

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft

**Band:** 81 (1971)

**Artikel:** Nature et manifestations des relations sociales entre quelques espèces végétales herbacées

**Autor:** Besson, Jean-Marc

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-57133>

#### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

#### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

#### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 25.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Nature et manifestations des relations sociales entre quelques espèces végétales herbacées

Par *Jean-Marc Besson*

Institut de production végétale, Ecole polytechnique fédérale de Zurich

### Table des matières

	Page
1 Introduction .....	321
Manifestation des relations sociales, Processus d'établissement des relations sociales, Aspects génétiques des relations sociales, Conséquences, But du travail	
2 Matériel et méthode .....	326
2.1 Dispositif expérimental .....	326
2.1.1 Matériel d'essai, fréquences de coupe, disposition de l'essai .....	326
2.1.2 Lieu, climat, sol .....	327
2.2 Technique expérimentale .....	328
2.2.1 Plantation, soins culturaux .....	328
2.2.2 Récoltes: méthodes et dates .....	329
2.2.3 Mesures: genre et technique .....	330
2.3 Symbolisme .....	332
3 Résultats .....	333
3.1 Manifestations et nature des relations sociales .....	333
3.1.1 Mise en évidence des effets concurrentiels par les déviations plastiques .....	333
3.1.2 Nature des relations sociales: Définition des situations concurrentielles .....	334
3.2 Méthode de détermination des situations et des états .....	335
3.2.1 Application du test t de Student .....	335
a) Situation élémentaire .....	337
b) Etat communautaire .....	337
3.2.2 Exemples numériques pour chacune des situations rencontrées .....	338
3.3 Situations et états concurrentiels rencontrés .....	340
3.3.1 Matière sèche totale par unité de surface .....	340
Situations élémentaires. Etats communautaires	
3.3.2 Indice foliaire .....	348

3.3.3 Surface spécifique .....	349
3.3.4 Hauteur des plantes .....	352
3.3.5 Liens entre les déviations de quelques caractères .....	357
3.4 Densité de peuplement .....	365
3.4.1 Evolution des effectifs .....	365
Evolution des effectifs monospécifiques .....	366
Evolution des effectifs lorsque les espèces sont en combinaison binaire .....	368
3.4.2 Plasticité relative des cinq espèces .....	370
3.5 Performances: leur variabilité et leurs relations .....	371
3.5.1 Variabilité .....	373
Espèces. Performances. Régimes de coupe. Années. Evolution saisonnière de la variabilité	
3.5.2 Agencement des caractères .....	377
Méthode. Présentation des agencements de caractères	
4 Discussion .....	383
Dactyle aggloméré. Trèfle violet. Anthrisque des bois. Renoncule âcre. Dent-de-lion	
5 Résumé, Zusammenfassung, Summary .....	387
6 Bibliographie .....	394

## 1 Introduction

«La plante, à part les quelques rares exceptions des zones limites de végétation, ne vit pas isolément dans son milieu naturel, mais toujours à l'intérieur d'une communauté, c'est-à-dire en contact direct avec des plantes de la même espèce ou avec des plantes d'espèces différentes. L'absence ou la présence de voisins déterminés est souvent plus importante pour l'existence d'une plante que certaines conditions du milieu» (Walter, 1960). La vie d'un individu ne dépend donc pas seulement de son patrimoine héréditaire et du milieu physico-chimique dans lequel il croît, mais aussi du milieu biologique (Gustafsson, 1951).

Le comportement des plantes, puisque leur caractéristique inhérente est de ne pouvoir se déplacer, se limitent à deux possibilités (Harper, 1960): La mortalité et la plasticité, celle-ci étant la faculté de survivre et de croître dans une mesure déterminée par le milieu (Jacquard, 1968 a).

Dès l'abord, on doit distinguer les relations sociales qui se créent dans une population monospécifique (concurrence intraspécifique) de celles qui se développent à l'intérieur d'une communauté polyspécifique (concurrence interspécifique). Car, bien que les manifestations, les processus d'établissement et les aspects génétiques soient communs aux deux formes de relations, celles-ci, au niveau des espèces, s'opposent par leurs conséquences (Baeumer, 1964).

### *Manifestations des relations sociales*

L'agriculteur les a reconnues depuis longtemps déjà, témoin en est la parabole du semeur: «Une partie [de la semence] tomba dans les épines: Les épines crûrent et l'étouffèrent» (Matt. XIII, 7). La semence serait, semble-t-il, du blé ou de l'orge, les épines, *Centaurea calcitrapa*. Cet exemple de relations interspécifiques montre que l'agriculteur de l'époque s'est rendu compte de l'effet nuisible de la mauvaise herbe sur sa culture.

L'effet intraspécifique de présence doit aussi avoir retenu l'attention de l'agriculteur depuis longtemps. En effet, lorsqu'il mettait une monoculture en place, il connaissait par empirisme la quantité optimale de semence à mettre en terre, sachant qu'au-dessous de cette quantité, la récolte serait maigre, et que dépassant cette dose, les plantes s'étiolaient.

Darwin (1859/1958) perçoit l'importance des relations sociales et les décrit ainsi: «L'action indirecte mais favorable du climat sur les espèces étrangères qui croissent en multitude dans nos jardins, se remarque clairement par le fait qu'elles supportent parfaitement notre climat, mais elles ne s'adapteront jamais, parce qu'elles ne peuvent pas concurrencer nos espèces indigènes» (citation d'après Bornkamm, 1963).

Comme preuve de l'existence de contrainte entre espèces végétales, expression des relations sociales, Ellenberg (1952 a) rapporte qu'une espèce donnée n'a pas le même optimum de croissance en culture pure qu'en mélange. Plusieurs auteurs cherchent à évaluer ce déplacement de l'optimum: vigueur relative de croissance (Caputa, 1948), coefficient de supplantation et «facteur du mélange» («Mischsaatfaktor») (Lampter, 1959/60), taux relatifs de production et de reproduction (de Wit, 1960), pouvoir concurrentiel de McIntyre (Donald, 1963). Bornkamm (1962) utilise la vitesse de colonisation et (1963) le «domaine de variation concurrentiel» («Wettbewerbsspielraum») comme mesure des interférences biologiques entre individus vivant en communauté. Ces expressions évaluent la plasticité des plantes mises en présence l'une de l'autre, dont la plus simple est la modification plastique relative de Chalbi (1967a). La signification biologique, la validité et le domaine de définition de ces expressions varient selon leur formulation mathématique respective (Rouge, 1967).

Pour Bleasdale (1960), le poids de la plante peut à lui seul être considéré comme un indice de concurrence, car ce poids varie selon l'intensité de la pression concurrentielle, la plante étant l'intégrateur des facteurs pour lesquels la concurrence s'établit.

Une autre preuve de l'existence de la concurrence est donnée par l'évolution de la densité de peuplement, celle-ci étant fonction des relations entre individus. Une étude de cette évolution permet donc de mesurer l'intensité de la concurrence (Holliday, 1960; Carmer et Jackobs, 1965). Par de nombreux essais, plus ou moins empiriques, on est arrivé à déterminer la densité optimale approximative qui conduit au meilleur rendement pour ainsi dire de chaque culture. A partir de recherches systématiques, Donald (1951, 1954), Kira et al. (1953), Shinozaki et Kira (1956), Sakai (1955), Bleasdale et Nelder (1960), Berry (1967) et Mead (1968) proposent des modèles mathématiques caractérisant la relation entre la concurrence intraspécifique et la densité; de Wit (1960) et McIntyre (d'après Donald, 1963), entre la concurrence interspécifique et la densité. Les variantes proposées résultent des paramètres considérés: rendement à l'unité de surface, rendement par individu, arrangement des plantes sur le sol, partie récoltée de la plante, stade et âge des plantes à la récolte. De nouveau, la signification la validité et le domaine de définition sont à tirer du sens mathématique des expressions.

### *Processus d'établissement des relations sociales*

«Lorsque dans la nature, des organismes vivent en un même habitat et ont les mêmes exigences, il y a concurrence entre eux pour les facteurs du milieu qu'ils doivent se partager» (Singh, 1967), c'est-à-dire que «la concurrence n'apparaît que lorsque la somme des besoins individuels dépasse les disponibilités existantes» (Demarly et al., 1964). Cette définition de la concurrence couvre l'ensemble de celles qui s'appliquent soit au règne végétal (Clements et al., 1929; Harper, 1961), soit au règne animal (Birch, 1957; Milne, 1961). La définition de Donald (1963) est plus explicite: «Il y a concurrence lorsque chacun de deux ou plusieurs organismes recherche la quantité qu'il désire de tout facteur particulier ou de toute chose, alors que les quantités immédiatement disponibles de ce facteur ou de cette chose sont inférieures aux demandes combinées des organismes en cause.» Et Jacquard (1968 b) d'ajouter: La concurrence «est la résultante d'une modification du milieu, d'origine biologique», et l'aptitude concurrentielle d'un individu ne peut être donnée que relativement à une situation concurrentielle définie (Ellenberg, 1956).

Les processus d'établissement des relations sociales dépendent donc des facteurs de croissance du milieu, et l'on dit qu'il y a concurrence pour ces facteurs. Ils sont presque tous d'ordre physico-chimique: l'eau, les éléments nutritifs, la lumière, l'oxygène, le gaz carbonique. Bornkamm (1963) parle d'une «concurrence spatiale» et la vérifie à l'aide de la «vigueur relative de croissance» de Caputa (1948). Lorsque de Wit (1960) utilise le terme d'espace, il sous-entend les facteurs distribués de façon homogène en dessus et au-dessous de la surface du sol. Donald (1963) et Jacquard (1968 b) rejettent, à part dans quelques exceptions bien définies, l'hypothèse de la concurrence pour l'espace.

Les phénomènes d'allélopathie, c'est-à-dire l'effet des excréments foliaires mais surtout radiculaires dans le déclenchement et l'évolution de relations sociales particulières, n'ont pas pu, pour les plantes fourragères, être décelés avec certitude en plein champ; les résultats de différents travaux sont d'ailleurs contradictoires (Welbank, 1960; Grümmer, 1961; Kolb, 1962; Webb et al., 1967).

L'étude des éléments de croissance en rapport avec la concurrence fait l'objet d'une abondante littérature et ce n'est pas la place ici d'en faire la revue. Citons toutefois Hofer (1970) qui s'attache particulièrement à l'effet des éléments nutritifs sur l'établissement des mécanismes concurrentiels.

L'intensité concurrentielle est fonction de l'offre et de la demande en éléments de croissance. La survie d'un individu dépend de son aptitude à utiliser les disponibilités du moment, et, au cours de sa croissance, à exploiter une portion toujours plus vaste de son habitat (Jacquard, 1968 b). La rapidité d'exploitation étant déterminante, «... il est évident que pratiquement tous les avantages ou toutes les armes des espèces en concurrence se résument en deux mots: quantité [d'éléments de croissance disponibles] et vitesse [d'exploitation]» (Clements et al., 1929). Ces deux paramètres régissent la vie communautaire. Elle est possible grâce au fait que les organismes mis en présence se distinguent par leurs exigences vis-à-vis du milieu dans le temps et dans l'espace (Gause, 1934), ou en d'autres termes, si ces organismes occupent des «niches écologiques différentes» (Andrewartha et Birch, 1954).

Les plantes sont dotées de plusieurs caractéristiques leur permettant de se distinguer dans leurs exigences. Mesurables morphologiquement, ces caractéristiques font état

d'un développement physiologique propre, dont certains aspects sont également mesurables :

- grandeur du capital embryonnaire (Black, 1957 et 1958; Lawson et Rossiter, 1958; Demarly et al., 1964);
- germination ou dormance des graines (Harper, 1964; Horber, 1971);
- émergence et grandeur des plantules (Chippendale, 1932; Davidson et Donald, 1958; Milthorpe, 1961; Horber, 1971);
- nombre, grandeur et forme des organes végétaux et leur répartition dans l'espace (organes aériens: Chalbi, 1969; Winiger, 1968; organes souterrains: Pohjakallio, 1954; Garwood, 1967; Ueno et Yoshihara, 1967; Osman, 1971);
- surface spécifique (Blackman et Wilson, 1951 a, 1951 b et 1954);
- taux relatif de croissance et taux d'assimilation nette (voir la bibliographie citée par Nösberger, 1964);
- époque et durée des phases végétative et reproductive;
- taux de multiplication végétative (Bornkamm, 1963) et de reproduction générative (de Wit, 1960; Hofer, 1970);
- vitesse de colonisation (Bornkamm, 1962) et pérennité.

Chacune de ces caractéristiques peut conférer à un individu, selon la composition sociologique de son voisinage, un succès ou un échec.

#### *Aspects génétiques des relations sociales*

Pour l'amélioration des plantes cultivées, la concurrence, et particulièrement la concurrence intraspécifique (inter et intragénotypique) est d'importance, puisque «le souci du généticien qui effectue une sélection pour les caractères quantitatifs, consiste à estimer la variation due à l'environnement et à la séparer de celle due à l'information génétique dont la plante est munie» (Chalbi, 1967 a). Plusieurs auteurs s'occupent de l'estimation des variances et covariances de génotypes en concurrence (Christian et Grey, 1941; Sakai, 1955; Helgason et Chebib, 1961; Wiebe et al., 1961; Hanson et Hinson, 1962; Eberhart et al., 1964; McGilchrist, 1965; Stern, 1965; Eberhart et al., 1966; Mead, 1967; Singh, 1967; Chalbi, 1967b et 1969, Gallais, 1970). Ces estimations sont indispensables pour l'examen des génotypes, l'appréciation du succès de la sélection et la comparaison des procédés sélectifs. D'une part, les résultats de ces recherches montrent que les performances des associations peuvent être, selon le choix des partenaires, supérieures, égales ou inférieures à celles des cultures pures et que les performances des cultures pures ne sont pas forcément corrélées positivement avec celles des associations, puisqu'il peut y avoir corrélation négative que Gustafsson (1951), sur la base du travail de Montgomery (1912), appelle «effet de Montgomery». D'autre part, ces études établissent que la variance due à la concurrence peut être soit plus grande, soit égale, soit plus petite que la variance génétique et que plus celle-ci est faible, plus celle-là est élevée (Sakai, 1955): Plus une population est homogène, plus la concurrence à l'intérieur de cette population est sévère (Demarly et al., 1964), c'est-à-dire (Allard, 1961 et Allard et al., 1964) plus une population est génétiquement diversifiée, plus ses performances sont stables.

Par son essai sur trois variétés de betteraves sucrières, Bolz (1968) trouve que la concurrence, avec ses conséquences immédiates sur le rendement, est impliquée géné-

tiquement dans la plante: «L'effet concurrentiel est une grandeur fixe pour une plante moyenne d'une sorte, indépendamment du fait qu'elle soit elle-même favorisée ou affaiblie. Cette grandeur est valable pour l'essai.» On peut se demander alors dans quelle mesure l'aptitude à la concurrence est un caractère appartenant au patrimoine héréditaire, contrôlé par un ou plusieurs gènes et se transmettant d'une génération à l'autre selon les lois mendéliennes. Sakai (1955 et 1961) admet cette hypothèse et Oka (1960) en détermine l'héritabilité sur des caractères qu'il considère comme l'expression de cette aptitude. Pour Yamada et Horiuchi (1960), il n'est pas besoin de faire appel à cette hypothèse pour expliquer l'aptitude à la concurrence, car celle-ci «est déterminée par les différences quantitatives qui affectent les caractères contrôlant les processus physiologiques».

### *Conséquences*

Puisque la sévérité de la concurrence dépend de l'homogénéité d'une population, la concurrence intraspécifique concourt au maintien de l'espèce (Walter, 1960): seule la vie des individus, en l'occurrence des plus faibles, est mise en danger (Bauemer, 1964). Le résultat de la concurrence interspécifique est opposé: les espèces les plus faibles sont étouffées, elles disparaissent du lieu où elles ont crû (Walter, 1960).

Comme Darwin le laissait entendre, les études écologiques, conduites d'abord sur des végétations naturelles, puis de plus en plus sur des peuplements artificiels, attestent que certaines limites d'espèces ne correspondent pas à des limites climatiques, mais à des limites de milieux biologiques. Les relations sociales, «déterminant pour une part la constitution génétique d'une population» (Singh, 1967), sont donc une composante importante de la formation et de la succession des communautés végétales (de Vries et Ennik, 1953; Lieth, 1960; Bornkamm, 1963; Ellenberg, 1963; Braun-Blanquet, 1964; Harper, 1967; Knapp, 1967). Ces considérations s'appliquent d'ailleurs aussi à la dynamique des populations animales (Birch, 1957; Mather, 1961).

### *But du travail*

Les études sociologiques réalisées récemment à l'Institut de production végétale de l'EPF (Zurich) témoignent de la complexité des processus de formation du couvert végétal. Thöni (1964) s'attache aux modifications de la composition floristique d'une prairie naturelle, dues aux systèmes d'exploitation et aux méthodes de fumure. Les variations saisonnières de la composition botanique ne sont pas seulement analysées en fonction soit des fréquences de coupe, soit des procédés de fumure, mais l'interaction de ces deux mesures de production est mise en évidence. Künzli (1967) étudie «l'influence de différentes fumures sur le peuplement, le rendement et la qualité fourragère des formes les plus importantes de l'association *Arrhenatheretum elatioris*».

Ces études révèlent l'importance de la causalité des modifications floristiques, mais ne l'expliquent pas. Seules des mesures écologiques précises en relation avec l'analyse du comportement des espèces permettent d'aborder cette causalité. Quelques travaux dans ce domaine ont été exécutés ces dernières années à l'Institut mentionné. Nösberger (1964) et Lehmann (1968) s'occupent de la structuration du rendement de peuplements monospécifiques en fonction des facteurs du milieu, tels la température, le climat lumineux, l'humidité du sol; Winiger (1968) applique une étude semblable à une prairie naturelle. Il recherche en particulier l'effet des conditions climatiques sur

la répartition spatiale des différentes espèces, de leurs organes aériens, de leur surface foliaire. Enfin Hofer (1970) traite du comportement de quelques espèces associées deux à deux sous l'influence de différentes formules de fumure.

Le présent travail a pour objet d'analyser quelques aspects des relations sociales entre cinq espèces herbacées, soit en culture pure, soit associées par paire et soumises à deux fréquences de coupe. Ce travail s'attache aux points suivants:

1. Présentation des manifestations des relations sociales dans le système biologique créé.
2. Examens des situations concurrentielles rencontrées dans ce système biologique, la nature des relations sociales étant définie à partir de leurs manifestations.
3. Mise en évidence de quelques liens entre les caractères mesurés et de leur variabilité.

Ma vive reconnaissance s'adresse au professeur R.Koblet qui m'a permis de collaborer à la recherche de son institut, pour l'intérêt constant que M. R. Koblet a voué à cette thèse et pour l'appui que j'ai toujours trouvé auprès de lui.

Je remercie les membres de l'Institut de production végétale qui ont prêté leur concours à la réalisation de ce travail, tout spécialement MM. F.Schwendimann et J.Nösberger pour leurs estimables propositions et conseils. Je remercie aussi vivement M. J.Nösberger qui a bien voulu accepter d'être corapporteur.

Je témoigne ma gratitude au professeur A.Linder pour sa précieuse contribution à la mise en valeur des résultats.

Mon simple et chaleureux merci s'adresse à M. P.Jacquard de l'Université de Montpellier (France), qui a eu l'amabilité de s'occuper de mes problèmes, bien que notre relation ait été du «commensalisme» pur.

Enfin, je remercie très cordialement MM. N.Chalbi de l'Université de Tunis et A.Gallais de la Station d'amélioration des plantes fourragères à Lusignan (France), pour la correspondance et les entretiens fructueux qu'ils m'ont permis d'avoir avec eux.

Ce travail a pu être réalisé grâce au crédit de recherche accordé par la Confédération.

## 2 Matériel et méthode

### 2.1 Dispositif expérimental

#### 2.1.1 Matériel d'essai, fréquences de coupe, disposition de l'essai

##### Matériel d'essai

Les critères qui ont présidé au choix des espèces sont les suivants:

- Comparaison du comportement de quelques espèces fourragères utilisées dans la création de prairies artificielles et de quelques espèces importantes des prairies naturelles;
- Diversité respective des espèces quant à leur cycle de développement annuel et au cours des années, et quant à leur forme de croissance.

Les espèces choisies sont:

- une graminée: *Dactylis glomerata*, L.- Dactyle aggloméré
- une légumineuse: *Trifolium pratense*, L.- Trèfle violet
- trois espèces n'appartenant pas à ces deux grandes familles:  
*Anthriscus silvestris*, L.- Anthrisque des bois  
*Ranunculus acer*, L., ssp. *frieseanus* (Jord.).- Renoncule âcre  
*Taraxacum palustre* (Lyons).- Dent-de-lion.

Le dactyle est une variété commerciale tardive du Danemark.

Le trèfle est une variété cultivée du pays, connue sous le nom de «Leisi».

Les graines des trois autres espèces, récoltées en été 1964, proviennent des prairies naturelles environnant le lieu de l'essai.

### *Fréquences de coupe*

*Régime 1:* 3 coupes annuelles = « $3 \times$ », ou quelques fois appelé «régime extensif»;

*Régime 2:* 6 coupes annuelles = « $6 \times$ », ou quelques fois appelé «régime intensif».

### *Disposition de l'essai*

Les cinq espèces sont associées deux à deux selon toutes les combinaisons binaires possibles. Ainsi chaque espèce figure:

- en concurrence avec elle-même = 5 cultures pures;
- en concurrence avec une autre = 10 cultures bispécifiques.

Puisqu'il y a deux régimes de coupe, l'unité expérimentale ou «bloc» compte 30 cultures. Chacune d'elles étant répétée 4 fois, l'essai comprend 4 blocs, et, à l'intérieur de chacun d'eux, les 30 cultures sont réparties au hasard (Linder, 1969).

#### *2.1.2 Lieu, climat, sol*

##### *Lieu*

L'essai a été mis en place en plein champ sur une parcelle du domaine d'essai du Rossberg («Versuchsgut für Pflanzenbau und Landtechnik Oberhof-Rossberg») près de Kemptthal (Zurich). Cette parcelle est située sur une vaste terrasse faiblement inclinée et exposée à l'ouest.

##### *Climat*

1965: L'expérimentation proprement dite ne commence qu'en 1966 (voir Chapitre 2.2.1, Exploitation). Le climat de 1965 est caractérisé par un printemps pluvieux et un été frais et humide à l'exception du mois de juin. On enregistre des températures relativement basses en avril, mai et de juillet à septembre. Les précipitations, comme le nombre de jours pluvieux, atteignent 120 à 130 % de la norme. La durée d'ensoleillement n'est que de 80 à 85 % de la moyenne.

1966: La période de végétation de 1966 se caractérise par des mois de mai, juin et octobre très ensoleillés. Juillet et août sont par contre déficitaires en chaleur et avril et juillet présentent des quantités de pluie excédant la moyenne.

1967: Avril et les deux premiers tiers de juin sont frais. La température moyenne de juillet est de 2,4 °C, celle d'octobre de 3,5 °C supérieure à la normale. La période de cinq semaines de beau temps à partir du 22 septembre a un effet bénéfique sur la croissance automnale des cultures. Les précipitations sont au-dessous de la moyenne en avril, mai, juillet et octobre, mois pendant lesquels l'approvisionnement en eau n'est pas toujours optimum. Cependant, la croissance n'en a pas été influencée de façon perceptible.

Les figures 1 et 2 caractérisent l'évolution de quelques données climatiques.

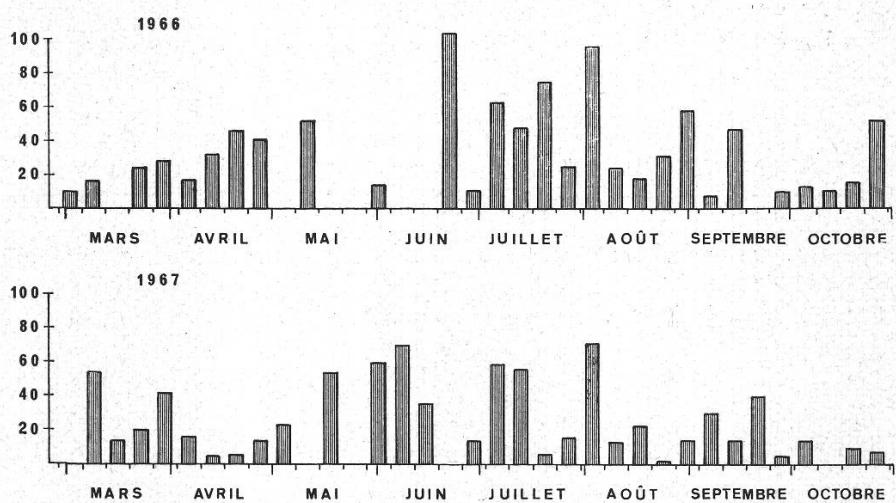


Figure 1

Répartition hebdomadaire des précipitations en 1966 et 1967 sur le lieu d'essai. (Les précipitations ont été enregistrées sur le lieu de l'essai)

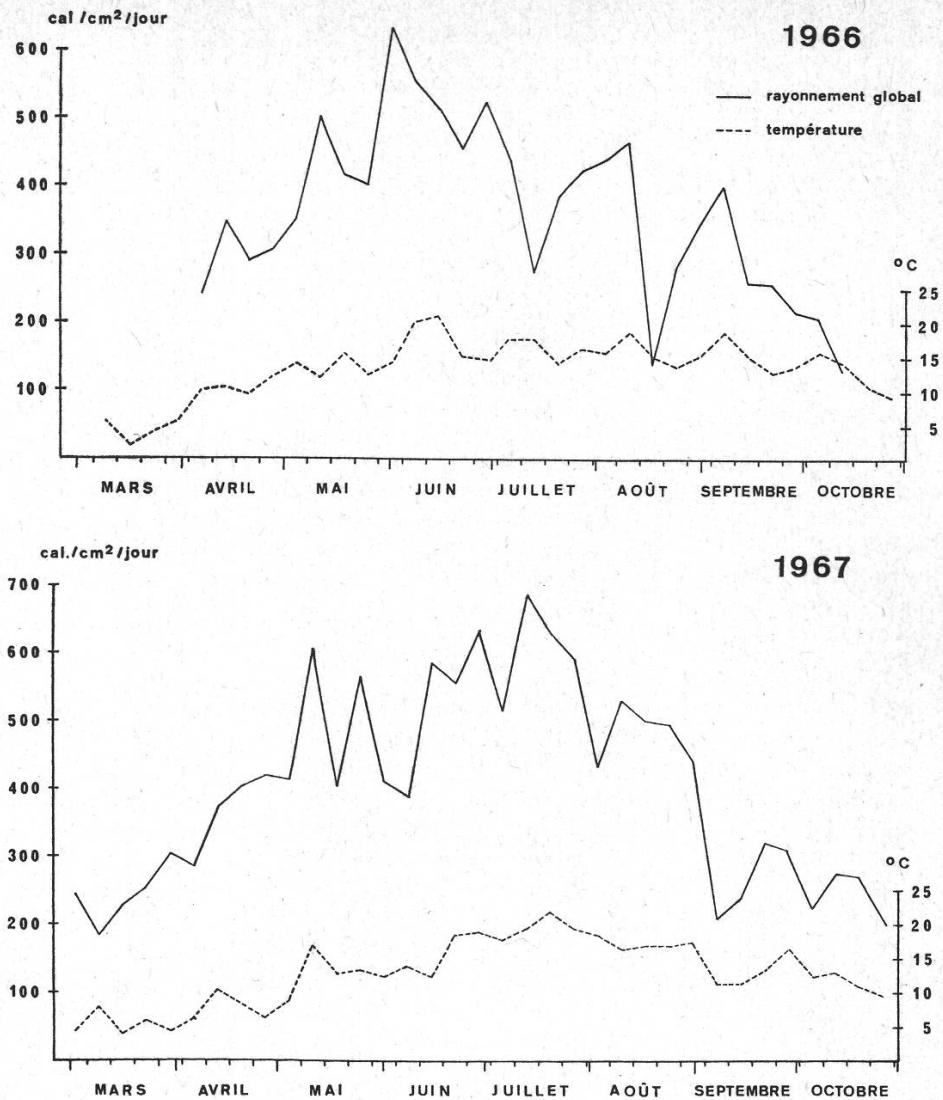


Figure 2

Evolution du rayonnement global et de la température pour la région du lieu d'essai (moyennes hebdomadaires). Le rayonnement global pour 1966 a été enregistré sur le lieu de l'essai, pour 1967, à Kloten ZH; la température de 1966 et 1967, à Winterthour ZH

### *Sol*

Le sol d'essai est un sol brun lessivé qui s'est développé à partir d'une moraine sur marne mosaïque. Par endroit, ce sol est légèrement pseudogleyfié. Il est recouvert de matériau provenant de la terre brune.

Les analyses de terre montrent que la couche arable est bien pourvue en potasse et en acide phosphorique. Le pH s'élève à 6,6.

Je remercie le professeur R. Bach d'avoir eu l'amabilité de décrire le profil du sol d'essai.

## 2.2 Technique expérimentale

### 2.2.1 Plantation, soins culturaux

#### *Plantation*

L'essai est mis en place au printemps 1965 sur un champ dont le précédent cultural est un mélange fourrager à base de trèfle d'Alexandre (*Trifolium alexandrinum*, L.). Labourée en automne 1964, la parcelle est hersée avec chevaux le 30 mars 1965.

La préparation des plantons en serre s'étend de janvier à mars et le repiquage de ceux-ci sur le champ d'essai s'échelonne du 12 mai au 4 juin 1965.

Chaque culture se fait sur une petite parcelle de 12 lignes comptant 12 plantes chacune, avec un intervalle de 8 cm entre les lignes et entre les plantes. En monoculture, 12 lignes de la même espèce se suivent; en mélange, chacune des 6 lignes d'une espèce alternent avec une des 6 lignes de la seconde espèce, chaque ligne étant réservée à une seule espèce.

L'époque tardive de la plantation est due à un printemps pluvieux et des raisons techniques de travail en dictent la durée.

#### *Soins culturaux*

**1965:** L'exploitation est dépendante des dates de mise en place de l'essai. Le reste de la période de végétation ne permet plus l'application des deux régimes de coupe et il est préférable de disposer d'un matériel végétal vigoureux au printemps 1966. C'est pourquoi toutes les parcelles sont fauchées trois fois, à savoir le 16 juillet, le 13 septembre et le 25 octobre. Après chaque coupe, on désherbe toutes les parcelles à la main et l'on remplace les plantes disparues.

#### *Fumure:*

108 kg d'acide phosphorique à l'ha, sous forme de superphosphate.

180 kg de potasse à l'ha, sous forme de sel de potasse à 60 %.

100 kg d'azote à l'ha sous forme de salpêtre d'ammoniaque.

