



HAL
open science

Comprendre les conditions de développement de *Rumex crispus* via une approche fonctionnelle, en vue de sa gestion en agriculture biologique

Clément Dusserre

► To cite this version:

Clément Dusserre. Comprendre les conditions de développement de *Rumex crispus* via une approche fonctionnelle, en vue de sa gestion en agriculture biologique. Sciences du Vivant [q-bio]. 2019. dumas-02365062

HAL Id: dumas-02365062

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-02365062>

Submitted on 15 Nov 2019

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.



Mémoire de stage

Présenté pour l'obtention du diplôme d'ingénieur agronome, option Inter-Établissement
Protection des Plantes et Environnement

Sur le thème

Comprendre les conditions de développement de *Rumex crispus* via une
approche fonctionnelle, en vue de sa gestion en agriculture biologique

Par

Clément DUSSE

École de rattachement : Agrocampus Ouest

Stage réalisé à : l'Acta Baziège / l'UMR CEFE 5175

Acta - Station Inter-Institut
6 Chemin de la Côte Vieille
31450 Baziège, France

CEFE - Campus du CNRS
1919 route de Mende
34293 Montpellier, France

Sous la Direction de :

Alain Rodriguez
Elena Kazakou

Soutenu le 24 septembre 2019 à Montpellier, devant le jury composé de :

Président : Manuel Plantegenest

Membres : Guillaume Fried

Karim Barkaoui

Philippe Jauzein (tuteur)





Mémoire de stage

Présenté pour l'obtention du diplôme d'ingénieur agronome, option Inter-Établissement
Protection des Plantes et Environnement

Sur le thème

Comprendre les conditions de développement de *Rumex crispus* via une
approche fonctionnelle, en vue de sa gestion en agriculture biologique

Par

Clément DUSSERRE

École de rattachement : Agrocampus Ouest

Stage réalisé à : l'Acta Baziège / l'UMR CEFE 5175

Acta - Station Inter-Institut
6 Chemin de la Côte Vieille
31450 Baziège, France

CEFE - Campus du CNRS
1919 route de Mende
34293 Montpellier, France

Sous la Direction de :

Alain Rodriguez
Elena Kazakou

Soutenu le 24 septembre 2019 à Montpellier, devant le jury composé de :

Président : Manuel Plantegenest

Membres : Guillaume Fried

Karim Barkaoui

Philippe Jauzein (tuteur)



REMERCIEMENTS

J'aimerais tout d'abord remercier mes deux maîtres de stage : Elena Kazakou, enseignante à Montpellier SupAgro et chercheuse au CEFÉ de Montpellier et Alain Rodriguez, ingénieur spécialiste en malherbologie à l'Acta de Baziège. Ils m'ont soutenu pendant toute la période du stage, en me donnant des conseils pertinents lors des expérimentations et en m'épaulant dans la rédaction du mémoire de fin d'études. Je tiens également à les remercier de m'avoir efficacement intégré à leurs équipes respectives : l'équipe ECOPAR au CEFÉ pour Elena Kazakou et les salariés d'Arvalis, de Terres Inovia et de l'Acta à l'inter-instituts de Baziège pour Alain Rodriguez. Je remercie ensuite mon tuteur de stage, Philippe Jauzein, pour son aide et ses réponses à mes questions.

Au sein du CEFÉ, je remercie grandement Jean Richarte, de l'équipe de techniciens des terrains d'expériences, pour m'avoir prêté main forte lors des diverses expérimentations réalisées au sein du CEFÉ ou à l'annexe Mandon de Montpellier SupAgro. Il m'a aussi bien conseillé pour leur bonne réalisation. Je souhaiterais de plus remercier David Degueldre et le reste de l'équipe des techniciens des terrains d'expériences du CEFÉ, pour m'avoir aidé à la mise en place du matériel expérimental. J'aimerais également remercier Florian Fort, maître de conférences à Montpellier SupAgro, qui m'a expliqué l'utilisation du scanner pour les mesures de traits racinaires des plantules de *Rumex crispus* et qui a vérifié mes données. Je remercie ensuite Kévin Sartori, doctorant de l'équipe ECOPAR du CEFÉ, pour m'avoir aidé à utiliser le logiciel ImageJ pour la mesure des surfaces foliaires. Je remercie aussi Antonia Rammou, stagiaire d'Elena Kazakou pendant deux mois, qui m'a été d'une grande aide dans la fin des expériences en conditions contrôlées. En étant deux pour récupérer les individus, les conditionner et faire toutes les mesures expérimentales relatives à chaque expérience, nous avons gagné un temps précieux lors de l'acquisition des données.

Ensuite, merci beaucoup à Ingrid Barrier, de la chambre d'agriculture du Tarn-et-Garonne, qui m'a permis de rencontrer une dizaine d'agriculteurs en grandes cultures biologiques dans le Gers et le Tarn-et-Garonne. Dans le même temps, je remercie grandement ces agriculteurs, qui m'ont donné de bonnes idées pour la discussion de mes résultats : Bruno Papa, Yves Gastou, Henri Quessada, Alain Malet, Hervé Cournède, Paul Savignac, Robert Vaïsse Huet et Gilles Greze.

Enfin, merci à Yannick Outreman, enseignant-chercheur à Agrocampus Ouest (Rennes) pour avoir répondu à mes questions de statistiques.

SOMMAIRE

1. Introduction.....	15
2. Contexte de l'étude.....	19
2.1. Le projet CAPABLE : Contrôler vivaces et Pluriannuelles en Agriculture BioLogique.....	19
2.2. Aperçu de l'approche fonctionnelle.....	19
2.3. Les rumex : <i>Rumex crispus</i> et <i>Rumex obtusifolius</i>	21
3. Objectif, problématiques et hypothèses de travail sur <i>Rumex crispus</i>.....	29
3.1. Conditions de germination de <i>Rumex crispus</i>	29
3.2. Croissance et développement des plantules de <i>Rumex crispus</i>	31
3.3. Régénération racinaire de <i>Rumex crispus</i>	31
4. Matériels et méthodes.....	31
4.1. Matériel biologique à disposition.....	31
4.2. Étude de la germination de <i>Rumex crispus</i>	33
4.3. Étude du développement des plantules de <i>Rumex crispus</i>	39
4.4. Étude de la régénération racinaire de <i>Rumex crispus</i>	39
4.5. Analyses statistiques des données.....	41
5. Résultats et analyses.....	43
5.1. Étude de la germination de <i>Rumex crispus</i>	43
5.2. Étude du développement des plantules de <i>Rumex crispus</i>	47
5.3. Étude de la régénération racinaire de <i>Rumex crispus</i>	51
6. Discussion des résultats.....	53
6.1. La germination de <i>Rumex crispus</i>	53
6.2. Le développement des plantules de <i>Rumex crispus</i>	57
6.3. La régénération racinaire de <i>Rumex crispus</i>	59
6.4. Dédution de méthodes de lutte spécifiques à chacun des stades de vie de <i>Rumex crispus</i> au champ...61	
7. Conclusion et perspectives.....	63
Références.....	65

ABRÉVIATIONS

AIC : Akaike Information Criterion

CAPABLE : Contrôler vivaces et Pluriannuelles en Agriculture BioLogique

CASDAR : Compte d’Affection Spécial au Développement Agricole et Rural

CEFE : Centre d’Écologie Fonctionnelle et Évolutive

HdF : Hauts-de-France

INRA : Institut National de la Recherche Agronomique

ITAB : Institut de l’agriculture et de l’alimentation biologiques

LR test : Likelihood Ratio test

LSR : Longueur Spécifique Racinaire (m/g)

MF : Masse Fraîche (mg, g ou kg)

MS : Masse Sèche (mg, g ou kg)

OAD : Outil d’Aide à la Décision

RGR : Relative Growth Rate

RMT Florad : Réseau Mixte Technologique autour de la gestion de la FLORe ADventice en grandes cultures et en vigne

SSF : Surface Spécifique Foliaire (m²/kg)

TAD : Taux Annuel de Décroissance (%)

TMS : Taux de Matière Sèche (mg/g)

TABLE DES FIGURES ET DES TABLEAUX

<u>Figure 1</u> : Partenaires du projet CAPABLE (¹ ITAB, 2018).....	18
<u>Figure 2</u> : Liste de fonctions à l'échelle de l'individu et marqueurs fonctionnels associés. Les marqueurs fonctionnels sont des caractéristiques des plantes facilement mesurables et reliées aux fonctions. Dessin d'un <i>Euphorbia helioscopia</i> L. par Baptiste Testi (Garnier et Navas, 2013).....	18
<u>Figure 3</u> : Traits fonctionnels (MPP trait : Morpho-Physio-Phenologic trait), notés de 1 à k, modulant les traits de performance représentés (Performance traits). Ces derniers définissent la performance de l'individu, et donc sa valeur sélective. Certains traits fonctionnels sont inter-corrélés (flèches doubles en pointillés). Figure inspirée du travail d'Arnold (1983), mais dans une perspective écologique (Violle et al., 2007).....	18
<u>Figure 4</u> : <i>Rumex crispus</i> adulte, en préfloraison (Clément Dusserre – Tarn-et-Garonne - 28/06/2019).....	20
<u>Figure 5</u> : Cycle de développement des rumex (⁵ fiche Agro-Transfert HdF, 2014).....	20
<u>Figure 6</u> : Organisation morpho-anatomique de <i>Rumex obtusifolius</i> (Pino et al., 1995).....	20
<u>Figure 7</u> : Semences de rumex (⁷ © INRA_J.-P. Lonchamp, 2000).....	24
<u>Figure 8</u> : Plantule de <i>Rumex crispus</i> au stade deux feuilles (⁸ © ACTA_A. Rodriguez, 2011).....	26
<u>Figure 9</u> : Illustration du processus de multiplication végétative chez <i>Rumex obtusifolius</i> (Pino et al., 1995).....	26
<u>Figure 10</u> : Présentation des modalités étudiées dans l'expérience de germination de <i>Rumex crispus</i> en fonction du régime de photopériode et de température.....	32
<u>Figure 11</u> : Test de germination de <i>Rumex crispus</i> en fonction de la profondeur d'enfouissement en conditions contrôlées (chaque bac correspond à trois réplicats d'une population, avec cinq profondeurs).....	34
<u>Figure 12</u> : Comparaison entre « jeunes » et « vieux » pivots de <i>Rumex crispus</i> (à gauche : schéma de croissance et de régénération des rumex (Pino et al., 1995), encadré jaune pour les « jeunes » et encadré rouge pour les « vieux » ; à droite : exemple d'un « vieux » pivot en haut, exemples de « jeunes » pivots en bas).....	38
<u>Figure 13</u> : Dispositif expérimental de l'expérience de régénération racinaire de <i>Rumex crispus</i>	40
<u>Figure 14</u> : Récapitulatif de l'ensemble des mesures effectuées à la fin de l'expérience de régénération racinaire de <i>Rumex crispus</i> . Ces mesures ont servi à celles de certains traits fonctionnels (tableau 4 en 4.3.).....	40
<u>Figure 15</u> : Taux globaux moyens de germination de <i>Rumex crispus</i> en fonction du traitement thermique (Ti-Tj : alternance entre les températures i et j sur un cycle de 12h). Il n'y a pas d'erreur standard car l'expérience n'a été réalisée qu'une seule fois. Les lettres correspondent aux résultats des tests du Khi2 sur les effectifs de germination. Les minuscules sont utilisées pour comparer les traitements au jour 7 et les majuscules pour comparer les traitements au jour 14. Peu importe la majuscule ou la minuscule, des lettres différentes indiquent des différences significatives : a-A : p > 0,05 ; b-B : p > 0,05 ; a-b : * ; A-B : * (p < 0,05 : * ; p < 0,01 : ** ; p < 0,001 : ***).....	42
<u>Figure 16</u> : Cinétique de germination des populations de <i>Rumex crispus</i> dans les deux traitements favorables de l'expérience de germination en fonction du traitement thermique.....	42

Figure 17 : Taux globaux moyens de germination de *Rumex crispus* en fonction de la durée de photopériode. Il n'y a pas d'erreur standard car l'expérience n'a été réalisée qu'une seule fois. Les lettres correspondent aux résultats des tests du Khi2 sur les effectifs de germination. Les minuscules sont utilisées pour comparer les traitements au jour 7 et les majuscules pour comparer les traitements au jour 14. Peu importe la majuscule ou la minuscule, des lettres différentes indiquent des différences significatives : a-A Traitement J12 : $p > 0,05$; a-a-a : $p > 0,05$; A-A-A : $p > 0,05$44

Figure 18 : Taux globaux moyens de germination de *Rumex crispus* en fonction de différents traitements de température et de photopériode. Il n'y a pas d'erreur standard car l'expérience n'a été réalisée qu'une seule fois. Les lettres correspondent aux résultats des Khi2 sur les effectifs de germination. Les minuscules sont utilisées pour comparer les traitements au jour 7 et les majuscules pour comparer les traitements au jour 14. Peu importe la majuscule ou la minuscule, des lettres différentes indiquent des différences significatives : a-b J16T15 J16T25 : * ; A-B J16T15 J16T25 : *** ; a-b J16T15 J8T15 : ** ; A-B J16T15 J8T15 : * ; b-a J16T25 J8T25 : * ; B-AC J16T25 J8T25 : ** ; b-a J8T15 J8T25 : * ; BC-AC J8T15 J8T25 : $p > 0,05$; a-AC J8T25 : $p > 0,05$ ($p < 0,05$: * ; $p < 0,01$: ** ; $p < 0,001$: ***)......44

Figure 19 : Taux globaux moyens de germination de *Rumex crispus* en fonction de la profondeur d'enfouissement (cm). L'expérience a été répétée trois fois (trois réplicats par population). Les erreurs standards correspondent au rapport entre l'écart-type de l'échantillon et la racine carré de sa taille. Les lettres correspondent aux résultats des tests du Khi2 sur les effectifs de germination ; des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements : 0-1 cm : *** ; 0-3 cm : ** ; 0-4 cm : * ; 0-5 cm : $p > 0,05$; 1-3 cm : $p > 0,05$; 1-4 cm : * ; 1-5 cm : *** ; 3-4 cm : $p > 0,05$; 3-5 cm : * ; 4-5 cm : $p > 0,05$ ($p < 0,05$: * ; $p < 0,01$: ** ; $p < 0,001$: ***)......46

Figure 20 : Histogrammes des moyennes de différents traits racinaires des plantules de *Rumex crispus* aux stades 1 feuille, 3 feuilles ou 5 feuilles. Les erreurs standards correspondent au rapport entre l'écart-type de l'échantillon et la racine carré de sa taille. Des lettres différentes montrent des différences significatives entre les stades : $p < 0,05$ aux tests post-hoc (annexe VII)......48

Figure 21 : Rapports de MS (mg/mg) entre l'appareil caulinaire et l'appareil racinaire en A et rapports entre la surface de la dernière feuille développée et la surface racinaire totale (cm^2/cm^2) en B en fonction du stade foliaire de *Rumex crispus*. Les erreurs standards correspondent au rapport entre l'écart-type de l'échantillon et la racine carré de sa taille. Des lettres différentes montrent des différences significatives entre les stades : $p < 0,05$ aux tests post-hoc (annexe VII)......48

Figure 22 : Taux moyens de régénération des pivots (%) selon les différentes modalités expérimentales. Ces taux sont calculés à partir des cinq individus de chaque modalité, d'où l'absence d'erreur standard. Ils sont significativement différents qu'entre les coupes racinaires : $p = 1.456 \times 10^{-10}$ au test du Khi2.....50

<u>Figure 23</u> : Temps d'émergence des pivots (jours) selon les différentes modalités expérimentales. Ces temps sont des moyennes sur les cinq individus de la modalité considérée. Les erreurs standards correspondent au rapport entre l'écart-type de l'échantillon et la racine carré de sa taille. Il n'y a de différences significatives qu'entre les profondeurs d'enfouissement : 1-10 cm ($p = 4,48 \times 10^{-5}$) et 1-25 cm ($p = 1,0 \times 10^{-7}$) au test de Tukey.....	50
<u>Figure 24</u> : TMS foliaires moyens des pivots (mg/g) selon les différentes modalités expérimentales. Les moyennes sont calculées sur les cinq individus de la modalité considérée. Les erreurs standards correspondent au rapport entre l'écart-type de l'échantillon et la racine carré de sa taille. Il n'y a de différences significatives qu'entre les deux catégories d'âge : $p = 0,003$ au test de Tukey.....	52
<u>Figure 25</u> : Graphique de la matrice de corrélation (corrélogramme) des différents traits fonctionnels mesurés sur les individus régénérés de l'expérience de régénération racinaire des pivots (Mri : masse racinaire initiale (g) ; MSc : masse sèche caulinaire (g) ; MSr : masse sèche racinaire (g) ; NbF : nombre de feuilles ; Sf : surface foliaire (m^2) ; MSrc : rapport entre les masses sèches caulinaire et racinaire ; TMS : taux de matière sèche foliaire (mg/g) ; SSF : surface spécifique foliaire (m^2/kg)). La couleur rouge correspond aux corrélations positives et la couleur bleu aux corrélations négatives. La couleur blanche signifie que les corrélations ne sont pas significatives au seuil de risque de 5 %.....	52
<u>Figure 26</u> : Principaux résultats de l'étude en lien avec le cycle de développement des rumex. Illustration reprise de la ⁵ fiche Agro-Transfert HdF (2014) (Cf. figure 5).....	54
<u>Figure 27</u> : Idée d'essai au champ ; carré latin : combinaisons de faux-semis et de semis entre le jour et la nuit, avec n répétitions. Dans chaque modalité est déterminé le nombre moyen de levées de rumex.....	54
<u>Figure 28</u> : Résumé des idées de lutte agronomique contre <i>Rumex crispus</i> à chaque étape clé de son cycle de développement, en fonction du développement de la culture. Les principales pratiques associées à la culture sont énoncées au-dessus de la flèche grise. Dans les idées de lutte agronomique, les pratiques en rouge sont celles à éviter et les pratiques en vert sont celles potentiellement efficaces dans la lutte contre ce rumex. Ce schéma récapitulatif est inspiré de quelques agriculteurs rencontrés (voir REMERCIEMENTS) et de quelques références de la bibliographie : Dobinson (1976), Le Deunff (1980), Pino et al. (1995), Zaller (2004), Pye, Andersson et Fogelfors (2011), la ⁶ fiche CasdarDM (2012) et Alshallash (2018).....	60
<u>Tableau 1</u> : Populations de graines utilisées pour l'étude de la germination de <i>Rumex crispus</i>	32
<u>Tableau 2</u> : Récapitulatif des expériences de germination de <i>Rumex crispus</i>	34
<u>Tableau 3</u> : Espèces et variétés de luzerne et de trèfle utilisées pour l'étude de l'effet des interactions sur la germination de <i>Rumex crispus</i>	36
<u>Tableau 4</u> : Traits fonctionnels mesurés sur <i>Rumex crispus</i>	38
<u>Tableau 5</u> : Résultats des analyses de variance du taux et du temps d'émergence des individus en fonction des modalités de l'expérience. Les colonnes correspondent aux variables expliquées et les lignes aux variables prédictives.....	50

LISTE DES ANNEXES

<u>ANNEXE I</u> : Organisation générale du projet CAPABLE (⁹ Projet CAPABLE : Espace collaboratif réservé aux partenaires, 2019).....	71
<u>ANNEXE II</u> : Tableau de quelques traits fonctionnels importants et à l'étude dans l'analyse du développement de <i>Rumex crispus</i> via une approche fonctionnelle.....	72
<u>ANNEXE III</u> : Informations supplémentaires sur les parcelles agricoles dont sont issues les populations de graines de <i>Rumex crispus</i> étudiées.....	74
<u>ANNEXE IV</u> : Schéma récapitulatif des mesures effectuées sur les pivots de <i>Rumex crispus</i> dans l'étude de la régénération racinaire.....	75
<u>ANNEXE V</u> : Taux de germination moyens (A) et moyennes des sommes des masses sèches aériennes (B) des <i>Rumex crispus</i> en fonction des espèces ou variétés de légumineuse et de leur densité. Le témoin (six rumex sans légumineuse) n'est pas à comparer directement aux autres modalités pour les masses sèches, puisque les autres modalités ne concernent que trois rumex à chaque fois. Les expériences ont été répétées trois fois (trois réplicats par population). Les erreurs standards correspondent au rapport entre l'écart-type de l'échantillon et la racine carré de sa taille ($\sqrt{iR/jL}$: i <i>Rumex crispus</i> / j légumineuses ; R : <i>Rumex crispus</i> ; L : Légumineuse (se référer au tableau 4 pour l'identification des espèces et variétés selon les numéros d'attribution)).....	76
<u>ANNEXE VI</u> : TMS foliaire en mg/g (A), SSF en m ² /kg (B) et LSR en m/g (C) moyens des plantules de <i>Rumex crispus</i> selon le stade foliaire. Des lettres différentes indiquent des différences significatives : $p < 0,05$ aux tests post-hoc (annexe VII).....	77
<u>ANNEXE VII</u> : Récapitulatif des tests post-hoc effectués dans l'analyse des traits foliaires et racinaires des plantules de <i>Rumex crispus</i> . Les p-values considérées significatives sont surlignées en jaune - 1F : stade 1 feuille ; 3F : stade 3 feuilles ; 5F : stade 5 feuilles ; Pi : population numéro i	78
<u>ANNEXE VIII</u> : Valeurs moyennes de SSF (m ² /kg) des pivots dans chaque modalité de l'expérience de régénération racinaire de <i>Rumex crispus</i> . Les barres d'erreurs correspondent aux erreurs standards : rapport entre l'écart-type de l'échantillon et la racine carrée de sa taille. L'échantillon correspond aux cinq individus de la modalité considérée.....	80
<u>ANNEXE IX</u> : Récapitulatif des tests post-hoc effectués dans l'analyse de la performance et de la croissance des individus régénérés dans l'expérience de régénération racinaire de <i>Rumex crispus</i>	81

1. Introduction

La gestion des adventices fait aujourd'hui partie des plus grandes problématiques de l'agriculture biologique. Elle demande du temps, de la main d'œuvre et peut facilement diminuer les rendements agricoles (Kristiansen, 2003). Dans l'agriculture mondiale, les adventices sont à l'origine de pertes de rendement s'élevant à plus de 33 milliards de dollars (Gaba et al., 2017). En Europe, la production agricole biologique est notamment fortement impactée par les adventices. Parmi celles-ci, les vivaces sont les plus dommageables en agriculture biologique, à la fois aux niveaux du rendement et de la qualité de la production, car la pression en herbicides n'existe pas (Zarina et al., 2015). La gestion des adventices vivaces fait alors partie des principaux enjeux de l'agriculture biologique d'aujourd'hui.

De cet enjeu est né le projet CAPABLE (Contrôler vivaces et Pluriannuelles en Agriculture BioLogique), géré par l'ITAB, l'Institut de l'agriculture et de l'alimentation biologiques. En résumé, ce projet vise à améliorer la gestion des adventices vivaces en agriculture biologique, dont notamment le chardon des champs (*Cirsium arvense*) et les rumex (*Rumex crispus* et *Rumex obtusifolius*). Lancé le 1^{er} janvier 2018, il souhaite pouvoir donner aux agriculteurs les informations nécessaires pour une gestion efficace des rumex et du chardon des champs via une combinaison de pratiques agroécologiques adaptées au contexte pédoclimatique. Cela passera essentiellement par la diffusion de fiches techniques et d'outils d'aide à la décision (OAD) pour les agriculteurs de grandes cultures biologiques. Ce projet est organisé en quatre actions principales, elles-mêmes organisées en différentes tâches (annexe I). L'action 1 consiste en la mobilisation des praticiens pour trouver les causes du problème et débusquer les pratiques innovantes. L'action 2 consiste à la mise au point de stratégies efficaces grâce à des études en conditions contrôlées et au champ. L'action 3 a pour but de résumer tout cela afin d'orienter les agriculteurs sur le choix des pratiques. Enfin, l'action 4 s'occupe de la communication du projet à grande échelle (1^{ITAB}, 2018).

L'Acta et le CEFE (Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive) participent au projet CAPABLE. L'Acta est un institut à la tête d'un réseau de 18 instituts techniques agricoles, visant à rendre l'agriculture française plus performante grâce à la recherche appliquée (2^{Acta}, 2017). Le CEFE, situé sur le campus du CNRS à Montpellier, est un laboratoire de recherche spécialisé en écologie et dont les grandes préoccupations sont l'étude de la biodiversité et de l'évolution des écosystèmes dans le temps (3^{CEFE}, 2019). Ce mémoire devait se concentrer sur l'étude des conditions de développement de deux espèces de rumex (*Rumex crispus* et *Rumex obtusifolius*) en conditions contrôlées (action 2 du projet – annexe I), dans l'objectif de donner les clés nécessaires à une meilleure gestion de ces adventices au champ. Finalement, seule l'espèce *Rumex crispus* a été étudiée par faute de moyens. De plus amples explications sont données plus bas, dans la méthodologie mise en place.

Cette étude se déroule entre les deux structures précédentes, l'Acta et le CEFE, et utilise l'approche fonctionnelle. Cette dernière est fondée sur l'analyse des traits fonctionnels des individus, qui sont ses caractéristiques phénotypiques, liées à des fonctions biologiques et influençant son interaction avec l'écosystème (Garnier et Navas, 2013).

L'objectif de ce stage est donc de déterminer les traits fonctionnels de *Rumex crispus* les plus sensibles aux pratiques agricoles, afin de proposer ensuite des leviers d'action pour la lutte contre cette adventice en grandes cultures biologiques. Ceci amène à la problématique suivante :

D'après l'étude des conditions de développement de *Rumex crispus* via une approche fonctionnelle en conditions contrôlées, comment pourrions-nous gérer cette adventice problématique en agriculture biologique via les pratiques agricoles ?

L'hypothèse principale est que, dans son cycle de développement, certains traits de vie de *Rumex crispus* sont plus sensibles que d'autres et représentent alors des leviers d'action dans la lutte contre cette adventice en agriculture biologique.

Pour répondre à cette problématique, l'étude décrite dans ce mémoire repose sur trois étapes clés du cycle de développement de *Rumex crispus* : la germination, le développement des plantules et la régénération racinaire au stade adulte. Pour les études de la germination et du développement des plantules, nous n'avions pas suffisamment de graines matures de *Rumex obtusifolius* à disposition. Nous n'avions pas non plus pu récupérer d'individus de l'espèce *Rumex obtusifolius* pour l'étude de la régénération racinaire. Cela explique notre décision de n'étudier finalement que *Rumex crispus*. Des expérimentations précises ont donc été mises en place en conditions contrôlées pour mieux comprendre le fonctionnement de chacune de ces étapes du développement de *Rumex crispus*, puis en déterminer des leviers d'action en lutte via une combinaison de pratiques agricoles.

Comme *Rumex crispus* et *Rumex obtusifolius* sont deux espèces de la même famille (Polygonacées) et du même genre, mais aussi très proches, au même cycle de développement, qui peuvent parfois donner des hybrides fertiles (Cavers et Harper, 1964), et ayant une nuisibilité similaire en agriculture biologique (Zaller, 2004), une première partie du mémoire consiste en une synthèse bibliographique de l'impact socio-économique de ces deux rumex en agriculture biologique, avec en plus un état de l'art des recherches sur la biologie et l'écologie de ces deux espèces. Au préalable, une petite partie donne un aperçu de l'approche fonctionnelle. Les hypothèses et objectifs de travail sont ensuite présentés, suivis du Matériels et Méthodes décrivant les protocoles expérimentaux. Les résultats seront enfin exposés puis expliqués, discutés et confrontés à la littérature.



