a criteria of growth and metabolic activity of Mollicutes : application to *Spiroplasma citri*. *Journal of General Microbiology*, 110, 13-20.
- SCOTT R.K., HARPER F., WOOD K.W., JAGGARD, K.W., 1974. Effects of seed size on growth development and yield of monogerm sugar beet. *Journal of Agricultural Science of Cambridge*, 82, 517-530.
- SEXTONE J.A., REVSBECH N.P., PARKIN T.B., TIEDJE J.M., 1985. Direct measurements of oxygen profiles and denitrification rates in soil aggregates. *Soil Science Society of American Journal*, 49, 645-651.
- SIEGEL S.M., ROSEN L.A., 1962. Effects of reduced oxygen tension on germination and seedling growth. *Physiologia Plantarum*, 15, 437-444.
- SNYDER F.W., SEBESON J.M., FAIRLEY J.L., 1965. Relation of water soluble substances in fruits of sugar beet to speed of germination of sugar beet seeds. *Journal of the A.S.S.B.T.*, 13(5), 379-388.

- STENGEL P., 1979. Utilisation de l'analyse des systèmes de porosité pour la caractérisation de l'état physique du sol in situ. *Annales Agronomiques*, 30, 27-51.
- STENGEL P., 1986. Simplification du travail du sol en rotation céréalière : conséquences physiques. In *Les rotations céréalières intensives. Dix années d'études concertées INRA-ONIC-ITCF 1973-1983*, publication INRA (France), 15-44.
- STEPNIEWSKI W., 1981. Oxygen diffusion and strength as related to soil compaction. 2. Oxygen diffusion coefficient. *Polish Journal of Soil Science*, 14(1), 3-13.
- STREHLER B.L., TOTTER J.R., 1952. Firefly luminescence in the study of energy transfer mechanism. I. Substrate and enzyme determination. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 40, 28-41.
- TISSAOUI T., 1970. Importance respective de la température de l'oxygène et de la position des embryons de Pommier (*Pinus malus* L.) dans la germination et l'induction d'une dormance secondaire. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 271, 308-310.
- VAN BAVEL C.H.M., 1951. A soil aeration theory based on diffusion. *Soil Science*, 72, 33-46.
- WALKER J.R.L., 1980. Enzyme isolation from plants and the phenolic problem. *What's new in plant physiology*, 11, 33-36.

ANNEXES

ANNEXE 1 : METHODE DE DOSAGE DES NUCLEOTIDES ADENYLIQUES

Le milieu réactionnel est le suivant :

Tris (pH = 7,4)	1 M
K ₂ SO ₄	0,38 M
MgSO ₄ ·7H ₂ O	0,1 M
EDTA (pH = 7)	0,014 M
Phosphoénol pyruvate (PEP)	0,002 M

Les enzymes «adénylate kinase (AK) ou pyruvate kinase (PK)» sont conservées en suspension. La suspension est tout d'abord centrifugée à 9 000 g, le surnageant est éliminé, et le culot est repris dans une solution identique au milieu réactionnel, sans PEP et dilué au cinquième. On utilise 200 unités de chaque enzyme pour la mesure de la charge énergétique sur 24 échantillons.

On réalise ensuite quatre milieux réactionnels :

SI : milieu réactionnel + un standard interne d'ATP

ST : milieu réactionnel seul

SD : milieu réactionnel + enzyme PK

SM : milieu réactionnel + enzyme PK + enzyme AK

La concentration en sel de chaque milieu réactionnel est identique.

Pour chaque échantillon, 0,1 mm³ d'extrait convenablement dilué sont ajoutés à 0,2 mm³ de chaque solution SI, ST, SD ou SM, dans des tubes rhésus transparent de 1 mm³, avec trois répétitions par milieu réactionnel. On a donc 12 dosages par échantillon. Le dosage de l'ATP se fait au Pico-ATP, à l'aide du FLE-50 qui contient la luciférine-luciférase. L'activité du FLE-50 est testée en préparant des tubes rhésus sans extrait, contenant seulement le milieu SI. Le dosage a lieu après environ 1 heure d'incubation à température ambiante.

