

Article

« Facteurs impliqués dans la levée des mauvaises herbes au champ »

M.L. Leblanc, D.C. Cloutier, G.D. Leroux et C. Hamel

Phytoprotection, vol. 79, n° 3, 1998, p. 111-127.

Pour citer cet article, utiliser l'information suivante :

URI: <http://id.erudit.org/iderudit/706140ar>

DOI: 10.7202/706140ar

Note : les règles d'écriture des références bibliographiques peuvent varier selon les différents domaines du savoir.

Ce document est protégé par la loi sur le droit d'auteur. L'utilisation des services d'Érudit (y compris la reproduction) est assujettie à sa politique d'utilisation que vous pouvez consulter à l'URI <https://apropos.erudit.org/fr/usagers/politique-dutilisation/>

Érudit est un consortium interuniversitaire sans but lucratif composé de l'Université de Montréal, l'Université Laval et l'Université du Québec à Montréal. Il a pour mission la promotion et la valorisation de la recherche. Érudit offre des services d'édition numérique de documents scientifiques depuis 1998.

Pour communiquer avec les responsables d'Érudit : info@erudit.org

Facteurs impliqués dans la levée des mauvaises herbes au champ

Maryse L. Leblanc¹, Daniel C. Cloutier², Gilles D. Leroux³
et Chantal Hamel⁴

Reçu 1998-11-02; accepté 1999-05-07

PHYTOPROTECTION 79 : 111-127

La levée des mauvaises herbes au champ est le résultat du bris de la dormance des graines, de leur germination et de la croissance du germe jusqu'à la surface du sol. Une revue de ces conditions et des facteurs qui les influencent fait l'objet de cette étude. Des levées importantes à certaines périodes de l'année démontrent que les graines enfouies dans le sol sont, au cours de ces périodes, dans un état physiologique favorable à leur germination. Cependant, les semences ne sont pas toujours aptes à germer et passent par des états d'inhibition: dormance ou quiescence. Plusieurs facteurs environnementaux et souvent une combinaison de ceux-ci peuvent déclencher la germination. Les trois principaux facteurs qui ont été identifiés comme ayant des répercussions majeures sur la germination des graines sont la température, l'humidité et la lumière. Comme la levée est issue de la germination, il est souvent difficile de dissocier les facteurs qui régissent chacune d'elles. En effet, dès que la graine a germé, le processus de levée débute. La levée est aussi affectée par les conditions environnant la croissance du germe, et ce, jusqu'à ce qu'il atteigne la surface du sol. En climat tempéré, au printemps, la levée est principalement modulée par la température, l'eau et l'état physique du sol. Le sol constitue une barrière physique que le germe doit franchir pour atteindre la surface du sol. La croûte qui se forme parfois à la surface du sol peut être aussi une entrave à la levée. L'état de dormance des graines et les conditions climatiques requises pour la germination et la levée diffèrent d'une espèce à l'autre, compliquant ainsi les généralisations qui pourraient être faites du patron d'émergence des mauvaises herbes dans un champ.

[Factors involved in emergence of weeds in the field]

Weed emergence in the field results from breaking of seed dormancy, seed germination and growth of the seedling to the soil surface. This work

-
1. Institut de recherche et de développement en agroenvironnement, C.P. 480, Saint-Hyacinthe (Québec), Canada J2S 7B8
 2. Institut de malherbologie, C.P. 222, Sainte-Anne-de-Bellevue (Québec), Canada H9X 3R9
 3. Département de phytologie, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation. Université Laval, Québec (Québec), Canada G1K 7P4
 4. Département des sciences des ressources naturelles, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'environnement. Campus Macdonald de l'Université McGill, 21 111, chemin Lakeshore, Sainte-Anne-de-Bellevue (Québec), Canada H9X 3V9

reviews the factors that affect these mechanisms. Flushes of weed emergence during certain time periods demonstrate that buried seeds are in a physiological state favorable to germination. However, seeds are not always able to germinate as they may be dormant or quiescent. Several environmental factors or their combination can initiate germination. The three main factors that have been identified as being the most important for seed germination are temperature, moisture, and light. Since emergence is closely tied to germination, it is often difficult to separate the factors affecting each process. Weed emergence is initiated as soon as the seed germinates. Emergence is also influenced by factors affecting seedling growth until it reaches the soil surface. In temperate regions, in the spring, weed emergence is mainly affected by temperature, water and soil physical state. In order to reach the soil surface, the weed seedling must pass through a soil layer which constitutes a physical barrier. Soil crust can also be an obstacle to weed emergence. Seed dormancy and the environmental conditions required for germination and growth vary from species to species and complicate any generalisations that could be made concerning the pattern of emergence of weeds in a given field.

INTRODUCTION

La levée des mauvaises herbes a été étudiée depuis le début du siècle et a fait l'objet de nombreuses recherches. Cependant, les mécanismes impliqués dans ce processus sont complexes et les interactions qui en découlent limitent notre compréhension du phénomène. Ainsi, il est difficile de prévoir avec exactitude à quel moment et sous quelles conditions la levée des mauvaises herbes surviendra au champ. Il n'en reste pas moins que le moment de la levée des mauvaises herbes, sa durée et sa composition floristique demeurent toujours des préoccupations agronomiques importantes (Harvey et Forcella 1993; Roberts et Potter 1980; Stoller et Wax 1973). Ils peuvent, dans certains cas, influencer le choix des cultures ou des dates de semis (Harvey et Forcella 1993). Lorsqu'il n'existe pas de moyens de répression efficaces et résiduels pour la saison et que les caractéristiques de croissance et de maturation de la culture le permettent, un semis après la levée maximale des mauvaises herbes minimisera les risques de perte causée par la compétition de ces dernières (Leblanc et Cloutier 1996). Par ailleurs, la connaissance de la périodicité d'émergence des adventices pourrait permettre d'optimiser

le moment d'intervention chimique ou physique et faciliter ainsi la gestion des mauvaises herbes (Bond et Baker 1990).

La levée, issue de la germination, est intimement liée à celle-ci. D'ailleurs, il est souvent difficile de dissocier les facteurs qui régissent chacune d'elles. La germination résulte d'une transformation physiologique interne de la graine suite à une exposition à certaines conditions alors que le processus de la levée débute après que la graine ait germé et dure jusqu'à ce qu'elle ait atteint la surface du sol. La levée des mauvaises herbes correspond, pour l'agriculteur ou l'agronome, à l'apparition des premiers organes végétatifs visibles tels que les cotylédons ou les premières feuilles (Jauzein 1986). Lorsque les graines sont à la surface du sol, la germination et l'émergence sont soumises aux mêmes conditions et les deux processus peuvent être confondus. Par contre, les graines enfouies plus profondément ne sont pas nécessairement soumises aux mêmes conditions de germination et de levée. Sous ces conditions, la proportion de graines qui germe est généralement plus élevée que la proportion de graines qui atteint la surface du sol et émerge (Cloutier *et al.* 1996; Stoller et Wax 1973). Les graines doivent se trouver dans des conditions compatibles avec leurs

exigences de germination et de croissance pour lever au champ.

Nous présenterons ici une revue des conditions et des facteurs qui peuvent influencer la levée des mauvaises herbes au champ (fig. 1). L'objectif de cet article n'est pas de réviser les processus de germination ou de croissance qui ont fait l'objet de nombreuses publications. Le but n'est pas non plus de réviser les modèles de prédiction de levée des mauvaises herbes mais plutôt d'approfondir la compréhension du phénomène de la levée car ce n'est qu'une très faible proportion de graines qui émerge après germination.

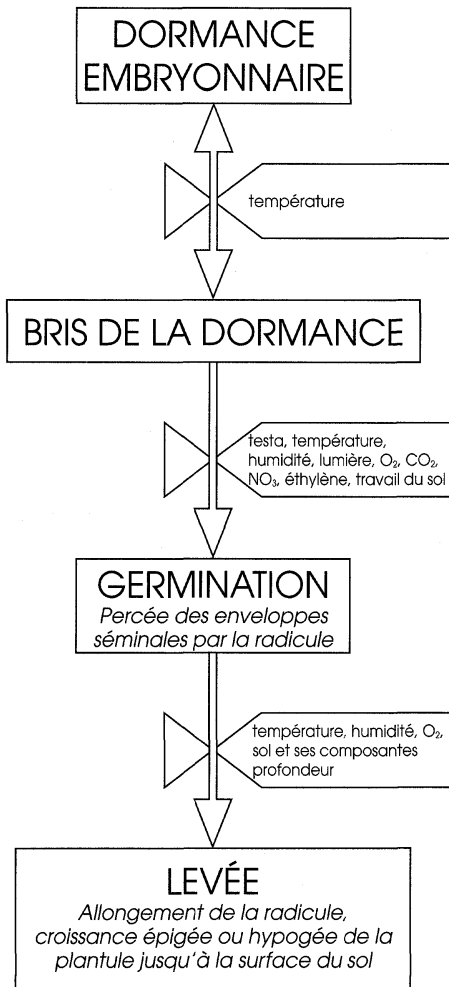


Figure 1. Principaux facteurs affectant la levée des mauvaises herbes

ÉTAT PHYSIOLOGIQUE DE LA GRAINE

La levée des mauvaises herbes est beaucoup plus importante à certaines périodes de l'année qu'à d'autres. On peut en déduire qu'au cours de ces périodes, les graines enfouies sont dans un état physiologique favorable à leur germination. Cependant, les semences ne sont pas toujours aptes à germer et passent par des états d'inhibition (Jauzein 1986; Popay *et al.* 1995).