Figure 1 : Partenaires du projet CAPABLE (¹ITAB, 2018)

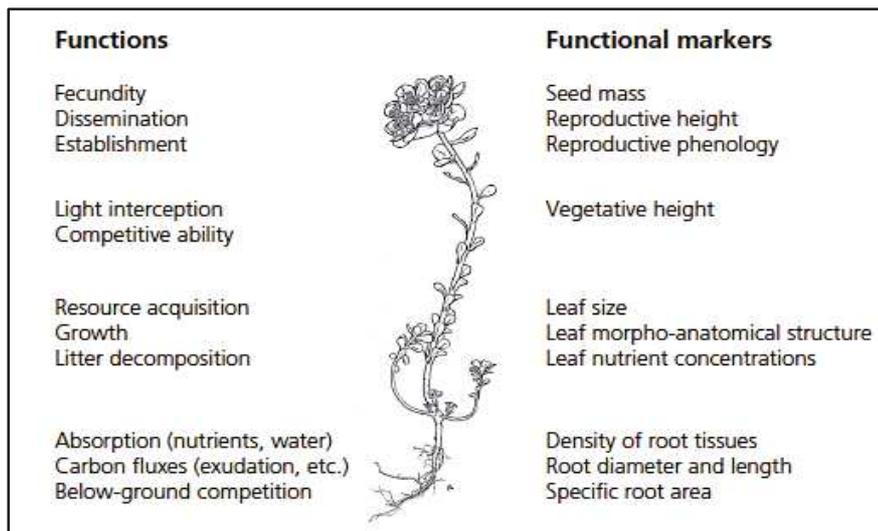


Figure 2 : Liste de fonctions à l'échelle de l'individu et marqueurs fonctionnels associés. Les marqueurs fonctionnels sont des caractéristiques des plantes facilement mesurables et reliées aux fonctions. Dessin d'un *Euphorbia helioscopia* L. par Baptiste Testi (Garnier et Navas, 2013)

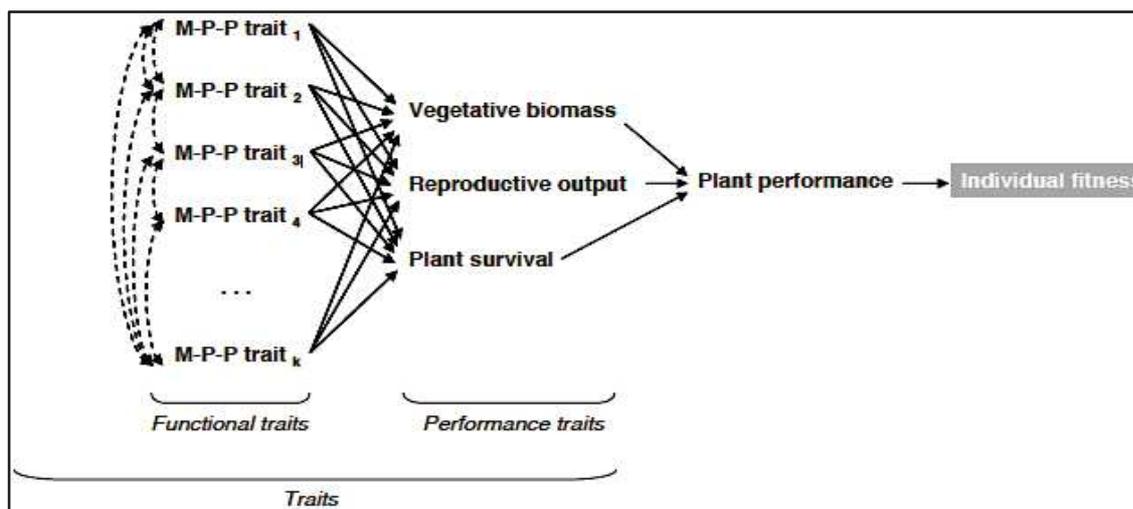


Figure 3 : Traits fonctionnels (MPP trait : Morpho-Physio-Phenologic trait), notés de 1 à k, modulant les traits de performance représentés (Performance traits). Ces derniers définissent la performance de l'individu, et donc sa valeur sélective. Certains traits fonctionnels sont inter-corrélés (flèches doubles en pointillés).

Figure inspirée du travail d'Arnold (1983), mais dans une perspective écologique (Violle et al., 2007)

2. Contexte de l'étude

2.1. Le projet CAPABLE : Contrôler vivaces et Pluriannuelles en Agriculture BioLogique

Le projet CAPABLE (<http://www.itab.asso.fr/programmes/CAPABLE.php>) est un projet national piloté par l'ITAB, et financé par le plan ECOPHYTO et le CASDAR : le Compte d'Affectation Spécial au Développement Agricole et Rural, régi par le Ministère de l'Agriculture. Pour ce projet, le réseau RMT Florad permet la mobilisation de nombreux acteurs aux origines variées (figure 1) (1ITAB, 2018 ; 4RMT Florad, 2018).

L'objectif du projet est de mieux contrôler les vivaces et pluriannuelles en grandes cultures biologiques, plus particulièrement le chardon des champs (*Cirsium arvense*) et les rumex (*Rumex crispus* et *Rumex obtusifolius*), en déterminant les meilleures stratégies de lutte contre ces adventices en fonction du contexte pédoclimatique et des systèmes de culture. Pour cela, plusieurs moyens sont mis en œuvre au sein de différentes tâches : enquêtes, ateliers de co-conception, tests expérimentaux et suivis de parcelles (annexe I). Le principal résultat attendu est la création d'un OAD pour aider les agriculteurs à mieux gérer la problématique des adventices sur leurs parcelles. Même si le projet se concentre sur l'agriculture biologique, les résultats finaux pourraient être bénéfiques à toute agriculture économe en herbicides (1ITAB, 2018).

Ce stage de fin d'études s'inscrit dans la tâche 2.2 de l'action 2 du projet (annexe I) et se focalise sur *Rumex crispus*.

2.2. Aperçu de l'approche fonctionnelle

2.2.1. Principe et intérêts

En général, la biodiversité est définie comme la diversité des espèces au sein d'un écosystème, et se mesure par le nombre d'espèces différentes dans celui-ci. Or, cette approche de la biodiversité n'est pas complète. En effet, la biodiversité d'un écosystème peut aussi se définir par la diversité des fonctions biologiques dans cet écosystème. Les fonctions sont des activités réalisées par une structure organique et sont liées à certains traits de vie des différentes espèces, appelés traits fonctionnels. Les traits fonctionnels correspondent aux caractéristiques phénotypiques des organismes, liées à des fonctions et participant à la valeur sélective de l'individu (figures 2 et 3) (Garnier et Navas, 2013).

L'écologie fonctionnelle se fonde sur l'étude des traits fonctionnels des individus. Elle permet de mieux appréhender l'impact de l'écosystème sur les végétaux et inversement. L'approche fonctionnelle permet également l'étude de l'acquisition et de l'utilisation des ressources, et des moyens de reproduction et de colonisation (Garnier et Navas, 2013).

2.2.2. Principaux traits fonctionnels à l'étude dans ce mémoire

Dans ce mémoire, les conditions de développement de *Rumex crispus* sont analysées via l'approche fonctionnelle. Ainsi, de nombreux traits sont à l'étude, dont certains sont présentés en annexe II. Ce sont des marqueurs fonctionnels, permettant d'accéder aux fonctions des individus, à leur performance et à leur réponse face aux conditions abiotiques du milieu. Cela est très important dans cette étude car l'objectif principal est de mieux cerner les conditions de développement de *Rumex crispus* et ses faiblesses face aux facteurs du milieu.



Figure 4 : *Rumex crispus* adulte, en préfloraison (Clément Dusserre – Tarn-et-Garonne – 28/06/2019)

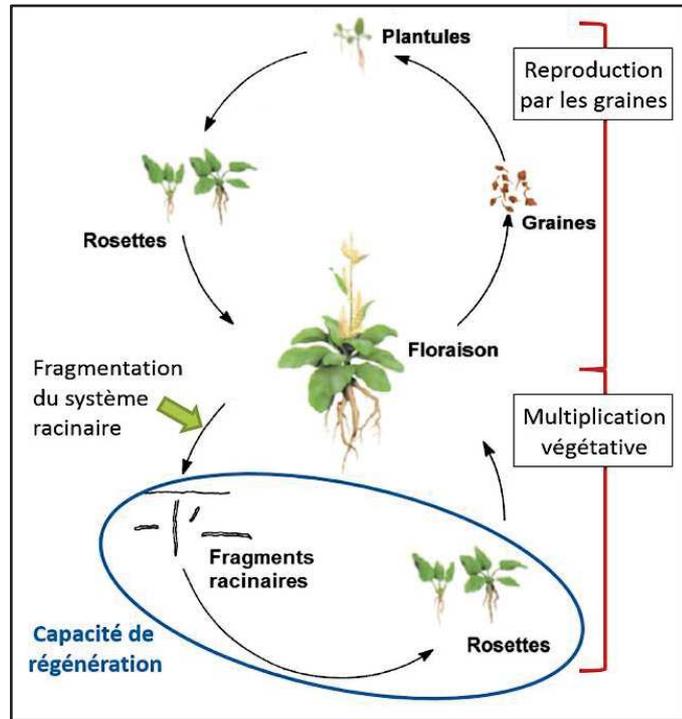


Figure 5 : Cycle de développement des rumex (fiche Agro-Transfert HdF, 2014)

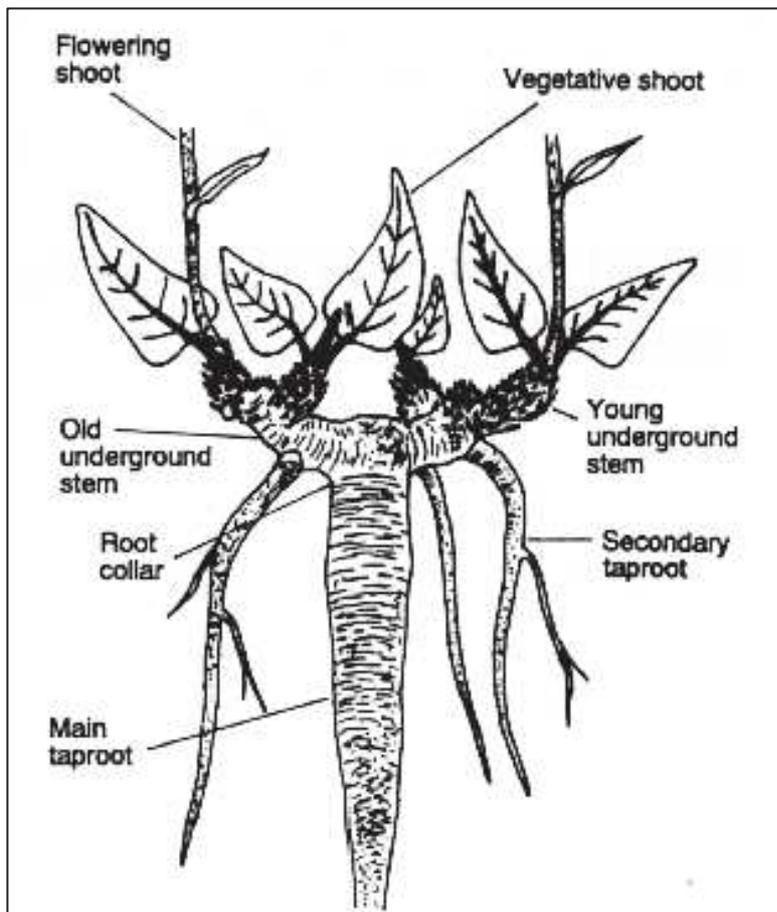


Figure 6 : Organisation morpho-anatomique de *Rumex obtusifolius* (Pino et al., 1995)

2.3. Les rumex : *Rumex crispus* et *Rumex obtusifolius*

2.3.1. Présentation : écologie et biologie

Rumex obtusifolius et *Rumex crispus* (figure 4) sont des espèces pluriannuelles, de la famille des Polygonacées (5^e fiche Agro-Transfert HdF, 2014), adaptées à des conditions climatiques variées et présentes dans de nombreux environnements différents (Alshallash, 2018). Ces rumex se retrouvent notamment dans presque tous les sols : compacts, argilo-calcaires, nitrophiles, au pH neutre etc. Ils préfèrent en général les sols frais ou humides, mais *Rumex crispus* est également adapté aux sols secs (5^e fiche Agro-Transfert HdF, 2014 ; 6^e fiche CasdarDM, 2012). Ce sont des adventices communes des grandes cultures annuelles, surtout en agriculture biologique, mais aussi présentes dans les prairies et les pâtures. L'infestation est en général plus intense dans les sols régulièrement perturbés par les pratiques agricoles ou le pâturage (Alshallash, 2018).

Le cycle de développement de ces rumex se divise en deux branches : reproduction sexuée et multiplication végétative (figure 5) (5^e fiche Agro-Transfert HdF, 2014). Les deux espèces se reproduisent et leurs populations grandissent essentiellement par la voie sexuée, c'est-à-dire via la floraison et la dissémination des graines, ce qui permet le maintien de la diversité génétique. Ces deux espèces lèvent au printemps, vers mars ou avril, puis en fin d'été, de juillet à août, et même jusqu'en octobre pour *Rumex obtusifolius*. Ce dernier fleurit à partir de juin et jusqu'en septembre, alors que *Rumex crispus* fleurit de juillet à septembre (Vacher, 2008). Tout cela peut varier légèrement en fonction du climat local. La floraison, via une grande hampe florale (figure 4), a généralement lieu à partir de la deuxième année, mais peut arriver dès la première année. Ensuite, les rumex peuvent parfois fleurir deux fois par an entre le début de l'été et la fin de l'automne (Zaller, 2004 ; Pye, 2008). À chaque floraison, *Rumex crispus* peut produire jusqu'à 40 000 graines, contre 60 000 graines pour *Rumex obtusifolius* (Pino et al., 1995 ; Pye, Andersson et Fogelfors, 2011). De 25 % à 80 % des graines sont viables (Vacher, 2008). Elles sont trigones et font 2 mm à 3 mm fois 1 mm à 2 mm (Zaller, 2004). La multiplication végétative, correspondant à la régénération racinaire, ne prend qu'une faible part de la reproduction et de la colonisation, mais peut devenir importante et problématique en agriculture biologique à cause des pratiques agricoles favorisant la fragmentation racinaire et stimulant alors la régénération (Pye, Andersson et Fogelfors, 2011). Ce type de reproduction reste accidentel (Pino et al., 1995). La régénération est permise par l'appareil racinaire de la plante, constitué d'une racine pivotante tubérisée et de tiges souterraines à bourgeons. Cela représente un véritable appareil de reproduction clonale, à l'origine d'une grande capacité colonisatrice en cas de fragmentation (Zaller, 2004). Plus précisément, l'appareil racinaire des rumex est constitué d'un pivot principal et de racines adventives. La partie supérieure du pivot se nomme le collet et contient les réserves de la plante. Au-dessus du collet se trouvent également des tiges souterraines, d'où se forment de nouveaux pivots (figure 6) (Pino et al., 1995).

2.3.2. Impact socio-économique

2.3.2.1. Impact des rumex en agriculture

Rumex crispus et *Rumex obtusifolius* sont des espèces très nuisibles en agriculture. D'une part, ils peuvent fleurir plusieurs fois par an, ce qui leur permet de produire de nombreuses graines, qui sont en plus persistantes dans le sol. En effet, le taux annuel de décroissance (TAD) de ces deux rumex étant de 30 %, la banque de graines du sol diminue de 30 % chaque année. Elle peut alors persister environ dix ans dans le sol.

Les graines peuvent germer facilement dès que les conditions sont favorables. L'établissement des plantules est ensuite rapide. D'autre part, en cas de fragmentation, ils font de la multiplication végétative via la régénération racinaire (Zaller, 2004). Ces rumex font partie des adventices les plus courantes et les plus problématiques en agriculture. Ils sont notamment très difficiles à contrôler en agriculture biologique par l'absence d'herbicides et à cause des pratiques de désherbage mécanique et de travail du sol, qui favorisent la régénération racinaire (Dobinson, 1976 ; Pye, Andersson et Fogelfors, 2011). Selon la classification de Grime (1977), *Rumex crispus* et *Rumex obtusifolius* se classeraient parmi les espèces rudérales, évoluant dans les milieux aux fortes perturbations, dont la croissance est rapide et qui produisent de nombreuses graines.

En conduite agrobiologique, *Rumex crispus* et *Rumex obtusifolius* peuvent engendrer d'importants dommages à cause de leurs infestations, aussi bien en rendement qu'en qualité (Dobinson, 1976). En Allemagne, ces deux espèces ont colonisé et infesté 70 % des prairies et pâtures. Ce chiffre s'élève à 60 % au Japon (Alshallash, 2018). De plus, *Rumex obtusifolius* représentait 60 % des récoltes totales des prairies en 1980 au Royaume-Uni. Les pertes de récolte ont en partie pour origine la couverture au sol du rumex, et donc sa plus grande part dans la récolte totale (Oswald et Hagggar, 1983). Cela montre l'importance de ces adventices et la difficulté de leur gestion dans les agricultures du monde entier. D'après Pye (2008), les dommages engendrés en production fourragère dépendent directement de la couverture au sol de *Rumex crispus* ou de *Rumex obtusifolius*. Par exemple, une population de *Rumex crispus* contrôlée peut augmenter les rendements fourragers de moitié. De plus, en prairie de ray-grass, 30 % de couverture au sol de *Rumex obtusifolius* peut diminuer le rendement d'un tiers (Zaller, 2004).

La culture, ou la prairie, et les rumex sont en compétition pour la ressource : l'eau, les nutriments du sol et la lumière. Ils sont aussi en compétition pour l'espace occupé (Dobinson, 1976 ; Oswald et Hagggar, 1983 ; Pye, 2008). Cependant, la compétition par rapport à la culture reste difficile à quantifier, si ce n'est en perte de rendement ou gain de matière sèche par les adventices. Des interactions allélopathiques ont été mises en évidence entre rumex et espèce cultivée, par exemple entre *Rumex crispus* et le maïs par le biais de composés phénols solubles lors de l'établissement des plantules et pendant le développement (Dobinson, 1976). Zaller (2006) a montré un effet allélopathique d'extraits de feuille de *Rumex obtusifolius* sur des espèces prairiales via des phytotoxines. Toutefois, les études sur ces sujets en grandes cultures (hors prairies) manquent. C'est pour cela qu'il pourrait être intéressant de tester l'effet d'interactions entre *Rumex crispus* et d'autres espèces, comme les légumineuses utilisées dans les couverts, lors de la germination.

2.3.2.2. Effet des pratiques agricoles sur les rumex

Certaines pratiques favorisent l'installation et le développement de *Rumex crispus* et *Rumex obtusifolius*. D'une part, ces espèces sont nitrophiles et favorisées par l'excès d'engrais azotés. D'autre part, les travaux du sol stimulent la multiplication végétative en fragmentant accidentellement l'appareil racinaire. Un passage d'outil très profond, d'au moins 30 cm, serait nécessaire pour freiner le développement de cette adventice (Pino et al., 1995 ; Zaller, 2004). Concernant l'effet des apports d'azote, les données diffèrent. D'après Pino et al. (1995), Zaller (2004), la ⁶fiche CasdarDM (2012) et la ⁵fiche Agro-Transfert HdF (2014), *Rumex crispus* et *Rumex obtusifolius* sont des espèces nitrophiles, favorisées par les apports d'azote.



Figure 7 : Semences de rumex (⁷© INRA_J.-P. Lonchamp, 2000)

Or, d'après Křišťálová et al. (2011), l'excès d'azote, contrairement au phosphore, défavorise les levées mais est favorable au stade adulte. En résumé, même si les effets de l'azote, du phosphore et du potassium sur la levée et la croissance de ces rumex sont probables, quelques incertitudes existent. L'équilibre entre les trois éléments semble important, notamment dans la production de graines aux fortes capacités de germination (Hejcman et al., 2012).

Concernant la multiplication végétative par régénération racinaire, les avis par rapport aux effets de travail du sol sont mitigés. Le labour n'est pas efficace car il enfouit seulement les racines, sans les détruire. Par ailleurs, la régénération racinaire des rumex semble beaucoup dépendre des saisons : ses capacités de régénération paraissent maximales au printemps (Dobinson, 1976). Elle dépend aussi de la profondeur d'enfouissement et de la fragmentation, c'est-à-dire de la taille et du type de fragment (Pye, Andersson et Fogelfors, 2011). Cela est très important dans la gestion de ces adventices par le travail du sol. En Suède, il est par exemple suggéré de couper la partie supérieure de la racine et de l'enterrer le plus profond possible pour une gestion plus efficace. Cependant, cette technique est à double tranchant car la fragmentation des tiges souterraines stimule leur régénération (Pye, Andersson et Fogelfors, 2011). Il faut donc un enfouissement maximal, pouvant être réduit si le sol est saturé en eau (Pino et al., 1995).

2.3.3. État de l'art sur *Rumex crispus* et *Rumex obtusifolius*

2.3.3.1. Germination et dormance des graines

La présence de lumière et l'alternance des températures sont deux conditions importantes de la germination de *Rumex crispus* et *Rumex obtusifolius* (Vincent et Cavers, 1978).

Les graines de rumex (figure 7) sont très photosensibles et germent efficacement en présence de lumière continue. La germination est alors optimale lorsque la température est comprise entre 15 °C et 27 °C (Le Deunff, 1980). Le Deunff et Chaussat (1968) ont observé des taux de germination de 100 % en présence de lumière blanche continue et à température constante de 20 °C. La photosensibilité des graines est donnée par un phytochrome (Le Deunff, 1974). En testant l'effet de courtes irradiations à la lumière rouge à 25 °C, Takaki et al., (1985) ont eux aussi montré le rôle des phytochromes de la graine lors de la germination. D'après ces auteurs, ces courtes irradiations engendrent une photoconversion du phytochrome, qui passe de la forme P_f à la forme P_{fr}. Lorsque la forme P_{fr} atteint une certaine concentration seuil, la germination est enclenchée. La germination est également favorisée par un changement de température ou par des chocs thermiques, chauds ou froids, même en absence de lumière (Le Deunff et Chaussat, 1968 ; Meneghini, Vicente et Noronha, 1968 ; Le Deunff, 1980 ; Takaki et al., 1985). Ceci explique les périodes de levée des rumex au printemps et à l'automne. Aucune explication formelle quant au processus biologique associé n'a encore été trouvée, mais plusieurs hypothèses existent. Les chocs thermiques, comme une heure à 35 °C, pourraient augmenter la sensibilité au phytochrome déjà présent sous la forme P_{fr}. La germination serait alors enclenchée pour un seuil de concentration plus faible du P_{fr} dans la graine (Takaki et al., 1985). Takaki et al. (1985) pensent également à l'existence d'un autre processus qui enclencherait la germination, mais n'ayant rien à voir avec le phytochrome. Un choc thermique froid (0 °C) peut aussi lever la dormance des graines et déclencher leur germination à l'obscurité (Le Deunff et Chaussat, 1968 ; Le Deunff, 1980).



Figure 8 : Plantule de *Rumex crispus* au stade deux feuilles (⁸© ACTA_A. Rodriguez, 2011)

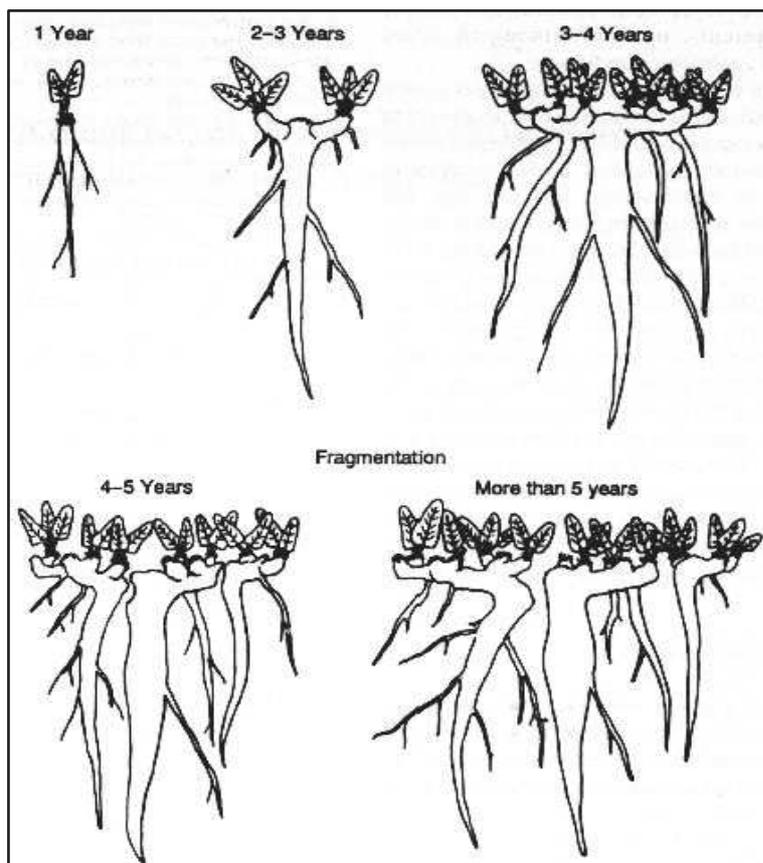


Figure 9 : Illustration du processus de multiplication végétative chez *Rumex obtusifolius* (Pino et al., 1995)

La germination est favorisée par l'apport en nutriments, comme le potassium ou l'acide gibbérélique (Le Deunff et Chaussat, 1968 ; Le Deunff, 1974). En présence de lumière, ils peuvent lever ou empêcher la dormance de graines soumises auparavant à une obscurité continue (Le Deunff, 1974). Par ailleurs, les apports de phosphore et d'azote semblent respectivement favoriser et défavoriser les germinations, même si les rumex sont souvent considérés nitrophiles. Plus précisément, l'azote paraît propice au développement des plantes adultes, alors que le phosphore stimule le développement des plantules (Křišťálová et al., 2011).

2.3.3.2. Croissance et développement des plantules

Les références et les études concernant le développement des plantules de rumex (figure 8), aussi bien *Rumex crispus* que *Rumex obtusifolius*, manquent beaucoup. Cependant, Křišťálová et al. (2011) ont montré que les jeunes plantules de ces deux espèces étaient très sensibles aux apports azotés, mais que les apports de phosphore stimulaient leur développement.

2.3.3.3. Régénération racinaire

En cas de fragmentation, les rumex tiennent leur capacité régénératrice des caractéristiques de leur appareil racinaire, formé d'une racine tubérisée à bourgeons racinaires, aussi appelée pivot (⁶fiche CasdarDM, 2012 ; ⁵fiche Agro-Transfert HdF, 2014). La partie racinaire supérieure, constituée du collet et des tiges souterraines, permet la régénération grâce aux bourgeons racinaires, d'où peuvent se former de nouveaux pivots (figure 9). Le reste de la racine tubérisée, c'est-à-dire la partie inférieure commençant sous le collet, n'est pas censée pouvoir régénérer par manque de bourgeons racinaires (Pino et al., 1995). Pye, Andersson et Fogelfors (2011) font également référence à la présence de tissus de tige dans la partie racinaire supérieure. Pour eux, ces tissus sont à l'origine des capacités régénératrices des rumex. Or, des régénérations de la partie racinaire inférieure ont été observées dans quelques études. D'après Pye, Andersson et Fogelfors (2011), cela pourrait être expliqué par un cycle annuel de capacité régénératrice. La précision de coupe aurait aussi son importance, car quelques millimètres trop haut ou trop bas suffiraient à déterminer les capacités régénératrices du fragment racinaire. D'après Zaller (2004), la différenciation des différentes parties racinaires et la délimitation précise du collet étant parfois difficiles, l'anatomie racinaire des rumex peut être mal interprétée.