(SI - ST) permet d'estimer l'éventuelle action inhibitrice de l'extrait sur l'activité de la luciférine-luciférase.

(ST) permet d'estimer la quantité d'ATP dans l'extrait.

(SD - ST) permet d'estimer la quantité d'ADP dans l'extrait.

(SM - SD - ST) permet d'estimer la quantité d'AMP dans l'extrait.

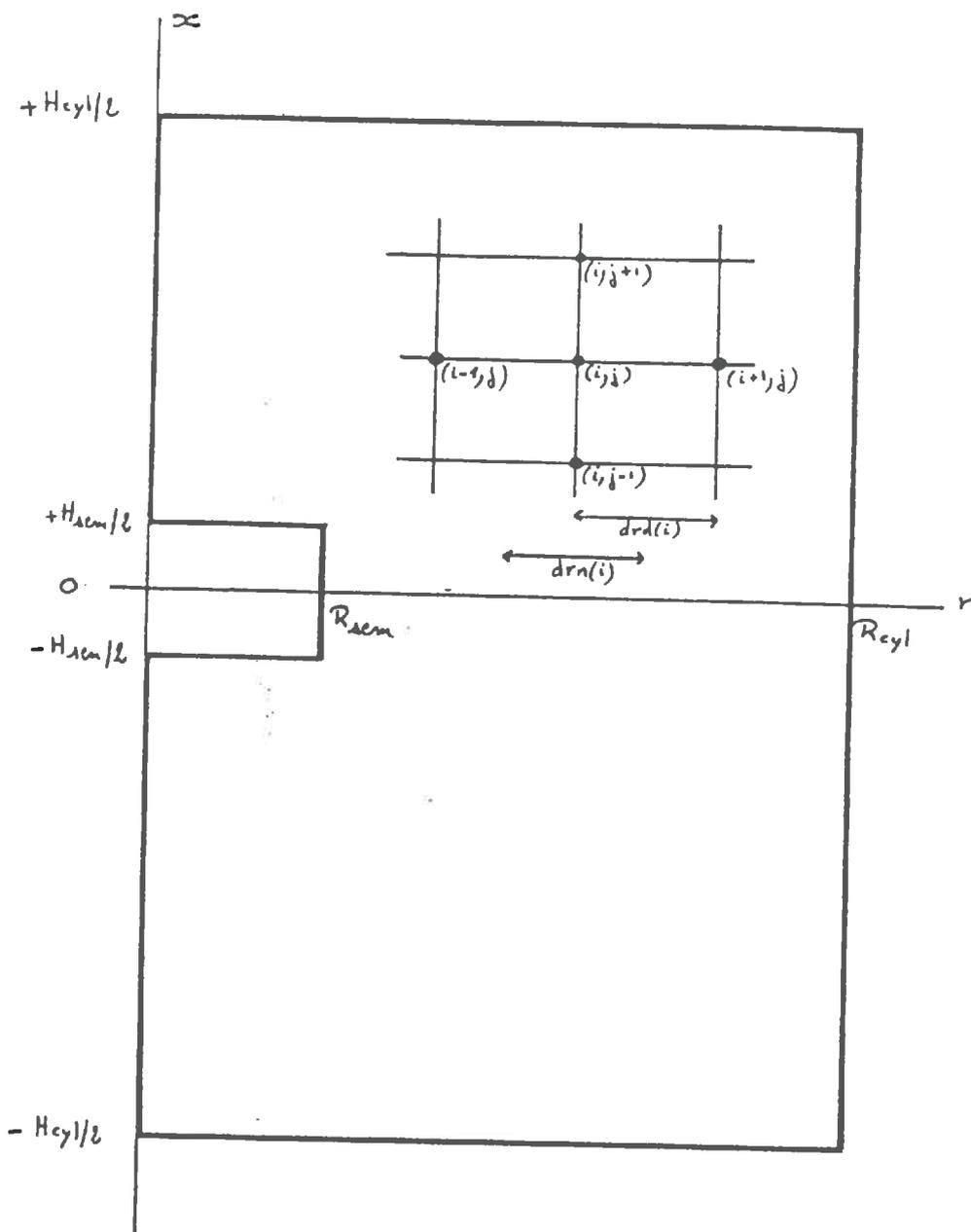


Figure A1 : Schéma de la discrétisation hors des frontières (elles sont représentées par les traits épais)