Dormance

La dormance est un état des graines causé par des conditions climatiques ou physiologiques qui empêchent leur germination. Il existe plusieurs types de dormance mais leur définition ne fait pas l'unanimité de tous les chercheurs. Crocker (1916) a introduit la notion de dormance primaire et secondaire. La dormance primaire caractérise les graines qui, lorsque fraîchement tombées du plant-mère, ne germent pas. Harper (1957) a qualifié ce phénomène de dormance innée: les graines sont nées dormantes. Lorsqu'il y a levée de la dormance primaire, la graine peut germer ou entrer en dormance secondaire si elle est exposée à certaines conditions non propices à sa germination (Crocker 1916).

Harper (1957) a distingué deux autres types de dormance: induite et forcée. La dormance induite survient lorsque la graine entre en dormance à la suite d'une exposition à certaines conditions. Cette appellation est ambiguë puisqu'elle fait référence autant à la dormance secondaire qu'à la dormance primaire qui, elle aussi, peut être induite par une exposition du plant-mère à certaines conditions environnementales (Karssen 1982). Cette dormance est endogène et peut être interrompue par des stimuli externes appropriés. La dormance forcée (ou la quiescence qui est un terme plus approprié), de type exogène, est imposée par la présence ou l'absence de certains facteurs environnementaux. Lorsque ces conditions sont levées, la germination des graines se produit. Les graines dormantes, enfouies dans le sol, peuvent être sous l'influence de l'un ou

l'autre de chacun de ces types de dormance. Elles peuvent également passer d'un type de dormance à un autre (Benoit et Lemieux 1987). Par ailleurs, nous croyons comme certains auteurs que le terme de dormance ne devrait pas être confondu avec l'absence de facteurs requis pour provoquer la germination, c'est-à-dire la quiescence. Il devrait être réservé uniquement aux phénomènes physiologiques survenant à l'intérieur même de la graine et empêchant toute activité de croissance de l'embryon (dormance embryonnaire) (Vleeshouwers *et al.* 1995).

La dormance serait un trait d'adaptation qui permet d'optimiser, à l'intérieur d'une population de graines, la distribution de la germination à travers le temps. Elle est cyclique et influencée par les changements saisonniers (Egley 1986a). La majorité des graines d'une population donnée d'une espèce appartenant à la catégorie des annuelles d'été est non dormante au printemps, puisqu'une germination à cette période de l'année permet normalement à la plante de compléter son cycle. Par contre, dans une population donnée d'une espèce appartenant à la catégorie des annuelles d'automne, la proportion de graines non dormantes est supérieure au cours de l'été. Le cycle engendré par la dormance et la non dormance des graines semble en grande partie responsable du patron d'émergence des mauvaises herbes (Popay *et al.* 1995).

Bris et induction de la dormance

Plusieurs études reconnaissent que la température est le principal facteur qui influence le bris de la dormance embryonnaire (Bouwmeester et Karssen 1993b; Egley 1986b; Karssen 1982; Vleeshouwers *et al.* 1995). La dormance des annuelles d'été est brisée par des basses températures survenant habituellement durant l'hiver alors que le bris de la dormance des annuelles d'automne nécessite des températures élevées (Baskin et Baskin 1989). On a déjà évoqué que des températures extrêmes pourraient agir au niveau des cellules de l'embryon et détruire la structure cellulaire organisée qui fait obstacle à la germination (Côme 1975). Il est aussi probable que des régulateurs de

croissance soient impliqués dans la dormance embryonnaire et que les températures modifient un certain rapport entre des inhibiteurs et des stimulateurs de croissance. Le mode d'action et le rôle physiologique de ces substances ont été discutés dans plusieurs articles et ne seront pas présentés ici (Ellis *et al.* 1997; Kigel et Galili 1995).

Le facteur température est souvent difficile à interpréter puisqu'il joue également un rôle important dans le processus de la germination. Le cycle de la dormance/non-dormance chevauche le cycle saisonnier des températures et même s'il y a bris de la dormance, la graine ne germera pas nécessairement si ses besoins en température ne sont pas rencontrés (Benech-Arnold et Sánchez 1995; Egley 1995).

D'autres facteurs comme la lumière, l'humidité du sol et les nitrates ont également été mentionnés comme étant impliqués dans le bris de la dormance. Par contre, certaines études rapportent que ces facteurs n'influencent pas le cycle saisonnier de la dormance embryonnaire des graines (Vleeshouwers *et al.* 1995). Par ailleurs, tous ces facteurs sont reconnus comme stimulant la germination (Vincent et Roberts 1977). Peu d'études font la distinction entre le bris de la dormance et la stimulation de la germination ou entre l'induction de la dormance et l'inhibition de la germination. On appelle inhibition de germination tout phénomène qui s'oppose à la germination d'un embryon non dormant (Côme 1975). À la différence de la dormance, l'inhibition disparaît si l'on supprime le facteur inhibiteur. Beaucoup d'entre elles sont dues aux enveloppes de la semence: inhibitions tégumentaires (résistance physique, imperméabilité à l'eau, aux gaz, photosensibilité de l'enveloppe) (Stabell *et al.* 1998). D'autres sont reliés à la présence, dans le milieu, de conditions climatiques inadéquates ou de substances inhibitrices de germination (Côme 1975).

On rapporte qu'une inhibition prolongée a souvent pour conséquence l'induction d'une dormance embryonnaire (Côme 1975). Par contre, il peut

y avoir induction de la dormance même lorsque que les conditions sont favorables à la germination (Vleeshouwers *et al.* 1995). Les mécanismes et les facteurs impliqués dans le processus de la dormance demeurent un sujet controversé. Selon Forcella *et al.* (1997), la dormance de graines d'annuelles peut être induite en moins d'une journée par l'exposition de celles-ci à des températures élevées (35°C). Ils rapportent aussi que plusieurs autres variables microclimatiques telles que le potentiel hydrique, la concentration en CO₂ ou en O₂ peuvent provoquer la dormance. Par contre, selon Vleeshouwers *et al.* (1995), les mécanismes de dormance et de germination n'entrent pas en compétition parce que l'induction de la dormance de graines enfouies prend plusieurs mois alors que la germination est complétée en quelques jours. Ces auteurs ont démontré aussi que les changements cycliques de la dormance au cours de la saison étaient uniquement reliés à la température du sol.

GERMINATION

La germination survient chez les graines non dormantes. Elle débute par une activité métabolique dans la semence qui se traduit par la croissance de l'embryon et de la percée des enveloppes séminales par la radicule et se termine avec le début de l'allongement de la radicule (Côme 1975; Vleeshouwers 1997). Plusieurs facteurs environnementaux et souvent une combinaison de ceux-ci peuvent déclencher la germination. Les trois principaux facteurs qui ont été identifiés comme ayant des répercussions majeures sur la germination des graines sont la température, l'humidité et la lumière (Hilton 1985a; Zimdahl *et al.* 1988). L'importance relative de ces facteurs varie considérablement entre les régions et les pays et peut aussi changer selon l'évolution du climat au cours de la saison (Baskin et Baskin 1990; Håkansson 1992; Longchamp *et al.* 1984). Par exemple, dans une région à climat froid, la température est un facteur critique pour déterminer le moment de la germination des mauvaises herbes. Par

contre, dans les tropiques, l'humidité est un facteur de plus grande importance puisque à cet endroit, l'eau peut devenir un facteur limitatif plus sévère (Hilton 1985a). Sans négliger l'effet possible d'autres éléments du milieu, nous voulons souligner dans les sections qui suivent l'importance de la température, de la lumière et de l'humidité sur la germination.

