



MACROFILME N°

00060

Ministère de l'Agriculture
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
CENTRE NATIONAL DE
DOCUMENTATION AGRICOLE
TUNIS

الجمهورية التونسية
وزارة الزراعة

المركز القومي
للتوثيق الزراعي
تونس

F 1

000 60

**ANNALES
DE L'INSTITUT NATIONAL
DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
DE TUNISIE**

N. Chalbi

**Etude des Phénomènes d'Interaction Biologique
entre Géotypes en Association
et Interprétation Biométrique**

IMP. OFFICIELLS - TUNIS

Vol. 45 - Fasc. 2



204 P. - 1972

INRAT — ARIANA (Tunisie)

CNDR / FN - Accus - No - 00060

N. Chalbi

**ETUDE DES PHENOMENES D'INTERACTION BIOLOGIQUE
ENTRE GENOTYPES EN ASSOCIATION
ET INTERPRETATION BIOMETRIQUE**

SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS	
INTRODUCTION	
PREMIERE PARTIE	
ETUDE DES PROBLEMES POSES PAR L'ASSOCIATION DE POPULATIONS VEGETALES GENETIQUEMENT CARACTERISEES	
I. LES RELATIONS ENTRE LA PLANTE ET L'ENVIRONNEMENT EFFECTIF	9
A. — Les composantes de l'environnement effectif .	10
B. — Les problèmes posés par les relations entre la plante et l'environnement effectif	14
C. — Conclusion	17

II. *LES DONNEES ACTUELLES SUR LA COMPETITION ENTRE GENOTYPES*

A. — Définition et Lois essentielles de la compétition	18
B. — Considérations sur le mécanisme et les modalités de la compétition entre génotypes	19
C. — L'aptitude à la compétition	27
D. — Intensité de la compétition	38
E. — La compétition et son importance évolutive ..	41

III. *CONSIDERATIONS GENERALES ET METHODOLOGIQUES SUR LES INTERACTIONS BIOLOGIQUES DANS LES ASSOCIATIONS*

A. — Insuffisance de l'hypothèse de la concurrence	44
B. — Aspects quantitatifs des interactions biologiques entre génotypes	47
C. — Les méthodes d'études et la recherche des paramètres	53

DEUXIEME PARTIE

ETUDE ANALYTIQUE ET SYNTHETIQUE
DES INTERACTIONS BIOLOGIQUES
ENTRE GENOTYPES CHEZ LA LUZERNE

I. *ETUDE ANALYTIQUE DES EFFETS ENTRE GENOTYPES EN ASSOCIATION*

A. — Matériel et méthodes utilisés	60
B. — Les principaux résultats observés sur les moyennes dans les associations	64
C. — Indications sur quelques caractéristiques individuelles dans les associations	77
D. — Influence de la densité sur quelques caractéristiques individuelles d'une structure en parcelle pure	95
E. — Conclusion à l'étude analytique	105

Pages		Pages
	II. SIGNIFICATIONS ET IMPORTANCE BIOLOGIQUES DES INTERACTIONS ENTRE GENOTYPES EN ASSO- CIATION	
18	A. — Considérations sur les fondements de l'expres- sion phénotypique de l'agressivité dans les associations	107
19		
27	B. — Signification des interactions biologiques	137
38		
41		
	TROISIEME PARTIE	
	MISE EN EVIDENCE DES ASPECTS GENETIQUES IMPLIQUES ET LEUR INTERPRERATION BIOMETRIQUE	
44	I. STABILITE DES INTERACTIONS BIOLOGIQUES DANS LES ASSOCIATIONS DE STRUCTURES GENO- TYPIQUES	
47	A. — Objet et méthodologie	144
53	B. — Analyse de l'action du milieu sur les « effets dépressifs »	145
	C. — Analyse de l'action du milieu sur les « effets améliorants »	151
	D. — Conclusions	162
	II. APPROCHE BIOMETRIQUE DES INTERACTIONS BIOLOGIQUES ENTRE GENOTYPES EN ASSOCIA- TION	
	A. — Introduction	162
60	B. — Définitions et intérêt du modèle	163
	C. — Le modèle mathématique d'analyse	170
64	D. — Application à l'étude de deux caractères dans l'association de génotypes chez la luzerne	175
77	E. — Discussion des résultats et conclusions	180
	III. DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION	183
95		
105	RESUME - ABSTRACT	189
	BIBLIOGRAPHIE	

AVANT-PROPOS

C'est M. le Professeur Demarly qui m'a invité aimablement à étudier ce problème auquel il s'était déjà intéressé lui-même et m'en a confié la réalisation des recherches. Malgré ses charges nombreuses et importantes, il a suivi avec beaucoup d'intérêt la progression de ces travaux et multiplié les encouragements. Je ne saurais exprimer combien ma respectueuse reconnaissance envers lui est grande.

Je remercie également M. le Professeur Teissier qui n'a jamais hésité à consacrer beaucoup de son temps pour discuter de ce travail.

Mes remerciements vont particulièrement à M. Lamotte. Qu'il puisse trouver ici l'expression de ma profonde reconnaissance à la fois pour l'accueil qu'il m'a ménagé dans son Laboratoire à l'Ecole Normale Supérieure et l'intérêt qu'il m'a témoigné.

Le travail exposé dans ce texte est le résultat de recherches effectuées depuis 1965, d'abord à la Station d'Amélioration des Plantes de Lusignan, Institut National de la Recherche Agronomique, en France, où l'expérimentation et une grande partie ont pu être réalisées dans une équipe scientifique, technique et administrative qui, de par les moyens nécessaires mis à ma disposition et une amitié sans cesse témoignée, a créé les conditions encourageantes pour la réalisation de ce travail. C'est ensuite à l'Ecole Normale Supérieure, au Laboratoire de Zoologie, à Paris, que ce travail a été achevé, grâce à l'accueil amical et l'aide constante et fructueuse que j'y ai rencontrés. Soucieux de ne faire aucun oubli, j'exprime à tous ceux qui ont contribué à la réalisation de ce travail, ma profonde gratitude.

Je remercie M. le Professeur K.I. Sakai, de l'Institut National de Génétique de Misima, au Japon, M. T. Yamada, de l'Institut des Sciences Agricoles de Chiba, également au Japon, pour leur bienveillance et les documents nombreux qu'ils ont mis à ma disposition. Je remercie également M. M. Ito, Assistant à l'Université de Nogoya, de passage en France, et dont l'aide a été précieuse pour analyser les documents rédigés en japonais.

Je remercie finalement Mmes Braconnier et Rameau de tout le soin qu'elles ont apporté dans la mise en page et la présentation définitive du texte.

Ecole Normale Supérieure

Laboratoire de Zoologie

Juin 1969

m
ch
qu
ca
so
qu

m
co
co
su
ain
me
ou

est
de
à u
à u

par
dire
La
inte
dan
d'u

1
2
sen

N. Chalbi¹

**ETUDE DES PHENOMENES D'INTERACTION BIOLOGIQUE
ENTRE GENOTYPES EN ASSOCIATION
ET INTERPRETATION BIOMETRIQUE²**

INTRODUCTION

Le développement d'une plante et l'importance de ses performances au niveau d'un rendement dépendent généralement de la richesse et de la composition du milieu extérieur où elle se trouve et qui est son environnement général. Mais dans la presque totalité des cas, les individus appartenant à une espèce végétale utile donnée, sont amenés à produire en condition de peuplement dense ; il est rare que l'individu soit isolé.

L'effet d'un individu sur un autre, placés tous les deux dans un même environnement physique, se présente au niveau de chacun d'eux, comme une composante biologique de l'environnement général. Les conséquences de ces rapports peuvent être de nature très variée, tant sur l'individu que sur l'ensemble de la population d'individus. C'est ainsi qu'on peut lire à ce propos qu'« il existe donc, entre les organismes des interactions dont la nature peut être : favorable, défavorable, ou indifférente ».

Tout jugement sur la croissance et les performances d'un individu est donc affecté d'un « effet-population », en raison particulièrement de la « contrainte » imposée à l'individu du fait de son appartenance à un groupe. On a souvent identifié les rapports entre de tels individus à une « compétition » pour les facteurs physiques du milieu.

Un aspect de cette compétition chez les végétaux, et qui passe parfois inaperçu est celui qui existe à l'intérieur d'une espèce, c'est à dire entre les différents géotypes que peut comprendre cette espèce. La littérature scientifique montre que ce phénomène de compétition intergénotypique a déjà suscité de nombreux travaux de recherche, dans des voies très diverses. Il apparaît ainsi comme un phénomène d'une complexité notable. C'est ainsi que, lorsque ce phénomène est

1. Professeur à la Faculté des Sciences de Tunis.

2. Ce travail a fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences, présentée en France et enregistrée au CNRS sous le N° A.O. = 3-08.

généralisé à une espèce donnée, le terme « compétition entre génotypes » peut avoir une signification particulière. Il désigne alors l'ensemble des interférences biologiques entre individus de génotypes différents, appartenant à une même population et amenés à coexister dans une certaine aire limitée.

Le terme « génotype » est utilisé ici dans un sens large. Il désigne en fait des structures génotypiques, c'est à dire des populations ayant une base génétique suffisamment étroite, et sont donc génétiquement caractérisées. L'effet de la compétition sur un caractère quantitatif d'un tel génotype peut être mesuré, moyennant une certaine méthodologie appropriée, sur des modifications du phénotype (plastiques).

Le lecteur pourrait se demander ici, à juste titre, si de telles modifications plastiques ne sont pas tout simplement dues à des actions (biologiques) particulières aux conditions des rencontres, ou si, à l'opposé de cela, elles ne relèvent pas l'expression stable et caractéristique d'une structure génotypique en cause. Comme nous le verrons, nous possédons actuellement un certain nombre de résultats qui semblent en faveur de la seconde hypothèse.

Nous avons, en effet, entrepris un certain nombre d'expériences à la Station d'Amélioration des Plantes de Lusignan, réalisées sur des variétés ou génotypes de luzerne, de structure génétique connue. Nous nous proposons d'en présenter ici les éléments essentiels. L'interprétation de ces résultats a nécessité un effort de documentation très important. Afin de donner à l'ensemble de ce travail la cohérence nécessaire à sa compréhension, nous avons choisi d'approfondir successivement différents chapitres réunis selon les trois parties suivantes :

Première partie : Etude des problèmes posés par l'association de populations végétales génétiquement caractérisées.

Deuxième partie : Etude analytique et synthétique des interactions biologiques entre génotypes chez la luzerne.

Troisième partie : Mise en évidence des aspects génétiques impliqués et leur interprétation.

Il ne faut pas chercher à trouver dans cet exposé une étude très en détail de tout le volume expérimental entrepris. Quelques aspects complémentaires seront présentés ailleurs.

généralisé à une espèce donnée, le terme « compétition entre génotypes » peut avoir une signification particulière. Il désigne alors l'ensemble des interférences biologiques entre individus de génotypes différents, appartenant à une même population et amenés à coexister dans une certaine aire limitée.

Le terme « génotype » est utilisé ici dans un sens large. Il désigne en fait des structures génotypiques, c'est à dire des populations ayant une base génétique suffisamment étroite, et sont donc génétiquement caractérisées. L'effet de la compétition sur un caractère quantitatif d'un tel génotype peut être mesuré, moyennant une certaine méthodologie appropriée, sur des modifications du phénotype (plastiques).

Le lecteur pourrait se demander ici, à juste titre, si de telles modifications plastiques ne sont pas tout simplement dues à des actions (biologiques) particulières aux conditions des rencontres, ou si, à l'opposé de cela, elles ne relèvent pas l'expression stable et caractéristique d'une structure génotypique en cause. Comme nous le verrons, nous possédons actuellement un certain nombre de résultats qui semblent en faveur de la seconde hypothèse.

Nous avons, en effet, entrepris un certain nombre d'expériences à la Station d'Amélioration des Plantes de Lusignan, réalisées sur des variétés ou génotypes de luzerne, de structure génétique connue. Nous nous proposons d'en présenter ici les éléments essentiels. L'interprétation de ces résultats a nécessité un effort de documentation très important. Afin de donner à l'ensemble de ce travail la cohérence nécessaire à sa compréhension, nous avons choisi d'approfondir successivement différents chapitres réunis selon les trois parties suivantes :

Première partie : Etude des problèmes posés par l'association de populations végétales génétiquement caractérisées.

Deuxième partie : Etude analytique et synthétique des interactions biologiques entre génotypes chez la luzerne.

Troisième partie : Mise en évidence des aspects génétiques impliqués et leur interprétation.

Il ne faut pas chercher à trouver dans cet exposé une étude *très* en détail de tout le volume expérimental entrepris. Quelques aspects complémentaires seront présentés ailleurs.

PREMIERE PARTIE

ETUDE DES PROBLEMES POSES PAR L'ASSOCIATION DE POPULATIONS VEGETALES GENETIQUEMENT CARACTERISEES

Dans cette première partie nous allons aborder, et uniquement sous la forme d'une étude bibliographique, une mise au point sur quelques questions essentielles, dont :

- Les problèmes posés par les relations entre l'individu et le milieu complexe où il se trouve.
- La notion d'« aptitude à la compétition » d'un génotype en tant que caractéristique du comportement du génotype en association avec d'autres.
- Les idées actuelles sur cette caractéristique génotypique.
- Les aspects impliqués par la méthodologie.

I. — LES RELATIONS ENTRE LA PLANTE ET L'ENVIRONNEMENT EFFECTIF.

Un fait communément établi aussi bien chez les végétaux que chez les animaux est que l'appréciation de la valeur génotypique d'un individu et son utilisation éventuelle dans la recherche d'un progrès économique dépendent étroitement, dans la majorité des cas, des données de l'environnement.

Un souci important du généticien qui effectue une sélection pour les caractères quantitatifs, consiste à estimer la variation due à l'environnement et à la distinguer chaque fois que celà est possible de la

fluctuation imputable à l'information génétique. La meilleure situation est celle où on arrive à réduire au minimum la première afin de pouvoir mesurer avec davantage d'efficacité la seconde. Cette tâche demeure difficile.

En premier lieu, la notion d'environnement ou milieu nous semble mériter quelques précisions car elle englobe un ensemble très vaste de choses diversifiées, si on en juge par la conclusion de Th. Dobzhansky (1957) : « l'environnement pourrait dans une certaine mesure être tout ce que l'organisme choisit de considérer comme tel ! ».

Cet aspect de l'environnement prend à nos yeux une très grande importance quand on considère que les plantes forment dans la plupart des cas des communautés végétales denses. La croissance de chaque individu et les activités qu'il développe se trouvent entachées d'un « effet population » dû aux relations existantes entre individus au sein de chaque communauté et dont la nature biologique est aussi variée qu'imprécise, ainsi la compétition, les échanges divers, les effets de stimulation et d'entraide, le parasitisme, etc... C'est ce que souligne J.B.S. Haldane quand il dit : « *Il est absurde de croire qu'il y a un génotype idéalement adapté, il faut toujours envisager un ensemble de génotypes* ».

Ces questions ont été largement commentées aussi bien à propos des végétaux que des animaux et les opinions à ce sujet diffèrent parfois fondamentalement selon que l'on s'intéresse aux aspects génétiques, écologiques ou évolutifs, comme nous en reparlerons plus loin. Une étude biométrique de la relation entre deux organismes ou groupes d'organismes nécessite quelques précisions sur :

- la notion d'environnement effectif d'un organisme.
- les relations entre la plante et le milieu.

A. LES COMPOSANTES DE L'ENVIRONNEMENT EFFECTIF

1. RELATIONS ENTRE LA PLANTE ET L'ENVIRONNEMENT PHYSIQUE

Le milieu extérieur où se développe une plante est d'une nature complexe. Il intervient sur la croissance et la multiplication de l'individu par l'apport de ses facteurs dont nous citons entre autres, dans un premier temps, l'eau, la lumière, les éléments nutritifs, la tempé-

rature, la nature physique du sol, l'espace, le vent, etc... Malgré cette complexité, il est d'une pratique courante que le milieu soit considéré comme une entité homogène donnée, pouvant éventuellement différer d'un autre. En effet, il paraît évident que ce qui intéresse l'individu en place, c'est surtout la nature de la distribution de ce milieu, c'est à dire à la fois la quantité disponible et l'harmonie de sa composition en facteurs physiques. L'individu s'y développe et réalise une expression phénotypique particulière.

Il arrive souvent que ce même individu réalise dans un autre milieu la même expression phénotypique ou bien une expression qui diffère tout à fait de la première par une ou plusieurs de ses caractéristiques. On parle alors de « plasticité phénotypique », terme utilisé par A.D. Bradshaw (1965), pour désigner la réponse d'un génotype lorsque son expression est modifiée par l'influence du milieu. On s'accorde à penser que la réponse est à son origine de nature biochimique et physiologique et conduit finalement selon les cas à une modification observable du phénotype ayant un caractère irréversible et persistant.

Des deux conceptions formulées par I.M. Lerner (1954) et R.C. Lewontin (1957) à propos de l'homéostasie, et qui restent cependant très voisines tant qu'il ne s'agit que de l'individu, il faut retenir une signification pratique, c'est à dire la possibilité pour un individu doué de ce pouvoir de maintenir malgré la variation du milieu, une activité physiologique ou une expression phénotypique adaptées. De nombreux travaux ont montré qu'il existe une relation importante entre la structure génotypique de l'individu et l'interaction « génotype x milieu » qui peut avoir lieu. C'est ainsi que la qualité particulière d'un enzyme confère au génotype malgré la diversité des milieux une stabilité appréciable de la réponse. C'est ce qu'ont mis en évidence B. Griffing et J. Langridge (1963) et J. Langridge (1959) sur *Arabidopsis thaliana* où les hybrides, hétérozygotes, s'avèrent meilleurs en moyenne que leurs parents homozygotes à température élevée. La combinaison dans l'hybride d'allèles provenant de souches parentales différentes permettrait ainsi la production d'enzymes thermostables, ce qui n'est pas le cas chez les parents.

L'effet de modification de l'individu par le milieu prend sur le plan pratique une importance toute particulière lorsqu'il s'agit, l'appréciation étant faite sur un produit final, le rendement par exemple, de donner un ordre de classement à plusieurs génotypes testés dans

différents milieux. Les relations entre plante et environnement peuvent se traduire par une interaction du génotype avec le milieu. Certaines, inhérentes à l'utilisation du matériel végétal dans des conditions contrôlées par l'expérimentateur, peuvent être dans une certaine mesure prévisibles, alors que d'autres, relatives par exemple aux fluctuations bioclimatologiques d'une année à l'autre, sont imprévisibles. Quelques unes de ces interactions sont discutées par R.W. Allard et D. Bradshaw (1964).

De ces quelques considérations sur les relations entre l'individu et le milieu physique, il faut finalement retenir que l'appréciation n'est pas toujours aisée. L'action du milieu n'intervient pas uniquement sous la forme d'effets directs décelables. L'interaction entre la nature génotypique et la qualité du milieu physique peut être imprévisible et difficile à interpréter.

2. RELATIONS ENTRE LA PLANTE ET L'ENVIRONNEMENT BIOLOGIQUE

a. — La composante biologique.

Dans la majeure partie des cas, une espèce végétale utile est amenée à se développer et à produire en conditions de peuplement plus ou moins dense, bien que la sélection, à la base, ait pu se faire sur la plante isolée. Chaque plante individuelle qui prospecte un élément du milieu physique extérieur voit son comportement soumis à une contrainte due à l'existence dans ce milieu d'une ou plusieurs plantes voisines ayant chacune son activité propre dans ce même milieu. « Contrainte » est ici synonyme de « dépendance » ou « absence de liberté ».

Chaque voisin ou compétiteur (nous reviendrons sur le sens à donner à ce concept) doit être considéré comme une partie de l'environnement et son action sur la plante observée comme un effet de cet environnement particulier. Cette manière de voir a déjà été proposée par K. Mather (1961) : « en condition de compétition, chaque plante ou animal concurrent est considéré comme étant effectivement une partie de l'environnement de l'autre », ainsi que par H.G. André (1954) et par Th. Dobzhansky (1957). Sur un plan purement théorique, on pourrait à la limite penser que pour une population composée de N individus différents et lorsque seule cette composante biologique de l'environnement est considérée, on a N types différents.

d'environnements biologiques possibles en prenant à chaque fois l'ensemble des (N — 1) voisins pour chacun des individus.

L'environnement effectif d'un individu appartenant à l'association biologique que constitue une population comprend donc, outre une composante physique, une composante biologique qui, en raison des contraintes entre voisins, se manifeste par une action qu'on pourrait dans un premier temps appeler « effet de présence ».

Cette décomposition demeure valable lorsqu'il s'agit de l'environnement effectif d'un groupe d'individus pris dans une vaste communauté végétale constituée par une population, soit naturelle, soit expérimentale, composée de différents groupes d'individus, c'est-à-dire des espèces, des génotypes d'une même espèce, des lignées pures, etc.,

Elle demeure du reste valable, moyennant quelques précautions, pour certaines populations animales et c'est pourquoi, dans ce travail, nous citerons quelques exemples chaque fois qu'il sera jugé opportun.

b. Les effets de la composante biologique :

Deux aspects de cet « effet de présence » méritent une attention particulière.

« La plasticité phénotypique » :

L'action de cette composante biologique de l'environnement modifie l'expression phénotypique du voisin lorsque la contrainte est importante. Parallèlement à ce que nous avons déjà vu à propos de l'effet d'une variation du milieu physique, il s'agit là d'un second type d'action dont l'aboutissement se manifeste aussi par une « plasticité phénotypique ». Il n'est pas toujours aisé de distinguer entre les deux types de modifications en raison des difficultés d'expérimentation en vue d'isoler les causes. Nous avons pu cependant dans une expérience faite sur la luzerne et qui fera l'objet d'une description plus loin dans ce texte, mettre en évidence à l'aide de trois niveaux de fertilité du milieu nettement différenciés, l'existence de ces deux types de réponse :

- une modification plastique due à une variation dans la richesse du milieu.
- une modification plastique due à un « effet de présence ».

Effet de la composition de la population :

Une seconde conséquence a une importance évolutive pour l'environnement de la population. « L'effet de présence » peut entraîner pour les individus une limitation du pouvoir de multiplication et modifier la composition génétique de la population au fur et à mesure des générations. Ainsi, H.V. Harlan et M.L. Martini (1958), A. C. S. Suneson (1949) ont montré que dans une population d'épave composée de plusieurs génotypes, l'élimination de certains d'entre eux se fait au bout de quelques années. On sait par ailleurs, selon Y. Demarly (1958), puis Y. Demarly, P. Guy et M.T.H. Chesneau (1960), que chez la luzerne, semée normalement à 220 plantes/m², il se produit progressivement une régularisation du peuplement qui ramène au départ du deuxième printemps l'effectif à 100/m² sa densité initiale.

Dans tout autre domaine, R.C. Lewontin (1955) a montré que les caractères adaptatifs de certains génotypes de *Drosophila* sont favorisés par la présence dans le milieu de culture d'autres génotypes de la même espèce.

PROBLEMES POSES PAR LES RELATIONS ENTRE LA PLANTE ET L'ENVIRONNEMENT EFFECTIF

Il est tenté de se demander quelles sont les parts d'influence des caractères « plasticité phénotypique » déjà mentionnés et apportés par l'environnement et leur importance dans l'évolution de la composition d'une population ou leur utilisation dans un but économique. Cette question n'est pas aisée.

En ce qui concerne cette partition de l'environnement et de l'importance de sa composante biologique, il ressort que le comportement de vitalité ou d'une partie de l'effectif d'une population composée de plusieurs groupes différant les uns des autres suit les lois d'un phénomène biologique d'une nature complexe. Un premier aspect de telle situation montre qu'il s'agit vraisemblablement d'un phénomène mettant en cause :

- les potentialités individuelles à l'intérieur de chacun des groupes.
- la structure de leur distribution.

- Les « effets de présence » aussi bien à l'intérieur qu'entre les groupes.
- Leurs relations possibles avec les données du milieu.

L'approche d'un tel phénomène nécessite des études souvent difficiles, faisant appel à des dispositifs expérimentaux et des méthodes appropriés à chaque cas, de manière à pouvoir mettre en évidence les différents facteurs impliqués dans ce phénomène. De même, l'interprétation biologique nécessite parfois l'élaboration de modèles mathématiques d'analyse adaptés à chaque cas. On peut par exemple être amené, lorsque les actions au niveau de l'individu sont difficiles à déterminer, à rechercher des paramètres de nature statistique décrivant une caractéristique de l'ensemble d'un groupe, un génotype moyen par exemple, ou bien l'évolution de l'effectif de ce groupe dans le temps.

De nombreuses études ont abouti à identifier cet « effet de présence » à propos duquel nous n'avons fait jusqu'ici aucune hypothèse, à la recherche par plusieurs individus ou groupes d'individus des mêmes ressources d'un milieu commun. On a ainsi été souvent amené à parler de *compétition* et d'*effet de compétition*. Une des conséquences les plus remarquables de la compétition coïncide souvent avec des préjudices économiques au niveau des peuplements agronomiques. Cependant dans de nombreux cas, elle n'entraîne pas d'effets notables et on peut même aboutir à l'amélioration des rendements dans certains mélanges, N. Chalbi (1967) ; Sudodh Kumar Roy (1960).

Le concept de compétition a trouvé dans la littérature scientifique un usage largement répandu et parfois même abusif. L. C. Birch (1957) estime que « les significations attribuées à ce terme sont parfois si ambiguës qu'il a largement perdu de son utilité scientifique ». W.M. Malcolm (1966) préconise son utilisation quand il s'agit de décrire une « situation biologique » entre organismes. Il réserve le terme d'interaction à l'« effet » résultant d'une situation biologique donnée ; il dégage ainsi, de même qu'Odum (1959) les situations biologiques essentielles dont la compétition « sensu stricto », la neutralité, le mutualisme, la protocoopération etc... Partant d'un autre point de vue, K. Mather (1961), puis K. Mather et Patricia Coke (1962) estiment que : « la compétition est un agent, sûrement l'un des principaux de la sélection naturelle ». K.I. Sakai (1955) écrit à ce sujet : « ... dans un sens très large, il comprend toutes les interactions biologiques entre les organismes qui coexistent dans une aire limitée... ». Cette diversité consi-

dérable de significations attribuées à ce terme trouve cependant sa justification dans la multitude des aspects qui ont été abordés dans l'étude des communautés, qu'elles soient végétales ou animales.

Comme il semble évident que la nature des interactions biologiques dépende des natures biologiques en présence, il est bon maintenant de revenir sur la composition de l'environnement effectif et de pousser la partition en disant que ce dernier comprend en définitive :

A — Les données du milieu physique.

B — Le nombre de plantes de la même espèce soit :

— de la même espèce, de même génotype.

— de la même espèce, mais de génotype différent ayant les mêmes besoins.

— de la même espèce, mais de génotype différent n'ayant pas les mêmes besoins.

C — Le nombre de plantes d'une espèce différente.

— ayant les mêmes besoins.

— n'ayant pas les mêmes besoins.

Ce qui, sur le plan théorique, nous laisse supposer le nombre considérable de relations biologiques qui peuvent avoir lieu au niveau d'une communauté très diversifiée. On pourrait même imaginer à la limite un système biologique complexe se rapprochant du schéma de la sélection naturelle, celui par exemple d'une prairie naturelle pâturée et où les interactions biologiques sont d'ordre très varié : interactions entre espèces, entre génotypes, prédation, etc...

Un des aspects les plus intéressants sans doute par les « possibilités d'approche génétique » du phénomène demeure incontestablement, chez les végétaux, celui de la compétition entre génotypes, comme l'ont fait remarquer Y. Demarly et coll. (1964) : « Un aspect de la compétition qui, chez les végétaux, passe inaperçu est l'effet de la compétition à l'intérieur d'une même espèce : compétition intraspécifique. Ses conséquences agronomiques sont considérables ».

Dans la plupart des études réalisées dans ce domaine, les génotypes appelés ainsi sont en fait des structures génotypiques, c'est à dire des populations différentes et génétiquement caractérisées, plus ou moins homogènes.

La compétition intraspécifique dans ce cas est donc composée de deux phénomènes :

- La compétition entre structures génotypiques.
- La compétition entre plantes à l'intérieur de chaque structure.

De nombreux auteurs, ainsi K.I. Sakai (1961) et M.C. Gilchrist (1965), considèrent dans leurs méthodologies les effets de la compétition intragénotypique confondus avec la variation aléatoire attribuable au milieu environnemental proprement dit. Cependant d'autres, comme R. Mead (1966) et B. Matern (1961) mettent l'accent sur son importance. Nous pensons que cette compétition entre plantes d'un même génotype existe mais sa mise en évidence semble difficile à réaliser ; c'est pourquoi nous évoquerons cet aspect à plusieurs reprises dans notre travail. Un des points les plus intéressants demeure celui de savoir si les compétitions intra-génotypique et inter-génotypique de par leurs conséquences, ont une même nature biologique ou si elles diffèrent.

C. CONCLUSIONS

Un des aspects à retenir est que l'appréciation des valeurs intrinsèques d'un individu et son utilisation dans la recherche d'un progrès économique sont donc des opérations rendues délicates en raison entre autre de la complexité de l'environnement.

Nous avons entrepris une étude expérimentale dont le but a été au départ limité à l'approche de la « compétition entre génotypes ». L'utilisation abondante et à des fins différentes du concept de compétition se justifie, comme nous l'avons déjà évoqué, par l'extrême diversité des aspects qui ont été abordés jusqu'ici. Il semble ainsi donc, quand il s'agit d'étudier les effets mesurables de cette compétition sur des caractères quantitatifs, comme il sera montré plus loin à l'aide de considérations biométriques, que l'utilisation des « interactions biologiques entre génotypes » présente certains avantages. La présentation des résultats de cette étude nécessite, pour être aisée, une mise au point concernant :

- Les aspects génétiques relatifs à la compétition entre génotypes.
- Les données principales concernant la méthodologie expérimentale.

II. — LES DONNEES ACTUELLES SUR LA COMPETITION ENTRE GENOTYPES

A. DEFINITION ET LOIS ESSENTIELLES

A. Milne (1961), après une critique sévère d'une douzaine de définitions propose l'expression suivante : « *la compétition est l'ensemble des efforts de deux (ou plusieurs) individus pour aboutir à la même chose particulière ou pour obtenir la quantité que chacun désire d'un ensemble de choses quand le total n'est pas suffisant pour tous* ».