ANNEXE 2 : MODE DE DISCRETISATION

On se définit tout d'abord une grille de discrétisation sur le domaine étudié (figure A1), comprenant NE noeuds (i,j) avec

$$i \in (1,I) \text{ selon l'axe } (Or)$$

$$j \in (1,J) \text{ selon l'axe } (Ox)$$

$$NE = I \cdot J$$

Il s'agit de discrétiser l'équation (11) pour ces NE noeuds (on traite le cas général d'un milieu où le coefficient de diffusion est hétérogène).

$$(11) \quad N \cdot \frac{\partial c}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial r} (D_r \cdot \partial c / \partial r) + (D_r / r) \cdot \frac{\partial c}{\partial r} + \frac{\partial}{\partial x} (D_x \cdot \partial c / \partial x) - P$$

Chaque noeud est défini par ses coordonnées (r(i),x(j)), et par les paramètres de transfert : D(i,j)

$$N(i,j)$$

$$P(i,j)$$

En dehors des limites du système, on caractérise les pas du maillage choisi par :

$$drd(i) = r(i+1) - r(i) \text{ pour } i \in (1,I-1)$$

$$dxd(j) = x(j+1) - x(j) \text{ pour } j \in (1,J-1)$$

$$drn(i) = (drd(i) + drd(i-1))/2 = (r(i+1) - r(i-1))/2$$

pour $i \in (2,I-1)$

$$dxn(i) = (dxd(j) + dxd(j-1))/2 = (x(j+1) - x(j-1))/2$$

pour $j \in (2,J-1)$

On définit d'autre part des coefficients de diffusion internodaux :

$$D_H(i,j) = (D(i,j) + D(i+1,j))/2 \quad (\text{correspondant à la diffusion horizontale selon } (O_r))$$

$$D_V(i,j) = (D(i,j) + D(i,j+1))/2 \quad (\text{correspondant à la diffusion verticale selon } (O_x))$$

pour $i \in (1, I-1)$ et $j \in (1, J-1)$

Pout tout noeud (i,j) en dehors des limites du système, chaque terme différentielle de l'équation (11) est discrétisé par :

$$\frac{\partial}{\partial r} (D_r \frac{\partial C}{\partial r}) = \frac{1}{drn(i)} \cdot [D_H(i,j) \cdot \frac{C(i+1,j) - C(i,j)}{drd(i)} - D_H(i-1,j) \cdot \frac{C(i,j) - C(i-1,j)}{drd(i-1)}]$$

$$\frac{D_r}{r} \frac{\partial C}{\partial r} = \frac{1}{r(i)} \cdot [D_H(i,j) + D_H(i-1,j)]/2 \cdot \frac{C(i+1,j) - C(i-1,j)}{2 \cdot drn(i)}$$

$$\frac{\partial}{\partial x} (D_x \frac{\partial C}{\partial x}) = \frac{1}{dxn(j)} \cdot [D_V(i,j) \cdot \frac{C(i,j+1) - C(i,j)}{dxd(j)} - D_V(i,j-1) \cdot \frac{C(i,j) - C(i,j-1)}{dxd(j-1)}]$$