Température

La température joue un rôle important dans le processus d'initiation de la germination des mauvaises herbes. À chaque printemps, en zone tempérée, il y a une levée de plantules qui est associée à l'augmentation de la température du sol. Comme la température a une grande influence sur la vitesse des réactions chimiques, on pense généralement que la germination est stimulée par une augmentation de température (Côme 1975). Il semble que chaque plante a sa propre température de base en dessous de laquelle il n'y a aucune croissance. Il existe aussi une température maximum au-dessus de laquelle la germination cesse. Le tableau 1 regroupe quelques espèces que l'on retrouve au Québec et dont les exigences thermiques de germination ont été citées dans la littérature. Ces seuils de températures de germination nous donnent l'intervalle auquel la mauvaise herbe peut germer. Ils pourraient éventuellement être intégrés dans un modèle de prédiction de levée. Les températures minimales de germination peuvent aussi être utilisées pour calculer l'accumulation des degrés-jours (DJ) comme on le fait pour les cultures. En 1966, King a suggéré l'existence possible d'une relation entre les unités thermiques accumulées et la date d'émergence initiale de chaque espèce de mauvaises herbes. Stoller et Wax (1973) ont expérimenté cette relation et ont trouvé peu de corrélation entre l'accumulation d'unités thermiques et l'émergence des mauvaises herbes lorsque la température de base pour les mauvaises herbes était 10°C. Par contre, Forcella (1992) a démontré que le taux de levée de la sétaire jaune (*Setaria glauca* (L.) Beauv.), du chénopode blanc (*Chenopodium album* L.) et de l'amarante à racine rouge

Tableau 1. Températures de germination de différentes espèces de mauvaises herbes

Espèce	Température (°C minimum)			Références
	Minimum	Optimum	Maximum	
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	7-20	30-40	40	Andersen 1968; Chu <i>et al.</i> 1978; Everson 1949; Kigel <i>et al.</i> 1977; Lauer 1953; Wiese et Binning 1987
<i>Ambrosia trifida</i> L.	8	10-24	41	Abul-Faith et Bazzaz 1979
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medic	2-5	–	20-30	Lauer 1953; Popay et Roberts 1970
<i>Chenopodium album</i> L.	2-6	20-25	35-45	Andersen 1968; Bouwmeester et Karssen 1993a; Chu <i>et al.</i> 1978; Harvey et Forcella 1993; Henson 1970; Holm <i>et al.</i> 1977; Lauer 1953; Murdoch <i>et al.</i> 1989; Saini <i>et al.</i> 1985; Wiese et Binning 1987
<i>Chenopodium glaucum</i> L.	20	35	40	Lauer 1953
<i>Chenopodium polyspermum</i> L.	20	40	–	Lauer 1953
<i>Chenopodium rubrum</i> L.	25	40	40	Lauer 1953
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	13-20	30-40	35-40	Lauer 1953; Toole et Toole 1941
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) Beauv.	7-20	30-35	45	Andersen 1968; Lauer 1953; Ogg et Dawson 1984; Rahn <i>et al.</i> 1968; Wiese et Binning 1987
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.	20	35	40	Lauer 1953
<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	2-5	13	20	Lauer 1953
<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.	25	35	35	Lauer 1953
<i>Matricaria maritima</i> L.	2-5	20	35	Lauer 1953
<i>Panicum miliaceum</i> L.	6,9	–	–	Wiese et Binning 1987
<i>Plantago major</i> L.	20	25-35	–	Deschênes et Moineau 1972; Lauer 1953
<i>Poa annua</i> L.	2-5	7-35	35	Lauer 1953
<i>Polygonum aviculare</i> L.	–	25-35	–	Lauer 1953; York et Lewis 1976
<i>Polygonum convolvulus</i> L.	2-5	2-5	30	Lauer 1953
<i>Polygonum persicaria</i> L.	15-25	35	35	Bouwmeester et Karssen 1992; Lauer 1953
<i>Polygonum lapathifolium</i> L.	2-10	40	10-40	Lauer 1953; Roberts et Neilson 1980
<i>Portulaca oleracea</i> L.	–	20-35	–	Egley 1974; Everson 1949
<i>Senecio vulgaris</i> L.	7	25	35	Lauer 1953; Popay et Roberts 1970
<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.	7	20-30	40	Lauer 1953
<i>Sinapis arvensis</i> L.	2-5	7	20-30	Lauer 1953
<i>Sisymbrium officinale</i> (L.) Scop.	16	–	–	Bouwmeester et Karssen 1993b
<i>Sonchus arvensis</i> L.	25	40	30	Lauer 1953
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	7	35	35	Lauer 1953
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	–	–	30	Lauer 1953
<i>Spergula arvensis</i> L.	2-5	13-25	35	Karssen <i>et al.</i> 1988; Lauer 1953; New 1961
<i>Stellaria media</i> (L.) Cyrillo	2-5	12-20	30	Lauer 1953; Roberts et Lockett 1975
<i>Taraxacum officinale</i> Weber	–	15	–	Turkington et Franko 1980
<i>Thlaspi arvense</i> L.	1-5	28-30	32	Baskin et Baskin 1989; Lauer 1953

(*Amaranthus retroflexus* L.) était lié de façon parabolique aux DJ de croissance en avril mais seulement sur une base comparative entre des régions géographiquement éloignées. Fidanza *et al.* (1996) ont fait le calcul des DJ avec une température de base de 12°C pour la digitale astringente (*Digitaria ischaemum* (Schreb.) Muhl.). Ils ont établi que le calcul des DJ avec la température du sol à 2,5 cm de profondeur donnait la meilleure corrélation. La première levée de la digitale se situait entre 42 et 78 DJ mais la majorité de la levée a eu lieu entre 140 et 230 DJ.

Le concept des unités thermiques ou des DJ pourrait être une avenue intéressante pour prédire la première levée de mauvaises herbes au printemps mais elle semble être liée intimement à l'espèce et peut-être même aux écotypes et biotypes. L'accumulation des DJ de croissance des mauvaises herbes est beaucoup moins précise pour prédire l'émergence des mauvaises herbes que celle des cultures à cause de la variabilité dans les classes d'âge des graines de mauvaises herbes, des caractéristiques de la dormance, de la distribution spatiale et des exigences de germination différentes incluant des seuils de températures de germination qui varient entre les espèces mais aussi parfois à l'intérieur de la même espèce de mauvaises herbes (Mulugeta et Stoltenberg 1997b). L'origine, le moment de la récolte des graines et leur manipulation peuvent aussi avoir une influence sur leurs exigences subséquentes de germination.

La recherche s'est aussi orientée vers l'étude d'alternance de températures puisque ce phénomène se retrouve en conditions naturelles où les graines subissent obligatoirement des variations thermiques quotidiennes. Plusieurs auteurs rapportent une augmentation de germination suite à différentes fluctuations de températures avec certaines espèces de mauvaises herbes (Baskin et Baskin 1980, 1986, 1987; Cross 1931; Egley 1986b; Everson 1949; Martinez-Ghersa *et al.* 1997; Popay et Roberts 1970; Roberts 1981; Saini *et al.* 1985; Staniforth et Cavers 1979; Sung *et al.* 1987; Taylorson et Hendricks 1972;

Thompson *et al.* 1977; Toole et Toole 1941; Wagenvoort et Van Opstal 1979; Watanabe 1981; Wesson et Wareing 1969; Willemsen 1975). Il semble que des températures alternées, basse la nuit et plus élevée le jour, agiraient au niveau des cellules de l'embryon et pourraient modifier une structure cellulaire organisée qui fait obstacle à la germination et surmonter l'action d'inhibiteurs (Côme 1975). Les fluctuations de températures peuvent se substituer au besoin de lumière de nombreuses semences (Côme 1975). Les températures alternées jouent un rôle plus important lorsque les graines se retrouvent à la surface ou dans les premiers cm du sol (Martinez-Ghersa *et al.* 1997). Cependant, il est très difficile de reproduire la réalité du champ puisque les maxima et minima de température évoluent de façon journalière et sont difficilement prévisibles.

La température demeure un facteur important de la germination et conséquemment, de la levée des mauvaises herbes au champ. Mais, comme on a pu le constater, elle n'est pas le seul facteur à être considéré. Dans plusieurs cas, la température pourrait être utilisée efficacement pour prédire et expliquer une partie de la levée lorsque les conditions le permettent.

Humidité

La présence d'une humidité adéquate est un facteur important qui déterminera le moment de levée des mauvaises herbes (Roberts et Potter 1980). Les graines doivent s'imbiber avant de germer. Dans les sols très secs, les graines de certaines espèces peuvent demeurer viables et ne germer que lorsque l'humidité est suffisante. Le taux d'humidité dans le sol a une influence majeure sur l'ampleur et la nature de la levée des mauvaises herbes (Cavers et Benoit 1989). Ainsi, les fluctuations du taux d'humidité dans le sol avec des cycles d'hydratation et de déshydratation favorisent une germination plus importante (Egley 1986a). Par exemple, les sols sableux qui ont généralement une plus grande fluctuation d'humidité que les limons argileux ont aussi une levée plus importante de

mauvaises herbes (Colosi *et al.* 1988; King 1966; Vincent et Cavers 1978). La croûte qui se forme à la surface des sols argilo-limoneux offre une résistance physique à la levée qui diminue avec la réhumidification du sol. Par ailleurs, les sols très humides ont généralement moins d'émergence de plantules (Pareja et Staniforth 1985).