La plupart des auteurs qui ont été amenés à rechercher une définition de la compétition aussi bien chez les végétaux que chez les animaux ont abouti à considérer ce phénomène comme conséquence d'une infériorité du volume de l'offre (richesse du milieu physique) par rapport à celui de la demande (concurrents). Deux lois essentielles se dégagent alors : deux organismes en présence dans un milieu physique sont considérés en compétition :

- A — Si leurs *besoins sont identiques* (cette loi est nécessaire mais pas suffisante).
- B — Si la *somme des besoins individuels dépasse les potentialités existantes*.

On peut remarquer que :

a — chez les végétaux on peut parler de « *richesse potentielle instantanée* » du milieu et tenir compte ainsi du facteur temps, de l'évolution des besoins en fonction des exigences des stades successifs de la croissance, des vitesses d'absorption des différents concurrents etc...

b — que la similitude des besoins doit s'entendre au sens « *besoins identiques et simultanés* » ; mais ils peuvent être identiques mais différés ; dans ce cas également il y a compétition si la richesse potentielle du milieu est insuffisante.

En l'absence de compétition telle qu'elle est définie par les deux lois essentielles, les deux organismes sont considérés indépendants.

Cette définition présente des insuffisances en raison du fait que toute appréciation de ce phénomène demeure dépendante de la nature du caractère observé et de celle de sa réponse. C'est pourquoi dans

un premier temps seulement nous ne ferons aucune distinction entre ce que nous avons appelé « effet de présence » et l'effet d'une simple compétition, limitée à une recherche des mêmes ressources dans un milieu commun.

B. CONSIDERATIONS SUR LE MECANISME ET LES MODALITES DE LA COMPETITION ENTRE GENOTYPES

1. IMPORTANCE ET MODALITES D'ACTION DES DIFFERENCES ENTRE LES CARACTERISTIQUES PHENOTYPIQUES

a. — Les différences :

De nombreux travaux ont montré qu'il existe entre les individus d'une même structure génotypique des différences plus ou moins importantes parfois imperceptibles à notre échelle, et qui se manifestent au niveau :

— d'une ou plusieurs caractéristiques morphologiques (hauteur, surface foliaire, port, longueur et nombre des racines, importance et qualités des réserves embryonnaires).

— des activités physiologiques (divers métabolismes, vitesse d'absorption, assimilation...)

— de processus plus généraux comme la précocité, la vigueur etc..

b. — Les modalités d'action de ces différences :

Ces différences existent et doivent être vraisemblablement plus accentuées entre structures génotypiques différentes. La supériorité pour un ou plusieurs caractères confère aux organismes les mieux dotés une meilleure utilisation des ressources du milieu, lors de la réalisation des différents stades de leur développement, parfois aux dépens des organismes les moins aptes, lorsque la richesse du milieu est limitante. L'accroissement de la quantité des besoins au fur et à mesure que les plantes dépassent les différents stades et deviennent plus âgées doit agir par la suite en favorisant les individus à croissance vigoureuse et entraîne un développement anormal au niveau d'un ou plusieurs caractères chez les plantes inhibées. Il y a cependant des cas où toutes les structures en présence sont inhibées ; l'issue d'une telle confrontation est appelée « compétition » par Malcolm (1960) ; ce résultat est généralement observé sur les moyennes des structures,

ce qui laisse supposer qu'au niveau individuel, il en serait peut être autrement.

Pour de nombreux auteurs, une inégalité dans les réserves de l'embryon favorise dès le départ les plantules les mieux dotées. C'est la théorie du « *Capital Initial* ».

— Y. Demarly, P. Guy et M. TH. Chesneaux (1964) conclurent à la suite d'une expérience sur la luzerne au stade jeune, destinée à analyser la puissance compétitive des grosses graines relativement aux petites : « Il apparaît très nettement une corrélation entre le caractère grosse graine et la puissance compétitive ».

— S.B. Helgason et F.S. Chebib (1963) ont mis en évidence le même phénomène pour deux calibres de graines chez trois variétés d'orge prises en mélanges deux à deux.

— Black (1958) a trouvé un résultat analogue chez le trèfle : il a en outre montré que cette différence dans la grosseur des graines n'a d'importance par la suite que lorsque les deux types sont en mélange. Ces avantages à l'origine semblent cependant, dans de nombreux cas surmontés ou même inversés par les données ultérieures de la croissance.

— T. Yamada et coll. (1953) cependant ont montré que les avantages initiaux persistent chez la plante adulte. De jeunes plantules d'orge sont traitées au défoliant au stade 1 à 2 feuilles (16 jours après le semis) et poussent en mélange avec des plantules non traitées. L'effet de compétition se manifeste à leur désavantage 75 jours après et persiste jusqu'au stade final. L'auteur estime que les différences morphologiques et physiologiques chez les jeunes plantes sont des facteurs qui déterminent la supériorité en compétition.

— D'autres auteurs ont souligné l'importance du système racinaire dans la compétition. Ainsi, T.K. Pavlychenko, (1937) et d'autre part, T.K. Pavlychenko et J.B. Harrington (1934) ont montré chez les céréales que l'efficacité d'une plante dans une concurrence est non seulement liée à l'importance et la prolificite de son « système racinaire » mais aussi à la manière dont ces racines sont distribuées dans le sol. Des constatations analogues ont été déjà faites par Clements, Weaver et Hanson (1929, cité par J.A. Lee 1959). Plus tard, J.A. Lee (1959) a utilisé deux variétés d'orge connues Atlas 46 et Vaughn, qui ont déjà été utilisées et en particulier

par Suneson et Wiebe (1942) puis Suneson (1949) pour leur comportement en compétition ; elles sont semble-t-il, reconnaissables, grâce à des caractéristiques phénotypiques distinctes. Le rendement en grain montre qu'Atlas domine Vaughn en mélange. L'auteur a constaté que cette variété qui domine développe rapidement en présence de la seconde une masse importante de racines au niveau du « collet », à l'époque où les entre-nœuds commencent à s'allonger ; elle envahit le sol, ce qui n'a pas été constaté sur Vaughn. Cela lui conférerait une supériorité dans l'utilisation du sol.

T. Yamada et S. Horiuchi (1953) ont montré avec deux variétés de soja cultivées à la fois séparément et en mélange, caractérisées par une différence de hauteur dès les premiers stades, que la variété la plus haute reçoit davantage de lumière et assimile davantage le carbone et l'azote qu'elle ne le fait en parcelle pure. Cela entraîne l'inhibition de la variété la moins haute.

— Les mêmes auteurs ont étudié dans un autre travail (1954-b) la compétition entre deux variétés de blé (Schinchunaga et Norin 22) en solution nutritive. Les deux variétés montrent aux premiers stades de leur croissance l'une un port dressé et l'autre un port étalé. La variété à port dressé a un développement supérieur du système racinaire et se montre plus compétitive. Les auteurs considèrent cet avantage conséquent à l'« aptitude à capter la lumière », c'est à dire pour une bonne part, à la nature du port.

Tous ces travaux, comme beaucoup d'autres, mettent en évidence le rôle parfois déterminant que jouent les différences morphologiques et physiologiques entre structures génotypiques dans la concurrence et particulièrement lorsque ces différences entraînent un avantage dans l'utilisation du milieu physique.

c. — Remarques :

Pour de nombreux auteurs cependant, l'issue d'une compétition est considérée sans rapport avec les caractéristiques phénotypiques et d'une manière générale sans aucune relation importante avec celles de ces caractéristiques qui pourraient conférer un avantage dans l'utilisation des richesses du milieu.

K.J.R. Edwards et R.W. Allard (1963) ont montré que la compétition entre les orges Atlas et Vaughn (la première domine

toujours la seconde en compétition) n'est pas conditionnée par une limitation de la lumière. Les mélanges, comparés aux parcelles pures, ont montré une même supériorité pour Atlas dans un dispositif expérimental comprenant la lumière du jour et trois niveaux d'ombrage, (soit 100, 80, 55, et 33 p. cent de l'intensité lumineuse).

La supériorité compétitive d'une structure génotypique et le caractère non obligatoire de son association avec les caractéristiques botaniques ont été très étudiées par l'école japonaise animée par le Professeur K.I. Sakai. Nous croyons qu'il est plus intéressant de les présenter plus loin, à propos de l'étude de « l'aptitude à la compétition ».

2. HYPOTHESES SUR LA NATURE DES PROCESSUS IMPLIQUES DANS LE MECANISME

Le développement « anormal » sous l'effet de la compétition se traduit par une « plasticité phénotypique » dont les effets observables sont des modifications plastiques, mesurables lorsqu'elles affectent des caractères morphologiques quantitatifs. L'origine est vraisemblablement de nature physiologique.

a. — Hypothèses à propos de l'individu :

Y. Demarly et coll. (1964) ont considéré ce développement anormal chez la plante inhibée comme un « syndrome général d'adaptation » ou encore une « réponse qui semble avoir pour objectif principal pour l'individu, un maintien de la vitalité et de la stabilité du milieu interne » autrement dit une « homéostasie » qui permet aux individus de réagir face à une situation défavorable.

T. Yamada (1955), puis T. Yamada et S. Horiuchi (1960) ont montré par exemple chez l'orge que les plantes les plus hautes et dont l'appareil racinaire est le plus développé sont celles qui triomphent dans une concurrence pour l'eau, la lumière etc... L'analyse fine a montré, entre autre, que ces plantes possèdent une capacité d'assimilation du CO₂ élevée, en nette corrélation positive avec les caractères morphologiques cités. Les plantes normales traitées même dès les tout premiers stades de leur croissance avec un produit défoliant ont par la suite une capacité d'assimilation nettement diminuée (réduction de la surface foliaire, accélération de la respiration) et acquièrent une hauteur et un système racinaire moins importants.

l'expérience montre qu'elles sont alors moins compétitives que les plantes non traitées.

On ne saurait continuer cette étude de la nature du processus sans établir un parallèle entre l'effet d'une limitation des ressources due à la présence d'un voisin et les différences de richesse entre niches individuelles comme dans un champ très hétérogène par exemple. L'hétérogénéité du milieu, qui crée une différence de fertilité entre niches individuelles, c'est à dire du milieu physique au niveau de chaque plante, entraîne ainsi en même temps un départ de végétation inégal et favorise certains individus aux dépens d'autres moins bien situés. Cet effet s'ajoute aux différences entre les aptitudes individuelles intrinsèques et rend le phénomène général complexe. On peut supposer alors que dans une certaine limite, les compétitions (inter-population) et (intra-population) se manifestent de la même façon, et se confondent au niveau de la réponse. La réponse globale, lorsqu'elle se traduit par des modifications plastiques quantitatives importantes, peut-être considérée, compte tenu de la partition déjà faite de l'environnement effectif, comme le résultat d'une interaction complexe comprenant :

- une interaction organisme x composante physique.
- une interaction organisme x composante biologique.
- une interaction organisme x composante physique x composante biologique.

Lorsque nous conservons toujours au terme compétition la même signification que celle qui lui a été attribuée jusqu'ici, la réaction d'un organisme qui vise à maintenir la stabilité de son milieu interne, face à « l'effet de présence » d'un compétiteur voisin, s'apparenterait à l'homéostasie.

b. — Hypothèses à propos de la population :

Toutes ces considérations que nous venons d'exposer sur le mécanisme restent vraisemblables au niveau d'un organisme individuel. Le « *maintien de la vitalité* » au niveau de la population ou d'un mélange de populations différentes, génétiquement caractérisées, serait, pour de nombreux chercheurs, comme le montrent R.W. Allard et A.D. Bradshaw (1964), assuré grâce, entre autres facteurs, à l'existence à l'intérieur de chaque structure de toute une variété de types physiologiques et morphologiques plus ou moins différenciés,

ce qui confère à cette structure une « souplesse adaptative » et lui permet de se maintenir dans des conditions parfois très défavorables. De tels mécanismes ont été étudiés par R.C. Lewontin (1955). Dans le domaine des plantes, R.W. Snaydon (1962, a et b) et R.W. Snaydon et A.D. Bradshaw (1961) ont montré chez *Trifolium repens* et *Festuca ovina* l'efficacité de cette diversité de formes physiologiques pour l'adaptation à des conditions édaphiques très variées.

Au niveau de la réponse, cette variabilité introduit un facteur nouveau qui se manifesterait par une interaction supplémentaire avec les différentes composantes. L'analyse dans certains cas, est cependant rendue possible et l'on arrive à dégager l'effet d'une ou plusieurs interactions, comme l'a montré R.W. Snaydon (1962). Chez *Trifolium repens*, l'auteur a étudié le comportement de deux populations, l'une basophile et l'autre acidophile. Chacune des populations donne une meilleure performance dans son type de sol d'origine. Lorsqu'elles sont en compétition, c'est à dire poussant toutes les deux en mélange dans un pot contenant un sol de Ph acide, la population basophile est moins compétitive que la population acidophile ; elle lui est cependant supérieure si le sol est basique.

3. CONSEQUENCES DE L'EFFET DE LA COMPÉTITION DANS LES MÉLANGES DE STRUCTURES GÉNOTYPIQUES

Parmi les conséquences de l'effet de la compétition au niveau de la population, deux méritent d'être soulignées en raison surtout de leur relation évidente avec le mécanisme proprement dit.

a. — Le phénomène de la compensation :

L'hypothèse que la compétition est définie d'une part par une identité des besoins et, d'autre part, par le caractère limitant de la richesse du milieu physique, n'exclut pas l'occurrence dans une population composée de deux structures génotypiques, d'un « effet de compensation » entre les différentes structures et dont les effets apparaissent au niveau du rendement. La réalisation d'un rendement est ici entendue comme étant une valorisation par le « système total en concurrence » du volume global de l'offre (milieu disponible) sous la forme d'un caractère quantitatif par exemple. Au niveau de chacune des structures, l'accroissement du rendement du compétiteur le plus fort pour

la valeur du caractère considéré correspond dans ce cas à la quantité perdue par son ou ses concurrents. Cet aspect a été observé dans de nombreux résultats dont ceux de W.D.Hanson, C.A. Brim et K. Hinson (1961) sur le soja, S.A. Eberhart, L.H. Penny et C.F. Sprague (1964) sur le maïs, ceux de D.L. Doney, R. Plaisted et L.C. Peterson (1965) sur la pomme de terre, et ceux de K.I. Sakai (1961), C.A. Mc Gilchrist (1965) ; commentés par K. Stern (1965). Ces résultats relatifs à « l'effet de compensation » au niveau d'un caractère nécessitent quelques remarques :

— le « système total » en concurrence serait ainsi strictement additif.

— l'importance de cette valorisation doit dépendre de conditions très générales telles que le volume de l'offre et sa nature, les conditions bioclimatologiques et leur incidence sur la physiologie et les activités des concurrents.

— Cette valorisation doit pouvoir être décomposée selon une distribution de l'offre telle que cette dernière soit une *fonction simple de ce que nous avons jusqu'ici appelé « effets de présence »* de toutes les structures en cause.

En réalité cela n'est pas toujours vérifié, comme nous le montrons plus loin et il y a là, à notre avis, un point très important dans une recherche sur la nature des effets entre voisins qui mérite davantage de réflexion.

b. — Le phénomène d'élimination :

L'effet de la compétition apparaît dans certains cas dès les premiers jours et les plantes « désavantagées » se développent par la suite d'une manière anormale. Ces plantes dépassent difficilement les différents stades de leur développement, et elles subissent, lorsque leur équilibre avec l'environnement est rompu, une élimination brutale.

L'élimination pure et simple se fait surtout au stade jeune, dans les peuplements denses, comme il a été remarqué par Y. Demarly et coll. (1964) qui ont suivi une expérience sur la luzerne pour étudier la compétition pendant les tout premiers jours.

L'étude du devenir d'un mélange de deux ou plusieurs structures génotypiques pendant plusieurs générations montre dans quelques

cas l'élimination d'un ou plusieurs des constituants comme l'ont constaté certains auteurs dont H.V. Harlan et M.L. Martini (1938), C.A. Montgomery (1912), H. Laue et A. Swanson (1942), C.A. Suneson (1949), C.A. Suneson et G.A. Wiebe (1942) ; A. Coit et C.A. Suneson (1949) et K.I. Sakai (1955).

On peut se demander ici si cette élimination est corrélative chez la structure éliminée :

- a) à une infériorité au niveau d'une caractéristique morphologique,
- b) ou sur un plan beaucoup plus général, à une faiblesse relative de vigueur.

La réponse n'est pas aisée. On sait par exemple que chez la luzerne «Provence», cultivée dans les régions méditerranéennes et pour laquelle la compétition pour l'eau doit être déterminante pour l'établissement, il y a élimination des types à racines fasciculées, peu profondes.

Néanmoins, l'aptitude d'une structure à survivre et se maintenir dans une compétition n'apparaît pas comme indiscutablement dépendante de la vigueur. H.V. Halan et M.L. Martini (1938) ont suivi dans plusieurs stations l'évolution d'un mélange de onze différentes variétés d'orge reconnaissables. Les graines sont récoltées en mélange dans chaque station et semées. Au bout de douze années consécutives, cette sélection naturelle a abouti à l'élimination d'un très grand nombre de variétés, différentes selon les stations. Dans la plupart des cas, une variété domine ; on a constaté que, dans certains cas, cette variété qui domine montre lorsqu'elle est cultivée seule, une croissance peu vigoureuse et une grande sensibilité aux maladies.

4. CONCLUSION

L'aptitude que possède une structure génotypique qui survit à une situation défavorable, un effet de compétition par exemple présente un intérêt évident pour juger de la valeur de cette structure. Une mise au point concernant cette *propriété*, nous paraît nécessaire.

Demarly a proposé (1955, puis 1958 et 1961) et utilisé l'expression suivante :

$$A = \frac{a_1 - a_0 + (1 - a_1)q}{a_0(1 - a_0)}$$

Aptitude à la compétition d'un génotype G_i calculé comme la proportion de sa proportion dans le mélange après une génération.

a_0 : proportion des graines de G_i dans le mélange initial.

a_1 : proportion des graines de G_i dans le mélange final.

q : taux de multiplication de G

Le principe de cette méthode se limite aux plantes autogames.

L'application d'une méthode similaire pour traiter du cas de compétition nécessiterait entre autre la présence d'un marqueur plus en reparlerons plus loin.

Estimation biométrique de l'aptitude a la compétition :

Cette méthode, plus intéressante permet l'estimation de l'aptitude à la compétition comme une variable quantitative caractéristique de la structure génotypique. Elle est mesurée sur les caractéristiques en phase de croissance végétative par la différence de leur valeur en culture pure et leur valeur dans le mélange.

Cette seconde méthode est plus intéressante que la première car elle est en raison de la généralisation de son emploi pour quelque soit leur système de reproduction. D'ailleurs il est évident que les avantages acquis par une structure pendant la croissance soient corrélatifs à une activité déterminante de la reproduction ; il peut y avoir ultérieurement des concurrents différents pollen comme l'ont montré Y. Demarly et K. Barnes et R.W. Cleveland (1963) ou bien encore le « pollen naturel » du pollinisateur naturel selon M.W. Pederson (1953).

Cette méthode procure une variable quantitative qui mesure le succès par de nombreux auteurs dont K.I. Saka

I.M. Lerner et F.K. Ho (1961) ont montré chez le *Tribolium* que cette aptitude à la compétition est une caractéristique de l'espèce étudiée et se trouve distribuée normalement pour chaque population, ce qui pourrait permettre de sélectionner les individus les plus compétitifs. Ceci est confirmé en partie par une étude de l'aptitude à la compétition réalisée par T. Park, D.B. Mertz et K. Pretusewicz (1961). Notons que le *Tribolium* est un matériel de choix pour l'étude de la compétition, mais présente tout de même une particularité, le cannibalisme. Certains résultats peuvent cependant être généralisés.

K. Mather et P. Cooke (1962) ont défini pour chaque génotype à l'aide du nombre de soies sternopleurales chez la drosophile une métrique appelée « aptitude à la compétition relative ». Cette métrique particulière est distribuée selon une loi normale pour chaque souche. Une de ses propriétés remarquables et qui est due à son caractère relatif, est la transitivité. Ainsi, connaissant les différences des aptitudes relatives entre les souches A et B d'une part et des souches B et C d'autre part, on peut prédire les différences entre A et C. Cela suppose que cette relation simple qui permet la prédiction est l'additivité des différentes valeurs relatives. Ceci nous paraît très discutable, comme nous verrons plus loin. Cependant les auteurs ont vérifié statistiquement cette hypothèse d'additivité et en même temps la rigueur du paramètre choisi. Il pourrait s'agir d'un cas particulier.

3. LES DONNEES ACTUELLES SUR LE DETERMINISME DE L'APTITUDE A LA COMPETITION

Il n'existe pas d'idée précise parfaitement établie à propos des causes fondamentales de cette aptitude. Cependant les résultats extrêmement nombreux obtenus font apparaître deux tendances.

a. — L'école des causes purement génétiques :

Les travaux et les hypothèses :

Cette tendance se retrouve surtout parmi les généticiens. Elle puise ses arguments en grande partie dans les travaux nombreux réalisés par le Professeur K.I. Sakai et ses collaborateurs durant les vingt dernières années et qui estiment (1965) que l'aptitude à la compétition est un caractère quantitatif ordinaire dont la contrôle est de

nature polygénique et dont l'expression peut donc être modifiée par les conditions environnantes. Certains de ces travaux méritent d'être cités.

— K.I. Sakai (1955) a montré à l'aide de 12 variétés d'orge différentes, cultivées seules et en combinaison deux à deux, qu'il n'y a aucune association entre la supériorité de certaines d'entre elles pour la compétition et la nature de leurs caractères majeurs tels que la hauteur, le port de la plante, la longueur de l'épi, la précocité, la grosseur de la graine etc...

— K.I. Sakai et K. Gotoh (1955) ont montré que l'aptitude à la compétition n'est pas positivement associée à la vigueur de croissance chez l'orge. Cinq lignées d'orge et leur dix F_1 sont comparées en parcelle pure et en mélange avec deux « lignées témoins » pour les caractères tels que la date d'épiaison, le poids de matière sèche, la longueur de l'épi, son poids, et pour l'aptitude à la compétition. Les plantes des F_1 se sont montrées en général supérieures à leurs parents pour ces différents caractères en raison vraisemblablement d'une vigueur hybride, mais inférieures à la moyenne de leurs parents pour l'aptitude à la compétition. Certains hybrides dont la vigueur de croissance est très marquée se sont révélés des compétiteurs médiocres.

— H.I. Oka (1960) a montré également chez le riz une indépendance entre une telle supériorité et les caractéristiques botaniques des différentes variétés utilisées.

— K.I. Sakai et H.I. Oka (1957) ont étudié l'aptitude à la compétition de sept variétés d'orge dans six niveaux différents de fertilité du sol ; à l'aide des caractères quantitatifs usuels, ils ont observé chez la variété la plus compétitive (Sizuoka - Siro - 6 rowed) que l'aptitude à la compétition croît significativement avec la fertilité.

Cependant, le même type d'expérience réalisé par K.I. Sakai et S. Iyama (1957) avec deux variétés de riz a montré que l'aptitude à la compétition estimée à l'aide de la proportion des descendants laissés dans le mélange après une génération (déjà indiqué) pour la variété « Red Rice » est, de beaucoup, plus importante dans les sols les plus pauvres.

— K.I. Sakai (1961) estime, sans être certain, que l'aptitude à la compétition est sensible à d'autres facteurs extérieurs tels que la température, l'humidité.

Les conclusions de K.I. Sakai à travers ses travaux se résument ainsi : (1955, 1961, 1964 et 1965) :

a) — L'aptitude à la compétition est un caractère quantitatif ordinaire contrôlé par des gènes mendéliens, vraisemblablement un ou plusieurs systèmes polygéniques.

b) — Ce caractère est influencé par les conditions extérieures de la croissance y compris la fertilité du sol.

c) — L'effet total sur un génotype de l'ensemble de N compétiteurs est une combinaison linéaire des aptitudes moyennes de chacun des concurrents.

d) — L'aptitude à la compétition peut être mesurée soit à l'aide du taux de multiplication, soit sur les caractéristiques métriques de la croissance végétative.

D'autres résultats, intéressants parce qu'ils se rattachent également à cette hypothèse sur le déterminisme génétique doivent être mentionnés, ainsi :

-- R. Lichter (1967) a étudié des populations de betteraves sucrières tétraploïdes. Il a pu prouver qu'entre les plantes eutétraploïdes ($4n = 36$) et les plantes aneutétraploïdes (le nombre de chromosomes diffère en plus ou moins de $4n = 36$) existent des effets de compétition qui ont été déterminés par le poids de chaque betterave et sa teneur en matière sèche soluble. Dans cette étude, il a marqué l'emplacement de chaque plante et déterminé le nombre de chromosomes, utilisant ainsi le modèle de K. Stern, (1965) pour réaliser les groupes formés par la plante observée et les deux voisines immédiates. Les plantes aneuploïdes ayant un ou deux euploïdes comme voisins ont été de ce fait désavantagées. Il attribue à ce phénomène le fait qu'une population tétraploïde, à 31 % d'aneuploïdes a été de 9 % moins productive qu'une population uniquement composée d'eutétraploïdes.

L'importance des différences au niveau d'un facteur génétique simple a été d'autre part soulignée par A. Gustafsson (1951) et A. Gustafsson et N. Nybom (1950) qui ont utilisé des mutants chlorophylliens, Albina 7, Xantha 3, Alboxantha et un mutant induit par les radiations, « bright-green ». Ils ont montré pour les premiers que l'aptitude à la compétition n'est pas positivement associée au meilleur rendement possible ; le mutant induit est meilleur lorsque la compétition est plus intense.

Hypothèses de l'hérédité polygénique de l'aptitude à la compétition : Ces considérations sur le déterminisme de l'aptitude à la compétition ont amené de nombreux auteurs à l'étude de la transmission héréditaire d'un tel caractère. Quelques mesures d'héritabilité ont été réalisées comme le montrent les résultats de K.I. Sakai et H.I. Oka (1958) et ceux de H.I. Oka (1960), commentés par K.I. Sakai (1961). Le riz du type Indica possède une aptitude à la compétition supérieure à celle du type Japonica. Une variété (U - Koh) du premier a été croisée avec une variété (Kinoshitamoshi) du second et une F_1 , puis une F_2 et une F_3 ont pu être obtenues. A l'aide d'un témoin, l'étude de l'aptitude à la compétition a été réalisée pour la F_2 et la F_3 sur le nombre de panicules et le poids des plantes. La décomposition de la variance a été faite selon la méthode de K. Mather (1949) et a permis l'estimation des différentes composantes qu'on peut ainsi obtenir, soit V_{F_2} , V_{F_3} , V_{F_3} , E_1 , E_2 et tout particulièrement

D et H (attribuables respectivement à la dominance et la superdominance).

Cette analyse a montré qu'il était justifié d'analyser l'hérédité de l'aptitude à la compétition comme celle d'un caractère quantitatif ordinaire à contrôle polygénique. L'aptitude à la compétition a alors les mêmes propriétés qu'un effet additif moyen : G. Teissier (1964), Y. Demarly (1968). Cependant le nombre effectif de facteurs génétiques en cause et contribuant aux valeurs de D et H n'a pu être déterminé en raison d'une valeur trop élevée de la variance obtenue dans les F_3 . Les résultats montrent par ailleurs que l'aptitude à la compétition a une héritabilité très faible ($h^2 = 0,1177$ pour le nombre de panicules et $h^2 = 0,0254$ pour le poids de la plante) ce qui laisse supposer, si on ne se réfère qu'à ces seuls travaux, qu'un programme génétique pour l'amélioration de ce caractère serait lent.

K. Mather et P. Cooke (1962) ont également souligné qu'il existe des différences héréditaires entre certaines lignées de *Drosophila melanogaster* pour leur « aptitude à la compétition relative » et qui sont évidentes au niveau du nombre de soies sterno-pleurales. Des héritabilités ont été calculées.

Dans une approche biométrique de la compétition, K.I. Sakai (1951 puis 1955) a établi que l'effet de la compétition dans un mélange de populations a pour résultat d'accroître la variance phénotypique du caractère quantitatif observé, lorsque celui-ci est sensible à un tel

un apport méthodologique extrêmement enrichissant pour l'approche biométrique de l'aptitude à la compétition et de sa nature ; cependant, elle reste d'une importance très relative en raison de sa nature purement théorique ; l'hypothèse du contrôle pléiotropique nous semble très discutable.

Compte tenu de ces considérations biométriques, les modèles usuels de sélection et d'amélioration fondés sur l'appréciation des caractères quantitatifs en rapport avec l'imprécise notion de vigueur devraient donc être considérés, lorsqu'ils utilisent les estimées décrites sans tenir compte de la variance due à la compétition, (selon que les caractères étudiés sont plus ou moins sensibles aux effets de la compétition), comme entachés d'erreur et devraient être révisés. L'estimation sans biais systématique de la variance génétique nécessiterait dans ces cas des dispositifs expérimentaux et des conditions particulières aux différents cas.

b. — L'école des causes génético-écologiques :

Hypothèses principales ; les différents types de caractères :

D'autres auteurs et particulièrement T. Yamada (1960) rejettent toute hypothèse de contrôle polygénique direct de l'aptitude à la compétition. Nous avons déjà décrit quelques uns des résultats obtenus par cet auteur, dont on peut résumer ainsi les principales hypothèses. Yamada considère qu'il existe chez les végétaux deux types de caractères :

— Les caractères sensible, pouvant subir des modifications plastiques ; ce sont alors les « caractères biaisés ». Ce sont des caractères quantitatifs (1955) tels que le nombre de talles chez une graminée, le nombre de feuilles, le poids des feuilles, le nombre de tiges, etc... et qui sont les composantes du rendement.

— Les caractères d'agressivité qui ne subissent pas de modifications plastiques, et dont la nature est en rapport avec l'allongement des tissus, ainsi la hauteur, l'importance des racines, des pétioles, le port etc...

Ce sont pour Yamada ces caractères d'agressivité et particulièrement la hauteur et l'importance du système racinaire qui confèrent à un génotype en compétition des avantages initiaux sur un autre et contrôlèrent ainsi l'aptitude à la compétition. Le génotype désavantagé subit alors une contrainte qui se traduit par des modifi-

cations plastiques au niveau de ses caractères sensibles, et finalement, de son rendement. Le rendement est ainsi, considéré sensible aux caractères d'agressivité et sujet à des modifications positives ou négatives.

