

## LA COMPÉTITION INTRA-SPÉCIFIQUE CHEZ LES PLANTES FOURRAGÈRES

**L**ES PLANTES ONT DANS LA PLUPART DES CAS UN POUVOIR DE REPRODUCTION QUI DEVRAIT PERMETTRE UN ACCROISSEMENT EXPONENTIEL DE LA TAILLE DES POPULATIONS. Or, on constate que dans des conditions favorables, le nombre des individus croît rapidement puis semble se stabiliser.

Il faut penser que la diminution de la population est sous la dépendance d'un système auto-régulateur :

- réaction du pouvoir de reproduction ;
- accroissement de la mortalité.

Lorsqu'il s'agit d'un mélange d'espèces, il est très difficile d'obtenir une mesure de la compétition en suivant l'évolution de la fréquence des différents constituants. Un aspect de la compétition, qui chez les végétaux passe beaucoup plus inaperçu, est l'effet de compétition à l'intérieur d'une même espèce : compétition intraspécifique. Les conséquences agronomiques sont considérables.

### I. — INTENSITE ET MODALITES DE LA COMPÉTITION

#### a) Loi essentielle dans la compétition.

Une identité des besoins et des activités est une condition nécessaire mais non suffisante pour qu'il y ait compétition. Certains éléments de la compétition montrent bien que plus les individus sont semblables, plus la concurrence entre eux est marquée, les besoins coïncidant dans le temps et dans l'espace.

On peut très simplement constater ce phénomène dans l'expérience suivante réalisée par P. JACQUARD, J.-P. BESSAC et L. CROISIER : une ligne de Sainfoin (*Onobrychis sativa*) a été semée, d'une part entre deux lignes de Fétuque des prés (*Festuca pratensis*), d'autre part entre deux lignes de Sainfoin.

On a toujours constaté pour trois variétés disposées selon ce schéma, que dans le premier cas la quantité de matière sèche produite par la ligne de Sainfoin était significativement supérieure à ce qui était produit dans le deuxième cas. Il est notable que la production de Fétuque soit restée comparable à celle d'une Fétuque pure.

TABLEAU I

	<i>Production de Sainfoin entre deux lignes de Fétuque</i>	<i>Production de Sainfoin entre deux lignes de Sainfoin</i>
Variété I .....	131,0	100
Variété II .....	138,0	100
Variété III .....	135,5	100

La similitude des besoins semble donc un facteur essentiel de la compétition.

**b) Complexité du phénomène de compétition.**

Cependant le fait que les plantes n'inter-agissent plus les unes sur les autres, c'est-à-dire soient indépendantes, n'est pas obligatoirement la seule solution acceptable. Dans certains cas, lorsque la densité descend au-dessous d'un certain minimum, la population peut devenir sensibilisée à différents facteurs (parasites, adventices, froid).

Une densité de peuplement moyenne située entre ce niveau minimum défavorable et le niveau où la compétition commence réellement peut être un élément bénéfique. MATHER a appelé cette réaction une coopération.

Les phénomènes de coopération et de compétition s'enchevêtrent d'ailleurs dans toute société végétale.

c) **Les différentes réactions dans la compétition.**

Pour faciliter l'analyse, nous pouvons diviser le déroulement du phénomène en deux phases :

1) Un stade de modification ou encore d'adaptation plastique pendant lequel les différents individus d'une association se trouvent modelés par les interactions : milieu  $\times$  peuplement. Ce syndrome d'adaptation se manifeste par une évolution morphologique.

2) Un stade d'élimination d'une certaine partie des individus qui en réalité n'est que la conséquence d'un déséquilibre provoqué par les modifications morphologiques.

d) **Intensité de la compétition et stades critiques.**

Des conditions de densités faibles, telles que chaque plante puisse devenir indépendante du comportement de ses voisines, ne sont pratiquement réalisées que dans des conditions exceptionnelles.