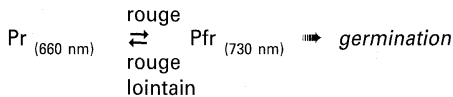
Plusieurs recherches ont démontré l'importance de la pluie sur la périodicité d'émergence des mauvaises herbes (Egley et Williams 1991; Stoller et Wax 1973; Vincent et Cavers 1978). Roberts et Potter (1980) ont noté une grande correspondance entre les périodes où la levée est importante et la distribution des précipitations. Cependant, les conditions d'humidité que le sol doit atteindre pour provoquer la germination des mauvaises herbes sont mal connues car elles diffèrent d'un type de sol à un autre et d'une espèce à une autre. Certains chercheurs ont observé que les levées principales de plantules survenaient après que le sol ait atteint sa capacité au champ et que le contenu en humidité demeure assez haut pour plusieurs jours (Roberts et Potter 1980). Mais, il est difficile de quantifier la relation en fonction des variations du niveau d'humidité et de sa durée. Stoller et Wax (1973) rapportent que les pluies doivent être suffisantes pour que le sol d'une épaisseur de 10 cm soit à la capacité au champ. Egley (1986a) a observé que lorsque l'humidité du sol était adéquate au début de la saison végétative, les pluies subséquentes provoquaient peu de levées de mauvaises herbes. Les travaux de Bond et Baker (1990) tendent à confirmer cette observation. Ces auteurs rapportent en effet que l'utilisation d'un système d'irrigation donne généralement un patron d'émergence des mauvaises herbes plus uniforme et tend à réduire l'étendue de la levée des plantules au cours de la saison.

Lumière

L'importance de la lumière prend surtout de l'ampleur sous un couvert végétal car au fur et à mesure que la culture se développe, la lumière qui est transmise au sol s'atténue de façon importante. Ce n'est cependant pas la

germination de toutes les espèces de mauvaises herbes qui sera affectée par le manque de luminosité (Anderson et Nielsen 1996; Oryokot *et al.* 1997). L'étude de la germination de plusieurs espèces a permis de les caractériser selon leur sensibilité à la lumière (Jauzein 1989). Certaines sont totalement dépourvues de photosensibilité quelle que soit la température. D'autres ont une photosensibilité positive; c'est-à-dire que la germination est induite par la lumière. Pour certaines espèces, ce phénomène survient surtout lorsque les températures se situent entre 20 et 25°C (Jauzein 1989). Pekrun *et al.* (1997) ont observé que la sensibilité à la lumière des graines du *Brassica napus* était plus apparente à 20°C qu'à 12°C. Par contre, la germination de plusieurs espèces peut être inhibée par la lumière; on parle alors de photosensibilité négative. Certains chercheurs ont observé cet état surtout lorsque la température est basse, soit entre 2 et 5°C et jusqu'à 10 à 15°C (Jauzein 1989). D'autres graines de mauvaises herbes peuvent aussi avoir une photosensibilité cyclique; c'est-à-dire tantôt positive, tantôt négative. La photosensibilité est généralement spécifique à chaque espèce mais certains facteurs environnementaux peuvent la modifier (Bouwmeester et Karssen 1989; Gallagher et Cardina 1998a; Taylorson et Dinola 1989; Toole 1973; Williams 1983). Le phénomène de polymorphisme peut être aussi observé: production de graines par une même plante avec différentes sensibilités à la lumière (Casal et Sánchez 1998). On a aussi observé que la photosensibilité pouvait s'atténuer avec l'âge de la graine (Jauzein 1989). Plusieurs recherches rapportent que les nitrates combinés à une exposition à la lumière accroissent la germination des graines photosensibles (Bouwmeester et Karssen 1989; Gallagher et Cardina 1998b; Goudey *et al.* 1987; Hilton 1984, 1985b; Saini *et al.* 1987; Williams 1983). Le photocontrôle de la germination est donc très complexe et varie selon les besoins de chacune des espèces qui exige une durée plus ou moins longue d'exposition à la lumière et une certaine composition de la lumière.

La majorité des effets de la lumière sur la germination des mauvaises herbes s'explique par le pigment photorécepteur contenu dans la graine: le phytochrome (Hartmann et Nezadal 1990). Il représente en quelque sorte l'oeil intracellulaire des plantes vertes. Il est sensible à la qualité et la quantité de lumière et produit des signaux moléculaires qui déclencheront ou non la germination de la graine. Il y a deux formes photoconvertibles de phytochrome. Une forme Pfr qui absorbe les grandes longueurs d'onde du spectre avec un maximum d'absorption à 730 nm et une forme Pr qui absorbe les courtes longueurs d'onde de la lumière avec un maximum d'absorption à 660 nm (Mancinelli 1988). On considère généralement Pfr comme la forme active du photorécepteur tandis que Pr est la forme inactive. La photoconversion apparaîtra si le phytochrome est suffisamment hydraté (Gallagher et Cardina 1997) et le niveau élevé de Pfr favorisera la germination (Hilton 1985a).



Lorsque les deux formes se chevauchent dans le spectre d'absorption, spécialement aux grandes longueurs d'onde, un photoéquilibre s'établit. La proportion de Pfr par rapport au total des deux formes de phytochrome (Ptot) détermine le déclenchement de la germination de la graine.

Les graines qui germent à l'obscurité et ne requièrent pas la formation de Pfr par la lumière ont apparemment des niveaux endogènes élevés de Pfr (Hilton 1985a). Inversement, les graines qui ont besoin de lumière blanche ou rouge pour germer ont des niveaux endogènes faibles de Pfr. L'exposition à la lumière est alors nécessaire pour former des niveaux plus élevés de Pfr afin d'assurer la germination puisque à ces longueurs d'onde, la forme Pr est transformée en forme active. Par contre, les longueurs d'onde du rouge lointain (>730 nm) transforment la forme

active Pfr en forme inactive Pr et inhibent la germination (Froud-Williams *et al.* 1984; Williams 1983).

Le potentiel de germination des graines dépend de leur exposition à la lumière durant leur maturation. Ainsi, les graines qui mûrissent sous la lumière blanche vont avoir une proportion élevée de Pfr et vont posséder la capacité de germer à la noirceur mais les graines mûrissant sous un couvert végétal dense avant d'être enfouies seront pauvres en Pfr et perdront leur faculté de germer à l'obscurité (Hartmann et Nezadal 1990).

La qualité de la lumière aurait donc une influence sur la germination des graines. Dans un champ, l'ombrage créé par la végétation affecte la composition de la lumière atteignant le sol. La lumière transmise à travers le feuillage vert est relativement pauvre en longueurs d'onde rouge puisque les feuilles absorbent le rouge (Hatfield et Carlson 1979). Górski *et al.* (1978) et Smith (1973) rapportent que la lumière filtrée à travers un couvert végétal est enrichie de longueurs d'onde de rouge lointain (>730 nm). La proportion de Pfr Ptot⁻¹ est alors plus faible que sous le plein soleil et les graines qui nécessitent de la lumière pour germer sont affectées défavorablement. Certains chercheurs ont observé qu'aussitôt que la densité du couvert végétal augmente, le taux de germination est proportionnellement plus faible (Hilton 1985a). La qualité de la lumière sera variable selon la culture et son habilité à couvrir le sol dans un laps de temps plus ou moins court et pourra donc influencer la germination des graines.

Autres facteurs

La germination peut dépendre aussi de la densité du sol, de sa concentration en CO₂, du niveau d'oxygène (aération), de la présence d'inhibiteurs volatils de germination et de substances allélopathiques. Une concentration en CO₂ plus élevée que 5 % inhibe la germination alors que lorsqu'elle se situe entre 2 et 5 %, elle la stimule (Egley 1986a). La production de CO₂ dans les sols peut dépendre de la température, de l'humidité, de la porosité du sol et de la

disponibilité de l'oxygène qui influence les mécanismes biologiques du sol. L'oxygénation du milieu favorise la germination (Stabell *et al.* 1998). Si l'humidité est trop élevée, l'eau remplit les pores du sol et limite le taux de diffusion d'oxygène à travers le profil du sol (Egley 1986a).

L'éthylène est un gaz produit naturellement dans le sol qui, lorsqu'en quantité suffisante, peut augmenter la germination des graines (Egley 1986a). Son mécanisme d'action est encore très mal connu (Kępczyński et Kępczyńska 1997). Certains auteurs rapportent qu'il facilite l'activité du nitrate ou nitrite en augmentant la sensibilité des graines à ce stimulus (Saini *et al.* 1986). La production d'éthylène est favorisée par un niveau important d'humidité, de matière organique, une température élevée et une faible concentration en oxygène.

L'addition de fertilisants qui contiennent des nitrates et nitrites peut stimuler la germination des graines. Le nitrate augmente la germination lorsqu'il est combiné avec d'autres stimuli comme la lumière, les fluctuations de température et l'éthylène (Carmona et Murdock 1995; Saini *et al.* 1985). La façon dont chacune de ces substances agit sur la germination des graines n'est pas encore complètement élucidée mais certaines hypothèses ont été émises. Selon Hilhorst (1998), il semblerait qu'au niveau de la membrane, les températures froides favoriseraient la synthèse d'une protéine qui agirait comme récepteur pour le phytochrome. Des températures plus chaudes augmenteraient la fluidité de la membrane permettant le mouvement du récepteur jusqu'à la surface. Le récepteur exposé serait activé par la présence de nitrate. Une fois activé, le récepteur pourrait se lier avec un phytochrome lequel serait activé par la lumière. La quantité de récepteurs à la surface de la membrane détermine la réponse de la graine en présence de lumière ou de nitrate. Le seul facteur affectant la quantité de récepteurs et le degré de dormance est la température. Les autres facteurs sont considérés comme des stimuli de germination (Vleeshouwers *et al.* 1995).