pour $i \in (2, I-1)$ et $j \in (2, J-1)$

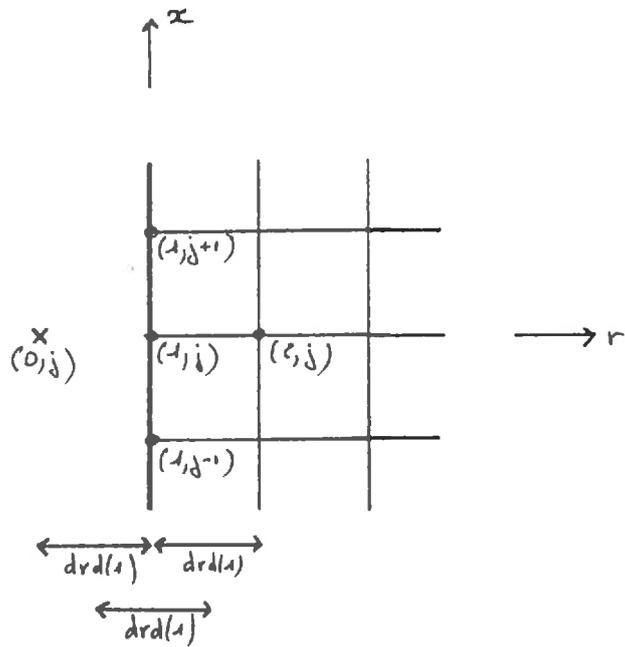


Figure A2 : Schéma de la discrétisation sur les frontières
 Cas où les noeuds aux limites sont situés sur la frontière

Les conditions de flux aux limites

Nous avons utilisé deux types de discrétisation pour imposer les conditions de flux aux limites.

CAS 1 : les noeuds sont situés sur les frontières

La figure A2 présente l'exemple pour $i = 1$, c'est-à-dire $r(1) = 0$ cm

On impose la condition de flux en faisant apparaître un noeud fictif $(0,j)$, symétrique du noeud $(2,j)$ par rapport au noeuf $(1,j)$. Soit Q le flux imposé.

Si $x(j) \notin [-H_{sem}/2 ; H_{sem}/2]$ $Q = 0$

$$\text{On a : } Q = - D_H(1,j) \cdot \frac{C(2,j) - C(0,j)}{2 \cdot drd(1)}$$

$$\text{On en déduit : } C(0,j) = \frac{2 \cdot Q \cdot drd(1)}{D_H(1,j)} - C(2,j)$$

La discrétisation de l'équation (11) pour $i = 1$ fait apparaître des termes en $C(0,j)$ que l'on remplace par l'expression précédente.

On applique le même principe pour toutes les conditions de flux (au niveau de la semence, selon (Ox) ou selon (Or)). C'est de cette manière que l'on analysé l'effet du maillage choisi sur la solution donnée par FORSIM par rapport à une solution analytique.

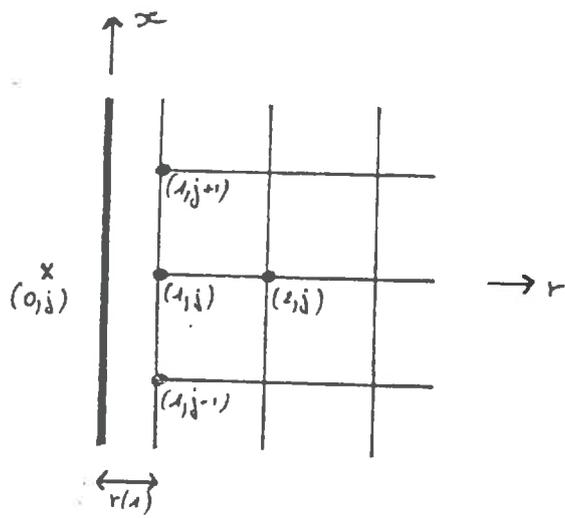


Figure A3 : Schéma de la discrétisation sur les frontières
 Cas où les noeuds aux limites ne sont pas situés sur
 la frontière.

CAS 2 : les noeuds sont situés hors des frontières.

La figure A3 présente l'exemple pour $i = 1$, $r(1) \neq 0$ cm

On impose la condition de flux en faisant apparaître un noeud fictif $(0,j)$ symétrique du noeud $(1,j)$ par rapport à la frontière caractérisée par $r = 0$ cm.

$$\text{On a : } Q = - D_H(1,j) \cdot \frac{C(1,j) - C(0,j)}{2 \cdot r(1)}$$

$$\text{On en déduit : } C(0,j) = \frac{2 \cdot Q \cdot r(1)}{D_H(1,j)} - C(1,j)$$

De la même manière que précédemment, la discrétisation de l'équation (11) pour $i = 1$ fait apparaître des termes en $C(0,j)$ que l'on remplace par l'expression précédente.

**Document réalisé avec le concours du
Service de Reprographie du
Centre de Recherches Agronomiques d'AVIGNON
84140 MONTFAVET**