La fumure de fond est épandue le 2 avril. Elle est renouvelée en arrière automne, l'acide phosphorique étant appliqué sous forme de scories Thomas. La fumure azotée est répartie en trois fois: 40 kg/ha après la plantation, 30 kg/ha après la première et la deuxième coupe, respectivement. La moitié de la dose est épandue sur les mélanges avec le trèfle le long des lignes de son partenaire et les cultures pures de trèfle ne reçoivent pas d'azote.

Les résultats de 1965 montrent que les parcelles se sont recouvertes d'une forte végétation et que l'hétérogénéité entre les blocs, due à la durée de la plantation, s'est amenuisée vers l'automne.

#### *1966 et 1967*

##### *Exploitation:* L'essai est soumis aux deux régimes de coupe.

Après chaque coupe, on procède au désherbage des parcelles, mais les plantes manquantes ne sont plus remplacées.

*Fumure:* Les doses restent les mêmes qu'en 1965. La fumure de fond est distribuée en fin de période de végétation (après le 10 novembre). La fumure azotée est donnée au premier printemps (avant le 10 mars) et après les premières et deuxièmes coupes du «3×» ou après les deuxièmes et quatrièmes coupes du «6×», respectivement; la façon d'épandre cet engrais est la même qu'en 1965.

*Lutte antiparasitaire:* Au cours de 1966, le trèfle souffre d'une attaque de sclerotiniose (*Sclerotinia trifoliorum* Erickss.) et d'oïdium du trèfle (*Erysiphe polygoni* DC.). Pour éviter un trop fort dépérissement du trèfle, tout l'essai est traité avec une bouillie de Brassicol le 10 novembre 1966 (dose: 10 kg de Brassicol dilué dans 1000 l d'eau à l'ha).

Je remercie le professeur E. Müller de l'Institut de botanique systématique, EPF, Zurich, d'avoir bien voulu déterminer ces champignons et de m'avoir conseillé quant au traitement à appliquer.

#### *2.2.2 Récoltes: méthodes et dates*

##### *Méthode*

La hauteur de coupe est de 3 à 4 cm au-dessus du niveau du sol. La fauche se pratique à la faucille, plante par plante. Pour exclure les effets de bords, on élimine d'abord deux rangées de plantes tout autour de la parcelle.

Sur une parcelle complète, on récolte 64 plantes: celles d'une monoculture sont laissées ensemble, celles d'un mélange sont séparées par espèce.

La surface récoltée d'une parcelle est de 0,41 m<sup>2</sup>. En mélange, on admet (Lampeter, 1959/1960; Williams, 1962; England, 1965 et 1968; etc.) que chacune des deux espèces dispose de la moitié de cette surface. Les résultats d'une parcelle pure sont conséquemment divisés par 2 pour être comparés à ceux d'une espèce en mélange.

### Dates

Le choix de la date d'une coupe est d'abord dicté par le stade de développement des plantes et l'aspect du tapis végétal. Selon l'époque de l'année et les conditions climatiques, la date de la récolte, par rapport au programme établi, est avancée de quelques jours (dessèchement ou pourrissement des plantes fauchées trois fois par an) ou retardée d'autant (fermeture de la couverture végétale des parcelles fauchées six fois par an).

La date d'une récolte est ensuite dépendante des travaux de mesure et de dépouillement des échantillons en laboratoire. C'est pourquoi les deuxièmes, quatrièmes et sixièmes coupes du «6 x» sont toujours pratiquées à 7 à 10 jours d'intervalle des trois coupes du «3 x», respectivement (fig. 3).

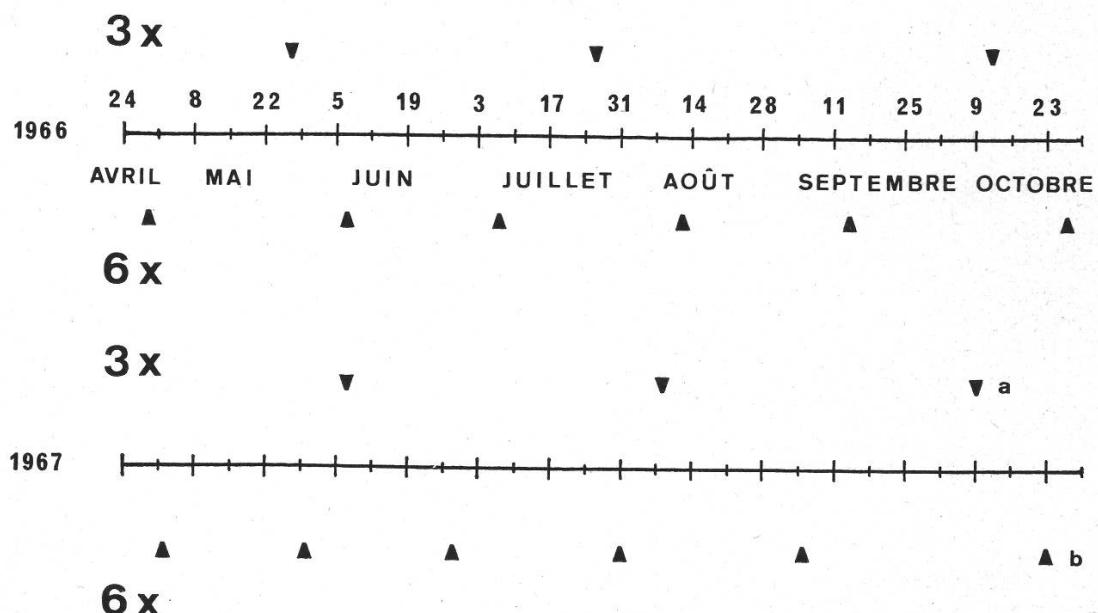


Figure 3

Dates des récoltes en 1966 et 1967, indiquées par le signe a pour le régime de trois coupes annuelles et par le signe b pour celui de six coupes annuelles

### 2.2.3 Mesures: genre et technique

Les paramètres enregistrés seulement au moment de la récolte, sont les suivants:

1. Matière sèche totale par m<sup>2</sup>.
2. Matière sèche foliaire (limbe) par m<sup>2</sup>.
3. Matière sèche «reste».
4. Matière sèche totale par plante.
5. Densité de peuplement.
6. Surface spécifique par rapport à la matière sèche foliaire.
7. Surface spécifique par rapport à la matière sèche totale.
8. Indice foliaire.
9. Hauteur des plantes.

### Hauteur des plantes

Par hauteur des plantes, on entend la limite supérieure moyenne de la strate foliaire assimilatrice de chaque espèce, mesurée à partir du sol. Dans certains cas, on a déterminé la hauteur des inflorescences: dactyle, premières coupes du «3 x» en 1966 et 1967; anthrisque, premières coupes «3 x» 1966. C'est la seule estimation possible de la hauteur de ces espèces à ce moment-là, car la masse foliaire basale est déjà jaunie et les feuilles encore fonctionnelles assez rares s'étagent le long des tiges fertiles. Pour le trèfle, le niveau des inflorescences est à peine plus élevé que celui

du coussin foliaire (premières coupes du «3×» en 1966 et 1967; deuxièmes coupes du «6×» en 1966 et 1967). Il en est de même pour l'anthrisque lors de la première coupe du «6×» en 1966.

On effectue 4 mesures par parcelle pour les cultures pures et 8 pour les mélanges bispécifiques. A l'intérieur de la parcelle, l'endroit où l'on plonge le mètre à travers le tapis végétal n'est pas tout à fait aléatoire, en ce sens que les dimensions extrêmes sont évitées.

Pour le «6×», la mesure de la hauteur des plantes se fait un à deux jours avant la date de la récolte. Pour le «3×», où les risques d'affaissement ou de verse (coups de vent, orages) vont en augmentant avec la croissance des plantes, l'écart entre la date de la mesure de la hauteur et celle de la coupe varie de 1 à 10 jours.

#### *Surface foliaire, matière sèche*

Selon l'espèce, la surface foliaire est déterminée par une des trois méthodes suivantes:

Espèce	Méthode
<i>Dactylis glomerata</i>	Longueur × largeur moyenne du limbe × f.c. (le facteur de correction f.c. = 0,95).
<i>Anthriscus silvestris</i>	à l'aide du planimètre à colonne d'air (``airflow-planimeter'' d'après Jenkins, 1959).
<i>Trifolium pratense</i>	toutes trois à l'aide du planimètre à source lumineuse
<i>Ranunculus frieseanus</i>	(fabrication: Evans Electroselenium Ltd., England).
<i>Taraxacum palustre</i>	

La surface foliaire est déterminée sur du limbe sain, c'est-à-dire encore assimilateur. Un échantillon est prélevé et l'on sépare le limbe de leurs pétioles et des tiges. L'ampleur de l'échantillon est donnée par le nombre de feuilles séparées: 40 à 60 selon leur grandeur saisonnière pour le dactyle, le trèfle, la renoncule et la dent-de-lion; pour l'anthrisque, on prépare 8 à 10 g de limbe frais. Le coefficient de variation pour 4 blocs s'élève à 3 à 4 % de la moyenne.

Les feuilles (limbe) mesurées sont ensuite séchées à 105 °C jusqu'à constance de poids, de même que les tiges séparées de leurs feuilles et le solde de la récolte. Le poids sec de l'échantillon de feuilles et celui de l'échantillon de tiges servent au calcul du rapport feuilles:tiges. Il n'est pas tout à fait correct de désigner par tiges l'échantillon dont on a prélevé les feuilles, car il comprend aussi bien les tiges que les pétioles (gaines pour le dactyle), les inflorescences et les graines. De plus, on y a ajouté le matériel végétal n'assimilant plus. Pour cette raison, on parlera de l'échantillon «reste» et du rapport feuilles:«reste».

La matière sèche totale produite par espèce et par culture s'obtient par addition de l'échantillon de limbe, de celui du «reste» et du solde de la récolte. Les collets et les racines ne sont donc pas compris dans la matière sèche totale.

La production de matière sèche foliaire est calculée à partir du rapport feuilles:«reste».

Le rendement de matière sèche «reste» est donné par la soustraction:  
matière sèche totale — matière sèche foliaire.

Pour la dent-de-lion, la séparation de la matière sèche foliaire de celle du «reste», lorsqu'elle a été effectuée, n'a pas donné des résultats satisfaisants. Les raisons en sont: fortes différences dans le degré de dessèchement ou le pourrissement du feuillage d'un bloc à l'autre, difficultés de récolte et d'échantillonnage pour le «3×»; pour le «6×», la séparation n'a pu être faite qu'à la première récolte, lors de la montaison des tiges florifères; pour les coupes ultérieures, le matériel végétal était toujours sain. C'est pourquoi les résultats mis en valeur pour la dent-de-lion sont les suivants:

1. Matière sèche totale par m<sup>2</sup>.
4. Matière sèche totale par plante.
5. Densité de peuplement.
7. Surface spécifique par rapport à la matière sèche totale.
8. Indice foliaire.
9. Hauteur des plantes.

Pour passer au rendement à l'unité de surface, on tient compte de ce que la production d'une culture pure provient de toute la surface récoltée et de ce qu'une espèce en mélange croît sur la moitié de cette surface.

A partir de la matière sèche totale, de la surface foliaire de l'échantillon de feuilles et du rapport feuilles: «reste», on calcule:

*La surface spécifique du limbe par rapport à la matière sèche foliaire,*  
*la surface spécifique du limbe par rapport à la matière sèche totale et*  
*l'indice foliaire* (unités de surface foliaire par unité de surface de sol).

*La matière sèche totale par plante* se déduit du rendement total et de la densité de peuplement. Il s'agit donc d'une production moyenne individuelle dont on ne connaît pas la variabilité.

#### *Densité de peuplement*

Elle est enregistrée par comptage des 8 lignes de plantes à l'intérieur de la parcelle, 4 à 5 jours après la coupe. A ce moment, on voit très bien les plantes qui ont été fauchées: Soit elles ont déjà repris, soit elles maintiennent encore quelques tiges verdâtres, plus ou moins cicatrisées, avant de brunir et pourrir complètement; il est aussi plus facile de distinguer chaque individu à ce moment que peu avant la récolte.

#### 2.3 Symbolisme

Les cinq espèces sont symbolisées par les lettres suivantes:

<i>Dactylis glomerata</i>	D
<i>Trifolium pratense</i>	Tr
<i>Anthriscus silvestris</i>	A
<i>Ranunculus frieseanus</i>	R
<i>Taraxacum palustre</i>	Ta

Chaque culture est symbolisée par un couple de majuscules; ce couple, représentant les deux éléments dont une association est composée, indique les performances des plantes récoltées sur la parcelle entière.

Cultures monospécifiques      D D, Tr Tr, etc.  
 Cultures bispécifiques      D Tr, D A, etc.

n espèces donnent lieu à  $\frac{n(n+1)}{2}$  cultures, dont n monospécifiques et  $\frac{n(n-1)}{2}$  bispécifiques,

et où D Tr = Tr D, D A = A D, etc. Le tableau 1a présente toutes les associations possibles pour les cinq espèces de l'essai.

Chaque élément d'une association est symbolisé par une majuscule et une minuscule; ce couple de lettres indique les performances des plantes d'une espèce disposant d'une demi-parcelle.

Elément d'une culture monospécifique      D d, Tr tr, etc.

Elément d'une culture bispécifique      D tr, D a, etc.

D tr: un caractère est mesuré sur le dactyle en présence du trèfle; D étant l'organisme mesuré, peut s'appeler producteur et tr étant l'organisme ambiant, compétiteur.

Tr d: en désigne la réciproque.

n espèces donnent lieu à  $n^2$  éléments d'association, dont n sont en présence d'eux-mêmes et n (n-1) en présence d'un autre élément. Le tableau 1b présente tous les éléments possibles pour les cinq espèces de l'essai.

Le lien entre l'association et l'élément peut s'écrire ainsi:

D D = 2 D d; D Tr = D tr + Tr d; etc.

Tableau 1a

Associations binaires possibles à partir des cinq espèces de l'essai; la diagonale N-O - S-E du tableau est occupée par les cultures pures (symboles soulignés)

	D	Tr	A	R	Ta
D	<u>D D</u>	D Tr	D A	D R	D Ta
Tr		<u>Tr Tr</u>	Tr A	Tr R	Tr Ta
A			<u>A A</u>	A R	A Ta
R				<u>R R</u>	R Ta
Ta					<u>Ta Ta</u>

Tableau 1 b

Eléments d'association possibles à partir des cinq espèces de l'essai; la diagonale N-O – S-E est occupée par les éléments en présence d'eux-mêmes (symboles soulignés)

	d	tr	a	r	ta
D	<u>D d</u>	D tr	D a	D r	D ta
Tr	<u>Tr d</u>	<u>Tr tr</u>	Tr a	Tr r	Tr ta
A	A d	A tr	<u>A a</u>	A r	A ta
R	R d	R tr	<u>R a</u>	<u>R r</u>	R ta
Ta	Ta d	Ta tr	Ta a	<u>Ta r</u>	<u>Ta ta</u>

### 3 Résultats

#### 3.1 Manifestations et nature des relations sociales

Lorsque dans les études sur les actions réciproques entre végétaux, le support environnemental est égal pour chaque culture, celle-ci représente la rencontre de deux éléments (Jacquard, 1968 a). C'est le cas de notre essai puisqu'au moins au départ, la densité de peuplement est identique dans chaque parcelle. On parle d'iso-rencontre lorsque les individus des deux éléments appartiennent à la même espèce (situation AA), et si ces individus appartiennent à deux espèces, il s'agit d'une hétéro-rencontre (situation AB). Les effets de la concurrence se manifestent par une différence de performances entre ces deux situations. En considérant la culture pure comme base de référence, on admet qu'il y a absence d'action au sein d'un peuplement monospécifique. En toute rigueur, il faudrait l'analyser ainsi que le préconisent de Wit (1960), McIntire (cité par Donald, 1963), Sakai (1955 et 1957) et Jacquard (1968 a), c'est-à-dire déterminer les effets d'autoprésence par expérimentation à densité et disposition variables des individus sur le terrain. Ces problèmes relèvent de la concurrence intraspécifique et notre essai, tel qu'il est conçu, ne permet pas de les aborder. C'est pourquoi, en comparant les mesures réalisées sur A en présence de lui-même (Aa) à celles réalisées sur A en présence d'un partenaire d'une autre espèce (Ab), toute situation du type: Ab ≠ Aa est interprétée comme la conséquence de la substitution de a par b (Jacquard, 1968 a).

En début d'expérimentation, où la densité de peuplement est identique pour chaque culture, les effets de substitution ne se manifestent que par les déviations plastiques des performances de l'hétéro-rencontre par rapport à l'iso-rencontre. Par la suite, la deuxième manifestation, conséquence de la première, est la diminution des effectifs.

##### 3.1.1 Mise en évidence des effets concurrentiels par les déviations plastiques

Les déviations plastiques se mesurent aussi bien sur l'espèce «déformée» que sur l'espèce «déformante». Elles sont relatives, puisque l'indice d'actions biologiques constitue le rapport des performances en association à celles en culture pure. On les met en évidence à deux niveaux (Chalbi, 1967 a):

a) Niveau de l'élément de l'association

$$m = \pm \frac{Ab - Aa}{Aa},$$

m étant la modification plastique relative élémentaire.

b) Niveau de l'association

$$M = \pm \frac{(Ab + Ba) - (Aa + Bb)}{(Aa + Bb)},$$

M étant la modification plastique relative du mélange théorique ou la modification plastique relative communautaire. M représente du reste le «facteur du mélange» («Mischsaatfaktor») de Lampeter (1959/60), légèrement modifié.

Le signe de ces deux indices montre si la déviation est bénéfique (signe +) ou désavantageuse (signe —); la valeur absolue en met l'ampleur en évidence. L'intervalle de variation de m et de M s'étend de — 1 (extermination totale) à + ∞ (du moins mathématiquement sinon biologiquement).

### 3.1.2 Nature des relations sociales: Définition des situations concurrentielles

On peut définir la nature des relations sociales à partir de leurs processus d'établissement, c'est-à-dire en fonction des exigences des plantes et de l'offre environnementale (Ellenberg, 1952 b). Hofer (1970) procède de cette manière dans son étude de la concurrence entre quelques espèces de plantes herbacées, relativement à diverses combinaisons de fumure. On peut aussi définir la nature des relations sociales à partir de leurs manifestations, c'est-à-dire sur la base des déformations plastiques. Au niveau de l'élément, l'effet concurrentiel interspécifique peut être positif, nul ou négatif. Les

Tableau 2  
Nature des relations sociales

Situations élémentaires	A	B	A + B	Etats communautaires
1. Dommages mutuels	—	—	<	Antagonisme I
2. Dommages unilatéraux	0	—	<	
3. Effets d'opposition	+	—	{ < = > }	Sous-compensation I Compensation II Surcompensation III
4. Indifférence	0	0	=	Neutralisme II
5. Avantages unilatéraux	+	0	>	Synergisme III
6. Avantages mutuels	+	+	>	

avec — si  $Ab < Aa$       et I si association < séparation  
       0 si  $Ab = Aa$       II si association = séparation  
       + si  $Ab > Aa$       III si association > séparation  
                         où association =  $Ab + Ba$   
                         et séparation =  $Aa + Bb$

situations élémentaires sont donc définies par la combinaison des signes + et —, et du zéro, deux à deux. Les états au niveau des associations binaires, ou états communautaires, sont les conséquences directes des situations élémentaires. Le tableau 2, inspiré de Demarly et al. (1964), Chalbi (1967 a), Jacquard (1968 a, b et 1970) et de Jacquard et Arnault (1969), résume définitions et conséquences.

La relation de cause à effet faisant correspondre à chacune des situations élémentaires 1, 2, 4, 5 et 6 une seule conséquence possible au niveau communautaire est univoque. Par contre, cette relation entre les effets d'opposition (situation 3) et l'état communautaire de compensation est multivoque, car selon l'importance de la modification, il peut résulter de l'association: une perte (sous-compensation), une égalité (compensation vraie) ou un bénéfice (surcompensation).

La nature des relations sociales à partir de leurs manifestations n'est cependant pas définie par ces seules situations. En considérant la culture pure comme base de référence, on admet qu'elle permet l'extériorisation optimale des caractères des organismes en cause. Or tant dans le règne végétal qu'animal, on connaît maints exemples où la séparation de deux organismes se révèle nuisible à l'un des deux ou aux deux, et où l'association présente des avantages pour l'un ou les deux organismes, ou des avantages pour l'un et des désavantages pour l'autre. De telles situations sont la coopération et le mutualisme, tous deux une forme de la symbiose; le commensalisme; la prédation et le parasitisme (Jacquard, 1968 a).

Le terme de compétition prend dès lors un sens précis: Elle englobe les six formes de relations sociales présentées au tableau 2. Ainsi précisée, la compétition est en accord avec ce qui a été dit concernant ses processus d'établissement. Elle s'installe lorsqu'une plante altère le milieu physico-chimique de façon telle que ses voisines en sont influencées positivement ou négativement.

Pour les formes de relations sociales autres que la compétition, il y a le fait qu'un des deux partenaires ou les deux, lorsqu'ils sont séparés, est ou sont voués à la disparition, qui joue le rôle principal dans leur établissement. Weaver et Clements (1938, cités par Huffaker, 1966) le démontrent au sujet du parasitisme.

«Une «relation sociale» sera donc définie comme tout ce qui, dans l'activité d'un être vivant, implique une interdépendance avec le milieu biologique, la compétition étant une conception restreinte aux relations induites par les disponibilités de l'environnement» (Jacquard 1968 b).

### *3.2 Méthode de détermination des situations et des états*

#### *3.2.1 Application du test t de Student*

Pour définir la nature des situations et des états à un seuil de probabilité fixé, la signification des déviations plastiques relatives se détermine à partir d'une analyse de variance conduite sur chaque espèce en tant que producteur. Le domaine de variation des déviations relatives étant asymétrique par rapport à zéro, l'analyse est appliquée, sur les valeurs absolues. Si la différence entre deux valeurs absolues (test t de Student) est significative (ou ne l'est pas), on considère que la déviation relative l'est (ou ne l'est pas).

L'analyse de variance, conduite sur les résultats du dactyle et du trèfle (matière sèche totale par unité de surface, première coupe, «3 x», 1966), est donnée aux tableaux 3a et 3b.

Tableau 3a

Analyse de variance conduite sur les résultats du dactyle (matière sèche totale en g/m<sup>2</sup>)

Source de variation	DL	CM	Test F	SIG F
Associations	4	519 148.21	18.021	***
Blocs	3	141 942.57		
Résiduelle	12	28 808.57 = $s^2$		
Total	19	...		

Test t: Ppds<sub>1</sub> = 261.52    Ppds<sub>2</sub> = 366.65    Ppds<sub>3</sub> = 518.23

Tableau 3b

Analyse de variance conduite sur les résultats du trèfle (matière sèche totale en g/m<sup>2</sup>)

Source de variation	DL	CM	Test F	SIG F
Associations	4	190 693.44	17.867	***
Blocs	3	46 632.22		
Résiduelle	12	10 673.17 = $s^2$		
Total	19	...		

Test t: Ppds<sub>1</sub> = 164.08    Ppds<sub>2</sub> = 230.04    Ppds<sub>3</sub> = 325.14

Où:

DL = nombre de degrés de liberté

CM = carrés moyens

Test t:

Ppds<sub>1</sub> = plus petite différence significative au seuil de probabilité d'erreur de 5 %Ppds<sub>2</sub> = plus petite différence significative au seuil de probabilité d'erreur de 1 %Ppds<sub>3</sub> = plus petite différence significative au seuil de probabilité d'erreur de 0,1 %

Test F:

SIG F = signification du test F

NS = variance non significative

\* = variance significative au seuil de probabilité d'erreur de 5 %

\*\* = variance significative au seuil de probabilité d'erreur de 1 %

\*\*\* = variance significative au seuil de probabilité d'erreur de 0,1 %

La signification du test t est symbolisée de même:

NS = différence entre deux moyennes < Ppds<sub>1</sub>\* = différence entre deux moyennes  $\leq$  Ppds<sub>1</sub>\*\* = différence entre deux moyennes  $\leq$  Ppds<sub>2</sub>\*\*\* = différence entre deux moyennes  $\leq$  Ppds<sub>3</sub>

Un exemple illustre le procédé de définition de:

- la situation élémentaire établie entre le dactyle et le trèfle, c'est-à-dire pour D tr et Tr d (tableau 4), et
- l'état communautaire de ces deux espèces, c'est-à-dire pour D Tr.

a) *Situation élémentaire*

Tableau 4

Rendements de matière sèche totale par unité de surface du dactyle et du trèfle (1<sup>re</sup> coupe, «3×», 1966)

Valeurs absolues			Modifications plastiques relatives élémentaires	
d	tr		d	tr
D      832.13	678.94		D      0	-0.18
Tr     1188.25	824.59		Tr    +0.48	0

La différence des valeurs absolues  $D_{tr} - D_d = -153.19$  n'est pas significative (tableau 3a Ppds<sub>1</sub>): la déviation plastique relative de  $D_{tr}$  par rapport à  $D_d$  ne l'est donc pas. Par contre, la différence des valeurs absolues  $Tr_d - Tr_{tr} = +363.66$  est significative (tableau 3b, Ppds<sub>3</sub>). Conséquemment, la déviation plastique de  $Tr_d$  par rapport à  $Tr_{tr}$  est considérée comme significative. Au niveau élémentaire, la situation à laquelle on aboutit est donc l'avantage unilatéral (situation 5).

b) *Etat communautaire*

Au niveau de la communauté, la différence à tester est:

$$(A_b + B_a) - (A_a + B_b),$$

qui peut s'écrire:

$$(A_b - A_a) + (B_a - B_b).$$

Le test adéquat doit donc faire intervenir la variabilité des deux espèces considérées. Lampeter (1959/60) en propose l'expression:

$$S_{VD} = \sqrt{\frac{2s_1^2}{r} + \frac{2s_2^2}{r}}$$

où:  $S_{VD}$  = variance de la différence

$s_1^2, s_2^2$  = variance résiduelle respective des deux espèces (tableaux 3a et 3b), et

r = nombre de blocs.

Si:  $(A_b - A_a) + (B_a - B_b) \geq S_{VD} \cdot t_P$ ,

la déviation plastique relative communautaire est considérée comme significative, car

$$S_{VD} \cdot t_P = Ppdsp$$

calculée aux trois seuils de probabilité d'erreur  $P = 0.05$ ,  $P = 0.01$  et  $P = 0.001$ , respectivement, pour des valeurs du test t dont le nombre de degrés de liberté est pris égal à 12.

Dans l'exemple numérique précédent, la différence:

$$(D_{tr} + Tr_d) - (D_d + Tr_{tr}) = +210.47 \quad NS$$

$(Ppdsp_1 = 306.15)$

et la déviation plastique relative communautaire  $D_{Tr}$ :

$$M = \frac{(D_{tr} + Tr_d) - (D_d + Tr_{tr})}{(D_d + Tr_{tr})} = +0.13 \quad NS$$

sont non significatives (NS). Bien que le rendement de l'association dactyle-trèfle soit supérieur de 210.47 g (+13 %) à celui des deux éléments en culture pure, ce bénéfice doit être considéré comme fortuit. L'état communautaire est donc la compensation (état II). En fait, puisqu'au niveau élémentaire on aboutit à la situation 5, on devrait obtenir au niveau communautaire l'état III (voir Chapitre 3.1.2, page 334 et tableau 2). On voit donc que la relation univoque n'est pas toujours respectée. La méthode de définir la nature des situations et des états à un seuil de probabilité fixé

en est la raison: le test t est trop puissant. Malgré les exemples de ce type que l'on rencontrera par la suite, cette méthode nous apparaît comme la plus judicieuse, en tout cas pour une première approche de détermination des situations et des états.

### 3.2.2 Exemples numériques pour chacune des situations rencontrées

Le procédé de détermination des situations élémentaires et des états communautaires est présenté au tableau 5 et à la figure 4. On a choisi un exemple de chaque situation rencontrée, avec l'état correspondant, à partir des rendements de matière sèche totale à l'unité de surface. Au niveau élémentaire, on a reporté les rendements de chaque élément d'une association et ceux des cultures pures correspondantes. La différence «dif» entre l'élément de l'hétéro-rencontre et celui de l'iso-rencontre permet de calculer la modification plastique relative élémentaire m. La situation rencontrée dépend de la signification du test t. Au niveau communautaire, on a reporté la somme de deux éléments associés et la somme des deux éléments des cultures pures correspondantes. A partir de la différence «DIF» entre ces deux sommes, on calcule la modification plastique relative communautaire M, et l'état communautaire est défini selon la signification du test t.

On remarque qu'à la situation 2 correspond l'état II (tableau 5): ceci est de nouveau un exemple où la relation univoque entre situation et état n'est pas respectée (voir fin du Chapitre 3.2.1, page 337).

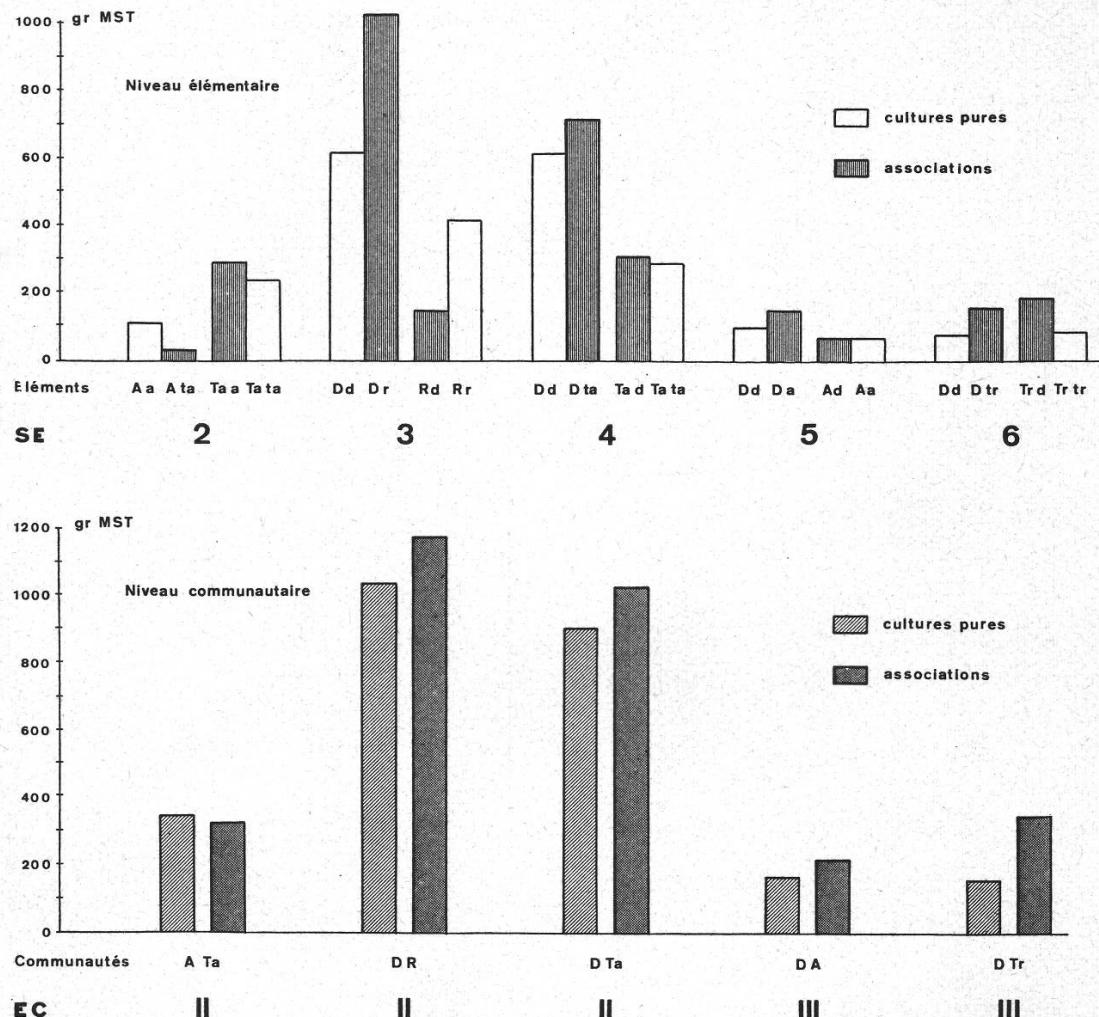


Figure 4

Représentation graphique des valeurs absolues reportées dans le tableau 5, donnant les situations élémentaires (SE) et les états communautaires (EC) rencontrés à partir des rendements de matière sèche totale par unité de surface (MST). Pour les symboles des éléments d'association et les communautés, se référer au Chapitre 2.3, Symbolisme, page 332

Tableau 5

Exemples d'association illustrant le procédé de détermination des situations élémentaires et des états communautaires trouvés à partir des rendements de matière sèche totale (g par unité de surface). (Voir fig. 4.)