Le travail du sol prend toute son importance puisqu'il peut modifier le milieu environnant les graines de mauvaises herbes et par conséquent, favoriser ou empêcher la germination. Le hersage et le sarclage peuvent stimuler la germination en scarifiant les graines et en oxygénant le milieu par le brassage du sol. Mulugeta et Stoltenberg (1997a) ont noté une augmentation de l'émergence du chénopode blanc (*C. album*), de la sétaire géante (*Setaria faberi* Herr.) et de l'amarante à racine rouge (*A. retroflexus*) suite à une perturbation du sol. Un travail trop profond du sol enfouit les graines à des profondeurs où les conditions ne sont pas favorables à la germination. Le travail du sol favorise la germination de certaines graines en les exposant à la lumière (Milberg 1997; Stoller et Wax 1973; Wesson et Wareing 1969). Quelques millisecondes d'exposition à la lumière suffisent pour induire la germination des graines enfouies (Jensen 1995). Plusieurs études rapportent une réduction de la levée des dicotylédones lorsque le travail du sol était effectué la nuit ou lorsque la charrue était recouverte d'une toile opaque durant le jour (Ascard 1994; Buhler 1997; Scopel *et al.* 1994). La pratique normale diurne du travail du sol peut augmenter la germination des graines entre 70 à 400 % au-dessus des niveaux enregistrés lorsque le travail du sol est effectué à l'obscurité (Botto *et al.* 1998; Scopel *et al.* 1994).

Dans l'ensemble, les facteurs énumérés ci-dessus ont été présentés séparément mais il va s'en dire qu'ils agissent rarement seuls. Ils interagissent entre eux soit de façon synergique, antagoniste ou de façon additive. L'effet promoteur de germination a été présenté mais ces facteurs peuvent aussi inhiber la germination dans certaines circonstances. Par exemple, la germination des graines imbibées est favorisée au printemps par une hausse des températures du sol. Par contre, des températures trop élevées ou des sols trop humides inhiberont la germination des graines.

LEVÉE

Le processus de la levée débute dès que la graine a germé et dure jusqu'à ce qu'elle atteigne la surface du sol. Les facteurs responsables de la levée sont principalement reliés à la croissance du germe qui se traduit par l'allongement de la radicule et la croissance épigée ou hypogée de la plantule vers la surface du sol. La plantule a certaines exigences physiologiques de croissance et des barrières physiques à franchir pour atteindre la surface du sol (fig. 1).

Exigences physiologiques de croissance

Malgré que plusieurs études rapportent qu'il y a plus de graines qui germent que de plantules qui émergent du sol, les facteurs qui influencent la croissance de la plantule sous la surface du sol ont été très peu caractérisés et les exigences de croissance se résument en des généralités.

Le métabolisme du germe nécessite certaines conditions minimales pour croître. Ainsi, une température favorable et un niveau adéquat d'humidité et d'oxygène (aération) est essentiel. Une température trop froide inhibera la croissance du germe et ralentira sa levée au champ. Un sol détrempé pendant plusieurs jours pourra provoquer l'anoxie du milieu et entraîner la mort du germe. Un sol trop sec pendant de longues périodes occasionnera la déshydratation du germe.

Barrières physiques

Le sol et ses composantes sont la principale barrière physique que le germe doit franchir pour atteindre la surface. Les sols sableux sont généralement assez meubles pour laisser pénétrer le germe. Ils se réchauffent aussi plus rapidement et favorisent une levée accrue et plus précoce. Par contre, en cas de déficit hydrique, ils peuvent aussi favoriser rapidement la mort des plantules. Les sols argilo-limoneux, pour leur part, ont tendance à croûter en surface suite à une séquence de pluie et de chaleur ou de vent. Cette croûte cause un ralentissement de la diffusion de l'oxygène et une diminution du transfert de chaleur (Souty et Rode 1994).

Elle offre une résistance physique à l'émergence de la plantule et peut mettre en péril sa survie si elle persiste trop longtemps. Nous avons observé que le germe continue de croître sous la croûte et cherche une fissure pour atteindre la surface. L'élongation de la tige de la plantule est de plus en plus tortueuse en réponse à l'augmentation de la résistance à la pénétration du sol (Vleeshouwers 1997). Ce phénomène peut empêcher l'émergence de 97 % des graines qui germent dans le sol (Cloutier *et al.* 1996). Il n'est donc pas surprenant de voir une levée accrue de mauvaises herbes suite à un binage ou à un sarclage. Dans ce cas précis, l'intervention mécanique ne provoque pas la germination mais favorise la levée (Cloutier *et al.* 1996). Il en est de même suite à une pluie car la croûte s'humidifie et devient perméable, laissant les mauvaises herbes la traverser.

La profondeur à laquelle la graine a été enfouie peut être aussi une entrave à l'uniformité de la levée. Lorsque la graine germe trop profondément, l'émergence de la plantule est retardée et s'en trouve généralement affaiblie puisque le germe a épuisé une plus grande partie de ses réserves pour atteindre la surface. Parfois, le processus de levée avorte parce que la distance à parcourir jusqu'à la surface est trop grande. Des études ont rapporté récemment les profondeurs maximales auxquelles peuvent émerger certaines mauvaises herbes: 10 à 12 cm pour la sétaire géante (*S. faberi*), 5 à 7 cm pour le panic d'automne (*Panicum dichotomiflorum* Michx.) (Fausey et Renner 1997), moins de 2,5 cm pour l'amarante à racine rouge (*A. retroflexus*) (Oryokot *et al.* 1997), 4,9 cm pour la renouée persicaire (*Polygonum persicaria* L.) et 2,7 cm pour le chénopode blanc (*C. album*) et la spargoute des champs (*Spergula arvensis* L.) (Vleeshouwers 1997). Le travail primaire du sol prend donc une certaine importance puisqu'il distribue verticalement les graines dans le profil du sol (Cousens et Moss 1990). Wicks et Somerhalder (1971) rapportent que le labour répartit les graines de mauvaises herbes dans les 30 premiers cm avec 25 % entre 0-7 cm alors que le travail minimum du sol laisse 50 % des

graines dans les 0-7 cm de sol. Clements *et al.* (1996) obtiennent sensiblement les mêmes résultats et dénombrent dans les 5 premiers cm de sol 37, 61, 74 et 33 % du stock semencier respectivement pour le labour, le chisel, le semis direct et le billon. Mulugeta et Stoltenberg (1997c) ont inventorié 43, 59 et 74 % du total des graines viables dans les 10 premiers cm du sol pour le labour, le chisel et le semis direct, respectivement. À la lueur de ces résultats, il semble que le travail minimum du sol tend à garder la banque de graines en surface. Les graines sont donc en meilleure position pour germer, lever et interférer avec la culture. Par contre, elles sont aussi plus exposées aux aléas du climat tels que le vent et la sécheresse. Mais, puisque leur densité est environ deux fois plus élevée qu'avec le labour, elles demeurent en assez grand nombre et lèvent plus uniformément dans un laps de temps plus court. Malgré que le temps d'intervention soit plutôt court, on pourrait tirer avantage de cette situation puisque la majorité de la population de mauvaises herbes pourrait être réprimée en un seul passage, réduisant ainsi les coûts d'opération.

DISCUSSION

La levée résulte du bris de la dormance, de la germination, de la croissance du germe et de son émergence hors du sol. De très nombreuses études ont abordé ce sujet mais, dans la majorité des cas, selon une approche réductionniste par des essais en laboratoire ou en chambre de croissance (Alm *et al.* 1993; Bouwmeester et Karsen 1993a, 1993b; Håkansson 1992; Harvey et Forcella 1993; Roberts 1964). De telles expériences ont permis de déterminer et de comprendre plusieurs mécanismes impliqués dans la germination. Cependant, la levée des mauvaises herbes au champ demeure intractable car elle reflète le résultat de plusieurs facteurs et leur interaction. De plus, ces études ne tiennent pas compte de toutes les conditions présentes au champ qui interagissent et qui évoluent sans cesse durant la saison.

Il est probable que certains patrons de levée qui ont été décrits dans la littérature soient des artefacts liés à la méthodologie utilisée plutôt que des cycles inhérents aux populations de mauvaises herbes. En effet, le patron de levée des mauvaises herbes a souvent été décrit à partir de graines récoltées l'automne précédent (Bouwmeester et Karsen 1993a; Harvey et Forcella 1993; Stoller et Wax 1973). Cette méthode peut permettre de quantifier la mortalité ou la dormance de certaines graines de mauvaises herbes mais ne reflète pas nécessairement la périodicité naturelle d'émergence de la flore endémique en conditions naturelles, soit au champ. Dans la plupart des expériences effectuées pour décrire le patron d'émergence des adventices, une application de paraquat (1,1'-diméthyl-4,4'-bipyridinium ion) a été effectuée suite au comptage des mauvaises herbes (Bond et Baker 1990; Froud-Williams *et al.* 1983; Rahman et James 1993; Roberts 1984; Roberts et Potter 1980; Stoller et Wax 1973). Le paraquat est un herbicide de contact mais son utilisation est problématique car il peut avoir un effet résiduel de courte durée dans le sol (Damanakis *et al.* 1970; Kim 1991; Maru 1989; Moyer et Lindwall 1985; Nakamura 1990) créant ainsi des cohortes artificielles de germination de mauvaises herbes.