Ces deux types de caractères ont une hérédité de nature quantitative ce qui signifie que leur expression dépend finalement des facteurs écologiques de l'environnement. Dans des conditions défavorables, une structure au potentiel génotypique avantageux risque d'être un mauvais compétiteur.

Estimation de l'aptitude à la compétition et de la modification plastique :

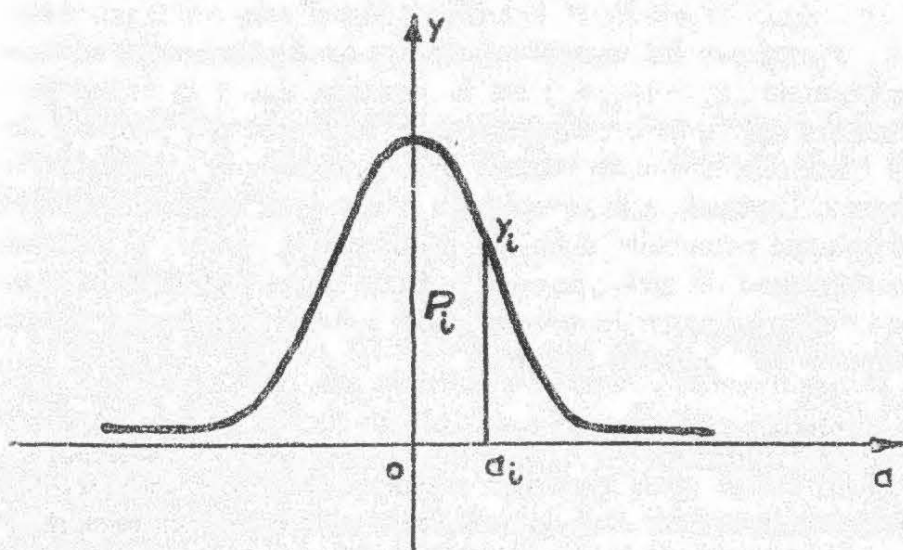
On peut estimer, avec T. Yamada (1955) l'aptitude à la compétition pour un génotype G_i de la manière suivante :

— si A est un caractère (d'agressivité) contrôlant l'aptitude à la compétition et ayant la valeur a ,

— si V est un caractère du rendement, sensible, ayant en absence de toute compétition la valeur v , et la valeur v' en compétition, l'aptitude à la compétition Π_i d'une plante de phénotype a_i dans une population se trouvant en condition de compétition où les individus sont distribués normalement selon une loi $N(0, \sigma_a)$, s'exprime ainsi :

$$\Pi_i = \int_{-\infty}^{+\infty} F(a_i - a) y da$$

$$\Pi_i = \beta \cdot a_i$$



où nous avons :

$$y da, = \frac{1}{\sigma_a \sqrt{2\pi}} \cdot \exp. \left(\frac{-a^2}{2\sigma_a^2} \right) da, \text{ la loi élémentaire de probabilité}$$

β = effet de l'environnement sur la manifestation de l'aptitude à la compétition.

La modification plastique Δv subie par « le caractère biaisé » et due à la compétition est telle qu'elle entraîne une variation de la moyenne de la population.

$$\bar{v}' = \bar{v} + E(\Delta v)$$

et peut être évaluée d'une manière satisfaisante par l'espérance mathématique de la forme :

$$E(\Delta v) = \alpha \cdot E(v \cdot \Pi).$$

où α désigne le degré d'intensité de la réponse de V à Π .

Toutes ces expressions montrent que l'effet de la compétition intervient sur le phénotype par des coefficients traduisant à la fois les conditions internes et externes de l'individu et a pour résultat d'ajuster ainsi l'individu ou l'ensemble d'individus aux conditions environnementales de la concurrence.

Cette modification crée dans le matériel une « diversification » qui apparaît dans la décomposition de la variance phénotypique pour un caractère du rendement sous la forme suivante :

$$V_p = F \{ (V_g + V_e), V_c \}.$$

où V_p , V_g , V_e sont les variances phénotypique, génotypique et environnementale ; $V_c = (V_g, V_e)$ est la variance due à la compétition (forme qui diffère fondamentalement de celle proposée par K.I. Sakai). Cette schématisation montre que, pour l'école « génético-écologique », l'aptitude à la compétition n'existe pas chez l'individu en tant qu'unité potentielle, mais se manifesterait, grâce à certaines caractéristiques du génotype sous la forme d'une interaction « génotype x milieu » à partir du moment où les conditions de la concurrence deviennent suffisamment sévères.

Conséquences :

Tout autant que l'hypothèse purement génétique, cette seconde conception peut avoir une importance considérable sur le plan de l'utilisation pratique, selon que le caractère phénotypique joue inté-

ressant est sensible aux caractères d'agressivité ou « non biaisé ». Le rendement en général est considéré sensible aux caractères d'agressivité. On démontre avec T. Yamada (1955, 1960) que :

— α , β , A, V ayant toujours la même signification déjà attribuée.

$$E(v') = \bar{v} + E(\Delta v)$$

D'après ce que nous avons déjà vu, on a

$$E(v') = \bar{v} + \alpha \cdot E(v \cdot \Pi)$$

$$= \bar{v} + \alpha \cdot E(v \cdot \beta \cdot a)$$

$$E(v') = \bar{v} + (\alpha \cdot \beta) \cdot E(v \cdot a)$$

Or, les « caractères d'agressivité » A et les « caractères sensibles » V, exprimés sous la forme de variables centrées a et v sont tels que, ρ étant le coefficient de corrélation

$$\rho \cdot \sigma_a \cdot \sigma_v = E(v \cdot a)$$

Ce qui donne, quand on pose $(\alpha \cdot \beta) = K$

$$E(v') = \bar{v} + \rho \cdot K \cdot \sigma_a \cdot \sigma_v$$

ce qui signifie que l'amélioration par la sélection d'un caractère sensible et son maintien à un niveau appréciable ne semblent dans les meilleurs cas présenter d'intérêt pour un progrès agronomique que dans le cas d'une corrélation positive ou à la limite faible, de ce caractère avec ceux qui contrôlent l'aptitude à la compétition.

On devrait également tenir compte de la nature de la distribution de ces deux types de caractères dans la population et de leur degré d'homogénéité.

c. — Remarques :

Les deux manières de concevoir le contrôle du mécanisme dont le déclenchement rend une structure génétique à même d'assurer sa survie par le maintien de son équilibre avec le milieu externe dans les conditions de compétition, diffèrent donc fondamentalement.

Lorsqu'il s'agit de concurrence entre diverses espèces, les caractéristiques phénotypiques aux différences accusées ont des impor-

tances déterminantes. A l'intérieur d'une même espèce, ces différences sont parfois moins nettes et il n'est pas exclu d'admettre qu'à ce niveau, des « actions géniques » particulières, même lorsqu'elles sont minimales peuvent être déterminantes.

Ces deux conceptions différentes présentent cependant des points communs :

— la modification plastique du phénotype par l'effet de compétition n'est pas transmissible à la descendance.

— l'aptitude à la compétition est héritable ; mais elle l'est d'une manière directe (école purement génétique) alors qu'elle l'est indirectement par l'intermédiaire des caractères d'agressivité qui eux, ont un contrôle polygénique.

A notre connaissance, et en dehors des approches faites par A. Gustafsson sur des mutants induits chez l'orge, un mécanisme engageant une action génique véritable n'a jamais été jusqu'ici mis en évidence. Il n'est donc pas exclu d'admettre que les deux processus hypothétiques peuvent agir ensemble ou séparément et se compléter ainsi selon la nature et la composition des structures en cause, les exigences, les conditions de la concurrence etc... K.I. Sakai (1961) dans un commentaire de l'expérience de H.I. Oka (1960) déjà citée admet d'ailleurs que « la forte aptitude à la compétition du riz du type Indica, se retrouve dans sa descendance en corrélation avec la structuration complexe de certaines caractéristiques morphologiques de ce type ».

D. INTENSITE DE LA COMPETITION

De très nombreux travaux ont montré qu'un accroissement de la densité s'accompagne d'une intensification des actions engagées entre compétiteurs et ceci vraisemblablement parce qu'au niveau de l'individu, cet accroissement équivaut à une réduction du volume de l'offre en facteurs physiques de l'environnement.

Cette intensification intervient aussi bien à l'intérieur d'une même structure qu'entre structures génotypiques différentes.

1. L'INTENSIFICATION DE L'EFFET DE LA COMPETITION

S'appuyant sur ses résultats, K.I. Sakai (1955) conclut que l'effet de la compétition devient plus intense au fur et à mesure :

- que la densité croît.
- que le nombre de compétiteurs entourant un individu croît.

Y. Demarly, P. Guy et M. Th. Chesneaux (1964) soulignent que la réduction de l'espacement entre plantes d'une même variété (de 32 cm à 1 cm) a pour effet d'entraîner des modifications plastiques importantes au niveau de certains facteurs du rendement tels que la grosseur des tiges, le nombre de tiges, le poids des plantes chez la luzerne.

Nous avons nous-mêmes réalisé une expérience où des plantules d'une même structure génotypique de luzerne Cardinal ont été repiquées en caissettes (nous verrons les détails expérimentaux plus loin) en ligne régulièrement espacées. Cinq écartements (0,5 ; 1 ; 2 ; 3 et 4 centimètres) ont été réalisés entre les plantules sur la ligne à raison de cinq caissettes par écartement. Nous avons prélevé en pleine floraison dix plantes par caissette et mesuré de nombreux caractères. Le nombre d'inflorescences moyen a donné les résultats suivants :

Ecartement en cm	0,5	1	2	3	4
Nombre moyen d'inflorescences observé	2,58	5,50	11,88	20,48	23,96

Ecart-type 3,26

La plus petite différence significative : 4,27

Nous reviendrons plus loin sur l'ensemble des résultats obtenus dans cette expérience.

J.L. Harper (1961) a obtenu sur *Agrostemma githago* des résultats comparables.

De nombreuses approches visant la définition d'une relation théorique décrivant l'intensité de la compétition ont été réalisées.

2. INTERACTION GENOTYPE × DENSITÉ

Cependant la réponse quantitative d'une population à une densité n'apparaît pas toujours obligatoirement comme la conséquence d'une variation de la demande. Il se produit une interaction entre la densité et la réponse du génotype.

Ainsi E. Akerberg (1940) a montré chez *Phleum pratense* que la variété Kampe II était supérieure en culture très dense à un matériel amélioré rendu plus homogène à partir de cette même variété, mais elle lui est inférieure à densité faible. Une forte densité aurait rendu l'aptitude à la compétition plus intense ce qui aurait éliminé les plantes faibles chez Kampe II et maintenu seulement les types les plus vigoureux. F.L. Engledow (1925) a montré que les deux variétés de blé, Hybrid et Red Fife réagissent différemment à l'effet de la densité ainsi :

Densité très forte	:	Red Fife	>	Hybrid	
Densité moins forte	:	»	»	=	»
Densité faible	:	»	»	<	»

K.I. Sakai et S. Iyama (1964), puis K.I. Sakai (1965) ont même admis à propos d'une étude réalisée avec douze variétés d'orge et cinq espacements différents, en comparant les densités à partir desquelles les variétés atteignent leur rendement maximum en graines, que « la réponse par un accroissement de la production de graines dans le plus grand espacement possible est contrôlée par des gènes » ; il n'existe pas à notre connaissance d'observations proches de ces résultats.

E. LA COMPÉTITION ET SON IMPORTANCE ÉVOLUTIVE

1. LA COMPÉTITION ET LA SÉLECTION NATURELLE

On est tenté de penser, sans doute surtout en raison de l'élimination des structures peu adaptées à la concurrence et de la modification qui en résulte dans la compétition génétique d'une population,

que le phénomène biologique de la compétition joue un rôle important dans la sélection naturelle et l'évolution. La compétition, dans le sens que nous lui avons admis, ne peut être confondue avec la sélection naturelle car le succès d'un génotype, lorsqu'il est associé à son aptitude à survivre et sa fécondité élevée, peut être indépendant de toute considération relative aux ressources ou à l'espace qu'il a en commun avec un compétiteur. La compétition doit être dans ce cas considérée comme un simple agent de la sélection naturelle qui peut intervenir sur les différences entre génotypes, comme le fait remarquer K. Mather (1962) lorsqu'il dit : « compétition n'est pas synonyme de sélection naturelle, mais l'aptitude à la compétition doit être considérée comme une composante majeure de l'« adaptabilité » (employée ici pour « fitness »), de sa nature, de son contrôle ! ».

En effet, il semble plus indiqué d'employer le terme « adaptabilité » quand il s'agit, du fait de la présence dans les cas les plus simples, d'un certain nombre d'allèles, de désigner la propriété pour une structure génotypique d'être ajustée à un milieu susceptible de varier. La valeur sélective, estimée par le nombre moyen de descendants par individu, le temps d'une génération étant considéré comme étant le même pour tous les individus (variable discrète), est alors une estimation pratique de cette propriété.

L'accroissement de la densité, qui entraîne dans certains cas, comme nous l'avons déjà vu, une intensification de la concurrence, n'implique pas obligatoirement une sélection plus intense, mais peut s'accompagner d'une meilleure expression des formules génétiques adaptées. On sait par exemple, R.C. Lewontin (1955), que la viabilité (proportion de larves qui donnent finalement un individu) observée sur différents génotypes de *Drosophila melanogaster* à des densités très variées, passe, lorsque la densité augmente, par un optimum caractéristique de chacun des génotypes. Cet auteur estime que les divers génotypes doivent avoir parmi les composantes de l'« adaptabilité » un facteur qui est indépendant de la densité.

Tout aussi bien au niveau de l'ensemble de la constitution de l'individu qu'au niveau du gène, il peut se faire qu'il y ait sélection naturelle sans compétition. Dans une population établie sur une niche écologique nouvelle et sans aucune limitation de ressources, l'absence de compétition n'empêche pas l'éventualité d'une sélection naturelle entraînant l'élimination de gènes défavorables, létaux par exemple.

MODIFICATION D'UNE POPULATION

La mesure la compétition peut être faite en génétique d'une population. Les résultats expérimentaux qui répondent

à la question que dans certains cas particulières les fréquences de différents allèles changent, dans une population, la « valeur sélective » moyenne de ces allèles a été discuté sur le plan

mathématique, comme l'ont fait Fisher (1930), puis J.F. Crow. La variable est désignée par a , telle que a est le nombre d'individus n_{ij} de la population d'effectif N dans un

état que :

a_{ij}

est le nombre d'individus de la population et P_{ij} la fréquence de l'allèle i différent de j .

Considérons une population trois allèles $A_1, A_2,$

et leurs fréquences alléliques respectives.

Supposons une sélection pour ce caractère de sorte que le nombre d'individus au niveau d'un génotype $A_i A_j$

soit a_{ij} . Un individu consécutif à l'allèle A_i gagne c quand il est entouré par des

individus ayant A_j gagnent c .

— si l'individu ayant A_2 entouré par ceux qui portent A_3 voit son adaptabilité diminuée de c et que cette quantité est gagnée par ceux qui possèdent A_3 .

— si, pour fermer la chaîne, les individus ayant A_3 perdent en présence de A_1 la quantité c qui est gagnée par ce dernier, la variation de l'« adaptabilité » pour un ensemble d'individus possédant A_1 dans l'intervalle de temps dt est estimée par :

$$\frac{dp_1}{dt} = cp_1 (p_3 - p_1)$$

et de même, nous aurons les quantités dp_2/dt et dp_3/dt .

On démontre alors, compte tenu de ces variations et bien que les fréquences alléliques varient, que l'« adaptabilité » moyenne de la population à un moment donné reste inchangée :

$$\frac{d\bar{a}}{dt} = 0$$

Nous avons admis, au niveau de ce caractère et pour l'ensemble des populations en présence qu'il y a « compensation », ce qui est, comme nous l'avons déjà remarqué, un cas particulier.

L'extension de tels résultats au cas où la variation de l'« adaptabilité » du fait de la compétition et dans le cas d'un ou plusieurs allèles, ne s'accompagne pas de « compensation » au niveau de la population génique, nous laisse donc supposer que dans ce cas, la compétition peut avoir une très grande importance évolutive et risque de modifier sérieusement la composition d'une population donnée.

III. CONSIDERATIONS GÉNÉRALES ET MÉTHODOLOGIQUES SUR LES INTERACTIONS ENTRE GÉNOTYPES EN ASSOCIATION

A. INSUFFISANCE DE L'HYPOTHÈSE DE LA CONCURRENCE

Cependant, il existe de nombreuses situations où la seule hypothèse d'un effet direct de la concurrence n'est plus suffisante pour interpréter les résultats observés. Une expérience des plus remarquable

est celle qui a été réalisée par R.W. Allard (1961) qui a étudié dix populations de haricot comprenant :

- 3 lignées pures P_1 , P_2 , P_3 .
- leur quatre mélanges de graines (mélanges binaire et ternaire)
- trois multiplications sans sélection pendant neuf années d'hybrides issus des trois populations.

Les comparaisons conduites pendant quatre ans dans quatre stations différentes ont amené R.W. Allard à dire « il est évident que les mélanges doivent avoir un meilleur rendement que le matériel où la variabilité est réduite à son minimum ». Un des principaux aspects à retenir est que la diversité des morphologies, des activités physiologiques et des rythmes de croissance des nombreux types de plantes dans un mélange semble dans ces expériences, créer des conditions plus favorables aux individus que ce qui arrive avec des lignées pures où les individus sont le plus souvent en concurrence avec d'autres individus ayant des morphologies et des activités similaires aux leurs.

Des résultats d'une grande importance économique et biologique ont été obtenus par Subodh Kumar Roy (1960) sur le riz. Roy a montré que, dans une expérience réalisée au Bengale où deux variétés de riz (36 - BK - BR7 et 498 - 2A - BR8) ont été repiquées en lignes alternées, un gain atteignant jusqu'à 30 % par rapport à la moyenne du rendement des deux variétés en parcelle pure a pu être observé. Des gains appréciables ont été également obtenus avec ces variétés installées séparément, mais chacune dans une moitié d'une parcelle irriguée, ou encore semées en mélange et repiquées au hasard. Chacune des deux variétés exercerait donc ainsi sur l'autre un « effet de présence » bénéfique. Ce résultat est assez inattendu quand on pense que les deux variétés se trouvent a priori en concurrence. Subodh K. Roy (1960, 1964) pense qu'en plus du phénomène de concurrence proprement dit, chaque compétiteur produirait au niveau des racines une substance dont l'effet est bénéfique au rendement.

Une situation comparable a été rencontrée par A. Gustafson (1953) qui la qualifie de « coopération entre génotypes ». Le traitement par les rayons X d'une lignée pure d'orge, Maya, a fourni un mutant monogénique lethal qui présente une supériorité à l'état hétérozygote. La descendance de l'hétérozygote produit en moyenne 4 % de plus que la lignée pure non mutée. G. Valdeyron (1961) estime

que cet effet est rendu possible à cause de la disparition des 25 % de léthaux.

Nous avons nous-même observé, N. Chalbi (1967-a) que deux structures génotypiques de luzerne, placées en condition de concurrence peuvent être toutes les deux très désavantagées, bien que les ressources du milieu ne présentent à priori aucune insuffisance.

M.J. Kersey (1965) a observé sur plusieurs milieux de culture différents où les pontes de deux souches de drosophile ont pu être réalisées à chaque fois, que la viabilité des larves de chacune des souches a été rendue, du fait du mélange, supérieure à celle des souches pures dans certains de ces milieux. Cette « coopération » serait, en bonne partie, imputable à une spécificité des exigences, chacune des souches utilisant dans le milieu des produits qui ne sont pas recherchés par l'autre. Des résultats analogues avaient déjà été observés sur *Drosophila pseudo-obscura* par J.A. Beardmore (1963). Kersey a aussi observé des cas où seule la viabilité d'une composante est inhibée ou avatagée et des cas où les deux sont inhibées.

On peut d'ailleurs, dans le même ordre d'idées rappeler les résultats obtenus par A. Akerberg (1940) sur *Phléum pratense*, et de K. Mather (1961) et R.C. Lewontin (1954) et L.C. Birch (1955) sur la drosophile.

Tous ces résultats scientifiques que nous venons d'évoquer montrent clairement que la nature réelle des relations biologiques entre deux ou plusieurs organismes ne peut être interprétée par le seul fait de la compétition au sens que nous lui connaissons jusqu'ici. Cette nature dépend en définitive de ce que nous avons désigné par « effet de présence » d'un compétiteur donné ; les relations biologiques apparaissent alors comme un phénomène comprenant :

- (a) Les conséquences d'une recherche des mêmes ressources dans un milieu.
- (b) L'action ou « interférence » d'un organisme sur son voisin, même en l'absence d'une recherche des mêmes ressources dans un milieu commun insuffisant. Le terme « interférence » a été proposé par J.H. Harper (1963).

C'est là une interprétation qui est proche de celle que L.C. Birch (1957) appelle « signification II de la compétition ». Comme la pour d'autres raisons encore, nous pensons que le terme compétition

est impropre à ce phénomène car son effet global, « effet de présence », est mesuré sur une modification plastique, or, il n'est pas certains que l'on puisse toujours distinguer les actions biologiques exactes des deux constituants a et b de ce phénomène à l'aide de la seule modification plastique en particulier parce que :

— Les caractères observés peuvent répondre différemment aux actions impliquées dans ces deux aspects.

— L'influence de ces deux aspects n'est pas la même selon qu'il s'agisse de l'individu ou de toute une population d'individus.

D'autre part, sans revenir sur la partition de l'environnement déjà faite, on en déduit que l'appréciation du phénomène de la compétition proprement dit, quand on recherche une estimation de son effet direct, risque d'être imprécise et entachée d'erreurs importantes en raison des interactions nombreuses et complexes qui peuvent se produire entre les nombreux facteurs en cause. Certains effets peuvent même être inversés.

B. ASPECTS QUANTITATIFS DES INTERACTIONS BIOLOGIQUES ENTRE GENOTYPES

1. OBJET ET UTILITE DES CONSIDERATIONS BIOMETRIQUES

Nous croyons que dans l'analyse des relations biologiques qui résultent entre plantes voisines à partir d'effets métriques observés sur des caractères quantitatifs, il est préférable, une fois le ou les stades d'observations définis, d'essayer à l'aide d'une paramétrisation adéquate des effets, de faire des hypothèses sur les causes. On étudie alors sur les caractères quantitatifs, les effets ou « interactions biologiques entre génotypes », ce qui peut, dans certains cas éviter d'attribuer à la compétition des effets dont elle n'est pas la cause directe. Indépendamment des interactions biologiques mesurables, le terme compétition continuera à être employé pour désigner le phénomène biologique proprement dit.

L'aspect biométrique du phénomène de la compétition intergénotypique a été peu étudié malgré l'intérêt évident qu'il présente. La connaissance des relations d'ordre général ou particulier qui existent entre divers génotypes nécessite la détermination de caractéristiques

propres à chacun d'eux. Ce problème peut être résolu si des paramètres décrivant le comportement du génotype en concurrence peuvent être définis et estimés. Il devient alors nécessaire de choisir un modèle de compétition type (dispositif expérimental, écartement des concurrents, conditions environnementales, etc...) et dont dépend la définition de ces paramètres. Toute modification apportée à un modèle entraîne a priori une reconsidération de ces paramètres. Il est donc indispensable d'apporter quelques précisions sur les aspects quantitatifs de ce phénomène afin de rendre plus aisée l'analyse biométrique qui suivra. Il est important de remarquer qu'une terminologie appropriée à ce type d'études fait défaut. Aussi nous essayerons d'apporter tout au long de ce travail les éléments nécessaires en nous inspirant des quelques études déjà entreprises dans ce domaine.

2. LES ASPECTS ESSENTIELS DES INTERACTIONS BIOLOGIQUES

Considérons deux structures génotypiques distinctes appelées G_i et G_j et supposons (nous verrons par la suite la méthodologie expérimentale) qu'elles sont installées en mélange dans un milieu élémentaire défini, matérialisable, que nous appellerons « cellule de compétition » ; nous convenons que :

- G_i = génotype concurrent de G_j dans la cellule $\{G_i, G_j\}$, sera appelé le « génotype-compétiteur », ou « compétiteur ».
- G_j = le génotype exposé à l'action de G_i , « génotype producteur ».

Supposons qu'il existe un caractère phénotypique P quantitatif mesurable. Dans l'hypothèse que le phénotype d'un individu de G_j isolé est égal à la somme des contributions génotypiques (g_j) et environnementales (E_o), en dehors de toute interaction entre les deux, nous retrouvons la valeur P_j sous la forme classique :

$$P_j = g_j + E_o$$

L'environnement E_o peut contenir un individu appartenant à G_i capable d'utiliser les mêmes ressources que lui ou d'agir d'une manière quelconque sur son développement, c'est à dire quantitativement sur

son expression phénotypique. L'environnement où se trouve l'individu G_j exercerait alors deux types d'effets :

- E_o , environnement extérieur général, représentant les conditions de la concurrence, supposé maintenu le même qu'au paravant.
- E_i , environnement particulier, dû à la présence du compétiteur G_i ; le caractère observé de G_j s'écrit alors :

$$P'_j = g_j + E' = g_j + E_i + E_o$$

les interactions étant supposées négligeables pour simplifier le problème. La réciprocité des effets permet d'écrire aussi :

$$P'_i = g_i + E_j + E_o$$

Lorsqu'il s'agit d'un individu entouré par n autres d'un génotype différent (schéma du type hexagonal ou octogonal de K.I. Sakai (1955) par exemple), cette décomposition devient :

$$P'_j = g_j + \sum_{i=1}^{i=n} E_i + E_o$$

et dans le cas d'un ensemble complexe composé de plusieurs individus G_j , soumis aux effets d'individus de génotype G_o , nous aurons :

$$P'_j = g_j + \sum_{i=1}^{i=n} E_i + \sum_{j=1}^{j=(n-1)} E_{j_n} + E_o$$

où l'effet E'_j ajouté provient des relations de l'individu observé de G_j avec les autres individus voisins et de même génotype que lui.

Cependant, lorsqu'il s'agit non plus d'organismes isolés mais de collections d'individus, P_j , P'_j sont les moyennes des structures en compétition avec elles-mêmes (« cellule pure ») et en mélange respectivement. La pratique courante a été, dans la plupart des travaux, et en raison des difficultés d'appréciation de négliger les effets du type E'_j , c'est à dire relatifs à la compétition intragénotypique. Cet aspect mérite d'être étudié et sera traité par la suite.

a. — La modification plastique et l'effet de présence :

Cette première décomposition, très simplifiée, présente l'avantage de mettre en évidence la nature de l'action que peut exercer un compétiteur sur son voisin. L'effet métrique de la compétition peut alors être estimé sur le caractère P_j par la différence :

$$P_j - P'_j = - E_i$$

valeur algébrique qui représente la modification plastique imputable à l'effet d'un environnement particulier G_i et se trouve proche de ce que K.I. Sakai (1955) désignerait par « aptitude à la compétition de G_j ».

b. — Appréciation de la nature des relations biologiques :

L'appréciation de la nature des relations biologiques entre plantes voisines, quand elle est faite d'une manière indirecte, c'est à dire d'après la réponse d'un caractère quantitatif, se trouve conditionnée de toute évidence par la nature de ce caractère et la propriété de cette réponse. Celle-ci peut en effet traduire directement les effets de la compétition, ou dans d'autres cas, résulter d'interactions plus ou moins complexes. La comparaison pour un caractère quantitatif phénotypique P entre :

— la valeur moyenne des observations dans toute la cellule de compétition, c'est à dire le rendement réel du mélange (compétiteur et producteur réunis)

— la valeur attendue du mélange théorique (moyenne des cellules pures)

nous conduit à considérer l'inégalité :

$$(P_i + P_j) - (P'_i + P'_j) = E_i + E_j \lesseqgtr 0$$

qui fait apparaître trois aspects assez intéressants :

Les deux premiers cas, c'est à dire.

$$(P_i + P_j) - (P'_i + P'_j) < 0$$

$$(P_i + P_j) - (P'_i + P'_j) > 0$$

traduisent les cas où les actions de deux structures génotypiques G_i et G_j dans une cellule de compétition entraînent au niveau du caractère observé des interactions biologiques dont les effets sont améliorants ou bien dépressifs.

Le troisième cas correspond à :

$$(P_i + P_j) - (P'_i + P'_j) = 0$$

Si on admet que la compétition est conditionnée par une insuffisance du milieu physique et que le caractère P traduit fidèlement les

effets directs de la concurrence au niveau des modifications plastiques, la valeur du mélange réel est égale à celle du mélange théorique et nous avons, sur le plan quantitatif :

$$E_i = - E_j$$

situation qui correspond alors à la « loi de compensation » déjà annoncée : le profit d'un génotype est égal à la perte de son concurrent.

Ces considérations générales montrent l'intérêt plus général des interactions biologiques. En outre, elles font ressortir la nature factorielle du phénomène, aspect que nous reprendrons par la suite dans une analyse biométrique approfondie.

c. — Les variances et covariances phénotypiques :

Lorsque les structures G_i et G_j sont considérées comme étant chacune une collection d'individus, (ce qui correspond du reste à la plupart des cas) la variance phénotypique, si on néglige toujours les interactions du génotype avec le milieu, se met sous la forme :

$$V(P'_j) = V(g_j) + V(E_i) + V(E_o) + 2 \text{cov}(g_j, E_i)$$

$$V(P'_i) = V(P_j) + V(E_i) + 2 \text{cov}(g_j, E_i)$$

La présence du terme en covariance est très importante et souligne la spécificité des actions des compétiteurs. Le phénomène demeure conditionné par le degré d'homogénéité du matériel.

Il semble évident que l'étude de la variance phénotypique et sa décomposition seraient d'un apport extrêmement enrichissant pour la connaissance de ce phénomène. Mais cette étude n'est pas simple en raison des difficultés qu'on rencontre sur le plan expérimental lorsqu'on veut obtenir, en maintenant des conditions de concurrence, des couples de compétiteurs satisfaisant à une telle décomposition. La corrélation entre plantes voisines rend cet aspect difficile :

a — La corrélation topographique.

