

Un certain nombre de plantes fourragères qui sont étudiées à la Station de Lusignan ont leur productivité conditionnée par les relations sociales qui se manifestent au sein des peuplements. Des observations pratiques et études concrètes concernant les densités de peuplement, la constitution hétérogène des cultivars, ont aiguillé l'intérêt sur ces relations. Travaux appliqués et recherches explicatives ont alors été développés pour mieux appréhender ce phénomène.

L'étude de ces rapports, en effet, est fondamentale pour comprendre leur comportement, et l'établissement de liens entre causes et effets nécessite de les décrire à l'aide d'un minimum de concepts, tout en mettant au point des méthodes expérimentales applicables à l'étude des communautés végétales en tant que « collections » d'individus. Les travaux consacrés aux relations sociales dans les peuplements végétaux ont comporté deux aspects : l'un appliqué au cas des plantes fourragères en ce qui concerne la définition des cultivars et les techniques de culture, l'autre fondamental ayant pour but d'expliquer et augmenter en retour l'efficacité des travaux concrets.

RECHERCHES FONDAMENTALES

MISE EN EVIDENCE DES EFFETS DE RELATIONS

Les effets de relations ont été caractérisés par (12) :

- a) les déviations plastiques entraînées par des modifications de croissance ;
- b) l'évolution du peuplement à la suite d'une lutte d'extermination entre individus (ce terme n'étant pas fatal). Les chances de *survie* d'une plante vont de 1 à 10 suivant les doses de semis.

CHALBI (3) a ainsi réalisé une série de travaux en vue de l'étude du phénomène de compétition entre luzernes. Un dispositif expérimental particulier a été mis au point pour évaluer l'importance des effets sur un matériel végétal comprenant quatre génotypes dont les réactions pouvaient

être individualisées. Ce schéma comporte l'association deux à deux des structures génotypiques sur la ligne, ainsi que les cultures pures. Il est certain que ces structures, lorsqu'elles sont associées, s'influencent réciproquement (5). En effet, l'étude de quelques caractères quantitatifs, comme le nombre de feuilles au stade jeune, la hauteur, le nombre total de tiges, le nombre d'inflorescences, le poids de matière sèche, etc., a révélé des modifications plastiques nettes. La méthode adoptée a consisté à examiner la manifestation des phénomènes sur l'individu tout d'abord à l'aide de leurs effets globaux. Plusieurs types de situations ont été rencontrés. L'utilisation du concept de modifications plastiques relatives permet de clarifier la signification biologique générale des faits constatés : aspects évolutionnistes, implications agronomiques, aptitudes générales et particulières à la compétition.

DEFINITION DES SITUATIONS

Les situations « sociales » ont été définies d'après leur nature (neutralisme, compétition, coopération, etc.) à partir de leurs manifestations. Ceci a conduit notamment à montrer que l'on a le plus souvent affaire à des situations de compétition, au sens large. Quelques exemples de situations rencontrées chez les plantes fourragères pérennes (et en particulier pour toutes les combinaisons binaires possibles entre sept espèces : *Dactylis glomerata*, *Festuca elatior*, *Phleum pratense*, *Lolium italicum*, *Trifolium pratense*, *Trifolium repens*, *Lotus corniculatus*, cultivées à deux niveaux trophiques des « cellules » de compétition (14), ont été analysés biométriquement. Deux points importants ont été examinés :

- a) la variabilité des déformations plastiques relatives, soit déterminées par une espèce, soit subies par elle : l'un des avantages de l'utilisation de cette donnée comme base des calculs étant de pondérer chaque résultat par les performances en culture pure, et d'obtenir ainsi des variances homogènes ;
- b) les conséquences des actions réciproques au niveau des communautés bispécifiques.

La signification sociologique des faits constatés est capitale et a été discutée en détail. Le rejet du substantif « interaction » pour désigner les relations entre individus a été justifié, tout en évitant de restreindre les réflexions à l'aspect sémantique du problème.

PROCESSUS D'ETABLISSEMENT DES RELATIONS

Ces processus ont été inventoriés (facteurs physico-chimiques de la compétition : éléments nutritifs, eau, lumière, excréments), ce qui a conduit à souligner l'importance des différences de fonctionnement des organismes.