D'autre part même dans le cas de la production de graines, des peuplements clairs ne sont pas agronomiquement valables car l'optimum de peuplement pour l'individu est très loin de l'optimum de peuplement pour la population.

La compétition intraspécifique est nécessaire à une exploitation efficace du milieu.

La régularisation des densités se fait à la suite d'une sélection naturelle.

— Prenons comme exemples différentes espèces fourragères pour lesquelles l'installation devrait comprendre 750 plantes/m<sup>2</sup>.

TABLEAU II

<i>Espèces (moyenne de trois variétés)</i>	<i>Densité potentielle germant au m<sup>2</sup></i>	<i>Densité après la levée</i>	<i>Densité pendant la 2<sup>e</sup> année de végétation</i>
Trèfle violet semé en sol nu ..	750	460	220
Trèfle violet semé sous Orge .. (60 unités d'azote/ha)	750	330	170
Dactyle aggloméré .....	750	202	60
14 Ray-grass anglais .....	750	167	39

Dans le cas des Luzernes, l'évolution du peuplement mesurée en pourcentage du peuplement initial est représentée dans une bonne culture de la manière suivante :

*TABLEAU III*

Graines germant potentiellement .....	100 %
Plantules après la levée, semis printemps .....	58 %
Avant le premier hiver .....	52 %
Au départ premier printemps .....	36 %
Au deuxième automne .....	31 %
Au départ deuxième printemps .....	22 %

Ces relevés montrent la continuité du phénomène d'élimination. En première analyse on peut mettre en évidence trois stades critiques :

- son premier mois d'existence : semis-levée ;
- l'hiver et le départ de végétation.

Les périodes de pleine végétation ne donnent pas lieu à des éliminations graves.

- la formation des organes floraux et les phénomènes de fécondation.

## II. — ASPECTS DE LA COMPETITION AU STADE JEUNE

La levée dépend uniquement de la densité au mètre linéaire et du milieu. Elle est indépendante de l'écartement à densité linéaire égale.

TABLEAU IV

Nombre de graines au m.l. Trèfle violet	Ecartement entre les lignes			Nombre de plantules à la levée	% de levées
	10 cm	20 cm	40 cm		
25	23,5			23,5	94
50	35,0	25,2		30	60
100	58,3	45,2	53,6	52	52
200	106,5	94,4	104,0	101	50
400	178,8	150,0	153,6	161	40
800		242,8	241,2	242	30
1.600			420,4	420	25

Le nombre de plantules au mètre linéaire augmente avec la densité, mais la compétition provoque une élimination de plus en plus forte. Nous avons sur la Luzerne cherché à analyser le déroulement de l'émergence des plantules et la compétition pendant les tout premiers jours.

L'un des dispositifs expérimentaux comportait les traitements suivants :

- semis en ligne à 20 kg/ha ;
- semis en poquet ;
- semis en boîte de Pétri.

Ces données permettent de suivre la cinétique de l'établissement des plantules.

En boîte de Pétri où l'eau est fournie en abondance et où aucun obstacle mécanique n'entrave la sortie des graines en 64 heures, la germination est parfaite.

La levée est plus rapide et meilleure en poquet qu'en ligne, il y a coopération, mais à partir de la 110<sup>e</sup> heure se manifestent visiblement dans les poquets une grande hétérogénéité de vigueur et une régression d'abord brutale puis très lente.

**TABLEAU V**  
**POURCENTAGE DE PLANTULES SORTIES**

<i>Temps après le semis</i>	<i>Lignes 20 kg/ha</i>	<i>Poquets</i>	<i>Pétri</i>
40 heures .....	18,8	24,3	97
64 heures .....	62,5	60,6	99
110 heures .....	65,6	70,3	99
140 heures .....	59,3	60,4	99
8 jours .....	58,9	45,8	

Quelle est la nature de la puissance compétitive ?

Nous avons dans une série d'expériences analysé la puissance compétitive des grosses graines relativement aux petites graines.