Cette corrélation dépend beaucoup de la distribution des plantes dans l'espace. On démontre, avec K. Siern (1965) que la corrélation entre deux plantes non apparentées et prises au hasard telles que dans un dispositif monodimensionnel ordonné elles occupent des rangs :

$$\dots\dots (R) \dots\dots\dots (R + 3) \dots\dots\dots$$

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

et au-delà de ces rangs, est nulle. Mais ceci est théorique. Dans les peuplements denses, l'absence de relations entre plantes voisines n'est difficile à déceler en raison, entre autre, du système racinaire.

b. — *La corrélation entre apparentes dans les associations de genotypes.*

La corrélation entre plantes voisines dépend aussi des relations de parenté entre compétiteurs : la relation

$$P_{ij} = g + \sum_{k=1}^n E_k + L_k$$

montre qu'une parenté plus ou moins étroite entre les producteurs, les compétiteurs ou bien les deux catégories, rend le processus plus complexe en raison des exigences devenues plus proches à cause de cette parenté. Cet aspect existe certainement dans les parcelles pures de façon plus marquée que dans les mélanges. L'étude de telles relations, bien que d'une très grande importance, n'est pas prévue dans l'esprit de cette étude, mais mériterait d'être examinée.

d. — *Les problèmes d'échantillonnage et la compétition :*

Des études stochastiques établies par B. Matern (1947-1960) sur les conséquences de la distribution des plantes dans l'espace et l'importance des effets de la compétition dans les problèmes d'échantillonnage en rapport avec la forme et les dimensions des parcelles ont révélé que :

— La corrélation entre plantes voisines est une fonction monotone décroissante quand la distance entre plantes croît.

— La corrélation entre plantes très voisines est rendue négative par les effets de la compétition.

Matern envisage uniquement là, de toute évidence, le cas de la concurrence stricte. On ne saurait d'autre part généraliser ces résultats à tous les caractères.

La compétition rend les unités d'échantillonnage d'autant plus faibles qu'elle est intense. Lorsque l'unité d'échantillonnage est un individu comprenant plusieurs individus, on distingue deux types de compétition :

— la compétition à l'intérieur de chaque unité ;

— la compétition entre les unités.

et au-delà de ces rangs, est nulle. Mais ceci est théorique ; dans les peuplements denses, l'absence de relations entre plantes voisines reste difficile à déceler en raison, entre autre, du système racinaire.

b — *La corrélation entre apparentés dans les associations de géotypes.*

La corrélation entre plantes voisines dépend aussi des relations de parenté entre compétiteurs ; la relation :

$$P'_j = g_j + \sum_{i=1}^n E_i + E_o$$

montre qu'une parenté plus ou moins étroite entre les producteurs, les compétiteurs ou bien les deux catégories, rend le processus plus complexe en raison des exigences devenues plus proches à cause de cette parenté. Cet aspect existe certainement dans les parcelles pures de façon plus marquée que dans les mélanges. L'étude de telles relations, bien que d'une très grande importance, n'est pas prévue dans l'esprit de cette étude, mais mériterait d'être examinée.

d. — *Les problèmes d'échantillonnage et la compétition :*

Des études stochastiques établies par B. Matern (1947-1960) sur les conséquences de la distribution des plantes dans l'espace et l'importance des effets de la compétition dans les problèmes d'échantillonnage en rapport avec la forme et les dimensions des parcelles on retient que :

— La corrélation entre plantes voisines est une fonction monotone décroissante quand la distance entre plantes croît.

— La corrélation entre plantes très voisines est rendue négative par les effets de la compétition.

Matern envisage uniquement là, de toute évidence, le cas de la concurrence stricte. On ne saurait d'autre part généraliser ces résultats à tous les caractères.

La compétition rend les unités d'échantillonnage d'autant plus biaisées qu'elle est intense. Lorsque l'unité d'échantillonnage est un traitement comprenant plusieurs individus, on distingue deux types d'effets dus à la compétition :

- Ceux de la compétition à l'intérieur de chaque unité.
- Ceux de la compétition entre les unités.

F. Yates et I. Zecopanay (1935), puis W.T. Federer (1955) ont mis l'accent sur l'accroissement de la variance à l'intérieur de chaque unité, ce qui rend les composantes génétiques de la variance difficiles à estimer avec précision dans certains essais. Ce cas correspond, lorsque l'unité d'échantillonnage est une « parcelle pure », à ce que nous avons appelé *compétition intragénotypique*. Trois méthodes ont permis cependant d'estimer l'intensité de cette compétition d'un type particulier.

a. *L'étude du coefficient de variation* du poids des plantes à plusieurs densités et son évolution dans le temps, tel que l'a réalisé T. Kira et coll. (1953).

b. *L'étude de la distribution* des fréquences des poids individuels dont les paramètres changent lorsque la compétition s'intensifie avec le temps, Koyama et K'ra (1956).

c. *L'étude des corrélations* entre le poids de la plante productrice et celui de ses voisins, Kira et coll. (1953).

En ce qui concerne la compétition entre unités d'échantillonnage, elle se manifeste surtout par des « effets de bordure » auxquels il faut adjoindre ceux où, dans une unité expérimentale isolée, les plantes situées près de la périphérie sont avantagées. H.K. Hayes et coll. (1955) ont mis l'accent sur cet aspect qui rend de ce fait l'unité expérimentale hétérogène et l'échantillonnage biaisé par une perte d'information. Des auteurs comme H. Fairfield Smith (1938), B. Matern (1960), V.J. Shrikhande (1957) et J.A. Nelder (1962) ont étudié les formes et les dimensions des unités expérimentales et fait de nombreuses remarques à propos de cette perte d'information.

C. LES METHODES D'ETUDE ET LA RECHERCHE DES PARAMETRES

1. LES METHODES D'ETUDE

La recherche de caractéristiques décrivant le comportement d'une structure génotypique en concurrence nécessite donc, comme il a été déjà annoncé, le choix d'un modèle d'étude. L'examen de ce comportement, compte tenu des contraintes imposées à une telle structure

génotypique par son environnement effectif peut être approché de deux manières :

a. — L'étude globale :

La réponse est une description du phénomène pour l'ensemble d'un groupe d'individus. Cette étude peut être réalisée à l'aide d'un dénombrement portant sur le nombre de survivants ou bien à l'aide de la variation de l'effectif de la population dans le temps ; ainsi dans le cas d'une population comprenant deux sous-populations N et N' distinctes, on peut étudier l'expression :

$$\frac{dN}{dt} = K \cdot F(N, N')$$

C'est ainsi que de tels modèles ont déjà été étudiés et discutés par de nombreux auteurs comme Ching Long Chiang (1954), L. Neymann (1956), M.S. Bartlett (1957 - 1960), V.D. Barnett (1962) et récemment par D.G. Chapman (1967). De telles méthodes ont pu être appliquées avec succès à l'approche des problèmes de compétition rencontrés généralement chez des populations animales de laboratoire comme par exemple celles qui sont composées à la fois de *Tribolium castaneum* et *T. confusum*. On a pu ainsi obtenir des résultats satisfaisants relatifs aux effets de la concurrence dans des conditions bien définies.

Une telle méthode globale demeure difficile à appliquer à l'étude des populations végétales composées car nous ne connaissons pas d'espèces susceptibles de satisfaire à des conditions telles que la courte durée du cycle, la tolérance aux fluctuations bioclimatologiques annuelles et saisonnières, l'existence d'un marqueur génétique convenable, la connaissance approfondie des caractéristiques etc...

b. — L'étude analytique :

Il n'y a pas une réponse unique, mais de nombreuses réponses ayant chacune trait à une caractéristique particulière de l'individu, ou bien de l'individu moyen, lorsqu'il est impossible d'effectuer une étude globale ayant une signification biologique satisfaisante. Chaque caractère peut être dans un premier temps considéré comme une unité biologique et sa réponse à une contrainte environnementale, qu'elle soit de nature physique ou biologique, est soumise à une étude biométrique particulière. On peut ainsi chercher des paramètres pour illus-

et n'étudier parmi ces derniers que
une hiérarchie des caractères existe.

Un caractère donné peut d'ailleurs compren-
dre l'observation de la réponse dans des milieux physiques différents
de manière à fournir une vérification de la stabilité de la réponse.

Cette étude analytique doit par la suite, en utilisant une intégration
des résultats fragmentaires, aboutir à la recherche d'une conclu-
sion biologique relative à la réponse globale de la structure considérée.

C'est surtout cette seconde méthode, c'est à dire l'étude analytique,
que nous avons adoptée pour approcher les « interactions biologiques
entre structures génotypiques de luzerne » dont nous décrivons
quelques aspects par la suite.

2. LA MODIFICATION PLASTIQUE RELATIVE

Lorsque deux structures génotypiques G_i et G_j distinctes sont
installées en mélange (cellule de compétition) et en parcelle pure et
lorsqu'il existe un caractère phénotypique P mesurable pour chacune,
l'appréciation et l'étude analytique des effets entre concurrents peut
être réalisée à l'aide d'un critère que nous avons appelé « modification
plastique relative ». Cette notion se définit de la manière suivante :

Soit par exemple un génotype donné G_j (producteur) en présence
de G_i (compétiteur), et soit P_j un caractère quantitatif donné de G_j ,

si P_j est la valeur moyenne de ce caractère lorsque G_j est en
compétition avec lui-même (cellule pure),

si P'_j la valeur moyenne lorsque G_j est en compétition avec G_i ,
Le rapport :

$$\frac{\Delta P_j}{P_j} = \frac{P'_j - P_j}{P_j}$$

représente la « modification plastique relative » pour ce caractère,
dans la confrontation considérée. Lorsque nous reprenons la décom-
position déjà introduite plus haut nous avons :

$$\frac{\Delta P_j}{P_j} = \frac{P'_j - P_j}{P_j} = \frac{E_i}{g_j + E_i}$$

Cette notion a l'avantage de montrer, par sa valeur absolue, l'amplitude de la variation phénotypique due à l'effet de l'environnement biologique E et par son signe, si la confrontation est bénéfique ou désavantageuse pour le génotype producteur.

La pondération de l'effet E du compétiteur par la valeur du génotype producteur en parcelle pure permet de tenir compte des différences fondamentales qui peuvent exister entre G_i et G_j pour les différents caractères étudiés.

La « modification plastique relative » demeure valable pour l'ensemble de la cellule de compétition, c'est à dire le mélange réel et la pondération se fait par rapport à un mélange théorique calculé à partir des cellules pures, on a ainsi :

$$\frac{(P'_i + P'_j) - (P_i + P_j)}{(P_i + P_j)} = \frac{E_i + E_j}{(P_i + P_j)}$$

ce qui met en évidence les interactions biologiques et leur importance au niveau du caractère P observé.

Ces notions seront utilisées plus loin dans notre travail.

3. LES MODELES EXPERIMENTAUX

Il a été souligné que l'étude des interactions biologiques entre génotypes dépend étroitement de la structuration de la population expérimentale dans la cellule de compétition. Lorsque des paramètres sont recherchés, il devient alors nécessaire de choisir un modèle de compétition type, défini par certaines de ses caractéristiques dont le dispositif expérimental, proprement dit, les conditions environnementales, la densité et la disposition des concurrents, les proportions des différents génotypes dans le mélange, la conduite des observations etc..

a. — Nature de la composition du mélange :

Le cas le plus simple et classiquement utilisé est celui où la cellule de compétition comprend deux génotypes mélangés dans des proportions égales.

Récemment, C. Mc. Gilchrist (1967) a proposé un modèle théorique d'analyse pour traiter du cas où la cellule de compétition est un mélange de deux populations différentes dans les proportions u et v (avec $u + v = 1$; $u = 1/2$). Il s'agit là d'une extension des travaux accomplis par H. Schéffé (1958, 1963) qui a recherché la prédiction de la réponse d'un mélange (il s'agit de certains composés industriels) lorsque cette réponse ne dépend pas de la quantité totale d'un produit, mais des proportions de ses composants.

b. — Les dispositifs expérimentaux :

Nous avons pu voir qu'il existe une corrélation entre plantes voisines et que cette corrélation est fonction à la fois de la nature du végétal utilisé et de la distribution des individus dans l'espace. Les paramètres qui peuvent être obtenus dépendent donc du dispositif expérimental choisi. De nombreux dispositifs ont été ainsi utilisés. Certains sont caractérisés par une implantation systématique et régulière des concurrents dans l'espace, alors que dans d'autres, cette implantation est au hasard. Il n'a pas été prévu de décrire ici en détail les différents dispositifs qui ont été déjà proposés. Nous voulons cependant mentionner les plus intéressants :

Les dispositifs réguliers :

a — Les dispositifs réguliers à densité constante.

— sans dimension (deux plantes concurrentes dans un pot), R.M. Moore et J.D. Williams analysés par E. J. Williams (1962) et C. Mc. Gilchrist (1965).

— Monodimensionnel, implantation régulière sur une ligne.

— Bidimensionnel, alternance de lignes d'un même génotype chacune, N.F. Jensen et W.Y. Federer (1965).

— Multidimensionnel, figure géométrique régulière dont le centre est le producteur, ainsi le schéma hexagonal de K.I. Sakai (1955).

b — Les dispositifs réguliers à densité variable.

Il s'agit de dispositifs expérimentaux nécessaires aux expériences faisant intervenir une variation progressive, systématique et isotrope de l'espacement dans un peuplement, ainsi J.A. Nelder (1962) et J. K. A. Bleasdale (1967).

Les dispositifs au hasard :

Deux méthodes méritent d'être mentionnées.

a — Le modèle Stern - Lichter.

Il s'agit de prélever, dans un peuplement au hasard, un génotype central (producteur) et les deux ou plusieurs génotypes qui l'entourent effectivement et cela dans toutes les combinaisons possibles, K. Stern (1965) R. Lichter (1967).

b — La méthode de l'«aire polygonale élémentaire».

Introduite par R. Mead (1967), cette méthode permet dans un peuplement établi au hasard, naturel ou implanté, et lorsque la nature du végétal le permet, (Mead a expérimenté avec la carotte), de caractériser chaque individu en place par le polygone de terrain qu'il occupe. L'étude des relations entre le barycentre du polygone et l'aire, la forme et la position occupée par la plante rend possible l'attribution à chaque individu de paramètres concernant ces caractéristiques.

DEUXIEME PARTIE

**ETUDE ANALYTIQUE ET SYNTHETIQUE
DES INTERACTIONS BIOLOGIQUES
ENTRE GENOTYPES CHEZ LA LUZERNE**

A la suite des aspects fondamentaux que nous avons développés dans la première partie concernant le phénomène de la compétition entre génotypes et les caractéristiques essentielles de son étude, nous nous proposons de présenter ici quelques résultats obtenus à partir d'une série d'observations et d'expérimentations personnelles réalisées sur la luzerne à la Station d'Amélioration des Plantes de Lusignan.

Notre but était de créer des populations expérimentales composées chacune d'une combinaison de deux génotypes à la fois, et de mesurer par la variation des caractères quantitatifs ou modifications plastiques, les effets de la compétition intergénotypique sur le phénotype de chaque constituant du mélange initial. Les résultats obtenus, dont certains seront développés ici, ont montré qu'une étude analytique appliquée à chacun des caractères phénotypiques est nécessaire pour l'approche du phénomène dans son ensemble.

I. ETUDE ANALYTIQUE DES EFFETS
ENTRE GENOTYPES EN ASSOCIATION

Cette étude a comporté de nombreuses expériences réalisées soit en plein champ, soit dans un bac en serre, soit dans des caissettes disposées en plein air. L'étude des interactions biologiques s'appuiera

particulièrement sur les résultats obtenus à l'aide de deux expériences principales que nous désignerons par :

— Expérience I : Installée en plein champ en 1965 et dont les premiers résultats ont été déjà présentés (N. Chalbi, 1967-a) ; cette expérience a duré plus de deux ans et a comporté plusieurs récoltes.

— Expérience II : Installée selon le même modèle que la précédente, en plein champ mais à un emplacement différent, en 1966.

Les expériences I et II ont par la suite permis une analyse biométrique approfondie du phénomène.

Les aspects méthodologiques ainsi que certains de nos résultats ont déjà été présentés, c'est pourquoi, en ce qui les concerne, et particulièrement pour ceux de l'expérience I, il s'agira soit d'un simple rappel, soit d'une mise au point à la lumière d'autres résultats et analyses obtenus par la suite.

A. MATERIEL ET METHODES UTILISEES

1. LE MATERIEL VEGETAL

Pour réaliser l'expérience I, nous avons utilisé, en avril 1965 quatre structures génotypiques de luzerne :

- Cardinal (C)
- S.L. (S)
- Mulasserie (M)
- Hybride 61-41 (H)

Les trois premières ont été utilisées la même année en serre et par la suite en caissettes.

Compte tenu des résultats observés, nous avons installé l'année suivante l'expérience II avec 8 structures, en ajoutant aux quatre premières les suivantes :

- Hybride 64-43 (A)
- Hybride 64-44 (B)
- FD 100 (F)
- Europe (E)

Dans ce qui suivra, chaque structure sera désignée par une lettre pouvant être son initiale, c'est à dire respectivement C, S, M, H, A (hybride 64-43), B (hybride 64-44), F et E.

C, F, et E sont connues dans le commerce ; les autres sont partie d'un matériel génétique expérimental appartenant à la Station d'Amélioration des Plantes de Lusignan et nous a été confié en vue de cette expérimentation.

Il est intéressant de noter que ces structures diffèrent tant par leur phylogénie que par leur degré d'homogénéité.

Le mot génotype est utilisé ici dans un sens large. Il désigne des structures génotypiques de luzerne qui sont en fait des populations ou collections autotétraploïdes allogames. Ces populations se trouvent définies en tant que structures par leur « organisation héréditaire, c'est à dire à la fois par les éléments constitutifs et leur arrangement », Y. Demarly (1968).

Elles ont par ailleurs une base génétique assez étroite et se trouvent, comme le vérifient les divers résultats obtenus, génétiquement caractérisées, ce qui autorise l'emploi du terme génotype, pour les désigner. La connaissance satisfaisante de chacune de ces structures peut être réalisée à l'aide de nombreux caractères quantitatifs.

2. TECHNIQUE EXPERIMENTALE

a. — Dispositif expérimental :

Dans la série d'expériences faites en bac, en serre, en champ ou en caissettes, la cellule de compétition a été réalisée de la manière suivante :

— Mélange en égales proportions de deux génotypes à la fois et cela dans toutes les combinaisons possibles. Chacun s'y trouve en compétition avec un autre.

— Choix d'un « dispositif régulier à densité constante » le modèle monodimensionnel, qui présente l'avantage d'être *a priori* celui où les interactions entre individus sont théoriquement les plus simples. Dans chaque combinaison, les individus d'un génotype donné se trouvent systématiquement en alternance avec ceux d'un autre à raison d'un centimètre d'intervalle (en plein champ) et 0,5 cm (dans le bac en serre).

— La cellule de compétition est une parcelle d'association comprenant 6 lignes d'un mètre de longueur dont 2 servent de bordures et 4 sont utilisées pour les prélèvements à raison de 2 pour chaque

concurrent, afin que les données propres à chacun soient indépendantes. Les lignes sont espacées de 25 cm, et à cette distance, la compétition entre lignes semble négligeable relativement à celle qui a lieu sur la ligne.

Des parcelles pures, constituées par 4 lignes d'un même génotype dont 2 pour les prélèvements (écartement de 1 cm sur la ligne et 25 entre les lignes) et où le génotype est donc en compétition avec lui-même ont été de même réalisées.

L'ensemble a été disposé en « blocs complets au hasard ».

b. — Techniques particulières :

Des différences dans la grosseur des graines ont été observées. Pour réduire ces différences initiales et améliorer l'homogénéité de l'installation des essais semés ou repiqués, les graines utilisées ont été calibrées à l'aide de tamis Saulas et Cie (entre 0,8 et 1 millimètre). C. Hutln (1967) suggère un calibrage plus fin.

Comme dans la plupart des plantes fourragères, aucun de ces génotypes ne présente de caractère marqueur génétique apparent. Aussi est-il pratiquement impossible de reconnaître à quel génotype appartient un individu en place et suivre son évolution durant sa phase végétative. Nous avons résolu ce problème en mettant au point un dispositif technique particulier de mise en place de l'essai, aussi bien en champ qu'en caissette. Il s'agit d'un procédé mécanique permettant de repérer sur la ligne les génotypes associés, à l'aide d'une bande métallique graduée : l'ensemble du système a été décrit dans ses détails et illustré par ailleurs, N. Chalbi (1967 - a). Ce dispositif permet de différencier efficacement les génotypes durant la première année seulement ; par la suite, un autre système de repérage doit être substitué en raison de l'importance acquise par les plantes au départ du printemps suivant.

3. LES CARACTERES QUANTITATIFS UTILISES ET L'ECHANTILLONNAGE

Afin de pouvoir caractériser dans le végétal et sa morphologie tout ce qui peut contribuer à nous renseigner sur l'effet de chaque structure génotypique sur l'autre, nous avons recueilli des données sur le plus de caractères possibles et à des stades variés.

En raison du grand nombre de données, et afin d'éviter que le matériel prélevé et attendant d'être dépouillé n'évolue de façon notable durant l'opération (fermentation, perte des feuilles, évolution des boutons floraux...), l'échantillonnage a été fixé pour les différentes répétitions à raison de 10 plantes par traitement (le composant d'un mélange par exemple) et par répétition, la mesure étant effectuée sur l'individu prélevé au hasard sur la ligne.

a. — Les prélèvements :

Dans l'expérience I installée en avril 1965, il a été possible au cours de cette même année d'effectuer les relevés suivants :

a — *Relevé en champ sur les jeunes plantes en place (fin mai).*

— Nombre total de feuilles à 40 jours.

b — *Dépouillement en laboratoire d'un échantillonnage prélevé en pleine floraison (début août).*

— Hauteur individuelle.

— Nombre total de tiges.

— Nombre de tiges florifères par plante.

— Nombre d'inflorescences par plante.

— Nombre de fleurs par inflorescence moyenne.

— Poids total de matière sèche par plante.

c — *Dépouillement en laboratoire d'un dernier échantillonnage (début octobre).*

— Nombre de grappes mûres par plante.

— Nombre de graines par plante.

Ces caractères, qui constituent les composantes du rendement, sont classiquement considérés comme étant contrôlés par la nature génotypique des structures. On peut considérer leur valeur moyenne comme une caractéristique variétale. P. Guy (1964) a utilisé par exemple le nombre total de feuilles et le nombre total de tiges par plante comme critères de classement pour étudier les différences de croissance entre certaines populations de luzerne.

b. — Remarques :

Il faut cependant remarquer certains points particuliers à nos expériences :

— Le nombre d'inflorescences : il s'agit du nombre total par plante des inflorescences ayant au moins une fleur ouverte. Pour éviter un biais systématique dû à la différence de précocité, nous avons à chaque expérience choisi le moment où la floraison semblait également avancée pour l'ensemble des génotypes utilisés, biais d'autant moins préjudiciable que les comparaisons ont pour référence le résultat de la parcelle pure pour chaque génotype.

— Le poids de matière sèche correspond ici à celui qui est obtenu après séchage en étuve (12 h. à 70° C.) de toute la partie aérienne d'une plante prélevée à partir du collet. Certains individus, très précoces, avaient une partie de leurs inflorescences sous forme de gousses vertes, ce qui majore dans ces cas particuliers le poids de matière sèche classiquement utilisé.

— La hauteur est mesurée sur l'individu à partir du collet.

B. LES PRINCIPAUX RESULTATS OBSERVES SUR LES MOYENNES DANS LES ASSOCIATIONS

On se propose de présenter ici les principaux effets qui ont affecté les génotypes en association, principalement à l'aide de ceux qui ont été observés dans une première récolte de l'expérience I, installée avec C, S, H et M en 1965. L'expérience II, de 1966, qui englobait outre ces mêmes structures, les quatre autres déjà citées a confirmé en 1ère récolte la plupart de ces résultats et a permis d'autres conclusions intéressantes, relatives aux structures introduites.

La méthode suivante sera adoptée dans une cellule de compétition où le mélange est CS par exemple ; nous avons les deux données indépendantes :

- C_c : valeur du caractère observé sur C en présence de S ; C est le producteur et S son compétiteur.
- S_c : désigne sa réciproque.

Par ailleurs, C indique qu'il s'agit du cas où la structure génotypique C est en parcelle pure.

1. PREMIERES CONSIDERATIONS SUR L'ENSEMBLE
DES CARACTERES OBSERVES

Chacun des caractères étudiés fournit dans l'expérience I, 16 séries d'observations correspondant chacune aux quatre génotypes pris dans toutes les combinaisons et également dans les parcelles pures.

Il a été procédé à l'analyse particulière de chacun des caractères déjà énumérés. La comparaison des moyennes, appliquée aux différents traitements que comporte chacun des caractères, a révélé des différences hautement significatives :

- entre moyennes des parcelles pures d'une part,
- et d'autre part entre les performances moyennes d'un génotype donné lorsque son environnement biologique varie d'une cellule de compétition à une autre.

Il semble en premier lieu que la technique expérimentale qui a été utilisée pour uniformiser et minimiser à la fois toute source d'erreur incontrôlable dans les cellules de compétition homologues ou une trop forte hétérogénéité dans le peuplement a été satisfaisante. Sans doute peut-on dire, que c'est ici l'action de la composante biologique (présence d'un voisin) de cet environnement qui a été prépondérante.

Néanmoins, l'examen des diverses données expérimentales indique pour la plupart des caractères observés une relation importante entre la variance et la moyenne à l'intérieur de chaque traitement, autrement dit, de chaque type d'environnement biologique possible. Cela met en évidence :

— Les différences appréciables qui existent d'une part entre les structures et d'autre part entre les effets des différents traitements et leur intensité.

— La diversité des formules qui constituent, malgré la tentative d'uniformisation par le calibrage des graines, chaque structure génotypique, et la nature de leur distribution.

Tout cela nous a amené à utiliser certaines transformations des données.

Les comparaisons des moyennes pour les différents traitements ont été réalisées pour chaque caractère selon la méthode des blocs (16 traitements, 4 répétitions) ; la donnée élémentaire est ici la moyen-

ne de 10 plantes prélevées par cellule ; les résultats essentiels de cette analyse sont ceux qui figurent au Tableau I ; les différences entre blocs ont été pratiquement négligeables.

TABLEAU I

Comparaison des moyennes pour l'expérience I (Lusignan, 1965)

Caractères	Effet bloc	Carrés moyens (effet)	Carrés moyens (erreur)	F. calculé	F. théorique (0,01)
Nbre de feuilles	N.S.	665,00	90,82	+ 7,32	2,50
Hauteur	N.S.	43,912	7,107	6,17	»
Matière sèche	N.S.	15,408	2,048	7,52	»
Nbre de tiges	N.S.	1,474	0,262	5,62	»
Nbre de tiges florifères	N.S.	0,833	0,132	6,31	»
Inflorescences	N.S.	0,130	0,013	9,80	»
Nbre de grappes	N.S.	14,648	2,91	5,01	»

Nous nous limitons ici à signaler l'essentiel des résultats de l'ensemble des données mais nous étudierons plus loin à fond seulement le cas d'un caractère, le nombre d'inflorescences, choisi pour sa similitude avec la plupart des autres.

a. — Les résultats en parcelle pure :

Les quatre géotypes utilisés diffèrent pour certains des caractères observés. Les performances moyennes par plante des quatre géotypes en parcelle pure établies sur l'ensemble des répétitions sont portées sur le tableau II, où figurent également les écart-types de ces estimations, obtenus d'après les analyses du tableau I.

Les différences entre C, S et M varient selon les caractères considérés mais tous les traits sont, dans cette expérience, nettement supérieurs à H.

Nous avons fait figurer au tableau II les coefficients de variation de ces caractères établis pour l'ensemble des traitements (cellules de compétition et pures) à partir des analyses du Tableau I. On peut noter la gamme appréciable de variabilité (indiquée ici dans un ordre croissant) qui affecte les différents caractères dans une même expérience, et dont nous reparlerons plus loin lorsque nous montrerons sa tendance à être positivement liée à l'importance des déformations subies par les caractères.

TABLEAU II

Moyennes en parcelle pure pour l'expérience I (Lusignan 1965)

Caractères	C	S	H	M	Ecart-type	C.V.
Nbre de feuilles	12,1	14,8	10,1	13,3	0,47	0,08
Hauteur (cm)	39,4	33,2	28,8	34,3	1,32	0,08
Matière sèche (g)	1,383	1,163	0,746	1,076	0,071	0,15
Nbre de tiges	3,0	4,2	2,0	3,3	0,25	0,19
Nbre de tiges florifères	2,2	2,1	1,0	1,5	0,18	0,26
Nbre d'innescences	8,62	5,75	1,82	4,92	0,57	0,30
Nbre de grappes mures	8,2	6,67	26,5	7,18	0,85	0,36

Il faut par ailleurs noter que dans la parcelle pure existe, du fait de la diversité des formules (ou peut-être de leur similitude) à l'intérieur de chaque structure, une compétition intragénotypique qu'il est impossible d'étudier d'après ces chiffres et dont nous reprendrons l'examen plus loin.

b. — Importance et nature des modifications phénotypiques :

Les résultats relatifs à l'ensemble des caractères étudiés et qui illustrent la variation phénotypique moyenne subie par une structure au niveau de chacun des caractères sous l'effet d'un compétiteur installé dans une même cellule de compétition sont extrêmement nombreux. Nous avons choisi de les présenter sous une forme condensée, mais pratique, à l'aide de la « *modification plastique relative* », déjà introduite dans la première partie. Ces résultats figurent au Tableau III et les effets significatifs y sont indiqués.