METHODOLOGIE D'ANALYSE

La nature factorielle des effets rend l'utilisation d'une analyse biométrique intéressante.

L'étude d'une méthodologie descriptive et explicative, appropriée, a été conduite selon diverses voies :

a) Modèle analogique avec le diallèle génétique.

Les interactions entre les effets des génotypes associés restent de même nature dans différentes années, différents emplacements et, surtout, dans différents milieux nutritifs artificiels de culture. Une série de résultats ayant montré cette stabilité et cette possibilité de répétition, CHALBI (4) a proposé une interprétation mathématique de la compétition entre génotypes différents, opposés par couples dans des « cellules ». Les observations quantitatives y sont analysées selon la méthode des « croisements diallèles ». Cette méthode met en évidence des paramètres qui caractérisent la structure génotypique en association. Les effets métriques moyens ou paramètres fixés des génotypes en compétition sont alors :

- l'aptitude générale à la compétition ;
- l'aptitude générale à l'agressivité ;
- l'aptitude particulière à la compétition ou « interaction » biologique entre deux génotypes donnés ;

et certains autres effets moyens. Les problèmes soulevés par l'estimation de ces paramètres et de leur échantillonnage ont été résolus. Ainsi pour le nombre moyen d'inflorescences de la luzerne, par exemple, les tests statistiques montrent que les aptitudes décrites sont hautement significatives. Or, ces aptitudes ne présentent aucune interaction statistique, ni avec le milieu, ni avec les blocs, ce qui souligne leur intérêt général. Sur luzerne, *cette étude quantitative a donc mis en évidence un conditionnement génétique*. L'intérêt agronomique de tels résultats peut être considérable : plusieurs aspects en semblent très intéressants.

Dans les relations entre espèces, l'effet attribuable à la différence entre « résistance à l'agression » et « agressivité » (différence « intra-cellule ») semble prépondérant.

Un autre modèle d'interprétation statistique des essais d'association a été mis au point (GALLAIS). On verra plus loin qu'appliqué aux relations intraspécifiques chez le dactyle et à celles entre espèces d'une prairie permanente, il a permis d'estimer les paramètres d'agressivité et de productivité. Ce schéma mathématique d'analyse statistique des relations, au niveau du rendement, est un *modèle non orthogonal* dérivé de l'analyse diallèle. Il permet de mettre en évidence un effet « cultures pures », et de décomposer les déviations plastiques absolues en effets généraux et particuliers. Le rendement d'une association entre deux génotypes i et j s'écrit alors sous la forme :

$$y_{ij} = \frac{1}{2} v_i + \frac{1}{2} v_j + m + g_i + g_j + s_{ij}$$

v_i = rendement du génotype i en culture pure

m = moyenne des déviations plastiques.

g_i = *aptitude générale à l'association*

s_{ij} = *aptitude particulière à l'association* du génotype i et du génotype j

et celui du constituant i en présence du constituant j s'écrit :

$$y_{i/j} = \frac{1}{2} v_i + \frac{1}{2} m + \alpha_i + \beta_j + \gamma_{i/j}$$

α_i = *effet de résistance à l'agression*

β_j = *effet d'agressivité*

$\gamma_{i/j}$ = effet particulier traduisant la non-additivité des effets d'agressivité et de résistance à l'agression.

Ainsi la somme pour un génotype de son effet de résistance à l'agression et de son effet d'agressivité représente l'aptitude générale à l'association.

L'analyse de variance correspondant à ces deux équations est celle d'un modèle de régression multiple. Sur dactyle, son utilisation a mis en évidence 77

un conditionnement génétique où l'on retrouve des situations d'additivité et de dominance partielle ou complète.

b) Matrice de domination.

Ces matrices sont construites à l'aide de relations d'ordre, telles qu'elles sont appliquées dans le problème dit du « leader » ; il semble bien que la notion de puissance établie à partir de ces matrices ait une valeur explicative élevée.

c) Homéostasie sociologique.