Nous avons pu constater sans faire aucune hypothèse sur les causes génétiques, que les plantes produites par les grosses graines sont de vigueur supérieure.

**TABLEAU VI**  
**NOMBRE DE PLANTES EN % DU NOMBRE MAXIMUM ATTENDU**

<i>Semis</i>	<i>Pure</i>		<i>Mélange</i>	
	<i>G</i>	<i>P</i>	<i>G</i>	<i>P</i>
2 jours .....	55	40	—	—
10 jours .....	85	80	85	72
15 jours .....	79	83	87	68
30 jours .....	74	86	88	61
<i>intra-spécifique</i> 40 jours .....	71	86	87	56

On constitue un mélange de 50 % de grosses graines et 50 % de petites graines. Les grosses graines sont percées par une fine aiguille pour identification. Le semis en poquet accentue les phénomènes de compétition.

Il apparaît ici très nettement une corrélation entre le caractère « grosse graine » et la puissance compétitive.

Les plantules issues de grosses graines sont très agressives vis-à-vis d'elles-mêmes et des plantules issues des petites graines, l'élimination apparaît dès le dixième jour.

Cet ensemble de travaux met en évidence l'élimination extrêmement marquée à ce stade et indique la supériorité, pour la puissance compétitive, des génotypes qui présentent les marques d'une grande vigueur.

### III. — ANALYSE DE LA COMPÉTITION PENDANT LA PHASE DE CROISSANCE VEGETATIVE

Après le stade jeune, les individus sont encore soumis à des intensités de compétition variable ; il existe des phases précises de deux natures où les peuplements s'éclaircissent :

- des phases où les conditions extérieures sont difficiles (froid, sécheresse) ;
- des phases où il y a un accroissement brutal des besoins en un élément (repousse après coupe).

#### a) **Etude des modifications plastiques amenant une disparition de la plante.**

T. YAMADA et S. HORIUCHI ont suivi chez l'Orge les caractères quantitatifs qui ont été distinctement affectés par la compétition. Des observations sur différentes variétés de Luzerne confirment ces résultats.

**TABLEAU VII**  
**MODIFICATIONS PLASTIQUES MOYENNES D'UNE PLANTE**  
**DE LUZERNE EN FONCTION DE LA DENSITÉ DE PEUPLEMENT**

		<i>Ecartement en cm</i>						
		<i>1 × 20</i>	<i>2 × 20</i>	<i>4 × 20</i>	<i>8 × 20</i>	<i>16 × 20</i>	<i>32 × 20</i>	$\Delta$
<i>Modifications plastiques</i>	Hauteur en cm ....	57	59	62	58	59	58	N.S.
	Grosueur des tiges, note de 0 à 5 ....	2,62	3,06	3,22	3,47	3,30	3,42	T.S.
	Nombre de tiges ...	2,3	4,0	6,8	10,9	13,3	15,2	T.S.
	Poids en g .....	10,8	18,7	33,4	67,4	102,8	113,2	T.S.

Dans un essai de Luzerne, nous avons pu suivre les modifications subies par un individu jusqu'à sa disparition.

Entre deux plantes A et C se trouve une plante B qui à la germination (mai 1958) ne présente pas de retard par rapport à ses voisines.

Le 13 mai 1959 les caractéristiques de ces plantes sont :

	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>
Hauteur (cm) .....	110	80	105
Nombre de tiges .....	12	2	7
Grosueur des tiges (notation visuelle de 0 à 5) .....	3	2	4
Poids de la plante (g) .....	140	10	100

A la repousse suivante cette plante a été notée disparue.

L'élimination est apparue après une contrainte qui s'est nettement traduite sur la morphologie de B.

*intra - spécifique*

**b) Evolution du peuplement.**

Mis à part le cas des plantes traçantes (Trèfle blanc...) qui ont une possibilité de régénération, de multiplication végétative, il semble qu'en l'absence de ressemis toutes les plantes meurent, même celles qui tallent (Graminées).