Les pivots de rumex peuvent persister plusieurs années dans le sol et régénérer jusqu'à une profondeur d'au moins 30 cm (Zaller, 2004). Or, la régénération devient moins efficace à partir de 15 cm de profondeur. Elle a tendance à diminuer avec l'enfouissement, mais aussi avec l'humidité du sol. En effet, à une profondeur donnée, la régénération est plus faible dans un sol chargé d'eau ou à sa capacité de rétention maximale que dans un sol sec (Pino et al., 1995).

Les capacités de régénération d'un individu ne paraissent pas dépendre de la masse racinaire initiale (Zaller, 2004), ni de la quantité de réserves (Pye, Andersson et Fogelfors, 2011). Cependant, la quantité de réserves disponible peut jouer un rôle clé dans un sol sec (Pye, Andersson et Fogelfors, 2011). Dobinson (1976) a même remarqué que des pivots de rumex coupés, retournés et laissés à l'air libre n'avaient pas séché et avaient été capables de régénérer. Finalement, la masse racinaire initiale donnerait un avantage végétatif après régénération (Alshallash, 2018).

3. Objectif, problématiques et hypothèses de travail sur *Rumex crispus*

Cette étude vise à mieux comprendre les conditions de développement de *Rumex crispus* via l'approche fonctionnelle, afin de mettre au point des techniques de lutte efficaces via les pratiques agricoles en fonction des spécificités de trois stades clés : la germination, le développement des plantules et la régénération racinaire au stade adulte. L'idée est d'évaluer la sensibilité des traits de vie de ce rumex pendant ces stades face aux facteurs du milieu. Plusieurs études sont donc conduites. Les hypothèses associées à ces études sont inspirées des connaissances sur les deux espèces à la fois, car elles appartiennent à la même famille, au même genre et ont beaucoup de point communs (Zaller, 2004 – voir l'introduction).

3.1. Conditions de germination de *Rumex crispus*

La température et la lumière influencent les capacités de germination des rumex : *Rumex crispus* et *Rumex obtusifolius* (Zaller, 2004). D'après Le Deunff (1980), la germination de *Rumex crispus* semble fortement favorisée par le travail du sol, qui remonte les graines à la surface. De plus, d'après les agriculteurs participant au projet CAPABLE, le désherbage thermique est suivi d'une augmentation des germinations.

Question : Par quels facteurs les pratiques agricoles évoquées ci-dessus favorisent-elles la germination de *Rumex crispus* ?

Hypothèses : Premièrement, la germination est favorisée par de fortes amplitudes thermiques, voire par des chocs thermiques, même à l'obscurité (Meneghini, Vicente et Noronha, 1968 ; Le Deunff, 1980 ; Takaki et al., 1985). Comme, en remontant vers la surface, les graines sont plus fortement soumises aux changements de température, le travail du sol peut entraîner la poussée des germinations de rumex. De même, l'effet des chocs thermiques expliquerait les germinations dues au désherbage thermique.

Deuxièmement, la germination est favorisée par la photopériode car les graines sont très photosensibles et germent facilement en présence de lumière (Le Deunff et Chaussat, 1968 ; Le Deunff, 1980). Ainsi, le travail du sol serait suivi d'une explosion des germinations, car les graines vers la surface seraient plus fortement soumises à la photopériode et recevraient plus de lumière, surtout en cas de longue photopériode.

Troisièmement, la germination est due à l'effet combiné de la fluctuation des températures et de la durée de photopériode (Vincent et Cavers, 1978 ; Le Deunff, 1980). Cette hypothèse se rapproche le plus des conditions réelles au champ : quand les graines de rumex sont remontées à la surface par le travail du sol, elles subissent à la fois les effets de la durée du jour et des changements de température.

Il pourrait enfin exister une certaine hétérogénéité interpopulationnelle dans les capacités de germination.

L'enfouissement des semences de rumex induit leur entrée en dormance (Zaller, 2004).

Question : Dans quelle mesure la germination de *Rumex crispus* est-elle affectée par la profondeur d'enfouissement ?

Hypothèses : La germination est fortement diminuée à partir d'une profondeur d'enfouissement de 1,0 cm environ (Weaver et Cavers, 1979).

La germination n'a plus lieu à partir de 2,5 cm de profondeur (Vacher, 2008).

D'après les agriculteurs du projet CAPABLE, la levée avec des légumineuses est possiblement défavorable aux rumex, peut-être à cause d'effets d'interactions avec les légumineuses lors de la germination.

Questions : Quel est l'effet des interactions avec des légumineuses sur la germination de *Rumex crispus* ? Le semis des couverts a-t-il des effets négatifs sur la germination de *Rumex crispus* ?

Hypothèse : La germination des rumex et leur développement par la suite semblent défavorisés par la compétition avec des légumineuses si elles se développent vite (Pye, 2008 ; Alshallash, 2018).

3.2. Croissance et développement des plantules de *Rumex crispus*

D'après les agriculteurs prenant part au projet CAPABLE, les plantules de rumex se développent rapidement et une gestion rapide et efficace est nécessaire. Par ailleurs, les références sur les plantules de rumex manquent dans le monde de la recherche, ce qui met en avant le côté innovant de cette étude.

Questions : Comment se développe le système racinaire des jeunes *Rumex crispus* ? Comment se caractérisent les traits racinaires en fonction du stade physiologique de la plantule ? Quelles sont les variations entre les populations étudiées ? À partir de quel stade de plantule la herse étrille ne serait-elle plus efficace ?

Hypothèses : Le développement des rumex est rapide dès les premiers stades foliaires, surtout au niveau racinaire. D'après les agriculteurs du projet CAPABLE, le désherbage mécanique perdrait son efficacité à partir du stade limite de trois ou quatre feuilles, peu importe les populations de rumex.

3.3. Régénération racinaire de *Rumex crispus*

Dans la lutte agroécologique contre cette adventice, il est important de connaître l'effet du type de fragmentation et de l'enfouissement sur la régénération racinaire (Pye, Andersson et Fogelfors, 2011).

Questions : Quels sont les effets de la coupe racinaire, de l'âge du pivot et de la profondeur d'enfouissement sur la régénération ? La masse racinaire a-t-elle une influence sur la régénération ? Les conditions de régénération influencent-elles ensuite le développement de l'individu ? Comment se caractérise le développement de l'individu régénéré ?

Hypothèses : La régénération est tout d'abord favorisée par la fragmentation de l'appareil racinaire (Zaller, 2004 ; Pye, Andersson et Fogelfors, 2011) et est essentiellement assurée par la partie racinaire supérieure : collet et tiges souterraines, ces dernières comprenant des bourgeons racinaires (Pino et al., 1994 ; Pye, 2008 ; Pye, Andersson et Fogelfors, 2011 ; Alshallash, 2018). Le taux et la vitesse de régénération ne dépendent pas de la masse racinaire initiale (Zaller, 2004 ; Pye, Andersson et Fogelfors, 2011). Cependant, ce taux est réduit par la profondeur d'enfouissement (Pino et al., 1994 ; Pye, Andersson et Fogelfors, 2011). Enfin, les conditions de régénération et les caractéristiques de la racine (profondeur, coupe racinaire, âge et masse du pivot) ont un effet sur le développement des individus par la suite (Dobinson, 1976).

4. Matériels et méthodes

4.1. Matériel biologique à disposition

Comme précisé antérieurement, l'étude des rumex en conditions contrôlées porte plus spécifiquement sur *Rumex crispus*.

Tableau 1 : Populations de graines utilisées pour l'étude de la germination de *Rumex crispus*

Population	Date de récolte	Région (département)	Localisation Point GPS	Culture
1	21/07/2018	Bourgogne-Franche-Comté (Nièvre)	58350 Colméry 47.353644, 3.266067	Lentilles
2			58350 Colméry 47.334040, 3.252667	Triticale de printemps
3	17/07/2018	Île-de-France (Seine-et-Marne)	77970 Péczy 48.663320, 3.073091	Blé tendre d'hiver
4	10/07/2018	Occitanie (Tarn-et-Garonne)	82200 Boudou 44.110501, 1.024481	Blé meunier
5	01/07/2018	Occitanie (Tarn-et-Garonne)	82400 Saint-Paul d'Espis	Épeautre

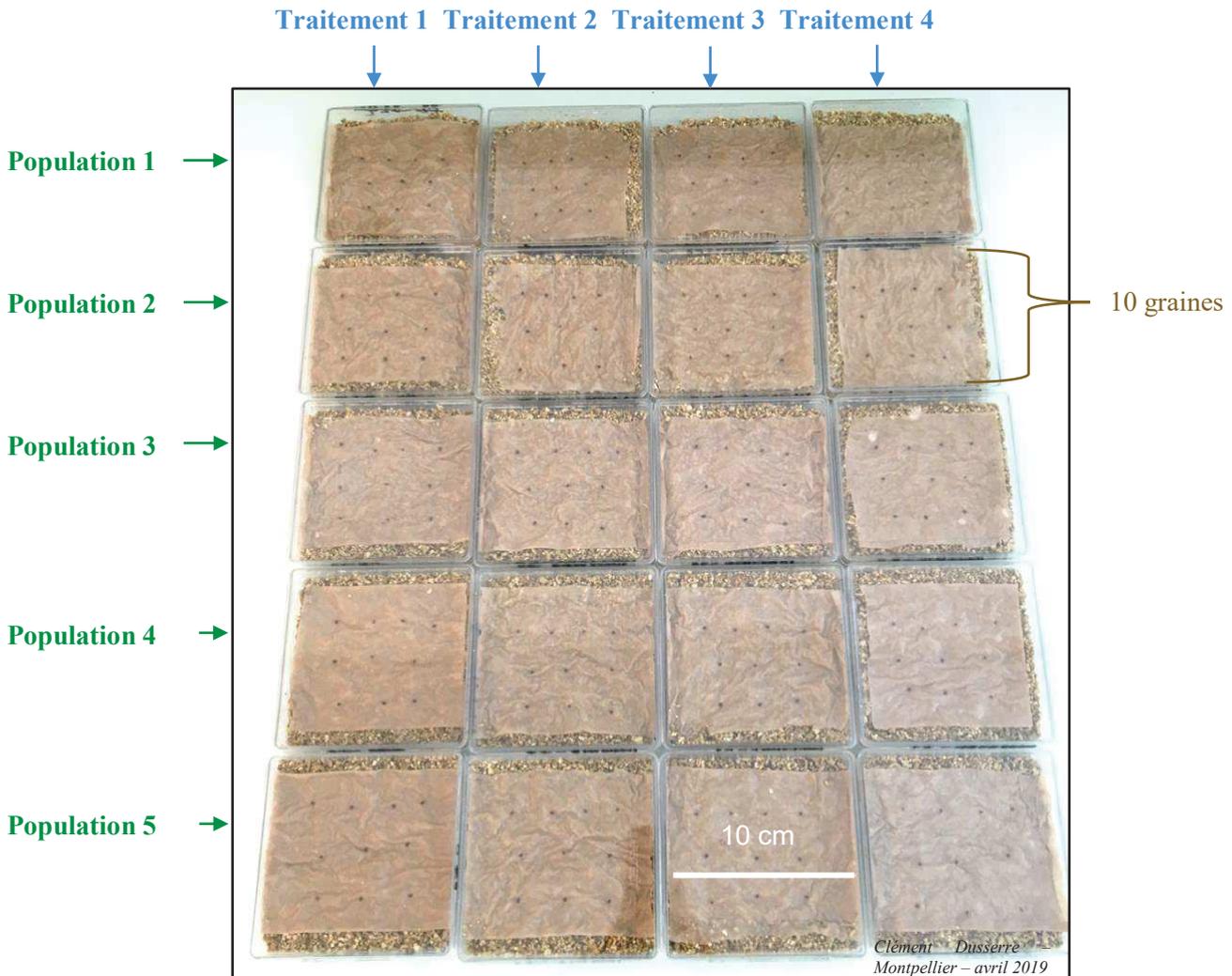


Figure 10 : Présentation des modalités étudiées dans l'expérience de germination de *Rumex crispus* en fonction du régime de photopériode et de température

Pour réaliser les expériences de germination (Cf. 4.2.), dix-sept populations de graines de *Rumex crispus* ou de *Rumex obtusifolius* sont envoyées par des agriculteurs participant au projet CAPABLE. Une population correspond à une parcelle d'origine, où les graines sont récoltées à partir de différents individus de la même espèce. Finalement, seulement cinq populations de *Rumex crispus*, notées de 1 à 5, sont choisies pour l'expérimentation. En effet, ces populations comptaient le plus de graines et germaient mieux d'après les tests de pré-germination (photopériode de 16h, température constante de 22 °C). De plus, étudier cinq populations est suffisant pour observer de potentielles variations interpopulationnelles. Elles sont présentées dans le tableau 1 ; l'annexe III en donne de plus précises informations.

L'étude du développement des plantules de *Rumex crispus* dès leurs premiers stades foliaires s'appuie sur de jeunes individus obtenus après la mise en germination de quelques graines des populations citées précédemment (Cf. 4.3.).

Pour tester la régénération racinaire de rumex (Cf. 4.4.), des pivots de *Rumex crispus* sont récupérés à partir d'individus présents dans une parcelle d'avoine et de pois à Sèges, près de la commune de Boudou dans le Tarn-et-Garonne (annexe III : parcelle de Quessada ; coordonnées GPS : 44.110501, 1.024481).

4.2. Étude de la germination de *Rumex crispus*

Le tableau 2 (voir page suivante) résume l'ensemble des expériences de germination de *Rumex crispus*, avec le raisonnement associé.

4.2.1. Effets de la température et de la photopériode sur la germination

Pour chacune des trois expériences de germination décrites ci-après, dix graines de chacune des cinq populations de *Rumex crispus*, citées en 4.1. et notées de 1 à 5, sont utilisées pour chaque témoin et chaque traitement mis en place dans chaque expérience. Dans chaque expérience, il y a donc un total vingt modalités (quatre traitements et cinq populations), avec dix répétitions par modalité (figure 10). Il n'y a pas de répétitions par population, donc l'effet des traitements testés est étudié pour un ensemble composite de populations de *Rumex crispus*. L'effet de la population ne peut ainsi être déterminé, mais l'étude de l'hétérogénéité interpopulationnelle et des effets des traitements sont possibles.

Les graines sont choisies aléatoirement parmi les cinq populations et pesées au mg à la balance de précision. Ensuite, pour chaque population et chaque traitement de chaque expérience, une boîte de Petri de 10 cm de côté est préparée en la remplissant de moitié avec de la vermiculite. La vermiculite est imbibée d'eau osmosée. Du papier filtre est alors délicatement appliqué dessus, de façon à ce qu'il s'imbibe à son tour. Une fois pesées, les graines sont posées sur le papier filtre et s'imbibent également. Régulièrement, la vermiculite est ré-imbibée d'eau si le papier filtre a séché, afin de préserver une humidité constante et nécessaire à la germination. Les dates de germination et d'apparition des cotylédons sont relevées tous les jours pendant quatorze jours, pour obtenir par la suite des temps et taux de germination ou d'apparition des cotylédons. Le temps de germination (ou d'apparition des cotylédons) correspond au nombre de jours avant germination (ou avant apparition des cotylédons) depuis le commencement de l'expérience.

Tableau 2 : Récapitulatif des expériences de germination de *Rumex crispus*

	Effets de la température et de la photopériode			Effet de la profondeur de levée	Effet des interactions
Thèmes	Influence du travail du sol et du désherbage thermique			Influence du travail du sol	Influence des couverts
Hypothèses	Effet positif de l'amplitude thermique	Effet positif de la durée de photopériode	Synergie entre photopériode et traitement thermique	Baisse des germinations avec l'enfouissement	Baisse des germinations avec la densité de couvert
Méthodes	- 4 traitements sous obscurité constante - 1 témoin à température constante (22 °C) et 3 traitements de température (15-30, 10-35 ou 5-40 °C)	- 4 traitements à température constante (22 °C) - 1 témoin à l'obscurité et 3 traitements de photopériode (8, 12 ou 16h de jour)	- 4 combinaisons de traitements de photopériode (8 ou 16h de jour) et de température entre le jour et la nuit (15-30 ou 10-35 °C)	- 5 profondeurs de levée (0, 1, 3, 4 ou 5 cm) - 5 populations, 9 graines par population et profondeur de levée - 3 répétitions par population	- 5 variétés de trèfle et 3 variétés de luzerne - 3 densités de légumineuses par rapport au rumex (5/3, 8/3, 12/3) - Témoin avec que rumex + Témoins avec que les légumineuses - 3 répétitions

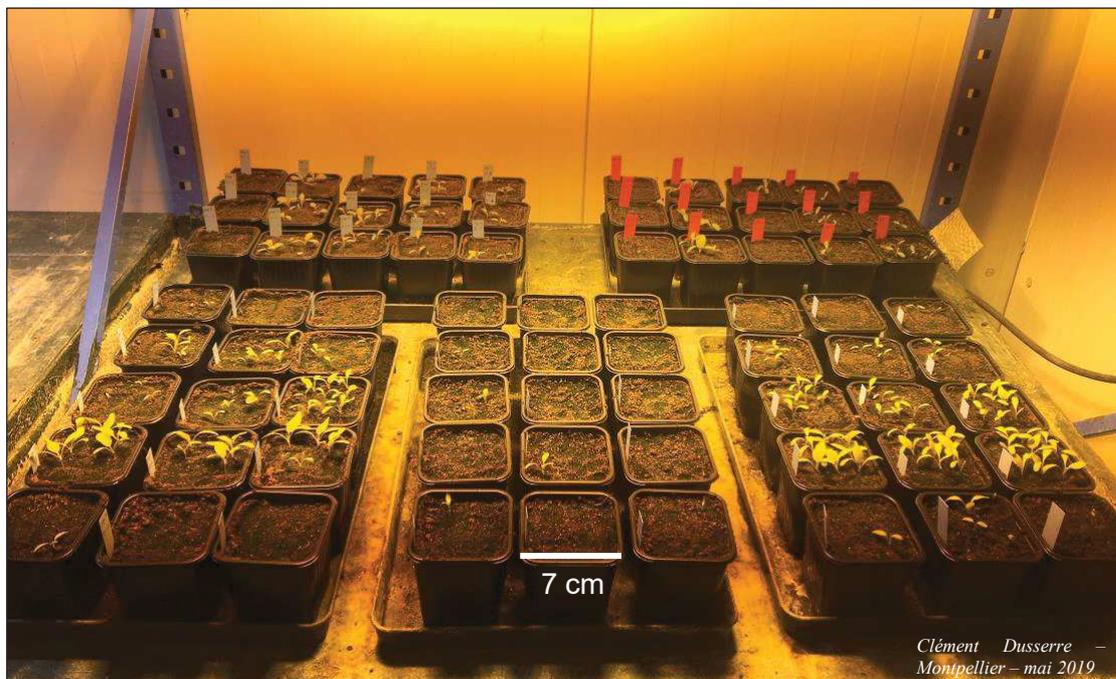


Figure 11 : Test de germination de *Rumex crispus* en fonction de la profondeur d'enfouissement en conditions contrôlées (chaque bac correspond à trois réplicats d'une population, avec cinq profondeurs)

Le taux de germination (ou d'apparition des cotylédons) correspond au nombre de germinations dans une modalité (traitement et population) divisé par le nombre total de graines dans la modalité.

Les trois expériences de germination sont les suivantes (tableau 2) :

- 1. Étude de l'influence de l'amplitude thermique sur la germination de *Rumex crispus* :** la germination est étudiée sous quatre traitements de température différents. Le traitement témoin correspond à une température constante de 22 °C, convenable d'après les tests de pré-germination (Cf. 4.1.) et car la germination peut avoir lieu entre 15 °C et 27 °C (Le Deunff, 1980). Les trois autres traitements sont définis de manière à alterner température froide et température chaude toutes les 12h : 15-30 °C, 10-35 °C ou 5-40 °C. Tous les traitements assurent une obscurité constante pour s'affranchir de l'effet de la lumière.
- 2. Étude de l'influence de la durée de la photopériode sur la germination de *Rumex crispus* :** la germination est étudiée sous quatre traitements de photopériode différents. Le traitement témoin assure une obscurité continue. Les trois autres traitements sont définis par différentes durées de photopériode : 8h de jour et 16h de nuit, 12h de jour et 12h de nuit ou 16h de jour et 8h de nuit. Tous les traitements assurent une température constante de 22 °C pour s'affranchir de son effet. Cette valeur est choisie pour les mêmes raisons que dans l'expérience précédente.
- 3. Étude de l'effet de la combinaison des deux facteurs précédents (amplitude thermique et durée de photopériode) :** la germination est étudiée sous quatre traitements de température et de photopériode différents : 16h jour à 35 °C et 8h nuit à 10 °C, 16h jour à 30 °C et 8h nuit à 15 °C, 8h de jour à 35 °C et 16h de nuit à 10 °C ou 8h de jour à 30 °C et 16h de nuit à 15 °C. Ainsi, deux traitements de photopériode et deux traitements de température, avec l'ensemble des combinaisons possibles, ont été pris en compte. En s'appuyant sur les résultats des deux premières expériences, celle-ci a pour intérêt d'analyser de potentiels effets combinés de l'amplitude thermique et de la photopériode sur la germination de *Rumex crispus*.

4.2.2. Effet de l'enfouissement sur la germination

Un test de germination de *Rumex crispus* à différentes profondeurs d'enfouissement est réalisé en conditions contrôlées, dans des pots de 7 cm de côté et du terreau de semis. Sur les cinq mêmes populations que dans les expériences précédentes, cinq profondeurs sont testées : 0 cm (surface), 1 cm, 3 cm, 4 cm et 5 cm. Pour chaque population et chaque profondeur, neuf graines de *Rumex crispus* sont pesées au mg à la balance de précision avant d'être mises à germer. Tout cela est répété trois fois par population et par profondeur, ce qui constitue donc une expérience à vingt-cinq modalités (cinq profondeurs et cinq populations), avec trois répétitions par modalité (tableau 2 et figure 11).

Les pots sont disposés dans des grands bacs, avec un fond d'eau de quelques centimètres pour arroser par en-dessous par capillarité. Le niveau d'eau est complété au besoin afin d'éviter le dessèchement du substrat. Les conditions de levée sont définies à 16h de jour à 25 °C et 8h de nuit à 15 °C pour deux raisons. D'une part, la gamme thermique idéale pour la germination se situe entre 15 et 27 °C d'après Le Deunff (1980).

Tableau 3 : Espèces et variétés de luzerne et de trèfle utilisées pour l'étude de l'effet des interactions sur la germination de *Rumex crispus*

	Espèces	Variétés	Numéro attribué
Luzerne	<i>Medicago sativa</i>	Luzelle	1
		Melissa	2
		Greenmed	3
Trèfle	<i>Trifolium incarnatum</i> (trèfle incarnat)	Cegalo	4
	<i>Trifolium alexandrinum</i> L. (trèfle d'Alexandrie)	Sacromonte	5
	<i>Trifolium pratense</i> (trèfle violet)	Formica	6
	<i>Trifolium repens</i> (trèfle blanc)	Merida	7
Pipolina		8	

D'autre part, la germination des rumex est favorisée par la présence de lumière et l'amplitude thermique entre le jour et la nuit (Vincent et Cavers, 1978 ; Le Deunff, 1980 ; Zaller, 2004). Enfin, les dates de levée et d'apparition des cotylédons et de la première feuille sont relevées tous les jours pendant quatorze jours, afin d'obtenir par la suite des temps et des taux de germination ou d'apparition des cotylédons et de la première feuille : les temps de germination (ou d'apparition) correspondent au nombre de jours avant germination (ou apparition) depuis le commencement de l'expérience, les taux de germination (ou d'apparition) correspondent au nombre de germinations (ou d'apparitions) dans une modalité (traitement, population, répétition) divisé par 9 (nombre total d'individus par modalité).

4.2.3. Effet des interactions sur la germination

Cette étude s'intéresse aux interactions entre *Rumex crispus* et deux genres de légumineuse (*Trifolium* et *Medicago*) lors de la germination. L'objectif est de déterminer si la germination de graines de légumineuse réduit le pouvoir germinatif de *Rumex crispus*. L'effet de ces interactions n'est testé arbitrairement que pour la population 4, afin d'éviter d'éventuels effets intrinsèques aux populations. Quatre espèces de trèfle, avec un total de cinq variétés, et trois variétés de luzerne sont utilisées pour les légumineuses (tableau 3). Pour chaque espèce et variété de trèfle et de luzerne, trois traitements sont mis en place pour étudier l'influence des interactions sur la germination de *Rumex crispus* : 3 graines de rumex mises à germer avec 5, 8 ou 12 graines de la légumineuse considérée, disposées en cercles autour des 3 graines de rumex. Un témoin global pour les rumex, avec 6 graines de rumex mises à germer sans aucune légumineuse, et un témoin pour chacune des légumineuses, avec 6 graines de la légumineuse mises à germer sans aucun rumex, sont également mis en place. Les témoins et l'ensemble des traitements pour chaque espèce et variété de trèfle et de luzerne, donnant un total de trente-trois modalités, sont répétés trois fois.

Les graines sont semées dans des pots de 7 cm de côté et recouvertes d'une fine couche de terreau de semis d'un demi-centimètre d'épaisseur. Pour les mêmes raisons que dans l'étude de l'effet de l'enfouissement sur la germination (Cf. 4.2.2.), les conditions de levée optimales sont définies à 16h de jour à 25 °C et 8h de nuit à 15 °C. Les pots sont disposés dans des grands bacs, remplis régulièrement de quelques centimètres d'eau pour arroser par en-dessous par capillarité et ainsi éviter le dessèchement du substrat. Tous les jours et pendant quatorze jours, les dates de levée et d'apparition des cotylédons de chaque espèce et variété sont relevées, afin d'obtenir des temps et taux de germination ou d'apparition des cotylédons : les temps de germination (ou d'apparition des cotylédons) correspondent au nombre de jours avant germination (ou apparition des cotylédons) depuis le commencement de l'expérience, les taux de germination (ou d'apparition des cotylédons) correspondent au nombre de germinations dans une modalité rapporté au nombre total de graines de la même espèce ou variété dans la modalité. Pour finir, tous les individus germés sont prélevés en entier, disposés dans des pochettes en carton et laissés dans une étuve à 80 °C pendant 48h afin de mesurer ensuite la masse sèche (MS) aérienne produite. De cela est déduit la somme des masses sèches aériennes par espèce, dont *Rumex crispus*, dans chaque modalité. Les *Rumex crispus* étaient alors au stade cotylédons ou au stade une feuille.