De plus, tout travail du sol peut favoriser ou défavoriser la germination des graines (Roberts et Feast 1970). Le germe est fragile et facilement détruit par des interventions mécaniques. Le travail du sol, à différents moments de l'année et à différents degrés d'intensité, peut modifier la densité, la composition floristique et l'étendue de l'émergence des mauvaises herbes. Le travail d'un sol au printemps donne une composition floristique différente d'un travail de sol réalisé l'automne (Lawson *et al.* 1974; Roberts 1984; Roberts et Potter 1980). Par exemple, au Royaume Uni, Roberts et Potter (1980) ont démontré qu'après la levée des plantules attribuable au sarclage, l'émergence tombe à un niveau similaire à celui des parcelles non perturbées et se caractérise par des levées mineures reliées aux précipitations. En temps sec, l'émergence

après le travail du sol est réduit. Quelques plantules peuvent émerger rapidement après tandis que les autres n'apparaîtront qu'aux prochaines précipitations (Roberts et Potter 1980). En ce qui concerne le travail du sol, le râteau de jardin a été utilisé dans plusieurs expériences pour déterminer l'effet du sarclage sur la levée des mauvaises herbes (Håkansson 1992; Roberts 1984; Roberts et Potter 1980). Or, il n'est pas démontré que cet instrument reproduise adéquatement la perturbation du sol occasionnée par le passage d'un sarcleur mécanique.

La levée est un phénomène complexe qui a été rarement étudié dans son ensemble. C'est l'aboutissement du bilan qui débute avec la banque de graines suivi par la germination et la croissance du germe jusqu'à la surface du sol. Par conséquent, l'étude de la levée des mauvaises herbes devrait dans l'avenir suivre une approche systémique qui utilise des populations endémiques de mauvaises herbes et qui tient compte des conditions naturelles du milieu au niveau de la ferme. Aussi, il est important de distinguer entre la dormance, la germination et la levée pour mieux comprendre la dynamique des populations de mauvaises herbes dans les champs. La dormance et la levée ont été abondamment étudiées depuis plus de 50 ans. Cependant, la levée a rarement été étudiée en tant que telle. Étant donné qu'environ moins de 5 % des graines qui germent dans le sol réussissent à émerger (Cloutier *et al.* 1996), il devient primordial qu'il y ait des études physiologiques plus approfondies sur la croissance de la plante entre le moment de sa germination et le moment où elle émerge du sol. Les barrières physiques rencontrées lors de la traversée du sol par le coléoptile ou l'hypocotyle devraient aussi faire l'objet de recherches car c'est un domaine qui a été rarement étudié.

RÉFÉRENCES

- Abul-Faith, H.A. et F.A. Bazzaz. 1979. The biology of *Ambrosia trifida* L. II. Germination, emergence, growth and survival. *New Phytol.* 83 : 817-827.
- Alm, D.M., E.W. Stoller et L.W. Wax. 1993. An index model for predicting seed germination and emergence rates. *Weed Technol.* 7 : 560-569.
- Andersen, R.N. 1968. Germination and establishment of weeds for experimental purposes. W.F. Humphrey Press inc., Geneva, N.Y. 236 pp.
- Anderson, R.L. et D.C. Nielsen. 1996. Emergence pattern of five weeds in the central great plains. *Weed Technol.* 10 : 744-749.
- Ascar, J. 1994. Soil cultivation in darkness reduced weed emergence. *Acta Hortic.* 372 : 167-177.
- Baskin, J.M. et C.C. Baskin. 1980. Ecophysiology of secondary dormancy in seeds of *Ambrosia artemisiifolia*. *Ecology* 61 : 475-480.
- Baskin, J.M. et C.C. Baskin. 1986. Temperature requirements for after-ripening in seeds of nine winter annuals. *Weed Res.* 26 : 375-380.
- Baskin, J.M. et C.C. Baskin. 1987. Temperature requirements for after-ripening in buried seeds of four summer annual weeds. *Weed Res.* 27 : 385-389.
- Baskin, J.M. et C.C. Baskin. 1989. Role of temperature in regulating timing of germination in soil seed reserves of *Thlaspi arvense* L. *Weed Res.* 29 : 317-326.
- Baskin, J.M. et C.C. Baskin. 1990. The role of light and alternating temperatures on germination of *Polygonum aviculare* seeds exhumed on various dates. *Weed Res.* 30 : 397-402.
- Benech-Arnold R.L. et R.A. Sánchez. 1995. Modeling weed seed germination. Pages 545-566 in Kigel, J. et G. Galili (eds.), *Seed development and germination*. Marcel Dekker, Inc., New York, N.Y.
- Benoit, D.L. et C. Lemieux. 1987. La dynamique des populations de mauvaises herbes. *Phytoprotection* 68 : 1-15.
- Bond, W. et P.J. Baker. 1990. Patterns of weed emergence following soil cultivation and its implications for weed control in vegetable crops. *BCPC Monogr.* 45 : 63-68.
- Botto, J.F., A.L. Scopel, C.L. Ballaré et R.A. Sánchez. 1998. The effect of light during and after soil cultivation with different tillage implements on weed seedling emergence. *Weed Sci.* 46 : 351-357.
- Bouwmeester, H.J. et C.M. Karssen. 1989. Environmental factors influencing the expression of dormancy patterns in weed seeds. *Ann. Bot.* 63 : 113-120.

- Bouwmeester, H.J. et C.M. Karssen. 1992.** The dual role of temperature in the regulation of the seasonal changes in dormancy and germination of seeds of *Polygonum persicaria* L. *Oecologia* 90 : 88-94.
- Bouwmeester, H.J. et C.M. Karssen. 1993a.** Seasonal periodicity in germination of seeds of *Chenopodium album* L. *Ann. Bot.* 72 : 463-473.
- Bouwmeester, H.J. et C.M. Karssen. 1993b.** Annual changes in dormancy and germination in seeds of *Sisymbrium officinale* (L.) Scop. *New Phytol.* 124 : 179-191.
- Buhler, D.D. 1997.** Effects of tillage and light environment on emergence of 13 annual weeds. *Weed Technol.* 11 : 496-501.
- Carmona, R. et A.J. Murdock. 1995.** Interactions of temperature and dormancy-relieving compounds on the germination of weed seeds. *Seed Sci. Res.* 5 : 227-236.
- Casal, J.J. et R.A. Sánchez. 1998.** Phytochromes and seed germination. *Seed Sci. Res.* 8 : 317-329.
- Cavers, P.B. et D.L. Benoit. 1989.** Seed banks in arable land (chapter 14). Pages 309-328 in M.A. Leck, V.T. Parker et R.L. Simpson (eds.), *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, Inc., San Diego, Ca.
- Chu, C., P.M. Ludford, J.L. Ozbun et R.D. Sweet. 1978.** Effects of temperature and competition on establishment and growth of redroot pigweed and common lambsquarters. *Crop Sci.* 18 : 308-310.
- Clements, D.R., D.L. Benoit, S.D. Murphy et C.J. Swanton. 1996.** Tillage effects on weed seed return and seedbank composition. *Weed Sci.* 44 : 314-322.
- Cloutier, D.C., M.L. Leblanc, D.L. Benoit, L. Assémat, A. Légère et C. Lemieux. 1996.** Evaluation of a field sampling technique to predict weed emergence. *Ann. Assoc. Nat. Prot. Pl.* 10 : 3-6.
- Colosi, J.C., P.B. Cavers et M.A. Bough. 1988.** Dormancy and survival in buried seeds of proso millet (*Panicum miliaceum*). *Can. J. Bot.* 66 : 161-168.
- Côme, D. 1975.** Acquisition de l'aptitude à germer. Pages 60-70 in R. Chaussat et Y. Le Deunff (eds.), *La germination des semences*. Gauthier-Villars éditeur, Bordas, Paris.
- Cousens, R. et S.R. Moss. 1990.** A model of the effects of cultivation on the vertical distribution of weed seeds within the soil. *Weed Res.* 30 : 61-70.
- Crocker, W. 1916.** Mechanics of dormancy in seeds. *Am. J. Bot.* 3 : 99-120.
- Cross, H. 1931.** Laboratory germination of weed seeds. *Proc. Assoc. Offic. Seed Analysts N. Amer.* 24 : 125-128.
- Damanakis, M., D.S.H. Drennan, J.D. Fryer et K. Holly. 1970.** Availability to plants of paraquat adsorbed on soil or sprayed on vegetation. *Weed Res.* 10 : 305-315.
- Deschênes, J.M. et D. Moineau. 1972.** Conditions de germination de quatre mauvaises herbes du Québec. *Nat. Can.* 99 : 103-114.
- Egley, G.H. 1974.** Dormancy variations in common purslane seeds. *Weed Sci.* 22 : 535-540.
- Egley, G.H. 1986a.** Ethylene, nitrate and nitrite interactions in the promotion of dark germination of common purslane seeds. *Ann. Bot.* 53 : 836-840.
- Egley, G.H. 1986b.** Stimulation of weed seed germination in soil. *Rev. Weed Sci.* 2 : 67-89.
- Egley, G.H. 1995.** Seed germination in soil: dormancy cycles. Pages 529-543 in J. Kigel et G. Galili (eds.), *Seed development and germination*. Marcel Dekker, Inc., New York, N.Y.
- Egley, G.H. et R.D. Williams. 1991.** Emergence periodicity of six summer annual weed species. *Weed Sci.* 39 : 595-600.
- Ellis, R.H., M. Black, A.J. Murdoch et T.D. Hong. 1997.** Basic and applied aspects of seed biology. *Proceedings of the 5th International Workshop on Seeds*, Reading, 1995. Kluwer Academic Publishers BV, Dordrecht, The Netherlands. 823 pp.
- Everson, L. 1949.** Preliminary studies to establish laboratory methods for germination of weed seeds. *Proc. Assoc. Offic. Seed Analysts N. Amer.* 39 : 84-89.
- Fausey, J.C. et K.A. Renner. 1997.** Germination, emergence, and growth of giant foxtail (*Setaria faberi*) and fall panicum (*Panicum dichotomiflorum*). *Weed Sci.* 45 : 423-425.
- Fidanza, M.A., P.H. Dernoeden et M. Zhan. 1996.** Degree-days for predicting smooth crabgrass emergence in cool-season turfgrasses. *Crop Sci.* 36 : 990-996.
- Forcella, F. 1992.** Prediction of weed seedling densities from buried seed reserves. *Weed Res.* 32 : 29-38.
- Forcella, F., R.G. Wilson, J. Dekker, R.J. Kremer, J. Cardina, R.L. Anderson, D. Alm, K.A. Renner, R.G. Harvey, S. Clay et D.D. Buhler. 1997.** Weed seed bank emergence across the Corn Belt. *Weed Sci.* 45 : 67-76.