Une expérience de Jean PICARD sur Trèfle violet montre que le premier mois de vie passé, l'élimination dépend beaucoup plus du nombre de plantes installées au m<sup>2</sup> que du nombre de plantes au mètre linéaire. Ceci correspond à l'apparition d'interaction entre lignes, à une meilleure exploitation de la surface, du milieu.

**TABLEAU IX**  
**POURCENTAGE DE PLANTES SURVIVANTES**  
**AU BOUT DE QUINZE MOIS**

Nombre de plantes levées par m <sup>2</sup>	$\Delta$ en cm			$\bar{\alpha}$
	10	20	40	
100- 200 .....	—	44	57	50
200- 400 .....	35	41	37	37
400-1.000 .....	30	30	29	30
1.000-2.000 .....	18	19	22	20
$\bar{\alpha}$ .....	28	30	30	

Ceci est valable pour le Trèfle violet dans la limite des écartements utilisés, dans le cas du Dactyle (plante à fort tallage) pour des écartements de 40 à 80 cm, l'élimination sur la ligne reste prépondérante pendant toute la première année.

Après la régularisation des semis à la levée, l'élimination est de plus en plus lente mais présente des discontinuités. Dans les limites de pérennité de la plante, l'élimination semble être indépendante de l'âge, elle ne dépend que du nombre total de plantes présentes.

**TABLEAU X**  
**POURCENTAGE DE SURVIVANTS**

	$Pt/m^2$	mai à décemb. 62	juin à novem. 63
<i>Trèfle violet</i>	100 - 200	84	83
	200 - 300	67	61
	300 - 400	68	60
		12-12-61 à 19-2-62	22-11-62 à 13-3-63
<i>Sainfoin</i>	75 - 150	91	98

**c) Les facteurs génétiques en cause.**

KAN-ICHI SAKAI, H.I. OKA se sont préoccupés de la recherche des facteurs génétiques conditionnant la puissance compétitive.

Ils considèrent comme certain le fait que la valeur en compétition soit un caractère quantitatif, contrôlé par des gènes mendéliens, avec interaction du milieu. SAKAI conclut que la puissance compétitive n'est pas associée à des caractères morphologiques qui pourraient sembler favorables : hauteur, port, vigueur.

**d) Homogénéité génétique et hétérogénéité de compétition.**

La variabilité génétique de l'ensemble des individus constituant le peuplement est un élément qui nous apparaît d'importance majeure.

Les graphiques donnés par K.I. SAKAI semblent montrer que plus la variance génotypique est faible, plus la variance due à la compétition est forte.

Autrement dit, plus le sélectionneur aura réduit la diversité morphologique d'une population, plus la compétition jouera.

Nous avons installé chez les Luzernes l'expérience suivante : un hybride simple de Luzerne A, très homogène, de haut niveau de rendement a été mélangé dans les proportions de 25, 50 et 100 % à un hybride B de très faible rendement et très homogène.

Dès la levée, la vigueur des plantules de la variété A a permis un peuplement bien meilleur de cette variété, mais immédiatement après levée la compétition a été marquée chez le traitement A. Ce mélange introduit artificiellement une grande variance génotypique. Le but de l'essai était l'analyse de l'évolution du peuplement, des formations plastiques par compétition et du rendement parcellaire.

*TABLEAU XI*  
EVOLUTION DU RENDEMENT EN CULTURE PURE  
ET EN MELANGE

<i>Traite- ment</i>	<i>Constituants</i>		<i>Rendement kg/parcelle</i>				
	<i>A %</i>	<i>B %</i>	<i>1<sup>re</sup> coupe</i>	<i>2<sup>e</sup> coupe</i>	<i>3<sup>e</sup> coupe</i>	<i>Total 63</i>	<i>1<sup>re</sup> coupe 64</i>
A . . . . .	100	0	16,3	10,4	6,2	32,8	14,3
B . . . . .	0	100	9,3	7,3	3,4	20,5	13,5
C . . . . .	75	25	16,1	10,6	6,1	32,8	14,6
D . . . . .	50	50	15,1	10,1	5,9	31,0	14,4
E . . . . .	25	75	13,6	9,8	5,8	29,1	14,7
p.p.d.s. .			1,0	0,8	0,4	1,9	NS

En plantes espacées (10 × 20 cm), le rapport des productions A/B est 1,82.