Tableau 4 : Traits fonctionnels mesurés sur *Rumex crispus*

	Traits Fonctionnels	Mesure
Étude du développement des plantules	Longueur Spécifique Racinaire (LSR) (m/g)	$\frac{\text{Longueur racinaire totale (m)}}{\text{MS racinaire (g)}}$
	Taux de Matière Sèche (TMS) foliaire (mg/g)	$\frac{\text{MS feuille prélevée (mg)}}{\text{MF feuille prélevée (g)}}$
	Surface Spécifique Foliaire (SSF) (m ² /kg)	$\frac{\text{Surface feuille prélevée (m}^2\text{)}}{\text{MS feuille prélevée (kg)}}$
Étude de la régénération racinaire	Rapports de masses sèches (MS) entre appareils	$\frac{\text{MS appareil racinaire (kg)}}{\text{MS appareil caulinaire (kg)}}$
	Taux de Matière Sèche (TMS) foliaire (mg/g)	$\frac{\text{MS feuille prélevée (mg)}}{\text{MF feuille prélevée (g)}}$
	Surface Spécifique Foliaire (SSF) (m ² /kg)	$\frac{\text{Surface feuille prélevée (m}^2\text{)}}{\text{MS feuille prélevée (kg)}}$

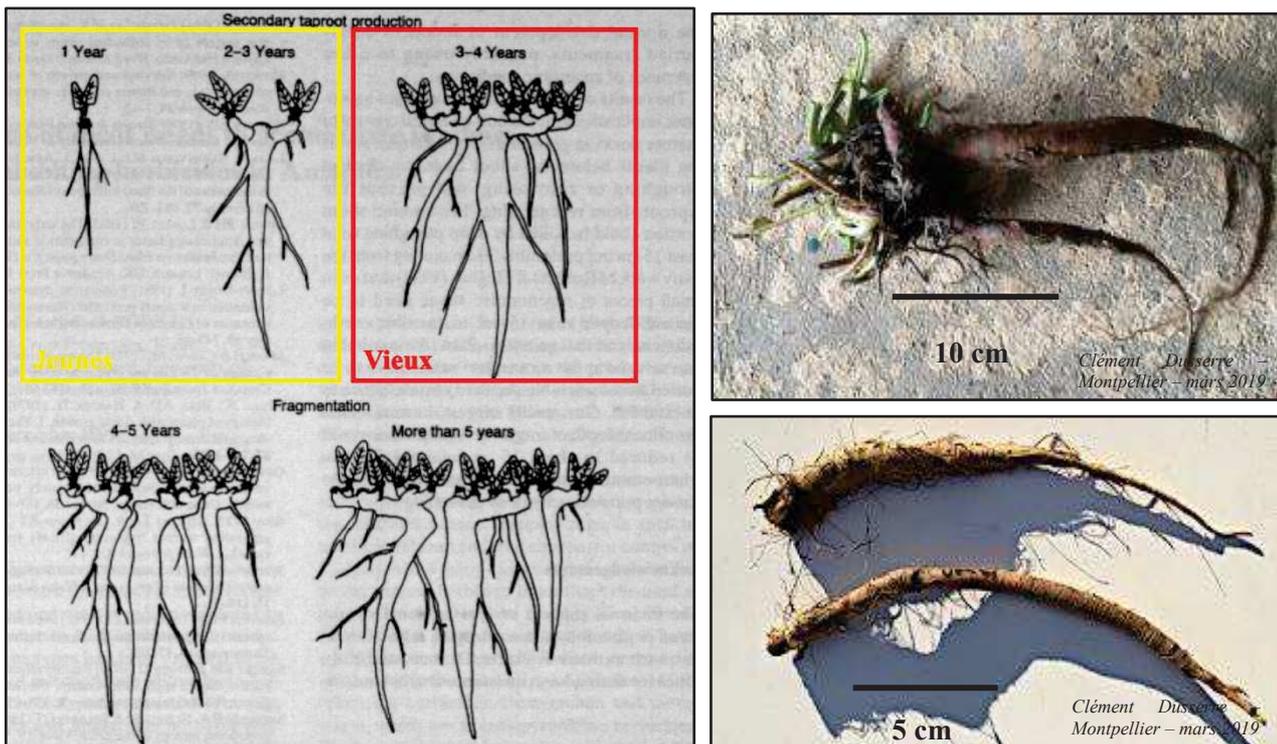


Figure 12 : Comparaison entre « jeunes » et « vieux » pivots de *Rumex crispus* (à gauche : schéma de croissance et de régénération des rumex (Pino et al., 1995), encadré jaune pour les « jeunes » et encadré rouge pour les « vieux » ; à droite : exemple d'un « vieux » pivot en haut, exemples de « jeunes » pivots en bas)

4.3. Étude du développement des plantules de *Rumex crispus*

Comme précisé en 4.1., des plantules de *Rumex crispus* sont obtenues à partir des cinq populations de graines étudiées dans les expériences de germination. Cette expérience-ci porte sur l'étude de ces plantules aux stades « une feuille », « trois feuilles » ou « cinq feuilles » après les cotylédons. Pour chacune des populations, cinq individus sont étudiés à chacun de ces stades foliaires. Ceci donne quinze modalités sur un total de 75 individus : trois stades foliaires et cinq populations, avec cinq répétitions par modalité.

Selon le stade, la première, troisième ou cinquième feuille des individus est prélevée, mise dans un tube à essai rempli d'eau et stockée au réfrigérateur. Après 24h, sa masse fraîche (MF), pétiole compris, est mesurée au mg à la balance de précision et sa surface est mesurée à l'aide d'un scanner spécialisé. La feuille, pétiole compris, est ensuite laissée dans une pochette en carton à l'étuve à 80 °C pendant 48h, puis repesée au mg afin d'obtenir sa MS. Les racines de l'individu sont également prélevées. Après lavage, leur MF est immédiatement mesurée au mg à la balance de précision. Elles sont alors scannées, ce qui permet d'accéder à leur longueur racinaire totale et à leur diamètre et volume racinaires grâce au logiciel WinRhizo. Après ces scans, les racines sont stockées dans des pochettes en cartons à l'étuve à 80 °C pendant 48h. Leur MS peut ensuite être mesurée au mg près.

Toutes ces mesures permettent d'accéder à différents traits fonctionnels présentés dans le tableau 4.

4.4. Étude de la régénération racinaire de *Rumex crispus*

Afin d'étudier la régénération racinaire de l'espèce, 125 *Rumex crispus* de tous âges sont prélevés dans une parcelle d'avoine et de pois à Sèges, près de la commune de Boudou dans le Tarn-et-Garonne (annexe III : parcelle de Quessada - coordonnées GPS : 44.110501, 1.024481). Cela représente une même population de *Rumex crispus*. Les prélèvements sont réalisés à l'aide de fourches, permettant de récupérer la plante avec son appareil racinaire entier : tige(s) souterraine(s), pivot(s) et racine(s) adventive(s) (Cf. figure 6 en 2.3.1.). Les 125 individus prélevés sont entreposés dans des grands bacs, entourés de sacs poubelle afin de préserver l'humidité et d'éviter le dessèchement, puis ramenés à Montpellier au CEFÉ. Une fois arrivés au CEFÉ, ils sont stockés au frais et au sec pour la nuit, puis lavés et débarrassés de leurs feuilles le lendemain afin de ne garder que leur appareil racinaire. Les 125 appareils racinaires, représentant alors les individus de l'expérience, sont à nouveau conservés dans un local frais et sec pendant quatre jours pour que leurs stocks d'eau s'homogénéisent, autorisant l'interprétation de la masse racinaire initiale dans les résultats. Après ces quatre jours, la masse initiale de chaque individu est donc mesurée au gramme près à la balance. Ensuite, les individus sont classés en deux catégories d'âge : « jeunes » et « vieux ». Le classement dans ces deux catégories prend en compte le nombre de pivots de l'individu et ses dimensions : les « jeunes » sont ceux à seulement un ou deux pivots ou de longueur et diamètre modestes, les « vieux » sont ceux à deux pivots ou plus ou de longueur et diamètre plus imposants (figure 12). À la fin du classement, la catégorie « jeunes » comprend 76 individus et la catégorie « vieux » 49 individus. En plus de la masse racinaire initiale, le nombre de pivots, la longueur du pivot principal, la longueur totale et le diamètre du pivot principal sont enfin déterminés pour chaque individu (annexe IV).

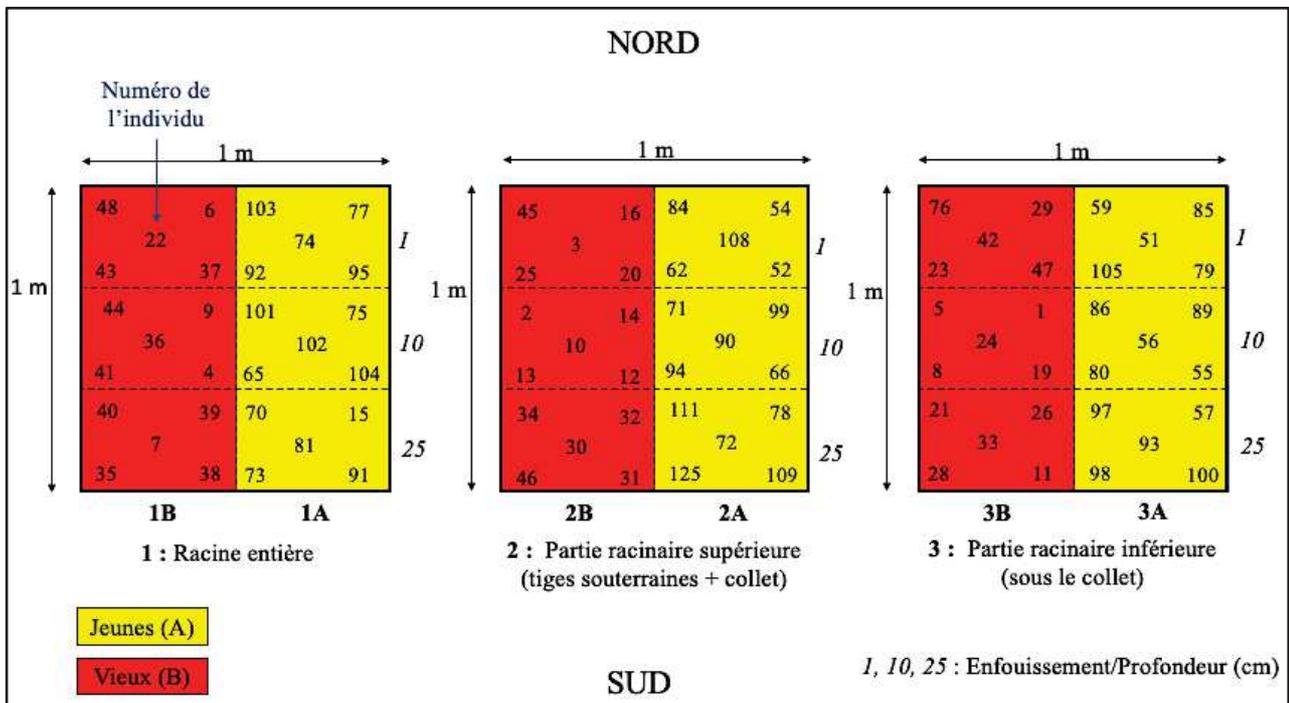


Figure 13 : Dispositif expérimental de l'expérience de régénération racinaire de *Rumex crispus*

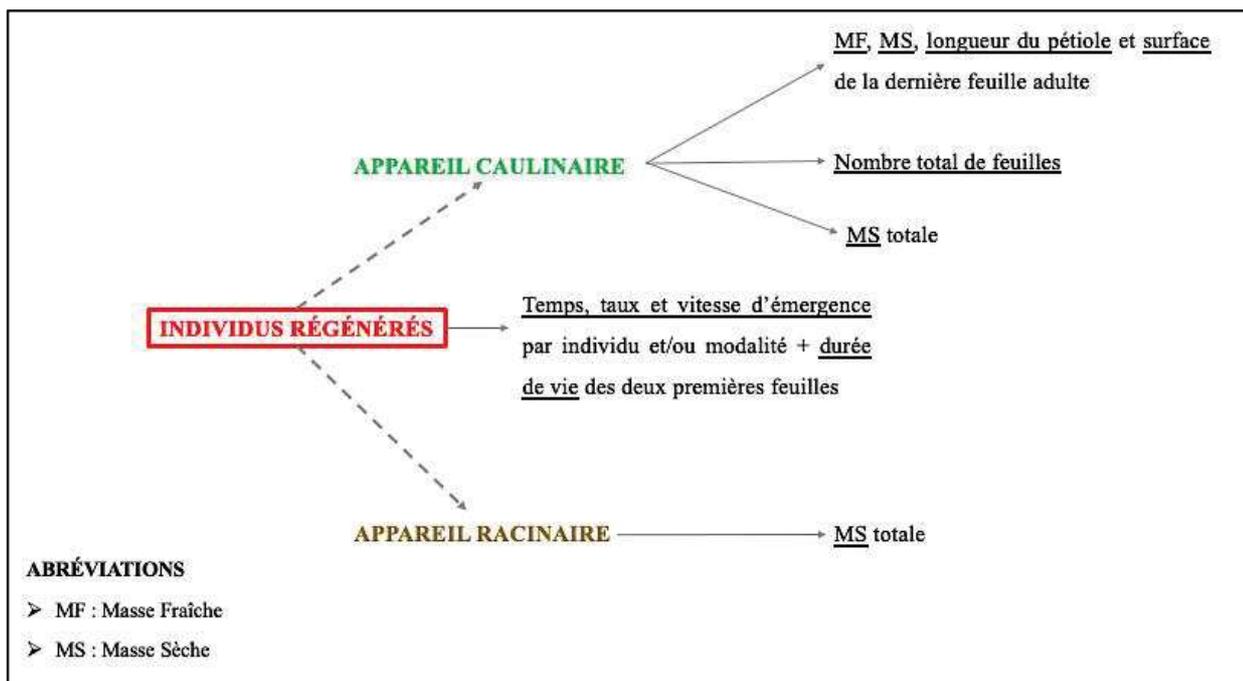


Figure 14 : Récapitulatif de l'ensemble des mesures effectuées à la fin de l'expérience de régénération racinaire de *Rumex crispus*. Ces mesures ont servi à celles de certains traits fonctionnels (tableau 4 en 4.3.)

L'expérimentation se déroule en extérieur. Trois bacs sont utilisés en fonction de trois modalités de coupe racinaire : appareil racinaire entier, partie supérieure (collet et tiges souterraines) et partie inférieure (sous le collet). Chaque bac est divisé en deux, selon la catégorie d'âge : « jeunes » ou « vieux ». Chaque moitié de bac est subdivisée en trois, selon la profondeur d'enfouissement des individus : 1 cm, 10 cm ou 25 cm. Ainsi, l'expérimentation prend en compte dix-huit modalités : trois modalités de coupe, deux modalités d'âge et trois modalités de profondeur d'enfouissement. Chaque modalité compte cinq répétitions (individus), ce qui fait 45 individus « jeunes » et 45 individus « vieux » utilisés sur les 125 au départ. Tout en tenant en compte du classement selon l'âge, ces 90 individus sont choisis au hasard parmi le total des 125 individus et répartis aléatoirement dans les différentes modalités. Tout cela est schématisé en figure 13.

Tout au long de l'expérience, chaque bac est arrosé tous les jours de la même manière et de façon homogène à l'aide d'un tuyau d'arrosage au jet diffus. Cela permet d'éviter, au vu du climat de Montpellier au printemps, une sécheresse excessive qui empêcherait tout résultat expérimental. Des observations sont effectuées chaque jour pour déterminer la date d'apparition des cinq premières feuilles et cinq premières tiges des individus. Cela permet d'obtenir un temps et une vitesse d'émergence : le temps d'émergence correspond au nombre de jours avant régénération (première feuille ou tige pointant à la surface), la vitesse d'émergence correspond au nombre de jours entre l'apparition de la première feuille et l'apparition de la cinquième feuille divisé par 5 (nombre de feuilles considérées). De plus, les deux premières feuilles de chaque individu sont baguées afin de déterminer leur durée de vie : nombre de jours entre l'apparition de la feuille et sa sénescence. Après 53 jours d'expérience, tous les individus sont prélevés et les taux d'émergence par modalité sont déterminés : rapport entre le nombre d'individus ayant régénéré dans une modalité et le nombre total d'individus dans cette modalité. Sur chaque individu régénéré, il est relevé le nombre total de feuilles et la longueur du pétiole de la dernière feuille adulte, qui est ensuite récupérée (pétiole compris) et stockée au réfrigérateur dans un tube à essai rempli d'eau. Après 24h, sa MF (pétiole compris) est mesurée au mg à la balance de précision, ainsi que sa surface à l'aide d'un scanner spécialisé et du logiciel ImageJ. Elle est ensuite mise à l'étuve à 80 °C pendant 48h, puis pesée au mg près afin d'obtenir sa MS. Pendant ce temps-là, les appareils racinaires et caulinaires de chaque individu régénéré sont stockés plusieurs jours à l'étuve à 80 °C (temps nécessaire à leur assèchement complet), pour mesurer ultérieurement leur MS à la balance (au g). L'ensemble de ces mesures sont résumées en figure 14.

À partir de l'ensemble de ces mesures, certains traits fonctionnels sont déterminés (Cf. tableau 4 en 4.3.).

4.5. Analyses statistiques des données

Toutes les expériences sont analysées sur RStudio (version 1.1.463 © 2009-2018 RStudio, Inc.). Dans tous les cas ci-dessous, la significativité statistique est définie au seuil de risque de 5 %.

Les expériences de germination font l'objet de tests du χ^2 sur les effectifs de germination en fonction des traitements. Des modèles linéaires généralisés binomiaux et des modèles linéaires généralisés de famille Gamma sont mis en place pour analyser respectivement la probabilité de germination (0 : pas de germination ; 1 : germination) et les temps de germination (jours) en fonction des traitements, de la masse des graines et de l'interaction entre les traitements et cette masse. Les populations sont analysées en tant que facteur aléatoire.

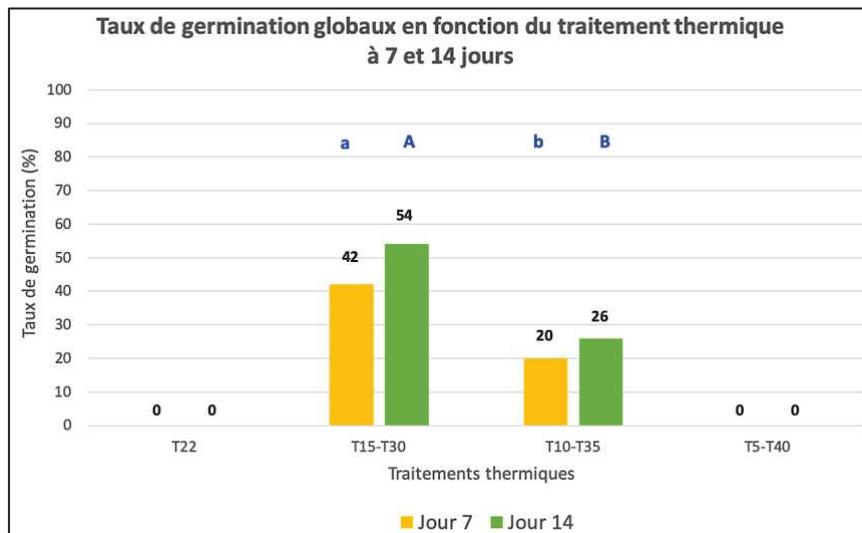


Figure 15 : Taux globaux moyens de germination de *Rumex crispus* en fonction du traitement thermique (Ti-Tj : alternance entre les températures i et j sur un cycle de 12h). Il n'y a pas d'erreur standard car l'expérience n'a été réalisée qu'une seule fois. Les lettres correspondent aux résultats des tests du Khi2 sur les effectifs de germination. Les minuscules sont utilisées pour comparer les traitements au jour 7 et les majuscules pour comparer les traitements au jour 14. Peu importe la majuscule ou la minuscule, des lettres différentes indiquent des différences significatives : a-A : $p > 0,05$; b-B : $p > 0,05$; a-b : * ; A-B : * ($p < 0,05$: * ; $p < 0,01$: ** ; $p < 0,001$: ***)

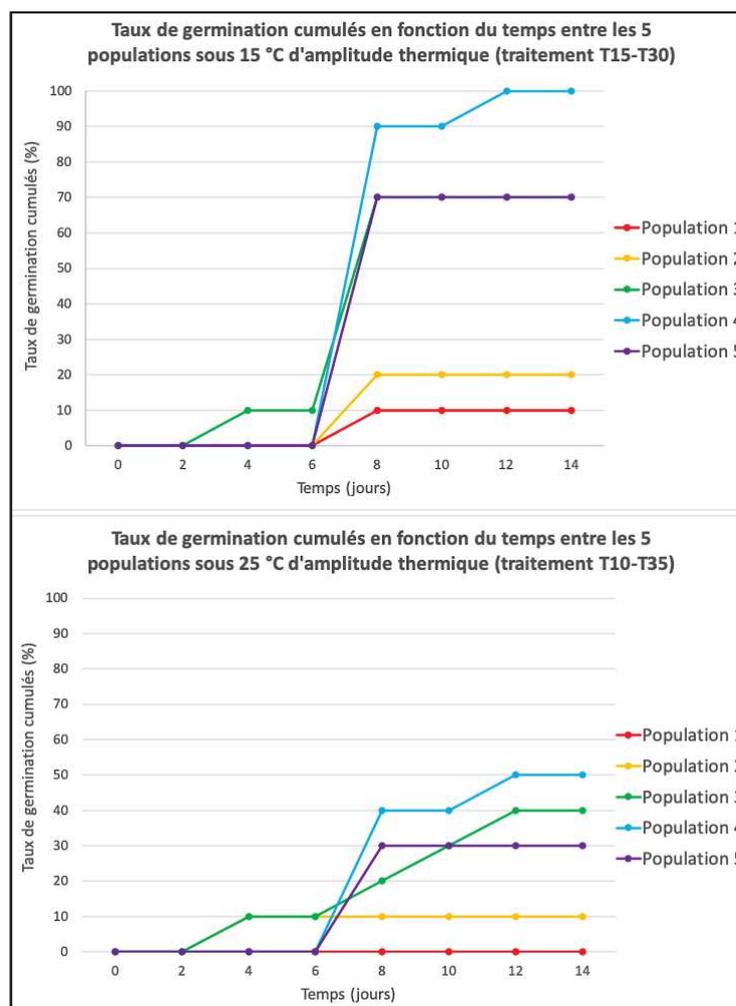


Figure 16 : Cinétique de germination des populations de *Rumex crispus* dans les deux traitements favorables de l'expérience de germination en fonction du traitement thermique

En effet, elles ont été choisies au hasard parmi un échantillon de populations. Cela permet de mettre en évidence une éventuelle hétérogénéité interpopulationnelle à l'aide du LR test et en comparant, pour vérifier, les AIC des modèles avec ou sans le facteur aléatoire. Le meilleur modèle est celui au plus faible AIC. Si l'asymétrie de la distribution de la variable à expliquer est faible, une approximation normale est parfois réalisée pour les modèles Gamma. Cela permet d'accéder au coefficient de corrélation et à la p-value du modèle.

L'étude du développement des plantules fait l'objet de tests post-hoc entre les stades foliaires ou les populations pour chaque variable analysée, afin de déterminer des différences significatives. Ces tests varient selon la distribution de la variable, le nombre de modalités et l'égalité des variances des résidus (annexe VII).

L'étude de la régénération racinaire des pivots fait l'objet de tests post-hoc et du Khi2 entre les différentes modalités de l'expérience, pour déterminer respectivement les différences statistiques entre les temps d'émergence et les effectifs de régénération. Des modèles linéaires généralisés sont réalisés pour analyser la probabilité de régénération (0 : pas de régénération ; 1 : régénération) et le temps d'émergence (jours) en fonction des différentes modalités, à l'aide des familles d'erreurs binomiale et Gamma respectivement. Au vu de la distribution des données du temps d'émergence, une approximation normale est mise en place, ce qui permet d'accéder au coefficient de corrélation et à la p-value du modèle. Ensuite, d'autres variables quantitatives mesurées, notamment les traits fonctionnels, sont également analysées par des modèles linéaires dont la nature dépend de la distribution de la variable en question. Les modèles retenus sont ceux au plus faible AIC. Une matrice de corrélation entre ces différentes variables est également mise en place. Des tests post-hoc sont aussi effectués sur ces variables afin de détecter plus précisément d'éventuelles différences statistiques entre les modalités de l'expérience (annexe IX).

5. Résultats et analyses

5.1. Étude de la germination de *Rumex crispus*

5.1.1. Effets de la température et de la photopériode sur la germination

5.1.1.1. Effet de l'alternance des températures

La figure 15 montre qu'il n'y a pas eu de germinations chez le témoin (obscurité et température constante de 22 °C). Après 14 jours, 54 % et 26 % de germination sont respectivement observés pour les traitements thermiques de 15-30 °C et 10-35°C. Or, il n'y a pas eu de germinations dans le traitement thermique de 5-40 °C. Les tests du Khi2 montrent des différences significatives entre les deux traitements avec germinations, mais pas entre 7 jours et 14 jours au sein du même traitement.

Concernant les deux traitements favorables (15-30 °C et 10-35 °C), des différences entre les populations sont observables dans les taux de germination cumulés (figure 16). Pour le traitement 15-30 °C, les populations 3, 4 et 5 atteignent entre 70 % et 100 % de germination entre 7 et 12 jours, alors que les populations 1 et 2 atteignent seulement 10 % et 20 % de germination en 8 jours. Pour le traitement 10-35 °C, les différences sont plus resserrées : les différentes populations atteignent entre 0 % et 50 % de germination après 12 jours maximum. Deux lots de population sont ainsi mis en évidence : les populations 3, 4 et 5 germant mieux que les populations 1 et 2, surtout sous 15 °C d'amplitude thermique (traitement 15-30 °C).