- Froud-Williams, R.J., R.J. Chancellor et D.S.H. Drennan. 1983.** Influence of cultivation regime upon buried seeds in arable cropping systems. *J. Appl. Ecol.* 20 : 199-208.
- Froud-Williams, R.J., D.S.H. Drennan et R.J. Chancellor. 1984.** The influence of burial and dry storage upon cyclic changes in dormancy, germination and response to light in seeds of various arable weeds. *New Phytol.* 96 : 473-481.
- Gallagher, R.S. et J. Cardina. 1997.** Soil water threshold for photoinduction of red root pigweed germination. *Weed Sci.* 45 : 414-418.
- Gallagher, R.S. et J. Cardina. 1998a.** Phytochrome-mediated *Amaranthus* germination. I: effect of seed burial and germination temperature. *Weed Sci.* 46 : 48-52.
- Gallagher, R.S. et J. Cardina. 1998b.** Phytochrome-mediated *Amaranthus* germination. II: development of very low fluence sensitivity. *Weed Sci.* 46 : 53-58.
- Górski, T., K. Górska et J. Rybicki. 1978.** Studies on the germination of seeds under leaf canopy. *Flora* 167 : 289-299.
- Goudey, J.S., H.S. Saini et M.S. Spencer. 1987.** Seed germination of wild mustard (*Sinapis arvensis*): factors required to break primary dormancy. *Can J. Bot.* 65 : 850-852.
- Håkansson, S. 1992.** Germination of weed seeds in different seasons. Pages 45-54 in IX^e Colloque International sur la biologie des mauvaises herbes, ANPP, 16-18 septembre 1992, Dijon, France.
- Harper, J.L. 1957.** The ecological significance of dormancy and its importance in weed control. Pages 415-420 in *Proc. 4th Int. Congr. Crop Prot.*, Hamburg, Germany.
- Hartmann, K.M. et W. Nezadal. 1990.** Photocontrol of weeds without herbicides. *Naturwissenschaften* 77 : 158-163.
- Harvey, S.J. et F. Forcella. 1993.** Vernal seedling emergence model for common lambsquarters (*Chenopodium album*). *Weed Sci.* 41 : 309-316.
- Hatfield, J.L. et R.E. Carlson. 1979.** Light quality distributions and spectral albedo of tree maize canopies. *Agric. Meteorol.* 20 : 215-226.
- Henson, I.E. 1970.** The effects of light, potassium nitrate and temperature on the germination of *Chenopodium album* L. *Weed Res.* 10 : 27-39.
- Hilhorst, H.W.M. 1998.** The regulation of secondary dormancy. The membrane hypothesis revisited. *Seed Sci. Res.* 8 : 77-90.
- Hilton, J.R. 1984.** The influence of light and potassium nitrate on the dormancy and germination of *Avena fatua* L. (wild oat) seed and its ecological significance. *New Phytol.* 96 : 31-34.
- Hilton, J. 1985a.** How light affects weed seed germination. *Span* 28 : 95-97.
- Hilton, J.R. 1985b.** The influence of light and potassium nitrate on the dormancy and germination of *Avena fatua* L. (wild oat) seed stored buried under natural conditions. *J. Exp. Bot.* 36 (167) : 974-979.
- Holm, L.G., D.L. Plucknett, J.V. Pancho et J.P. Herberger. 1977.** The world's worst weeds. The University Press of Hawaii, Honolulu, Hawaii. 601 pp.
- Jauzein, P. 1986.** Échelonnement et périodicité des levées de mauvaises herbes. *Bull. Soc. Bot. Fr. Lett. Bot.* 2 : 155-166.
- Jauzein, P. 1989.** Photosensibilité des bromes annuels (*Bromus* L. spp.). *Weed Res.* 29 : 53-63.
- Jensen, P.K. 1995.** Effect of light environment during soil disturbance on germination and emergence pattern of weeds. *Ann. Appl. Biol.* 127 : 561-571.
- Karssen, C.M. 1982.** Seasonal patterns of dormancy in weed seeds. Pages 243-270 in A.A. Khan (ed.), *The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination*. Elsevier Biomedical Press, Amsterdam, Netherlands.
- Karssen, C.M., M.P.M. Derkx et B.J. Post. 1988.** Study of seasonal variation in dormancy of *Spergula arvensis* L. seeds in a condensed annual temperature cycle. *Weed Res.* 28 : 449-457.
- Kępczyński, J. et E. Kępczyńska E. 1997.** Ethylene in seed dormancy. *Physiol. Plant.* 101 : 720-726.
- Kigel, J. et G. Galili (eds.). 1995.** Seed development and germination. Marcel Dekker, Inc., New York, N.Y. 853 pp.
- Kigel, J. M. Ofir et D. Koller. 1977.** Control of the germination responses of *Amaranthus retroflexus* L. seeds by their parental photothermal environment. *J. Exp. Bot.* 28 (106) : 1125-1136.
- Kim, J.G. 1991.** Studies on the herbicide application for use in establishment of pastures by oversowing. II. Influence of herbicide residue in soils on the growth of introduced pasture grasses. *J. Korean Soc. Grassland Sci.* 11 : 162-168 (résumé).
- King, L.J. 1966.** Weeds of the world, biology and control. Wiley Interscience Publishers Inc, New York, N.Y. 526 pp.