Ceci nous permet de reconstituer, en prenant comme base arbitraire le rendement parcellaire B, les rendements théoriques des mélanges.

Tout se passe comme si les effets ou les arrière-effets de la compétition avaient réduit les potentialités génétiques de A.

Les mélanges E paraissent meilleurs que ceux qui sont normalement espérés.

22 Cela peut s'expliquer par une composition en A plus riche à la récolte que dans les constitutions initiales ou par une coopération des génotypes.

**TABLEAU XII**  
**POIDS VERT EN KG PAR PARCELLE**

	<i>Rendements théoriques</i>	<i>Rendements théoriques corrigés par peuplement</i>	<i>Rendements réels</i>	<i>Différence en % de rendement réel</i>
A .....	37,38	37,38	32,82	— 13,35
B .....	20,54	20,54	20,54	0
C .....	34,01	34,5	32,78	— 4,75
D .....	28,95	30,3	31,02	+ 1,2
E .....	23,91	27,6	29,15	+ 6,1

En peuplement dense, la compétition crée une variabilité beaucoup plus forte que celle due à l'hétérogénéité génétique dont on a une bonne estimation en pépinière.

L'uniformité des besoins dans un ensemble phénotypiquement homogène au départ accroît des interférences et amène une variabilité égale à celle des peuplements plus hétérogènes.

**TABLEAU XIII**  
**ACCROISSEMENT DU COEFFICIENT DE VARIATION  
EN FONCTION DE L'EFFET COMPETITION**

<i>Densité de peuplement</i>		<i>70 × 70 cm</i>	<i>10 × 20 cm</i>	<i>20 kg/ha</i>
Poids	population	35	65	125
	H. D.	30	—	120
	population	13	—	25
<i>intra - spécifique</i>	Hauteur	H. D.	10	—
				20

**IV. — ANALYSE DES EFFETS DE COMPETITION  
PENDANT LA PHASE DE REPRODUCTION**

Chez les plantes allogames, la phase de pollinisation et de fécondation est très certainement une de celles qui donnent la plus grande prise à la compétition. Dès que le pollen est déposé sur le stigmate une compétition est créée entre les tubes polliniques pour l'acheminement vers les ovules. Les allèles de stérilité de la série S sont un exemple d'élimination brutale. DEMARLY a pu montrer sur la Luzerne par marquage du pollen au phosphore 32 que l'auto-pollen était très défavorisé. Les travaux de D. K. BARNES et R. W. CLEVELAND sur Luzerne mettent en évidence un biais systématique des fécondations dues à des croissances différentielles des tubes polliniques.

D'autre part, une de nos expériences montre une relation entre la structure hybride de plante chez la Luzerne qui est autotétraploïde, et un phénomène de vigueur hybride chez le pollen diploïde, phénomène qui se traduirait par des vitesses de croissances différentes.

*TABLEAU XIV*

	<i>Lignées (6 et 7 générations d'autofécondation)</i>	<i>Hybrides doubles et trois voies</i>
Pollen germé après 90 minutes .....	100	118 135
Longueur moyenne des tubes .....	100	129 118

**V. — CONCLUSION ET CONSEQUENCES POUR L'AMELIORATION  
DES PLANTES**

**a) Adaptation d'un génotype à la compétition.**

Le phénomène de compétition est loin d'être simple ; il est constitué d'un ensemble de besoins concomitants et varie en intensité au cours du développement de la plante, passant d'une coopération à des concurrences très dures.