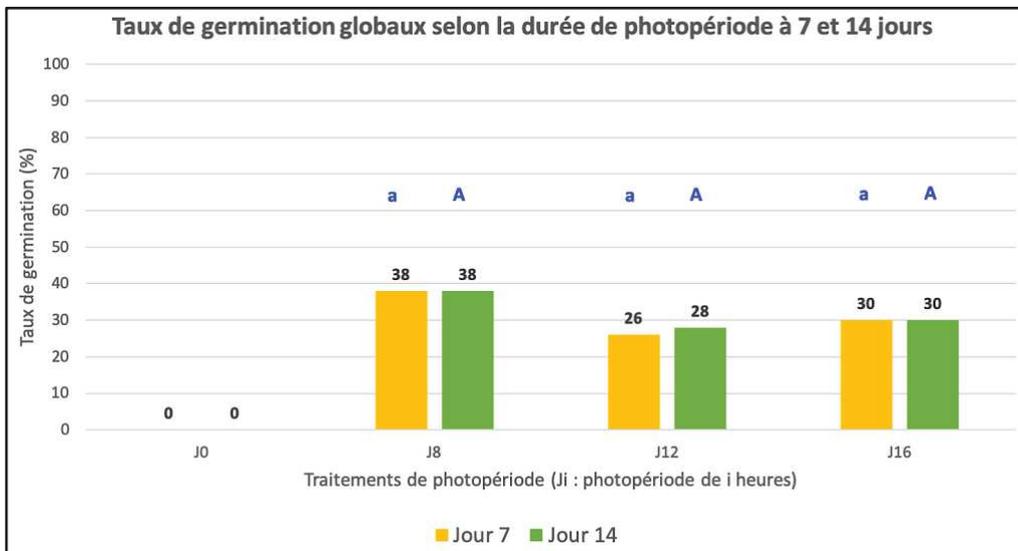


Figure 17 : Taux globaux moyens de germination de *Rumex crispus* en fonction de la durée de photopériode. Il n'y a pas d'erreur standard car l'expérience n'a été réalisée qu'une seule fois. Les lettres correspondent aux résultats des tests du Khi2 sur les effectifs de germination. Les minuscules sont utilisées pour comparer les traitements au jour 7 et les majuscules pour comparer les traitements au jour 14. Peu importe la majuscule ou la minuscule, des lettres différentes indiquent des différences significatives :

a-A Traitement J12 : $p > 0,05$; a-a-a : $p > 0,05$; A-A-A : $p > 0,05$

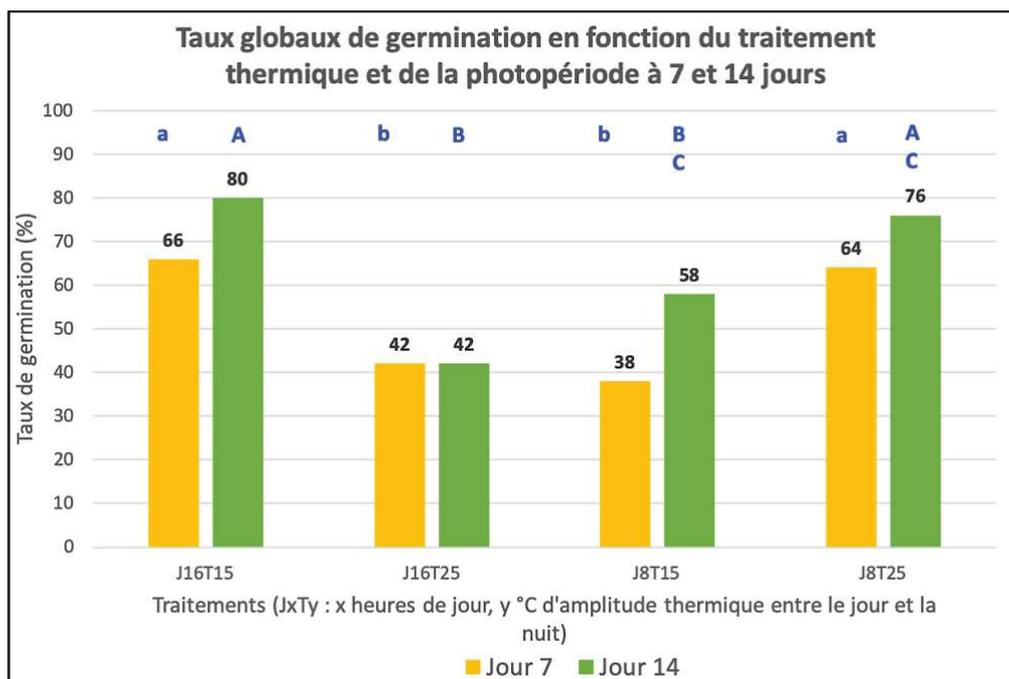


Figure 18 : Taux globaux moyens de germination de *Rumex crispus* en fonction de différents traitements de température et de photopériode. Il n'y a pas d'erreur standard car l'expérience n'a été réalisée qu'une seule fois. Les lettres correspondent aux résultats des tests du Khi2 sur les effectifs de germination. Les minuscules sont utilisées pour comparer les traitements au jour 7 et les majuscules pour comparer les traitements au jour 14. Peu importe la majuscule ou la minuscule, des lettres différentes indiquent des différences significatives :

a-b J16T15 J16T25 : * ; A-B J16T15 J16T25 : *** ; a-b J16T15 J8T15 : ** ; A-B J16T15 J8T15 : * ; b-a J16T25 J8T25 : * ; B-AC J16T25 J8T25 : ** ; b-a J8T15 J8T25 : * ; BC-AC J8T15 J8T25 : $p > 0,05$; a-AC J8T25 : $p > 0,05$ ($p < 0,05$: * ; $p < 0,01$: ** ; $p < 0,001$: ***)

Le traitement thermique a un effet significatif sur la probabilité de germination ($p = 0,003$). D'après le modèle statistique retenu, la probabilité de germination est plus forte pour le traitement 15-30 °C. L'hétérogénéité interpopulationnelle au niveau de la probabilité de germination est enfin mise en évidence par le LR test : $p = 1,293 \times 10^{-5}$. Le traitement thermique ($p = 2,286 \times 10^{-6}$), la masse des graines ($p = 5,494 \times 10^{-9}$) et l'interaction entre les deux ($p = 8,891 \times 10^{-7}$) ont un effet significatif sur le temps de germination. La variance associée au facteur aléatoire « Population » était nulle dès les premiers modèles statistiques, ce qui a montré finalement l'absence d'hétérogénéité interpopulationnelle pour les temps de germination. L'approximation normale réalisée montre que le modèle retenu explique 44 % du temps de germination ($R^2 = 0,443$). Ce dernier augmente avec la masse des graines et dans le traitement 15-30 °C, mais diminue pour les graines lourdes dans ce dernier traitement.

5.1.1.2. Effet de la durée de la photopériode

La figure 17 montre les taux de germination globaux dans chaque traitement de photopériode. Le témoin (obscurité et température constante de 22 °C) n'engendre toujours pas de germinations. Cependant, tous les autres traitements montrent des taux de germination de 28 % à 38 % à 14 jours. Les tests du Khi2 ne montrent pas de différences significatives entre les traitements avec germinations à 14 jours, ni entre 7 jours et 14 jours au sein d'un même traitement.

Comme les différences entre les traitements ne sont pas significatives, il ne semble pas y avoir d'effet du traitement de photopériode sur la germination de *Rumex crispus* dans cette expérience. Cela est confirmé par les modèles linéaires de la probabilité de germination et du temps de germination en fonction du traitement de photopériode, de la masse des graines et de la population en facteur aléatoire.

L'étude de la cinétique des germinations montre néanmoins de fortes différences entre les populations dans les taux de germination cumulés sur 14 jours. Cependant, il n'existe une hétérogénéité interpopulationnelle que pour la probabilité de germination ($p = 4,701 \times 10^{-5}$ au LR test) et non pour le temps de germination.

5.1.1.3. Effet combiné de l'alternance des températures et de la durée de la photopériode

Après 14 jours d'expérience, des taux de germination plus forts sont associés à des traitements combinant courte photopériode et forte amplitude thermique (76 %) ou longue photopériode et faible amplitude thermique (80 %). D'après les tests du Khi2, ces deux types de traitement sont significativement différents des deux autres types de traitement (courte photopériode et faible amplitude thermique ou inversement), à l'exception des traitements associant 8 heures de photopériode et 15 °C ou 25 °C d'amplitude thermique à 14 jours, où le Khi2 n'est pas significatif. En revanche, il n'y a pas de différence significative entre le jour 7 et le jour 14 dans chaque traitement (figure 18).

Comme pour les expériences précédentes, les taux cumulés de germination par population en fonction des différents traitements sont hétérogènes entre les populations.

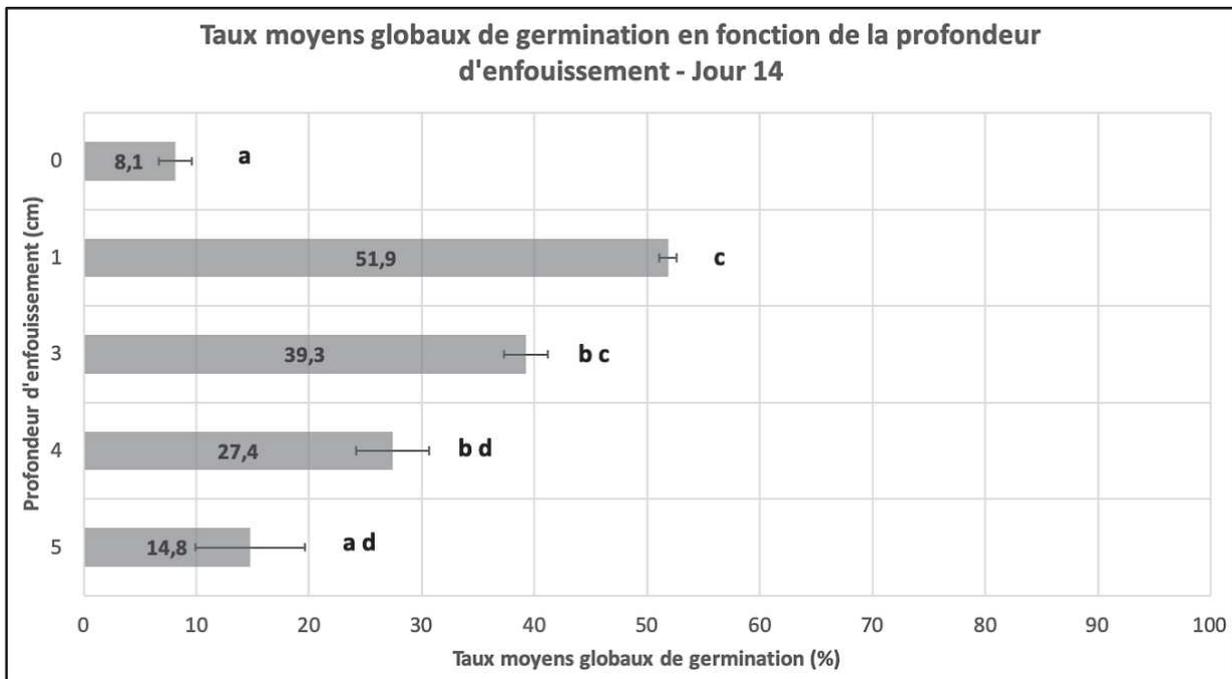


Figure 19 : Taux globaux moyens de germination de *Rumex crispus* en fonction de la profondeur d'enfouissement (cm). L'expérience a été répétée trois fois (trois réplicats par population). Les erreurs standards correspondent au rapport entre l'écart-type de l'échantillon et la racine carré de sa taille. Les lettres correspondent aux résultats des tests du Khi2 sur les effectifs de germination ; des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements : 0-1 cm : *** ; 0-3 cm : ** ; 0-4 cm : * ; 0-5 cm : $p > 0,05$; 1-3 cm : $p > 0,05$; 1-4 cm : * ; 1-5 cm : *** ; 3-4 cm : $p > 0,05$; 3-5 cm : * ; 4-5 cm : $p > 0,05$ ($p < 0,05$: * ; $p < 0,01$: ** ; $p < 0,001$: ***)

Le traitement a un effet significatif sur la probabilité de germination ($p = 3,561 \times 10^{-5}$) et sur le temps de germination ($p = 2,692 \times 10^{-5}$). La probabilité de germination diminue dans les traitements associant longue photopériode et forte amplitude thermique, ou inversement. Le temps de germination augmente dans ces mêmes traitements, ainsi que dans celui associant courte photopériode (8 heures) et forte amplitude thermique (25 °C). L'hétérogénéité interpopulationnelle n'existe que pour la probabilité de germination : $p = 8,443 \times 10^{-13}$ au LR test.

5.1.2. Effet de l'enfouissement sur la germination

À partir de 1 cm d'enfouissement, les taux moyens de germination diminuent avec la profondeur. En effet, il y a 52 % de germination à 1 cm, 39 % à 3 cm, 27 % à 4 cm et enfin 15 % à 5 cm de profondeur. Les erreurs standards ne se recoupent pas entre-elles. Les tests du Khi2 montrent plusieurs différences significatives (figure 19). En découpant les résultats par population, les taux de germination sont hétérogènes.

La profondeur d'enfouissement ($p = 2,235 \times 10^{-16}$) et la masse des graines ($p = 0,006$) ont un effet significatif sur la probabilité de germination. La probabilité de germination diminue avec la profondeur d'enfouissement, mais augmente avec la masse de la graine. La profondeur d'enfouissement a un effet significatif sur le temps de germination ($p < 2,2 \times 10^{-16}$). Le temps de germination augmente avec la profondeur d'enfouissement. Enfin, l'hétérogénéité interpopulationnelle est à la fois montrée pour la probabilité de germination et le temps de germination : $p < 2,2 \times 10^{-16}$ et $p = 5,323 \times 10^{-10}$ respectivement aux LR tests.

5.1.3. Effet des interactions sur la germination

Globalement, les taux moyens de germination de *Rumex crispus* semblent aléatoires et ne pas dépendre de l'espèce, de la variété ou de la densité de semis de légumineuses. En général, la densité de semis de légumineuses ne semble pas avoir d'effet significatif sur les sommes des masses sèches aériennes totales des *Rumex crispus*. Néanmoins, les erreurs standards sont très étalées (annexe V). Le témoin des mesures de masses sèches, correspondant à six *Rumex crispus* sans légumineuses, n'est pas à comparer directement aux autres modalités de densité de légumineuses, puisque celles-ci ne concernent que trois *Rumex crispus* à chaque fois.

En prenant en compte l'ensemble des données, les analyses statistiques ne montrent finalement pas d'effet significatif de l'espèce, de la variété ou de la densité de la légumineuse sur les taux de germination ou sur la somme des masses sèches aériennes des *Rumex crispus*.

5.2. Étude du développement des plantules de *Rumex crispus*

Les tests post-hoc associés aux analyses ci-dessous sont présentés en annexe VII. Sauf pour le rapport entre la surface de la dernière feuille développée et la surface racinaire totale, ils ne montrent aucune hétérogénéité interpopulationnelle dans les résultats des paragraphes suivants.

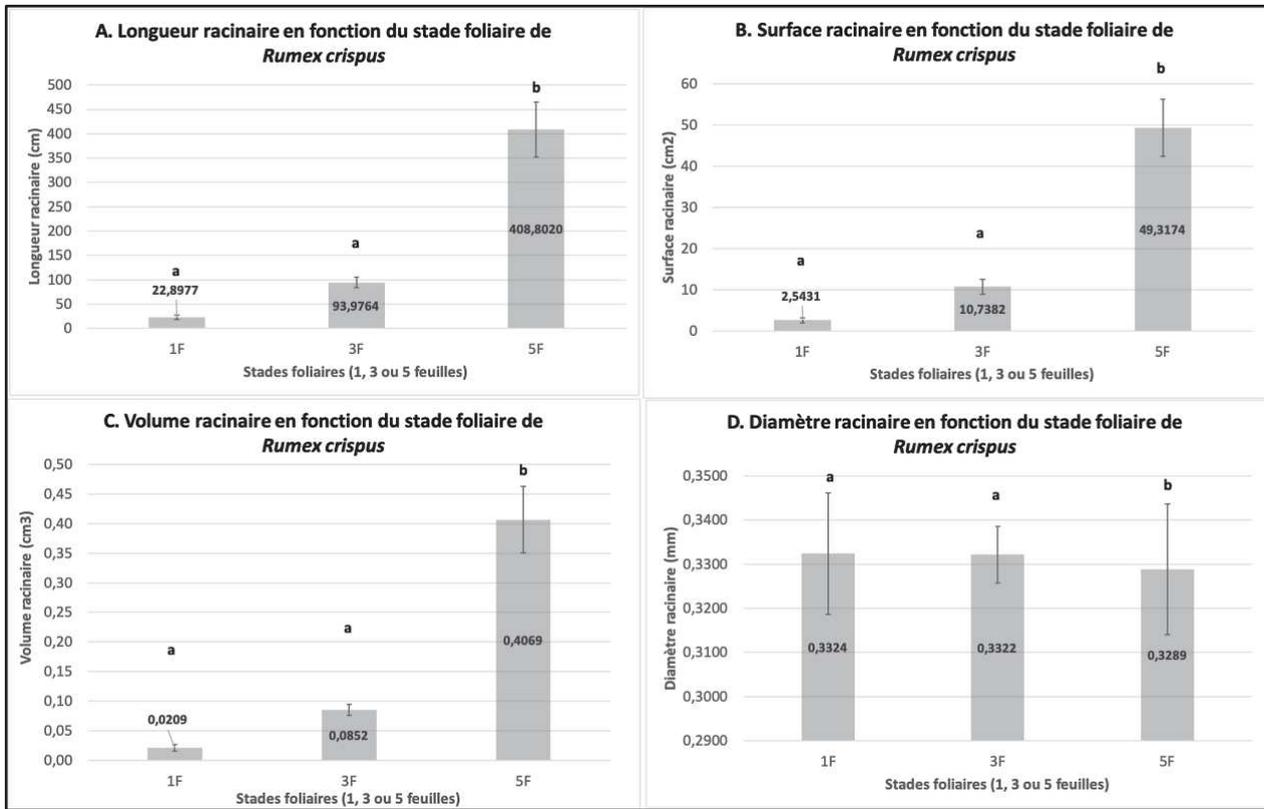


Figure 20 : Histogrammes des moyennes de différents traits racinaires des plantules de *Rumex crispus* aux stades 1 feuille, 3 feuilles ou 5 feuilles. Les erreurs standards correspondent au rapport entre l'écart-type de l'échantillon et la racine carré de sa taille. Des lettres différentes montrent des différences significatives entre les stades : $p < 0,05$ aux tests post-hoc (annexe VII)

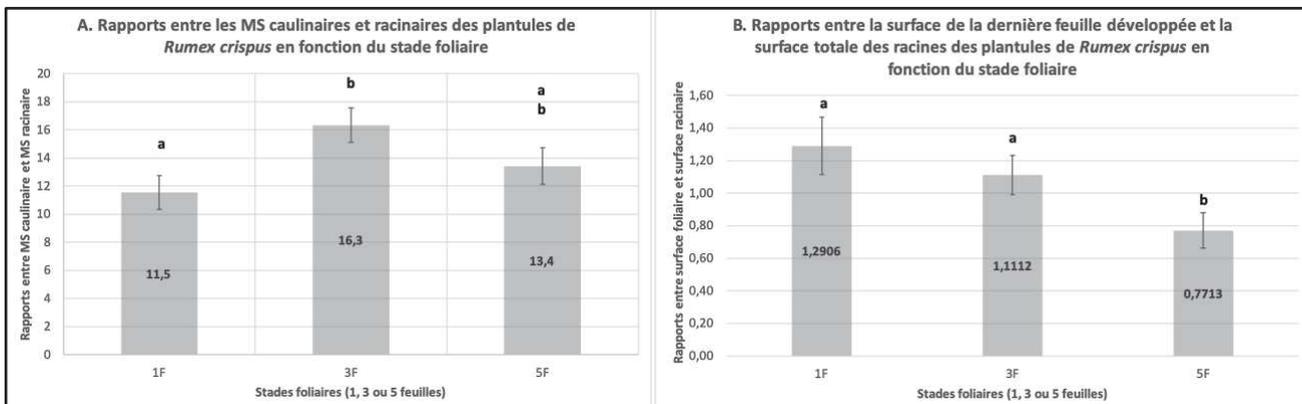


Figure 21 : Rapports de MS (mg/mg) entre l'appareil caulinaires et l'appareil racinaire en A et rapports entre la surface de la dernière feuille développée et la surface racinaire totale (cm²/cm²) en B en fonction du stade foliaire de *Rumex crispus*. Les erreurs standards correspondent au rapport entre l'écart-type de l'échantillon et la racine carré de sa taille. Des lettres différentes montrent des différences significatives entre les stades : $p < 0,05$ aux tests post-hoc (annexe VII)

Premièrement, la longueur racinaire totale de *Rumex crispus* est multipliée par 4,1 entre les stades 1 feuille et 3 feuilles, puis par 17,9 entre les stades 1 feuille et 5 feuilles. De même, la surface racinaire totale est multipliée par 4,3 entre les stades 1 feuille et 3 feuilles, puis par 19,7 entre les stades 1 feuille et 5 feuilles. Logiquement, le volume racinaire total suit une augmentation similaire, en étant multiplié par 4 entre les stades 1 feuille et 3 feuilles et enfin par 19,5 entre les stades 1 feuille et 5 feuilles. Pour ces trois traits racinaires, les tests post-hoc montrent des différences significatives entre le stade 5 feuilles et les deux autres stades (figure 20 et annexe VII).

Ensuite, le diamètre racinaire des plantules de *Rumex crispus* stagne autour de 0,332 mm entre les trois stades foliaires, avec une légère diminution à environ 0,329 mm au stade 5 feuilles. D'après les tests post-hoc, le diamètre racinaire du stade 5 feuilles est significativement différent des deux autres, surtout du stade 1 feuille. Cependant, la dispersion autour de la moyenne du diamètre racinaire au stade 5 feuilles, représentée par l'erreur standard, est trop forte pour rester catégorique (figure 20 et annexe VII). Ainsi, le diamètre racinaire des plantules semble stable entre ces stades foliaires. Comme ce diamètre est compris entre 0 et 2 mm, les racines des plantules entre les stades 1 feuille et 5 feuilles se classent parmi les racines fines (Garnier et Navas, 2013).

À part pour une valeur significativement plus élevée que les autres au stade 3 feuilles (65,8 mg/g – $p \ll 0,05$ au test de Tukey), le TMS foliaire (mg/g) n'est pas significativement différent entre les stades 1 feuille et 5 feuilles (53,4 et 50,9 mg/g respectivement ; $p = 0,506$ au test de Tukey) (annexe VI). Au préalable, le test de Kruskal-Wallis affichait une p-value de $8,96 \times 10^{-9}$ (annexe VII).

La SSF des plantules est respectivement de 8,06 m²/kg, 5,43 m²/kg et 6,50 m²/kg en moyenne aux stades 1, 3 et 5 feuilles (annexe VI). Elle reste donc stable entre les premiers stades foliaires. Les tests post-hoc montrent des différences significatives de la SSF entre tous les stades foliaires : $p = 1,602 \times 10^{-9}$ au test de Kruskal-Wallis et $p \ll 0,05$ en comparant deux à deux les stades au test de Tukey (annexe VII). Elle est donc significativement plus faible aux stades 3 et 5 feuilles qu'au stade 1 feuille.

La LSR des plantules (m/g) varie de 318 m/g à 197 m/g entre les stades 1 feuille et 5 feuilles, en passant par 219 m/g au stade 3 feuilles (annexe VI). Ainsi, elle diminue avec les stades foliaires. De plus, les tests post-hoc montrent des différences significatives entre les stades : $p = 2,118 \times 10^{-4}$ au test de Kruskal-Wallis. Plus précisément, La LSR du stade 1 feuille est significativement plus élevée que la LSR des stades 3 feuilles et 5 feuilles : $p = 0,001$ entre les stades 1 feuille et 3 feuilles et $p = 6,744 \times 10^{-4}$ entre les stades 1 feuille et 5 feuilles au test de Tukey (annexe VII).

Dans les différents stades foliaires, la MS de l'appareil caulinaire des plantules de *Rumex crispus* représente entre 11,5 et 16,4 fois la MS de l'appareil racinaire. Les tests post-hoc ne montrent des différences significatives qu'entre les stades 1 feuille et 3 feuilles (annexe VII), entre lesquels le rapport de MS entre l'appareil caulinaire et l'appareil racinaire a augmenté de 11,5 à 16,4 (figure 21-A). La figure 21-B montre une diminution de la surface de la dernière feuille développée par rapport à la surface racinaire totale entre les stades 1 feuille et 5 feuilles. En effet, les rapports entre la surface de cette feuille et la surface racinaire totale diminuent de 1,291 à 0,771 du stade 1 feuille au stade 5 feuilles, en passant par 1,111 au stade 3 feuilles. Les tests post-hoc ne montrent des différences significatives qu'entre le stade 5 feuilles et les deux autres stades (annexe VII).

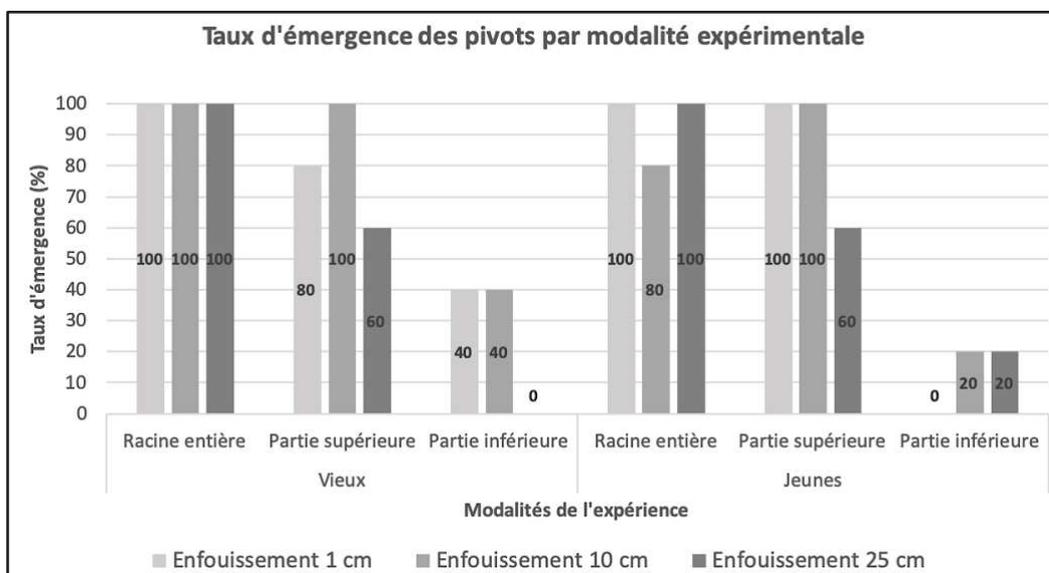


Figure 22 : Taux moyens de régénération des pivots (%) selon les différentes modalités expérimentales. Ces taux sont calculés à partir des cinq individus de chaque modalité, d'où l'absence d'erreur standard. Ils sont significativement différents qu'entre les coupes racinaires : $p = 1.456 \times 10^{-10}$ au test du Khi2

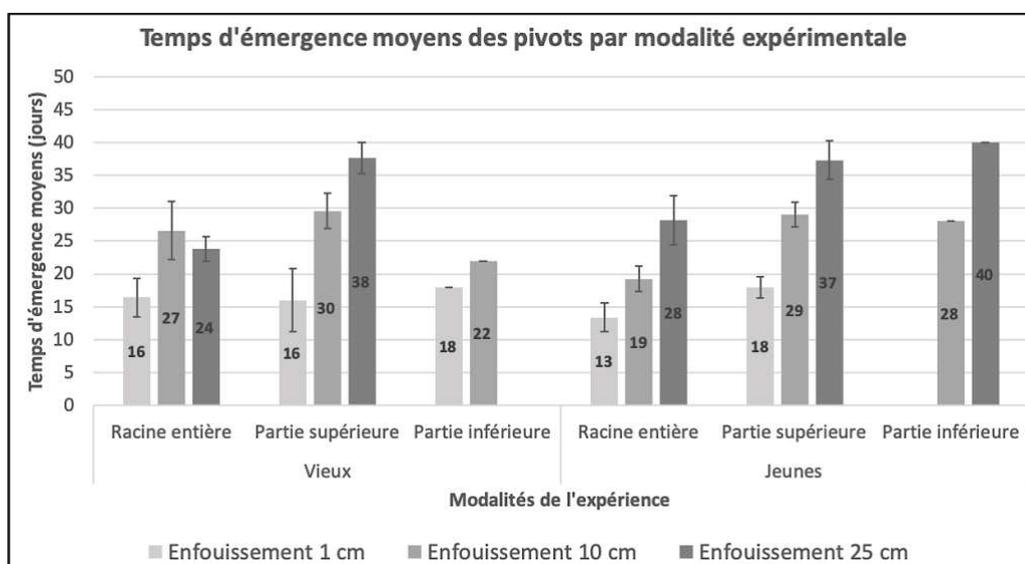


Figure 23 : Temps d'émergence des pivots (jours) selon les différentes modalités expérimentales. Ces temps sont des moyennes sur les cinq individus de la modalité considérée. Les erreurs standards correspondent au rapport entre l'écart-type de l'échantillon et la racine carré de sa taille. Il n'y a de différences significatives qu'entre les profondeurs d'enfouissement : 1-10 cm ($p = 4,48 \times 10^{-5}$) et 1-25 cm ($p = 1,0 \times 10^{-7}$) au test de Tukey

Tableau 5 : Résultats des analyses de variance du taux et du temps d'émergence des individus en fonction des modalités de l'expérience. Les colonnes correspondent aux variables expliquées et les lignes aux variables prédictives

	Taux de régénération (loi binomiale)			Temps de régénération (approximation normale d'une loi Gamma)				
	LR	Chisq	Df	P-value	Sum Sq	Df	F-value	P-value
Coupe racinaire	48,746	2	2,6 x 10 ⁻¹¹	***	528,23	2	6,693	0,003 **
Enfouissement					2237,31	2	28,346	3,833 x 10 ⁻⁹ ***

Enfin, cette analyse présente le seul cas d'hétérogénéité interpopulationnelle, avec une différence significative entre les populations 1 et 2 : $p = 0,003$ au test de Kruskal-Wallis et $p = 0,002$ entre les populations 1 et 2 au test de Tukey.