- Lauer, E. 1953.** Über die Keimtemperatur von Ackerunkräutern und deren Einfluß auf die Zusammensetzung von Unkrautgesellschaften. *Flora Allg. Bot. Zeitg.* (Jenz) 140 : 551-595.
- Lawson, H.M., Waister P.D. et R.J. Stephens. 1974.** Patterns of emergence of several important arable weed species. *BCPC Monogr.* 9 : 121-135.
- Leblanc, M.L. et D.C. Cloutier. 1996.** Effet de la technique du faux-semis sur la levée des adventices annuelles. *Ann. Assoc. Nat. Prot. Pl.* 10 : 29-34.
- Longchamp, J.-P., R. Chadoeuf et G. Barralis. 1984.** Évolution de la capacité de germination des semences de mauvaises herbes enfouies dans le sol. *Agronomie* 4 : 671-682.
- Mancinelli, A.L. 1988.** Phytochrome photoconversion *in vivo*, comparison between measured and predicted rates. *Plant Physiol.* 86 : 749-753.
- Martinez-Ghersa, M.A., E.H. Satorre et C.M. Ghersa. 1997.** Effect of soil water content and temperature on dormancy breaking and germination of three weeds. *Weed Sci.* 45 : 791-797.
- Maru, S. 1989.** Residue and phytotoxicity effects of paraquat and diquat in soil. *Bull. Chiba-ken Agric. Exp. St.* 30 : 91-98 (résumé).
- Milberg, P. 1997.** Weed seed germination after short-term light exposure: germination rate, photon fluence responses and interaction with nitrate. *Weed Res.* 37 : 157-164.
- Moyer, J.R. et C.W. Lindwall. 1985.** Persistence and availability of paraquat in a Lethbridge clay loam soil. *Can. J. Soil Sci.* 65 : 523-529.
- Mulugeta, D. et D.E. Stoltenberg. 1997a.** Increased weed emergence and seed bank depletion by soil disturbance in a no-tillage system. *Weed Sci.* 45 : 234-241.
- Mulugeta, D. et D.E. Stoltenberg. 1997b.** Seed bank characterization and emergence of a weed community in a moldboard plow system. *Weed Sci.* 45 : 54-60.
- Mulugeta, D. et D.E. Stoltenberg. 1997c.** Weed and seed bank management with integrated methods as influenced by tillage. *Weed Sci.* 45 : 706-715.
- Murdoch, A.J., E.H. Roberts et C.O. Goerdert. 1989.** A model for germination responses to alternating temperatures. *Ann. Bot.* 63 : 97-111.
- Nakamura, K. 1990.** Behaviour of pesticides in soil and other environments. *J. Pest. Sci.* 15 : 271-281 (résumé).
- New, J.K. 1961.** Biological flora of the British Isles, *Spergula arvensis*. *J. Ecol.* 49 : 205-215.
- Ogg, A.G. et J.H. Dawson. 1984.** Time of emergence of eight weed species. *Weed Sci.* 32 : 327-335.
- Oryokot, J.O.E., S. Murphy et C.J. Swanton. 1997.** Effect of tillage and corn on pigweed (*Amaranthus* spp.) seedling emergence and density. *Weed Sci.* 45 : 120-126.
- Pareja, M.R. et D.W. Staniforth. 1985.** Seed-soil microsite characteristics in relation to weed seed germination. *Weed Sci.* 33 : 190-195.
- Pekrun, C., P.J.W. Lutman et K. Baeumer. 1997.** Germination behaviour of dormant oilseed rape seeds in relation to temperature. *Weed Res.* 37 : 419-431.
- Popay, A.I. et E.H. Roberts. 1970.** Ecology of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. and *Senecio vulgaris* L. in relation to germination behavior. *J. Ecol.* 58 : 123-139.
- Popay, A.I., T.I. Cox, A. Ingle et R. Kerr. 1995.** Seasonal emergence of weeds in cultivated soil in New Zealand. *Weed Res.* 35 : 429-436.
- Rahman, A. et T.K. James. 1993.** Patterns of weed seedling emergence in two New Zealand soils. Pages 665-672 in 8th EWRS Symposium "Quantitative approaches in weed and herbicide research and their practical application", Braunschweig, Germany.
- Rahn, E.M., R.D. Sweet, J. Vengris et S. D. Vengris. 1968.** Life history studies as related to weed control in the Northeast. 5-Barnyardgrass. Northeast Regional Publication, Bull. 368. 46 pp.
- Roberts, H.A. 1964.** Emergence and longevity in cultivated soil of seeds of some annual weeds. *Weed Res.* 4 : 296-307.
- Roberts, H.A. 1981.** Seed banks in soil. *Adv. Appl. Biol.* 6 : 1-55.
- Roberts, H.A. 1984.** Crop and weed emergence patterns in relationship to time of cultivation and rainfall. *Ann. Appl. Biol.* 105 : 263-275.
- Roberts, H.A. et P.M. Feast. 1970.** Seasonal distribution of emergence in some annual weeds. *Exp. Hort.* 21 : 36-41.
- Roberts, H.A. et P.M. Lokett. 1975.** Germination of buried and dry-stored seeds of *Stellaria media*. *Weed Res.* 15 : 199-204.
- Roberts, H.A. et J.E. Neilson. 1980.** Seed survival and periodicity of seedling emergence in some species of *Atriplex*, *Chenopodium*, *Polygonum* and *Rumex*. *Ann. Appl. Biol.* 94 : 111-120.
- Roberts, H.A. et M.E. Potter. 1980.** Emergence patterns of weed seedlings in relation to cultivation and rainfall. *Weed Res.* 20 : 377-386.

- Saini, H.S., P.K. Bassi et M.S. Spencer. 1985.** Seed germination in *Chenopodium album* L., relationships between nitrate and the effects of plant hormones. *Plant Physiol.* 77 : 940-943.
- Saini, H.S., P.K. Bassi et M.S. Spencer. 1986.** Use of ethylene and nitrate to break seed dormancy of common lambsquarters (*Chenopodium album*). *Weed Sci.* 34 : 502-506.
- Saini, H.S., P.K. Bassi et M.S. Spencer. 1987.** Interaction among ethephon, nitrate and after-ripening in the release of dormancy of wild oat (*Avena fatua*) seed. *Weed Sci.* 34 : 43-47.
- Scopel, A.L., C.L. Ballaré et S.R. Radosevich. 1994.** Photosimulation of seed germination during soil tillage. *New Phytol.* 126 : 145-152.
- Smith, H. 1973.** Light quality and germination ecological implications. Pages 219-231 in W. Heydecker (ed.), *Seed ecology*. Butterworths Scientific Publications, London, U.K.
- Souty, N. et C. Rode. 1994.** La levée des plantules au champ : un problème de mécanique? *Sécheresse* 5 : 13-22.
- Stabell, E., M.K. Upadhyaya et B.E. Ellis. 1998.** Role of seed coat in regulation of seed dormancy in houndstongue (*Cynoglossum officinale*). *Weed Sci.* 46 : 344-350.
- Staniforth, R.J. et P.B. Cavers. 1979.** Field and laboratory germination responses of achenes of *Polygonum lapathifolium*, *P. pensylvanicum* and *P. persicaria*. *Can. J. Bot.* 57 : 877-885.
- Stoller, E.W. et L.M. Wax. 1973.** Periodicity of germination and emergence of some annual weeds. *Weed Sci.* 21 : 574-580.
- Sung, S.-J. S., G.R. Leather et M.G. Hale. 1987.** Induction of germination in dormant barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) seeds by wounding. *Weed Sci.* 35 : 753-757.
- Taylorson, R.B. et L. Dinola. 1989.** Increased phytochrome responsiveness and a high temperature transition in barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) seed dormancy. *Weed Sci.* 37 : 335-338.
- Taylorson, R.B. et S.B. Hendricks. 1972.** Interaction of light and a temperature shift on seed germination. *Plant Physiol.* 49 : 127-130.
- Thompson, K., J.P. Grime et G. Mason. 1977.** Seed germination in response to diurnal fluctuations in temperature. *Nature (Lond.)* 267 : 147-148.
- Toole, V.K. 1973.** Effects of light, temperature and their interactions on the germination of seeds. *Seed Sci. Technol.* 1 : 339-396.
- Toole, E.H. et V.K. Toole. 1941.** Progress of germination of seed of *Digitaria* as influenced by germination temperature and other factors. *J. Agric. Res.* 63 : 65-90.
- Turkington, R., N.C. et G.D. Franko. 1980.** The biology of Canadian weeds. 42. *Stellaria media* (L.) Vill. *Can. J. Bot.* 60 : 981-992.
- Vincent, E.M. et P.B. Cavers. 1978.** The effects of wetting and drying on the subsequent germination of *Rumex crispus*. *Can. J. Bot.* 56 : 2207-2217.
- Vincent, E.M. et E.H. Roberts. 1977.** The interaction of light, nitrate and alternating temperature in promoting the germination of dormant seeds of common weed species. *Seed Sci. Technol.* 5 : 659-670.
- Vleeshouwers L.M. 1997.** Modelling the effect of temperature, soil penetration resistance, burial depth and seed weight on pre-emergence growth of weeds. *Ann. Bot.* 79 : 553-563.
- Vleeshouwers, L.M., H.J. Boumeester et C.M. Karssen. 1995.** Redefining seed dormancy : an attempt to integrate physiology and ecology. *J. Ecol.* 83 : 1031-1037.
- Wagenvoort, W.A. et N.A. Van Opstal. 1979.** The effect of constant and alternating temperatures, rinsing, stratification and fertilizer on germination of some weed species. *Sci. Hortic.* 10 : 15-20.
- Watanabe, Y. 1981.** Ecological studies on seed germination and emergence of some summer annual weeds of Hokkaido. *Weed Res. Japan* 26 : 193-199.
- Wesson, G. et P.F. Wareing. 1969.** The role of light in the germination of natural populations of buried weed seeds. *J. Exp. Bot.* 20 : 402-413.
- Wicks, G.A. et B.R. Somerhalder. 1971.** Effect of seedbed preparation for corn on distribution of weed seed. *Weed Sci.* 19 : 666-668.
- Wiese, A.M. et L.K. Binning. 1987.** Calculating the threshold temperature of development for weeds. *Weed Sci.* 35 : 177-179.
- Willemsem, R.W. 1975.** Dormancy and germination of common ragweed seeds in the field. *Amer. J. Bot.* 62 : 638-643.
- Williams, E.D. 1983.** Effects of temperature fluctuation, red and far-red light and nitrate on seed germination of five grasses. *J. Appl. Ecol.* 20 : 923-935.
- York, A.C. et W.M. Lewis. 1976.** Today's weed-fall panicum. *Weeds Today* 8 : 18.
- Zimdahl, R.L., K. Moody, R.T. Lubigan et E.M. Castin. 1988.** Patterns of weed emergence in tropical soil. *Weed Sci.* 36 : 603-608.