SUITE EN

F

2



MICROFICHE N°

00060

République Tunisienne

MINISTRE DE L'AGRICULTURE

CENTRE NATIONAL DE

DOCUMENTATION AGRICOLE

TUNIS

الجمهورية التونسية
وزارة الزراعة

المركز القومي
للتوثيق الزراعي
تونس

F

2

TABLEAU III
Modifications plastiques relatives (Lusignan, Juill t — Octobre 1965)

	C _S	C _H	C _M	S _C	S _H	S _M	H _S	H _C	H _M	M _C	M _S	M _H
Nbre de feuilles (40 jours)	* -0,14	* -0,13	-0,04	* -0,20	* -0,12	* -0,14	* +0,14	+0,01	+0,01	* -0,12	* -0,11	* -0,12
Hauteur	* -0,15	* -0,11	* -0,16	-0,07	-0,01	-0,12	+0,04	-0,09	-0,05	+0,02	-0,06	-0,0*
Matière sèche	* -0,38	* -0,26	* -0,38	* -0,37	-0,13	-0,41	+0,11	-0,06	-0,11	-0,09	-0,09	-0,15
Nbre total de tiges	* -0,36	* -0,20	* -0,23	* -0,40	* -0,26	* -0,42	* +0,15	+0,15	+0,05	* -0,15	+0,03	* -0,24
Nbre total de tiges florifères	* -0,45	* -0,30	* -0,45	* -0,41	-0,19	-0,58	+0,24	-0,14	-0,46	+0,06	+0,01	-0,06
Inflorescences	* -0,62	* -0,52	* -0,60	* -0,48	+0,02	-0,59	* +0,67	-0,21	* -0,50	-0,20	-0,14	-0,29
Nbre de grappes mûres	-0,43	-0,27	-0,55	-0,59	-0,07	-0,57	-0,09	-0,01	-0,18	-0,24	-0,24	-0,20

* : modification plastique relative, effet significatif (coefficient de sécurité de 95%).

On peut ainsi remarquer, à propos de l'analyse de l'ensemble des caractères et à l'aide du Tableau III que :

— Tous les caractères observés accusent des modifications plastiques dont certaines sont *hautement significatives*.

— Pour un génotype donné, les caractères *ne sont pas obligatoirement modifiés avec la même intensité*.

— La comparaison avec les coefficients de variation exposés au Tableau II montre que ce sont *pratiquement* les caractères ayant la plus grande variabilité qui montrent les modifications plastiques relatives les plus importantes.

— Par référence au génotype en compétition avec lui-même (parcelle pure), la présence d'un compétiteur peut être avantageuse, désavantageuse ou sans effet appréciable ; on a ainsi toutes les interactions biologiques possibles entre génotypes.

— Les modifications plastiques des différents caractères et pour chacun des génotypes présentent entre elles des *relations très importantes*. Le Tableau IV indique les coefficients de corrélation linéaire des caractères observés à un même stade, ce qui laisse supposer que la nature des interactions biologiques entre génotypes ne doit pas être le fait du hasard mais répond à *une structuration de ces caractères dans l'individu*, en rapport sans doute avec sa nature génotypique. Les effets entre génotypes modifieraient, dans le cas d'une relation étroite entre les caractères, *l'ensemble de la morphologie dans le même sens*. Nous avons obtenu dans l'expérience II quelques résultats sur ce même aspect ; ils seront exposés plus loin.

TABLEAU IV

Coefficients de corrélation des moyennes observées pour l'ensemble des traitements

	Hauteur	Matière sèche	Tiges	Tiges florifères	Inflorescence
Hauteur	—	0,939	0,474	0,880	0,910
Matière sèche		—	0,705	0,987	0,960
Nombre total de tiges			—	0,765	0,687
Nombre total de tiges florifères				—	0,955
Inflorescences					—

(Seuil 0,05 = 0,490)

2. ETUDE PARTICULIERE DE QUELQUES CARACTERES

Nous présenterons ici pour quelques caractères les effets les plus intéressants de cette étude, obtenus soit dans l'expérience I, soit dans l'expérience II.

a. — Etude approfondie du nombre d'inflorescences :

a — Les données expérimentales et leur analyse.

L'idée de présenter une étude de ce caractère à titre d'exemple pour l'expérience I est due au fait que :

— Les effets entre génotypes en association sont à l'image de la plupart des autres caractères de cet essai.

— Ce caractère semble être celui qui a, durant la première année, l'avantage d'être, ne serait-ce que sur le plan théorique, un stade caractéristique à la fois de l'aboutissement de la phase végétative et du début de la phase de reproduction.

En raison de la relation importante entre variances et moyennes pour les différents traitements, la transformation $\log_{10}(x + 1)$ du nombre d'inflorescences par plante a été efficace pour rendre les variances comparables (Critère de Barlett : $\chi^2_{(15)} = 10,71$).

Les données transformées, soumises à une comparaison des moyennes dans une analyse de variances (Tableau II) montrent des différences hautement significatives dans les performances moyennes :

- entre les génotypes (parcelles pures)
- entre les effets de différents compétiteurs sur chaque génotype.

Le graphique de la figure I schématise le classement selon un ordre décroissant des moyennes génotypiques des nombres d'inflorescences transformées.

La figure 2 présente les moyennes pour l'ensemble des situations. Il a été jugé plus intéressant de porter les performances moyennes de chaque génotype, qu'il soit seul ou en cellule de compétition, sur un graphique à part. Cela permet ainsi, par l'examen de chacun des graphiques, de procéder aisément à la comparaison des effets des différents compétiteurs sur chaque producteur, la parcelle pure servant de référence. La plus petite différence significative calculée pour un coefficient de sécurité de 95 % est égale à 0,1719. On voit, selon la figure 2 que la confrontation de deux génotypes mis a priori en condi-

tion de concurrence, s'accompagne de modifications notables du caractère phénotypique. L'importance et la nature de cette modification demeurent en rapport avec la structure compétitrice. Un « compétiteur » doit être alors dans ce cas entendu dans un sens très large, c'est à dire un « voisin ».

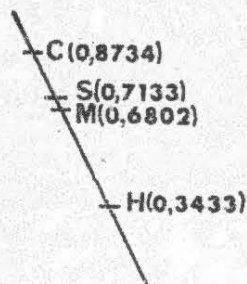


Fig 1 LOG_{10} (nombre d'inflorescences + 1) DES GENOTYPES EN PARCELLE PURE DANS L'EXPERIENCE I (LUSIGNAN, 1965)

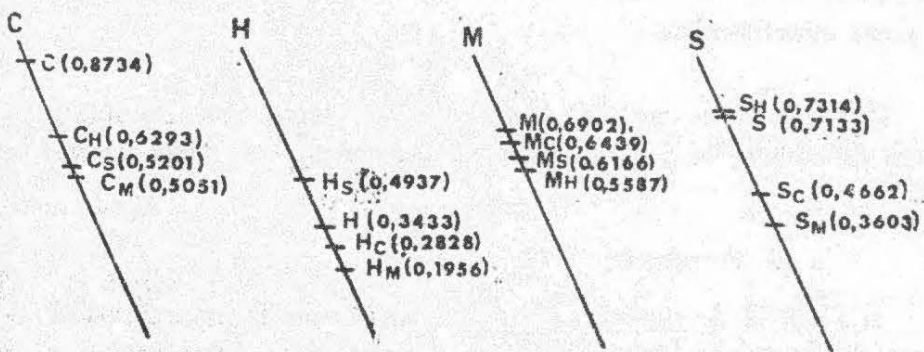


Fig 2 NOMBRE D'INFLORESCENCES POUR CHAQUE GENOTYPE TRANSFORME EN LOG_{10} (nombre d'inflorescences + 1) (EXPERIENCE I, LUSIGNAN 1965)

b — Aspects essentiels des effets entre génotypes mis en association.

On peut statistiquement classer la modification plastique selon trois situations principales possibles pour les compétiteurs pris deux à deux.

Les effets dépressifs

Il peut y avoir un écart de développement relatif au maximum.

— dans C₁ et S₁ se trouvent respectivement inférieurs à C₂ et à S₂ ; la croissance s'arrête pour être de régulariser les deux et en un jour par ce caractère.

— dans C₂ et S₂ sont inférieurs en deux semaines par M₁ (C₁ et S₁) dans les mêmes conditions.

Ces effets ont été notés dans l'expérience précédente.

Les effets améliorateurs

Il peut y avoir un écart de développement relatif au maximum. Il est en moyenne respectivement par rapport à S₁ - C₁ les mêmes effets que par les autres caractères et il est de même pour d'autres de ses caractères comme l'indiquent les tableaux III. Cependant, dans l'expérience II (1966), S₂ est déprimé par la présence de H.

Les cas d'insuffisance

M présente ici dans la plupart des caractères, peu de modifications remarquables ; nous avons vu cependant ses effets dépressifs sur C et S.

c — Remarques.

Il s'agit là de quelques cas particuliers relatifs au nombre d'inflorescences et qui feront l'objet de comparaisons ultérieures. L'examen du tableau III fournit de nombreux autres effets et les comparaisons peuvent être ainsi réalisées pour les différents caractères. On s'est d'autre part limité, jusqu'ici, à présenter les effets sans faire d'hypothèses sur les causes.

b. — Résultats récents sur les modifications plastiques :

Il s'agit de résultats acquis à l'aide des données de l'expérience II déjà citée qui, rappelons-le, est réalisée selon le même modèle que la précédente mais avec huit structures génotypiques (A, B, C, E, F, H, M, S), installée l'année suivante (1966) à un emplacement différent.

Dans cette expérience II, il a été tenu compte des résultats déjà acquis en 1965 relatifs aux similitudes entre modifications de différents caractères, et c'est pourquoi il n'a été observé, en raison du nombre extrêmement élevé des individus à prélever, que quatre caractères.

a — *Les effets dépressifs.*

On a observé également dans cette expérience des désavantages réciproques ou unilatéraux. Quelques uns sont portés sur le Tableau V où les effets significatifs sont indiqués. Ce sont les situations où la modification plastique affecte désavantageusement tous les caractères à la fois. On y retrouve ceux rencontrés (C, S, M), ainsi que les effets dépressifs de B et F sur M et de B et C sur A.

TABLEAU V a

Modifications plastiques relatives (Lusignan, 1966)

<i>Caractères observés</i>	C_s	S_c	S_m	C_e	M_f	M_b	A_b	A_c
Hauteur	-0,12	-0,13	-0,06	-0,15	-0,16	0,14	-0,14	-0,14
Matière sèche	-0,18	-0,36	-0,30	-0,36	-0,47	-0,40	-0,36	-0,33
Nombre de tiges	-0,16	-0,18	-0,19	-0,10	-0,28	-0,26	-0,07	-0,06
Inflorescences	-0,32	-0,56	-0,50	-0,48	-0,58	-0,54	-0,60	-0,57

b — *Les effets améliorants.*

Dans cette seconde expérience, des avantages réciproques acquis au niveau des modifications plastiques ont été observés particulièrement pour le nombre d'inflorescences et, en second lieu, pour la matière sèche entre F et H. On a observé également que la présence de S est bénéfique pour F et H et cela se traduit de la même façon pour tous les caractères sans que l'inverse soit vrai.

TABLEAU V b

<i>Caractères observés</i>	H_f	F_h	H_s	F_s
Hauteur	0,00	0,00	—0,06	+0,01
Matière sèche	+0,03	+0,27	+0,10	+0,21
Nombre de tiges	+0,02	+0,16	+0,10	+0,02
Nombre d'inflorescences	+0,23	+0,20	+0,60	+0,50

c — *L'indifférence.*

On a rencontré également dans cette expérience des cas où l'association n'entraîne aucun effet de modification plastique remarquable sur l'un des deux compétiteurs. Ainsi les cas de C en présence de A, D de E en présence de A, où les modifications sont *négligeables pour la totalité des caractères* comme on peut le voir d'après les chiffres suivants. On a observé également la même absence de modifications importantes pour F en présence de B et en présence de E, mais on remarquera que cela varie dans une certaine mesure, avec les caractères observés.

TABLEAU V c

<i>Caractères observés</i>	C_a	E_a	F_b	F_e
Hauteur	—0,07	—0,04	—0,05	—0,01
Matière sèche	+0,01	+0,01	—0,15	—0,08
Nombre de tiges	0,00	—0,06	—0,14	—0,11
Nombre d'inflorescences	+0,02	—0,07	—0,02	—0,02

La réciproque n'est vraie ni pour A en présence de C (Tableau V) ni pour les autres situations.

M, qui a présenté peu de modifications remarquables dans l'expérience I est ici significativement déprimé par S, par H et par B pour l'ensemble des quatre caractères.

d — *Remarques sur l'importance de ces résultats récents.*

On ne saurait exposer ici la somme considérable de résultats acquis dans cette expérience II sans nuire à la clarté de ce texte. Mais on dégage aisément de ce que nous avons choisi d'en citer, qu'il existe une similitude frappante entre les deux expériences I et II pour l'importance et la nature des modifications phénotypiques moyennes des structures. En comparant avec le Tableau III, on peut rappeler les principaux aspects :

- La plupart des caractères observés accusent des modifications très importantes.
- La plupart des cas d'effets déjà observés se retrouvent dans la seconde expérience.
- L'intensité de cette modification semble également affecter d'une manière spécifique les différents caractères observés.

On doit toutefois noter quelques différences minimales entre les deux expériences, aussi bien dans la nature des effets que dans leur intensité. Ces différences pourraient dans une large mesure mettre en cause l'influence du milieu environnemental physique et ses nombreuses composantes dont, en particulier, les conditions bioclimatologiques diversifiées d'une année à l'autre, l'emplacement et la nature du terrain, les dates d'installation, etc...

3. CONCLUSIONS GÉNÉRALES SUR LES MODIFICATIONS MOYENNES DES CARACTÈRES DANS LES ASSOCIATIONS

Comme on peut le remarquer, l'étude analytique du comportement des structures génotypiques mises *a priori* en concurrence, à l'aide des réponses moyennes de caractères quantitatifs mesurables, ne semble pas constituer à première vue une source d'information suf-

fisante pour approcher le fondement biologique de ce qui se passe dans de telles « cellules de compétition ».

La compétition, telle que nous avons essayé de la définir classiquement, dans notre première partie n'explique pas les cas de très nombreuses associations de structures et particulièrement celles où les caractères sont affectés par des « effets dépressifs réciproques ». En effet, la *similitude des besoins* ne permet pas de dire, par exemple dans le cas de C et S, pourquoi chacune des deux structures a, pour n'importe quel caractère, une performance moyenne supérieure quand elle est en compétition avec elle-même (cellule pure), à celle qu'elle montre en présence de l'autre.

Il demeure cependant acquis, dans la similitude entre différentes expériences, que le comportement des structures génotypiques dans les associations n'est pas, pour de très nombreuses situations, un fait du seul hasard, mais semble impliquer une *certaine base biologique stable, caractéristique des structures en cause*, et qui définirait ainsi dans les conditions données les modalités de ce comportement.

Nous savons donc qu'il existe des effets nettement marqués entre les génotypes en association. Mais de nombreux problèmes restent posés. Il devient alors souhaitable de rechercher certaines informations complémentaires de nature à améliorer ce que nous savons des caractères utilisés. On peut ainsi étudier certaines caractéristiques des structures en association et dont, par exemple :

- La fidélité du caractère observé
(tous les caractères n'expriment pas l'effet attendu).
- La sensibilité du caractère
(les caractères peuvent être de sensibilité inégale à l'effet de l'association.)
- La distribution du caractère dans les différentes populations en association.
- Les relations entre les différents caractères au niveau de l'individu.

Quelques réflexions à propos de certains de ces points seront exposées au paragraphe suivant.

Il serait sans doute intéressant, lorsqu'un tel comportement est considéré dans son aspect dynamique, de caractériser en outre l'évolution de tels effets dans le temps, car on peut penser qu'« il y a vrai-

semblablement à chaque phase critique du développement une qualité importante qui permet à une catégorie de génotypes de dominer les autres », mais c'est là une opération très délicate.

En définitive, il reste non moins vrai que certains résultats observés dans nos expériences et spécialement les « effets dépressifs réciproques » doivent être *considérés avec une attention toute particulière* en raison, entre autre, de leur originalité. N.W. Simmonds (1962) conclut ainsi après une revue remarquable de la question : « la conclusion générale qui apparaît est que les performances moyennes des mélanges sont souvent égales aux moyennes des composants, mais elles leur sont quelquefois supérieures et dans certains cas, elles excèdent celles du composant le plus fort ; *elles sont rarement inférieures à la moyenne des composants* ».

Deux sortes d'effets entre génotypes en association ont donc finalement retenu notre attention, bien que le second n'ait pas été jusqu'ici nettement confirmé et traité avec détail ; ce sont :

- les « effets dépressifs réciproques » entre C et S.
- les « effets bénéfiques réciproques » entre F et H.

Nous avons recherché pour ces structures certaines des informations complémentaires énumérées plus haut dans ce paragraphe et nous avons également testé la stabilité des réponses de ces deux types d'association ; tout cela sera développé à propos dans la suite de ce texte.

C. INDICATIONS SUR QUELQUES CARACTERISTIQUES INDIVIDUELLES DANS LES ASSOCIATIONS

La « *modification plastique relative* » a montré très clairement l'importance considérable des effets enregistrés sur les moyennes de certains caractères quantitatifs des structures utilisées. Parce qu'elle ne met en considération dans l'étude des différents caractères que les seules moyennes des populations, *elle demeure relativement incomplète* et la connaissance du comportement individuel reste donc d'une importance de premier ordre.

On rencontre dans les études d'association de génotypes végétaux très peu d'études au niveau de l'individu.

Une des raisons majeures qui justifieraient une telle carence, semble être sur le plan méthodologique, que des individus situés dans un peuplement où existent certaines contraintes ne sont pas indépendants et la relation qui peut les caractériser est dans la plupart des cas impossible à estimer.

Par ailleurs et sur un plan purement agronomique, l'individu isolé ne présente dans la plupart des espèces qu'un intérêt très limité, le système de production étant l'ensemble du peuplement.

Cependant, il reste toujours possible, moyennant ces limitations d'enrichir dans cette étude, la *description de chacune des populations* utilisées par l'examen de sa diversité morphologique dans les conditions expérimentales données et cela à l'aide :

- des distributions des principaux caractères étudiés pour chacune,
- de la *structuration morphologique* individuelle
- des conséquences de l'effet de l'association à la fois sur les distributions des caractères et leur *structuration morphologique*.

Ces divers aspects seront illustrés à l'aide des observations individuelles recueillies dans les cellules C et S et leur association.

1. *RAPPORTS ENTRE LA DIVERSITE MORPHOLOGIQUE. LES CARACTERES ET L'EFFET DE L'ASSOCIATION*

a. — **Problèmes posés par l'hétérogénéité phénotypique :**

On rencontre dans la plupart des populations utilisées en parcelle une variabilité souvent très grande. Il en est de même des structures que nous avons observées ; comme il a été déjà souligné, ce sont des populations distinctes caractérisées par leur origine et présentant chacune une gamme parfois très étendue de types morphologiques variés (port, taille, vigueur, etc...). Cette variabilité, qui se traduit par une diversité phénotypique est sans doute en rapport avec :

— les « *différences génétiques* » proprement dites à l'intérieur de chaque structure.

— les différences dites « *accidentelles* », à caractère parfois imprévisible, imputables à divers éléments du milieu environnemental

physique (niches individuelles, divers gradients du sol, de l'exposition, etc...).

Dans le cas des essais du type de ceux que nous avons réalisés et où la tentative d'uniformisation des conditions d'installation des différentes cellules de compétition (y compris par le calibrage des graines), semble avoir abouti à minimiser de manière satisfaisante toute source d'hétérogénéité incontrôlable d'origine environnementale, on peut estimer qu'une bonne part de cette diversité phénotypique serait ainsi due à ces « *différences génétiques* ». Ces différences ne pourraient être considérées dans ces conditions comme celles des potentialités initiales introduites dans l'essai. Il s'agirait plutôt, au niveau de l'individu en place dans le peuplement d'un effet combiné

- de sa potentialité génétique proprement dite
- des différents « effets de présence » auxquels il se trouve soumis.

Nous avons présenté dans la première partie les principaux travaux accomplis dans l'étude de la variance génotypique à partir de la décomposition de la variance phénotypique lorsqu'il s'agit d'association de génotypes. Nous avons pu constater aisément combien l'interprétation de cette décomposition dépend étroitement de la nature que l'on attribue aux facteurs qui conditionnent la réponse d'un individu dans une telle association. On sait généralement que les conséquences de tels effets sur l'homogénéité d'un peuplement varient selon la nature du caractère considéré.

De nombreux résultats obtenus dans des domaines divers ont montré par exemple qu'un caractère comme la hauteur a tendance à rester relativement homogène pour l'ensemble du peuplement, alors qu'un autre caractère du même peuplement, le nombre de tiges par exemple, peut présenter dans les mêmes conditions une hétérogénéité considérable.

Dans le cas de la hauteur, il semble qu'il y ait généralement un « ajustement » des diverses hauteurs individuelles ; tous les individus sont au même niveau, mais pour certains, il s'agit d'étiollement, aspect qui a de l'importance quant à l'évolution de ce peuplement.

On peut rappeler à ce propos l'expression de l'espérance mathématique de la modification d'un caractère du rendement dans un peu-

plement où ont lieu de tels effets d'association et lorsqu'on considère les hypothèses de T. Yamada :

$$E(\Delta v) = K \cdot \rho \cdot \sigma_a \cdot \sigma_v$$

qui a été développée dans notre première partie. On voit bien qu'une telle modification dépend de la variabilité des différentes catégories de caractères envisagées dans ces considérations théoriques, qu'ils soient :

- du type A, c'est à dire agressifs,
- du type V, c'est à dire sensibles à l'effet de l'association.

En fait, ces deux catégories ne sont pas indépendantes lorsque ρ , coefficient de corrélation entre les deux catégories est différent de zéro. Ceci, et nous en reparlerons plus loin, rend l'étude de la diversité phénotypique d'un peuplement, très délicate.

En rapport avec les lois de la compétition, on peut penser qu'une homogénéité génétique dans un peuplement accroît l'uniformité des besoins et intensifie de ce fait les contraintes. Y. Demarly et coll. (1964) ont pu cependant montrer que l'homogénéité pour la vigueur en peuplement dense, peut jouer dans un sens favorable (coopération) au stade jeune, mais avoir un effet dépressif par la suite.

On sait également que l'introduction artificielle d'une grande variance génotypique par le mélange de deux hybrides phénotypiquement homogènes, a maintenu le rendement global du mélange égal à celui du composant le plus productif, (Y. Demarly et coll. (1964)). Ces résultats sont à rapprocher de ceux commentés par R.W. Allard (1961) et S. Simmonds (1962).

Un point acquis est donc que la diversité morphologique constatée dans les associations est vraisemblablement en grand rapport avec la diversité génétique de ce peuplement, mais ce rapport reste encore, à l'heure actuelle, difficile à définir.

Cette hétérogénéité phénotypique prend une importance toute particulière lorsqu'on envisage l'étude de l'individu prélevé dans une association à l'aide d'un nombre élevé de ses caractères morphologiques. En effet, on ignore *a priori* si les caractères étudiés suivent les mêmes lois de variation et répondent de la même façon à l'« effet de présence ».

Nous avons pu relever dans cet ordre d'idée un premier point. A l'aide des *coefficients de variation* (Expérience I, tableau II), nous avons pu distinguer toute une gamme de variabilité, ainsi :

— Hauteur	: 0,08
— Matière sèche	: 0,15
— Nombre de tiges	: 0,19
— Nombre d'inflorescences	: 0,30

Ces résultats se trouvent par ailleurs comparables à ceux que nous avons rencontrés dans les données de l'expérience II ; ceci constitue une raison sérieuse pour penser qu'il existe, dans les conditions de notre expérimentation tout au moins, une variabilité, caractéristique de chacun des caractères et en rapport sans doute avec sa nature, aspect qui sera repris et considéré par la suite. Compte tenu de tout cela, il a été jugé intéressant de décrire dans un premier temps chaque caractère séparément.

b. — Distributions des différents caractères dans les structures C et S :

L'allure générale des distributions des caractères étudiés est représentée à l'aide des graphiques de la figure 3 (structure C) et de la figure 4 (structure S). Ce sont des graphiques établis, rappelons-le, à partir des échantillons de taille $N = 40$ prélevés dans chaque situation (Expérience I ; blocs réunis).

Pour faciliter les comparaisons, nous avons superposé à chaque fois les deux situations possibles pour un caractère d'une structure donnée, ainsi par exemple, figure 3-a, la hauteur de C en parcelle pure et la hauteur de C en présence de S.

En parcelle pure, qu'il s'agisse de C (fig. 3) ou de S (fig. 4), un des aspects les plus intéressants qui ressort de l'examen de ces deux figures est que tous les caractères ne présentent pas *a priori* la même allure de distribution mais paraissent former deux groupes différents : la hauteur et tous les autres caractères. On remarque surtout les points suivants :

— une « *surdispersion* » pour le nombre de tiges, le poids de matière sèche et le nombre d'inflorescences (fig. 3 et 4-b-c-d).

— une distribution moins dispersée pour la hauteur (fig. 3 et 4-e).

— une asymétrie très forte dans certains cas, (b-c-d), moins nette pour la hauteur.

Dispersion et asymétrie semblent par ailleurs plus accusées pour C que pour S. Nous verrons plus loin l'importance biologique et statistique de ces deux caractéristiques.

Sur le plan purement descriptif de la diversité morphologique des structures C et S on peut finalement, toujours relativement aux conditions données, penser qu'il existerait ainsi en parcelle pure une

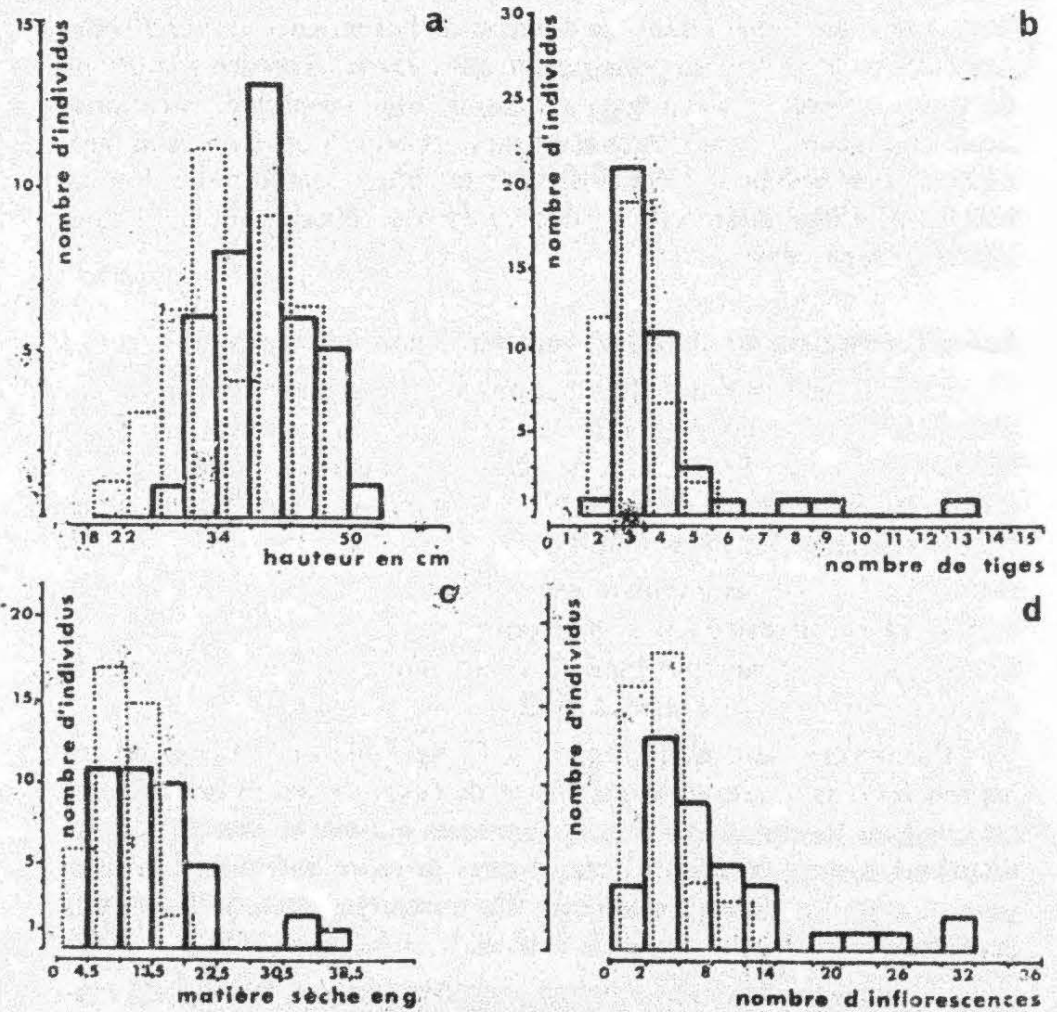


Fig. 3 : Structure Génétique « C »

Distributions de quelques caractères de « C », Expérience I pour N = 40 individus en champ :

- en parcelle pure
- en présence de la structure « S »

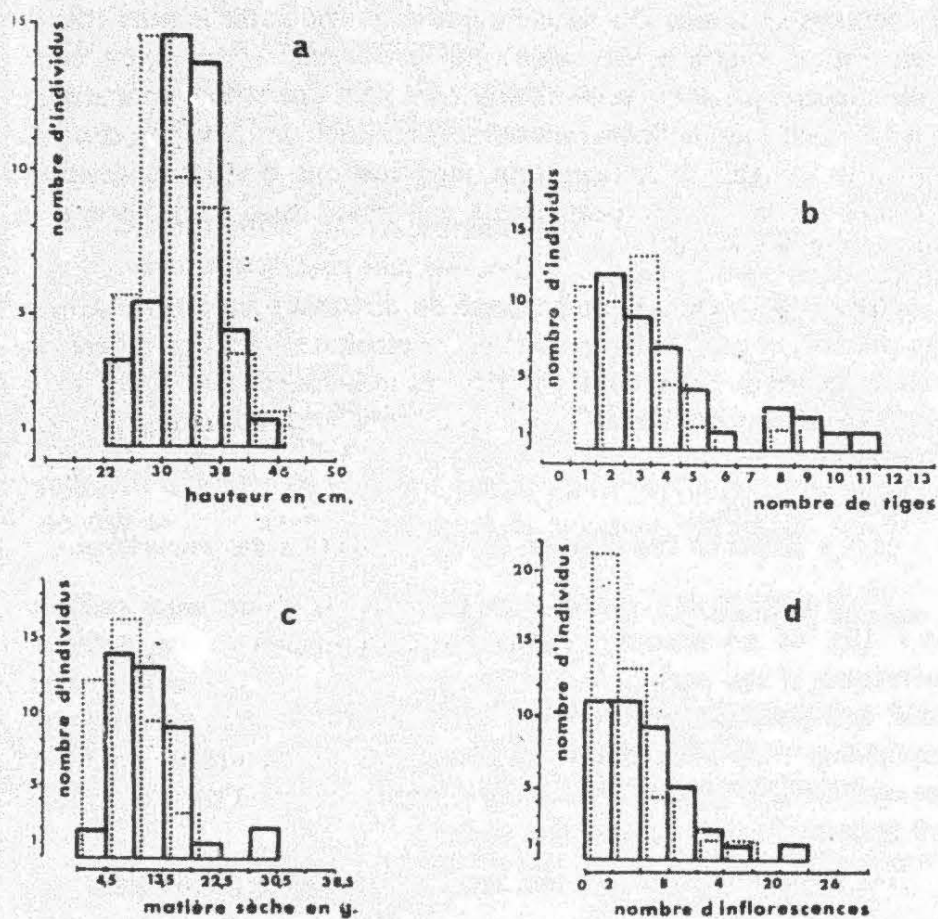


Fig. 4 : Structure Génotypique « S »

Distributions de quelques caractères de « S », Expérience I pour $N = 40$ individus en champ :

- — — — — en parcelle pure
- ······ en présence de la structure « C »

hétérogénéité phénotypique plus ou moins marquée selon le caractère considéré comme critère, soit, en explicitant :

- les différences de hauteur sont peu marquées.
- il existe un certain nombre d'individus nettement plus forts que la moyenne du peuplement : beaucoup de tiges, beaucoup d'inflorescences et un poids de matière sèche élevé (d'une façon moins accusée).

