

RELATIONS INTRASPECIFIQUES

La compétition intraspécifique à l'intérieur d'un peuplement dense provoque des modifications plastiques et des interactions au niveau de la plante (7). Les influences de la densité sur la communauté et sur l'individu ont été plus particulièrement analysées ; ce dernier aspect de la compétition, chez les végétaux, passe relativement inaperçu. Il a été montré :

1) d'une part, que les effets du peuplement s'extériorisent sous forme de mortalité des plantes ;

2) d'autre part, que grâce à une plasticité remarquable, les végétaux présentent un plafond de rendement pour une gamme étendue de densités. Cette plasticité représente probablement un avantage retenu par la sélection « naturelle ».

Mais l'existence de différents stades critiques successifs correspondant à une simultanéité des besoins pour différentes étapes de la vie d'une plante (germination, levée, phase végétative, phase reproductive) rend complexe l'analyse des modalités de cette compétition. La puissance compétitive d'un génotype n'a donc qu'une signification partielle en un instant donné, ou pour un caractère défini : en fait, elle est sous la dépendance d'une succession de facteurs génétiques divers. Ces facteurs interviennent au niveau de la structure génétique de l'individu et au niveau de la population.

Les liaisons entre aptitude à la compétition et rendement, et entre rendements en plantes isolées et en peuplements denses, ont été envisagées (la comparaison de ces deux rendements est, en effet, un point capital pour le sélectionneur). Certains des résultats obtenus soulignent le « tamponnement » des génotypes en conditions de pression sociale intense ; à densité élevée, la variabilité génétique est écrasée. Ceci s'explique par la différence de nature entre les vigueur, mesurées en conditions de compétition ou en son absence.

RELATIONS DE COMPETITION CHEZ LA LUZERNE

(*Medicago sativa*) (7)

Les premières analyses en ont été réalisées par DEMARLY et col. (6). Elles visaient simplement à mettre en évidence la manifestation des effets de compétition. Ces travaux préliminaires ont montré la diversité des facteurs en jeu et le rôle double de l'individu et de la population.

Dans le même temps, MOKHTARZADEH (17) mettait au point un dispositif permettant l'étude de la compétition entre génotypes. Appliqué à des écotypes de luzerne, il conduisait à mettre en évidence une réaction propre de chacun d'eux vis-à-vis de la densité de peuplement et de la dimension des graines. Dans tous les cas, la population « Flamande » était supérieure à la population « Poitou ». Il apparaissait donc important de connaître pour chaque variété l'influence de la compétition, dépendant de la densité de peuplement, sur le potentiel de production.

Nous envisagerons successivement les effets de la compétition sur le peuplement, sur la morphologie, sur le rendement et sur la variabilité de la luzerne.

a) Evolution du peuplement.

Les études ont été réalisées soit en conditions artificielles (stade jeune), soit en essais de plein champ (2, 7, 11). Parallèlement, des travaux analogues se poursuivaient à Dijon sur trèfle violet (PICARD). L'élimination se produit pendant toute la durée de la culture, cependant l'une des phases les plus importantes coïncide avec la levée. Le nombre de plantules augmente très rapidement pour atteindre souvent 90 % des graines susceptibles de germer. Si la densité est très forte, il peut arriver que le nombre de plantes, au stade cotylédonnaire, diminue brutalement pour se stabiliser à un palier très légèrement décroissant. Mais la plupart du temps, la levée s'effectue sans cet à-coup, avant l'atteinte du plafond. Le niveau réalisé dépend de la densité au mètre linéaire et des conditions de milieu ; il est indépendant de l'écartement des lignes (7). Ultérieurement, la compétition ne joue plus uniquement sur la ligne, mais se manifeste à l'unité de surface. Le taux d'élimination dépend du nombre de plantes au mètre carré et assez peu de l'âge des plantes, au moins dans un premier temps. Une certaine régularisation des peuplements se réalise. Les plus denses subissent l'élimination absolue et relative la plus importante. Cependant l'influence du mode d'implantation peut se maintenir trois ans (tableau V). Il faut ajouter que cette élimination n'a pas lieu au hasard, mais que la sélection est continue.