C'est la mesure de la stabilité de l'espèce agressée dans les différents « milieux » constitués par une gamme d'agresseurs.

Des conclusions ont pu être tirées quant à la signification biologique des paramètres mesurés.

ASPECTS GENETIQUES DES RELATIONS

L'aptitude génétique à la compétition peut être analysée et, dans certains cas, son extériorisation contrôlée. Les travaux de NGUYEN VAN (18, 19) reposent sur l'hypothèse qu'il n'y a pas de commande polygénique de cette aptitude, la cause du phénomène étant essentiellement l'existence de caractères d'agressivité. On ne saurait exclure totalement le fait que des gènes agissent; mais, il paraît plus vraisemblable de penser que c'est l'ensemble du conditionnement interne de l'individu qu'il faudrait considérer.

Ainsi, à partir d'une population isogénique de *Lolium italicum*, NGUYEN VAN a créé artificiellement deux clones, l'un ayant la capacité d'effectuer la montaison, l'autre restant à l'état végétatif. L'analyse des relations entre ces deux types, lorsqu'ils sont en mélange, l'a amené aux conclusions suivantes :

a) dans cette étude, la compétition a pour cause un caractère : la précocité de montaison. Il n'apparaît donc pas qu'un mécanisme polygénique particulier conditionne nécessairement l'aptitude ;

b) la précocité, en s'extériorisant, crée une situation contraignante par ombrage qui n'agit que lorsque la quantité de lumière interceptée atteint un seuil critique ;

c) des corrélations existent entre les caractères morpho-physiologiques et l'aptitude, démontrant ainsi que l'action polygénique est indirecte. Certains

caractères seraient donc amenés à exprimer par leur phénotype, l'agressivité d'une structure dans un peuplement où elle est associée.

L'action conjuguée de la précocité de montaison, du tallage et de la dimension des talles a également été étudiée. Dans une communauté ou association monogénotypique, seule la compétition intragénotypique agit. Les relations sociales proprement dites, c'est-à-dire les relations réciproques entre individus, sont indépendantes de l'expression des caractères. Dans la compétition intergénotypique, ces relations se manifestent par des déformations plastiques et une évolution démographique. Les modifications qui apparaissent sont fonction de l'amplitude de la différence entre les caractères des génotypes.

Cette méthode d'analyse et les explications qui en découlent permettent une bonne description des phénomènes.

Structure des populations et situations affrontées sont liées. Il sera peut-être nécessaire, une fois le travail d'amélioration accompli, de considérer des mélanges de génotypes aboutissant globalement à une réelle et importante coopération pour la productivité. DEMARLY, GUY et CHESNAUX (6) concluaient ainsi à la possibilité de concevoir de telles associations et éventuellement d'atteindre un résultat agronomiquement intéressant. L'aptitude à la coopération pourrait devenir un nouveau critère de choix. On peut établir un parallèle entre ce résultat et la diversité qui existe dans les populations naturelles et les caractérise.

C'est dans cet esprit que les *relations d'association ont été étudiées entre génotypes de dactyle* (GALLAIS). L'amélioration génétique des plantes fourragères pour le rendement vise surtout à utiliser le phénomène de vigueur hybride, mais cela ne peut se faire de façon efficace que si les structures génotypiques créées sont adaptées aux conditions de croissance en peuplement dense. Deux voies complémentaires s'offrent alors :

- a) la définition d'une structure génotypique adaptée à ces conditions ;
- b) la recherche d'associations de structures génotypiques qui, dans les conditions d'utilisation, donneraient un rendement supérieur aux meilleures formules « pures » existantes.

Ces deux voies, en fait, convergent, car elles tendent toutes deux à la recherche du *degré d'hétérogénéité* d'une structure génétique correspondant au meilleur rendement. Les résultats concernant la première seront donnés au chapitre VI (facteurs du rendement). Les observations rapportées ici

concernent deux expériences d'association entre géotypes de dactyle.