- diff = différence entre un élément d'association et l'élément de la culture pure correspondante
- DIF = différence entre les deux éléments d'une association et les deux éléments des cultures pures correspondantes
- m = modification plastique relative élémentaire
- M = modification plastique relative communautaire
- Sig = signification du test t
- SE = situation élémentaire
- EC = état communautaire

Pour les symboles des éléments d'association, se référer au Chapitre 2.3, Symbolisme, page 332

Coupe	Eléments	diff	m	Sig	Eléments	diff	m	Sig	SE	Communauté	DIF	M	Sig	EC
3 <sup>e</sup> , «6×», 1966	A a 110 A ta 34	— 76 — 69	—0.69 ***		Ta ta 237 Ta a 291	+ 54 —270	+0.23 —0.64	NS ***	2	A a+Ta ta A ta+Ta a	347 325	— 22	—0.06	NS II
1 <sup>re</sup> , «3×», 1967	D d 620 D r 1026	+406 —	+0.65 101	*	R r 423 R d 153	—270 + 18	—0.64 +0.06	NS NS	3	D d+R r D r+R d	1043 1179	+136	+0.13	NS II
1 <sup>re</sup> , «3×», 1967	D d 620 D ta 721	+101 —	+0.16 721	NS	Ta ta 294 Ta d 312	+ 18 + 1	+0.06 +0.01	NS NS	4	D d+Ta ta D ta+Ta d	914 1033	+119	+0.13	NS II
3 <sup>e</sup> , «6×», 1967	D d 100 D a 148	+ 48 —	+0.48 1.06	*	A a 72 A d 73	+ 1 + 1	+0.01 +1.23	NS **	5	D d+A a D a+A d	172 221	+ 49	+0.28	*
4 <sup>e</sup> , «6×», 1967	D d 78 D tr 161	+ 83 —	+1.06 192	***	Tr tr 86 Tr d 192	+106 + 106	+1.23 +1.23	NS NS	6	D d+Tr tr D tr+Tr d	164 353	+189	+1.15	*** III

Le tableau 6, pour se rendre compte de l'ordre de grandeur de la production de chaque espèce, présente les rendements de matière sèche totale par m<sup>2</sup> des cultures pures pour les récoltes du «3 ×» et du «6 ×». A l'aide de ce tableau et de la figure 5, il est possible d'évaluer l'ordre de grandeur des déviations plastiques en valeur absolue.

Tableau 6

Rendements de matière sèche totale en g par m<sup>2</sup> des cultures pures pour les récoltes du «3 ×» et du «6 ×», 1966 et 1967

Année	Coupe	«3 ×»						«6 ×»					
		D d	Tr tr	A a	R r	Ta ta	Coupe	D d	Tr tr	A a	R r	Ta ta	
1966	1	832	825	749	497	351	1	231	347	439	262	412	
	2	273	506	82	257	220	2	288	324	59	119	160	
	3	318	349	148	146	95	3	176	304	110	108	237	
							4	141	197	106	111	146	
							5	160	144	158	112	174	
							6	61	92	70	35	69	
1967	1	620	398	597	423	294	1	79	35	194	144	183	
	2	246	389	121	191	191	2	104	37	55	52	109	
	3	177	173	102	170	128	3	100	40	72	85	114	
							4	78	86	81	89	108	
							5	125	81	114	142	133	
							6	65	77	55	45	58	

### 3.3 Situations et états concurrentiels rencontrés

#### 3.3.1 Matière sèche totale par unité de surface

##### Situations élémentaires

De façon générale, les espèces subissent de fortes modifications relatives (fig. 5).

La modification du *dactyle* est positive dans la majorité des cas, rarement nulle (D ta, «3 ×», 1967). Elle n'est négative qu'en première année d'expérimentation pour D tr.

Le *trèfle* fournit toujours un rendement plus élevé au contact de partenaires différents de son espèce. Le bénéfice s'amenuise pourtant vers la fin de 1967.

Les déformations plastiques de l'*anthrisque* sont:

- nulles pour A r, A ta («3 ×»), A r et A tr («6 ×»);
- négatives pour A d, A tr («3 ×»), A d et A ta («6 ×»).

L'effet défavorable de l'hétéro-rencontre sur l'*anthrisque* se fait le moins sentir en première coupe; cette espèce influence son partenaire négativement.

Quel que soit le rythme d'exploitation, la *renoncule* subit une dépression de rendement dans les cultures R d, R ta et partiellement R tr, la déviation plastique de R tr étant soit nulle, soit positive en 1967 pour le «6 ×». La production de R a est tantôt égale à celle de R r.

En présence du *dactyle* et du *trèfle*, la *dent-de-lion* subit des déformations évoluant dans le temps: négatives en début d'expérimentation, elles deviennent positives en

automne 1967. Pour Ta a, elles sont positives («3 ×») ou nulles («6 ×»). Ta r est en moyenne supérieur à Ta ta.

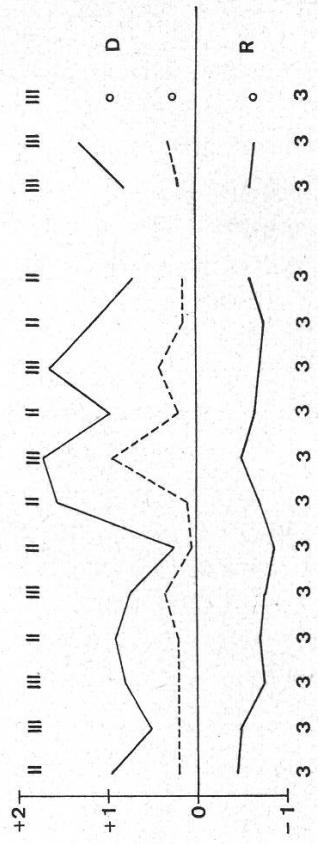
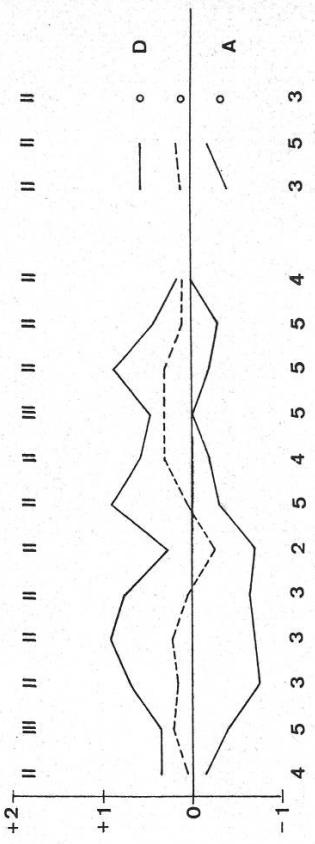
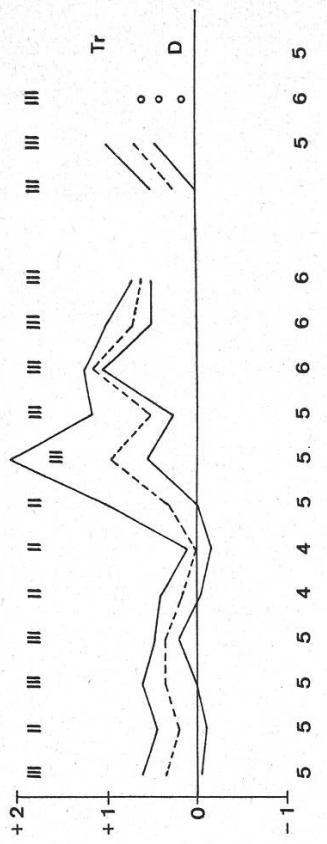
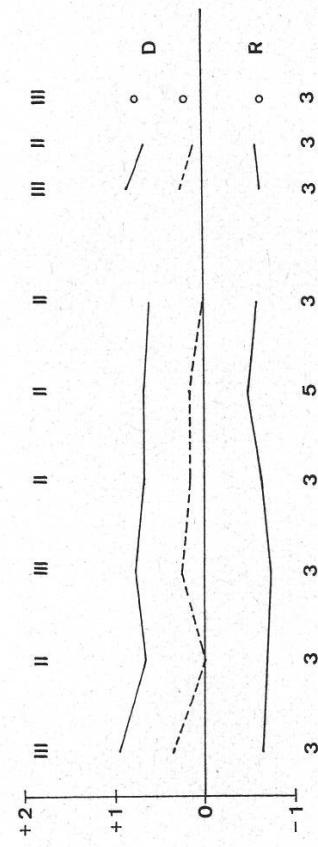
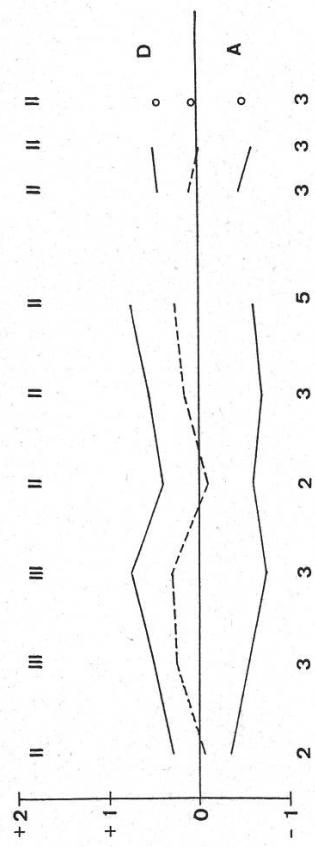
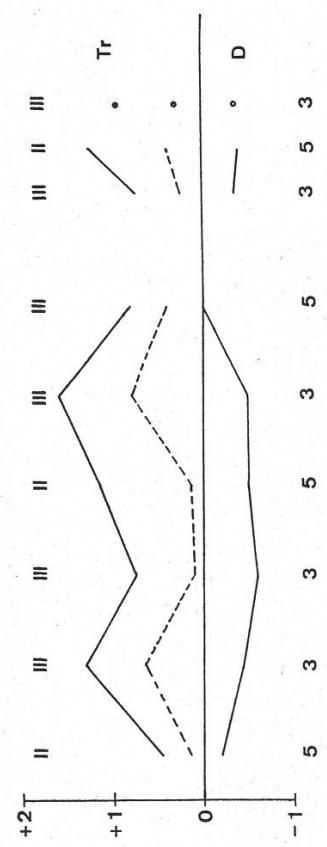
Lorsque l'on considère l'évolution des situations de chaque association (fig. 5), certaines d'entre elles apparaissent stables:

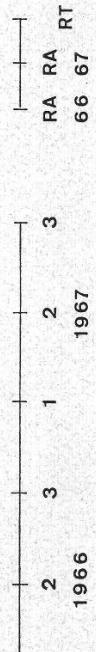
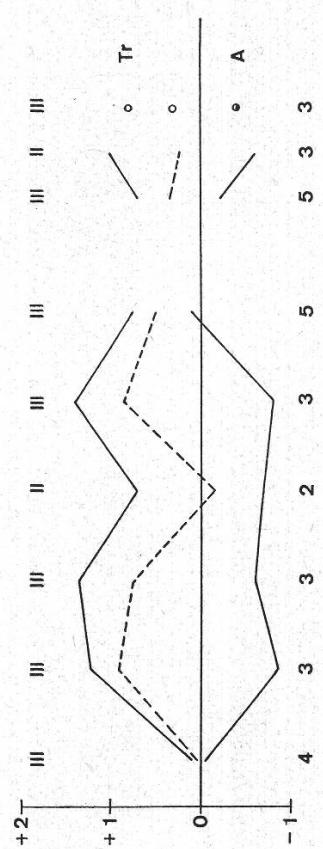
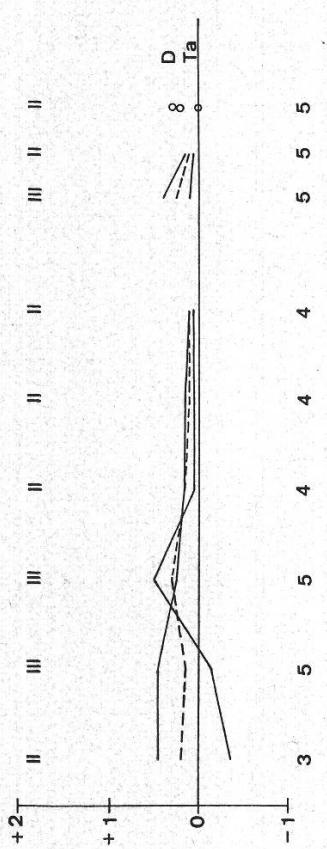
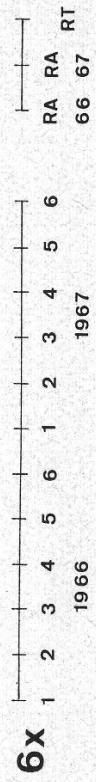
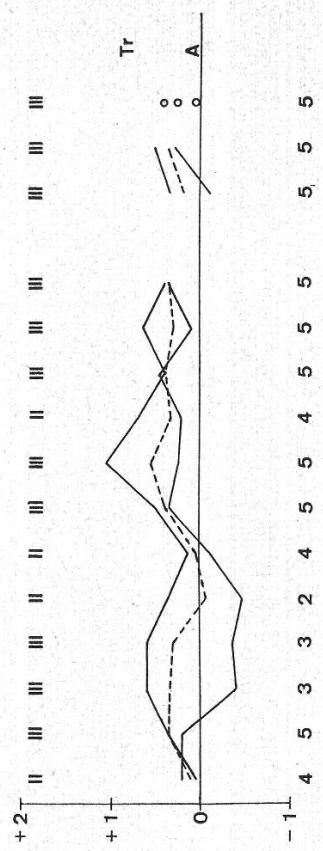
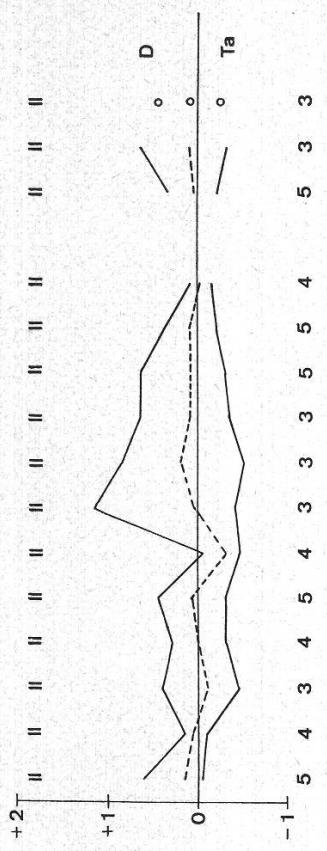
- Effets d'opposition: D R, «3 ×» et «6 ×»; Tr R, «3 ×» et «6 ×» 1966; dans une certaine mesure R Ta, «3 ×» et «6 ×».
- Avantages unilatéraux: Tr A, «6 ×» 1967.
- Avantages unilatéraux suivis des avantages mutuels: «6 ×», D Tr, Tr R (1967) et Tr Ta.
- A Ta, bien que moins stable, aboutit aux avantages unilatéraux dans le «3 ×»; dans le «6 ×», cette association fournit un bel exemple de dommages unilatéraux.

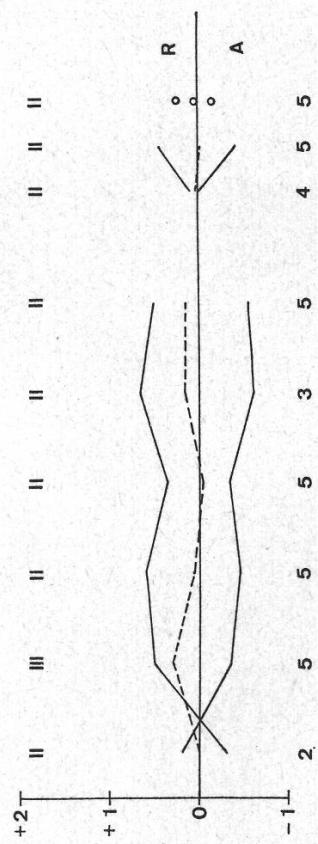
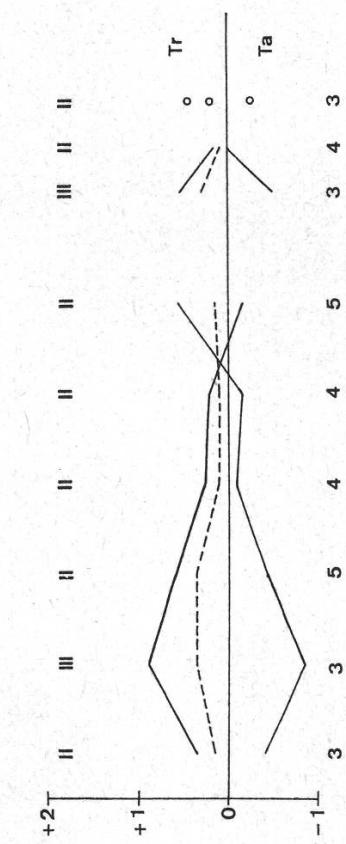
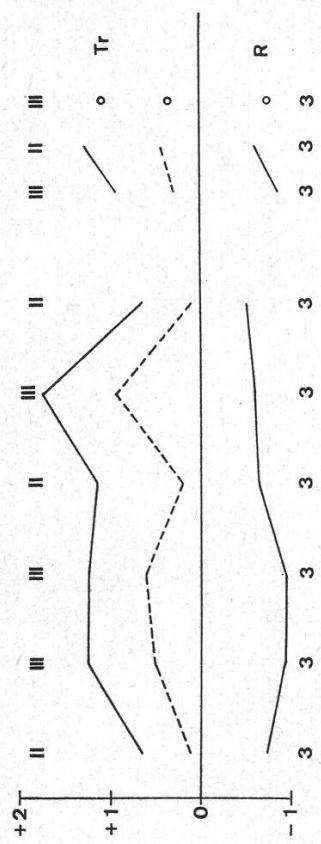
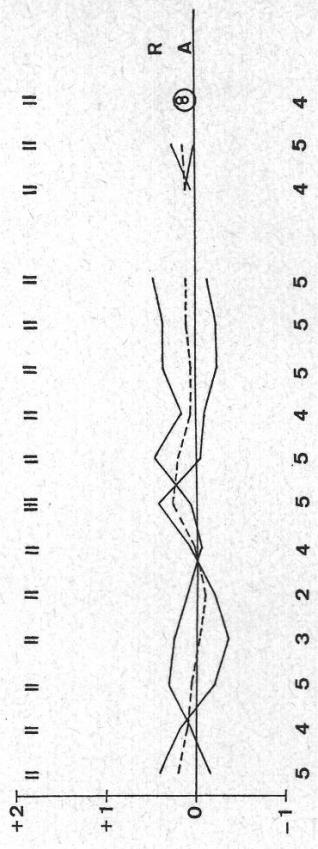
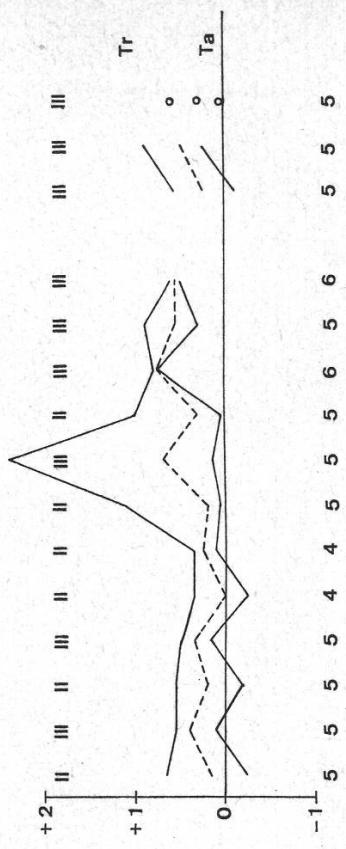
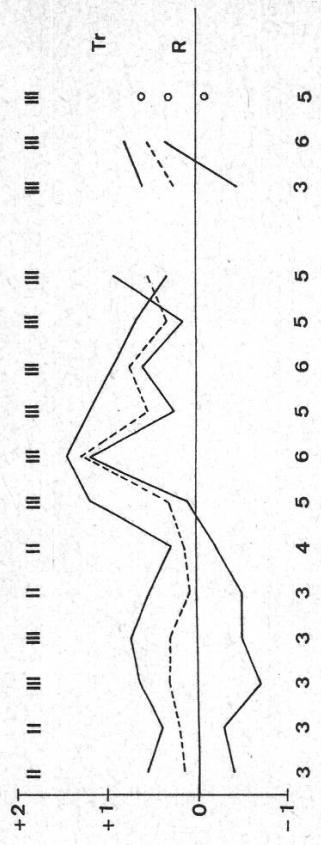
L'examen des fréquences (tableau 7) montre que la situation la plus couramment rencontrée dans le «3 ×» est l'effet d'opposition (52 %) et dans le «6 ×», l'avantage unilatéral (35 %). En première année d'expérimentation, la situation 3 est la plus fréquente et en deuxième année, la situation 5; cette tendance est plus marquée pour le «6 ×» et le passage d'une situation à l'autre s'amorce plus tôt. Ce dernier peut être considéré comme une évolution préférentielle des situations (fig. 6).

Tableau 7  
Fréquence des situations pour la matière sèche totale

	I	«3 ×»			«6 ×»		
		1966	1967	Total	1966	1967	Total
1. Dommages mutuels	I	—	—	—	—	—	—
	II	—	—	—	—	—	—
	III	—	—	—	—	—	—
2. Dommages unilatéraux	I	—	—	—	—	—	—
	II	3	2	5	8	6	14
	III	—	—	—	—	—	—
3. Effets d'opposition	I	—	—	—	—	—	—
	II	7	8	15	16	10	26
	III	12	4	16	7	2	9
4. Indifférence	I	—	—	—	—	—	—
	II	1	5	6	14	8	22
	III	—	—	—	—	—	—
5. Avantages unilatéraux	I	—	—	—	—	—	—
	II	2	4	13	7	12	19
	III	3	2	5	8	15	23
6. Avantages mutuels	I	—	—	—	—	—	—
	II	—	—	—	—	—	—
	III	—	—	—	—	7	7
<i>Total</i>		30	30	60	60	60	120
I. Association < Séparation	—	—	—	—	—	—	—
II. Association = Séparation	15	24	39	45	36	81	
III. Association > Séparation	15	6	21	15	24	39	







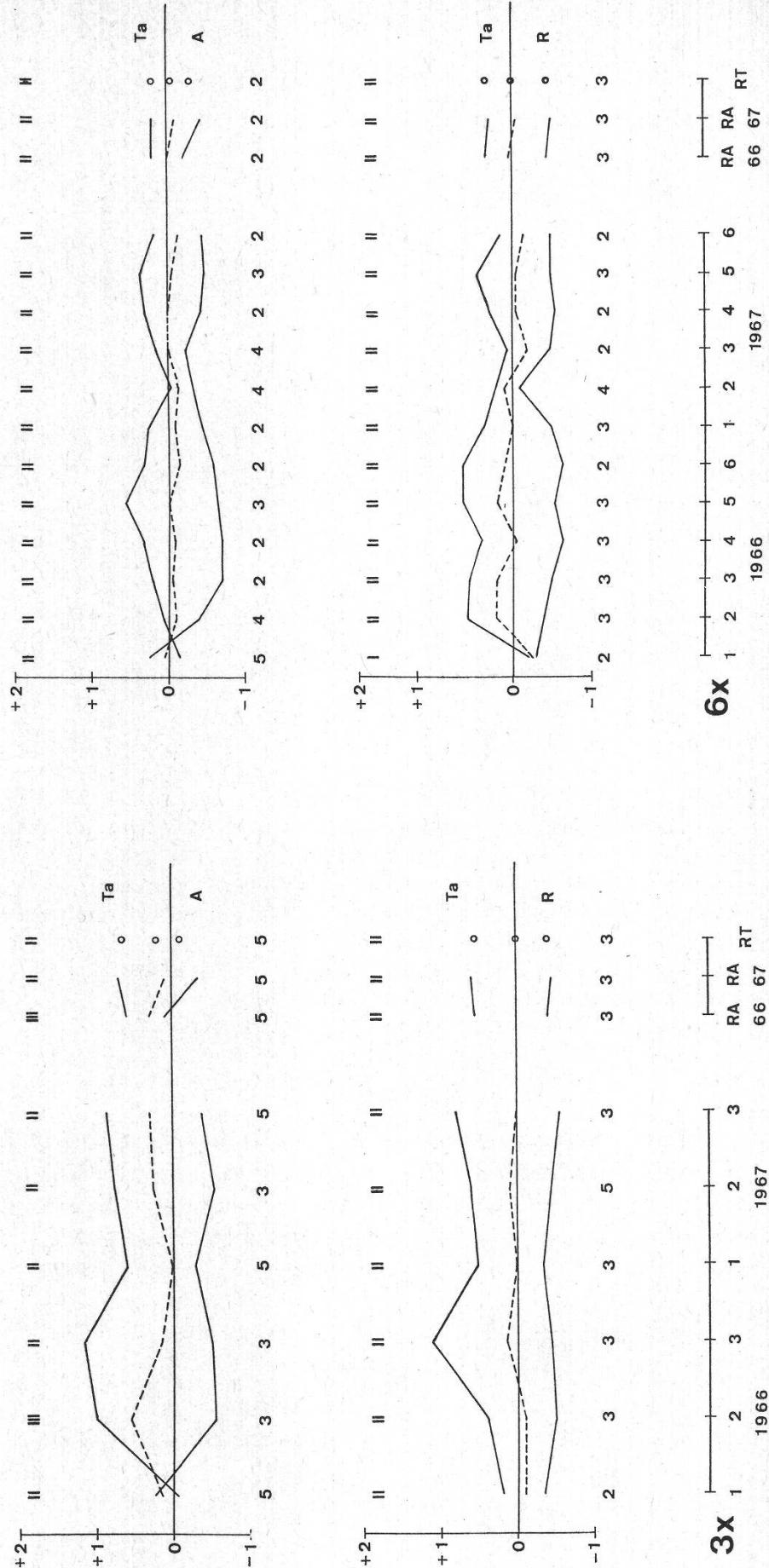


Figure 5

Evolution des situations élémentaires et des états communautaires définis à partir des rendements de matière sèche totale produits à l'unité de surface, au cours de 1966 et 1967 pour les deux régimes de coupe

Ordonnée: déviations plastiques relatives. Abscisse: résultats de chaque coupe, de chaque année (RA) et de 1966 et 1967 ensemble (RT)

Ligne continue: modifications plastiques relatives élémentaires – Ligne pointillée: modifications plastiques relatives communautaires

Chiffres arabes: situations élémentaires. Chiffres romains: états communautaires

D *Dactylis glomerata*. Tr *Trifolium pratense*. A *Anthriscus sylvestris*. R *Ranunculus friseanus*. Ta *Taraxacum palustre*

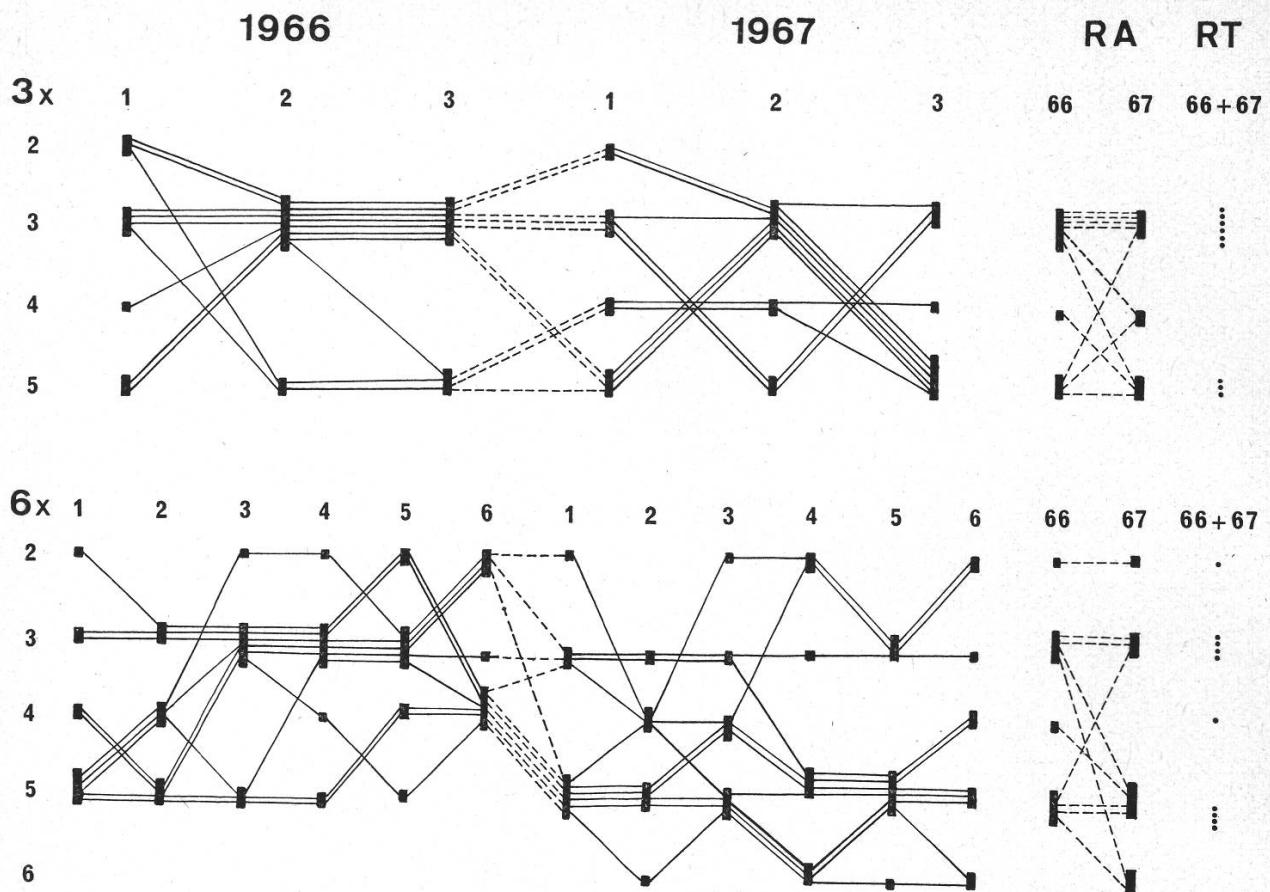


Figure 6

Evolution des situations élémentaires pour le régime de trois coupes annuelles (partie supérieure du schéma) et pour celui de six coupes annuelles (partie inférieure du schéma)

Les résultats de chaque coupe, de chaque année (RA) et ceux de 1966 et 1967 ensemble (RT) se suivent horizontalement, leur position verticale étant donnée par la situation élémentaire trouvée (cf. tableaux 2 et 7).