Il est donc peu vraisemblable que puisse être définie une seule formule génotypique ayant une bonne adaptation à cette compétition. Nous pouvons nous rappeler cette phrase que J. B. S. HALDANE prononça lors du dernier congrès de Génétique à propos de l'adaptation du milieu : « Il est absurde de croire qu'il y a un génotype idéalement adapté, il faut toujours envisager des ensembles de génotypes ».

**b) Les variations dans la nature de l'interférence entre plantes**

entraînent que toute mesure de la puissance compétitive en un instant donné, ou pour un caractère défini, n'a qu'une signification partielle et peut donc mettre en cause des facteurs très différents.

**c) Homogénéité et adaptation à la compétition.**

L'utilisation d'un seul génotype peut dans ces conditions ne pas entraîner de gain appréciable dans l'homogénéité, et entraîne une souplesse moins grande dans l'adaptation à la compétition.

Il est possible aussi qu'une compétition intense au stade jeune puisse avoir des arrière-effets dépressifs assez longs. Ces effets sont très mal connus.

**d) Conséquence en amélioration des plantes.**

Il n'y a pas de corrélation obligatoire entre le rendement individuel des plantes espacées et leur rendement agronomique. La culture de variétés hybrides qui représenteraient le maximum des potentialités génotypiques peut donc ne pas se traduire par un gain tangible au niveau de l'utilisateur. Il se peut donc qu'une fois le travail d'amélioration accompli, nous soyons amenés, pour obtenir un progrès agronomique marquant, à considérer des mélanges de génotypes aboutissant globalement à une réelle coopération pour la productivité.

P. GUY,

*Station d'Amélioration des Plantes Fourragères,  
Lusignan (Vienne).*

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- 1960 BANNEROT (H.) : Données non publiées.
- 1963 BARNES (D.-K.), CLEVELAND (R.-W.) : « Genetic evidence for Nonrandom, fertilization in alfalfa as influenced by differential pollen tube growth ». *Crop Science*, 3, 7-3, 295-297.
- 1964 DEMARLY (Y.), GUY (P.), CHESNEAUX (M.-T.) : « Analyses préliminaires de la compétition chez les Luzernes ». *Ann. Amélior. Plantes*, 14, 131-155.
- 1960 DE WIT (C.-T.) : « On competition ». *Versl. Landb. Onderz.*, The Hague, 66-3.
- 1954 FELIX (L.) : « La compétition dans les mélanges simples d'espèces ou de variétés ». *Conf. Eup. Herbages*, Paris, 103-106.
- 1961 HARPER (J.-L.) : « Approaches to the study of plant competition ». *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 15, 1-39.
- 1956 HODGSON (G.-L.), BLACKMAN (G.-E.) : « An analysis of the influence of plant density on the growth of *Vicia faba*. The influence of density on the pattern of development ». *J. Exp. Bot.*, 7, 7-20, 147-165.
- 1961 MATHER (K.) : « Competition and co-operation ». *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 15, 263-281.
- 1963 MOULINE (M.) : Troisième année E.N.S.A., Grignon (rapport).
- 1961 SAKAI (E.-L.) : « Competitive ability in plants: its inheritance and some related problems ». *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 15, 245-263.
- 1955 YAMADA (T.) : *Bull. Nat. Inst. Agric. Sc.* (Chiba) Japon, 11, 249-329.
- 1960 YAMADA (T.), HORIUCHI (S.) : « On the bias of quantitative characters and change of their distribution in a population due to inter-plant competition ». *8th. Int. Grass Cong.*, 297-301.

Je remercie J.-P. BESSAC, Marie-Thérèse CHESNEAUX, L. CROISIER, Y. DEMARLY, M. GILLET, P. JACQUARD, Anna JELINOWSKA pour leurs données non publiées, Station d'Amélioration des Plantes Fourragères, I.N.R.A., Lusignan (Vienne) et J. PICARD, Station d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A., Dijon (Côte-d'Or), France.