Le *schéma expérimental* utilisé a été celui de CHALBI. Mais les structures géotypiques étaient aussi étudiées, à titre de référence, en plantes isolées. Le schéma a été appliqué, d'une part, à quatre clones, d'autre part, à sept variétés, les ensembles de clones ou de variétés étant de même précocité moyenne. Le clonage avait pour but d'éliminer tout effet possible d'une *variabilité génétique à l'intérieur d'une structure géotypique*.

En moyenne, le rendement obtenu en association est égal à inférieur (jusqu'à 15 %) au rendement des cultures pures ; il existe des situations où le rendement est supérieur à celui du meilleur des deux constituants, mais, toutefois, non significativement supérieur à la meilleure culture pure de l'essai. L'effet « culture pure » seul, sur le niveau de l'association, n'a été significatif qu'en année d'installation et pour les deux premières coupes des deux années d'essai. Pour les autres coupes, cet effet n'est pas apparu significatif. Dans tous les cas, *l'effet « aptitude générale à l'association » a été fortement significatif*. L'aptitude particulière à l'association n'est apparue significative que sur l'essai réalisé avec des variétés, en année d'installation, pour le rendement des parties coupées par une exploitation normale, et les années suivantes, aux premières coupes, mais seulement pour le rendement total en matière sèche de l'ensemble des parties aériennes et non pour celui des parties coupées par une exploitation normale.

Le rendement agronomique (exploitation normale) des associations est donc expliqué, pour une très grande part, par des caractéristiques générales relatives à chaque constituant en présence, et non par des caractéristiques particulières à chaque combinaison.

Quant à la *signification biologique des effets mis en évidence*, la décomposition de l'aptitude générale à l'association en effets de résistance à l'agression (ou productivité) et d'agressivité permet l'étude du comportement des géotypes en liaison avec leurs caractéristiques (rendement, nombre de talles, dimensions des organes, port) à forte et à faible densité. Les deux effets présentent une *liaison* assez forte ; mais une tendance à la *rupture de cette liaison* a pu être observée dans certains cas. Il serait donc possible d'avoir des géotypes ayant en association un effet stimulant (peu agressifs) tout en étant stimulés (très résistants à l'agression). Ces effets sont très variables d'une coupe à l'autre. Une *sensibilité marquée à l'agression* ou une *forte agressivité* sont parmi les plus stables. Dans l'état actuel de l'interprétation, il apparaît difficile de trouver des caractéristiques simples en liaison avec ces effets. Un

même caractère peut être déprimé et agressif ; mais les génotypes très agressifs ont toujours un *port étalé* et un *fort tallage*, alors que le caractère de productivité semble plus en liaison avec la taille des talles. *L'aptitude générale à l'association* semble en liaison pour les premières coupes avec des *indices de surface foliaire* élevés, jouant le rôle de caractère favorable. La résistance à l'agression n'a pu être reliée à aucune caractéristique. En particulier, *elle est sans liaison avec la résistance à la compétition par densité*, mesurée par le rapport du rendement en plantes isolées d'un génotype à son rendement en culture pure à forte densité. De même, le comportement en association d'un génotype n'a pas de relation simple avec sa réaction à la densité. Dans l'étude des associations de génotypes, il faut donc un modèle expérimental permettant de séparer les *effets de densité des effets de relations*.

En conclusion, l'existence d'effets d'associations permet de supposer qu'il doit être possible de trouver des combinaisons de génotypes supérieures aux meilleures cultures pures ; mais l'amélioration de l'aptitude générale à l'association sera difficile à cause de la liaison assez intense entre résistance à l'agression et agressivité. *Le succès dépendra des possibilités de rupture de cette liaison. L'aptitude particulière à l'association semble trop rare* (beaucoup plus que l'aptitude particulière à la combinaison en génétique) et mal expliquée pour pouvoir être utilisée. Il faudrait trouver des génotypes complémentaires, non agressifs et très productifs. Parallèlement, la recherche de facteurs en liaison avec les effets d'association doit se poursuivre.

Il serait très dangereux de conclure en considérant tout mélange bénéfique comme un cas rare, aberrant. Il apparaît en effet que la diversification d'une population soit très favorable à la recherche de la meilleure performance, traduite sous la forme d'interactions avantageuses au niveau du mélange.