5.3. Étude de la régénération racinaire de *Rumex crispus*

5.3.1. Taux et temps d'émergence

Les taux de régénération des pivots sont plus faibles pour la partie racinaire inférieure. Ils ne semblent pas dépendre de l'âge des pivots. Les taux de régénération sont compris entre 80 % et 100 % pour les racines entières, peu importe l'âge ou l'enfouissement. Ils sont également élevés pour la partie racinaire supérieure : de 60 % à 100 %, peu importe l'âge du pivot. Cependant, les taux de régénération diminuent légèrement avec l'enfouissement pour la partie racinaire supérieure et la partie racinaire inférieure (figure 22). Sur l'ensemble des données, les tests du χ^2 ne montrent des différences significatives qu'entre les parties racinaires : $p = 1.456 \times 10^{-10}$.

Le temps d'émergence des pivots, qui correspond au nombre de jours avant émergence, augmente avec la profondeur d'enfouissement. Pour les individus régénérés, il ne semble pas y avoir de différences significatives entre les temps moyens d'émergence pour chaque modalité d'âge et de coupe racinaire (figure 23). Sur l'ensemble des données, les tests post-hoc ne montrent effectivement de différences significatives qu'entre les profondeurs d'enfouissement : entre 1 cm et 10 cm ($p = 4,48 \times 10^{-5}$) ou 1 cm et 25 cm ($p = 1,0 \times 10^{-7}$) au test de Tukey.

Les modèles statistiques ont montré que la coupe racinaire avait un effet sur la probabilité de régénération : $p = 2,6 \times 10^{-11}$ (tableau 5). Cette probabilité augmente pour la racine entière et la partie racinaire supérieure, mais plus fortement pour la racine entière.

Pour le temps d'émergence, une approximation normale est mise en place à partir d'un modèle linéaire généralisé de famille Gamma (Cf. 4.5). Au vu de la très faible p-value associée à la profondeur d'enfouissement, cette dernière a un effet très probable sur le temps d'émergence des individus ($p = 3.833 \times 10^{-9}$). C'est le cas aussi de la coupe racinaire, où $p = 0,003$ (tableau 5). Finalement, le modèle retenu montre que le temps d'émergence des individus augmente significativement avec la profondeur d'enfouissement. Ce modèle explique 52 % du temps d'émergence et a une p-value significative, égale à $4,125 \times 10^{-9}$.

5.3.2. Influence des conditions de régénération sur la croissance et le développement de l'individu

Contrairement aux taux et temps de régénération, les valeurs moyennes de SSF (m^2/kg) ne semblent pas impactées par la profondeur d'enfouissement, l'âge des pivots ou la coupe racinaire (annexe VIII). Les barres d'erreur standard ont tendance à se recouper et les tests post-hoc ne montrent pas de différences significatives dans les moyennes de SSF entre les différentes modalités (annexe IX).

Au niveau statistique, l'analyse de variance sous la forme d'un modèle linéaire général ne montre pas d'effet des différentes modalités sur la SSF des pivots régénérés. Ceci prouve que la SSF des individus de l'expérience ne dépend effectivement pas des conditions de régénération.

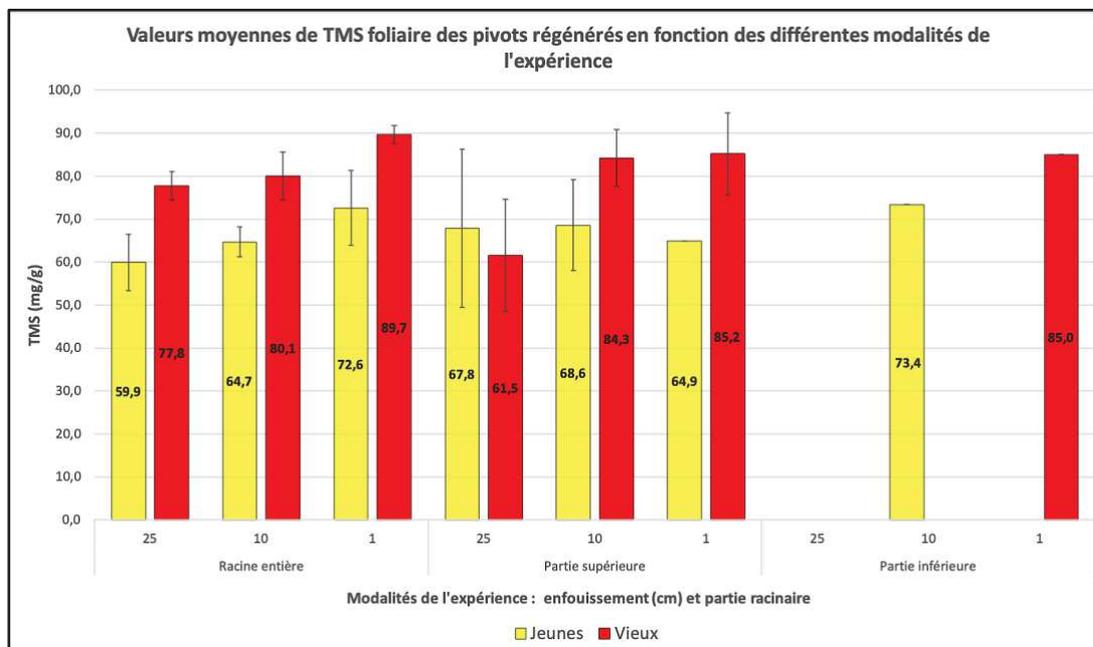


Figure 24 : TMS foliaires moyens des pivots (mg/g) selon les différentes modalités expérimentales. Les moyennes sont calculées sur les cinq individus de la modalité considérée. Les erreurs standards correspondent au rapport entre l'écart-type de l'échantillon et la racine carré de sa taille. Il n'y a de différences significatives qu'entre les deux catégories d'âge : $p = 0,003$ au test de Tukey

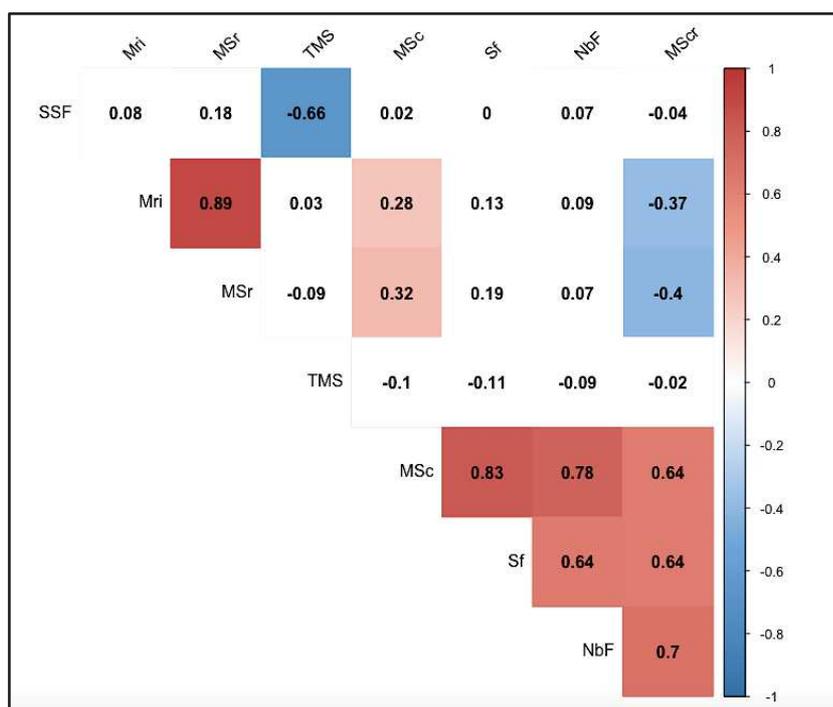


Figure 25 : Graphique de la matrice de corrélation (corrélogramme) des différents traits fonctionnels mesurés sur les individus régénérés de l'expérience de régénération racinaire des pivots (Mri : masse racinaire initiale (g) ; MSc : masse sèche caulinare (g) ; MSr : masse sèche racinaire (g) ; NbF : nombre de feuilles ; Sf : surface foliaire (m²) ; MSrc : rapport entre les masses sèches caulinare et racinaire ; TMS : taux de matière sèche foliaire (mg/g) ; SSF : surface spécifique foliaire (m²/kg)). La couleur rouge correspond aux corrélations positives et la couleur bleu aux corrélations négatives. La couleur blanche signifie que les corrélations ne sont pas significatives au seuil de risque de 5 %

Les vieux pivots semblent avoir un TMS foliaire plus élevé que les jeunes pivots (figure 24), ce qui est prouvé par les tests post-hoc, qui ne montrent des différences significatives dans les TMS foliaires qu'entre les jeunes et les vieux pivots : $p = 0,003$ au test de Tukey (annexe IX).

Au niveau statistique, le modèle linéaire général retenu, au plus faible AIC, montre l'effet significatif de l'âge sur le TMS foliaire des pivots : $p = 0,006$. Ce modèle met en évidence un TMS foliaire plus élevé chez les vieux pivots. Sa p-value significative ($p = 0,002$), mais n'explique que 25 % du TMS foliaire des pivots ($R^2 = 0,247$).

La coupe racinaire, l'âge, la profondeur d'enfouissement et la masse racinaire initiale des individus n'ont pas d'effet significatif sur le nombre de feuilles produites par les individus régénérés d'après le modèle linéaire général retenu. La profondeur d'enfouissement ($p = 0,003$), l'interaction entre la coupe racinaire et l'âge ($p = 5,635 \times 10^{-4}$) et l'interaction entre la coupe racinaire et la masse racinaire initiale ($p = 0,005$) ont un effet significatif sur la MS caulinaire produite par les individus régénérés. Le modèle linéaire général retenu a une p-value de $3,333 \times 10^{-5}$ et explique 42 % de la MS caulinaire produite ($R^2 = 0,418$). Il montre que cette dernière diminue à une profondeur d'enfouissement de 25 cm et pour les vieilles racines entières.

Le graphique de la matrice de corrélation (corrélogramme) des différents traits fonctionnels mesurés sur les individus régénérés de l'expérience de régénération racinaire des pivots montre quelques corrélations significatives intéressantes (figure 25). Conformément à l'habitude, le TMS foliaire est négativement corrélé à la SSF : coefficient de corrélation de $-0,66$. La MS caulinaire est positivement corrélée à la masse racinaire initiale et à la MS racinaire : coefficients de corrélation de $0,28$ et $0,32$ respectivement. Pour finir, le nombre de feuilles est positivement corrélé à la surface foliaire : coefficient de corrélation de $0,64$. Les corrélations laissées en blanc ne sont pas significatives au critère de risque de 5 %.

6. Discussion des résultats

Face à la problématique de *Rumex crispus* en agriculture biologique, les résultats précédents peuvent être utilisés dans la recherche de moyens de lutte spécifiques aux trois étapes particulières du cycle de développement de cette adventice : la germination, le développement de la plantule et la multiplication végétative au stade adulte. Cette partie va discuter les résultats précédents en reprenant ces trois étapes clés du cycle de développement de *Rumex crispus*. La figure 26 (page suivante) reprend les grandes étapes de ce cycle et les principaux résultats de l'étude.

6.1. La germination de *Rumex crispus*

Concernant l'étude des effets de l'amplitude thermique et de la photopériode (Cf. 5.1.1.1 et 5.1.1.2 – tableau 2), l'absence de germination chez les témoins sous obscurité continue et à température constante montre que sans changement de ces conditions, les graines enfouies dans le sol de façon qu'elles ne reçoivent pas de lumière et qu'elles ne subissent pas d'alternance des températures, ne germeront pas. Elles resteront en dormance tant que les conditions ne seront pas plus favorables. Cela participe à la résilience du stock des graines de rumex dans le sol.

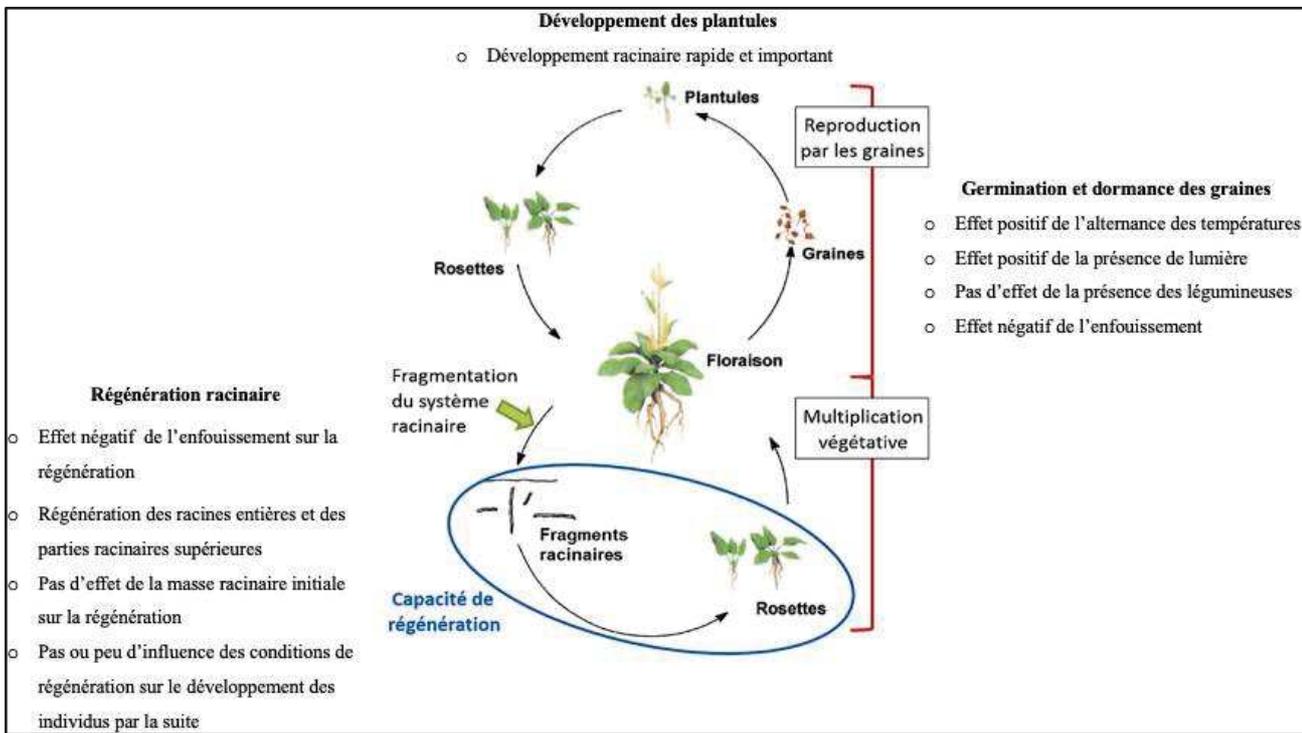


Figure 26 : Principaux résultats de l'étude en lien avec le cycle de développement des rumex. Illustration reprise de la 5^e fiche Agro-Transfert HdF (2014) (Cf. figure 5)

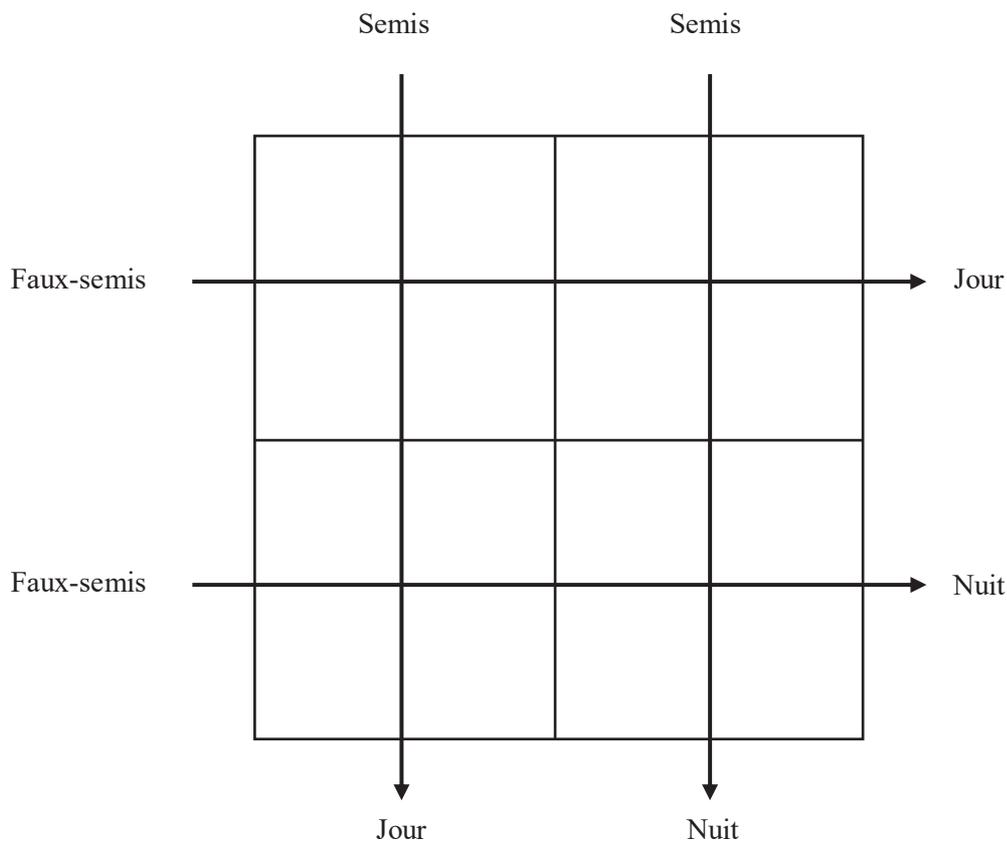


Figure 27 : Idée d'essai au champ ; carré latin : combinaisons de faux-semis et de semis entre le jour et la nuit, avec n répétitions. Dans chaque modalité est déterminé le nombre moyen de levées de rumex

D'après le test de l'effet de l'amplitude thermique sur la germination (Cf. 5.1.1.1 – tableau 2), les changements réguliers de température entraînent une augmentation de l'aptitude à germer même à l'obscurité, tant que les deux extrêmes de température ne sont pas trop éloignés de l'optimum thermique, situé entre 15 °C et 27 °C sous lumière continue (Le Deunff, 1980). Par exemple, des températures alternant entre 5 °C et 40 °C toutes les 12 heures sont trop éloignées de cet optimum, sachant qu'une température de 40 °C est trop élevée pour la levée de plantes hivernales comme les rumex, et sans oublier que cela est moins fréquent au champ, sauf peut-être lors des périodes caniculaires, de plus en plus fréquentes. Une expérience de germination testant l'effet de chocs thermiques chauds pourrait alors être envisagée pour étudier l'effet du réchauffement climatique. Ces expériences n'ont été réalisées que sur 14 jours, ce qui peut être assez court par rapport au temps parfois nécessaire à la germination au champ. Enfin, les analyses statistiques montrent que les graines légères ont tendance à germer plus rapidement. Face aux germinations, il faudrait donc récolter les rumex juste avant la culture car les graines produites ensuite seront plus petites et les faux-semis de la saison suivante pourront être très efficaces. En effet, les germinations de rumex seront ainsi rapides. D'après le test de l'effet de la photopériode sur la germination (Cf. 5.1.1.2 – tableau 2), la durée de photopériode n'importe pas. Seule la présence de lumière suffit à déclencher les germinations à température constante. À la manière d'un flash lumineux, la lumière entraîne la photoconversion du phytochrome dans la graine, ce qui enclenche la germination après dépassement d'une valeur seuil de sa forme active Pfr (Takaki et al., 1985). Cela peut expliquer l'explosion des levées de rumex après un travail superficiel du sol (Le Deunff, 1980), comme lorsque la culture est semée en combiné. Nous pourrions compléter ces résultats par un essai au champ répété n fois (figure 27). Le test de l'effet combiné de l'amplitude thermique et de la durée de photopériode est plus difficile à interpréter. L'effet combiné, favorisant les germinations en cas de faible amplitude thermique et de longue photopériode ou inversement, pourrait s'expliquer au niveau du métabolisme des graines. Des études complémentaires au niveau moléculaire, qui permettraient de mieux comprendre le métabolisme impliqué dans la levée de dormance et l'activation de la germination, sont nécessaires à l'interprétation.

Toutefois, les expériences ci-dessus sont critiquables. Les enceintes climatiques permettant de mettre en place les traitements créaient un flux d'air continu pour maintenir les températures. Ce flux d'air asséchait constamment les graines, qu'il fallait alors humidifier tous les jours. Or, cela n'était pas possible les weekends, pendant lesquels l'assèchement du papier filtre où les graines étaient posées a pu biaiser les résultats, au moins sur les temps de germination, en re-provoquant peut-être l'entrée en dormance jusqu'à ré-imbibition. Par ailleurs, à cause de l'humidité, de la chaleur et du fait de ne pas pouvoir stériliser les enceintes ou le matériel à disposition dans le laboratoire, des attaques fongiques ont été observées sur les graines à la fin des expériences, ce qui a pu inhiber ou diminuer les germinations malgré les conditions favorables.

Comme les rumex sont des espèces hivernales, une photopériode de 8 heures au lieu de 16 heures aurait sûrement été plus adaptée à l'étude de la germination en fonction de la profondeur d'enfouissement (Cf. 5.1.2). Cette expérience montre que les germinations diminuent fortement à partir de 3 cm d'enfouissement et non pas 1 cm comme montré par Weaver et Cavers (1979). Un travail du sol à 3 cm serait alors plus adapté, ce qui ne nécessiterait que des outils légers. Il faudrait travailler à plus de 3 cm lors des faux-semis, ou ne rien toucher afin de ne pas faire remonter la banque de graines à plus de 3 cm de profondeur.

La herse étrille est donc efficace en faux-semis car elle travaille dans la couche de levée des rumex, c'est-à-dire entre 1 cm et 3 cm de profondeur. Enfin, la connaissance des temps de germination est importante pour savoir très précisément quand passer la herse étrille à l'aveugle, c'est-à-dire juste avant que les plantules ne pointent hors du sol.

L'expérience de germination en présence de différentes espèces et variétés de trèfle et de luzerne n'a pas montré de baisse significative des levées de rumex, ni d'effet sur la masse sèche produite ensuite (Cf. 5.1.3). Les populations de rumex sont effectivement plus denses au sein de prairies de trèfles et de luzerne, qui semblent favoriser leur germination (6^e fiche CasdarDM, 2012). Or, certains auteurs comme Pye (2008) et Alshallash (2018) évoquent une baisse des germinations et un plus faible développement des plantules de rumex en présence de ces légumineuses. Cette contradiction tire peut-être son origine des dissimilitudes entre les conditions contrôlées et les conditions réelles en prairie ou au champ. Nous pourrions donc essayer la même expérience, mais sous la forme d'un test au champ, en conditions réelles, afin de pouvoir mieux conclure quant à l'effet des légumineuses sur la germination et le développement des plantules de *Rumex crispus*. De plus, il aurait été intéressant de refaire cette expérience en laissant les individus se développer plus longtemps pour qu'ils atteignent des stades foliaires plus avancés, car la réponse des rumex à la présence des légumineuses augmente peut-être avec le temps. Concernant la détermination d'éventuelles interactions allélopathiques entre les rumex et les légumineuses, il aurait fallu mettre en place des traitements témoins avec des graines de rumex mises à germer dans un mélange de terreau et d'extraits aqueux de plantules de légumineuse pour chaque espèce ou variété considérée, puis régulièrement vaporiser ces extraits aqueux à la surface du terreau. Cette technique est classiquement utilisée dans les études d'allélopathie entre végétaux, et peut être suivie d'analyses chimiques de ces extraits aqueux et des exsudats organiques produits par les rumex ayant potentiellement germés, afin de mieux cerner les interactions allélopathiques (Wardle et al., 1998 ; Fernandez et al., 2016).

Dans toutes ces expériences de germination, une forte hétérogénéité interpopulationnelle a souvent été mise en évidence statistiquement, aussi bien au niveau des taux que des temps de germination. Cela peut avoir deux origines : génétique ou phénologique. Des analyses génétiques des populations sont nécessaires pour conclure quant à l'origine génétique de l'hétérogénéité interpopulationnelle. Sur le plan phénologique, les populations de graines viennent de différentes régions. Certaines ont ainsi pu être récoltées trop tôt par rapport au climat local, ce qui expliquerait la mise en évidence de deux lots de populations : un lot aux plus fortes capacités de germination (populations 3, 4 et 5) et un lot ne germant que très peu (populations 1 et 2). Sinon, cela peut être dû aux aléas des expériences. Par exemple, dans les expériences sur les effets de l'amplitude thermique et de la photopériode, l'effet des différents traitements sur la germination a été étudié sur un ensemble composite de cinq populations de *Rumex crispus*. Or, contrairement aux autres expériences, il n'y a pas eu de répétitions pour chaque population, ce qui aurait été intéressant pour mieux caractériser les différences entre les populations. Grâce à ces répétitions, nous aurions aussi obtenu des taux moyens de germination avec les erreurs standards associées. De plus, dans une certaine mesure, plus le nombre de répétitions est grand, plus la puissance statistique et la précision des données sont élevées.

6.2. Le développement des plantules de *Rumex crispus*

À chaque stade foliaire, le diamètre racinaire moyen des plantules reste compris entre 0 mm et 2 mm. Elles possèdent donc des racines fines, qui servent à acquérir plus efficacement l'eau et les nutriments (Garnier et Navas, 2013), qui présentent une forte activité métabolique (respiration) et une grande capacité d'exploration du sol (Roumet et al., 2015). Les racines fines se renouvellent rapidement et font preuve de plasticité face aux modifications de l'accès aux ressources. Les racines plus épaisses ont plus des fonctions d'ancrage, de résistance, d'acquisition des ressources et de leur gestion dans la durée (Garnier et Navas, 2013). Ce petit diamètre peut s'expliquer par le grand nombre de racines adventives produites, qui permettent d'explorer toujours un plus grand volume de sol et qui augmentent la surface racinaire en contact avec le sol. En effet, l'expérience a également montré la forte hausse des surface et volume racinaires, mais aussi de la longueur racinaire totale entre les trois stades foliaires. Tout ceci met en évidence l'important développement racinaire des plantules de *Rumex crispus* dans leurs premiers stades de vie. Tout cela peut les rendre résistantes à l'arrachage par la herse étrille, d'où l'utilité de la passer à l'aveugle, c'est-à-dire juste avant que les plantules ne soient visibles. Au vu de ces résultats, la herse étrille ne serait plus efficace après le stade trois feuilles.

La LSR représente le conflit entre l'acquisition des ressources par les racines via la longueur racinaire et l'investissement des ressources via la MS racinaire (tableau 4). D'après les résultats (Cf. 5.2.), l'acquisition des ressources semblent alors être plus forte au stade 1 feuille. Ces ressources sont ensuite davantage investies aux stades 3 feuilles et 5 feuilles. La même conclusion peut se faire à propos de la SSF des plantules, qui illustre le même conflit.

Ensuite, la diminution du rapport entre la surface de la dernière feuille développée et la surface racinaire entre les stades 1 feuille et 5 feuilles des plantules et le fait qu'il passe sous la barre 1,00 au stade 5 feuilles peuvent signifier qu'à partir de ce dernier stade, le développement racinaire devient plus fort que le développement foliaire.

Finalement, cette expérience nous apprend beaucoup sur le développement de *Rumex crispus* dans ses premiers stades foliaires. Cependant, elle pourrait être complétée et les résultats seraient précisés en étudiant plus de stades foliaires et en analysant encore plus de traits fonctionnels, comme la densité racinaire, liée à l'histologie de la racine et au transport des nutriments, ou l'intensité de branchements, liée à l'exploration du sol (Garnier et Navas, 2013).