TABLEAU V

PERSISTANCE DE L'INFLUENCE DU MODE D'IMPLANTATION EN TROISIEME ANNEE D'EXPLOITATION DE LA LUZERNE (1)

Ecartement des lignes (cm)		Nombre de graines/mètre linéaire (au semis)		
		200	100	50
14,5	A	168 (12)	156 (23)	120 (35)
	B	14,7	13,7	13,6
29,0	A	109 (16)	73 (21)	63 (37)
	B	13,6	13,2	12,5

A : nombre de plantes/m² ; B : rendement (t/ha M.S.).
Entre parenthèses : % de survivants.

b) Morphologie et qualité du fourrage.

La compétition modifie profondément la morphologie de la plante : le rapport pondéral entre une plante isolée et une plante en parcelle est de 100. A une certaine distance, cependant, il n'est pas possible, au moment de la première coupe, de distinguer entre des parcelles semées à la volée ou lignes à 40 cm, ou bien établies avec 4 à 30 kg/ha de graines, si ce n'est que les densités les plus fortes versent un peu plus tôt. Les parcelles ont la même hauteur et la même densité de fourrage. Par contre, en période sèche, il peut apparaître des différences spectaculaires : les plantes isolées ou les lignes à grand écartement sont plus hautes et plus vigoureuses. La densité agit sur la hauteur du couvert, c'est-à-dire sur la hauteur des plantes les plus fortes, car si on regarde de plus près, plante par plante, de nombreux individus sont très faibles et beaucoup moins hauts. CHALBI (5) a pu noter en particulier l'existence, parmi les individus, d'une tendance à l'agrégation lorsque la « contrainte inter-génotypique » devient plus intense.

Plus la densité est forte, plus les tiges sont fines (2, 6) ; mais cet effet ne joue que dans une certaine gamme, car à la compétition interplante des fortes densités se substitue une compétition intraplante aux faibles densités. Le nombre de tiges par plante augmente avec l'espacement, sans compensation complète à l'unité de surface. Il s'ensuit que les peuplements denses ont des tiges plus fines et plus nombreuses que les peuplements clairs.

Contrairement à ce qu'on pourrait penser, ces différences morphologiques n'entraînent pratiquement pas de différences dans les rapports feuilles/tiges, dans la composition chimique (azote, cellulose brute) et dans la digestibilité des plantes (2). Il est pratiquement prouvé actuellement que les variations de grosseur des tiges ne s'accompagnent d'aucune différence notable des quantités de fourrage vert consommées par les animaux (chapitre XI).

c) Rendement.

Le poids moyen des plantes est très sensible à la compétition (6, 16) ; mais en première approximation, on peut dire que le rendement à l'hectare est indépendant du peuplement de 4 à 30 kg/ha de graine. D'une manière plus précise :

- les semis en lignes écartées (30 cm) sont plus productifs en conditions sèches (coupes de fin d'été) ;
- ceux en lignes serrées (10 cm) le sont plus en conditions d'eau non limitantes ;
- le rendement diminue dès que les peuplements sont trop faibles (100-150 plantes/m² probablement) ; ceci expliquerait en partie la baisse de production des luzernes avec l'âge (1, 2, 6, 16).

Ce rendement peut varier avec les conditions de milieu, le génotype (8, 12). Ces différences sont liées beaucoup plus à une variation de la quantité de tiges qu'à celle des feuilles (leur quantité est stable, ne dépendant que du cycle (2, 9)).

d) Variabilité interplantés et intervariétale sous l'effet de la compétition.

La compétition crée une variabilité entre plantes très supérieure à celle d'origine génétique. Ainsi le coefficient de variation du poids vert est de 30 à 35 % pour des plantes isolées, alors qu'il atteint 120 % en culture dense. En pratique, la moitié des plantes d'une parcelle assurent à elles seules 90 % du rendement. Nous avons déjà vu que la quantité de feuilles à l'hectare était un caractère stable (assez peu dépendant du génotype, de la température, du sol...). Il est probablement conditionné par la lumière. La quantité de tiges est beaucoup plus variable sous l'effet du génotype ou du milieu. Cependant, on peut dire que la production de matière sèche à l'hectare dépend de ces deux facteurs : le génotype est prépondérant en conditions de non-compétition, le milieu est de plus en plus important au

fur et à mesure que la compétition est plus forte. Ceci explique que le coefficient de variation entre variétés passe de 15 à 8 %, des plantes isolées à la culture dense. La gamme de variabilité des ensembles d'individus s'écrase au fur et à mesure que la pression de compétition augmente : mais l'existence d'une variabilité du comportement social, entre génotypes, notamment vis-à-vis de la réaction à la compétition pour la lumière, permet d'ouvrir le champ à des critères de choix inusités (JACQUARD et HANAN).