On est ainsi amené à conclure que dans une parcelle pure (cas de compétition « intra-génotypique »), il existe une « *contrainte biologique* » correspondant vraisemblablement ici à une stricte concurrence pour les richesses de l'environnement (similitude des besoins) et où les individus « forts » induiraient des modifications plastiques désavantageuses sur le reste du peuplement, entraînant ainsi l'asymétrie et la dispersion observées.

Mais on serait bien embarrassé de dire, tout au moins dans le cas présent, si cette hétérogénéité est le résultat direct des différences initiales entre les potentialités génétiques individuelles ou si des avantages au niveau des niches individuelles ont joué beaucoup plus dès le départ !

c. — Effets de l'association sur la distribution des caractères :

Qu'il s'agisse de C en présence de S (fig. 3) ou de S en présence de C (fig. 4), on retrouve pratiquement les mêmes comportements, spécifiques d'une part de la hauteur et d'autre part des autres caractères, que précédemment. On note cependant les points suivants, très importants : les distributions du nombre de tiges (surtout pour S en présence de C, Fig. 4-b), du nombre d'inflorescences et dans une moindre mesure du poids de matière sèche :

- présentent ici encore une asymétrie de même orientation.
- mais, *aspect très important*, accusent une « dispersion » nettement plus réduite qu'en parcelle pure.

Dans le cas précis que nous avons choisi ici, l'association C et S, l'effet d'une « *contrainte intergénotypique* » soit sur C, soit sur S, semble donc se traduire, outre cette asymétrie sur laquelle nous reviendrons, *par une réduction frappante de la diversité morphologique* de la structure productrice.

Il est nécessaire de rappeler ici que les individus C ou S, qu'ils soient en cellule pure ou en cellule de compétition, appartiennent à l'origine à un même lot de graines, d'où ils ont été tirés au hasard. D'autre part, il n'a pas été observé durant la première année de cette expérience en champ, une élimination spécifique d'une structure donnée (Homogénéité des peuplements testée à l'aide du χ^2).

Sur le plan purement descriptif, tout cela semble donc indiquer clairement que, sans éliminer brutalement les individus « forts » ren-

contrés en parcelle pure, cet effet de « contrainte » d'une structure sur une autre, en réduisant considérablement la diversité, se serait surtout manifesté au niveau de l'expression phénotypique des différentes potentialités de ce matériel, aboutissant à :

- des effets peu accusés sur la hauteur et sa variabilité
- une inhibition très importante de la production de tiges, d'inflorescences et de matière sèche, rendant ainsi le peuplement phénotypiquement homogène par l'absence d'individus « forts ».

Cette seconde forme de « contrainte biologique », disons « inter-génotypique », qui se manifeste de manière réciproque entre les deux structures concurrentes ne peut être, comme on peut s'en rendre compte, interprétée de manière satisfaisante par la seule hypothèse d'une simple concurrence, comme dans le cas précédent.

d. — Importance biologique de l'étude de la diversité morphologique dans les associations :

Nous avons trouvé intéressant de souligner quelques aspects biologiques importants qui ressortent de l'étude des distributions et, bien que certains ne soient pas vérifiés, des problèmes se sont posés.

a — La diversité morphologique et la nature de la « contrainte ».

Il est difficile de connaître de façon précise dans le cas de tels peuplements, la part imputable aux différences entre les potentialités génétiques introduites au départ.

Nous avons vu que l'« effet de contrainte » sur l'individu, lorsqu'il est ainsi évalué d'après la diversité morphologique du peuplement, apparaît sous deux formes dont les conséquences sur la diversité semblent différentes :

— « Contrainte intra-génotypique », cas de la structure en parcelle pure, où les individus « forts » sont supposés contribuer à accroître cette variabilité phénotypique.

— « Contrainte inter-génotypique », où le peuplement est rendu phénotypiquement plus homogène.

On peut concevoir à la limite, dans le cas d'un peuplement réalisé à l'aide d'une même structure génotypique, mais très hétérogène de

constitution, que les deux types de « contrainte » existent et se recouvrent dans ce peuplement.

Seuls les résultats relatifs à la « contrainte intra-génotypique », cas des cellules pures, semblent devoir se rapprocher des décompositions classiques de la variance phénotypique en condition de compétition, ainsi celles de K.I. Sakai (1955) et (1966) où l'on remarque que :

$$V_P = V_G + V_C + V_E$$

La variance phénotypique augmente en compétition.

On peut espérer, sans toutefois pouvoir le vérifier ici que la « contrainte intra-génotypique », qui correspondrait alors à une stricte concurrence à l'intérieur de la parcelle pure accroît, par ces individus « forts », la variabilité à partir des différences initiales.

Les cas de « contrainte intergénotypique », qui doivent être en fait considérés comme des cas particuliers, ainsi celui des structures C et S par exemple, ne semblent pas concorder avec les décompositions classiques. Les distributions des figures 3 et 4 (b-c-d) montrent clairement la restriction de la variabilité phénotypique.

Tout semble indiquer pour les cas analogues à ce dernier, qu'il ne s'agirait pas là d'un *problème de simple concurrence* ou d'*uniformité de besoins*, mais plutôt d'un cas d'*interaction complexe entre structures*, pouvant comprendre à la fois :

- des cas d'interaction entre sous-populations en association.
- vraisemblablement en plus, une concurrence à l'intérieur des sous-populations.

Une meilleure connaissance de la nature de la contrainte, de ses rapports avec les potentialités génétiques initiales et de la diversité morphologique conséquente correspond vraisemblablement à la considération de l'aspect dynamique du phénomène, c'est à dire en introduisant le facteur temps de manière à caractériser de nombreux stades successifs et divers.

Ce sont là des problèmes très intéressants mais qui restent limités actuellement à des études très partielles et insuffisantes, surtout pour des difficultés d'ordre expérimental.

b — *La nature de la « contrainte » et la tendance à l'agrégation.*

Nous avons vu que la diversité morphologique d'un peuplement où existe une contrainte due à un « effet de présence » varie avec le caractère observé. Une *manière d'évaluer l'intensité de la contrainte au niveau des individus pourrait être réalisée à l'aide de :*

- *l'importance de la « dispersion » et sa modification*
- *l'asymétrie et son importance.*

Des cas d'obliquité dans les distributions de populations composées ont été déjà rencontrés, notamment par P. Jacquard (1968) dans un cas de compétition latérale pour la lumière et également par Koyama et Kira (1956). Ces derniers ont montré par ailleurs que les paramètres des distributions des fréquences de poids individuels changent avec le temps ; une population normale initialement homogène acquiert une *asymétrie dans la distribution qui et d'autant plus accentuée que la densité est forte.*

En raison de la taille réduite des échantillons observés, l'étude des différentes caractéristiques statistiques de l'asymétrie nous offrent peu d'intérêt. Sur le plan pratique, nous avons enregistré une *très forte relation entre les estimées des moyennes et des variances.* La transformation logarithmique a rendu l'utilisation de tests paramétriques possibles, mais a tout de même conservé une certaine tendance à la relation.

Importance Biologique de la Contagion

Les caractéristiques observées, c'est à dire :

- La supériorité de la variance à la moyenne
- L'asymétrie très prononcée

sont souvent considérées, comme étant propres aux *distributions agrégatives* et particulièrement dans les cas de comptage de plantes ou d'animaux et d'étude de leur répartition dans la nature, comme l'ont souligné Anscombe, F.J. (1949, 1950) ; Fischer, R.A., Corbett, A.S. et Williams, C.B. (1943), puis L. Nef (1967) et bien d'autres..... On sait par exemple que dans le cas d'une population dont les individus sont répartis non au hasard, mais selon une « *loi biologique* » bien déterminée, la « *présence d'un individu d'un groupe donné à un endroit*

accroît la probabilité d'en trouver un autre à ce même endroit ». Il en résulte alors pour l'ensemble du groupe une *contagion réelle*, Feller, W. (1943) et la distribution des éléments est du type *agrégatif*.

Mais on sait également que la réciproque n'est pas toujours vraie car la forme de la distribution peut correspondre dans certains cas à une « contagion apparente », ainsi le cas où il y a superposition de deux lois mathématiques simples.

Des considérations analogues ont été formulées à propos de processus sociaux en sciences humaines et notamment par H.A. Simon (1955) et R. Boudon (1967).

Par analogie avec ces résultats, il y a ici tout à fait lieu de se demander quelles seraient les causes qui peuvent influencer sur la forme des distributions des caractères observés dans les peuplements soumis aux « contraintes » que l'on sait, les potentialités génétiques diverses, propres à chaque individu étant supposées initialement réparties au hasard.

Hypothèses sur la Tendance à l'Agrégation dans les Associations

L'analogie nous amène alors à émettre l'hypothèse que les deux formes de « contrainte » rencontrées peuvent être considérées comme des « lois biologiques de groupe ». Elles peuvent alors être formulées de la manière suivante :

— la présence d'un individu d'une valeur phénotypique donnée (« fort » par exemple) dans un peuplement accroît la probabilité d'y trouver des individus de valeur phénotypique moins importante (cas de *contrainte intragénotypique* du type C, forte asymétrie, étalement vers la droite).

— la présence d'un individu d'une valeur phénotypique donnée (« faible » par exemple) dans un peuplement accroît la probabilité d'y trouver d'autres individus de même valeur phénotypique (cas de *contrainte intergénotypique* du type CS, asymétrie, étalement moins nets).

Fischer, R.A. et al. (1943) puis Bliss, C.I. et Fischer, R. A. (1953) ont montré que certaines distributions agrégatives, dont la binomiale négative, tendent dans des conditions données vers une loi de Poisson.

Etant donnée la taille réduite de nos échantillons, on peut simplement chercher à caractériser la *contagion* en testant l'écart des distributions par rapport à la loi de Poisson (égalité entre variances et moyennes) en considérant, comme le préconisent Bliss, C.I. et Fisher, R.A. (1953), R.A. Fisher (1958) et J. Genermont (1968) pour chaque situation (échantillon) observée, la variable :

$$\chi^2_{N-1} = (N-1) \frac{s^2}{x}$$

avec N = nombre d'individus par échantillon et (N-1) degrés de liberté.

Nous avons donc calculé les χ^2 pour les différents caractères des structures à la fois dans les parcelles pures et dans les associations. Ce sont ceux qui figurent au Tableau VIII. Au seuil de probabilité de 0,05, la valeur limite du χ^2 (39 degrés de liberté) est égale à 55,47.

De très nombreuses valeurs du Tableau VI sont donc hautement significatives et indiquent un net écart par rapport à la loi de Poisson,

TABLEAU VI

<i>Caractères</i>	C	C _s	S	S _c
Hauteur	30,53	48,8	24,3	31,5
Nombre de tiges	51,2	9,4	58,7	35,1
Matière sèche	148,9	76,8	118,5	93,2
Nombre d'inflorescences	252,2	93,2	140,1	145,4

c'est à dire, dans l'interprétation hypothétique que nous avons faite, une tendance très marquée à la contagion.

On note cependant des différences, ainsi :

- La hauteur se situe dans des limites vraisemblables.
- Le nombre de tiges indique une tendance à la contagion, mais surtout en parcelle pure (contrainte intergénétypique) pour C et S.

— La matière sèche et le nombre d'inflorescences accusent une tendance à la contagion dans les deux cas de « contrainte » ; mais il semble, tout au moins pour C que cette tendance est plus accusée en parcelle pure (« contrainte intragénotypique»). Ce résultat est à rapprocher de celui que nous avons observé pour C, soumis en parcelle pure à différentes densités et qui sera décrit plus loin.

Ce test, bien qu'il soit sommaire, n'infirme pas l'hypothèse formulée et indique, tout au moins dans certains cas, *une tendance à l'agrégation* beaucoup plus marquée que dans une loi de Poisson. C'est là une voie de recherche nouvelle car on pourrait, avec un matériel et des observations appropriés, tenter des ajustements à des lois typiquement agrégatives dont les paramètres pourraient caractériser la *nature des « contraintes »* et leur intensité, et cela dans le cas où on arrive à mettre en évidence que la *contagion est réelle*.

Une fois de plus, on doit cependant noter que tout cela reste relatif au caractère observé, à sa nature et à sa sensibilité.

2. LA STRUCTURATION MORPHOLOGIQUE ET L'EFFET DE L'ASSOCIATION

a. — Définitions :

Il a été examiné à l'aide de la *notion de modification plastique relative* l'importance des déformations subies par les différents caractères en prenant comme référence, la performance de la parcelle pure.

Nous avons également pu caractériser par la suite, à l'aide des distributions de fréquences des différents caractères observés, la composition morphologique de ces collections.

Cependant l'importance biologique des « *contraintes* » et des « *tendances à la contagion* » observées ainsi restent relativement limitées puisqu'il s'agit d'une analyse fragmentée, prenant chaque caractère séparément.

Il est plus intéressant d'*intégrer* l'ensemble de ces caractères dans la recherche de la *structuration morphologique de l'individu*, c'est à dire, la reconstitution à partir de ces diverses informations partielles de sa forme générale, autrement dit de l'espace qu'il occupe au mo-

ment de la mesure. Cela complète ainsi l'étude de la diversité morphologique.

Une façon d'illustrer cette structuration morphologique est réalisée à l'aide des corrélations entre les différents caractères pour chaque individu. Bien que cette méthode nécessite la présentation d'un nombre élevé de données numériques, elle nous semble ici d'un apport intéressant.

b. — Effet de l'association sur la structuration morphologique de S:

Le Tableau VII-a indique pour un effectif $N = 45$ plantes de la structure S considérée en parcelle pure, les corrélations des quatre caractères pris deux à deux, observés dans l'expérience II (Lusignan, 1966).

TABLEAU VII a

	Inflorescences	Nombre de tiges	Matière sèche	Hauteur
Inflorescences	--	0,803 (**)	0,914 (**)	0,029
Nombre de tiges		--	0,833 (**)	0,141
Matière sèche			--	0,250
Hauteur				--

$N = 45$ plantes ; $r_{0,05} = 0,296$ (*) ; $r_{0,01} = 0,382$ (**)

Les résultats de ce Tableau VII-a complètent ceux obtenus dans l'étude des distributions de ce même matériel. En effet :

- La hauteur est, à ce stade, pratiquement indépendante des autres caractères, sauf dans une certaine mesure, de la matière sèche.
- Les autres caractères présentent entre eux une corrélation considérablement élevée.

Nous référant à l'aspect descriptif de l'étude de la diversité morphologique, Fig. 4, on peut dire, non sans raison, que les individus dits « forts » sont caractérisés à la fois par un nombre élevé d'inflorescences, de tiges, et un poids important de matière sèche. Les individus faibles sont également caractérisés par une relation similaire, mais avec des caractères de faible importance.

Le Tableau VII-b montre les corrélations calculées au niveau de l'individu de la même manière mais cette fois-ci pour un effectif de $N = 45$ plantes de la structure *S* en présence de *C*.

TABLEAU VII b

	Inflorescences	Nombre de tiges	Matière sèche	Hauteur
Inflorescences	1	0,639 (**)	0,842 (**)	0,238
Nombre de tiges		1	0,751 (**)	0,451 (**)
Matière sèche			1	0,526 (**)
Hauteur				1

$N = 45$; $r_{0,05} = 0,296$ (*) ; $r_{0,01} = 0,382$ (**).

On retrouve pratiquement le même type de relations que dans le tableau précédent, mais ici, l'« effet de présence » de *C* sur *S* semble avoir pour résultat de rendre plus étroites les relations entre certains caractères, c'est ainsi que certaines corrélations deviennent significatives, ainsi

- (Hauteur — Nombre de tiges)
- (Hauteur — Matière sèche)

Un autre retour à l'étude des distributions de la figure 4 montre que cette contrainte « inter-génotypique » entre les structures *C* et *S*, qui a réduit la diversité morphologique, a conservé pratiquement entre les caractères le même type de relations.

c. — Intérêt général de la structuration morphologique :

Du fait qu'il existe une *correspondance satisfaisante entre les caractères au niveau de l'individu*, les corrélations entre les moyennes des caractères restent *valables pour l'étude de la structuration morphologique* et c'est ainsi que nous retrouvons les mêmes types de relations mais cette fois-ci *entre les modifications plastiques relatives* subies par la structure S en présence des sept autres structures de l'expérience II (1966 — Lusignan), c'est à dire A, B, C, E, F, H, M. S comme l'indique le Tableau VII-c.

TABLEAU VII c

	Inflorescences	Nombre de tiges	Matière sèche	Hauteur
Inflorescences	—	0,757 (**)	0,820 (**)	0,126
Nombre de tiges		—	0,713 (*)	-0,107
Matière sèche			—	0,548
Hauteur				—

$N = 8$; $r_{0,05} = 0,666$ (*) ; $r_{0,01} = 0,798$ (**).

On retrouve encore le *même comportement indépendant* de la hauteur et les *relations étroites déjà observées* entre les trois autres caractères.

Ces résultats nous paraissent très satisfaisants car ils montrent l'intérêt général de la notion de structuration morphologique.

Cependant, pour la structure C, il semble qu'il y a une *structuration morphologique différente de ce qui a été vu avec S*. Les corrélations entre les modifications plastiques relatives subies par la structure C en présence des sept autres structures A, B, E, F, H, M et S en « *celles de compétition* », dans l'expérience II (1966) ne montrent pas les

mêmes types de relations que ce qui a été vu avec S. Le Tableau VIII indique clairement que :

- le nombre de tiges est pratiquement indépendant des autres caractères.
- la hauteur est fortement liée au poids de matière sèche et dans une moindre mesure, au nombre d'inflorescences.

TABLEAU VIII

	Inflorescences	Nombre de tiges	Matière sèche	Hauteur
Inflorescences	—	0,171	0,900 (**)	0,601
Nombre de tiges		—	0,191	0,222
Matière sèche			—	0,816 (**)
Hauteur				—

$N = 8$; $r_{0,05} = 0,666$ (*) ; $r_{0,01} = 0,798$ (**).

Ces résultats relatifs à la structure C sont confirmés par les données individuelles sur cette structure et on montrera par la suite que la *densité semble avoir peu d'effet sur cette structuration morphologique*.

L'étude de la structuration morphologique est très intéressante car elle permet l'intégration des données fragmentaires obtenues. Une hypothèse intéressante et qui mérite à notre sens une attention toute particulière est que l'individu d'une structure donnée pourrait être désigné par un « *portrait-robot* » à l'image de sa structuration.

Cette image est d'autant plus vraisemblable que la structuration se trouve vérifiée dans différents milieux. Elle doit être également vérifiée dans le temps ce qui pourrait éventuellement dégager une valeur très générale.

Si l'hypothèse que la structuration morphologique des caractères observés est, dans le cas de notre matériel et des conditions expérimentales décrites, un « *agencement spatial* » caractéristique de la struc-

génétiq ue considérée, on serait amené à conclure tout au moins dans les cas précis cités, que l'association et par voie de conséquence la contrainte inter-génotypique ont à peu de choses près, pour effet d'agir sur le « volume » de cette structuration, mais ne semblent pas en modifier la forme.

D. INFLUENCE DE LA DENSITÉ SUR QUELQUES CARACTÉRISTIQUES INDIVIDUELLES D'UNE STRUCTURE EN PARCELLE PURE

Nous avons décrit dans la première partie une somme de travaux relatifs à ce que nous avons appelé l'intensification de l'« effet de compétition » et nous avons pu voir qu'un *accroissement de la densité* correspond généralement à une *intensification des actions en jeu dans un peuplement*, puisqu'en dehors de toute interaction particulière, cet accroissement équivaut au niveau de l'individu à une réduction du volume de l'offre en facteurs physiques de l'environnement.

Compte tenu des exemples précis qui ont été présentés par la suite, nous supposons donc qu'un *accroissement de la densité doit correspondre à une intensification des « contraintes »*, intragénotypique et intergénotypique, mais nous aborderons ici seulement l'examen de l'intensification de la contrainte à l'intérieur d'une même structure génotypique, la structure C choisie et ses conséquences sur quelques caractéristiques individuelles lorsque la densité est modifiée.

L'expérience réalisée dans ce but à Lusignan, en avril 1967 et déjà mentionnée en première partie, a été, rappelons-le, conçue ainsi. Des plantules d'une même structure de luzerne, Cardinal (C) ont été repiquées dans des caissettes en bois telles que :

Dimension d'une caissette = $42 \times 15 \times 25$ cm.

Substrat nutritif : mélange de 1/3 de sable, 1/3 de terre et 1/3 de terreau.

Des trous ont été pratiqués dans le fond afin d'éviter la stagnation de l'eau d'arrosage. Les plantules ont été repiquées (36 heures après la mise en germination en boîte de Pétri et en étuve à 20°C) selon la plus grande dimension de la caissette ; le dispositif expérimental adopté a été le suivant : modèle monodimensionnel, plantules uniformément disposées, donc à densité constante pour une même cais-

Cinq types d'écartements sur la ligne, donc de caissettes, ont été réalisés, soit :

0,5 ; 1 ; 2 ; 3 ; 4 centimètres.

Chaque type de caissette a été répété cinq fois.

L'ensemble des caissettes a été installé dans des bacs métalliques contigus garnis de tourbe et disposé régulièrement de manière à obtenir un *écartement uniforme entre les lignes semées* (plans médians longitudinaux des caissettes) égal à 25 centimètres. La répartition dans les bacs des *différents types de caissettes* a été faite au hasard.

Nous allons nous limiter ici à l'examen de quelques résultats touchant particulièrement les relations entre l'intensification de la « contrainte » et les caractéristiques individuelles qui nous intéressent.

1. EFFET DE LA DENSITE SUR LES PERFORMANCES MOYENNES

L'essai a été suivi jusqu'à *pleine floraison et formation avancée des grappes* pour les écartements moyens. A ce stade, 10 plantes par type de caissette et par répétition (50 par écartement sur la ligne) ont été prélevées et dépouillées en laboratoire. *L'écartement de 4 centimètres a été finalement éliminé* de cette étude en raison de sa non-conformité aux conditions d'échantillonnage adoptées par manque de bordures satisfaisantes.

On a mesuré à ce stade sur chacune des plantes prélevées, les réponses des caractères suivants :

- Hauteur
- Nombre de tiges
- Poids de matière sèche (étuve à 70° C, 12 heures)
- Nombre d'inflorescences
- Nombre de grappes formées.

Les moyennes par plante des performances pour chacun de ces caractères sont portées sur les graphiques de la figure 5 *en fonction de la distance entre plantes sur la ligne*. On voit aisément que tous les caractères observés ont été très sensibles à la variation de la densité.

L'analyse de la variance a montré des *différences hautement significatives* entre les performances à certains écartements. L'étendue de

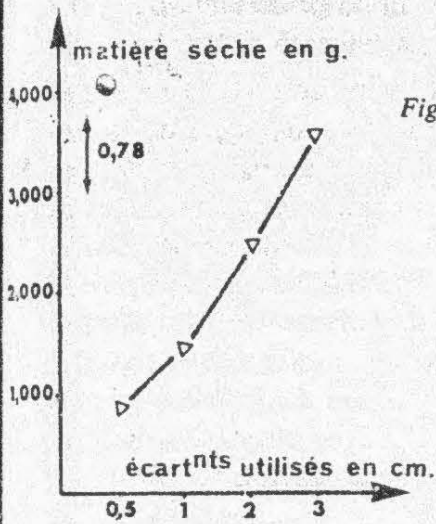
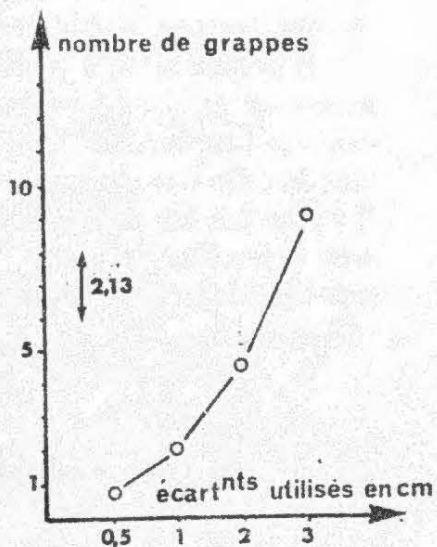
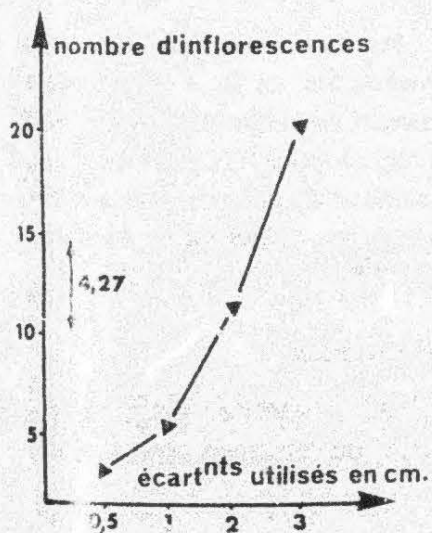
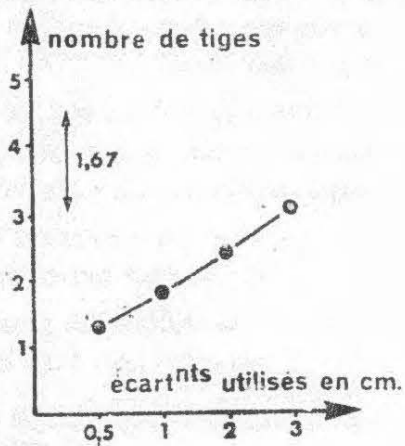
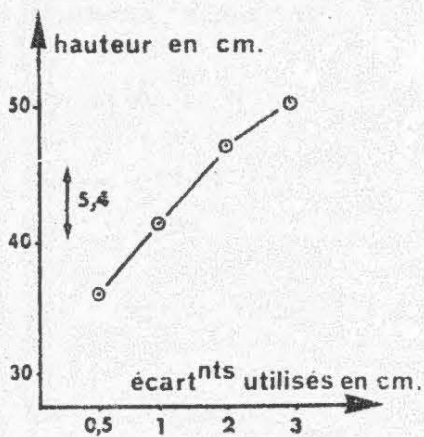


Fig. 5 : Performances moyennes en caissette de N = 30 individus de la structure « C » en fonction de différents écartements sur la ligne. (Lusignan, 1967)

(↔ étendue de la p.p.d.s. à titre indicatif, $d = t \cdot \sqrt{\frac{2s}{5}}$)



la plus petite différence significative au seuil de probabilité de 0,05 a été portée sur chacun des graphiques de la figure 5 à titre indicatif.

Nous n'avons pas cherché, dans l'esprit de ce texte, à mettre en évidence une loi de variation des performances sous l'effet de la densité du type des ajustements décrits dans la première partie. Il ne nous a pas non plus paru intéressant, dans les conditions particulières de notre expérimentation, d'examiner l'effet de la densité sur le « rendement » ou « masse totale » produite par une caissette, c'est à dire ici une « communauté restreinte », aspect qui nécessite chez un matériel biologique comme la luzerne, chez qui le phénomène de la repousse après coupe est très important, la considération de facteurs complémentaires tels que le temps, le nombre de coupes etc.... Ces deux aspects ont été étudiés et commentés en détail par P. Jacquard (1968).

On se limite ici à rechercher la *description des différents peuplements réalisés par l'examen de l'effet de la densité sur les caractéristiques individuelles.*

On retient donc surtout de cette analyse des performances moyennes par plante, ce que montre la figure 5, c'est à dire, pour les conditions expérimentales précisées et la gamme des écartements utilisée,

- Une augmentation nette des performances moyennes lorsque la distance entre plantes croît.
- Des différences pour la hauteur et le nombre de tiges moins accusées que dans les autres caractères.

2. EFFETS DE LA DENSITE SUR LA DIVERSITE MORPHOLOGIQUE

Il semble ainsi, à partir de l'étude des moyennes, que *l'accroissement de la densité entraîne une intensification* de la « contrainte » dans ces peuplements. Mais il est intéressant de rechercher les modalités de cette « contrainte » et particulièrement ses effets sur l'individu. Il y a en fait *une grande variabilité à l'intérieur de chaque type de caissette* qui reflète dans une certaine mesure les différences entre les potentialités initiales du matériel utilisé.

a. — Utilisation du coefficient de variation :

De nombreux auteurs ont cherché à caractériser cette hétérogénéité phénotypique à l'aide du coefficient de variation pour mesurer

« l'effet de la compétition » au niveau de l'individu, ainsi les études de Stern (1965), Kira, T. et al. (1953), Koyama et Kira (1956) et d'autres....

C'est ainsi qu'il ressort de nombreuses études réalisées dans ce domaine que les « individus varient plus en peuplement dense ».