Dans ce réseau complexe, le passage des effets d'opposition (situation 3) aux avantages unilatéraux (situation 5) semble privilégié; il s'amorce plus tôt dans le «*6×*» que dans le «*3×*».

## *Etats communautaires*

L'évolution des états communautaires de chaque association peut être suivie sur la figure 5. Deux espèces produisent des rendements annuels supérieurs en association lorsque au moins l'une d'entre elles est du dactyle ou du trèfle. Cette condition qui semble nécessaire n'est pourtant pas suffisante, car d'après la signification du test t, la production des mélanges:

- D A 1966 et 1967 «3 × » et «6 × »
  - D Ta 1967 «3 × », 1966 et 1967 «6 × »
  - D R, Tr A, Tr R et Tr Ta 1967 «3 × »

ne dépasse pas celle des éléments pris deux à deux en culture pure.

La seule association binaire entre A, R et Ta qui aboutit au synergisme (rendement annuel) est A Ta « $3 \times$ » 1966.

L'égalité entre la production des hétéro-rencontres et des iso-rencontres correspondantes est donc le cas le plus fréquent: 65 % pour le «3 ×» et 67 % pour le «6 ×»

Tableau 8

Nature des relations sociales entre cinq espèces herbacées en combinaisons binaires  
 [Les termes soulignés indiquent pour une association donnée, que telle relation est plus marquée que telle autre]

Situations élémentaires			Etats communautaires		
«3 × »	D Tr	<u>Effets d'opposition</u> (1966) – Avantages unilatéraux (1967)		<u>Surcompensation</u> (1966) – Neutralisme (1967)	
	D A	Dommages unilatéraux (1 <sup>re</sup> C. 1966) – <u>Effets d'opposition</u> (1966 et 1967)		Compensation (1966 et 1967)	
	D R	Effets d'opposition: très stables (1966 et 1967)		<u>Surcompensation</u> (1966) – Compensation (1967)	
	D Ta	Avantages unilatéraux (1966) – Indifférence (1967)		Synergisme (1966) – Neutralisme (1967)	
	Tr A	Avantages unilatéraux (1966) – Effets d'opposition (1967)		<u>Synergisme</u> (1966) – Compensation (1967)	
	Tr R	Effets d'opposition: très stable (1966 et 1967)		<u>Surcompensation</u> (1966) – Compensation (1967)	
	Tr Ta	<u>Effets d'opposition</u> (1966) – Indifférence (1967)		<u>Surcompensation</u> (1966) – Neutralisme (1967)	
A R		Variations aboutissant aux avantages unilatéraux		Neutralisme (1966 et 1967)	
A Ta		Avantages unilatéraux avec phases d'opposition		Synergisme (1966) – <u>Compensation</u> (1967)	
R Ta		Effets d'opposition (1966 et 1967)		Compensation (1966 et 1967)	
«6 × »	D Tr	<u>Avantages unilatéraux</u> (1966) – Avantages mutuels (1967)		Synergisme (1966 et 1967)	
	D A	<u>Effets d'opposition</u> (1966) – Avantages unilatéraux (1967)		Compensation (1966) – Neutralisme (1967)	
	D R	Effets d'opposition: très stables (1966 et 1967)		<u>Surcompensation</u> (1966 et 1967)	
	D Ta	Variations donnant les avantages unilatéraux (1966) – <u>Effets d'opposition</u> (1967)		Neutralisme (1966) – <u>Compensation</u> (1967)	
	Tr A	Avantages unilatéraux: variables en 1966; se stabilisent en 1967		Synergisme (1966 et 1967)	
	Tr R	Effets d'opposition (1966) – Avantages unilatéraux et mutuels (1967)		<u>Surcompensation</u> (1966) – <u>Synergisme</u> (1967)	
	Tr Ta	Avantages unilatéraux (1966 et 1967)		Synergisme (1966 et 1967)	
A R		Variations donnant l'indifférence (1966) – Avantages unilatéraux stables (1967)		Neutralisme (1966 et 1967)	
A Ta		Dommages unilatéraux dominent, mais variations (1966 et 1967)		Compensation (1966 et 1967)	
R Ta		Effets d'opposition, plus stables en 1966 qu'en 1967		Compensation (1966 et 1967)	

(tableau 7). Alors que cette fréquence augmente avec le temps pour le «3×», elle diminue pour le «6×». Les situations élémentaires à l'origine de cette conséquence sont pour une bonne part les dommages et les avantages unilatéraux, qui sont neutralisés. De ce fait, le nombre d'états communautaires dont le signe est déterminé par la nature des situations élémentaires est relativement faible: 5 cas de synergisme dans le «3×» et 30 dans le «6×». La raison en est la puissance du test t (voir chapitre 3.2.1, Etat communautaire, pages 337 et 338).

Le tableau 8 résume la nature de la compétition analysée pour les 10 hétéro-rencontres possibles. Les termes soulignées indiquent pour une association donnée, que telle relation sociale est plus marquée que telle autre.

### 3.3.2 Indice foliaire

L'indice foliaire est moins sensible aux effets de substitution que la matière sèche. Le nombre de situations d'indifférence le révèle (tableau 9).

Tableau 9  
Fréquence des situations pour l'indice foliaire

Situations	«3×»			«6×»		
	1966	1967	Total	1966	1967	Total
I	—	—	—	—	—	—
II	—	—	—	—	—	—
III	—	—	—	—	—	—
I	—	—	—	—	—	—
II	3	—	3	8	4	12
III	—	—	—	—	—	—
I	—	—	—	—	—	—
II	7	6	13	10	4	14
III	7	4	11	11	7	18
I	—	—	—	—	—	—
II	2	8	10	19	14	33
III	—	—	—	—	—	—
I	—	—	—	—	—	—
II	3	7	10	6	11	17
III	8	5	13	6	14	20
I	—	—	—	—	—	—
II	—	—	—	—	6	6
III	—	—	—	—	—	—
<i>Total</i>	30	30	60	60	60	120
I. Association< Séparation	—	—	—	—	—	—
II. Association= Séparation	15	21	36	43	33	76
III. Association> Séparation	15	9	24	17	27	44

De ce fait, la fréquence des situations rencontrées diffère légèrement: les dommages unilatéraux et les effets d'opposition sont un peu moins nombreux. Au niveau communautaire, la proportion d'indices foliaires égaux entre l'hétéro-rencontre et l'iso-rencontre est de 58 % pour le «3×» et de 63 % pour le «6×». Bien que ces pourcentages soient un peu plus faibles que pour la matière sèche, l'écart entre le «3×» et le «6×» est sensiblement le même. On retrouve aussi au cours de l'expérimentation

une augmentation dans le «3 ×» et une diminution dans le «6 ×». Le nombre d'états communautaires dont le signe est déterminé par les situations d'actions réciproques est légèrement plus élevé que pour la matière sèche et la répartition est différente:

- Synergisme: 13 cas dans le «3 ×»;
- 26 cas dans le «6 ×».

Généralement, lorsque la matière sèche est déviée négativement, l'indice foliaire l'est aussi; de même, si l'effet de substitution se marque par un accroissement de la production, l'indice foliaire se trouve augmenté. Ces deux caractères ne sont jamais modifiés en sens contraire. Dans une étude comparative, on montrera les exemples où l'un des deux paramètres est déformé et l'autre pas.

### 3.3.3 Surface spécifique

La surface spécifique est donnée par deux expressions:

$$1. SF = \frac{\text{surface foliaire}}{\text{matière sèche foliaire}} = \frac{\text{cm}^2 \text{ limbe}}{\text{g MSF}}$$

$$2. ST = \frac{\text{surface foliaire}}{\text{matière sèche totale}} = \frac{\text{cm}^2 \text{ limbe}}{\text{g MST}}$$

où MST = MSF + MSR (MSR = matière sèche «reste»)

Les résultats concernant ces deux caractères ne peuvent être analysés que pour le dactyle, le trèfle, l'anthrisque et la renoncule, espèces pour lesquelles on a séparé le limbe sain du «reste» voir Chapitre 2.2.3 Mesures: genre et technique; Surface foliaire, matière sèche, pages 331 et 332). Pour la dent-de-lion, l'analyse porte seulement sur la surface spécifique par rapport à la matière sèche totale (ST). La totalité des hétéro-rencontres (1966 et 1967 pris ensemble) s'élève donc à:

	«3 ×»	«6 ×»
pour SF	36 (=100 %)	72 (=100 %)
pour ST	60 (=100 %)	120 (=100 %)

Ces deux caractères réagissent assez peu à l'effet d'hétéro-rencontre. Toutes les déviations plastiques relatives de SF et/ou ST sont présentées au tableau 20. Pour 1966 et 1967 pris ensemble, les cas d'indifférence atteignent par rapport à la totalité des situations: dans le «3 ×», SF = 72 %; ST = 60 %; dans le «6 ×», SF = 58 %; ST = 71 %.

En hétéro-rencontre, une espèce ressentant l'ombre que lui projette son partenaire tend à augmenter sa surface foliaire sans pour autant augmenter le poids de ses organes dans une même proportion. Ceci se manifeste par une déviation positive de la surface spécifique, SF et/ou ST. Si SF augmente, la plante développe son aire assimilatrice «aux dépens» de la masse foliaire seulement. Lorsque ST s'accroît, les organes aériens autres que les feuilles ou tous les organes aériens tendent à un étiolement partiel.

(L'étiolement est une photomorphose apparaissant lorsque la quantité de lumière ne suffit pas à l'assimilation, la croissance ne pouvant avoir lieu qu'aux dépens des matériaux nourriciers de réserve (graines, tubercules, rhizomes, base des tiges, racines). Les symptômes en sont l'élongation très forte des entre-nœuds et la teinte blanche ou jaunâtre des organes aériens (absence de chlorophylle) (Guilliermond et Mangenot, 1960; Nultsch, 1968). Dans notre essai, il ne saurait être question d'étiolement au sens propre du terme, car on est en droit de penser que la quantité de lumière doit avoir été suffisante pour permettre une certaine photosynthèse. Cependant, une certaine élongation des tiges de même qu'une certaine pâleur des organes aériens ont été observées

en particulier très nettement pour A tr, R d et R tr. Ces symptômes ont été mis en évidence par les déviations plastiques relatives positives de SF et/ou ST. Comme Jacquard (1968 b), on parlera d'étiollement partiel pour définir ce fait. Pour définir le fait opposé, à savoir une déviation plastique relative négative, on utilisera, par homologie, le terme de luxuriance partielle. L'avantage de ces deux expressions est de donner le sens dans lequel les assimilats sont répartis: soit directement utilisés dans la construction des tissus assimilateurs [étiollement partiel], soit contribuant à l'emmagasinage de réserves [luxuriance partielle].

On ne saurait, sur la base des présents résultats, pousser ces quelques remarques plus avant, car il n'est pas fait mention de la croissance racinaire. Or, il est connu que les racines jouent un rôle important dans la mise en réserve des assimilats et leur mobilisation).

La situation correspondante est l'avantage unilatéral. Il est le plus fréquent après l'indifférence et affecte particulièrement la renoncule et l'anthrisque. La proportion, par rapport au total des situations, sont les suivantes (1966 et 1967 ensemble): «3 ×», SF = 28 %; ST = 35 %; «6 ×», SF = 35 %; ST = 21 %. L'étiollement partiel mesuré à partir de la matière sèche foliaire est donc plus élevé dans le «6 ×» et l'étiollement partiel mesuré à partir de la matière sèche totale du «3 ×» dépasse celui du «6 ×». La proportion de feuilles, par rapport à la masse végétale aérienne récoltée, est plus élevée dans le «6 ×» que dans le «3 ×» (tableau 10).

Tableau 10

Rendements totaux (1966 et 1967) de matière sèche foliaire (MSF), de matière sèche «reste» (MSR) et leurs proportions respectives. Moyennes des 5 cultures de chaque espèce, en g par m<sup>2</sup>

	«3 ×»				«6 ×»			
	MSF		MSR		MSF		MSR	
	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.
D	960	32	2070	68	1520	66	765	34
Tr	790	18	3560	82	1035	41	1520	59
A	170	12	1200	88	540	40	820	60
R	325	28	850	72	560	54	470	46

De plus, dans les parcelles récoltées trois fois par an, les plantes souffrent de l'ombrage dans l'intervalle entre deux coupes pendant une période environ double de celles du «6 ×»: ST est donc plus affecté dans le «3 ×».

La déviation de la surface spécifique (SF et/ou ST) est négative dans quelques cas. En mélange, les feuilles d'une espèce, avantageées par leur position pour capter l'énergie solaire, produisent plus de matière sèche par unité de surface assimilatrice qu'en pur. Cette réaction, qu'on appellera luxuriance partielle, se traduit par le dommage unilatéral, rencontré surtout chez le trèfle fauché six fois.

Les effets d'opposition (2 cas) et les avantages mutuels (3 cas) sont rares, ce qui ne permet pas de les rattacher à une rencontre particulière dans l'un ou l'autre des régimes de coupe, soit à SF, soit à ST.

Les modifications de la surface spécifique en rapport avec les variations du climat lumineux régnant à l'intérieur du couvert végétal ont été mises en évidence par Blackman et Wilson (1951 a, 1951 b et 1954).

Lorsqu'il se manifeste sur la surface spécifique, l'effet de substitution se traduit par une modification soit de SF, soit de ST, soit de SF et ST ensemble. Les grandeurs SF et ST se distinguent par leur dénominateur; dans la première, seule la matière sèche

foliaire (MSF) intervient; le dénominateur de ST comporte en plus la matière sèche «reste» (MSR). Une étude sur les rapports de variation de MSF et de MSR en relation avec les modifications de SF et/ou ST montre ce qui suit (tableau 11 tiré du tableau 20 et fig. 7): dans la plupart des cas, appelés «concordants» dans le tableau 11, la déviation de SF est positive lorsque MSF est réduite «au profit» de MSR, et négative lorsque MSF est accrue «aux dépens» de MSR. Un rapport de variation inverse entre MSF et MSR entraîne les modifications de ST ou de SF et ST ensemble.

Les assimilats ne sont donc pas toujours répartis également à l'intérieur des organes aériens de la plante. Lorsque MSF et MSR sont déviés positivement, soit la luxuriance partielle du «reste» dépasse légèrement celle des feuilles (fig. 7a), soit la luxuriance partielle des feuilles est légèrement plus forte que celle du «reste» (fig. 7b). Lorsque MSF et MSR sont déviés négativement, soit l'étoilement partiel du «reste» est inférieur à celui des feuilles (fig. 7e), soit l'étoilement partiel des feuilles est plus faible que celui du «reste» (fig. 7f). Enfin une déviation positive du «reste» et une déviation

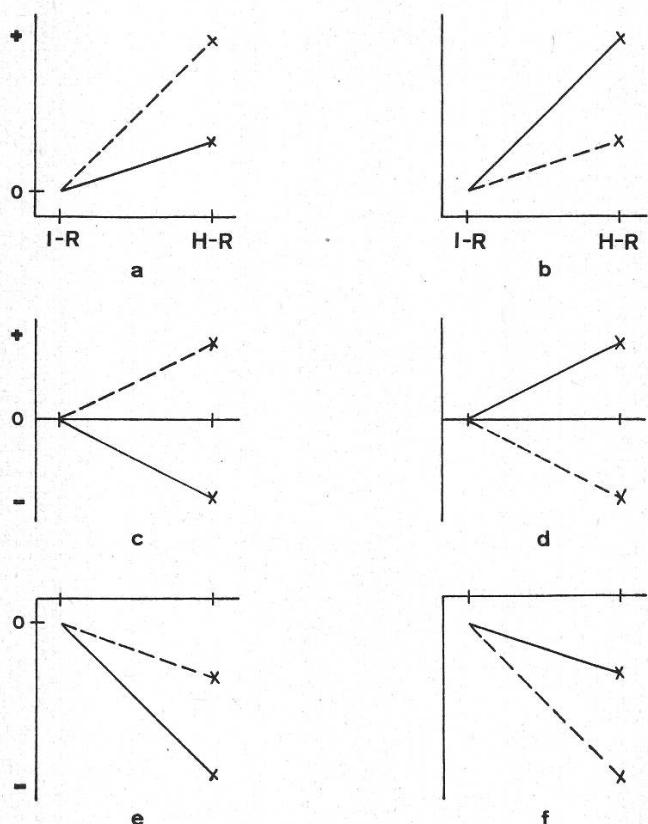


Figure 7

Représentation schématique des rapports de variation de la matière sèche foliaire (MSF), de la matière sèche «reste» (MSR) et leurs relations avec les modifications de la surface spécifique SF et ST

Abscisse: iso-rencontre (I-R) et hétéro-rencontre (H-R)

Ordonnée: déviation de la matière sèche foliaire (ligne continue)

déviation de la matière sèche «reste» (ligne pointillée)

$a, c \text{ et } e: MSF < MSR$	$\left\{ \begin{array}{l} SF + \\ ST - \\ SF \text{ et } ST - \end{array} \right.$	$b, d \text{ et } f: MSF > MSR$	$\left\{ \begin{array}{l} SF - \\ ST + \\ SF \text{ et } ST + \end{array} \right.$
---------------------------------	--	---------------------------------	--

$MSF < MSR$  = réduction de MSF «au profit» de MSR

$MSF > MSR$  = accroissement de MSF «aux dépens» de MSR

négative des feuilles conduit à la luxuriance partielle du «reste» et à l'étiollement partiel des feuilles (fig. 7c), et l'inverse est représenté par la figure 7d.

Cette distribution différenciée des assimilats dans les organes aériens selon les modifications de SF, de ST ou de SF et ST ensemble, montre que la plante dispose d'un certain pouvoir tampon lui assurant des chances meilleures de survie. Ce pouvoir ne dépasse pourtant pas certaines limites, car lorsque SF et ST sont déviés ensemble («3 ×»: 4 exemples en 1966 et 1 en 1967; «6 ×»: 11 exemples en 1966 et 13 en 1967), ils le sont toujours dans le même sens. On ne rencontre aucun élément d'association pour lequel SF est dévié positivement et ST négativement, ou l'inverse. De pareils cas semblent d'ailleurs théoriques: physiologiquement, on a de la peine à se représenter une plante dont les feuilles tendent à un fort étiollement partiel et les autres organes aériens, à une luxuriance partielle prononcée, ou vice versa.

Tableau 11

Modifications de SF et de ST et rapport de variation de MSF et MSR

Réduction de MSF au profit de MSR =  $MSF < MSR$

Accroissement de MSF aux dépens de MSR =  $MSF > MSR$

Modifications de SF	ST	Rég. de coupe	total	Nombre de cas	
				«concordants»	«non concordants»
+	0	«3 ×»	6	4 $MSF < MSR$	2 $MSF > MSR$
		«6 ×»	13	8 $MSF < MSR$	5 $MSF > MSR$
0	+	«3 ×»	8	6 $MSF > MSR$	{ 1 $MSF = MSR$ 1 $MSF < MSR$
		«6 ×»	12	10 $MSF > MSR$	
+	+	«3 ×»	5	4 $MSF > MSR$	2 $MSF < MSR$
		«6 ×»	19	15 $MSF \geq MSR$	1 $MSF < MSR$ 4 $MSF < MSR$
—	0	«3 ×»	1	1 $MSF > MSR$	—
		«6 ×»	2	1 $MSF > MSR$	1 $MSF < MSR$
0	—	«3 ×»	3	3 $MSF < MSR$	—
		«6 ×»	2	2 $MSF < MSR$	—
—	—	«3 ×»	0	—	—
		«6 ×»	5	5 $MSF < MSR$	—

### 3.3.4 Hauteur des plantes

La forme de croissance, schématisée à la figure 8, est très différente d'une espèce à l'autre:

Le *dactyle* développe une touffe compacte et puissante de tiges dont les feuilles selon leur longueur, sont plus ou moins recourbées, mais arrivant à percer le coussin foliaire. La quantité de lumière dont jouit cette espèce est donc suffisante au maintien de la majorité de ses individus dans la plupart des associations binaires.

La luxuriance de la variété de *trèfle* utilisée est bien connue, surtout dans les deux à trois premières années qui suivent sa mise en place (Nuesch, 1960; Badoux et al., 1967). Cette espèce forme un entrelacs serré de tiges feuillues et florifères, au travers duquel les autres espèces ont peine à pénétrer. Pour l'*anthrisque*, il est nécessaire de distinguer la phase reproductive de la phase végétative. Dans la première, la strate

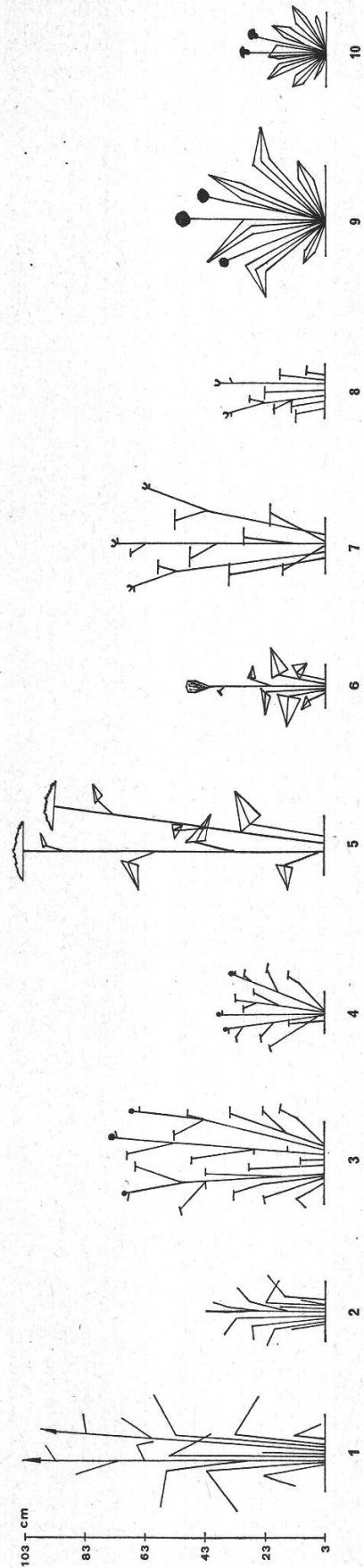


Figure 8

Représentation schématique de la forme de croissance de chaque espèce, influencée par les deux régimes de coupe. Les rapports de dimension sont approximativement respectés

$\langle 3 \times \rangle$	$\langle 6 \times \rangle$	
1 et 3 et 5 et 7 et 9	2 et 4 et 6 et 8 et 10	<i>Dactylis glomerata</i>
		<i>Trifolium pratense</i>
		<i>Anthriscus silvestris</i>
		<i>Ranunculus frieseanus</i>
		<i>Taraxacum palustre</i>

foliaire est plus épaisse et moins dense que dans la seconde. Les hampes florales, en se développant, entraînent avec elles plusieurs feuilles dans les étages supérieurs du tapis végétal. En période végétative, la rosette de feuilles se concentre au voisinage du sol.

La *renoncule* se caractérise par le port horizontal de ses feuilles; elles s'étagent plus ou moins et forment une surface d'autant plus fermée que le nombre d'étages est petit.

Les caractères variables de la *dent-de-lion* sont le port de la rosette, le nombre de feuilles et la longueur et la largeur des feuilles.

Le schéma de la figure 8, où les rapports de dimensions sont approximativement respectés, fait ressortir les différences d'allure d'une espèce à l'autre pour les deux régimes d'exploitation:

- strate foliaire plus étagée dans le «3 ×»; donc port plus touffu et tapis végétal plus près du sol dans le «6 ×»;
- feuilles plus grandes dans le «3 ×».

Une mesure de la forme de croissance est donnée par la hauteur des plantes. Les résultats de chaque espèce en culture pure pour les deux régimes de coupe figurent dans le tableau 12.

Tableau 12  
Hauteur des plantes en culture pure, en cm

«3 ×»	1966			1967		
	1	2	3	1	2	3
D	98.6(*)	50.4	42.4	92.4(*)	41.1	26.5
Tr	70.6(*)	59.3	72.4	52.0(*)	56.1	41.0
A	103.6(*)	29.9	41.4	36.1	25.9	20.3
R	45.5	32.9	32.2	33.3	26.6	22.9
Ta	48.6	38.8	30.3	37.7	32.7	22.4
«6 ×»	1966			1967		
	1	2	3	4	5	6
D	31.9	42.6	35.1	30.6	33.6	12.9
Tr	34.8	36.8(*)	51.6	31.9	27.7	18.4
A	77.9(*)	18.3	52.3	22.3	30.8	10.6
R	25.4	18.7	19.1	20.1	20.8	7.8
Ta	36.2	32.1	34.9	25.6	28.9	10.3
«6 ×»	1967			1967		
	1	2	3	4	5	6
D	13.5	20.8	22.4	23.1	23.0	10.3
Tr	9.6	22.3(*)	24.4	45.1	27.7	14.4
A	21.1	16.8	18.6	16.4	18.8	7.9
R	13.6	11.3	17.9	15.9	20.5	6.2
Ta	15.9	21.9	20.8	24.5	25.2	7.7

(\*) Les mesures marquées d'un astérisque indiquent la hauteur des inflorescences, les autres, la hauteur de la strate foliaire (voir Chapitre 2.2.3, Hauteur des plantes, page 330).

A part les grandes différences dues soit à la nature des espèces, soit aux régimes de coupe, la hauteur des plantes s'avère assez stable, si l'on en juge par la proportion de situations d'indifférence: «3 ×», 71 %; «6 ×», 54 %. La proportion est plus élevée dans le «3 ×» parce que les différences ayant pu survenir en début de repousse s'amusent dans les 2 à 4 semaines qui précèdent les récoltes. Dans le «6 ×», les écarts entre les hétéro-rencontres et les iso-rencontres correspondantes «n'ont pas le temps» de s'amoindrir en l'espace des 4 à 6 semaines qui séparent deux coupes.

Toutes les déviations significatives de la hauteur sont données par leur signe dans le tableau 20.

La réaction la plus fréquente, à part celle de l'indifférence, conduit à l'avantage unilatéral. Ce qui distingue les proportions du «3 ×» (13 %) et du «6 ×» (27 %) rejoint ce qui a été dit à propos des pourcentages d'indifférence. L'avantage unilatéral s'explique par le fait qu'une espèce accompagnée d'un compétiteur plus élevé tend à hausser son appareil assimilateur pour jouir d'une intensité lumineuse meilleure. Dans une association binaire, cette réaction se reproduit généralement chez la même espèce au cours du temps. Mais il peut y avoir retournement de situation: l'anthrisque, lorsqu'il fleurit, n'est pas dévié alors que son partenaire l'est:  
1<sup>re</sup> coupe «6 ×», 1966, A d et A tr = 0; D a et Tr a = +.

En période végétative, on trouve l'inverse:

A d et A tr = +; D a et Tr a = 0.

Le développement d'une espèce peut être tel qu'il inhibe la croissance en hauteur de son partenaire; cependant, les cas de dommages unilatéraux ne sont pas nombreux: «3 ×» 1966, 7 cas; 1967, 1 cas. «6 ×» 1966, 7 cas; 1967, 9 cas.

Les effets d'opposition sont rares:

A ta —; Ta a +: 3<sup>e</sup> coupe «3 ×» 1966  
D a +; A d —: 1<sup>re</sup> coupe «6 ×» 1967  
D r +; R d —: 1<sup>re</sup> coupe «6 ×» 1967  
Tr a +; A tr —: 1<sup>re</sup> coupe «6 ×» 1967  
Tr ta +; Ta tr —: 1<sup>re</sup> coupe «6 ×» 1967  
A r —; R a +: 3<sup>e</sup> coupe «6 ×» 1966  
A ta +; Ta a —: 2<sup>e</sup> coupe «6 ×» 1966

Une situation à signaler, parce qu'elle est la seule dans toute l'analyse des déviations plastiques relatives, est celle des dommages mutuels dans l'association R Ta, 3<sup>e</sup> coupe «6 ×» 1967.

On ne dénote aucun avantage mutuel pour la hauteur des plantes.

Dans le tableau 13, tiré du tableau 20, on a reporté le nombre de fois où chaque espèce était déviée par son partenaire et où elle le dévie.

Le dactyle, au contact de ses différents compétiteurs, augmente plus souvent sa hauteur qu'il ne la diminue. Les influences qu'il ressent sont à peine plus nombreuses que celles qu'il fait ressentir. Le trèfle est l'espèce la moins modifiée, mais celle qui modifie le plus. Les trois autres espèces subissent plus de déviations qu'elles n'en font subir; l'anthrisque en compte le plus, puis la dent-de-lion, enfin la renoncule. Les tendances sont les suivantes: Plus les déviations positives ressenties sont nombreuses, plus les négatives sont rares et de même quant aux déviations que ces espèces occasionnent à leurs partenaires.

Tableau 13

Fréquences des modifications significatives positives et négatives dont chaque espèce est affectée et que chaque espèce occasionne chez ses partenaires, pour le caractère hauteur des plantes

	Modifications positives subies		Modifications négatives subies	
	«3 × »	«6 × »	«3 × »	«6 × »
D	3	11	1	0
Tr	0	7	0	1
A	2	10	2	7
R	0	7	4	4
Ta	4	3	1	12

	Modifications positives occasionnées		Modifications négatives occasionnées	
	«3 × »	«6 × »	«3 × »	«6 × »
d	3	3	2	5
tr	5	17	5	2
a	1	9	0	5
r	0	4	0	6
ta	0	5	1	6

Le tableau 20 révèle un certain nombre d'associations dont un des partenaires est modifié pour la surface spécifique (SF et/ou ST) et pour la hauteur. On trouve des exemples pour chaque combinaison de signes (tableau 14). De tels cumuls ne surprennent pas et leur interprétation découle de ce qui a été dit à propos des déformations de chaque caractère séparément.