6.3. La régénération racinaire de *Rumex crispus*

Chez les pivots de rumex (Cf. 5.3.), les racines entières et les parties racinaires supérieures régénèrent le plus : de 60 % à 100 % de régénération, contre 0 % à 20 % pour les parties racinaires inférieures. Pour les parties racinaires supérieures, ces tendances sont cohérentes avec d'autres études (Pino et al., 1995 ; Pye, Andersson et Fogelfors, 2011 ; Alshallash, 2018). Les parties inférieures ne régénèrent habituellement pas à cause de l'absence de bourgeons racinaires. Nos résultats pour ces parties racinaires sont possiblement dus à une mauvaise interprétation de l'appareil racinaire, car il est parfois difficile de bien délimiter le collet.

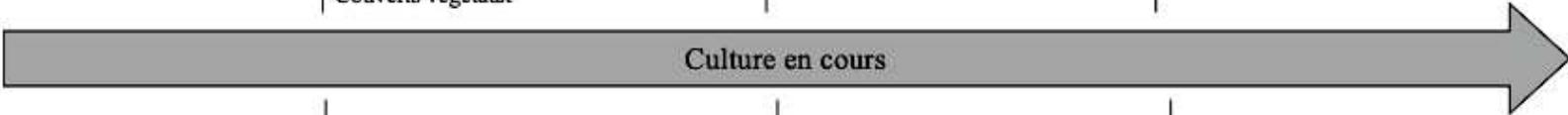
Développement de la culture	<i>Levées</i>	<i>Plantule à plante jeune</i>	<i>Plante adulte</i>
Pratiques principales	(Labour) Travaux superficiels du sol (déchaumage et déstockage, puis faux-semis) Semis solo / semis combiné Herse étrille à l'aveugle Couverts végétaux	Apports d'engrais NPK (Irrigations) Désherbages mécaniques (herse étrille, bineuse, houe rotative ...)	Moisson (Labour) Travaux superficiels du sol
Culture en cours 			
Développement des rumex (<i>Rumex crispus</i>)	<i>Levées</i>	<i>Plantule à plante jeune</i>	<i>Plantule à plante adulte</i>
Idées de lutte agronomique	Labour Semis combiné Couverts de trèfles ou de luzerne (sauf si 3 ans de luzerne) Faux-semis (>3 cm) + herse étrille (1-3 cm max) Nombreux travaux superficiels du sol (épauement de la banque de graines) Semis simple Herse étrille <u>à l'aveugle</u>	Apports d'azote (favorise les levées de rumex) Désherbage mécanique : herse étrille <u>avant</u> le stade 3 feuilles	Labour + toutes pratiques favorisant la fragmentation racinaire Coupe des hampes florales avant la maturation des graines Coupe des pivots au-dessus des collets et travail du sol pour les déterrer ; les laisser sécher ou les <u>enlever</u> ensuite Désherbage manuel (fourche à rumex) Labour mou (humide) ?

Figure 28 : Résumé des idées de lutte agronomique contre *Rumex crispus* à chaque étape clé de son cycle de développement, en fonction du développement de la culture. Les principales pratiques associées à la culture sont énoncées au-dessus de la flèche grise. Dans les idées de lutte agronomique, les pratiques en rouge sont celles à éviter et les pratiques en vert sont celles potentiellement efficaces dans la lutte contre ce rumex. Ce schéma récapitulatif est inspiré de quelques agriculteurs rencontrés (voir **REMERCIEMENTS**) et de quelques références de la bibliographie : Dobinson (1976), Le Deunff (1980), Pino et al. (1995), Zaller (2004), Pye, Andersson et Fogelfors (2011), la 6fiche CasdarDM (2012) et Alshallash (2018)

L'idée de lutte serait de couper l'appareil racinaire à quelques cm sous la surface, juste au niveau du collet, d'enfouir ensuite les parties inférieures le plus profondément possible, à plus de 30 cm (Zaller, 2004), puis de déterrer les collets pour les faire sécher au soleil. Or, la régénération a déjà été observée pour des racines laissées à l'air libre au champ (Dobinson, 1976). Finalement, le mieux serait donc d'enlever tout simplement de la parcelle les collets déterrés au lieu de les faire sécher. Les labours sont à éviter si non nécessaires, car ils n'enfouissent pas assez profondément les racines de rumex et car la fragmentation racinaire stimule la régénération (Zaller, 2004 ; Pye, Andersson et Fogelfors, 2011 ; Pino et al., 1995 ; Alshallash, 2018).

Il faut noter que la régénération racinaire des rumex semble défavorisée par l'excès d'humidité du sol. En effet, Pino et al. (1995) ont montré que la régénération racinaire de *Rumex obtusifolius* était plus faible dans un sol saturé en eau que dans un sol sec. Or, *Rumex crispus* est plus adapté au sols secs que *Rumex obtusifolius* (fiche CasdarDM, 2012). Cette conclusion peut donc sûrement encore mieux s'appliquer à *Rumex crispus*. Pour s'en assurer et approfondir nos recherches et celles de Pino et al. (1995), il pourrait être pertinent de tester cette capacité de régénération racinaire au champ en fonction de différents régimes hydriques.

D'après notre expérimentation, les conditions de régénération (coupe racinaire, enfouissement), l'âge du pivot et la masse racinaire initiale n'ont influencé ni la SSF, liée à la croissance et au développement de la plante, ni le nombre de feuilles produites, qui peut être un indicateur de performance. Le TMS foliaire, qui représente la gestion des ressources, a toutefois tendance à augmenter avec l'âge des pivots. Pour finir, les pivots enfouis à 25 cm de profondeur produisent moins de MS caulinaire, ce qui représente un désavantage végétatif. Cela peut être dû à un temps de régénération plus long plutôt que directement lié à la profondeur d'enfouissement. Dans tous ces cas, la masse racinaire initiale n'a pas eu de rôle, mais qu'en est-il des réserves racinaires ? La même expérience aurait pu être conduite en prenant également en compte la quantité de réserve des pivots, comme le taux de glucose. Un temps de régénération plus court peut finalement donner un avantage compétitif à l'individu en lui donnant plus de temps pour se développer, comme observé par Pye, Andersson et Fogelfors (2011). Ces auteurs ont de plus montré que la quantité de réserves racinaires n'avait pas d'influence sur le développement végétatif des individus régénérés. La masse racinaire initiale n'a finalement pas d'effet non plus (Zaller, 2004 ; Alshallash, 2018). Pour finir, les individus issus de la multiplication végétative sont plus résistants face aux désherbages mécaniques que les individus issus de la germination (Alshallash, 2018).

Notre expérience a été réalisée identiquement par Catherine Vacher, à la station expérimentale de Boigneville en Essonne. Comparer nos résultats aux siens serait intéressant dans l'analyse des différences de capacités de régénération en fonction du climat local. Ceci permettrait de donner aux agriculteurs des conseils de lutte cohérents avec le pédoclimat.

6.4. Déduction de méthodes de lutte spécifiques à chacun des stades de vie de *Rumex crispus* au champ

À partir des points de discussion ci-dessus et d'entretiens avec des agriculteurs du Gers et du Tarn-et-Garonne (voir **RERMERCIEMENTS**), il est possible d'en déduire des idées de lutte spécifiques aux trois étapes clés du cycle de développement de *Rumex crispus* : la levée, le développement des plantules et la multiplication végétative (figure 28).

7. Conclusion et perspectives

L'objectif principal de cette étude était la détermination de méthodes de lutte contre *Rumex crispus* en agriculture biologique. La question était de savoir comment lutter contre cette adventice via des pratiques agricoles en s'appuyant sur l'approche fonctionnelle, qui consiste à étudier les traits fonctionnels des individus. L'étude a porté sur les facteurs du milieu influençant le cycle de développement de ce rumex, plus particulièrement à trois étapes clés : la germination, le développement des plantules et la régénération racinaire au stade adulte. Tout cela a permis d'observer l'effet de ces facteurs sur le développement des individus.

Les principaux résultats sur la germination de *Rumex crispus* ont tout d'abord montré l'effet positif de l'alternance des températures et de la présence de lumière, mais un effet négatif de l'enfouissement, surtout à partir de 3 cm. Ceci a confirmé certaines hypothèses, qui préconisaient que l'alternance des températures et la lumière étaient deux facteurs déclencheurs de la germination. Cependant, l'enfouissement n'a fortement diminué les germinations qu'à partir de 3 cm, et non pas 1 cm comme préconisé. Contrairement à ce qui aurait pu être pensé, la présence de graines de trèfle et de luzerne n'a pas impacté les germinations, ni la biomasse sèche produite par les jeunes plantules de *Rumex crispus*. L'étude du développement des plantules de *Rumex crispus* a mis en évidence une croissance et un développement racinaire exponentiels dans les premiers stades foliaires, sans montrer de différences significatives entre populations. Cela était conforme aux hypothèses posées. À propos de la régénération racinaire des pivots de *Rumex crispus*, l'étude a montré plusieurs choses. Comme prévu, la régénération racinaire est négativement impactée par la profondeur d'enfouissement et n'est que très faible pour la partie racinaire inférieure. La racine entière et la partie racinaire supérieure régénèrent presque dans toutes les modalités expérimentales, avec des taux supérieurs à 60 %. Ensuite, la coupe racinaire, la profondeur d'enfouissement, l'âge des pivots et leur masse racinaire initiale n'influent que faiblement sur leur développement par la suite. Il est montré que les vieux pivots investissent plus leurs ressources et que la profondeur d'enfouissement tend à faire diminuer la MS caulinaire produite, sûrement en lien avec un temps de régénération plus long.

Ces résultats permettent de réfléchir à des méthodes de lutte, via les pratiques, potentiellement efficaces. Ces méthodes s'appuient essentiellement sur des travaux superficiels du sol au bon moment et des désherbages mécaniques et manuels récurrents. Certaines pratiques sont à éviter, comme le labour qui n'enfouie pas assez profondément la racine et la fragmente, stimulant sa régénération. Si les expérimentations pouvaient encore s'étaler sur plusieurs mois, il aurait été possible d'augmenter le nombre de répétitions et de préciser les résultats, voire d'aller plus loin en testant d'autres paramètres dans les expériences, comme le régime hydrique pour la régénération des pivots de rumex, qui doit beaucoup dépendre du pédoclimat local.

Finalement, les résultats obtenus pendant ce stage de fin d'études pourraient aider tout agriculteur en grandes cultures biologiques, voire en polyculture-élevage, et même tout agriculteur conventionnel souhaitant diminuer l'usage d'herbicides. Dans la continuité du projet, il serait pertinent d'effectuer les mêmes études sur *Rumex obtusifolius* pour étendre les résultats aux deux espèces de rumex, puis sur le chardon des champs (*Cirsium arvense*), mais cette fois avec des modalités adaptées à son propre cycle de développement et à sa façon de nuire à l'agriculture biologique.

BIBLIOGRAPHIE

ALSHALLASH, Khalid S., 2018. Emergence and root fragments regeneration of *Rumex species*. In : *Annals of Agricultural Sciences*. 2018. Vol. 63, n° 2, p. 129-134. DOI 10.1016/j.aogas.2018.08.001.

ARNOLD, Stevan J., 1983. Morphology, Performance and Fitness. In : *American Zoologist*. 1983. Vol. 23, n° 2, p. 347-361. DOI 10.1093/icb/23.2.347.

CAVERS, P. B. et HARPER, J. L., 1964. *Rumex obtusifolius* L. and *R. crispus* L. In : *Journal of Ecology* [en ligne]. 1964. Vol. 52, n° 3, p. 737-766. [Consulté le 30 août 2019] Disponible à l'adresse : <http://www.jstor.org/stable/2257859>.

DOBINSON, J, 1976. The life histories and reproductive strategies of three species of *Rumex* L. Thesis for the Degree of Doctor of Philosophy in Botany. Christchurch: University of Canterbury. 263 p.

FERNANDEZ, Catherine, MONNIER, Yogan, SANTONJA, Mathieu, GALLET, Christiane, WESTON, Leslie A., PRÉVOSTO, Bernard, SAUNIER, Amélie, BALDY, Virginie et BOUSQUET-MÉLOU, Anne, 2016. The Impact of Competition and Allelopathy on the Trade-Off between Plant Defense and Growth in Two Contrasting Tree Species. In : *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7, n° 594, p. 1-14. DOI 10.3389/fpls.2016.00594.

GABA, S, PERRONNE, R, FRIED, G, GARDARIN, A, BRETAGNOLLE, F, BIJU-DUVAL, L, COLBACH, N, CORDEAU, S, FERNÁNDEZ-APARICIO, M, GAUVRIT, C, GIBOT-LECLERC, S, GUILLEMIN, J-P, MOREAU, D, MUNIER-JOLAIN, N, STRBIK, F et REBOUD, X, 2017. Response and effect traits of arable weeds in agro-ecosystems: a review of current knowledge. In : STORKEY, Jonathan (éd.), *Weed Research*. 2017. Vol. 57, n° 3, p. 123-147. DOI 10.1111/wre.12245.

GARNIER, Éric et NAVAS, Marie-Laure, 2013. Diversité fonctionnelle des plantes : Traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes. Montpellier : De Boeck Supérieur. ISBN 978-2-8041-7562-7. 353 p.

GRIME, J. P., 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. In : *The American Naturalist*. 1977. Vol. 111, n° 982, p. 1169-1194. DOI 10.1086/283244.

HEJCMAN, M, KŘIŠŤÁLOVÁ, V, ČERVENÁ, K, HRDLIČKOVÁ, J et PAVLŮ, V, 2012. Effect of nitrogen, phosphorus and potassium availability on mother plant size, seed production and germination ability of *Rumex crispus*. In : *Weed Research*. 2012. Vol. 52, n° 3, p. 260-268. DOI 10.1111/j.1365-3180.2012.00914.x.

KŘIŠŤÁLOVÁ, V., HEJCMAN, M., ČERVENÁ, K. et PAVLŮ, V., 2011. Effect of nitrogen and phosphorus availability on the emergence, growth and over-wintering of *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. In : *Grass and Forage Science*. 2011. Vol. 66, n° 3, p. 361-369. DOI 10.1111/j.1365-2494.2011.00797.x.

KRISTIANSEN, Paul Erik, 2003. Sustainable Weed Management in Organic Herb and Vegetable Production [en ligne]. Thesis submitted for the degree of Doctor of Philosophy. Biddeford: University of New England. 235 p. [Consulté le 27 août 2019]. Disponible à l'adresse : <http://orgprints.org/4829/>.

LE DEUNFF, Y., 1974. Hétérogénéité de la Germination des Semences de *Rumex crispus* : mise en Évidence et Essai d'Interprétation. In : *Physiologia Plantarum*. 1974. Vol. 32, n° 4, p. 342-346. DOI 10.1111/j.1399-3054.1974.tb03148.x.

LE DEUNFF, Y., 1980. Quelques observations sur la germination et la dormance des semences de *Rumex crispus* L. In : *VIème Colloque sur l'écologie, la biologie et la systématique des mauvaises herbes*. Montpellier : s.n. 1980. p. 73-82.

LE DEUNFF, Y. et CHAUSSAT, R., 1968. Étude de la dormance secondaire des semences chez *Rumex crispus* L. In : *Annales de physiologie végétale*. 1968. Vol. 10, n° 4, p. 227-236.

MENEGHINI, M., VICENTE, Marly et NORONHA, Ailema B., 1968. Effect of temperature on dark germination of *Rumex obtusifolius* L. seeds. A tentative physico-chemical model. In : *Arquivos de Instituto Biológico*. 1968. Vol. 35, n° 1, p. 33-38.

OSWALD, A. K. et HAGGAR, R. J., 1983. The effects of *Rumex obtusifolius* on the seasonal yield of two mainly perennial ryegrass swards. In : *Grass and Forage Science*. 1983. Vol. 38, n° 3, p. 187-191. DOI 10.1111/j.1365-2494.1983.tb01637.x.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., DÍAZ, S., GARNIER, E., LAVOREL, S., POORTER, H., JAUREGUIBERRY, P., BRET-HARTE, M. S., CORNWELL, W. K., CRAINE, J. M., GURVICH, D. E., URCELAY, C., VENEKLAAS, E. J., REICH, P. B., POORTER, L., WRIGHT, I. J., RAY, P., ENRICO, L., PAUSAS, J. G., DE VOS, A. C., BUCHMANN, N., FUNES, G., QUÉTIER, F., HODGSON, J. G., THOMPSON, K., MORGAN, H. D., TER STEEGE, H., SACK, L., BLONDER, B., POSCHLOD, P., VAIERETTI, M. V., CONTI, G., STAVER, A. C., AQUINO, S. et CORNELISSEN, J. H. C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. In : *Australian Journal of Botany*. 2013. Vol. 61, n° 3, p. 167-234. DOI 10.1071/BT12225.

PINO, J., HAGGAR, R. J., SANS, F. X., MASALLES, R. M. et HAMILTON, R. N. Sackville, 1995. Clonal growth and fragment regeneration of *Rumex obtusifolius* L. In : *Weed Research*. 1995. Vol. 35, n° 3, p. 141-148. DOI 10.1111/j.1365-3180.1995.tb02027.x.

- PYE, Alexandra, 2008. Ecological Studies of *Rumex crispus* L.: Propagation, Competition and Demography. Doctoral Thesis. Uppsala: Swedish University of Agricultural Sciences. 43 p.
- PYE, Alexandra, ANDERSSON, Lars et FOGELFORS, Håkan, 2011. Intense fragmentation and deep burial reduce emergence of *Rumex crispus* L. In : *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Plant Soil Science*. 2011. Vol. 61, n° 5, p. 431-437. DOI 10.1080/09064710.2010.501764.
- ROUMET, Catherine, BIROUSTE, Marine, PICON-COCHARD, Catherine, GHESTEM, Murielle, OSMAN, Normaniza, VRIGNON-BRENAS, Sylvain, CAO, Kun-fang et STOKES, Alexia, 2016. Root structure-function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. In : *New Phytologist*. 2016. Vol. 210, n° 3, p. 815-826. DOI 10.1111/nph.13828.
- TAKAKI, Massanori, HEERINGA, Gerda H., CONE, John W. et KENDRICK, Richard E., 1985. Analysis of the Effect of Light and Temperature on the Fluence Response Curves for Germination of *Rumex obtusifolius*. In : *Plant Physiology*. 1985. Vol. 77, n° 3, p. 731-734. DOI 10.1104/pp.77.3.731.
- VACHER, Catherine, 2008. LES RUMEX : Brève revue bibliographique. 2008. Arvalis-Institut du végétal (document interne). 6p.
- VINCENT, Elizabeth M. et CAVERS, Paul B., 1978. The effects of wetting and drying on the subsequent germination of *Rumex crispus*. I n: *Canadian Journal of Botany*. 1978. Vol. 56, n° 18, p. 2207-2217. DOI 10.1139/b78-265.
- VIOLLE, Cyrille, NAVAS, Marie-Laure, VILE, Denis, KAZAKOU, Elena, FORTUNEL, Claire, HUMMEL, Irène et GARNIER, Eric, 2007. Let the concept of trait be functional! In : *Oikos*. 2007. Vol. 116, n° 5, p. 882-892. DOI 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.
- WARDLE, David A., NILSSON, Marie-Charlotte, GALLET, Christiane et ZACKRISSON, Olle, 1998. An ecosystem-level perspective of allelopathy. In : *Biological Reviews*. 1998. Vol. 73, n° 3, p. 305-319. DOI 10.1111/j.1469-185X.1998.tb00033.x.
- WEAVER, S. E. et CAVERS, P. B., 1979. Dynamics of Seed Populations of *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius* (Polygonaceae) in Disturbed and Undisturbed Soil. In : *Journal of Applied Ecology*. 1979. Vol. 16, n° 3, p. 909-917. DOI 10.2307/2402864.
- ZALLER, J. G., 2004. Ecology and non-chemical control of *Rumex crispus* and *R. obtusifolius* (Polygonaceae): a review. In : *Weed Research*. 2004. Vol. 44, n° 6, p. 414-432. DOI 10.1111/j.1365-3180.2004.00416.x.

ZALLER, J. G., 2006. Allelopathic effects of *Rumex obtusifolius* leaf extracts against native grassland species. In : *Journal of Plant Diseases and Protection [en ligne]*. 2006. Vol. 20, p. 463-470. [Consulté le 16 août 2019]. Disponible à l'adresse : https://www.researchgate.net/publication/225082107_Allelopathic_effects_of_Rumex_obtusifolius_leaf_extracts_against_native_grassland_species.

ZARINA, Livija, GEROWITT, Barbel, MELANDER, Bo, SALONEN, Jukka, KRAWCZUK, Roman et VERWIJST, Teo, 2015. Crop diversification for weed management in organic arable cropping systems. In : *Environment. Technology. Resources. Proceedings of the International Scientific and Practical Conference*. 2015. Vol. 2, p. 333-336. DOI 10.17770/etr2015vol2.274.

SITOGRAPHIE

¹ITAB, 2018. ITAB. In : *ITAB [en ligne]*. 2018. [Consulté le 28 août 2019]. Disponible à l'adresse : <http://www.itab.asso.fr/programmes/CAPABLE.php>.

²ACTA, LES INSTITUTS TECHNIQUES AGRICOLES, 2017. Des valeurs communes - acta.asso.fr. In : *Acta, les instituts techniques agricoles [en ligne]*. 2017. [Consulté le 27 août 2019]. Disponible à l'adresse : http://www.acta.asso.fr/valeurs_communes.html.

³CEFE, 2019. Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive - CEFE. In : *Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive - CEFE [en ligne]*. 2019. [Consulté le 27 août 2019]. Disponible à l'adresse : <https://www.cefe.cnrs.fr/fr/cefe>.

⁴RMT FLORAD, 2018. Cours : Qui sommes-nous ? In : *RMT Gestion de la Flore Adventice en Grandes Cultures et en Vigne [en ligne]*. 2018. [Consulté le 27 août 2019]. Disponible à l'adresse : <http://www.florad.org/moodle/course/view.php?id=8>.

⁵AGRO-TRANSFERT : RESSOURCES ET TERRITOIRES, 2014. Rumex crépu et à feuilles obtuses : *Rumex crispus*, *Rumex obtusifolius*. In : *Agro-Transfert – Ressources et Territoires [en ligne]*. 2014. 2p. [Consulté le 23 février 2019]. Disponible à l'adresse : <http://www.agro-transfert-rt.org/wp-content/uploads/2016/11/Fiche-rumex.pdf>.

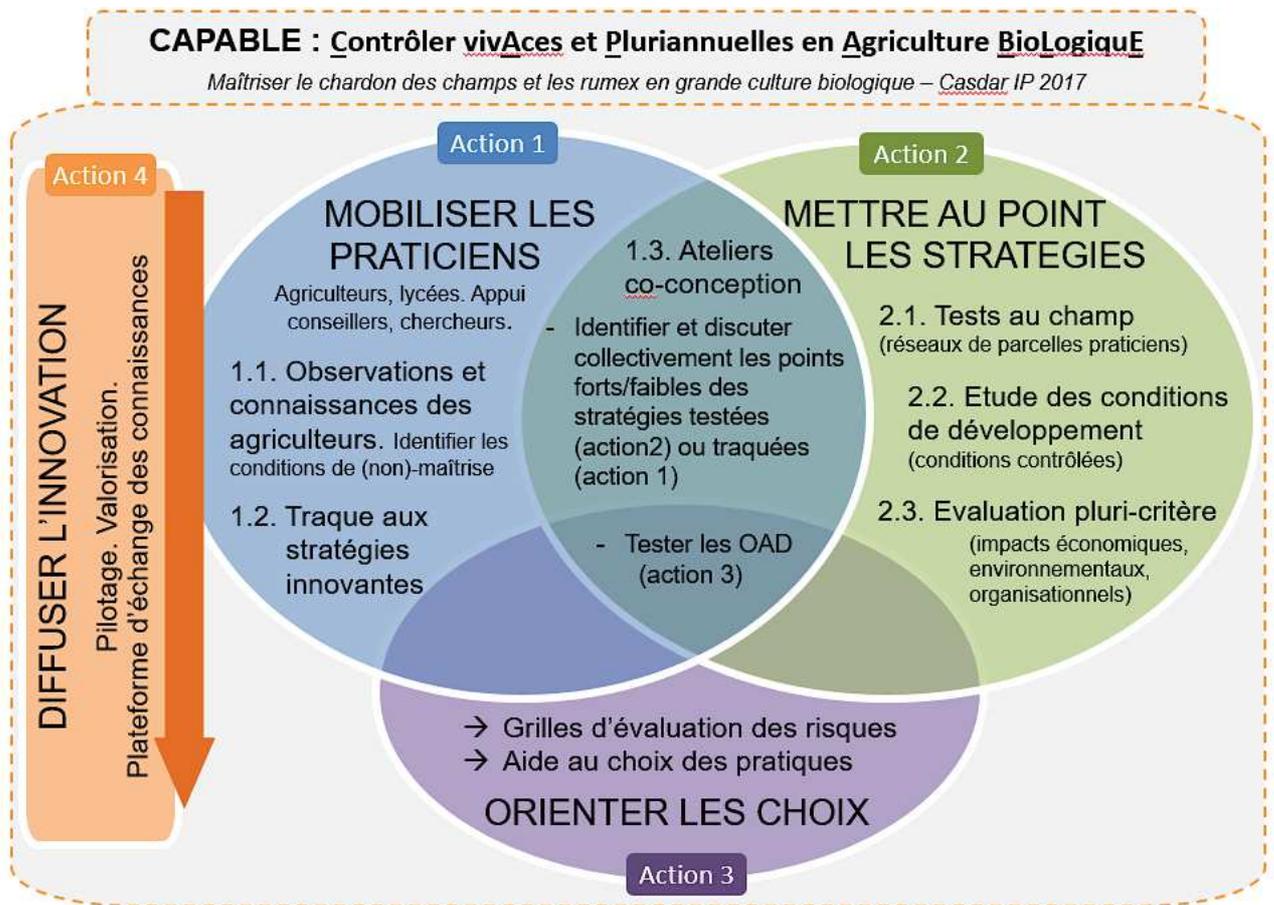
⁶ITAB, 2012. Vivaces pluriannuelles. In : *ITAB [en ligne]* 2012. p. 18-20. [Consulté le 23 février 2019]. Disponible à l'adresse : http://www.itab.asso.fr/downloads/desherb-meca/dm-brochure-adventices_2_vivaces.pdf.

⁷LONCHAMP, J.-P., 2000. *Rumex crispus*. In : *Accueil HYPPA - dijon.inra.fr [en ligne]*. 2000. [Consulté le 20 août 2019]. Disponible à l'adresse : https://www2.dijon.inra.fr/hyppa/photos/rumcr_s1.jpg.

⁸RODRIGUEZ, Alain, 2011. Rumex crépu. In : *Infloweb* [en ligne]. 2011. [Consulté le 9 août 2019]. Disponible à l'adresse : <http://www.infloweb.fr/rumex-crepu>.

⁹ITAB, 2019. CAPABLE : LeProjet. In : *Projet CAPABLE : Espace collaboratif réservé aux partenaires* [en ligne]. 2019. [Consulté le 28 août 2019]. Disponible à l'adresse : <https://wiki.itab-lab.fr/CAPABLE/?LeProjet>.