Nous avons procédé à l'étude des coefficients de variation des différents caractères étudiés aux différents écartements entre plantes sur la ligne. La figure 6 montre ainsi que :

- Les variabilités des divers caractères accusent des différences qui se maintiennent pratiquement aux différentes densités utilisées.
- La gamme de variabilité, bien qu'elle soit ici *moins étendue qu'en champ*, présente pratiquement les *mêmes différences entre caractères* que ce qui a été vu au paragraphe précédent.

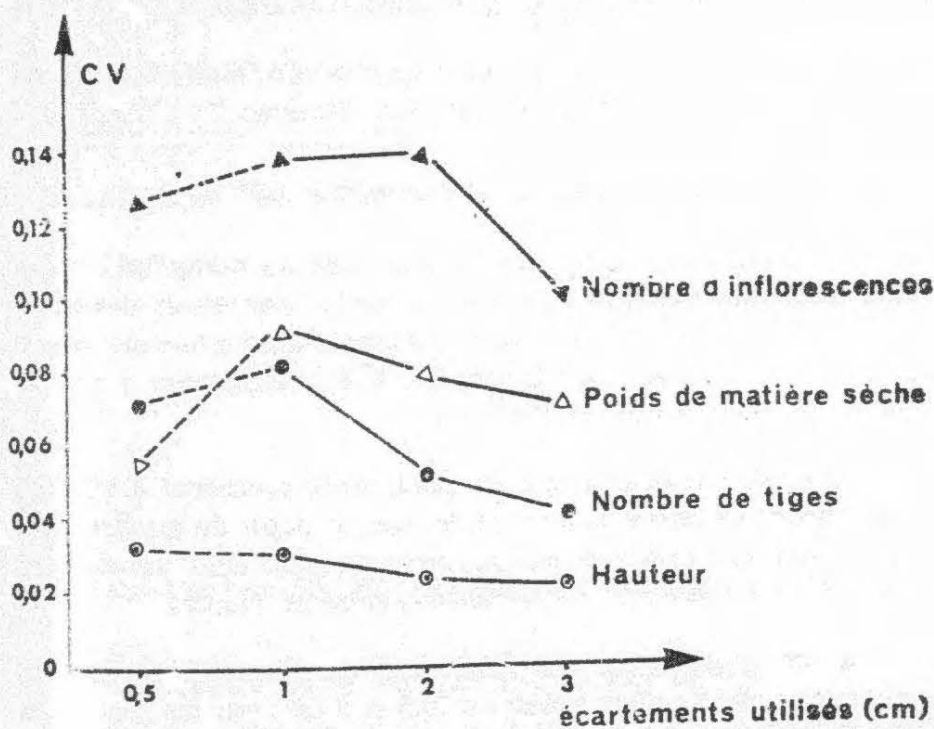


Fig. 6 : Structure Génétique « C » à différents écartements
Coefficients de variation de quelques caractères en fonction de l'écartement sur la ligne.

— Si l'on fait abstraction de l'écartement (0,5 cm), une augmentation de la distance entre plantes semble s'accompagner d'une diminution de la variabilité.

Cette dernière remarque est importante car cela revient à dire, et a été déjà cité, que les « individus varient davantage en peuplement dense ».

Il nous semble cependant que, même si des effets nets d'une variation de la densité sur l'hétérogénéité phénotypique d'un peuplement soumis à une « contrainte » sont enregistrés, leur étude à l'aide des coefficients de variation ne se justifie pas et aucune conclusion ne peut être déduite, si dans cette étude on ne vérifie pas la constance des distributions aux différents écartements, condition nécessaire mais qui n'a été envisagée dans aucune des études citées.

Cette condition est d'autant plus importante que, nous le savons maintenant, les « contraintes » observées ont un effet certain sur les distributions et l'importance de la relation (variance-moyenne).

Il faut par ailleurs noter que de telles études à l'aide du coefficient de variation restent relatives au caractère examiné.

b. — Effet de la densité sur la distribution des caractères :

Cette étude est à rapprocher de celle faite au paragraphe précédent à propos de l'effet de l'association sur la distribution des caractères. Notre objet ici est d'améliorer surtout la *description des peuplements différents réalisés avec la structure C* et d'approcher par là, les rapports entre la densité et l'individu.

Une étude analogue à celle du paragraphe précédent a été donc réalisée pour la hauteur, le nombre de tiges, le poids de matière sèche et le nombre d'inflorescence en *comparant les effets des deux distances extrêmes, c'est à dire 0,5 et 3 centimètres* entre les plantes.

L'allure générale des distributions des différents caractères est représentée pour les deux situations (0,5 et 3 cm) par les graphiques superposés de la figure 7.

L'examen de ces graphiques montre que le passage de la densité la plus forte (0,5) à la densité la plus faible (3 cm) s'accompagne dans

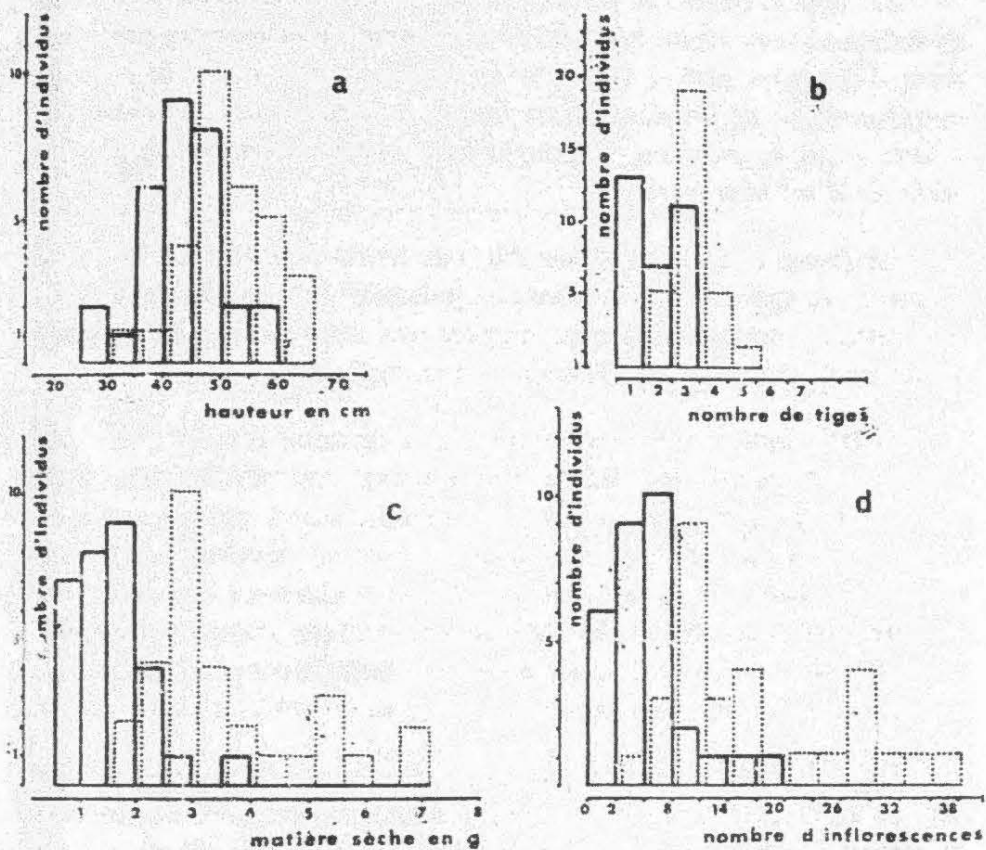


Fig. 7 : Structure Génotypique « C » à différents écartements
Distributions de quelques caractères pour N = 30 individus en caissette :

- — — — — écartement sur la ligne = 0,5 cm.
- ········ écartement sur la ligne = 3,0 cm.

certaines cas d'une *modification de la diversité morphologique* telle qu'on note :

- peu d'effets sur la hauteur et le nombre de tiges.
- une « *surdispersion* » très nette pour le poids de matière sèche et le nombre d'inflorescences.
- une *asymétrie* bien plus marquée dans les deux derniers caractères et particulièrement le nombre d'inflorescences.

Sur le plan purement descriptif, il semble donc dans les conditions de cet essai tout au moins, que *la diminution de la densité, contrairement à ce qu'on sait de l'effet de la densité, aurait accru la diversité morphologique du peuplement, en faisant apparaître des individus plus « forts » que la moyenne du peuplement, ayant davantage de matière sèche et d'inflorescences.*

Le nombre de tiges ne semble pas avoir répondu de la même manière, ce qui n'est pas étonnant puisqu'il accuse, Tableau VIII, une certaine indépendance par rapport aux autres caractères chez la structure C. Nous aurons l'occasion d'en reparler.

Tout semble se passer comme si, s'agissant d'individus d'une même structure (C) (similitude des besoins), une densité plus faible (ressources plus importantes dans le milieu), aurait permis aux individus à *fortes potentialités génétiques initiales* un développement plus rapide aux dépens des *individus initialement faibles*, ce qui aurait par la suite induit dans le peuplement une « contrainte intragénotypique » considérable et accentué la diversité morphologique particulièrement au niveau des caractères sensibles.

On doit alors supposer que cette « contrainte intragénotypique » est liée au facteur temps et doit être, *paradoxalement, plus intense dans les peuplements lâches* (jusqu'à une certaine limite à partir de laquelle les individus tendent vers l'indépendance les uns des autres) parce qu'elle apparaît tard, à un moment où les individus précoces se différencient du reste. *Sous forte densité*, elle doit apparaître beaucoup plus tôt, ce qui entraînerait dans ces peuplements denses (0,5 cm par exemple) un « étouffement généralisé ».

Comme il semble qu'il existe une *relation entre la densité et l'intensité* de cette « contrainte intragénotypique », nous avons cherché à caractériser l'importance biologique d'une telle « contrainte » par la tendance à la contagion des distributions des caractères observés.

Le test, déjà utilisé plus haut, de l'écart par rapport à la loi de Poisson de $N = 30$ plantes prélevées :

$$\chi^2_{N-1} = (N-1) \frac{s^2}{x}$$

a donné les valeurs suivantes pour les deux densités (Tableau IX).

TABLEAU IX

	0,5 cm	3 cm
Hauteur	37,4	25,2
Nombre de tiges	5,9	6,61
Matière sèche	2,8	16,3
Inflorescences	42,2	154,2

La limite du χ^2 (29 d.d.l.) au seuil de probabilité de 0,05 est égale à $\chi^2 = 43,4$.

On ne peut, d'après ce Tableau IX caractériser *une tendance à l'agrégation* au niveau des individus. Certaines valeurs sont cependant très intéressantes, ainsi :

- le nombre de tiges présente une indifférence à la variation de densité.
- le nombre d'inflorescences présente une *distribution dont la tendance à la contagion est très significative* à faible densité.
- le poids de matière sèche, sans atteindre les limites de la signification accuse une pareille tendance à faible densité.

Il faut noter que ces deux derniers résultats confirment biométriquement ce qui a été supposé à propos de l'effet de la « contrainte intra-génotypique » entre individus et du *paradoxe qu'elle semble présenter aux différentes densités*. La considération d'un aspect dynamique de cette contrainte devrait, par l'introduction du facteur temps combiné aux différentes densités, apporter de précieuses informations sur ce problème.

Finalement, on peut conclure également à partir de ces mêmes résultats qu'en dehors de la hauteur et du nombre de tiges (dans le cas de la structure C), il existe une relation entre la variance et la moyenne qui invite à réfléchir sur l'intérêt d'une utilisation du coefficient de variation dans l'étude des associations, des peuplements et de leur effets sur l'individu.

3. EFFET DE LA DENSITE
SUR LA STRUCTURATION MORPHOLOGIQUE

Nous avons cherché également dans cet essai à illustrer la structuration morphologique de la structure C à l'aide des corrélations entre les différents caractères pris sur chaque individu à différentes densités. Un effectif de $N = 30$ plantes seulement a été utilisé pour chaque densité. On peut ainsi examiner *l'effet de la densité sur la structuration morphologique*.

Au Tableau X figurent les résultats relatifs aux écartements de 0,5 et 3 cm auxquels ont été ajoutés ceux observés à 2 cm. L'examen de ce tableau confirme bien, à part certaines variations, les résultats obtenus déjà avec les modifications plastiques qui se trouvent au Tableau VIII. On remarque ainsi que :

- La hauteur est *fortement liée* au poids de matière sèche aux faibles densités, et *indépendante* des autres caractères aux trois densités.
- Le nombre d'inflorescences est *fortement lié* au poids de matière sèche aux trois densités.

Tout cela a déjà été présenté au Tableau VIII. D'autres relations apparaissent telles que la relation tiges-inflorescences à faible densité et la relation moins importante tiges-matière sèche.

TABLEAU X

	Inflorescences	Nombre de tiges	Matière sèche	Hauteur
Inflorescences		— — (**)	(*) (**) (**)	— — —
Nombre de tiges			(*) (*) (*)	— — —
Matière sèche				— (**) (*)
Hauteur				

3 niveaux — distance 0,5 cm — : non significatif ;
 — » 2 cm (*) : significatif à 0,01.
 — » 3 cm (**) : significatif à 0,001.

En définitive, il semble dans ces conditions précises tout au moins que la modification de la densité, qui doit se traduire au niveau du peuplement par son effet sur ce que nous avons désigné par « contrainte intragénotypique », conserve là également au niveau de l'individu, les *données générales* de la structuration morphologique, mais qu'elle agirait sur son *importance volumique*.

Comme dans le cas de « contrainte inter-génotypique », cette étude dégage l'intérêt particulier que présente cette notion de structuration morphologique.

4. REMARQUE

La *parcelle pure* représente finalement une communauté d'une nature complexe. La « contrainte intra-génotypique », pose, comme nous venons de le voir, de nombreux problèmes et la connaissance de ses modalités d'action reste dépendante de facteurs nombreux dont la densité, le temps, les différences entre potentialités génétiques initiales des individus, etc... Dans les peuplements installés pour une durée relativement importante, cette « contrainte » doit varier dans le temps, lorsqu'il y a élimination d'un certain nombre d'individus.

C'est en raison tout au moins de ce nombre élevé d'inconnues que l'évaluation des effets sur l'un des composants résultant de l'association de deux structures, justifie la *pondération par sa propre performance en parcelle pure* observée dans les mêmes conditions, comme nous l'avons fait pour estimer les modifications plastiques relatives.

E. CONCLUSION DE L'ETUDE ANALYTIQUE

L'étude analytique ainsi réalisée a dégagé clairement en premier lieu à l'aide des moyennes et des modifications plastiques relatives les deux résultats fondamentaux suivants :

- Il existe entre structures génotypiques différentes mises en association des cas d'effets depressifs ou améliorants *nettement marqués*.
- Les différents caractères d'une même structure *ne sont pas également affectés*.

Nous avons tenté d'étudier ces effets au niveau de l'individu. L'examen de la diversité morphologique dans les différents cas a montré que la contrainte qui peut exister dans un peuplement peut être l'une ou l'autre des deux formes examinées, de natures différentes. Nous avons formulé l'hypothèse que la « contrainte intra-génotypique », cas d'une parcelle pure, *correspond vraisemblablement aux conséquences d'une compétition vraie* pour les richesses de l'environnement physique (besoins semblables), mais que compte doit être alors tenu des différences initiales individuelles ; ceci a été par la suite confirmé par le comportement d'une structure en parcelle pure, mais à différentes densités.

Il y a lieu de penser que les différences de comportement des caractères sont en rapport avec leur *nature proprement dite* et avec le rôle qu'ils doivent jouer dans l'association, point que nous allons aborder dans le chapitre suivant. Nous y aborderons également le cas de la « contrainte inter-génotypique ».

Par ailleurs, les caractères ne sont pas indépendants. Les effets très nets d'une structure génétique sur une autre structure qui lui est associée doivent être conditionnés par les *différences entre les structures*. La « structuration morphologique » apparaît donc au niveau de l'individu dans cette étude analytique comme l'« agencement » spatial caractéristique de la structure génétique considérée qu'il s'agisse de contrainte intragénotypique ou de contrainte intergénotypique. On peut penser que les différences entre structures peuvent être tout au moins dans le cas du matériel végétal utilisé ici, caractérisées par des *différences entre les structurations* qui doivent être sans doute à l'image des relations et des interactions entre les « effets successifs » des divers gènes ou groupes de gènes conditionnant l'expression des différents caractères. Par « effets successifs », il faut entendre ici l'ensemble du contrôle physiologique du caractère considéré et son aboutissement aux *valeurs quantitatives observées*.

Enfin, des différentes modifications plastiques relatives présentées et qui sont surtout négatives, on retient que la plupart des associations sont désavantageuses. Il semble ainsi qu'il y ait dans certains cas une *meilleure adaptation du peuplement au niveau de la parcelle pure*. Cet aspect est en rapport avec la contrainte et sera examiné plus loin.

II. SIGNIFICATIONS ET IMPORTANCE BIOLOGIQUES DES INTERACTIONS ENTRE GENOTYPES EN ASSOCIATION

L'étude analytique, qui a traité, à partir des réponses quantitatives, du comportement des différents caractères sous l'effet de l'association, a mis en évidence un certain nombre de problèmes pour lesquels une interprétation biologique devient nécessaire. Nous savons maintenant qu'il existe une « loi biologique » pour le groupe qu'est un peuplement donné ; c'est la « contrainte », qui définit, en quelque sorte par sa nature, les relations biologiques entre les individus du peuplement.

Il devient alors nécessaire d'interpréter les réponses quantitatives observées sur les structures génotypiques en association, en essayant de faire ressortir les éléments qui, dans une association, définissent les modalités d'action d'une structure sur l'autre.

A. CONSIDERATIONS SUR LES FONDEMENTS DE L'EXPRESSION PHENOTYPIQUE DE L'AGRESSIVITE DANS LES ASSOCIATIONS

Nous allons maintenant utiliser ce que nous savons des caractères afin de définir, à l'aide de leur nature d'abord et de leur structuration ensuite, les significations biologiques de certains des phénomènes observés. On essaiera alors de dégager la nature biologique des relations entre individus et, par extension théorique, entre populations composées de structures différentes.

1. INFLUENCE DE L'EFFET DU FACTEUR « PRESENCE » SUR LA REPOSE DES DIFFERENTS CARACTERES

Il s'agit ici d'une tentative d'interprétation dont l'objet est de compléter l'examen déjà abordé à l'aide de la modification plastique relative dans deux cas d'effets choisis comme matière à étude. Ces cas sont,

- ceux des effets dépressifs dans l'association (C, S).
- ceux des effets améliorants dans l'association (F, H).

a. — Importance de la nature des caractères dans les «effets dépressifs».

a — *Les réponses quantitatives et les lois de la compétition.*

La compétition, telle qu'elle est classiquement définie, comme déterminée par un déséquilibre entre une offre rigide du milieu et une demande instantanée (besoins des concurrents) devenue trop importante ne justifie donc pas les résultats observés sur les structures génotypiques C et S en association et dont tous les caractères sont affectés par des effets dépressifs réciproques.

Si on admet que les deux structures génotypiques de luzerne ont qualitativement les mêmes besoins, la « loi de similitude des besoins », bien que nécessaire, n'est plus suffisante. En effet, il semble « *a priori* » que les individus des structures C et S doivent avoir des exigences approximativement semblables à l'intérieur de chaque structure et moins proches d'une structure à l'autre. L'expérience montre que, contrairement à ce qu'on est en mesure d'attendre, les individus de génotype C ont, en moyenne, *une expression phénotypique meilleure en parcelle pure qu'en présence d'individus de la structure génotypique S.*

Autrement dit, la contrainte inter-génotypique (ici deux structures différentes) semble dans ce cas précis entraîner des effets plus défavorables que la contrainte intra-génotypique (dans une même structure, besoins semblables). Si la seconde coïncide avec un cas classique de concurrence entre individus, la première doit être tout au moins dans ce cas précis, vraisemblablement de *nature biologique beaucoup plus complexe.*

On sait que dans certains cas, il peut y avoir libération et diffusion au niveau des racines de produits ou de résidus de synthèse susceptibles de créer un milieu défavorable à l'ensemble de l'association, comme l'ont déjà décrit Bonner, J. et Galston, A. W. (1944), S.K. Roy (1960), mais cette hypothèse est difficile à vérifier dans notre cas.

b — *Représentation des effets des différents niveaux du facteur « présence ».*

L'appréciation des relations biologiques entre plantes voisines dans de telles cellules de compétition, quand elle est réalisée d'après la réponse d'un ou plusieurs caractères quantitatifs, reste, nous l'avons déjà constaté à la lumière de certains des résultats numériques, absolument liée à :

— la nature du caractère observé

liée à l'effet d'un environnement biologique particulier, des relations qu'il présente avec les différents autres de la structure génotypique considérée.

Il est alors intéressant d'établir pour chaque caractère et des structures, à l'aide des performances en association pure de référence, une représentation graphique comme on ait :

la réponse quantitative du caractère
différents niveaux ou « doses » d'un facteur « présence ».

Sur une telle représentation, le facteur « présence » doit être pris « nature génotypique présente » dans la cellule de nous supposons, que la structure génotypique considérée a un effet combiné.

— sa nature proprement dite,
— sa diversité morphologique, c'est à dire, dans une certaine mesure, de la composition de ses potentialités initiales,
— sa structuration morphologique,

car nous avons déjà étudiés en détail à propos des structures

de notre étude, il y a donc deux niveaux du facteur à chaque fois, c'est à dire pour chacun des composants de la cellule lorsqu'on observe également sa performance en association, conventionnellement, pour C par exemple :

« présence » de la même structure (cellule pure, une dose de S),
« présence » de la structure concurrente (une dose de S).

En plus de l'association et des deux cellules pures de référence on obtient quatre réponses qui nous permettent de faire des courbes de droite orientés à partir d'une origine qui est la cellule pure pour chaque concurrent, et qui peuvent être plus ou bien différemment orientés, ou bien tous les deux descendants.

Comme on le voit sur la figure 8 sur chacun des graphiques où on a tracé les courbes en fonction des différents niveaux du facteur « présence » des 7 caractères observés dans les cellules (CS) (Lusignan, 1965).

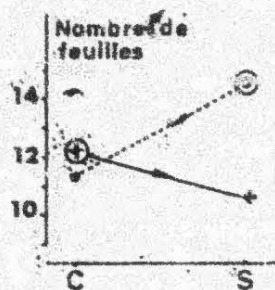
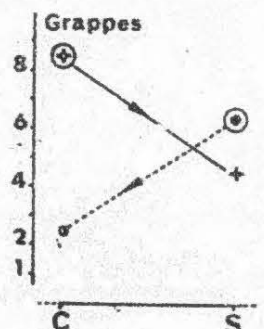
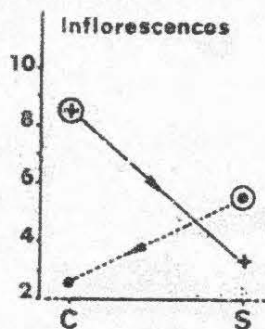
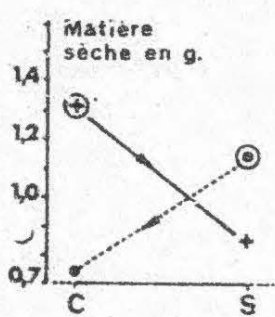
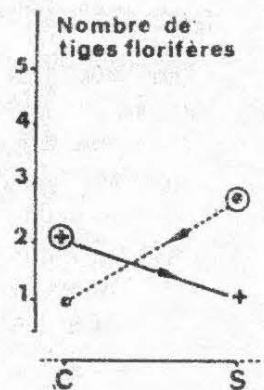
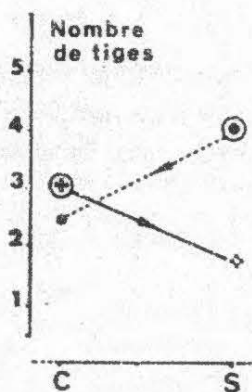
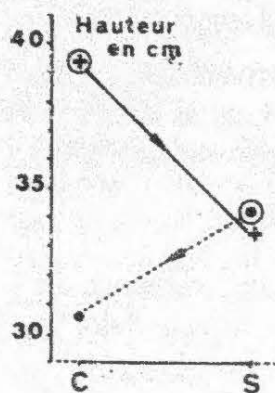


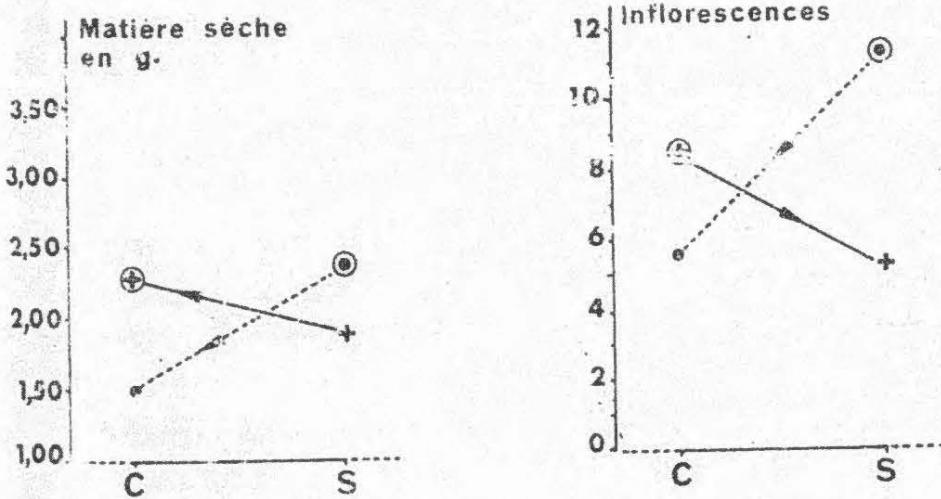
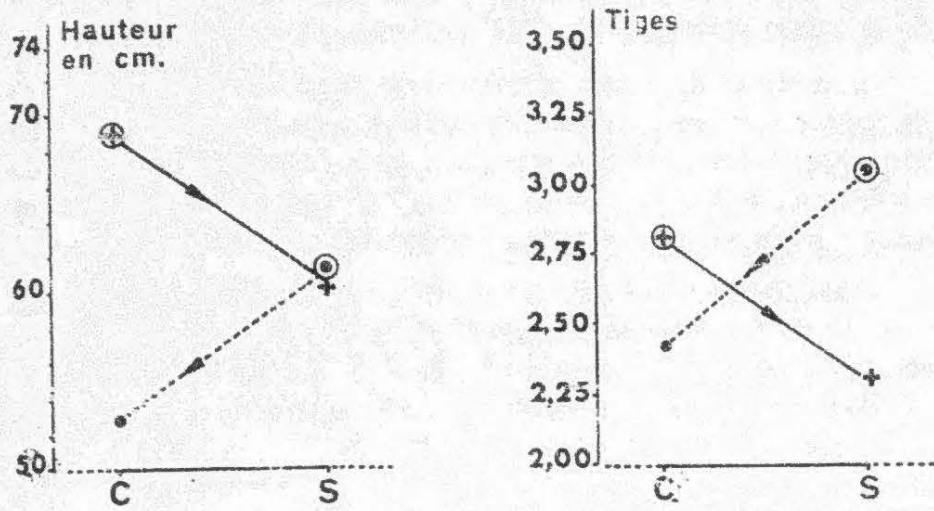
Fig. 8 : Réponse quantitative de différents caractères des structures « C » et « S » (en fonction de la « nature génotypique » présente). Expérience I



⊕ ———→ réponse de « C » en parcelle pure
 ⊙ - - - - -→ réponse de « S » en parcelle pure
 + • ———→ réponses respectives en association

La figure 9 représente les mêmes structures dans l'expérience II (Lusignan, 1966).

La figure 8 montre que dans tous les cas, les deux segments sont tous les deux descendants à partir de leur origine respective, c'est à



- ⊕ ———→ réponse de « C » en parcelle pure
- ⊙ - - - - -→ réponse de « S » en parcelle pure
- + • réponses respectives en association

Fig. 1 : Réponse quantitative de différents caractères des structures « C » et « S » (en fonction de la « nature génotypique » présente) Expérience II

dire, pour chaque structure, à partir de son expression en « présence » de sa même nature génotypique.

L'extrémité de chaque segment correspond à la seconde « dose » du facteur « présence », c'est à dire celle qui serait obtenue en quelque sorte par la substitution à une fraction de la « dose de présence » correspondant à la cellule pure d'une fraction équivalente de « présence » d'une nature génotypique différente.

Ainsi, on retrouve dans ces représentations graphiques comparatives, les différents aspects annoncés déjà sous forme de modifications plastiques relatives à propos de C et de S, ce qui met en évidence une fois de plus, l'importance des effets entre deux structures génotypiques en association.

c — Les caractères d'agressivité et les caractères sensibles ou « biaisés ».

On peut maintenant, à l'aide de la figure 8 et nous le ferons plus loin avec la figure 9, essayer d'analyser les effets de « présence » de deux structures génotypiques en association, *en tenant compte de la nature du caractère observé*. Ceci reste par ailleurs en grand rapport avec l'hypothèse des causes « génético-écologiques » à propos du contrôle de l'aptitude à la compétition dont nous avons parlé en première partie.

On sait en effet, d'après T. Yamada (1955, 1960) qu'il existe deux types de caractères chez les végétaux :

- des caractères d'agressivité, contrôlant l'aptitude à la compétition
- des caractères sensibles, ou encore dits « biaisés », parce qu'ils subissent les modifications plastiques dues aux effets de l'association.

Les manifestations de l'expression phénotypique de l'agressivité

La figure 8 montre clairement que la structure C dépasse en moyenne nettement la structure S en hauteur totale dans les parcelles pures. Mais on retrouve une différence de hauteur partiquement équivalente entre les 2 structures lorsqu'elles sont chacune en présence de l'autre. En outre C est déprimé dans tous les autres caractères par la présence de la structure génotypique S, ce qui semble indiquer qu'une supériorité pour la hauteur ne lui confère pas « a priori » un avantage dans

une hypothétique concurrence pour la lumière et tel que le résultat devrait conduire à un « étouffement » de S seul, *ce qui n'est pas le cas ici.*

La figure 8 montre également que la *structure S est supérieure à C pour le nombre de feuilles* et le nombre de tiges. On peut certes supposer que la supériorité de C, dans l'expression phénotypique de l'agressivité par la hauteur serait *contrebalancée* en partie par la supériorité de S pour le nombre de feuilles, et dans une certaine mesure, le nombre de tiges, ce qui entraîne pour les deux structures génotypiques, et vraisemblablement dès un stade jeune (le nombre de feuilles est une observation faite à 40 jours du semis), une situation comparable à une « *gêne réciproque* » dans l'utilisation du facteur environnemental *lumière.*

Il s'ensuivrait ainsi des modifications plastiques défavorables pour les deux structures, malgré une richesse en principe suffisante du milieu environnemental physique dans le cas de cette expérience, c'est à dire en plein champ.