Tableau 14

Fréquences des déviations cumulées de la surface spécifique (SF et/ou ST) et de la hauteur des plantes pour les deux régimes de coupe (1966 et 1967 sont pris ensemble)

Déviations				
SF et/ou ST Hauteur	[+] [+]	[+] [-]	[-] [+]	[-] [-]
Fréquence «3 × »	3	6	1	0
Fréquence «6 × »	12	3	1	1

L'hypothèse la plus vraisemblable expliquant les modifications des caractères tels que la surface spécifique, l'indice foliaire et la hauteur des plantes est la compétition pour la lumière. Plusieurs auteurs l'ont vérifié (voir la bibliographie citée par Donald, 1963; et Winiger, 1968).

### 3.3.5 Liens entre les déviations de quelques caractères

Considérons les quatre caractères

- matière sèche totale MST
- surface spécifique SF et ST et
- indice foliaire IF,

dont les déviations peuvent être positives, nulles ou négatives.

(Cette étude s'applique au dactyle, au trèfle, à l'anthrisque et à la renoncule. Pour la dent-de-lion, l'analyse se trouve simplifiée, puisqu'on a renoncé à calculer SF [voir Chapitre 2.2.3 Mesures: genre et technique; Surface foliaire, matière sèche, page 331].)

Le nombre d'arrangements de 3 éléments 4 à 4 avec répétitions est donné par la formule  $n^k$ , où  $n$  égale le nombre d'éléments pouvant figurer jusqu'à  $k$  fois, soit  $3^4 = 81$ . De ces 81 arrangements, un certain nombre est à retrancher parce qu'ils impliquent une contradiction biologique. Ainsi ceux qui comportent simultanément:

MST + et IF —  
MST — et IF +  
SF + et ST —  
SF — et ST +

ont déjà été mentionnés; il y en a 32. De plus, on remarque que ST n'est autre que le quotient de IF par MST. Il faut donc que dans l'expression  $ST = IF/MST$ , les déviations de ces trois paramètres obéissent à la règle algébrique des signes, en l'occurrence:

IF	MST	ST	
+	+	+	si $(IF +) > (MST +)$
+	+	0	si $(IF +) = (MST +)$
+	+	—	si $(IF +) < (MST +)$
+	0	+	
0	+	—	$> =$ déviation de IF relativement plus grande que celle de MST
0	0	0	$< =$ déviation de IF relativement plus petite que celle de MST
—	0	—	
0	—	+	
—	—	—	si $(IF —) > (MST —)$
—	—	0	si $(IF —) = (MST —)$
—	—	+	si $(IF —) < (MST —)$

Une étude de signes appliquée à l'indice foliaire, à la matière sèche foliaire (MSF) et à SF dans l'expression  $SF = IF/MSF$ , conduit aux mêmes arrangements. Lorsqu'on les combine à ceux de la première étude de signes, on obtient en tout 19 arrangements répondant aux conditions fixées. Sur ces 19, 14 sont rencontrés dans notre essai, Dans les  $81 - 32 - 19 = 30$  possibilités restantes, on en trouve 13 (tableaux 15 et 20). Celles-ci sont représentées par 17 cas dans le «3 × », soit 18 %, et par 33 cas ou 17 % dans le «6 × ». La présence de ces «exceptions» assez nombreuses est due à la méthode de tester statistiquement les différences entre les éléments des hétéro-rencontres et ceux des iso-rencontres correspondantes: ce test est trop puissant, il élimine des tendances bien marquées. Un exemple, A r, première coupe «6 × » 1967, 24<sup>e</sup> arrangement du tableau 15, est illustré par les résultats du tableau 16.

Tableau 15

Arrangements rencontrés et fréquences d'incidence pour les deux régimes de coupe

Arrangements répondant aux conditions				Fréquences		Arrangements ne répondant pas aux conditions				Fréquences			
N°	MST	SF	ST	IF	«3×»	«6×»	N°	MST	SF	ST	IF	«3×»	«6×»
1	+	+	+	+	1	1	20	+	0	0	0	5	11
2	+	+	0	+		4	21	0	+	0	0		4
3	+	0	+	+		4	22	0	0	+	0	3	3
4	+	0	0	+	39	62	23	0	0	0	+	2	3
5	+	—	—	+		2	24	+	+	0	0		1
6	+	—	0	+	1	1	25	0	+	+	0	1	2
7	+	0	—	+			26	0	0	+	+		3
8	0	+	+	+			27	0	+	0	+		1
9	+	—	—	0		3	28	+	—	0	0		1
10	0	0	0	0	11	38	29	—	+	0	0	2	
11	0	—	—	—			30	—	0	+	0	2	1
12	—	+	+	0	1	2	31	—	0	0	0	2	1
13	—	—	—	—			32	0	0	—	0		2
14	—	—	0	—									
15	—	0	—	—	3								
16	—	0	0	—	14	24							
17	—	+	+	—	2	14							
18	—	+	0	—	4	3							
19	—	0	+	—	3	1							
Total intermédiaire						Total intermédiaire				17		33	
Total intermédiaire				79		Total				96		192	

Tableau 16

Modifications plastiques absolues ( $m'$ ) et relatives ( $m$ ) de la matière sèche totale (MST), de la surface spécifique (SF et ST) et de l'indice foliaire IF et signification du test t

	Mesures	$m'$	$m$
MST	269.8	+75.6 *	+0.39
SF	220.6	+21.1 *	+0.10 *
ST	50.6	— 0.9 NS	— 0.02 NS
IF	1.34	+ 0.33 NS	+0.33 NS

La modification plastique relative de IF mesurée sur A r, bien qu'appréciable (+ 33 %), n'est pas significative; il faudrait qu'elle dépasse au moins de 0,53 m<sup>2</sup>, soit + 53 %, l'IF de A a. Si cette déviation était significative, ce cas se rangerait sous le deuxième arrangement du tableau 15.

L'analyse statistique servant à définir la nature des situations à un seuil de probabilité fixé, est valable dans environ quatre cinquièmes des cas étudiés au cours des Chapitres 3.3.1 à 3.3.4. La nature des situations restantes pourrait être redéfinie à partir de la règle algébrique des signes.

Les trois arrangements les plus fréquents sont ceux où aucun des caractères n'est dévié et où la matière sèche totale et l'indice foliaire sont modifiés dans le même sens (arrangements 10, 4 et 16 du tableau 15).

Les proportions relativement faibles de l'arrangement «0 0 0 0» («3 ×», 11 %; «6 ×», 20 %) montrent que l'effet de substitution est mis en évidence dans la plupart des cas sur au moins un des 4 caractères étudiés dans ce chapitre; on rencontre cet arrangement principalement dans les associations anthrisque-renoncule. La proportion est plus forte dans le «6 ×»: les plantes sont surtout et d'abord éprouvées par l'intensité de la fauche, les effets de compétition se faisant moins sentir; dans le «3 ×», c'est l'inverse qui se produit. Ceci explique aussi l'écart de fréquences entre les deux rythmes d'exploitation pour l'arrangement «+ 0 0 +»: «3 ×», 41 %; «6 ×», 32 %.

La fréquence de ce dernier n'est pas étonnante si l'on se réfère aux nombres d'avantages unilatéraux reportés dans les tableaux 7 et 9. Pour les plantes qui en sont affectées, la concurrence interspécifique est plus faible que la concurrence intraspécifique. Disposant d'une offre environnementale plus grande en hétéro-rencontre qu'en iso-rencontre, elles fournissent un rendement plus élevé, déploient un indice foliaire supérieur, sans que l'intensité photosynthétique à l'unité de surface assimilatrice varie, puisque la surface spécifique n'est pas déviée. (Cette déduction n'a qu'une valeur limitée puisqu'elle est basée sur les rendements de matière sèche des organes aériens seulement.) Cet arrangement + 0 0 + se rencontre en majeure partie chez le dactyle et le trèfle.

La dépression simultanée du rendement et de l'indice foliaire (— 0 0 —: «3 ×», 12 %; «6 ×», 10 %) est la manifestation d'actions biologiques inverses. Elle est un attribut des partenaires du dactyle et du trèfle.

Les arrangements + — — 0, + — — + et l'«exception» + — 0 0 signifient un accroissement de l'activité assimilatrice (luxuriance partielle), d'où bénéfice de rendement accompagné parfois d'une augmentation de l'indice foliaire. Le trèfle est seul à manifester de telles modifications.

L'assimilation peut être telle que l'étiollement partiel des plantes conduit à un surplus de production lié à une surface foliaire mieux développée. Les expressions en sont les arrangements + + 0 +, + 0 + + et + + + +, se rencontrant le plus souvent chez le dactyle et le trèfle. Cette aptitude à l'étiollement, liée à une augmentation de la production, est exploitée chez les plantes de grande culture (Donald, 1963) et est un «caractère favorable retenu par la sélection, au moins chez les espèces soumises à des conditions de vie en peuplement dense» (Jacquard, 1968 b).

L'étiollement partiel est cependant beaucoup plus souvent associé à une chute de rendement et de l'indice foliaire. Les partenaires du dactyle et du trèfle, en particulier la renoncule, subissent les déformations combinées — + + 0 —, — 0 + —

et — + + —. Ces partenaires subissent la contrainte concurrentielle de façon telle qu'ils utilisent tous les assimilats disponibles à l'extension de l'appareil synthétisant.

L'arrangement qui mérite une attention particulière est — 0 — —, parce qu'il se retrouve dans trois associations de l'anthrisque lors de la deuxième coupe «3 ×» 1967. Quartier et Fallet (1967/68) ont étudié le cycle évolutif saisonnier de cette espèce sur des semis purs âgés de deux ans, au cours de la période de végétation 1967. Ces auteurs distinguent trois phases :

- a) Développement des parties aériennes allant jusqu'à l'akène constitué.
- b) Maturation des akènes (dans le cas où les plantes ne sont pas récoltées) et repos végétatif.
- c) Développement des plantes-filles issues par multiplication végétative de la souche principale et accumulation de réserves pour la période de végétation suivante, les plantes ne fleurissant qu'en deuxième année.

Le développement de l'anthrisque se caractérise donc par un cycle bisannuel.

Chaque récolte du «3 ×» se place dans le temps à la fin d'une de ces phases. Les résultats concernant la matière sèche produite corroborent les observations de ces auteurs, la production la plus faible se mesurant lors de la deuxième coupe (tableau 17).

Tableau 17

Production moyenne de l'anthrisque pour les cinq cultures A a, A d, A tr, A r et A ta. Récolte de matière sèche totale de chaque coupe en g/m<sup>2</sup>

«3 ×»	1	2	3
1966	755	45	80
1967	360	55	75

En association, tout se passe comme si le dactyle, la renoncule et la dent-de-lion favorisaient la phase de repos végétatif de l'anthrisque. La déviation négative de la surface spécifique (ST) le confirme car, sous l'effet de la pression concurrentielle, si la plante augmentait sa surface synthétisante au moyen des assimilats disponibles, son activité biologique serait en condition de stress. Conséquemment, cette phase de repos conduit à une chute de la production totale, mais spécialement de la masse foliaire, et à une diminution de l'indice foliaire. Le trèfle n'a pas induit de réaction significative chez l'anthrisque.

En 1966, les conditions de développement de l'anthrisque sont différentes, car bien que l'évolution des rendements soit semblable à celle de 1967, une grande partie des individus ont péri dans les cinq associations entre la première et la deuxième coupe 1966. Il y a là un phénomène d'auto-éclaircissement qui sera présenté dans le chapitre concernant la densité de peuplement (Chapitre 3.4.1). Quant au régime de six coupes annuelles, il brise le rythme normal de développement de l'anthrisque, en ce sens que les coupes impaires l'empêchent d'atteindre la fin de chaque phase. Il s'ensuit que cette espèce est constamment en intense activité, plus pour contrecarrer la pression due à la fréquence de la fauche que la contrainte concurrentielle, bien que celle-ci soit aussi ressentie.

Tableau 18

Arrangements rencontrés et fréquences d'incidence chez la dent-de-lion pour les deux régimes de coupe

Arrangements répondant aux conditions				Fréquences		Arrangements ne répondant pas aux conditions				Fréquences	
Nº	MST	ST	IF	«3×»	«6×»	Nº.	MST	ST	IF	«3×»	«6×»
1	+	+	+	2		12	+	0	0	1	
2	+	0	+	1		13	0	+	0	5	2
3	+	—	+			14	0	0	+	1	1
4	0	+	+			15	—	0	0	2	3
5	+	—	0			Total intermédiaire				8	7
6	0	0	0	12	41						
7	0	—	—								
8	—	+	0								
9	—	—	—								
10	—	0	—								
11	—	+	—	1							
Total intermédiaire				16	41	Total				24	48

Pour la dent-de-lion, les 11 arrangements possibles entre +, 0 et — de MST, ST et IF obéissant à la règle algébrique des signes, ont été présentés au début de ce chapitre (p. 357). Les fréquences des arrangements qui ne répondent pas aux conditions (tableau 18), sont pour le «3×» passablement plus élevées que dans l'analyse des résultats concernant les autres espèces; par contre, elles sont nettement plus faibles pour le «6×». L'arrangement «0 0 0» est le plus fréquent; il provient surtout de l'association de la dent-de-lion avec l'antrisque ou avec la renoncule.

De façon schématique, on peut classer les arrangements du plus bénéfique au plus désavantageux; les espèces qui, en hétéro-rencontre, sont le plus souvent affectées de telle ou telle déviation cumulée, figure à droite du classement (tableau 19).

Tableau 19

Classement schématique des arrangements de déviations. L'arrangement le plus bénéfique figure en tête du tableau, le plus désavantageux, à la fin; en regard de chaque arrangement, on a reporté les espèces qui en sont le plus fréquemment affectées

MST	SF et/ou ST	IF	Espèces en tant qu'élément d'association
+	—	+	le trèfle
+	+	+	le dactyle et le trèfle
+	0	+	
0	0	0	les associations entre l'antrisque, la renoncule et la dent-de-lion
—	0	—	
—	+	—	
—	—	—	les partenaires du dactyle et du trèfle

Le tableau 20 présente par leur signe les arrangements de modifications plastiques relatives de la matière sèche totale, de la surface spécifique (SF et/ou ST) et de l'indice foliaire, pour autant qu'ils ne soient pas du type «0 0 0», «+ 0 0 +» et «— 0 0 —». (Rappel: Les déviations de la matière sèche totale et de l'indice foliaire font l'objet des Chapitres 3.3.1 et 3.3.2.) Pour juger du rapport de variation de la matière sèche foliaire à la matière sèche «reste», on a reporté les déviations de ces deux caractères en donnant leur signe et leur ampleur. Enfin, toutes les modifications significatives de la hauteur des plantes figurent dans ce tableau 20. Les résultats sont classés par régime de coupe, par élément d'association et par récolte.

Tableau 20  
Modifications plastiques relatives de quelques caractères

MST	= matière sèche totale	+ modifications positives significatives
MSF	= matière sèche foliaire	0 modifications nulles
MSR	= matière sèche «reste»	— modifications négatives significatives
SF	= surface spécifique/MSF	
ST	= surface spécifique/MST	
IF	= indice foliaire	
H	= hauteur des plantes	

*Régime «3 coupes annuelles»*

Elément d'association	Coupe	Année	MST	MSF	MSR	SF	ST	IF	H
D tr	2	66	—	—0.42	—0.51	+	+	—	—
	3	66							+
	2	67							+
	3	67	0	+0.14	+0.20	0	+	0	+
	1	66	0	+0.46	+0.25	0	0	+	0
	1	66	+	+1.20	+0.90	+	+	+	0
	3	66	+	+0.29	+0.25	0	0	+	0
	3	66	+	+0.51	+0.78	0	0	0	0
Tr a	3	67	+	+0.62	+0.85	0	0	0	0
	1	66	0	+0.30	+0.04	0	0	+	0
	3	66	+	+1.26	+1.35	0	0	0	0
Tr ta	1	66	+	+0.73	+0.28	—	0	+	0
	3	66	+	+0.73	+0.56	0	0	0	0
A d	1	66	—	—0.10	—0.50	0	+	0	—
	2	66							+
	1	67	—	—0.53	—0.60	0	0	0	0
	2	67	—	—0.73	—0.65	0	—	—	0
	3	67	0	—0.53	—0.64	+	+	0	0
	2	66	—	—0.88	—0.76	+	0	—	0
	3	66	—	—0.56	—0.64	0	+	—	0
	1	67	—	—0.55	—0.71	0	0	0	0
A r	3	67	0	+0.16	+0.03	0	+	0	+
	2	67	—	—0.65	—0.55	0	—	—	0
	3	67	0	—0.48	—0.60	0	+	0	0
A ta	3	66							—
R d	2	67	—	—0.61	—0.42	0	—	—	0
	1	66	—	—0.51	—0.81	+	+	0	0
	3	66	—	—0.53	—0.64	0	+	—	0
	1	67	—	—0.46	—0.71	0	+	0	0
	3	67	—	—0.46	—0.71	0	+	0	0

Tableau 20. Suite

Elément d'association	Coupe	Année	MST	MSF	MSR	SF	ST	IF	H
R tr	1	66	—	-0.78	-0.74	+	0	—	—
	2	66	—	-0.97	-0.98	0	+	—	—
	3	66	—	-0.95	-0.98	+	+	—	0
	1	67	—	-0.58	-0.66	+	0	—	—
	2	67	—	-0.66	-0.57	+	0	—	0
	3	67	—	-0.49	-0.46	+	0	0	0
R ta	3	66	—	-0.10	-0.52	+	0	0	0
	1	66	—				0	0	0
	2	66	0				+	0	0
	3	66	0				0	0	+
	1	67					+	0	0
	2	67	0				+	0	0
Ta d	3	67	0				+	0	0
	1	67					0	0	0
	2	67					+	0	0
	3	67					+	0	0
	1	66	—				0	0	0
	2	66	—				+	—	—
Ta tr	3	66	0				+	0	+
	1	66	0				0	0	0
	2	66	—				+	—	—
	3	66	0				+	0	+
	1	66	0				+	0	0
	2	66	+				+	+	0
Ta a	3	66	+				+	0	+
	1	66	0				+	0	0
	2	66	+				+	+	0
	3	66	+				+	+	+
	1	66	0				0	+	0
	3	66	+				0	+	0
Ta r	3	67	+				+	+	0
	1	66	0				0	+	0
	3	66	+				0	+	0
	3	67	+				+	+	0
	1	66	—				—		
	3	66	—				—		

*Régime «6 coupes annuelles»*

Elément d'association	Coupe	Année	MST	MSF	MSR	SF	ST	IF	H
D tr	1	66							+
	3	66							+
	4	66							+
	6	66							+
	2	67	0	+0.57	+0.49	0	0	+	0
	5	67							+
D a	6	67	+	-0.80	-0.20	0	+	+	0
	1	66							+
	1	67	+	+0.85	+0.38	+	0	+	+
	2	67	0	+0.78	+0.17	0	0	+	0
	6	67	+	+0.37	+0.41	0	+	+	0
	1	66							+
D r	6	66	+	+0.93	-0.15	0	+	+	0
	1	67							+
	3	67							+
	4	67	+	+1.70	+1.36	—	0	+	0
	6	67	+	+0.97	+0.18	0	+	+	0
	1	66							+
D ta	5	67	+	+0.35	+0.53	0	0	0	0
	6	67	0	+0.26	-0.20	0	+	0	0
	1	66							+
	5	67	+	+0.97	+0.18	0	+	+	0
	6	67	0	+0.26	-0.20	0	+	0	0
	1	66							+
Tr d	3	66	+	+0.52	+0.60	—	0	0	0
	4	66	+	+0.32	+0.53	0	0	0	0
	5	66	0	+0.32	+0.48	0	—	0	0
	5	67	+	+0.80	+1.22	—	—	+	0
	1	66							+
	3	66							
Tr a	4	66							
	5	66							
	5	67							
	1	66							
	3	66							
	4	66							

Tableau 20. Suite

Elément d'association	Coupe	Année	MST	MSF	MSR	SF	ST	IF	H
Tr a	2	66	+	+0.30	+0.39	0	0	0	0
	4	66	+	+0.46	+0.71	+	0	+	0
	6	66	0	+0.38	-0.03	0	+	0	+
	1	67	0	+0.53	+0.45	+	+	0	+
	3	67	0	+0.78	+0.62	0	0	+	0
	5	67	+	+0.52	+0.80	—	—	0	+
Tr r	2	66	—	—	—	—	—	—	—
	6	66	0	+0.63	+0.10	0	+	+	+
	1	67	+	+1.59	+0.83	0	+	+	0
	5	67	+	+0.49	+0.88	—	—	0	0
Tr ta	1	66	+	+0.58	+0.70	—	—	+	0
	3	66	+	+0.52	+0.56	0	0	0	0
	4	66	+	+0.39	+0.59	0	0	0	0
	6	66	0	+0.59	+0.16	0	+	+	+
	1	67	—	—	—	—	—	—	—
	3	67	+	+1.13	+0.92	+	+	+	0
	4	67	+	+0.84	+0.79	0	0	0	0
	5	67	+	+0.53	+1.31	—	—	0	0
A d	2	66	—	—	—	—	—	—	—
	6	66	—	-0.65	-0.74	0	+	—	0
	1	67	—	—	—	—	—	—	—
	2	67	0	-0.21	-0.16	0	+	0	+
A tr	3	67	0	-0.20	-0.54	+	0	0	+
	2	66	—	—	—	—	—	—	—
	3	66	—	—	—	—	—	—	—
	4	66	—	—	—	—	—	—	—
A r	1	67	+	+0.26	+0.41	0	0	0	—
	2	67	0	+0.29	+0.14	+	+	0	+
	4	67	+	+0.30	-0.77	0	0	0	+
	6	67	+	+0.23	+0.63	+	0	+	+
	1	66	+	+0.36	+0.40	0	0	0	0
	2	66	0	+0.07	+0.55	0	—	0	0
A ta	3	66	—	—	—	—	—	—	—
	1	67	+	+0.19	+0.46	+	0	0	0
	1	66	+	+0.24	+0.28	0	0	0	0
	2	66	—	—	—	—	—	—	—
R d	5	66	—	—	—	—	—	—	—
	6	66	—	—	—	—	—	—	—
	1	67	—	-0.19	-0.55	0	+	0	—
	3	67	0	-0.33	-0.06	+	0	0	0
	4	67	—	-0.46	-0.40	0	0	0	0
	6	67	—	—	—	—	—	—	—
	2	66	—	—	—	—	—	—	0
	3	66	—	—	—	—	—	—	0
R tr	4	66	—	—	—	—	—	—	0
	5	66	—	—	—	—	—	—	0
	6	66	—	—	—	—	—	—	0
	1	67	—	—	—	—	—	—	—
	2	67	—	-0.49	-0.50	+	+	—	+
	3	67	—	-0.64	-0.67	+	+	—	0
	4	67	—	-0.67	-0.71	+	+	—	0
	5	67	—	-0.73	-0.73	+	+	—	0
	6	67	—	-0.61	-0.56	+	+	—	0
	1	66	—	-0.28	-0.43	+	+	0	0

Tableau 20. Suite et fin

Elément d'association	Coupe	Année	MST	MSF	MSR	SF	ST	IF	H
R tr	2	66	—	-0.32	-0.53	+	+	0	0
	3	66	—	-0.69	-0.75	+	0	—	0
	4	66	—	-0.51	-0.72	+	+	—	0
	5	66	—	-0.52	-0.70	+	+	—	0
	6	66	—	-0.27	-0.82	+	0	0	0
	2	67	+	+0.86	-0.50	+	0	+	+
	4	67							+
	6	67							+
	1	66	0	-0.17	-0.11	+	0	0	0
	3	66							+
R a	5	66	0	+0.03	+0.26	+	0	+	+
	1	67							+
	2	67							—
	4	67	+	+0.40	+0.26	0	0	0	0
	2	66	—	-0.42	-0.36	+	0	—	0
	4	66	—	-0.64	-0.66	+	+	—	—
	5	66	—	-0.60	-0.45	+	+	—	0
	3	67	—	-0.48	-0.57	+	+	—	—
	3	66							—
	1	67	—				0	0	—
Ta d	2	67	—				0	0	0
	3	67	—				0	0	0
	4	67							—
	1	66	0				+	0	0
	2	66							+
	3	66							+
	4	66							+
	6	66	0				+	0	0
	1	67	0				0	0	—
	5	67	0				0	+	0
Ta a	2	66							—
	3	66							—
	4	66							—
	5	66							—
	2	66	+				0	0	0
Ta r	3	66							—
	3	67							—
	4	67							—
	5	67							—
	5	67							—

### 3.4 Densité de peuplement

#### 3.4.1 Evolution des effectifs

Une des réponses de la plante à la pression concurrentielle est de modifier certains de ses caractères. Ces modifications ne peuvent cependant pas dépasser un certain seuil au-delà duquel la vie de l'individu est compromise. Si la compétition est trop sévère au sein d'une communauté, c'est-à-dire si les exigences des plantes dépassent l'offre environnementale, un certain nombre d'entre elles périssent: la phase d'élimination succède à la phase d'adaptation (Demarly et al., 1964). Il en résulte une minimisation des effets dépressifs de la compétition. La densité de peuplement de départ

joue un rôle important dans les phénomènes d'extermination, et ceux-ci s'atténuent au fur et à mesure que la communauté tend vers un équilibre, du moins en l'absence de sénescence (Harper, 1967; Jacquard, 1968 b; Tadmor et al., 1968; Daget, 1970; Daget et Poissonet, 1970).

L'évolution des effectifs pour les espèces en culture pure sera d'abord présentée; ensuite, on examinera l'influence du partenaire sur la diminution des peuplements des espèces en combinaison binaire. Rappelons que les effectifs de départ (automne 1965) sont de 32 plantes par élément d'association, soit une densité de 156 individus par m<sup>2</sup> de sol.

### *Evolution des effectifs monospécifiques*

Chaque espèce se distingue par une évolution propre de la densité de peuplement (fig. 9).

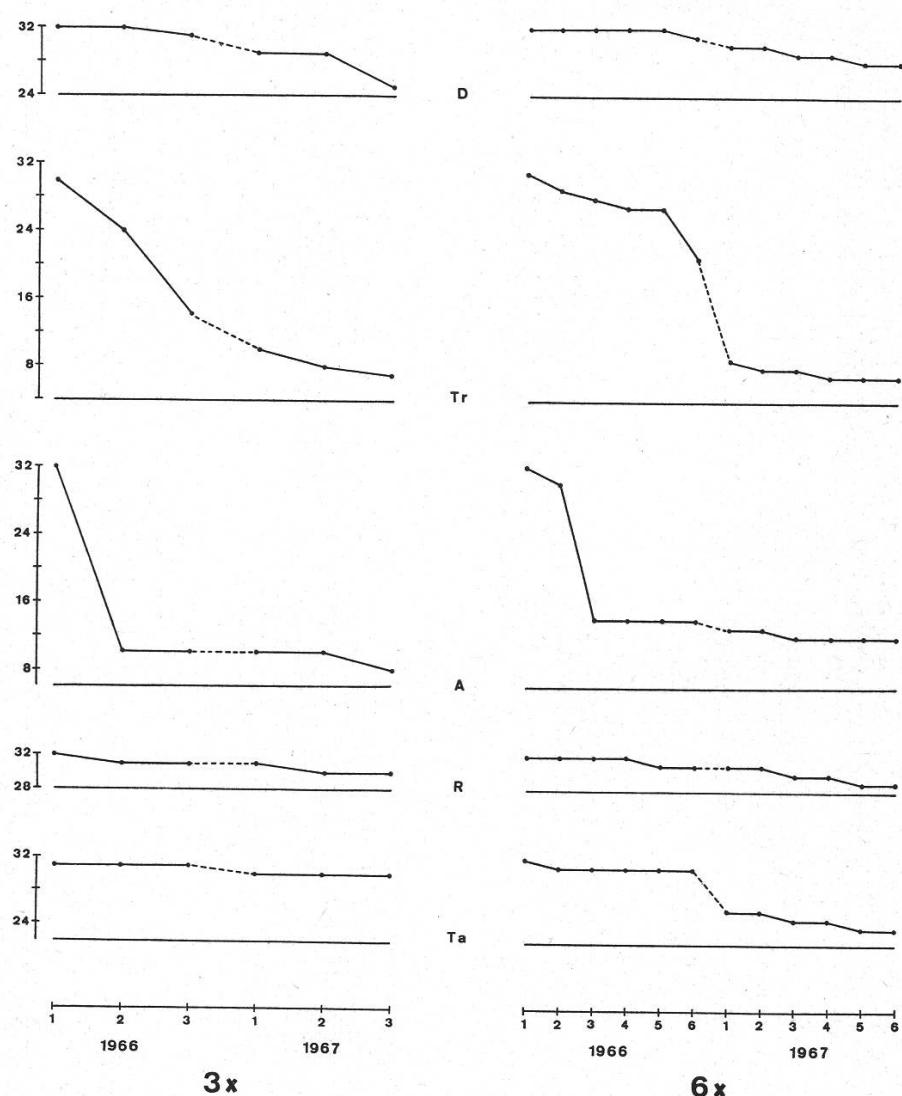


Figure 9

Evolution des peuplements en culture pure. Ordonnée: nombre de plantes par demi-parcelle. Abscisse: temps, donné par la succession des récoltes. D *Dactylis glomerata*. Tr *Trifolium pratense*. A *Anthriscus silvestris*. R *Ranunculus frieseanus*. Ta *Taraxacum palustre*

La diminution des effectifs du *dactyle* est moyenne par rapport à celle des autres espèces et est relativement continue. La disparition des plantes dans le «3 × » s'amorce plus tôt et est de ce fait un peu plus forte que dans le «6 × ». En raison de la longue période qui sépare deux coupes du régime «extensif», l'individu se nuit à lui-même par la masse végétale aérienne produite, en ce sens qu'elle jaunit, se dessèche, pourrit à la base de la plante. Si la pourriture est telle que les nouvelles talles en sont atteintes, la plante dépérît à plus ou moins brève échéance.

Ce même processus a été observé dans les parcelles de *trèfle* fauchées trois fois par an. C'est pourquoi la disparition des plantes de cette espèce est si grave en 1966 et diminue en 1967, à partir du moment où le climat lumineux s'améliore au travers de la strate végétale. Par contre dans le «6 × », c'est l'épuisement des plantes qui entraîne la chute de la densité. Preuve en est le moment où elle devient abrupte: entre la cinquième et la sixième coupe 1966. De plus, la sénescence du trèfle violet est bien connue; elle apparaît en condition normale d'exploitation à partir de la fin de la troisième ou à partir de la quatrième année (Nüesch, 1960; Nösberger, 1964); il est probable que le vieillissement de cette espèce dans les conditions de l'essai se soit manifesté plus tôt.