ANNEXE I : Organisation générale du projet CAPABLE (9Projet CAPABLE : Espace collaboratif réservé aux partenaires, 2019)



ANNEXE II : Tableau de quelques traits fonctionnels importants et à l'étude dans l'analyse du développement de *Rumex crispus* via une approche fonctionnelle

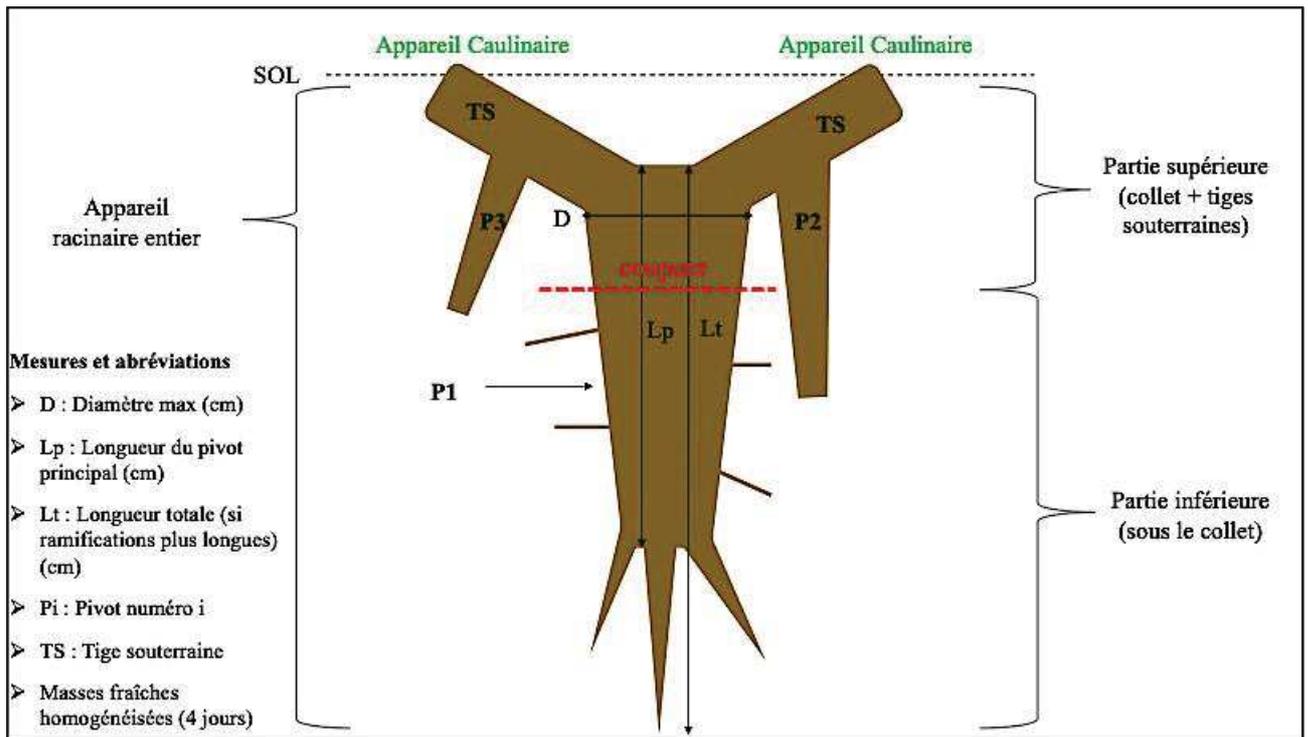
Traits fonctionnels	Signification	Mesure
<p>SSF : Surface Spécifique Foliaire (m²/kg)</p>	<p>Positivement corrélée au RGR (Relative Growth Rate), la surface spécifique foliaire (SSF) est souvent utilisée dans l'analyse de la croissance et du développement des plantes (Pérez-Harguindeguy, 2013).</p> <p>Elle représente la surface foliaire par unité de masse de la plante, corrélée à la capacité d'assimilation de la lumière, dont dépend la photosynthèse. C'est un trait morpho-anatomique qui illustre le compromis entre acquisition et conservation des ressources, d'où le lien avec la croissance de la plante : plus l'acquisition des ressources est importante, plus la croissance est forte. L'acquisition des ressources est représentée par la surface foliaire et leur conservation par la MS de la feuille (Garnier et Navas, 2013).</p>	$\frac{\text{Surface feuille (m}^2\text{)}}{\text{MS feuille (kg)}}$
<p>TMS : Taux de Matière Sèche (mg/g)</p>	<p>Le taux de matière sèche (TMS) correspond à la proportion de matière sèche dans la masse totale de la feuille. Il est lié à la densité des tissus foliaires, qui est le rapport entre la MF et le volume frais de la feuille (Garnier et Navas, 2013). La densité de la feuille est donnée par les caractéristiques de son mésophylle, constitué du parenchyme palissadique et parenchyme lacuneux.</p> <p>Ce trait fonctionnel peut également être utilisé pour étudier la gestion des ressources par la plante (Garnier et Navas, 2013).</p> <p>On observe une corrélation négative entre le TMS et la SSF des feuilles. Le TMS semble également diminuer avec le RGR (Pérez-Harguindeguy, 2013).</p>	$\frac{\text{MS feuille (mg)}}{\text{MF feuille (g)}}$

Traits fonctionnels	Signification	Mesure
<p>LSR : Longueur Spécifique Racinaire (m/g)</p>	<p>La longueur spécifique racinaire (LSR) est l'équivalent de la SSF, mais pour l'appareil racinaire de la plante. Il représente la longueur racinaire par unité de masse de racine (Garnier et Navas, 2013).</p> <p>D'une part, la longueur racinaire totale correspond à une unité standard d'acquisition des ressources. D'autre part, la masse sèche racinaire permet d'interpréter l'investissement des ressources (Pérez-Harguindeguy, 2013). Ainsi, ce trait fonctionnel illustre aussi le compromis entre l'acquisition des ressources et leur gestion. Tout comme la SSF, la LSR est liée à la croissance et au développement de la plante. La corrélation entre ces deux traits fonctionnels est positive (Garnier et Navas, 2013).</p>	$\frac{\text{Longueur racinaire totale (m)}}{\text{MS racinaire (g)}}$

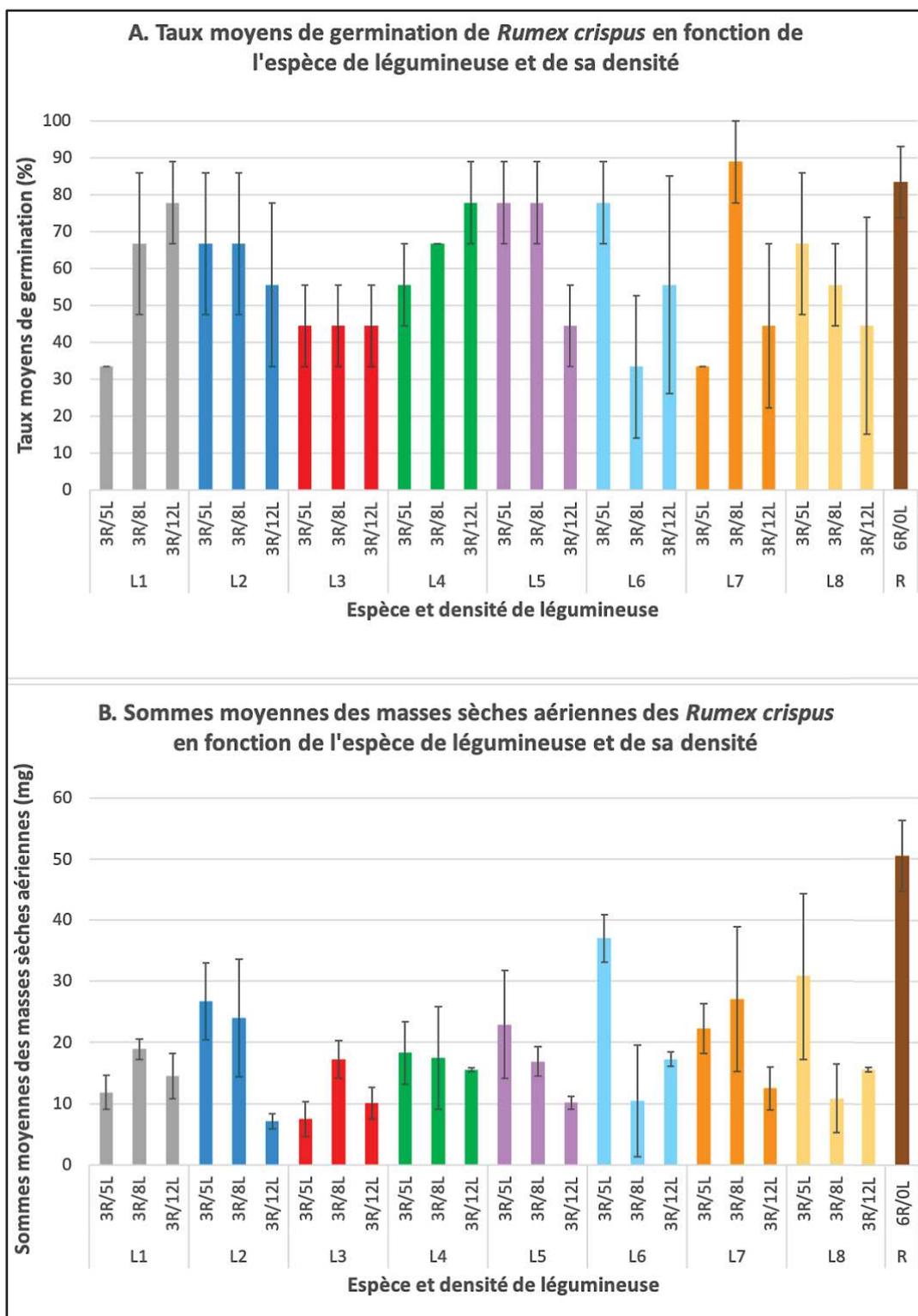
ANNEXE III : Informations supplémentaires sur les parcelles agricoles dont sont issues les populations de graines de *Rumex crispus* étudiées

Populations	Culture				Remarques sur les pratiques agricoles et la présence du rumex
	Année N-3	Année N-2	Année N-1	Année N (2018)	
1	Luzerne	Blé	Petit épeautre	Lentilles	Labour tous les deux ans. Déchaumages en été (outils à pattes d'oie et dents classiques). Présence modérée des rumex depuis plusieurs années.
2	Céréales	Céréales	Féverole de printemps	Triticale de printemps	
3	Luzerne	Luzerne	Luzerne	Blé tendre d'hiver	Parcelle en bio depuis 15 ans. Sol limono-argileux avec risque d'hydromorphie. Sol sensible à la battance. Pas de travail du sol dans la luzerne. Labours occasionnels. Déchaumages réguliers en été 2018 (outils à pattes d'oies). Le rumex s'est fortement développé dans la luzerne.
4	Tournesol	Poids et blé	Pois-chiche	Blé meunier	Travaux superficiels du sol jusqu'à 10 cm à l'aide d'un broyeur, d'un cover-crop et d'un déchaumeur en interculture des années N-2 à N. Labour à 30 cm dans le pois-chiche. Semis combiné avec vibroculteur pour les années N-2 à N. Passages de herse étrille dans le pois-chiche et le blé meunier. Écimage du rumex en juin dans le pois-chiche.
5	Pois et avoine	Tournesol	Épeautre	Épeautre	Travaux superficiels du sol jusqu'à 15 cm en interculture des années N-3 à N à l'aide d'un déchaumeur à disques, d'un cultivateur à pattes d'oie et d'un cover-crop. Des années N-3 à N-1, 1 à 3 faux-semis à la herse rotative, puis semis combiné.

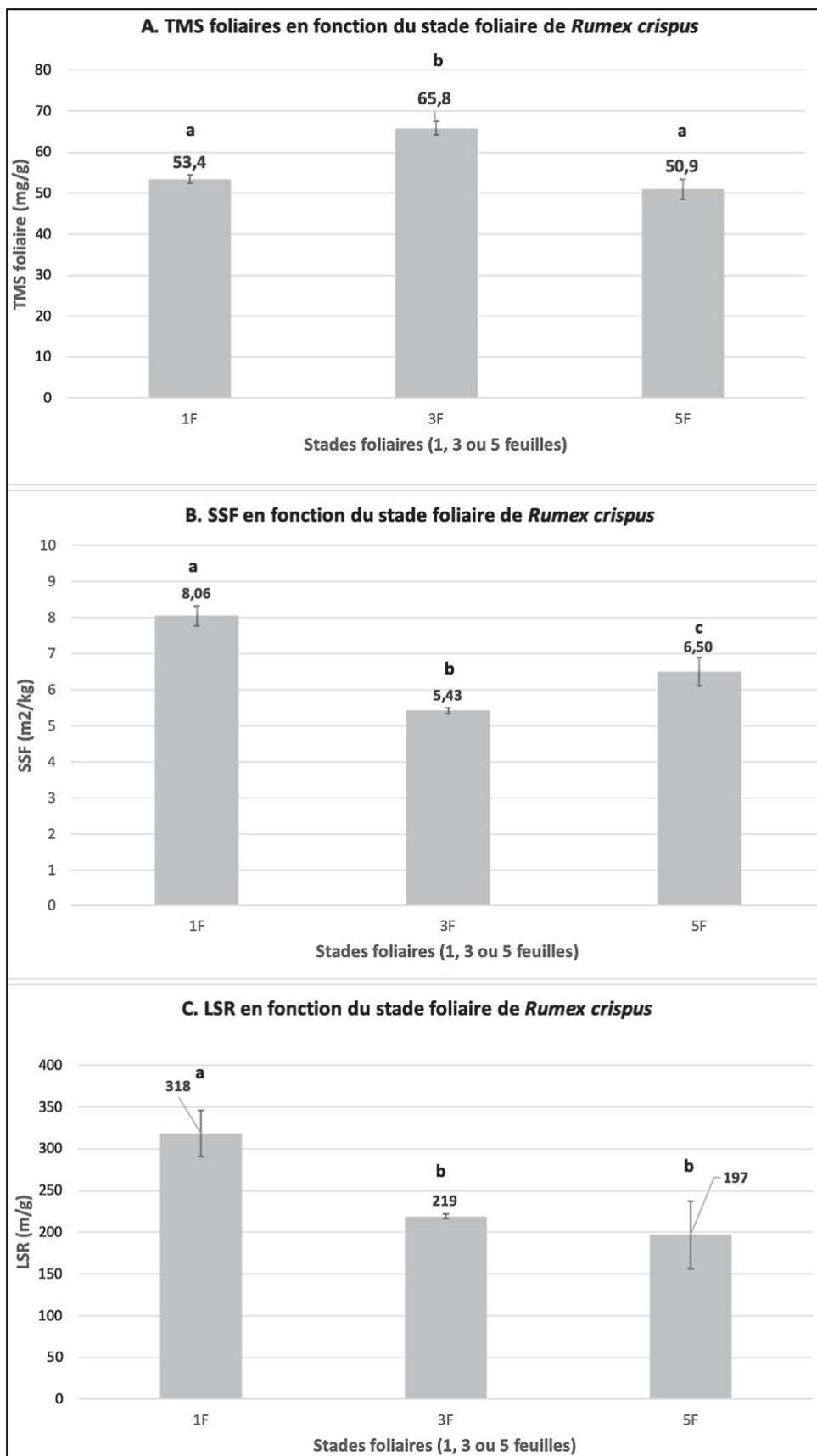
ANNEXE IV : Schéma récapitulatif des mesures effectuées sur les pivots de *Rumex crispus* dans l'étude de la régénération racinaire



ANNEXE V : Taux de germination moyens (A) et moyennes des sommes des masses sèches aériennes (B) des *Rumex crispus* en fonction des espèces ou variétés de légumineuse et de leur densité. Le témoin (six rumex sans légumineuse) n'est pas à comparer directement aux autres modalités pour les masses sèches, puisque les autres modalités ne concernent que trois rumex à chaque fois. Les expériences ont été répétées trois fois (trois réplicats par population). Les erreurs standards correspondent au rapport entre l'écart-type de l'échantillon et la racine carré de sa taille (iR/jL : i *Rumex crispus* / j légumineuses ; R : *Rumex crispus* ; L : Légumineuse (se référer au tableau 4 pour l'identification des espèces et variétés selon les numéros d'attribution))



ANNEXE VI : TMS foliaires en mg/g (A), SSF en m²/kg (B) et LSR en m/g (C) moyens des plantules de *Rumex crispus* selon le stade foliaire. Des lettres différentes indiquent des différences significatives : $p < 0,05$ aux tests post-hoc (annexe VII)



ANNEXE VII : Récapitulatif des tests post-hoc effectués dans l'analyse des traits foliaires et racinaires des plantules de *Rumex crispus*. Les p-values considérées significatives sont surlignées en jaune – 1F : stade 1 feuille ; 3F : stade 3 feuilles ; 5F : stade 5 feuilles ; Pi : population numéro i

Dans ces tests, plus de deux échantillons sont comparés à chaque fois : trois stades ou cinq populations. Ainsi, selon la distribution de la variable à analyser dans chaque échantillon et l'égalité des variances des résidus, des tests de Tukey ou de Kruskal-Wallis sont donc effectués. Le test de Tukey est adapté aux distributions normales de la variable à analyser et aux cas homoscedastiques. Le test de Kruskal-Wallis est plus adapté aux autres cas. Le test de Tukey est également effectué même si le test de Kruskal-Wallis est plus adapté, afin de pouvoir comparer si nécessaire les échantillons deux à deux. Dans ce cas, les p-values sont considérées significatives surtout lorsqu'elles sont assez éloignées du seuil de 5 % pour éviter les erreurs de type I, c'est-à-dire plutôt de l'ordre du 10^{-3} pour les cas hétéroscedastiques et strictement inférieures à 0,04 pour les cas de non-normalité seulement. En effet, la probabilité de faire une erreur de type I est moins grande face à une légère non-normalité que face aux cas hétéroscedastiques.

Tableau des tests post-hoc entre les stades foliaires de plantule :

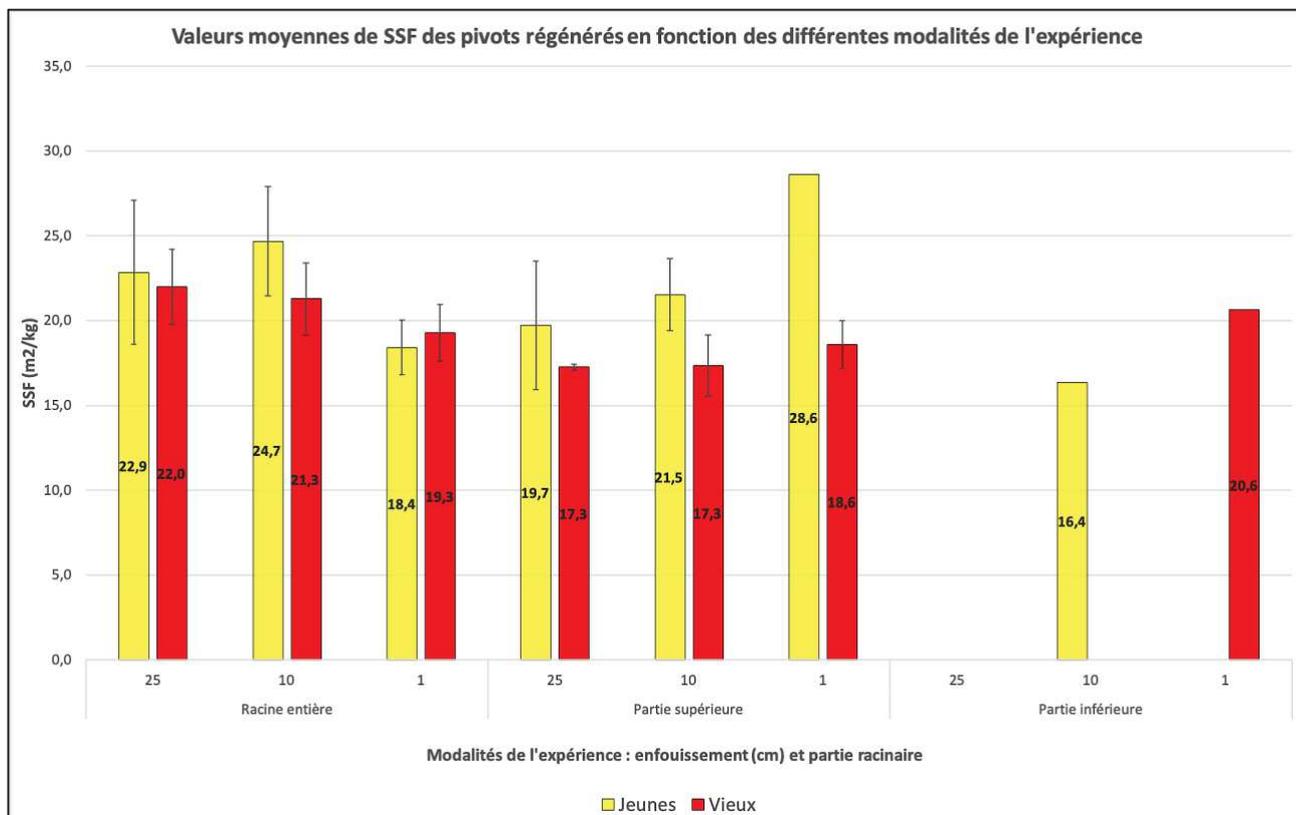
Variables	Tests	P-values
Longueur racinaire totale (cm)	Kruskal-Wallis Tukey	$4,767 \times 10^{-14}$ 3F-1F : 0,223 5F-1F et 5F-3F : $\ll 0,05$
Surface racinaire (cm ²)	Kruskal-Wallis Tukey	$8,182 \times 10^{-14}$ 3F-1F : 0,219 5F-1F et 5F-3F : $\ll 0,05$
Volume racinaire (cm ³)	Kruskal-Wallis Tukey	$5,805 \times 10^{-13}$ 3F-1F : 0,219 5F-1F et 5F-3F : $\ll 0,05$
Diamètre racinaire (mm)	Kruskal-Wallis Tukey	$5,405 \times 10^{-4}$ 3F-1F : 0,311 5F-1F : $1,614 \times 10^{-4}$ 5F-3F : 0,03
TMS foliaire (mg/g)	Kruskal-Wallis Tukey	$8,96 \times 10^{-9}$ 3F-1F : $\ll 0,05$ 5F-1F : 0,506 5F-3F : $\ll 0,05$
SSF (m ² /kg)	Kruskal-Wallis Tukey	$1,602 \times 10^{-9}$ 3F-1F : $\ll 0,05$ 5F-1F : $3,02 \times 10^{-5}$ 5F-3F : $1,187 \times 10^{-5}$

Variables	Tests	P-values
LSR (m/g)	Kruskal-Wallis Tukey	2,118 x 10 ⁻⁴ 3F-1F : 0,001 5F-1F : 6,744 x 10 ⁻⁴ 5F-3F : 0,810
Rapport entre MS caulinaire et MS racinaire	Kruskal-Wallis Tukey	0,007 3F-1F : 0,004 5F-1F : 0,299 5F-3F : 0,198
Rapport entre surface de la dernière feuille développée et surface racinaire	Tukey	3F-1F : 0,343 5F-1F : 6,460 x 10 ⁻⁴ 5F-3F : 0,037

Tableau des tests post-hoc entre les populations de plantule :

Variables	Tests	P-values
Longueur racinaire totale (cm)	Kruskal-Wallis	0,555
Surface racinaire (cm ²)	Kruskal-Wallis	0,503
Volume racinaire (cm ³)	Kruskal-Wallis	0,656
Diamètre racinaire (mm)	Tukey	> 0,05 dans toutes les comparaisons 2 à 2 entre populations
TMS foliaire (mg/g)	Tukey	>> 0,05 dans toutes les comparaisons 2 à 2 entre populations
SSF (m ² /kg)	Tukey	>> 0,05 dans toutes les comparaisons 2 à 2 entre populations
LSR (m/g)	Kruskal-Wallis	0,290
Rapport entre MS caulinaire et MS racinaire	Kruskal-Wallis	0,148
Rapport entre surface de la dernière feuille développée et surface racinaire	Kruskal-Wallis Tukey	0,003 P2-P1 : 0,002

ANNEXE VIII : Valeurs moyennes de SSF (m^2/kg) des pivots dans chaque modalité de l'expérience de régénération racinaire de *Rumex crispus*. Les barres d'erreurs correspondent aux erreurs standards : rapport entre l'écart-type de l'échantillon et la racine carrée de sa taille. L'échantillon correspond aux cinq individus de la modalité considérée



ANNEXE IX : Récapitulatif des tests post-hoc effectués dans l'analyse de la performance et de la croissance des individus régénérés dans l'expérience de régénération racinaire de *Rumex crispus*

La même méthode que dans l'annexe VII est utilisée pour ces tests. Parfois, exactement deux échantillons sont comparés. Dans ces cas, le test de Student peut aussi être utilisé à la place du test de Tukey si les échantillons sont homoscedastiques et suivent une loi normale.

Variables	Tests	P-values
SSF (m ² /kg)	Kruskal-Wallis	Entre les coupes racinaires : 0,306
	Student	Entre les âges : 0,157
	Tukey	>> 0,05 entre toutes les profondeurs en comparant 2 à 2
TMS foliaire (mg/g)	Tukey	>> 0,05 entre toutes les coupes racinaires en comparant 2 à 2
	Tukey	Entre les âges : 0,003
	Tukey	> 0,05 entre toutes les profondeurs en comparant 2 à 2

Nom et Prénom de l'auteur : **Dusserre Clément**

Titre du mémoire : **Comprendre les conditions de développement de *Rumex crispus* via une approche fonctionnelle, en vue de sa gestion en agriculture biologique**

École d'inscription : **Agrocampus Ouest**

Lieux du stage : Acta Baziège, Station Inter-Instituts, 6 Chemin de la Côte Vieille, 31450 Baziège, France ; UMR CEFE 5175, Campus du CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier, France

RÉSUMÉ

Les adventices sont très problématiques et nuisibles en agriculture biologique. C'est le cas des rumex (*Rumex crispus* et *Rumex obtusifolius*), présents en grandes cultures biologiques partout en France. Le projet CAPABLE, piloté par l'ITAB et auquel l'Acta et le CEFE participent, cherche à trouver des méthodes de lutte innovantes contre ces adventices. Lors de ce stage, nous avons étudié en conditions contrôlées trois étapes clés du cycle de développement de *Rumex crispus* : la germination, le développement des plantules et la régénération racinaire au stade adulte. Les résultats ont montré que la germination était favorisée la lumière et les changements de température, mais défavorisée par l'enfouissement. L'interaction avec des légumineuses n'a montré aucun effet. Le développement des plantules est ensuite rapide et important, surtout au niveau racinaire. La régénération des pivots de rumex est essentiellement assurée par la partie racinaire supérieure. Les parties racinaires inférieures n'ont presque pas régénéré. Plus les pivots sont enfouis profondément, plus la régénération prend du temps. Cependant, la profondeur d'enfouissement, la coupe racinaire, l'âge des pivots ou la masse racinaire initiale n'ont pas montré énormément d'influence sur le développement des individus régénérés. Seul le temps de régénération pourrait donner un avantage compétitif par rapport à la culture. De cela, des idées de lutte agronomique ont pu être proposées.

Mots-clés : Gestion des adventices – Adventices vivaces – *Rumex crispus* – *Rumex obtusifolius* – Traits fonctionnels

ABSTRACT

Weeds constitute a great issue and are very damaging in organic farming. Rumex (*Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*), which are found in field crops all around France, are a good example. The CAPABLE project, run by the ITAB with the participation of the Acta and the CEFE, aims to find innovative alternative strategies against those weeds. During this internship, three key stages of *Rumex crispus* development cycle were studied under controlled conditions: germination, seedlings development and root regeneration at the adult stage. Results showed that germination was favored by light and alternating temperatures, but unfavored by burial. Interactions with leguminous had no effect whatsoever. Seedlings growth is then fast and significant, especially for the roots. Roots regeneration is essentially insured by the root collar. Parts of the roots under it have almost not regenerated. Time of regeneration is increased by burial depth. However, burial depth, type of fragmentation, taproots age or initial root system mass have not greatly influenced the development of regenerated individuals. But, time of regeneration might provide some advantage for the competition towards the crop. According to these results, agronomic control strategies have been proposed.

Keywords: Weed management – Perennial weeds – *Rumex crispus* – *Rumex obtusifolius* – Functional traits