EFFET DE LA COMPETITION SUR L'EXTERIORISATION DE LA PRECOCITE

La création d'un *ensemble d'individus hétérogène* peut conduire à une *meilleure utilisation du milieu*, en particulier à un rendement plus élevé, qu'un ensemble homogène, en utilisant de façon plus efficace l'environnement par une complémentarité dans l'espace et le temps. Ainsi un ensemble de génotypes dont les *rythmes de croissance et de développement* seraient différents pourrait peut-être montrer des *situations de coopération*. Mais un mélange de précocités différentes pose le problème de l'intérêt du critère de sélection « homogénéité de précocité ». La compétition augmentant souvent l'hétérogénéité d'un peuplement, on peut se demander ce que devient dans ces conditions l'*homogénéité génétique d'un cultivar* ou l'*hétérogénéité d'un mélange de cultivars*.

Dans le but de répondre à cette question importante pour le sélectionneur et la mise en culture, le comportement d'associations de deux génotypes de ray-grass anglais (MANSAT, RENE, NGUYEN) puis de dactyle (GALLAIS, BERTHOLLEAU) a été étudié.

A partir d'un premier essai comportant seulement les associations 3/4 - 1/4, 1/4 - 3/4 et les peuplements purs de deux ray-grass anglais insuffisamment différents l'un de l'autre, fut conçu un protocole où deux variétés, l'une précoce (Otofte Dux, puis Melle Fauche en un autre essai pour le ray-grass anglais, Germinal pour le dactyle) l'autre tardive (Melle Pâture et Prairial) étaient installées en mélange à différentes proportions (pur, 3/4-1/4, 1/2-1/2, 1/4-3/4) en densité normale de prairie. Les coupes furent effectuées au rythme du précoce, du tardif, et intermédiaire, suivant un régime simulant une exploitation pâture pour le dactyle, pâture d'une part, foin d'autre part

L'expression de la précocité en première année d'exploitation normale fut observée par comptage des épis sur la ligne (dactyle et ray-grass) ou notation sur talles marquées en fin d'hiver (ray-grass). L'évolution des populations a été suivie par prélèvements de talles en gazon et étude de leur précocité en plantes isolées.

Les conclusions dégagées ont trait à :

a) L'expression de la précocité en première année d'exploitation.

L'effet de la densité (essai par rapport à une pépinière de référence) sur la *date moyenne d'épiaison* des cultures pures est significatif, en essai elle est de quatre à six jours *plus tardive*. Mais l'interaction variété \times densité est faible, la variété précoce est un peu plus affectée que la tardive chez le dactyle, de même dans le cas d'Otofte mais pas dans le cas de Melle Fauche, ray-grass anglais précoces. En ce qui concerne la *variabilité*, l'effet de la densité est faible, mais l'*interaction* variété \times densité est forte chez le dactyle.

En l'absence de tout effet du rythme d'exploitation, l'épiaison de mélanges précoce-tardif est conforme au comportement attendu calculé sur la base des performances en pures et des proportions ; cependant la concordance est parfois moins bonne dans les associations à dominante de tardif chez le ray-grass anglais. Ceci est observable que ce soit par comptage des épis sur la ligne ou par observation de talles marquées prises au hasard en fin d'hiver. Pour le dactyle le nombre de tiges reproductrices par parcelle dans l'association 3/4 précoce - 1/4 tardif est très supérieure à la plus forte culture pure et à toutes les autres associations : le tallage du précoce a été *stimulé* par la présence du tardif.

b) L'évolution du peuplement.

Dans le cas du ray-grass en fin de première année d'exploitation normale, un glissement très net des populations vers la tardivité est observable ; déjà au printemps de cette même année, cette évolution se dessine. Ceci explique en partie la moins bonne concordance de la précocité des mélanges à tardif prépondérant par rapport à l'état théorique, et les résultats de rendement en seconde année d'exploitation comme décrit plus loin.