Chez l'*anthrisque*, on observe une réduction brusque du nombre d'individus après la phase reproductive de 1966 dans le «3 × » et dans le «6 × ». La seule interprétation paraissant plausible est que les exigences de cette espèce vis-à-vis du milieu sont telles qu'elle ne peut vivre en peuplement dense (156 plantes/m<sup>2</sup>): Un auto-éclaircissement s'ensuit qui abaisse la compétition intraspécifique. Pour les conditions de l'essai, la densité optimale moyenne de toutes les cultures («3 × » et «6 × ») se situe aux environs de 25 à 35 plantes au m<sup>2</sup>, se maintenant sensiblement jusqu'en fin d'expérimentation. La disposition relativement régulière des individus subsistant sur les parcelles confirme cette interprétation. Dans le «6 × », les plantes restantes sont plus nombreuses que dans le «3 × »: la fréquence élevée de coupe a pour effet de restreindre la grandeur des individus, leur influence réciproque conduit à une extermination moindre.

Le nombre de plantes de *renoncule* ne faiblit que très peu et le parallélisme des courbes des deux régimes de coupe est à souligner. Notons qu'il est assez difficile de dénombrer cette espèce en culture pure, particulièrement en deuxième année d'expérimentation: en 1967, il est plus facile de compter les plantes manquantes, car dans l'entrelacs serré de rhizomes, les «trous» attirent l'attention.

La *dent-de-lion* récoltée trois fois par an ne subit pratiquement pas de réduction de peuplement. Dans le «6 × », les phénomènes d'épuisement s'observent comme pour le trèfle, mais sont beaucoup moins intenses.

En considérant la figure 9, on remarque que pour la renoncule, l'*anthrisque* (après la phase reproductive de 1966) et dans une certaine mesure la *dent-de-lion* et le *dactyle*, les effectifs se stabilisent sensiblement. On sait en outre que ces espèces possèdent un pouvoir de multiplication végétative assez élevé. En raison de cette aptitude, on peut se demander si les individus de fin 1967 sont les mêmes que ceux qui ont été plantés en 1965, mais il n'en reste pas moins que les espèces ayant la faculté de se rajeunir par voie végétative, tendent à atteindre un niveau plancher de densité dont l'asymptote est non nulle. Il semble qu'il en soit autrement pour le trèfle.

### *Evolution des effectifs lorsque les espèces sont en combinaison binaire*

L'influence du partenaire sur la diminution des peuplements de chaque élément en association binaire est simple à caractériser pour le *régime de trois coupes annuelles*. D'une part, le trèfle en tant qu'espèce accompagnatrice a un effet dépressif sur ses partenaires respectifs; d'autre part, le nombre d'individus de cette espèce s'affaiblit moins dans les mélanges que dans les cultures pures. Les résultats sont présentés dans les tableaux 21 a et b.

La déviation négative des effectifs dactyle, anthrisque, renoncule et dent-de-lion s'accroît jusqu'à la première coupe 1967, se stabilise à partir de la deuxième, diminue même pour les deux premières espèces lors de la dernière coupe. L'influence dépressive du trèfle peut être rangée par ordre décroissant comme suit;

$$R > A > D > Ta$$

L'effet positif des partenaires sur le trèfle tend aussi à se stabiliser, mais de façon moins nette et à partir de la deuxième coupe 1967 seulement. La réduction des pertes d'individus subies par le trèfle dues aux différents partenaires donne lieu à la série suivante, par ordre décroissant:

$$d > a > r > ta$$

Quelques résultats, bien qu'élevés, ne sont pas significatifs: La variabilité entre blocs en est la cause, surtout pour l'élément Tr ta.

Tableau 21 a

Effet dépressif du trèfle sur l'évolution des peuplements de dactyle, anthrisque, renoncule et dent-de-lion, respectivement

(\*) Les résultats sont exprimés en valeur relative, les cultures pures de chaque espèce valant 100. Les signes entre parenthèses indiquent la signification du test t, construit à partir de l'analyse de variance exposée au Chapitre 3.2.1.

Année	Coupe	D tr	A tr	R tr	Ta tr
1966	1	— 7 (***)	— 1 (NS)	—13 (***)	— 3 (*)
	2	—12 (**)	—49 (*)	—39 (***)	— 9 (***)
	3	—23 (***)	—49 (*)	—50 (***)	—21 (***)
1967	1	—25 (***)	—53 (**)	—57 (***)	—21 (***)
	2	—28 (***)	—55 (**)	—64 (***)	—23 (***)
	3	—21 (**)	—49 (*)	—65 (***)	—26 (***)

Tableau 21 b

Effet bénéfique des espèces dactyle, anthrisque, renoncule et dent-de-lion, respectivement, sur la diminution des peuplements de trèfle

Année	Coupe	Tr d	Tr a	Tr r	Tr ta
1966	1	+ 5 (NS)	+ 4 (NS)	+ 3 (NS)	+ 2 (NS)
	2	+ 21 (**)	+ 22 (**)	+20 (**)	+18 (*)
	3	+ 74 (***)	+ 79 (***)	+61 (**)	+51 (**)
1967	1	+108 (**)	+ 95 (*)	+71 (NS)	+66 (NS)
	2	+122 (***)	+100 (**)	+75 (**)	+34 (NS)
	3	+104 (**)	+ 96 (**)	+88 (**)	+38 (NS)

Le tableau 22, où l'on a reporté le signe des écarts significatifs d'effectifs entre les éléments des hétéro-rencontres et ceux des iso-rencontres correspondantes, permet de comparer les résultats du «3 × » à ceux du «6 × ».

Pour le régime de six coupes annuelles, les effectifs des différentes hétéro-rencontres ne varient que très peu en 1966, par rapport aux iso-rencontres correspondantes : l'effet positif des partenaires du trèfle ne se marque sur cette espèce qu'à partir de la troisième coupe ; l'effet négatif du trèfle sur ses partenaires est significatif sur la renoncule seulement, et ceci jusqu'en fin d'expérimentation. En 1967 par contre, les effectifs sont plus sensibles à l'effet de substitution ; aux deux effets mentionnés s'ajoutent :

" 3x ", 1966 et 1967				" 6x ", 1966				" 6x ", 1967			
C	d	tr	a r t a	C	d	tr	a r t a	C	d	tr	a r t a
1	D	-		1				1		+	
	Tr									++	++
	A									+	
	R	-								-	
	Ta	-								-	++
2	D	-		2				2		+	
	Tr	+	+++							++	++
	A									+	
	R	-								-	
	Ta	-								++	
3	D	-		3				3		+	
	Tr	+	++							++	++
	A									+	
	R	-								-	
	Ta	-								++	
1	D	-		4				4		++	
	Tr	+	+							++	++
	A									+	
	R	-								-	
	Ta	-								++	
2	D	-		5				5		++	
	Tr	+	++							++	++
	A									+	
	R	-								-	
	Ta	-								++	
3	D	-	++	6				6		+	
	Tr	+	++							++	++
	A									+	
	R	-								-	
	Ta	-	-							++	

Tableau 22

Déviations significatives des effectifs des éléments en hétéro-rencontres par rapport à ceux des iso-rencontres correspondantes. Les déviations non significatives ne sont pas mentionnées

- a) influence bénéfique
  - de l'anthrisque et de la renoncule sur le dactyle et la dent-de-lion,
  - du dactyle sur l'anthrisque;
- b) influence défavorable
  - du dactyle et de la dent-de-lion sur la renoncule.

### 3.4.2 Plasticité relative des cinq espèces

*Définition* (sens biologique): La plasticité d'une espèce par rapport aux autres est la faculté de s'adapter à un espace (= offre environnementale) plus ou moins grand. Si une espèce peut, par multiplication de ses organes végétatifs, profiter totalement d'un espace grandissant, ou se maintenir malgré la réduction de ces mêmes organes due au resserrement de l'espace, elle est dite plastique. L'unité biologique n'est plus toujours l'individu, mais un ensemble d'organes végétatifs et la plasticité dépend de la grandeur de cette unité: plus celle-ci est petite, c'est-à-dire moins celle-ci est exigeante vis-à-vis de l'offre environnementale pour se maintenir en vie, plus l'espèce à laquelle appartient cette unité est plastique.

Donc plus les déviations plastiques des différents caractères d'une espèce sont grandes et plus les déviations d'effectifs de cette même espèce sont faibles, plus elle est plastique, et l'unité biologique compétitive n'est plus forcément l'individu, mais une partie de celui-ci, issue d'un point végétatif (multiplication végétative) (Demarly et al., 1964).

*Observations:* Chez le *dactyle*, l'unité biologique est la talle. Plusieurs plantes se sont maintenues en vie grâce à une seule talle (élément D tr). Chez le *trèfle*, l'unité biologique est au minimum deux à trois tiges foliaires. Lorsqu'une plante en comptait moins, elle était vouée à plus ou moins brève échéance à la pourriture ou au dessèchement. La rosette de feuilles (plante-mère ou plante-fille) représente l'unité biologique de l'*anthrisque*. Celle-ci nécessite un «espace» minimum assez grand pour son développement. Si elle n'en dispose pas, ce développement est entravé et entraîne la mort des individus trop voisins (auto-éclaircissement). L'unité de la *renoncule* est le rhizome avec son point végétatif. Tant que les réserves du rhizome ne sont pas épuisées, l'individu peut continuer de végéter. L'exemple le plus frappant est donné par l'association R Tr: en 1966, le rendement de la renoncule est très faible, et sa présence se remarquait surtout après la récolte, grâce à la présence des rhizomes; en 1967, alors que la «vigueur» du trèfle diminuait, la renoncule a pu reprendre petit à petit. Un certain nombre de feuilles forme l'unité biologique de la *dent-de-lion*, pas forcément la rosette entière.

*Mesure de la plasticité d'une espèce par rapport aux autres:* Cette mesure consiste à comparer la variation de la matière sèche totale à l'unité de surface de sol ( $MS/m^2$ ) à celle de la matière sèche totale par plante ( $MS/pl.$ ). On pourrait étendre cette comparaison à d'autres caractères, tels la surface foliaire par unité de surface de sol (= indice foliaire) et la surface foliaire par individu, par exemple.

$$\text{Variations relatives de } MS/m^2: u_i = \frac{1}{r} \sum_k (x_{ijk} / \frac{1}{n} \sum_j x_{ijk})$$

$$\text{Variations relatives de } MS/pl.: v_i = \frac{1}{r} \sum_k (y_{ijk} / \frac{1}{n} \sum_j y_{ijk})$$

où:  $x_{ijk}$  = rendement de MS/m<sup>2</sup>  
 $y_{ijk}$  = rendement de MS/pl.  
 $i$  = indexe des espèces «producteurs»  
 $j$  = indexe des espèces «compétiteurs»  
 $k$  = indexe des «blocs»  
 $n$  = nombre d'espèces  
 $r$  = nombre de «blocs»

Si  $v_i - u_i > 0$ , l'espèce  $i$  est dite *plastique*, car la variation relative de MS/pl. est plus forte que celle de MS/m<sup>2</sup>.

Si  $v_i - u_i = 0$ , l'espèce  $i$  est dite «*semi-plastique*», car la variation relative de MS/pl. est égale à celle de MS/m<sup>2</sup>.

Si  $v_i - u_i < 0$ , il y a «*non-plasticité*» de l'espèce  $i$ , car la variation relative de MS/pl. est plus faible que celle de MS/m<sup>2</sup>.

Il n'en peut être autrement puisque la densité de peuplement (DP) influence les deux caractères MS/m<sup>2</sup> et MS/pl.:

$$\text{DP} \begin{array}{c} \nearrow \text{MS/m}^2 \\ \searrow \text{MS/pl.} \end{array}$$

et que ces trois caractères sont liés entre eux par l'expression:

$$\text{DP} = \frac{\text{MS/m}^2}{\text{MS/pl.}}$$

*Résultats:* Les indices de plasticité relative, donnés par la différence  $v_i - u_i$ , figurent dans le tableau 23.

D'après la somme des écarts entre les indices de plasticité d'une récolte à l'autre (1966 et 1967), on peut établir la série suivante, par ordre de plasticité décroissante:

$$D > Ta > R > A > Tr$$

Cette série est valable pour les deux régimes de coupe.

La plasticité du *dactyle* augmente tout au long de l'expérimentation, bien qu'en 1967 cet accroissement se stabilise.

Le *trèfle* est l'espèce la moins plastique et sa non-plasticité s'accentue avec le temps.

L'*anthrisque* se montre d'abord non plastique; puis, à partir du milieu de la deuxième année d'expérimentation, cette non-plasticité s'atténue, en particulier dans le «6×».

La *renoncule* passe de la semi-plasticité en 1966 à la plasticité en 1967.

La *dent-de-lion* est plastique et cette aptitude s'affermi au cours du temps.

L'aptitude de plasticité pour les espèces dactyle, dent-de-lion et renoncule est légèrement plus marquée dans le «3×». Pour l'*anthrisque*, la non-plasticité est nettement plus forte dans le «3×». Pour le *trèfle*, c'est l'inverse, bien que la différence soit moins grande que pour l'*anthrisque*.

### 3.5 Performances: leur variabilité et leurs relations

Les modifications, qu'elles affectent l'individu ou la population, varient selon l'espèce et la performance considérées et certaines performances sont liées entre elles dans leur variation. D'abord, on montrera qu'elle est la variabilité de chaque caractère pour chaque espèce, ensuite à quel agencement de caractères on aboutit pour chaque espèce. Il s'agit surtout d'examiner les tendances principales et de dégager, par ce complément, une confirmation à ce qui a été dit dans les Chapitres 3.3 et 3.4.

Tableau 23

Plasticité relative des cinq espèces, chacune d'elles par rapport aux autres  
 [SE = somme des écarts entre les indices de plasticité, d'une récolte à la suivante]

	1966			1967			SE
	1	2	3	1	2	3	
«3×»							
D	+0.01	+0.09	+0.36	+0.56	+0.41	+0.60	+0.59
Tr	-0.03	+0.03	-0.16	-0.27	-0.72	-0.71	-0.68
A	+0.02	-0.24	-0.42	-0.77	-0.24	-0.63	-0.65
R	0	+0.05	+0.08	+0.19	+0.20	+0.25	+0.25
Ta	0	+0.08	+0.14	+0.28	+0.34	+0.49	+0.49
<hr/>							
«6×»	1	2	3	4	5	6	
D	+0.01	+0.10	+0.11	+0.15	+0.22	+0.24	+0.53
Tr	-0.03	+0.02	+0.06	+0.07	+0.07	+0.11	-0.46
A	+0.01	-0.18	-0.29	-0.38	-0.52	-0.62	-0.39
R	0	+0.02	+0.02	+0.05	+0.06	+0.05	+0.24
Ta	+0.01	+0.05	+0.10	+0.11	+0.17	+0.22	+0.37
	1	2	3	4	5	6	SE
D	+0.10	+0.11	+0.15	+0.22	+0.24	+0.34	+0.50
Tr	-0.02	+0.06	+0.07	+0.07	+0.11	-0.16	-0.46
A	-0.18	-0.29	-0.38	-0.52	-0.62	-0.80	-0.47
R	0	+0.02	+0.02	+0.05	+0.06	+0.05	+0.13
Ta	+0.05	+0.10	+0.11	+0.17	+0.22	+0.25	+0.31

### 3.5.1 Variabilité

La variabilité d'un paramètre peut être donnée par son coefficient de variation,  $CV = s/x$ . Ce coefficient de variation est calculé pour chaque performance et chaque espèce :

$$CV_i = \frac{s_i}{x_i}$$

où:  $s_i$  = variance de chaque espèce  $i$ , calculée selon l'analyse présentée au Chap. 3.2.1, pages 335 et 336

$$\bar{x}_i = \frac{1}{n * r} \sum_j \sum_k x_{ijk}$$

avec  $\bar{x}_i$  = moyenne d'une des 9 performances mesurées

$i$  = indexe des espèces «producteurs»

$j$  = indexe des espèces «compétiteurs»

$k$  = indexe des «blocs»

$n$  = nombre d'espèces

$r$  = nombre de «blocs»

Le calcul de CV n'a pas été effectué pour toutes les coupes; seules les deuxièmes (1966 et 1967) du «3 ×» et les troisièmes et quatrièmes (1966 et 1967) du «6 ×» ont été prises en considération. Par ce choix, on évite les variations saisonnières: phase reproductive du printemps, croissance plus lente de l'automne. Les coefficients de variations calculés sont reportés au tableau 24.

Pour montrer l'évolution saisonnière de la variabilité, on se limite à une seule performance, la matière sèche totale produite à l'unité de surface.

Tableau 24

Coefficients de variation classés par espèce et par performance

D: *Dactylis glomerata*

Tr: *Trifolium pratense*

A: *Anthriscus silvestris*

R: *Ranunculus friesianus*

Ta: *Taraxacum palustre*

La signification des abréviations des performances est donnée en pages 374 et 375.

Caractère	Régime de coupe	Année	Coupe	D	Tr	A	R	Ta
MST/m <sup>2</sup>	«3 ×»	1966	2	0.077	0.120	0.552	0.222	0.132
	«3 ×»	1967	2	0.192	0.323	0.403	0.464	0.175
	«6 ×»	1966	3	0.138	0.168	0.254	0.203	0.254
	«6 ×»	1966	4	0.167	0.180	0.235	0.229	0.184
	«6 ×»	1967	3	0.187	0.369	0.211	0.237	0.250
	«6 ×»	1967	4	0.180	0.267	0.298	0.177	0.191
MSF/m <sup>2</sup>	«3 ×»	1966	2	0.089	0.160	0.493	0.199	—
	«3 ×»	1967	2	0.197	0.279	0.428	0.383	—
	«6 ×»	1966	3	0.155	0.207	0.260	0.189	—
	«6 ×»	1966	4	0.180	0.197	0.177	0.233	—
	«6 ×»	1967	3	0.180	0.330	0.197	0.218	—
	«6 ×»	1967	4	0.178	0.290	0.302	0.242	—
MSR/m <sup>2</sup>	«3 ×»	1966	2	0.130	0.122	0.646	0.254	—
	«3 ×»	1967	2	0.215	0.340	0.403	0.556	—
	«6 ×»	1966	3	0.121	0.175	0.292	0.232	—
	«6 ×»	1966	4	0.188	0.192	0.475	0.259	—
	«6 ×»	1967	3	0.272	0.413	0.315	0.727	—
	«6 ×»	1967	4	0.253	0.300	0.323	0.163	—

Tableau 24. Suite et fin

Caractère	Régime de coupe	Année	Coupe	D	Tr	A	R	Ta
MST/pl.	«3 × »	1966	2	0.078	0.135	0.486	0.211	0.125
	«3 × »	1967	2	0.194	0.471	0.822	0.583	0.163
	«6 × »	1966	3	0.143	0.176	0.288	0.585	0.249
	«6 × »	1966	4	0.173	0.166	0.386	0.226	0.184
	«6 × »	1967	3	0.181	0.384	0.238	0.489	0.226
	«6 × »	1967	4	0.172	0.207	0.274	0.163	0.231
DP	«3 × »	1966	2	0.052	0.079	0.289	0.113	0.019
	«3 × »	1967	2	0.076	0.202	0.266	0.128	0.062
	«6 × »	1966	3	0.011	0.052	0.216	0.035	0.028
	«6 × »	1966	4	0.012	0.051	0.218	0.032	0.026
	«6 × »	1967	3	0.049	0.203	0.190	0.061	0.075
	«6 × »	1967	4	0.053	0.163	0.193	0.067	0.071
SF	«3 × »	1966	2	0.105	0.102	0.111	0.089	—
	«3 × »	1967	2	0.096	0.108	0.187	0.170	—
	«6 × »	1966	3	0.115	0.054	0.092	0.099	—
	«6 × »	1966	4	0.076	0.029	0.195	0.044	—
	«6 × »	1967	3	0.051	0.065	0.088	0.059	—
	«6 × »	1967	4	0.052	0.073	0.148	0.105	—
ST	«3 × »	1966	2	0.097	0.117	0.104	0.092	0.080
	«3 × »	1967	2	0.099	0.220	0.154	0.325	0.176
	«6 × »	1966	3	0.112	0.130	0.111	0.114	0.079
	«6 × »	1966	4	0.084	0.096	0.170	0.075	0.106
	«6 × »	1967	3	0.085	0.110	0.115	0.081	0.031
	«6 × »	1967	4	0.055	0.187	0.122	0.115	0.053
IF	«3 × »	1966	2	0.100	0.177	0.521	0.242	0.107
	«3 × »	1967	2	0.200	0.309	0.478	0.382	0.251
	«6 × »	1966	3	0.130	0.219	0.301	0.225	0.232
	«6 × »	1966	4	0.181	0.197	0.200	0.258	0.192
	«6 × »	1967	3	0.185	0.295	0.229	0.232	0.249
	«6 × »	1967	4	0.160	0.330	0.265	0.254	0.222
H	«3 × »	1966	2	0.053	0.068	0.118	0.106	0.089
	«3 × »	1967	2	0.079	0.154	0.150	0.111	0.114
	«6 × »	1966	3	0.081	0.061	0.081	0.104	0.078
	«6 × »	1966	4	0.073	0.102	0.124	0.137	0.076
	«6 × »	1967	3	0.086	0.129	0.064	0.096	0.083
	«6 × »	1967	4	0.092	0.096	0.175	0.123	0.104

*Espèces*

Pour les six caractères:

Matière sèche totale par unité de surface, MST/m<sup>2</sup>  
 Matière sèche foliaire par unité de surface, MSF/m<sup>2</sup>  
 Matière sèche «reste» par unité de surface, MSR/m<sup>2</sup>  
 Matière sèche totale par plante, MST/pl.

Indice foliaire, IF  
 Hauteur des plantes, H

on établit, par ordre de variabilité décroissante, le classement suivant:

anthrisque > renoncule > trèfle > dent-de-lion > dactyle.

### La variabilité de la

#### Densité de peuplement

#### DP

donne lieu à même suite, sauf que le coefficient de variation de la renoncule est plus faible que celui du trèfle. Quant aux surfaces spécifiques :

Surface spécifique par matière sèche foliaire SF

Surface spécifique par matière sèche totale ST

elles donnent les séries suivantes, toujours par ordre de variabilité décroissante:

SF: anthrisque > renoncule > dactyle > trèfle

ST: trèfle > renoncule > anthrisque >dactyle > dent-de-lion

### Performances

On dénote dans le groupe des performances: productions de matière sèche et indice foliaire, une variabilité plus prononcée que dans le groupe: SF, ST, DP et H pour toutes les espèces. Mais à l'intérieur de ces groupes, le classement de la variabilité des caractères est différent d'une espèce à l'autre.

### Régimes de coupe

Pour les caractères concernant les productions de matière sèche et l'indice foliaire, le «6 × » augmente la variabilité chez le dactyle, le trèfle et la dent-de-lion, et la diminue chez l'anthrisque et la renoncule. Dans le «6 × », la variabilité de DP, SF et ST est plus faible que dans le «3 × » chez toutes les espèces sauf chez la dent-de-lion pour DP. Pour la hauteur des plantes, le coefficient de variation est plus grand dans le «6 × » chez le dactyle et la renoncule et plus petit chez le trèfle, l'anthrisque et la dent-de-lion, que dans le «3 × ».

### Années

La tendance générale est une variabilité plus faible en 1966 qu'en 1967, sauf pour SF et ST dans le «6 × », où elle est plus élevée en 1966 chez le dactyle, l'anthrisque et la dent-de-lion. Notons aussi que chez l'anthrisque, la variabilité des productions de matière sèche est plus faible en 1967, pour les deux régimes de coupe.

### Evolution saisonnière de la variabilité

L'évolution saisonnière de la variabilité est étudiée pour une seule performance, la matière sèche totale par unité de surface (tableau 25).

*Dactyle*: Dans le «3 × », la variabilité la plus forte se décale en première coupe (fin de la phase reproductive), les résultats de la deuxième coupe sont plus homogènes, et ceux de la troisième présentent une variabilité accrue. Dans le «6 × », la variabilité est également forte lors de la période reproductive (1966: 1<sup>re</sup> coupe, montaison; 2<sup>e</sup> coupe, stade végétatif. 1967: 1<sup>re</sup> coupe, stade végétatif; 2<sup>e</sup> coupe, montaison). Mais alors que la variabilité d'arrière automne (6<sup>e</sup> coupe) est la plus forte en 1966, elle diminue en 1967 (5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> coupes).

*Trèfle*: La variabilité augmente de façon continue dans le «3 × » et dans le «6 × », avec une certaine stabilisation en automne 1967.

*Anthrisque*: Les coefficients de variation de l'anthrisque restent élevés tout au long de l'expérimentation, dans les deux régimes de coupe.

*Renoncule*: Dans le «3×», la variabilité augmente jusqu'à la deuxième coupe 1967. Dans le «6×», elle s'accroît en 1966 et se stabilise en 1967.

*Dent-de-Lion*: L'évolution des coefficients de variation dans le «3×» est semblable à celle du dactyle. Dans le «6×», le niveau de variabilité pour chaque année est relativement stable pour les coupes 1, 2, 3 et 6; pour les coupes 4 et 5, il est plus bas. En 1966, ce niveau est plus élevé qu'en 1967.

Tableau 25

Coefficients de variation de la matière sèche par unité de surface

- D: *Dactylis glomerata*  
 Tr: *Trifolium pratense*  
 A: *Anthriscus silvestris*  
 R: *Ranunculus frieseanus*  
 Ta: *Taraxacum palustre*

«3×»		1966			1967			
Coupe		1	2	3	1	2	3	
D		0.158	0.077	0.126		0.304	0.192	0.218
Tr		0.096	0.120	0.216		0.334	0.323	0.281
A		0.141	0.552	0.589		0.554	0.403	0.599
R		0.115	0.222	0.224		0.243	0.464	0.376
Ta		0.195	0.132	0.228		0.219	0.175	0.176

«6×»		1966					
Coupe		1	2	3	4	5	6
D		0.186	0.127	0.138	0.167	0.129	0.257
Tr		0.102	0.157	0.168	0.180	0.208	0.271
A		0.127	0.335	0.254	0.235	0.217	0.248
R		0.191	0.152	0.203	0.229	0.240	0.443
Ta		0.273	0.242	0.254	0.184	0.245	0.343

«6×»		1967					
Coupe		1	2	3	4	5	6
D		0.182	0.253	0.187	0.180	0.132	0.124
Tr		0.295	0.223	0.369	0.267	0.212	0.269
A		0.214	0.302	0.211	0.298	0.263	0.199
R		0.265	0.178	0.237	0.177	0.206	0.128
Ta		0.224	0.259	0.250	0.191	0.178	0.233

### 3.5.2 Agencement des caractères

Par agencement des caractères, on entend l'ensemble des relations qui existent entre ces caractères. Cet agencement est mis en évidence pour chaque espèce à l'aide des corrélations et comparé d'une espèce à l'autre. La nature de ces relations n'a donc rien de causal.

#### Méthode

Chacun des 9 caractères enregistrés est corrélé avec un des 8 autres, pour chaque espèce et chaque coupe des deux régimes d'exploitation. Une corrélation est donc conduite sur 20 paires de données (5 éléments de culture répétés 4 fois pour chaque espèce). Pour juger de l'intensité de la corrélation, on a fixé 4 domaines de variation du coefficient de détermination  $B$  et conséquemment, du coefficient de corrélation  $r$  ( $B = r^2$ ), et l'on a attribué une note à chacun de ces domaines de variation (tableau 26).

Tableau 26

Domaines de variation des coefficients de détermination  $B$  et de corrélation  $r$ , fixant l'intensité de la corrélation

Domaine de variation de: $B$ (*)	$r$	Corrélation	Note
$0 < B \leq 0.25$	$0 < \pm r \leq 0.50$	nulle ou faible	I
$0.25 < B \leq 0.50$	$0.50 < \pm r \leq 0.71$	moyenne	II
$0.50 < B \leq 0.75$	$0.71 < \pm r \leq 0.87$	étroite	III
$0.75 < B \leq 1.00$	$0.87 < \pm r \leq 1.00$	très étroite	IV

(\*) D'après la définition du coefficient de détermination, lorsque par exemple, 25 % ou moins de la variabilité d'un caractère est à attribuer aux différences de l'autre caractère, on dira que la corrélation entre ces deux caractères est faible ou nulle; et ainsi de suite pour chaque domaine de variation.

Tout coefficient de corrélation est ainsi doté d'une note. Celle-ci, pour un des deux régimes de coupe, une espèce et un couple de caractères, reste d'une récolte à la suivante d'autant plus égale à elle-même qu'elle est élevée. Ceci permet d'attribuer une mention globale reflétant l'intensité moyenne des relations entre deux caractères.

#### Présentation des agencements de caractères

Les caractères corrélés deux à deux sont:

1. Matière sèche totale par  $m^2$ .
2. Matière sèche foliaire par  $m^2$ .
3. Matière sèche «reste» par  $m^2$ .
4. Matière sèche totale par plante.
5. Densité de peuplement.
6. Surface spécifique par rapport à la matière sèche foliaire.
7. Surface spécifique par rapport à la matière sèche totale.
8. Indice foliaire.
9. Hauteur des plantes.

Tableau 27

Agencement des caractères de chaque espèce pour chaque régime de coupe

Dans chaque grille, les chiffres arabes représentent les 9 caractères corrélés deux à deux et les chiffres romains, le degré de corrélation apprécié selon les notes du tableau 25. Pour ne pas alourdir les grilles, on a renoncé à y inscrire la note I.

- Caractères:*
1. Matière sèche totale par m<sup>2</sup>
  2. Matière sèche foliaire par m<sup>2</sup>
  3. Matière sèche «reste» par m<sup>2</sup>
  4. Matière sèche totale par plante
  5. Densité de peuplement
  6. Surface spécifique par rapport à la matière sèche foliaire
  7. Surface spécifique par rapport à la matière sèche totale
  8. Indice foliaire
  9. Hauteur des plantes

*Notes:*

- I. Corrélation faible ou nulle
- II. Corrélation moyenne
- III. Corrélation étroite
- IV. Corrélation très étroite

Dactylis glomerata, " 3x "

	2	3	4	5	6	7	8	9
1	IV	IV	IV	II			IV	
2		IV	IV	II			IV	
3		IV	II		-II	IV		
4			II			IV		
5				-II	II			
6					III			
7								
8								

Dactylis glomerata, " 6x "

	2	3	4	5	6	7	8	9
1	IV	IV	IV					IV
2		III	IV					IV
3			IV					III
4								IV
5								
6								
7								
8								

Trifolium pratense, " 3x "

	2	3	4	5	6	7	8	9
1	IV	IV	II	II			IV	
2		IV	II	II			IV	
3		II	II			IV		
4					IV			
5						II		
6								
7								
8								

Trifolium pratense, " 6x "

	2	3	4	5	6	7	8	9
1	IV	IV	III	II				IV
2		III	III	II				IV
3			III	II				III
4								II
5								II
6								
7								
8								

Anthriscus silvestris, " 3x "

	2	3	4	5	6	7	8	9
1	III	IV	III				III	
2		III	II				IV	
3			II				III	
4							II	
5							II	
6								
7								
8								

Anthriscus silvestris, " 6x "

	2	3	4	5	6	7	8	9
1	IV	IV	IV	IV			IV	
2		III	III				IV	
3			III				III	
4				-II			III	
5								
6								
7								
8								

Ranunculus frieseanus, " 3x "

	2	3	4	5	6	7	8	9
1	IV	IV	IV	II	-II	-II	IV	II
2		IV	IV	II			IV	
3			IV	II	-II	-II	IV	II
4					-II	IV	II	
5				-II		II		
6					II			
7								
8								

Ranunculus frieseanus, " 6x "

	2	3	4	5	6	7	8	9
1	IV	IV	IV			-II	IV	II
2		IV	IV				IV	
3			IV		-II	-II	III	II
4					-II	IV	II	
5				-II				
6						III		
7								
8								

Taraxacum palustre, " 3x "

	4	5	7	8	9
1	IV			III	
4				III	
5					
7					
8					

Taraxacum palustre, " 6x "

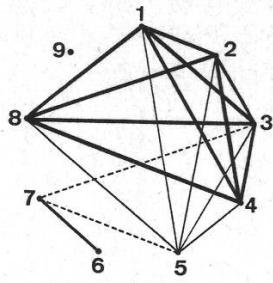
	4	5	7	8	9
1	IV			IV	
4				III	
5					
7					
8					

Les caractères entrant dans l'analyse corrélative sur la dent-de-lion sont: 1, 4, 5, 7, 8 et 9 (voir Chapitre 2.2.3. Mesures: genre et technique, Surface foliaire, matière sèche, page 331). On se concentrera sur les autres espèces dans la présentation des agencements de caractères, et à partir du tableau 27 et de la figure 10, on verra facilement les ressemblances et les dissemblances dans la comparaison de la dent-de-lion aux autres espèces.

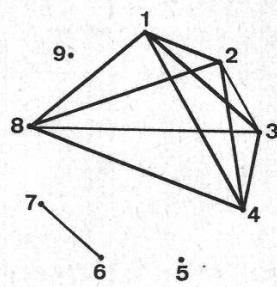
Les résultats de cette étude corrélative sont présentés au tableau 27 et à la figure 10.

Les quatre caractères 1, 2, 3 et 8 sont étroitement, voire très étroitement liés chez toutes les espèces pour les deux régimes de coupe. Les relations entre 1, 2 et 3 n'ont rien d'inattendu, puisque la matière sèche totale par m<sup>2</sup> est égale à la somme de la

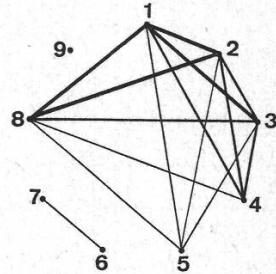
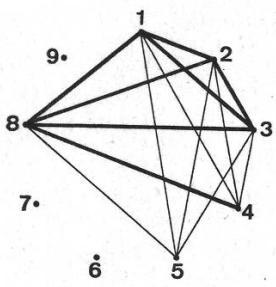
3x



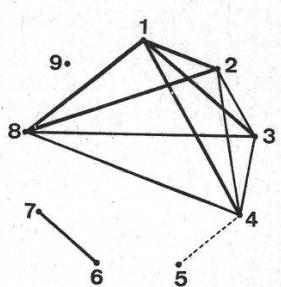
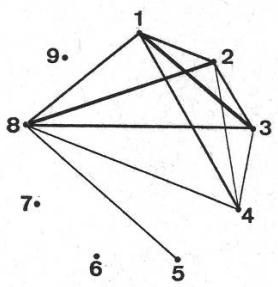
6x



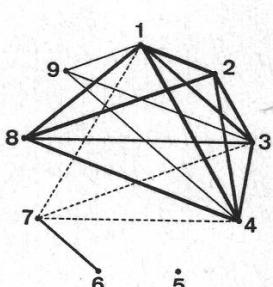
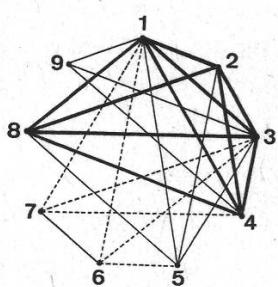
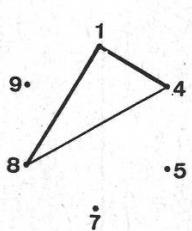
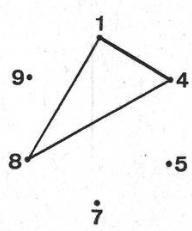
Tr



A



R

T<sub>A</sub>

— IV  
— III

— II  
· · I

matière sèche foliaire et de la matière sèche «reste» par m<sup>2</sup>. Cependant l'exemple de l'antrisque montre que:

dans le «3 ×», 1-3 1-2 et 2-3

dans le «6 ×», 1-2 et 1-3 2-3

(lire: liaison 1 à 3 est plus étroite que 1 à 2, etc.).

La production de matière sèche «reste», particulièrement élevée en période reproductive, est déterminante pour la production totale. La différence entre les deux régimes d'exploitation s'explique par la différence de stade atteint lors de la première coupe: «3 ×», début de la maturation des akènes, donc très peu de feuilles encore fonctionnelles; «6 ×», montaison des hampes florales, d'où relativement beaucoup de feuillage sain. Cette distinction se retrouve aussi au niveau des liaisons 1-8, 2-8 et 3-8.

La matière sèche totale par plante (4) est en relation plus ou moins étroite avec 1, 2, 3 et 8. Par ordre décroissant d'intensité de liaison, on a la série suivante, pour les deux régimes de coupe:

dactyle > renoncule > antrisque > trèfle.

Par définition, dans cet essai,

$$\text{Matière sèche totale par plante} = \frac{\text{Matière sèche totale par m}^2}{\text{Densité de peuplement}}$$

qui peut s'écrire:

$$\text{Densité de peuplement} = \frac{\text{Matière sèche totale par m}^2}{\text{Matière sèche totale par plante}} \quad (5 = \frac{1}{4})$$

Figure 10

Représentation graphique de l'agencement de caractères pour chaque espèce et chaque régime de coupe

Ligne continue: corrélation positive

Ligne pointillée: corrélation négative

- Caractères corrélés:*
1. Matière sèche totale par m<sup>2</sup>
  2. Matière sèche foliaire par m<sup>2</sup>
  3. Matière sèche «reste» par m<sup>2</sup>
  4. Matière sèche totale par plante
  5. Densité de peuplement
  6. Surface spécifique par rapport à la matière sèche foliaire
  7. Surface spécifique par rapport à la matière sèche totale
  8. Indice foliaire
  9. Hauteur des plantes

*Notes:*

- I. Corrélation faible ou nulle
- II. Corrélation moyenne
- III. Corrélation étroite
- IV. Corrélation très étroite

*Espèces:*

- D: *Dactylis glomerata*  
Tr: *Trifolium pratense*  
A: *Anthriscus silvestris*  
R: *Ranunculus frieseanus*  
Ta: *Taraxacum palustre*

La corrélation entre la densité de peuplement et la matière sèche totale par m<sup>2</sup> est moyenne chez le dactyle, le trèfle, et la renoncule pour le «3 ×» et chez le trèfle pour le «6 ×». Quant à la variabilité de la matière sèche totale par plante, elle n'est pas expliquée par celle de la densité de peuplement, sauf de façon moyenne pour le dactyle dans le «3 ×». En outre, on a vu que la densité de peuplement était à ranger parmi les caractères stables. Par contre, la liaison entre la matière sèche totale par m<sup>2</sup> et la matière sèche totale par plante tend à être plus forte pour les espèces dites plastiques et plus faible pour les espèces dites non plastiques.

La surface spécifique par rapport à la matière sèche foliaire (6) et celle par rapport à la matière sèche totale (7), à en juger par le nombre et l'intensité des relations qu'elles ont avec les autres performances, ont une variabilité propre. Si toutefois 6 et 7 sont reliés à certains caractères, il s'agit de ceux concernant la production de matière sèche (1, 2, 3 et 4), et le coefficient de corrélation est négatif (cas de la renoncule). Ceci n'a rien d'étonnant puisque la matière sèche figure au dénominateur du rapport donnant la surface spécifique. La corrélation entre 6 et 7, lorsqu'elle apparaît, est toujours positive. Elle est d'autant plus étroite, si l'on compare les espèces, que la variabilité du dénominateur des fractions: 6 = 8/2 et 7 = 8/(2 + 3) est faible. Le rôle du numérateur (indice foliaire) est insignifiant dans cet essai: on ne décèle aucune liaison entre 6 et 8 ou entre 7 et 8.

On peut aussi exprimer ce fait par rapport à l'indice foliaire: sa variabilité est à rattacher à celle des caractères concernant la production de matière sèche, en particulier de matière sèche foliaire, et pas à celle de la surface spécifique.

La hauteur des plantes est un caractère indépendant. On se rappelle en effet que le nombre de cas où cette performance subit une déviation en même temps qu'une autre, est relativement faible et que la hauteur des plantes est un caractère parmi les plus stables.

Lorsqu'on compare les régimes de coupe pour chaque espèce, il apparaît que pour:

le dactyle	«3 ×» > «6 ×»	(lire: pour le dactyle, les relations entre les paires de caractères sont plus nombreuses et/ou plus étroites dans le «3 ×» que dans le «6 ×», etc.)
le trèfle	«6 ×» > «3 ×»	
l'anthrisque	«6 ×» > «3 ×»	
la renoncule	«3 ×» > «6 ×»	
la dent-de-lion	«3 ×» ≈ «6 ×»	

Ces différences peuvent s'expliquer comme suit:

Pour le *dactyle* et la *renoncule*, la période entre deux récoltes, qui est environ deux fois plus longue dans le «3 ×» que dans le «6 ×», fournit une interprétation plausible: l'influence du partenaire sur ces deux espèces se fait plus sentir dans le «3 ×» et les chances que plusieurs caractères soient déviés ensemble sont accrues. Dans le «3 ×», le *trèfle* fait subir une forte influence négative à ces partenaires et celle qu'il ressent est positive: les performances du trèfle sont meilleures en association qu'en culture pure. Dans le «6 ×», sensibilisé par la haute fréquence de fauche, il devient plus réceptif aux effets des espèces qui l'accompagnent: le bénéfice de ses performances est moindre et se nuance selon le partenaire.

Chez l'*anthrisque*, on a vu que l'influence réciproque des individus en culture pure conduit dans le «6 ×» à une extermination plus faible que dans le «3 ×». Ceci est aussi valable pour les mélanges bispécifiques et la différence moyenne des effectifs est de 6 plantes par élément de culture («3 ×»: 8 plantes; «6 ×»: 14 plantes, soit en valeur relative, «3 ×»: 100 et «6 ×»: 175). Les individus d'*anthrisque*, plus nom-

breux dans le «6 ×», subissent une influence plus forte de la part de leurs partenaires que dans le «3 ×», en ce sens que de plus nombreux caractères ont une variabilité mieux corrélée.

Les résultats de la *dent-de-lion* montrent que l'agencement des caractères est sensiblement le même pour les deux régimes de coupes.

A partir de la comparaison des espèces, on établit les séries suivantes, par nombre et intensité décroissant de relations :

«3 ×»: renoncule > dactyle > trèfle > anthrisque

«6 ×»: renoncule > trèfle  $\geq$  dactyle > anthrisque

Ces deux séries, qui ne diffèrent que peu, peuvent être mises en rapport avec les résultats concernant la plasticité relative des espèces : le dactyle, la dent-de-lion et la renoncule sont plastiques, l'anthrisque et le trèfle, peu ou non plastiques. De plus, la renoncule est l'espèce qui enregistre le plus grand nombre de modifications cumulées, et l'anthrisque, le plus petit, en tout cas pour les récoltes de la période reproductive (cette période est la plus importante puisqu'en moyenne, 70 % de la matière sèche totale [1966 et 1967 pris ensemble] y est produite). Cette concordance de résultats montre qu'une espèce sensibilisée par les altérations du milieu dues à la substitution des partenaires d'une part, et d'autre part au passage d'un régime de coupe à l'autre, est de modifier harmonieusement ses caractères pour garantir la vie à un maximum d'individus. Et si une espèce doit disparaître en raison d'une pression environnementale grandissante d'origine biologique, c'est-à-dire en tout cas pour des causes autres que la sénescence, cette espèce tendra à modifier un nombre croissant de caractères, avant de disparaître.

#### 4 Discussion

Les types de relations sociales qui se dégagent de notre expérimentation relèvent tous de la compétition. Il n'en peut être autrement puisque nous avons accepté «*a priori*» que la culture pure permet l'extériorisation optimale des caractères des espèces étudiées. Il n'est cependant pas impossible que d'autres relations se soient établies, en particulier entre le trèfle violet (*Trifolium pratense*) et ses partenaires. Nous y reviendrons dans la partie de la discussion réservée à chaque espèce.

Pour l'ensemble des caractères mesurés, chacune des six situations élémentaires de compétition (tableau 2) a été rencontrée, bien qu'il n'ait été trouvé qu'un seul cas de dommages mutuels et que les avantages unilatéraux et mutuels soient parfois rares. Pour les rendements de matière sèche à l'unité de surface et l'indice foliaire, les états communautaires trouvés sont soit la compensation ou le neutralisme (état II), soit la surcompensation ou le synergisme (état III). Aucun exemple d'antagonisme n'a été mis en évidence. Notre méthode de déterminer situations élémentaires et états communautaires en est la cause car, d'une part, le nombre d'états communautaires dont le signe est déterminé par la nature des situations élémentaires est relativement faible (tableaux 7 et 9) et, d'autre part, la règle algébrique des signes qui a son sens biologique dans l'établissement de liens entre quelques caractères (tableaux 15 et 18) n'est observée que dans quatre cinquièmes des arrangements rencontrés. L'utilisation de cette méthode explique peut-être aussi qu'il n'a pas été possible de montrer une ou quelques tendances marquées dans l'évolution des situations (fig. 6).

Il n'en reste pas moins que les trois postulats de Donald (1963) sont applicables à nos résultats :

1. On peut s'attendre à ce que deux espèces se distinguant par leurs caractères morphologiques et physiologiques aient des performances supérieures lorsqu'elles sont associées, car ensemble, il est probable qu'elles exploitent l'offre environnementale de façon plus efficace qu'en culture pure.
2. Dans l'association de deux espèces, on peut envisager aussi que l'une d'elles utilise les ressources du milieu avec plus de succès qu'en culture pure et l'autre inversement.
3. Enfin, au cours du temps et pour une association donnée, on peut concevoir l'intensification, l'affaiblissement, l'élimination ou la réversibilité des phénomènes en cause.

Dès lors, les chances de prévoir les résultats de l'association à partir de la culture pure ne sont pas inexistantes (England, 1965 et 1968), mais restreintes, car le comportement de deux partenaires est dépendant des actions réciproques qui se développent entre eux à partir des altérations qu'ils provoquent sur le milieu. Ce comportement se décompose en deux effets, l'un étant la capacité de provoquer ces altérations, l'autre, la sensibilité à celles-ci, et leur ampleur est fonction des partenaires associés. Hanson et al. (1961), Hinson et Hanson (1962), Eberhart et al. (1964) et Bolz (1968) vérifient l'additivité de ces effets pour la compétition intergénotypique du soja, du maïs et de la betterave sucrière, respectivement. Dans son étude sur différentes lignées de luzerne (*Medicago sativa*), Chalbi (1969) montre qu'il peut y avoir additivité des effets, mais pas forcément. Lorsqu'une espèce a un comportement différencié selon les associations, ceci se traduit dans l'analyse de Williams (1962) «par une interaction significative entre l'espèce et les partenaires».

Si l'additivité était toujours respectée, la seule situation possible serait les effets d'opposition donnant la compensation vraie, l'indifférence et le neutralisme correspondant à l'absence d'effets. Plusieurs auteurs rapportent des résultats qui se répartissent, comme ceux de cet essai, entre les six situations élémentaires et les trois états communautaires du tableau 2 (Lampeter, 1959/60; Allard, 1961; Simmond, 1962; Donald, 1963; England, 1965; Jacquard, 1968 a; Chalbi, 1969; Hofer, 1970).

Que les performances respectives de deux espèces associées dépendent plus des possibilités d'extériorisation des caractères offertes par la culture bispécifique que de celles offertes par la monoculture, est montré par la figure 5 et les tableaux 7, 8, 9, 13, 15, 18, 20, 21 a et b et 22, la variabilité des caractères (tableau 24) et l'agencement de ceux-ci (tableau 27 et fig. 10) pouvant s'avérer avantageux, sans conséquence ou désavantageux pour une espèce, selon l'association.

#### *Dactyle aggloméré (Dactylis glomerata)*

En association, le dactyle a des performances le plus souvent supérieures, quelques fois égales, rarement inférieures à celles de la culture pure. Sa faculté de repousse rapide après la coupe, son pouvoir de développer en hauteur sa surface assimilatrice, son rajeunissement par voie végétative et sa plasticité sont autant de caractéristiques lui permettant de profiter des altérations du milieu dues à ses différents partenaires.

Avec le trèfle, le dactyle subit d'abord une forte dépression de performances; puis dès que le trèfle s'affaiblit, le dactyle reprend. Avec la dent-de-lion, il a un comportement semblable à celui qu'il a en culture pure. L'extériorisation des caractéristiques

du dactyle est bénéfique lorsqu'il est associé à l'anthrisque et à la renoncule, car celles-ci lui permettent de prospecter une portion de l'offre environnementale plus grande qu'en culture pure.

Les caractéristiques de cette espèce sont confirmées par ses dispositions à fournir des performances meilleures en association autant dans le régime de six coupes annuelles que dans celui de trois.

Il découle des résultats du dactyle que la compétition intraspécifique, dans cet essai, est plus intense que la compétition interspécifique, cette tendance étant plus marquée pour le «3 × » (voir entre autre l'évolution des peuplements, fig. 9).

### *Trèfle violet (*Trifolium pratense*)*

Le trèfle est l'espèce pour laquelle toutes les associations sont bénéfiques. Sa rapide croissance après la récolte et le renouvellement des feuilles en remplacement de celles dont la fonction assimilatrice diminue, explique son vigoureux développement. De stature élevée, le trèfle soustrait, en raison de la disposition de ses nombreuses feuilles, une bonne part de l'énergie lumineuse à ses partenaires. Ceux-ci en souffrent, leurs performances diminuent par rapport à celles des cultures pures.

En comparaison des autres espèces, la faculté de se rajeunir par voie végétative est la plus faible chez le trèfle. En association, le vieillissement apparaît nettement à partir du milieu de la deuxième année d'expérimentation, c'est-à-dire de la troisième période de végétation. Ses partenaires en profitent aussitôt, ils reprennent. Si les résultats du trèfle en hétéro-rencontre dépassent toujours encore ceux de l'iso-rencontre, c'est que le vieillissement est beaucoup plus fort dans l'iso-rencontre. L'évolution des effectifs le confirme (fig. 9, tableaux 21 b et 22). Pour le «3 × », le vieillissement est progressif. Pour le «6 × », l'épuisement des plantes, apparaissant dès la fin de la deuxième année de végétation, précipite abruptement la sénescence.

Les dégâts parasitaires sur le trèfle (*Sclerotinia trifoliorum* et *Erysiphe polygoni*) ont été plus prononcés dans les iso-rencontres que dans les hétéro-rencontres. Nüesch (communication personnelle) explique qu'en association, le partenaire abrite le trèfle des attaques parasitaires et en particulier dans les cultures en lignes où le partenaire fait écran, entravant le passage du parasite d'une ligne de trèfle à l'autre. Conséquemment, on est en droit de penser que la culture pure ne permet pas l'extériorisation optimale des caractéristiques du trèfle. Cette supposition ne se vérifie cependant pas à l'aide de nos résultats.

A côté des facteurs lumière et attaque parasitaire, une raison probable de la reprise des partenaires du trèfle au cours de son affaiblissement, est le profit que tirent ceux-ci des meilleures disponibilités de l'azote. Mais il n'est pas possible de donner une réponse affirmative à cette question sur la base de nos résultats.

La sénescence et l'épuisement du trèfle expliquent l'évolution des associations avec cette espèce. Ce sont les seules où le synergisme est conséquence des avantages mutuels pour les rendements de matière sèche (fig. 5 et tableau 8) et l'indice foliaire. Bien que non contrôlés dans cet essai, il est connu que le climat lumineux, les dégâts parasitaires et la nutrition azotée sont des facteurs importants dans l'établissement et l'évolution des relations sociales entre le trèfle et ses partenaires.

*Anthrisque des bois (Anthriscus silvestris),*  
*Renoncule âcre (Ranunculus frieseanus) et*  
*Dent-de-lion (Taraxacum palustre)*

Il a déjà été fait allusion aux conséquences de l'association de ces trois espèces au dactyle et au trèfle. L'anthrisque, la renoncule et la dent-de-lion ont un développement plus lent que les deux autres espèces : repousse traînarde après la coupe, performances ne s'améliorant qu'au cours des années. Leur forme de croissance, en particulier le degré d'élévation de leur appareil assimilateur, les désavantage. Par contre leur longévité, leur rajeunissement par voie végétative et leur plasticité allant en augmentant en cours d'expérimentation, leur confèrent des avantages appréciables sur les autres espèces. Lorsque le sol est bien approvisionné en azote, en phosphore et en potasse, Hofer (1970) trouve des résultats équivalents concernant les associations dactyle – renoncule et dactyle – dent-de-lion.

On rencontre le plus souvent l'indifférence et le neutralisme lorsque l'anthrisque, la renoncule et la dent-de-lion sont en communauté binaire. Ce résultat est expliqué en grande partie par leur forme de croissance respective, caractère le plus apparent.

L'*anthrisque* est une espèce exigeante vis-à-vis de l'offre environnementale. A partir de nos résultats, c'est la raison principale expliquant l'auto-éclaircissement survenu après la première phase reproductive (fig. 9, 1966). Mais alors que dans le «3×», le cycle saisonnier de l'anthrisque suit son cours normal (phase reproductive – période de repos – développement des plantes-filles issues de la souche-mère par voie végétative), le «6×» élimine la possibilité de multiplication générative. Nous avons observé que les individus du «3×» étaient plus «vigoureux» que ceux du «6×», mais que ceux-ci comptaient plus de plantes-filles que ceux-là. S'adaptant aux conditions de fauche «intensive», les plantes du «6×» se multiplient exclusivement par voie végétative. Ceci se traduit dans notre essai par une augmentation graduelle de la plasticité de l'anthrisque (tableau 23, 1967, «6×»).

Pour peu que les rhizomes de la *renoncule* aient la possibilité de bien se développer dans les premiers âges de la plante, cette espèce dispose de chances énormes de survie (Horber, 1971). La renoncule a profité de conditions particulièrement favorables lors de l'installation de l'essai (1965). Tant que les réserves accumulées dans les rhizomes ne sont pas épuisées, les individus continuent de végéter. L'exemple le plus frappant est fourni par l'association trèfle-renoncule. Au cours de 1966, la présence de cette dernière espèce ne se remarque guère qu'après la coupe, grâce à quelques rhizomes végétant. En 1967, alors que la «vigueur» du trèfle diminue, la renoncule, jouissant entre autres d'un climat lumineux de plus en plus favorable, reprend. C'est l'espèce subissant le plus grand nombre de déviations, l'espèce dont l'agencement des caractères est le plus apparent (tableau 27 et fig. 10). Cette simple observation – rhizomes simples et peu nombreux mais relativement gros dans le «3×», et rhizomes multiples et abondants mais fins dans le «6×» – explique beaucoup du comportement de la renoncule.

Les associations avec la *dent-de-lion* sont celles où l'on rencontre l'indifférence le plus fréquemment, aussi bien pour le «3×» que pour le «6×». Sa grande faculté d'adaptation est à chercher dans sa forme de croissance, d'un point de vue dynamique. Isolée, une plante de cette espèce étale sa rosette. En peuplement, qu'il s'agisse d'iso-rencontre ou d'hétéro-rencontre, ses feuilles, au fur et à mesure de la croissance, s'appuient sur les organes aériens des voisins. La rosette forme ainsi une sorte de

cornet dont la pointe est la base de la plante, et dont les parois forment une surface plus ou moins fermée selon le nombre et la largeur des feuilles. Plus cette surface est fermée, moins la plante souffre de l'ombrage que les voisins pourraient lui projeter, car ceux-ci arrivent d'autant moins à pénétrer dans la rosette.

Résultats et observations permettent de mettre en évidence quelques caractéristiques de chacune des 5 espèces placées dans les conditions de la communauté binaire. Ces caractéristiques montrent que les performances de l'association sont basées sur l'exploration de niches écologiques différentes dans le temps et dans l'espace par les espèces associées. La connaissance de ces caractéristiques, et conséquemment de ces niches écologiques, est seule à autoriser la prévision des performances de l'association.

## 5 Résumé

En 1965, un essai a été installé en plein champ pour étudier au cours de 1966 et 1967 les relations sociales entre 5 espèces végétales jouant un rôle important dans la production herbagère: une graminée: *Dactylis glomerata*, L.-Dactyle aggloméré, une légumineuse: *Trifolium pratense*, L.-Trèfle violet et trois espèces appartenant à d'autres familles: *Anthriscus silvestris*, L.- Anthrisque des bois, *Ranunculus frieseanus* (Jord).- Renoncule âcre et *Taraxacum palustre* (Lyons).- Dent-de-lion. Chaque espèce est cultivée sur de petites parcelles de 0,90 m<sup>2</sup> de surface, soit en présence d'elle-même (rencontre de deux éléments appartenant chacun à la même espèce, ou iso-rencontre), soit en association binaire avec une des 4 autres espèces (rencontre de deux éléments appartenant chacun à une espèce différente, ou hétéro-rencontre). A partir de 1966, l'essai est soumis à deux régimes d'exploitation: régime 1:3 coupes annuelles («3 × »); régime 2:6 coupes annuelles («6 × »). Chaque culture pour chaque régime de coupe est répétée 4 fois: l'essai comprend 4 «blocs».

La nature des relations sociales est définie à partir de leurs manifestations. Elles sont mises en évidence par les *déviations plastiques relatives* qui mesurent l'écart de performances entre l'hétéro-rencontre et l'iso-rencontre, cette dernière étant considérée comme base de référence. Les déviations plastiques relatives sont calculées au niveau de l'élément d'association ou *niveau élémentaire* et au niveau de l'association ou *niveau communautaire*, pour les 9 caractères suivants:

1. Matière sèche totale à l'unité de surface.
2. Matière sèche foliaire (limbe) à l'unité de surface.
3. Matière sèche «reste» à l'unité de surface.
4. Matière sèche totale par plante.
5. Densité de peuplement.
6. Surface spécifique par rapport à la matière sèche foliaire.
7. Surface spécifique par rapport à la matière sèche totale.
8. Indice foliaire.
9. Hauteur des plantes.

Les principaux résultats sont les suivants:

1. La compétition, une forme de relations sociales, mais pas la seule, est définie par les 6 *situations élémentaires* et les 3 *états communautaires* qui en découlent par voie de conséquence (tableau 2), situations et états étant déterminés à un seuil de probabilité

d'erreur fixé (test t de Student), sur la base d'une analyse de variance (tableaux 3 a et b, 4 et 5 et fig. 4).

2. L'analyse des situations et états rencontrés pour la production de matière sèche totale et pour l'indice foliaire conduit à des résultats voisins (tableaux 7 et 9). Les déviations plastiques élémentaires positives sont enregistrées le plus souvent par le dactyle et le trèfle, négatives par leurs partenaires, et nulles lorsque l'antrisque, la renoncule et la dent-de-lion sont associés deux à deux. La plupart des situations élémentaires se traduisent au niveau communautaire par du neutralisme et de la compensation. Pour qu'il y ait gain de performances (surcompensation et synergisme), une des deux espèces au moins doit être le dactyle ou le trèfle. Toutes les associations à base de dactyle ou de trèfle ne conduisent cependant pas forcément à la surcompensation et au synergisme. Les résultats concernant la matière sèche totale sont présentés dans les figures 5 et 6 et dans les tableaux 7 et 8.

3. La surface spécifique (SF et ST) et la hauteur des plantes (H) sont moins sensibles à l'effet de substitution que les rendements de matière sèche et l'indice foliaire. SF, ST et H sont modifiés selon le climat lumineux dont jouissent les espèces en association. Dans quelques associations, un des deux partenaires subit une déviation cumulée de la surface spécifique et de la hauteur, les déviations prises séparément n'étant pas nécessairement de même signe (tableau 14).

4. Les modifications plastiques élémentaires de la matière sèche, de la surface spécifique et de l'indice foliaire sont liées entre elles par la règle algébrique des signes, règle ayant un sens biologique (tableaux 15 et 18).

5. Chaque espèce en culture pure est caractérisée par une évolution propre de ses effectifs. L'influence des deux régimes de coupe sur cette évolution se marque surtout chez le trèfle et la dent-de-lion (fig. 9). La variabilité de la densité de peuplement est faible. L'effet de substitution pour le «3 × » s'observe dès le début de l'expérimentation et affecte principalement le trèfle et ses partenaires. Pour le «6 × », cet effet se fait sentir surtout en deuxième année d'expérimentation et pour un nombre d'éléments supérieur que dans le «3 × » (tableaux 21 a, 21 b et 22).

6. La plasticité d'une espèce relativement aux autres est déterminée à partir des rapports de variation de la matière sèche totale par unité de surface et ceux de la matière sèche totale par individu. Pour les deux régimes de coupe, on obtient d'après les résultats du tableau 23, la série suivante par ordre de plasticité décroissante:

dactyle > dent-de-lion > renoncule > antrisque > trèfle.

7. La variabilité des résultats, donnée par le coefficient de variation (tableaux 24 et 25), dépend d'abord du caractère considéré, puis de l'espèce, du régime de coupe et enfin de l'année.

8. L'agencement des caractères est l'ensemble des relations qui existent entre eux et est mis en évidence par une étude corrélative sur toutes les paires possibles de caractères. Lorsqu'on compare les régimes de coupe, on constate que pour (tableau 27 et fig. 10):

le dactyle	«3 × » > «6 × »
le trèfle	«6 × » > «3 × »
l'antrisque	«6 × » > «3 × »
la renoncule	«3 × » > «6 × »
la dent-de-lion	«3 × » ≈ «6 × ».

(Lire: pour le dactyle, les relations trouvées entre les paires de caractères sont plus nombreuses et/ou plus étroites dans le «3 × » que dans le «6 × », etc.)

La comparaison des espèces permet l'établissement des séries suivantes, par nombre et intensité décroissants de relations:

«3 × »: renoncule > dactyle > trèfle > anthrisque  
«6 × »: renoncule > trèfle  $\geq$  dactyle > anthrisque

9. On ne peut pas prévoir les performances des espèces en association à partir de celles en culture pure, car les possibilités d'extériorisation des caractères de chaque espèce ne sont pas les mêmes en association et en culture pure. Ces possibilités dépendent de chaque partenaire associé et peuvent être différentes pour chaque association: elles sont inhérentes à l'association considérée. On peut s'attendre à ce que les performances d'une association soient supérieures à celles des cultures pures lorsque les partenaires s'influencent mutuellement dans le temps et dans l'espace de façon positive quant à l'exploration de l'offre environnementale disponible, lorsque l'altération de l'offre environnementale par un des partenaires a des conséquences bénéfiques pour l'autre et vice versa, et/ou lorsque l'action de facteurs nuisibles du milieu est affaiblie, voire supprimée par les partenaires associés.