En ce qui concerne le dactyle, la réaction est tout à fait inverse : dès l'année d'installation, l'évolution du peuplement de talles est telle que le génotype précoce tend à éliminer le génotype tardif, et d'autant plus rapidement qu'il y a plus de tardif. L'équilibre obtenu en fin d'année d'installation est perturbé ensuite par l'effet du rythme d'exploitation. Après une

année d'exploitation normale, Prairial a été en moyenne favorisé et Germinal défavorisé ; mais Prairial a été d'autant plus favorisé qu'il était en plus faible proportion et exploité au rythme du précoce ; de même, le précoce est moins défavorisé exploité au rythme du tardif. Le potentiel de compétition d'un génotype est déterminé par sa possibilité de donner des tiges reproductives. Outre les rythmes de développement différents, il convient de prendre en compte explicatif la vigueur propre des variétés, leur développement en hauteur, leur capacité de tallage.

c) L'effet sur le rendement.

Des effets d'association ont pu être observés, coopération ou inhibition ; c'est-à-dire que les rendements fournis par les mélanges peuvent être supérieurs ou inférieurs aux rendements théoriquement attendus.

En ce qui concerne le ray-grass en exploitation de type pâture, les associations comportant 25 et même 50 % de tardif dans le précoce, coupées au rythme de ce dernier, sont avantageuses en absolu et correspondent à des cas de coopération momentanée ou sur toutes les coupes. La qualité des produits est améliorée, la variabilité de production diminuée. Par contre, la présence de précoce dans le tardif coupé à son propre rythme, si elle augmente la première coupe, influence peu les repousses, diminue la qualité et laisse apparaître des cas de coopération plus isolés, des cas de répression plus fréquents. En exploitation de type foin, les phénomènes sont comparables, la répression dans les associations exploitées au rythme tardif due à la présence de précoce est plus accentuée, bien qu'en absolu la première coupe soit plus productive en matière sèche mais de qualité moindre. La *complémentarité des rythmes de production* explique les modifications de rendement, qualité, variabilité mais *coopération* et *répression* se superposent. Dès la seconde année, compte tenu d'une part du glissement des populations vers le type tardif, d'autre part de la vigueur moindre du précoce, les phénomènes sont beaucoup plus tamponnés mais visibles cependant. Dans l'essai préliminaire en 1963 et 1964, la différence de précocité entre cultivars était de l'ordre de dix jours et s'est avérée trop faible pour permettre une complémentarité ou des relations de compétition appréciables.

Dans le cas du dactyle, pour le rendement total en matière sèche, sur trois ans, l'association 1/2 - 1/2 de chaque constituant, au rythme précoce, vient immédiatement après le rendement du précoce au rythme tardif, et est significativement supérieure au meilleur constituant exploité à son rythme

(4 %). Cet avantage vient du rendement en troisième et quatrième coupe, où la supériorité est plus nette (10 %). Pour le rendement en matière sèche digestible, cette association, au rythme du précoce ou intermédiaire, figure parmi les meilleurs traitements. Au cours des trois années d'étude, la *supériorité pour le rendement en matière sèche s'est maintenue stable* ; mais aux autres rythmes, des *évolutions des « effets d'association » ont été observées* (par exemple, passage d'une situation de « dépression » à une situation d'additivité), elles semblent pouvoir être reliées à la composition du peuplement de talles.

En conclusion, les conditions de peuplement dense ne suppriment pas l'intérêt d'une variété homogène pour sa précocité ; il semble possible de *contrôler l'hétérogénéité* de développement d'une population mélangée par l'utilisation de cultivars homogènes. L'association entre deux variétés à rythmes de développement suffisamment différents a conduit dans certains cas à une coopération des génotypes par une meilleure utilisation du milieu, à un instant donné, et de façon plus régulière. Cette coopération apparaît comme une interaction complexe « association \times rythme d'exploitation ».

L'expérience est reprise avec dactyle dans trois lieux différents, afin de voir si la *stabilité* des mélanges de deux variétés de dactyle de précocités extrêmes selon les milieux sera plus élevée que celle des cultures pures et peut présenter un intérêt d'utilisation agronomique.

FACTEURS MORPHOPHYSIOLOGIQUES DE LA COMPETITION

Le rendement en gazon dense du dactyle semble pouvoir toujours s'expliquer par des *composantes mesurables en plantes isolées* (indices complexes de vigueur et de port) ; il en est de même pour le ray-grass d'Italie et la luzerne. Celui d'une fétuque élevée résulte de la vigueur intrinsèque du génotype et d'une résistance collective des plantes à la compétition mutuelle ; les caractéristiques du rendement ne seraient pas les mêmes suivant les phases de la vie de la plante (voir chapitre VI).