### Zusammenfassung

Im Jahre 1965 wurde ein Feldversuch angelegt, um während der Jahre 1966 und 1967 die gegenseitige Beeinflussung von fünf Pflanzenarten, die in der Futterproduktion eine wichtige Rolle spielen, zu untersuchen: eine Graminee: *Dactylis glomerata*, L.- Knaulgras, eine Leguminose: *Trifolium pratense*, L.- Rotklee in Form des Mattenklee, und drei Kräuter: *Anthriscus silvestris*, L.- Wiesenkerbel, *Ranunculus frieseanus* (Jord).- scharfer Hahnenfuss und *Taraxacum palustre*, (Lyons).- Löwenzahn. Jede Kultur wird als Kombination zweier Elemente betrachtet: wenn beide Elemente aus der gleichen Art bestehen, wird dies als Isokombination, und wenn die beiden Elemente aus zwei Arten bestehen, als Heterokombination bezeichnet. Jede Kombination wurde auf einer zirka 1m<sup>2</sup> grossen Parzelle angebaut. Während der Jahre 1966 und 1967 wurde der Versuch zwei Nutzungsverfahren unterstellt: 1. drei jährliche Schnitte («3 × »); 2. sechs jährliche Schnitte («6 × »). Jede Artenkombination jedes Schnittregimes wurde viermal wiederholt.

Die Art und Weise der gegenseitigen Beziehungen wird durch die Leistungsäusserungen nach den neun unten aufgeführten Merkmalen ermittelt. Die Anpassungsfähigkeit der Partner wird durch die relativen plastischen Abweichungen (Modifikationen) gemessen, die sich aus dem Vergleich zwischen Hetero- und den entsprechenden Isokombinationen ergeben. Die Vergleiche werden unter zwei Gesichtspunkten durchgeführt: Unter dem ersten werden die Elemente der Partnerschaft einzeln betrachtet (A b—A a und B a—B b), womit die «Einzelsituationen» definiert sind; unter dem zweiten Gesichtspunkt wird das Ergebnis des Zusammenwirkens beider Partner geprüft ([A b+B a]—[A a+B b]), was hier als «Gemeinschaftsstatus» («Gemeinschaftszustand») definiert wird.

Die gegenseitige Anpassung der Arten wurde aufgrund der neun folgenden Merkmale bestimmt:

1. Trockensubstanzertrag der gesamten oberirdischen Teile pro Flächeneinheit (MST)
2. Trockensubstanzertrag der Blätter pro Flächeneinheit (MSF)

3. Trockensubstanzertrag der übrigen oberirdischen Teile pro Flächeneinheit (MSR)
4. Trockensubstanzertrag der gesamten oberirdischen Teile pro Pflanze (MSP)
5. Bestandesdichte (DP)
6. Spezifische Blattfläche bezogen auf MSF (SF)
7. Spezifische Blattfläche bezogen auf MST (ST)
8. Blattflächenindex (IF)
9. Höhe der Pflanzen (H)

Die wichtigsten Ergebnisse sind:

1. Der Wettbewerb, eine, aber nicht die einzige Form der gegenseitigen Beeinflussung, wird durch 6 Einzelsituationen und 3 aus diesen konsequenterweise hervorgehende Gemeinschaftszustände definiert (Tabelle 2). Die Ergebnisse der Bestimmung der Situation und des Status erfolgt nach dem t-Test von Student aufgrund einer Streuungszerlegung, die in Form von Beispielen in den Tabellen 3a, 3b, 4 und 5 und in der Figur 4 zusammengestellt sind.

2. Die Analyse der gefundenen Situationen und Zustände in bezug auf den MST und den IF führt zu ähnlichen Ergebnissen (Tabellen 7 und 9). Das Knaulgras und der Rotklee sind durch meist positive Modifikationen gekennzeichnet und ihre Partner durch negative. Die meisten Zweiartengemische, in denen beide Partner in der Heterokombination gleich viel leisten wie in der Isokombination, bestehen aus Wiesenkerbel, Hahnenfuss und Löwenzahn. Eine grosse Zahl der Einzelsituationen ergibt die beiden Gemeinschaftszustände Neutralismus und Kompensation. Knaulgras und Rotklee sind die einzigen Arten, die zu einer Leistungsverbesserung der Gemeinschaften führen. Dies ist aber nicht bei jeder der möglichen Kombinationen der Fall. Die Ergebnisse der Modifikationen der MST sind in den Figuren 5 und 6 und in den Tabellen 7 und 8 dargestellt.

3. Die nachgewiesenen plastischen Modifikationen der spezifischen Blattfläche (SF und ST) und der Höhe der Pflanzen (H) sind weniger zahlreich als diejenigen der Trockensubstanzerträge (MST) und der Blattflächenindizes (IF). SF, ST und H werden je nach dem Lichtklima, dem die Partner in einer Gemeinschaft ausgesetzt sind, modifiziert. In einigen Gemeinschaften wird der eine Partner sowohl in seiner spezifischen Blattfläche als auch in seiner Höhe modifiziert; die einzelnen Abweichungen aber können verschieden gerichtet sein (Tabelle 14).

4. Die plastischen Modifikationen der untersuchten Arten in bezug auf die Trockensubstanzproduktion, die spezifische Blattfläche und den Blattflächenindex sind entsprechend der üblichen algebraischen Vorzeichenregel miteinander verbunden; dieser Regel ist eine biologisch sinnvolle Bedeutung zuzuschreiben (Tabellen 15 und 18).

5. Jede Art in Reinkultur ist durch eine spezifische Entwicklung der Anzahl der Pflanzen gekennzeichnet (Figur 9). Der Einfluss der beiden Schnittverfahren auf diese Entwicklung ist beim Rotklee und beim Löwenzahn am ausgeprägtesten.

Die Streuung der Pflanzendichte ist gering. Die gegenseitige Beeinflussung der Partner, gemessen an der Bestandesdichte, konnte für das Dreischnittverfahren schon ab dem ersten Schnitt 1966 beobachtet werden, und zwar vor allem beim Rotklee und seinen Partnern. Für das «6×» lässt sich dieser Einfluss vor allem im zweiten Versuchsjahr feststellen und bei mehr Elementen als für das «3×» (Tabellen 21a, b und 22).

6. Die relative Plastizität einer Art ergibt sich aus den Verhältnissen der Variation der Trockensubstanz pro Flächeneinheit ( $MS/m^2$ ) und den entsprechenden Verhältnissen der Trockensubstanz pro Pflanze ( $MS/pl.$ ). Für beide Schnittverfahren wurde aufgrund der in der Tabelle 23 zusammengestellten Indizien folgende Reihe abnehmender Plastizität gefunden:

Knaulgras > Löwenzahn > Hahnenfuss > Wiesenkerbel > Rotklee

7. Die Streuung der Ergebnisse (Tabellen 24 und 25) hängen an erster Stelle von den untersuchten Merkmalen, dann von den Arten, dem Schnittregime und schliesslich von den Jahren ab.

8. Die Gesamtheit der Beziehungen, die zwischen den Merkmalen bestehen, kommt in der Merkmalanordnung zum Ausdruck. Sie wird durch Korrelationen zwischen allen möglichen Merkmalpaaren ermittelt (Tabelle 27 und Figur 10). Der Vergleich der beiden Schnittverfahren ergibt für:

Knaulgras	«3×» > «6×»	(Lese: für Knaulgras sind die festgestellten Beziehungen zahlreicher und enger im «3×» als im «6×» usw.)
Rotklee	«6×» > «3×»	
Wiesenkerbel	«6×» > «3×»	
Hahnenfuss	«3×» > «6×»	
Löwenzahn	«3×» ≈ «6×»	

Der Vergleich zwischen den Arten ergibt folgende Reihe abnehmender Anzahl und Intensität der Beziehungen:

«3×»: Hahnenfuss > Knaulgras > Rotklee > Wiesenkerbel

«6×»: Hahnenfuss > Rotklee ≥ Knaulgras > Wiesenkerbel

9. Die Leistungsergebnisse der Arten in Mischkultur lassen sich aus den Leistungen in Reinkultur nicht voraussagen, da die Äusserungsmöglichkeiten in bezug auf die Merkmale für Arten in Gemeinschaft nicht dieselben sind wie diejenigen für Arten in Reinbestand. Diese Äusserungsmöglichkeiten können für jeden Partner jeder Partnerschaft anders sein, das heisst, sie sind spezifisch für jede Gemeinschaft. Die Leistungen der Mischkultur können dann über derjenigen der Reinkultur liegen, wenn sich die Partner in der Ausnutzung des positiv nutzbaren Angebotes an Umweltbedingungen nach Raum und Zeit ergänzen, sich die Partner die Umweltfaktoren gegenseitig positiv modifizieren und/oder wenn sonst negativ wirksame Umweltfaktoren sich gegenseitig in der Wirksamkeit abschwächen.

## Summary

This paper is a report of a two-year study of the competitive ability of the following 5 species: *Dactylis glomerata*, L.; *Trifolium pratense*, L.; *Anthriscus silvestris*, L.; *Ranunculus friesianus* (Jord). and *Taraxacum palustre* (Lyons).

Each sward is considered as a combination of two elements; in the iso-combination both elements belong to the same species; in the heterocombination two different species are involved. The five species were sown in the glasshouse in February 1965 and transplanted into the field in plots of  $96 \times 96$  cm in May 1965. In heterocombination the rows with the different species were alternating. The swards were cut three times ("3×") or six times ("6×") per year in 1966 and 1967. Each pure and mixed stand and cutting regime was replicated 4 times.

The capacity of adaptation of the partners was determined by the comparison between the heterocombination and the respective isocombination (relative plastic deviation or modification). Two comparisons were calculated:

- a) The effects of the partnership on the single element were considered as "single situation" ( $A b - A a$  and  $B a - B b$ );
- b) The effects of the partnership were considered as result of the association as a whole, i.e. "community status"  $[(A b + B a) - (A a + B b)]$ .

The nature of the mutual relationship was measured with the following 9 criteria

1. Total dry weight of the plant material above ground per  $m^2$  (MST)
2. Dry weight of the leaves per  $m^2$  (MSF)
3.  $MSR = MST - MSF$
4. Total dry weight of the above ground plant material per plant (MSP)
5. Plant population (DP)
6. Specific leaf area (SF)
7. Leaf area ratio (ST)
8. Leaf area index (IF)
9. Height of the plant (H)

The results can be summarized as follows:

1. The competition is defined by 6 single situations and derived from these 3 community status (Tab. 2). The results of the calculated situations and status were statistically verified with the t-test (see examples in Tab. 3a, 3b, 4 and 5 and Fig. 4).

2. The analysis of the observed situations with regard to MST and IF showed similar results (Tab. 7 and 9). *Dactylis* and *Trifolium* showed in most cases positive and their partners negative modifications. *Anthriscus*, *Ranunculus* and *Taraxacum* gave as a rule similar yields in the iso- as in the hetero combinations. Many single situations manifested themselves as neutralism and compensation at the community level. *Dactylis* and *Trifolium* only showed an increase of the yield in the hetero combinations, but this is not true for each of the possible combinations. The results of the modifications of MST are presented in Fig. 5 and 6 and Tab. 7 and 8.

3. Specific leaf area (SF), leaf area ratio (ST) and height of the plants (H) showed fewer relative plastic deviations compared with dry weight (MST) and leaf area index (IF). The light intensity in the swards modified SF, ST and H. In some associations one partner was influenced both in specific leaf area and in height of the plants, but the deviations may occur in the opposite direction.

4. The plastic modifications of the investigated species with regard to dry matter production, specific leaf area and leaf area index were related with algebraic signs. This rule is considered as biologically meaningful (Tab. 15 and 18).

5. Each species in monoculture showed a specific change of the plant population (Fig. 9). The effect of the cutting regime on plant density was greatest with *Trifolium* and *Taraxacum*.

The plant population varied little. The effect of competition in the "3 ×" treatment was detectable after the first cut 1966, *Trifolium* and his partners being the most affected species. In the six cut regime the influence on plant density was observed mainly in 1967 as in "3 ×" (Tab. 21a, 21b and 22).

6. The relative plasticity of a species is determined by the variation of dry matter production per unit area ( $MS/m^2$ ) and per plant ( $MS/pl.$ ). For both cutting regimes the following order of decreasing plasticity could be found (Tab. 23):

*Dactylis*>*Taraxacum*>*Ranunculus*>*Anthriscus*>*Trifolium*

7. The variance of the results (Tab. 24 and 25) is due primarily to the criterion considered, then to the species, the cutting regime and finally to the year.

8. The whole of the relationships between the studied criteria is expressed by their arrangement, calculated in the basis of correlations between all possible pairs of criteria (Tab. 27 and Fig. 10). Comparing the cutting regimes, it was found:

<i>Dactylis</i>	“3×”>“6×”
<i>Trifolium</i>	“6×”>“3×”
<i>Anthriscus</i>	“6×”>“3×”
<i>Ranunculus</i>	“3×”>“6×”
<i>Taraxacum</i>	“3×”≈“6×”

(Read: The observed relationships were for *Dactylis* more numerous and/or closer with “3×” than with “6×”, etc.)

The comparison between the species gives the following order of decreasing number and intensity of relationships:

“3×”: *Ranunculus*>*Dactylis*>*Trifolium*>*Anthriscus*

“6×”: *Ranunculus*>*Trifolium*≥*Dactylis*>*Anthriscus*

9. The behaviour of the species in heterocombination cannot be predicted from this in isocombination, because the possibilities for the manifestation of characters of each partner are specific for each association. It is suggested that the productivity of mixed association can be higher as these of pure stands if the partners are:

- complementing each other in time and space in the exploitation of the available environmental supply,
- positively modifying the growing conditions
- mutually reducing the effectiveness of unfavorable growing conditions.

## 6 Bibliographie

- Allard R.D. 1961. Relationship between genetic diversity and consistency of performance in different environments. *Crop Sci.*, 1, 127–133.
- et A.D. Bradshaw. 1964. Implications of genotype-environmental interactions in applied plant breeding. *Crop Sci.*, 4, 503–507.
- Andrewartha H.G. et L.C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Badoux S., H. Guyer et J. Lehmann. 1967. Rotkleesortenversuche 1964 bis 1966. *Mitt. Schweiz. Landw.* 15, 140–146.
- Baeumer K. 1964. Konkurrenz in Pflanzenbeständen als Problem der Pflanzenbauforschung. *Forschung und Beratung – Reihe B*, Heft 10, 99–123.
- Berry G. 1967. A mathematical model relating plant yield with arrangement for regular spaced-crops. *Biometrics*, 23, 505–516.
- Birch L.C. 1957. The meaning of competition. *Amer. Natur.*, 91, 5–18.
- Black J.N. 1957. Seed size as a factor in the growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) under spaced and sward conditions. *Aust. J. Agric. Res.*, 8, 335–351.
- 1958. Competition between plants of different initial seed size in swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) with particular reference to leaf area and the light microclimate. *Aust. J. Agric. Res.*, 9, 299–318.
- Blackman G.E. et G.L. Wilson. 1951a. Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. VI. The constancy for different species of logarithmic relationship between net assimilation rate and light intensity and its ecological significance. *Ann. Bot.*, 15, 63–94.
- 1951b. Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. VII. An analysis of the differential effect of light intensity on the net assimilation, leaf area ratio, and relative growth rate of different species. *Ann. Bot.*, 15, 373–408.
- 1954. Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. IX. Adaptive changes in the vegetative growth and development of *Helianthus annuus* L. induced by an alteration in light level. *Ann. Bot.*, 18, 71–94.
- Bleasdale J.K.A. 1960. Studies on plant competition. In: Harper, J.L. (Ed). *The biology of weeds*. Blackwell Sci. Publ., Ltd., 133–142. Oxford.
- et J.A. Nelder. 1960. Plant population and crop yield, *Nature* 188, 342.
- Bolz G. 1968. Über den Einfluss der Nachbarpflanzen auf den Ertrag bei Zuckerrüben. *Z. Pflanzenzüchtg.* 59, 171–190.
- Bornkamm R. 1962. Über die Rolle der Durchdringungsgeschwindigkeit bei Klein-Sukzessionen. Veröff. Geobot. Inst. der ETH, Stiftung Rübel 33, 16–26.
- 1963. Erscheinungen der Konkurrenz zwischen höheren Pflanzen und ihre begriffliche Fassung. Veröff. Geobot. Inst. der ETH, Stiftung Rübel, 34, 83–107.
- Braun-Blanquet J. 1964. *Pflanzensoziologie*. Springer-Verlag, Wien-New York.
- Caputa J. 1948. Untersuchungen über die Entwicklung einiger Gräser und Kleearten in Reinsaat und Mischung. Diss. ETH Zürich.
- Carmer S.G. et J.A. Jackobs. 1965. An experimental model for predicting optimum plant density and maximum corn yield. *Agron. Jour.* 57, 241–244.
- Chalbi N. 1967a. La compétition entre génotypes et ses effets sur les caractères quantitatifs de la luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, 17, 67–82.
- 1967b. Biométrie et analyse quantitative de la compétition entre génotypes chez la luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, 17, 119–158.
- 1969. Contribution à l'étude des phénomènes d'interaction biologique entre génotypes en association et leur interprétation biométrique. Thèse Doc. Faculté des Sciences, Paris.
- Chippindale H.G. 1932. The operation of interspecific competition in causing delayed growth of grasses. *Ann. Appl. Biol.*, 19, 221–242.
- Christian C.S. et S.G. Gray. 1941. Interplant competition in mixed population and its relation to a single plant selection. *Jour. Austr. Council Sci. Ind. Res.*, 14, 59–68.
- Clements F.E., J.E. Weaver et H.C. Hanson. 1929. Plant competition. Carnegie Inst. Washington, Publ. 398.
- Daget P. 1970. Analyse de la dispersion spécifique dans les formations herbacées. V<sup>e</sup> Colloque d'écologie, Paris.
- et J. Poissonet. 1970. Distributions des fréquences spécifiques dans les phytocénoses herbacées en déséquilibre. V<sup>e</sup> Colloque d'écologie, Paris.

- Darwin C. 1859 (1958). Cité par R. Bornkamm. 1963.
- Davidson J. L. et C. M. Donald. 1958. The growth of swards of subterranean clover with particular reference to leaf area. *Aust. J. Agric. Res.*, 9, 53–73.
- Demarly Y., P. Guy et M. T. Chesneaux. 1964. Analyses préliminaires de la compétition chez les luzernes. *Ann. Amélior. Plantes*, 14, 131–155.
- Donald C. M. 1951. Competition among pasture plants. I. Intra-specific competition among annual pasture plants. *Austr. J. Agric. Res.*, 2, 355–376.
- 1954. Competition among pasture plants. II. The influence of density on flowering and seed production in annual pasture plants. *Austr. J. Agric. Res.*, 5, 585–597.
- 1963. Competition among crop and pasture plants. *Adv. in Agron.*, 15, 1–118.
- Eberhart S. A., L. H. Penny et G. F. Sprague. 1964. Intra-plot competition among maize single crosses. *Crop Sci.*, 4, 467–471.
- et W. A. Russel. 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sci.*, 6, 36–40.
- Ellenberg H. 1952a. Physiologisches und ökologisches Verhalten der selben Pflanzenarten. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 65, 350–361.
- 1952b. Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- 1956. Einführung in die Phytologie. Bd. IV. Grundlagen der Vegetationsgliederung. I. Teil. Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde, S. 115. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- 1963. Einführung in die Phytologie. Bd. IV. Grundlagen der Vegetationsgliederung. II. Teil. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- England F. J. W. 1965. Interactions in mixtures of herbage grasses. *Scott. Pl. Breed. St. Rec.* 125–149.
- 1968. Competition in mixtures of herbage grasses. *J. appl. Ecol.*, 5, 227–242.
- Gallais A. 1970. Application d'un modèle d'analyse des relations d'associations binaires. Ve Colloque d'écologie, Paris.
- Garwood E. A. 1967. Seasonal variation in appearance and growth of grass roots. *J. Brit. Grassl. Soc.*, 22, 121–130.
- Gause G. F. 1934. The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Grümmer G. 1961. The role of toxic substances in the interrelationships between higher plants. In: Mechanisms in biological competition. *Symp. Soc. Experim. Biol.* 15, 219–228. Cambridge.
- Guilliermond A. et G. Mangenot. 1960. Précis de biologie végétale, 320–321. Masson et Cie, Paris.
- Gustafsson A. 1951. Mutations, environment and evolution. *Cold Spring Harb. Symp. Quant Biol.*, 16, 263–281.
- Hanson W. D., C. A. Brim et K. Hinson. 1961. Design and analysis of competition with an application to field plot competition in soybean. *Crop Sci.*, 1, 255–258.
- Harper J. L. 1960. Factors controlling plant numbers, in: J. L. Harper (Ed). The biology of weeds. Blackwell Sci. Publ., Ltd., 119–132. Oxford.
- 1961. Approaches to the study of plant competition. In: Mechanisms in biological competition. *Symp. Soc. Experim. Biol.*, 15, 1–39, Cambridge.
- 1964. The nature and consequence of interference among plants. Genetics to day, Proc. 11<sup>th</sup> Int. Cong. Genetics, 2, 465–482.
- 1967. A darwinian approach to plant ecology. *J. appl. Ecol.*, 4, 267–290.
- Helgason S. B. et F. S. Chebib. 1961. A mathematical interpretation of interplant competition effects. *Stat. Gen. and Plant Breed., Nat. Acad. Sci. Nat. Res. Coun.*, Publ. 982, 535–545. Washington D.C.
- Hinson K. et W. D. Hanson. 1962. Competition studies in soybean. *Crop Sci.*, 2, 117–123.
- Hofer H. 1970. Über die Zusammenhänge zwischen Düngung und Konkurrenzfähigkeit ausgewählter Naturwiesenpflanzen. Diss. ETH Zürich.
- Holliday R. 1960. Plant population and crop yield. *Nature*, 186, 22–24.
- Horber F. 1971. Über die Entwicklung, den Protoanemoningehalt und die Bekämpfung des scharfen Hahnenfusses (*Ranunculus frieseanus*, Jord.). Diss. ETH Zürich.
- Huffaker C. B. 1966. A note on competition. *Hilgardia*, 37, 563–567.
- Jacquard P. 1968a. Manifestation et nature des relations sociales chez les végétaux supérieurs. *Oecol. Planta*, 3, 137–168.
- 1968b. Etude des relations sociales dans les peuplements végétaux: Cas particulier de quelques graminées et légumineuses pluriannuelles. Thèse Doc., Faculté des Sciences, Montpellier.
- 1970. La notion de relations sociales dans le domaine végétal. Ve Colloque d'écologie, Paris.

- et J.-L. Arnault. 1969. Aspects biologiques de la compétition et implications agronomiques. C. R. Colloque d'écologie, Lusignan.
- Jenkins H. V. 1959. An airflow planimeter for measuring the area of detached leaves. Plant. Physiol., 34, 532–536.
- Kira T., H. Ogawa et N. Sakszoki. 1953. Intraspecific competition among higher plants. I. Competition–yield–density relationships in regularly dispersed plants. J. Inst. Polytech. Osaka Cy. University. Ser. D., 7, 73–94.
- Knapp R. 1967. Experimentelle Soziologie und gegenseitige Beeinflussung der Pflanzen. 15–30. Eugen Ulmer, 2. Aufl., Stuttgart.
- Kolb F. 1962. Experimentelle Untersuchungen zur gegenseitigen Beeinflussung von Kulturpflanzen und Unkräutern. Z. Acker- u. Pflanzenbau, 115, 375–406.
- Künzli W. 1967. Über die Wirkung von Hof- und Handelsdüngern auf Pflanzenbestand, Ertrag und Futterqualität der Fromentalwiese. Diss. ETH Zürich. Schweiz. Landw. Forschung, 6, 34–130.
- Lampeter W. 1959/60. Gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen in bezug auf Spross- und Wurzelwachstum, Mineralstoffgehalt und Wasserverbrauch – untersucht an einigen wirtschaftlich wichtigen Futterpflanzen. Wiss. Zeitschr. Univ. Leipzig. Math-Nat., 9, 611–722.
- Lawson E. H. et R. C. Rossiter. 1958. The influence of seed size and seeding rate on the growth of two strains of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). Aust. J. Agric. Res., 9, 286–298.
- Lehmann J. 1968. Der Ertragsaufbau von Beständen des Knaulgrases (*Dactylis glomerata* L.) in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen und vom Schnittregime. Diss. ETH Zürich.
- Lieth H. 1960. Patterns of change within grassland communities. In J. L. Harper (Ed). The biology of weeds. Blackwell Sci. Publ., Ltd., 27–39, Oxford.
- Linder A. 1969. Planen und Auswerten von Versuchen. Birkhäuser-Verlag, Basel und Stuttgart.
- McGilchrist C. A. 1965. Analysis of competition experiments. Biometrics, 21, 975–985.
- Mather K. 1961. Competition and co-operation. In: Mechanisms in biological competition. Symp. Soc. Experim. Biol., 15, 264–281. Cambridge.
- Mead R. 1967. A mathematical model for the estimation of interplant competition. Biometrics 23, 189–205.
- 1968. Measurement of competition between individual plants in a population. Jour. Ecol., 56, 35–46.
- Milne A. 1961. Definition of competition among animals. In: Mechanisms in biological competition. Symp. Soc. Experim. Biol., 15, 40–61. Cambridge.
- Milthorpe F. L. 1961. The nature and analysis of competition between plants of different species. In: Mechanisms in biological competition. Symp. Soc. Experim. Biol., 15, 330–335. Cambridge.
- Montgomery E. G. 1912. Competition in cereals. Nebraska Agric. Exp. Sta. Bull., 127, 1–61.
- Nösberger J. 1964. Blattfläche und Trockensubstanzproduktion von Kleebeständen in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen. Diss. ETH Zürich. Ber. Schw. Bot. Ges., 74, 107–164.
- Nüesch B. E. 1960. Untersuchungen an Rotklee-Populationen im Hinblick auf die züchterische Verbesserung des Mattenklee. Landw. Jahrb. Schweiz, 74, 301.
- Nultsch W. 1968. Allgemeine Botanik, 323–326. Georg Thieme, Stuttgart.
- Oka H. I. 1960. Variation in competitive ability among rice varieties (Phylogenetic differentiation in cultivated rice XIX). Japan J. Breed., 10, 61–68.
- Osman A. 1971. Seasonal pattern of root activity of *Dactylis glomerata* L., and *Ranunculus frieseanus* Jord. grown in mono- and mixed culture, measured by using  $P^{32}$ . Diss. ETH Zürich.
- Pohjakallio O. 1954. On the effect of light conditions on the dry matter yield, dry matter content and root – top ratio of certain cultivated plants. Acta Agriculturae Scandinavica, IV: II 289–301.
- Quartier C. et J.-L. Fallet. 1967/68. Influence de la date de première coupe sur le développement de l'anthrisque des bois (*Anthriscus silvestris* L.). Travaux de semestre EPF, Zurich. Non publiés.
- Risser P. G. 1969. Competitive relationships among herbaceous grassland plants. Bot. Rev., 35, 251–284.
- Rouge H. 1967. Etude sur la concurrence entre des espèces végétales cultivées en mélange. Travail de diplôme EPF, Zurich. Non publié.
- Sakai K. 1955. Competition in plants and its relation to selection. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 20, 137–157.

- 1957. Studies on competition in plants. VII. Effect on competition of a varying number of competing and non-competing individuals. *J. Genet.*, *55*, 227–234.
- 1961. Competitive ability in plants: its inheritance and some related problems. In: Mechanisms in biological competition. *Symp. Soc. Experim. Biol.*, *15*, 245–263. Cambridge.
- Shinosaki K. et T. Kira. 1956. Intraspecific competition among higher plants. VII. Logistic theory of the C-D effect. *Jour. Inst. Polytech., Osaka Cy. University. Ser. D.* *7*, 35–72.
- Simmonds N. W. 1962. Variability in crop plants, its use and conservation. *Biol. Rev.*, *37*, 442–465,
- Singh K. D. 1967. Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. III. Monte-Carlo-Methode über den Einfluss der Konkurrenz zwischen Genotypen auf die Voraussage des Ausleseerfolgs. *Z. Pflanzenzüchtg.*, *57*, 189–253.
- Stern K. 1965. Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Peanzenbeständen. I. Ein Modell für Konkurrenz zwischen Genotypen. *Silvae Genetica*, *14*, 87–90.
- Tadmor N., M. Evenari et J. Katznelson. 1968. Seeding annuals and perennials in natural desert range. *Jour. Range Mangt.*, *21*, 330–331.
- Thöni E. 1964. Über den Einfluss von Düngung und Schnitthäufigkeit auf den Pflanzenbestand und den Mineralstoffgehalt des Ertrages einer feuchten Fromentalwiese. Diss. ETH Zürich.
- Ueno M. et K. Yoshihara. 1967. Spring and summer root growth of some temperate-region grasses and summer root growth of tropical grasses. *J. Brit. Grassl. Soc.*, *22*, 148–152.
- Vries De D. M. et G. C. Ennik. 1953. Dominancy and dominance communities. *Acta Bot. Neerl.* *1*, 500–505.
- Walter H. 1960. Einführung in die Phytologie. Bd. III. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. I. Teil Standortlehre. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Weaver J. E. et F. E. Clements. 1938. Plant Ecology. McGraw-Hill Company, New York.
- Webb L. T., J. G. Tracey et K. P. Haydock. 1967. A factor toxic to seedlings of same species associated with living roots of non-gregarious subtropical tree *Grevillea robusta*. *J. Appl. Ecol.* *4*, 13–26.
- Welbank P. J. 1960. Toxin production from *Agropyron repens* L. In: J. L. Harper (Ed). The biology of weeds. Blackwell Sci. Publ., Ltd., 158–166, Oxford.
- Wiebe G. A., F. C. Petr et H. Stevens. 1961. Interplant competition between barley genotypes. *Symp. Stat. Gen. and Plant Breed.*, Nat. Acad. Sci., Nat. Res. Coun., Publ. 982, 546–557. Washington D.C.
- Williams E. B. 1962. The analysis of competition experiments. *Austr. J. Biol. Sci.*, *15*, 509–525.
- Winiger F. 1968. Studien über den Ertragsaufbau einer Naturwiese in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen. Diss. ETH Zürich.
- Wit de C. T. 1960. On competition. *Verslagen van landbouwk. Onderz.*, *66*, 8, 1–82.
- Yamada T. et S. Horiuchi. 1960. On the bias of quantitative characters and the change of their distribution in a population due to interplant competition. 8<sup>th</sup> Internat. Grassland Cong. 297–301. Reading.

Zurich, le 27 janvier 1971

Jean-Marc Besson  
Institut für Pflanzenbau der ETH Zürich  
Universitätstrasse 2  
8006 Zürich