Remarques

Il est beaucoup plus commode de classer les caractères morphologiques selon deux catégories :

- des caractères sur lesquels on mesure facilement l'agressivité,
- des caractères sur lesquels on mesure facilement la sensibilité.

Mais il n'y a pas uniquement que les caractères morphologiques observables qui expriment soit l'agressivité, soit la sensibilité. Il peut s'agir de caractères non extériorisés, ainsi par exemple le cas d'une vitesse de synthèse de la matière sèche qui peut être considéré comme un caractère du type agressif.

Cette classification des caractères selon deux catégories est donc finalement artificielle et on est parfois gêné de se prononcer sans ambiguïté sur la nature d'un caractère. Il découle de cela qu'il existe vraisemblablement *deux catégories de caractères dans le matériel biologique utilisé ; ce sont :*

- *Des caractères pouvant être considérés du type « agressif »,* ainsi la hauteur essentiellement et dans une certaine mesure, le nombre de feuilles et de tiges.

— *Des caractères sensibles à « l'agressivité »*, tels que certains caractères considérés traditionnellement comme des facteurs du rendement, ainsi le poids de matière sèche, le nombre d'inflorescences, de grappes...., et dans une certaine mesure, le nombre de tiges et aussi de feuilles. Ces deux derniers pourraient être en effet considérés du type « agressif » quand il s'agit de concurrence pour la lumière et ne peuvent donc être ici nettement définis à partir de nos seules observations.

Nous verrons que ces deux groupes de caractères ne sont pas indépendants.

b. — Importance de la nature des caractères dans les « effets améliorants » :

Nous avons choisi ici à titre d'exemple un cas d'« effets améliorants », réciproques, celui de l'association entre les structures génotypiques F et H, observé dans l'expérience II (1966). Ces effets ont été par la suite *confirmés de manière hautement significative dans trois milieux nutritifs nettement différenciés*, dont nous reparlerons en détail.

a. — Les réponses quantitatives et la « coopération ».

La compétition telle qu'elle a été définie classiquement n'explique pas non plus pourquoi les deux structures génotypiques sont rendues ici, du fait de l'association, plus productives.

On pourrait, compte tenu d'hypothèses formulées dans des cas analogues et dans des domaines divers, supposer :

— Un cas d'utilisation *différente* ou *différée* et rationnelle de l'espace, des ressources nutritives etc....

— S'agissant d'une légumineuse et d'après ce qu'on sait de la biologie de la luzerne, un cas de libération de résidus de la protéosynthèse d'une structure génotypique, susceptibles de diffuser dans l'immédiat des nodosités et pouvant être absorbés et utilisés par la structure concurrente, etc....

Tout cela nécessite, pour être vérifié, des études excessivement fines au niveau de la rhizosphère et inabordables dans l'état actuel de nos connaissances du matériel végétal utilisé.

C'est ainsi que nombre de ces situations ont été qualifiées de « stimulation mutuelle », « entraide », « coopération ».

En fait, comme nous allons le constater, l'analyse selon l'expression phénotypique de l'agressivité de la confrontation des structures F et H conduit à une situation biologique qui semble finalement présenter dans la recherche des causes, et malgré *un effet bénéfique global observé* (ensemble des composants), *quelques similitudes avec ce qui se passe entre les structures C et S* où les effets sont dépressifs.

b. — *Les effets des différents niveaux du facteur « présence ».*

On peut, ici également, rendre plus satisfaisante l'appréciation des relations biologiques entre structures en association en mettant en évidence à l'aide d'une représentation graphique comparative comme cela a été déjà réalisé dans le cas des « effets dépressifs ». On fait ressortir ainsi l'influence du facteur « présence » ou « nature génotypique présente » sur les réponses quantitatives des caractères. Ce facteur reste, ici également, défini de la même manière que dans le cas précédent.

C'est ce que montre la figure 10. On voit ainsi que :

— les segments de droite orientés, ayant pour origine la performance moyenne en « cellule pure » sont orientés autrement que précédemment (figures 8 et 9).

— la hauteur ne présente pas dans ce schéma de particularité remarquable si ce n'est que F dépasse légèrement H en parcelle pure. Cette différence est marquée de manière significative dans une expérience dont nous parlerons bientôt.

— les segments sont nettement ascendants pour les caractères tels que le nombre d'inflorescences, la matière sèche et le nombre de tiges de la structure F.

Il y a peu de modification pour la structure H.

c. — *L'expression phénotypique de l'agressivité et la « coopération ».*

La « coopération » entre F et H, bien que peu marquée, apparaît ici surtout, comme un gain pour F (Figure 10), la structure H restant peu modifiée.

On sait également que dans une confrontation entre les deux structures F et H, dans une expérience où les ressources nutritives sont limitées (essai en caissettes et qui sera exposé plus loin), *la struc-*

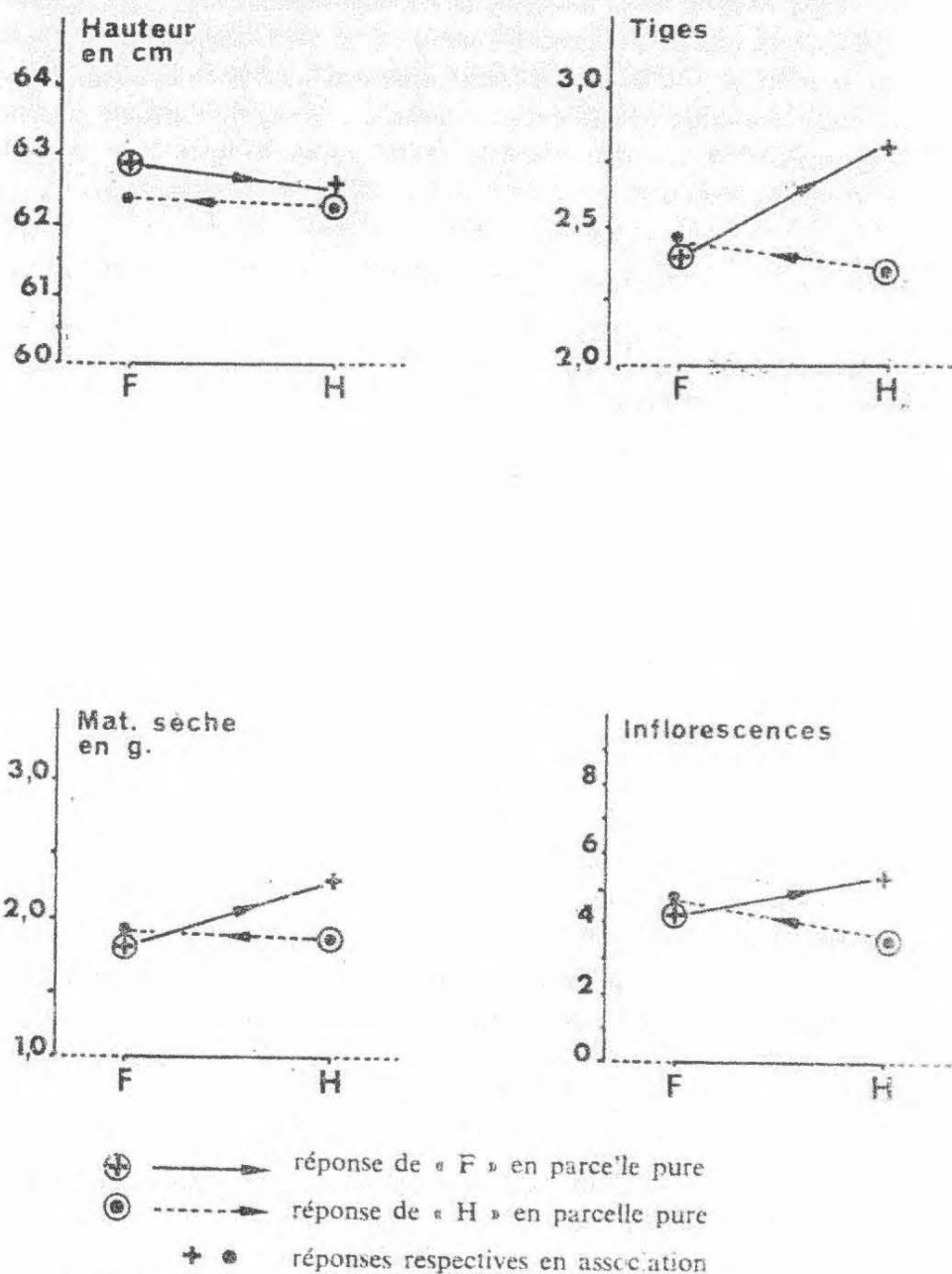


Fig. 10 : Réponse quantitative de différents caractères des structures « F » et « H » (en fonction de la « nature génotypique » présente).

ture F a été nettement améliorée au détriment de H, bien que le rendement total de la cellule de compétition présente un gain sensible relativement à la moyenne des cellules pures. C'est ce que montre ici le ca-

ractère *nombre moyen d'inflorescences* dans le milieu nutritif le plus fertile (désigné par R₁). (Tableau XI)

TABEAU XI

	F	F _k	H	H _f
Nombre moyen d'inflorescences	10,60	14,93	74,33	57,66
Modification plastique relative		+0,40		-0,22
Hauteur moyenne (centimètres)	52,50		42,70	

Nous avons fait figurer à titre indicatif la modification plastique relative obtenue ainsi pour le nombre moyen d'inflorescences, et la hauteur moyenne observée pour chaque structure.

Il est important de savoir si les *hypothèses* faites précédemment à propos de la *nature des caractères d'une structure génotypique et leur importance dans l'expression phénotypique de l'agressivité* sont là encore compatibles avec des résultats ou avec l'un des deux seulement, l'autre étant peu ou pas modifié.

Dans un cas comme celui de la figure 10, on peut supposer, malgré la faible différence pour la hauteur entre F et H, que la structure F possède par rapport à H une *supériorité dans l'expression phénotypique de l'agressivité*. On sait, par exemple, que les « plantes peuvent être toutes apparemment à la même hauteur, la différence pouvant être de l'ordre du millimètre, mais ceci suffit pour entraîner des effets entre les individus car une feuille peut en couvrir une autre ».

Cette différence de hauteur est nettement plus accusée en caissettes.

En fait, l'hypothèse qu'il existe des caractères « agressifs » et des caractères « sensibles » *n'est pas infirmée* par ce type de réponses.

En effet, il est vraisemblable que l'ensemble des individus de la structure génotypique F situés dans la cellule de compétition en pré-

sence de ceux de structure H rencontrent, au cours de leur développement, considéré ici, dans son sens le plus général, une « gène » moindre dans cette cellule ($1/2$ dose de « présence » de nature F + $1/2$ dose de « présence » de nature H) que dans une cellule pure (une dose unique de nature F), hypothèse qui semble justifiée par les résultats obtenus.

La « coopération » considérée ainsi, selon l'expression phénotypique de l'agressivité, apparaît finalement comme un cas particulier de compétition, aspect que nous reprendrons par la suite.

c. — Problèmes posés par le facteur « présence » :

Les résultats expérimentaux montrent clairement que la modification plastique subie par un caractère n'est pas le fait du hasard, mais se trouve conditionnée par une « nature génotypique » dont les modalités d'action sont encore ambiguës et doivent être étudiées.

On sait ainsi, qu'une modification apportée dans la composition génotypique d'un peuplement, entraîne une modification du comportement de la structure génotypique considérée.

Les caractères phénotypiques doivent, par leur nature, jouer un rôle déterminant dans ce comportement, mais cette nature est difficile à préciser. Ainsi, la hauteur, considérée comme un caractère d'agressivité dans l'étude précédente, est également sensible et subit une modification plastique.

2. SIGNIFICATIONS ET EFFETS DU FACTEUR « PRESENCE »
DANS UNE POPULATION THEORIQUE

Nous allons développer certaines considérations théoriques déjà mentionnées dans notre première partie, concernant l'expression phénotypique de l'agressivité et ses conséquences.

a. — Les modalités de l'expression phénotypique de l'agressivité :

a. — Cas de deux individus.

Considérons donc tout d'abord le cas de deux individus I_1 et I_2 , appartenant à une même espèce, ayant les mêmes besoins et susceptibles d'entrer en compétition pour l'utilisation des ressources d'un milieu commun.

sence de ceux de structure H rencontrent, au cours de leur développement, considéré ici, dans son sens le plus général, une « gène » moindre dans cette cellule ($\frac{1}{2}$ dose de « présence » de nature F + $\frac{1}{2}$ dose de « présence » de nature H) que dans une cellule pure (une dose unique de nature F), hypothèse qui semble justifiée par les résultats obtenus.

La « coopération » considérée ainsi, selon l'expression phénotypique de l'agressivité, apparaît finalement comme un cas particulier de compétition, aspect que nous reprendrons par la suite.

c. — Problèmes posés par le facteur « présence » :

Les résultats expérimentaux montrent clairement que la modification plastique subie par un caractère n'est pas le fait du hasard, mais se trouve conditionnée par une « nature génotypique » dont les modalités d'action sont encore ambiguës et doivent être étudiées.

On sait ainsi, qu'une modification apportée dans la composition génotypique d'un peuplement, entraîne une modification du comportement de la structure génotypique considérée.

Les caractères phénotypiques doivent, par leur nature, jouer un rôle déterminant dans ce comportement, mais cette nature est difficile à préciser. Ainsi, la hauteur, considérée comme un caractère d'agressivité dans l'étude précédente, est également sensible et subit une modification plastique.

2. SIGNIFICATIONS ET EFFETS DU FACTEUR « PRESENCE » DANS UNE POPULATION THEORIQUE

Nous allons développer certaines considérations théoriques déjà mentionnées dans notre première partie, concernant l'expression phénotypique de l'agressivité et ses conséquences.

a. — Les modalités de l'expression phénotypique de l'agressivité :

a. — Cas de deux individus.

Considérons donc tout d'abord le cas de deux individus I_1 et I_2 , appartenant à une même espèce, ayant les mêmes besoins et susceptibles d'entrer en compétition pour l'utilisation des ressources d'un milieu commun.

Ils possèdent par ailleurs tous les deux un caractère A prenant respectivement les valeurs a_1 et a_2 qui est supposé contrôler leur « aptitude à utiliser le milieu ». A un stade donné, les expressions phénotypiques de ce caractère sont supposées être des fonctions simples et respectivement de la forme $f(a_1)$ et $f(a_2)$.

Lorsque I_1 et I_2 se trouvent ainsi en présence, chacun d'eux possède théoriquement et par rapport à l'autre une *propriété qu'on peut appeler « aptitude à la compétition »* et qui dépend, par définition, de la différence entre les expressions respectives, soit pour chacun des deux compétiteurs,

$$\begin{aligned}\Pi_1 &= \Phi\{f(a_1) - f(a_2)\} \\ \Pi_2 &= \Phi\{f(a_2) - f(a_1)\} \quad (1)\end{aligned}$$

On sait que :

- Si on suppose que Φ est une fonction simple, croissante et monotone,
- Et si a_1 et a_2 sont de valeur différente, alors on a Π_1 et Π_2 de signes contraires.

On sait également que si on a :

$$f(a_1) \approx f(a_2)$$

il s'ensuit que les « aptitudes à la compétition » des deux concurrents sont *équivalentes et de signes contraires*, ce qui s'écrit finalement

$$|\Pi_1| = |\Pi_2|$$

en valeur absolue.

S'appuyant sur ses propres résultats expérimentaux, T. Yamada (1955) a proposé une solution théorique simple pour résoudre le problème posé par la connaissance de Φ et de f . Il a en effet admis que cette « aptitude » peut s'écrire dans le cas d'un individu I_1 en présence de I_2 par exemple, selon le modèle suivant :

$$\Pi_1 = \beta(a_1 - a_2) \quad (2).$$

où β est une *constante* dont la valeur dépend des conditions expérimentales, et par conséquent est déterminée par la densité, la richesse du milieu etc....

b. — *Extension au cas d'une population et de plusieurs caractères d'agressivité.*

On peut maintenant considérer le cas d'une population théorique infiniment nombreuse. Les individus de cette population sont supposés soumis aux mêmes conditions que celles imposées plus haut à I_1 et I_2 .

Cette population possède également le caractère agressif, qui est supposé contrôler l'« aptitude à la compétition » dans cette population, de valeur (a) pour tout individu I . Pour simplifier le problème, la variable a est considérée,

- centrée
- distribuée dans la population normalement selon la loi $N(0, \sigma_a)$
- caractérisée par une densité de probabilité élémentaire y . da telle que

$$y \cdot da = \frac{1}{\sigma_a \sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{a^2}{2\sigma_a^2}\right) \cdot da$$

comme il a été déjà mentionné en première partie.

L'extension des considérations faites à propos de la mise en concurrence de 2 individus I_1 et I_2 , implique qu'un individu I_i de cette population est donc supposé posséder par rapport à l'ensemble de ses voisins, la propriété suivante appelée encore « aptitude à la compétition » :

$$\Pi_i = \int_{-\infty}^{+\infty} \Phi\{f(a_i) - f(a)\} \cdot y \cdot da \quad (3)$$

ce qui peut s'écrire, si on adopte la simplification proposée en (2) par T. Yamada (1955) :

$$\Pi_i = \int_{-\infty}^{+\infty} \beta(a_i - a) \cdot y \cdot da$$

C'est à dire encore :

$$\Pi_i = \beta \cdot a_i \int_{-\infty}^{+\infty} y \cdot da - \int_{-\infty}^{+\infty} a \cdot y \cdot da$$

Si on admet que ces intégrales sont *absolument convergentes* et comme par définition, $E(a) = 0$, on aboutit finalement à l'expression suivante :

$$\boxed{\Pi_i = \beta \cdot a_i} \quad (4)$$

Dans ce modèle, préconisé par T. Yamada, l'« aptitude à la compétition » est exprimée comme valeur générale (au sens aptitude générale) caractéristique de l'individu I_i par rapport à l'ensemble de la population.

La valeur de β est considérée en fait dans ce modèle comme une caractéristique d'un caractère agressif donné ; ainsi dans le cas de plusieurs caractères agressifs,

A, B, C,.....Q de valeur a, b, c,.....q intervenant conjointement pour contrôler l'« aptitude à la compétition » chez un même individu donné, I_i par exemple, on a alors théoriquement l'expression additive suivante, les caractères étant supposés indépendants :

$$\Pi_i = \beta_a \int_{-\infty}^{+\infty} (a_i - a) \cdot y_a \cdot da + \beta_b \int_{-\infty}^{+\infty} (b_i - b) \cdot y_b \cdot db + \dots + \beta_q \int_{-\infty}^{+\infty} (q_i - q) \cdot y_q \cdot dq$$

Cette estimation nécessite la réunion d'informations très nombreuses ; on devrait tout particulièrement être en mesure de déterminer la totalité des caractères dits agressifs et contrôlant effectivement cette « aptitude » ; on devrait en outre supposer que tous ces caractères sont distribués normalement et agissent *additivement dans la réalisation de l'expression phénotypique de l'agressivité* d'un individu I_i , soit :

$$\Pi_i = \beta_a \cdot a_i + \beta_b \cdot b_i + \beta_c \cdot c_i + \dots + \beta_q \cdot q_i$$

Cette expression ne peut finalement exister que sur le plan théorique car les expériences usuelles sont généralement incapables de fournir des informations aussi nombreuses et aussi précises. On sait, par référence à nos expériences tout au moins,

- qu'il est difficile de déterminer la totalité des caractères agressifs
- que les caractères ne sont généralement pas indépendants.

b. — Sensibilité à l'agressivité dans une population :

a. — La modification plastique conséquence de l'agressivité.

Supposons maintenant que l'individu I_i déjà considéré pour le caractère A possède en outre un caractère V du type appelé facteur du rendement, de valeur v_i et sensible aux effets de ce caractère A, dit « agressif ». La modification relative que peut subir ce caractère sous l'effet de l'agressivité, dans un peuplement, a une importance relative qui est fonction de l'« aptitude à la compétition », ainsi :

$$\frac{\Delta v}{v} = g(\Pi)$$

de sorte que cette modification plastique à la valeur suivante :

$$\Delta v = v \cdot g(\Pi)$$

Là également, la fonction g est difficile à déterminer. Mais il est évident qu'elle exprime, sur le plan quantitatif, la sensibilité aux effets de l'agressivité, du caractère V considéré. T. Tamada (1955) a, là aussi proposé une solution simple. Il admet l'existence d'un coefficient α tel que $\alpha \cdot \Pi = g(\Pi)$ et qui caractérise la « sensibilité du caractère V à l'effet de l'«aptitude à la compétition» de tous les caractères agressifs ayant entraîné la modification: Δv . Cette modification a donc pour valeur :

$$\Delta v = \alpha \cdot v \cdot \Pi \quad (5)$$

α serait ainsi d'autant plus grand que le caractère V est susceptible d'être modifié.

Si $\alpha = 0$, le caractère V n'est pas modifié par la compétition. Sur le plan pratique, comme Π n'est pas déterminé, en réalité on ne peut rien dire.

Lorsque deux individus se trouvent en présence, I_1 et I_2 , on a :

$$\Delta v_1 = \alpha \cdot v_1 \cdot \Pi_1$$

$$\Delta v_2 = \alpha \cdot v_2 \cdot \Pi_2$$

On peut, là également considérer le cas de plusieurs caractères agressifs, mais on obtient une expression additive n'ayant en fait qu'une valeur théorique.

Considérons maintenant le cas d'une population théorique comme celle déjà décrite plus haut à propos des caractères d'agressivité, et considérons également les quantités :

= \bar{v} : moyenne de V en absence de contrainte.

= \bar{v}' : moyenne de V soumis à un effet de contrainte.

= v_i : valeur de V d'un individu I_i , mesurée à partir de \bar{v}

La modification plastique moyenne attendue dans cette population est :

$$E(\Delta v) = \bar{v}' - \bar{v} = E(v \cdot \alpha \cdot \Pi) = (\alpha \beta) \cdot E(a \cdot v)$$

et si les caractères A et V de cette population sont en relation, ρ étant le coefficient de corrélation linéaire, on a alors :

$$E(\Delta v) = (\alpha \beta) \cdot \rho \cdot \sigma_a \cdot \sigma_v$$

forme que nous avons déjà mentionnée en première partie.

b. — *La structuration morphologique dans une population.*

Il est très intéressant ici, d'écrire l'espérance mathématique de cette *modification plastique sous forme intégrale* en considérant le domaine $D(a, v)$ défini par l'ensemble des valeurs

$$(a_1, \dots, a_j, \dots, a_n)$$

$$(v_1, \dots, v_j, \dots, v_n')$$

prises dans cette population par les deux caractères A et V . Comme on sait que $\Pi = \beta \cdot a$, on a alors, rappelons-le :

$$E(\Delta v) = (\alpha\beta) \cdot E(v \cdot a)$$

c'est-à-dire finalement :

$$E(\Delta v) = (\alpha\beta) \cdot \iint_D (a \cdot v) \cdot Z(a, v) \cdot da \cdot dv$$

Z est une fonction de a et de v . Lorsqu'elle existe dans le domaine $[D(a, v)]$, elle définit plus précisément une densité de probabilité à 2 dimensions pour les distributions des deux caractères A et V dans cette population et telle que :

$$Z(a, v) = \frac{1}{2\pi\sigma_a\sigma_v\sqrt{1-\rho^2}} \cdot \exp - \frac{1}{2(1-\rho)^2} \left\{ \frac{(v-\bar{v})^2}{\sigma_v^2} - 2\rho \cdot \frac{a \cdot (v-\bar{v})}{\sigma_a\sigma_v} + \frac{a^2}{\sigma_a^2} \right\}$$

Cette expression de l'espérance mathématique de la modification plastique souligne très clairement, dans le cas d'une population théorique tout au moins, la grande importance que représente chez l'individu, toute relation entre les deux catégories de caractères, c'est à dire agressifs et sensibles.

On définit ainsi dans cette population et au niveau de l'individu, mais dans le cas de deux caractères A et V seulement, une *consité* $Z(a, v)$ qui tient lieu ici de caractéristique de la *structuration morphologique*,

On retrouve ainsi ce que nous avons exposé au chapitre précédent, mais de manière intuitive. En effet, nous avons à cette occasion souligné que cette structuration morphologique estimée à l'aide de l'ensemble des coefficients de corrélation linéaire entre différents caractères pris deux à deux (Tableaux VII-a, b, c et Tableau VIII) constitue en quelque sorte une intégration des informations partielles obtenues à partir des différents caractères afin de constituer la forme générale de l'individu.

Dans le cas où il s'agit de plusieurs caractères à la fois, on doit pouvoir définir une densité Z à plusieurs dimensions.

c. — Remarques :

Cette structuration est en grand rapport avec l'ensemble des processus physiologiques et l'équilibre de milieu interne, propre à chaque individu ; on pourrait même admettre qu'elle n'est valable que pour un *moment donné*. Il en découle alors que la nature d'un caractère n'est pas toujours aisée à déterminer avec précision à partir de la *seule modification plastique*.

Il en résulte ainsi que « l'aptitude à la compétition », telle qu'elle est définie dans ce modèle, c'est à dire essentiellement à l'aide du ou des caractères d'agressivité, apparaît *ambigüe*. Cette ambiguïté est d'autant plus grande qu'il existe des relations importantes entre les différentes catégories de caractères chez l'individu.

C'est pour cela, entre autre, que le facteur « présence » apparaît comme l'*ensemble des caractéristiques attachées à une structure génotypique donnée*. C'est donc son « effet » global qui est estimé au niveau d'un caractère phénotypique.

3. INTERET BIOLOGIQUE ET LIMITES DE L'EXPRESSION PHENOTYPIQUE DE L'AGRESSIVITE

Si certaines conditions se trouvent vérifiées, les considérations théoriques formulées dans la *définition du facteur « présence »* restent, par extension, valables dans le cas d'un peuplement composé de *deux ou plusieurs structures génétiquement caractérisées*, G_1 et G_2 par exemple, comparables à celles qui ont été utilisées dans nos expériences.

Parmi ces conditions, il faut alors préciser que ces structures possèdent chacune, un certain nombre de caractères agressifs, du type A, ainsi A_{g1} et A_{g2} , et qu'il existe pour chacune une certaine fonction de densité $Z(a, v) G_1$ telle que celle qui a été décrite à propos d'une population théorique simple, V_{g1} et V_{g2} pouvant être alors les caractères recherchés pour eux-mêmes ou pour leur relation avec certains caractères ayant un intérêt agronomique.

On peut alors reconsidérer les résultats expérimentaux décrits, en tenant compte des caractéristiques de l'expression phénotypique de l'agressivité.

a. — Extension aux associations de structures génotypiques de luzerne :

L'examen des réponses quantitatives des différents caractères observés en fonction des doses de « présence », figure 8, a suggéré l'interprétation des « effets » entre les structures C et S comme étant surtout déterminés par une différence de hauteur entre les deux structures et seraient ainsi consécutifs à une « *gène réciproque* » où l'élément marquant recherché dans l'environnement physique serait la lumière.

Une interprétation analogue, figure 10, a été formulée pour l'association des structures F et H où la « coopération » serait en fait, dans ce cas tout au moins, une forme particulière de « compétition », les individus de structure F étant, on l'a déjà vu, *moins génés* en présence de la structure H qu'en parcelle pure, l'élément primordial recherché dans l'environnement physique demeurant, là encore, la lumière.

Il semble donc tout à fait indiqué de considérer, dans ces associations, la hauteur comme un caractère agressif, c'est à dire du type A.

On peut également considérer le nombre de feuilles comme un caractère agressif, ainsi le cas de l'association des structures C et S, figure 8. Ce caractère pourrait intervenir soit par la *surface foliaire totale*, soit par la *répartition en tranches horizontales de différentes densités*. On sait, figure 8, que la structure S présente un nombre de tiges important, supérieur en moyenne à celui de C et l'observation a permis de voir que ces tiges se trouvent à différents niveaux. Dans le cas où il s'agirait surtout de répartition en tranches horizontales de différentes densités, l'agressivité d'une telle structure pourrait ainsi correspondre à un effet combiné des deux caractères, le nombre de tiges et le nombre de feuilles.

Il semble également indiqué de considérer dans ces mêmes expériences, figures 8 et 10, le poids de matière sèche, le nombre d'inflorescences, le nombre de grappes, le nombre de tiges florifères et, dans une certaine mesure, le nombre de tiges, comme des *caractères sensibles*, c'est à dire du « type V ».

Tous ces résultats ne se trouvent pas en contradiction avec ce qu'on sait par ailleurs de l'importance de certains caractères, et de l'intérêt particulier qui leur est attribué en amélioration des plantes. Un des ob-

jectifs poursuivis dans l'amélioration des luzernes coïncide avec celui de déterminer vers quel type de constitution morphologique orienter la sélection du végétal dans un programme d'amélioration du rendement en matière sèche.

Les observations faites à Lusignan, par P. Guy (1968, communication), ont montré que parmi tous les facteurs qui conditionnent un tel rendement, *la hauteur occupe une place prépondérante*. Il semble également qu'une fois la hauteur optimale atteinte, commence chez l'individu une induction florale. A partir de ce stade, les différences observées entre individus se maintiennent; la hauteur peut varier, mais cette variation reste généralement minime. Il s'agit-là d'un cas de plantes observées en pépinières, c'est-à-dire espacées.

On a pu également observer (Lusignan, 1968), dans une population établie selon une densité agronomique, que la tranche horizontale formée par la quantité totale de feuilles, semble se maintenir, en première année tout au moins, pratiquement constante, grâce à une « compensation » entre la masse de feuilles qui disparaissent et celles qui apparaissent.

Il n'est pas exclu de penser que dans une association de deux structures, c'est sans doute la structure ayant le plus de feuilles dans la tranche horizontale supérieure qui éliminerait l'autre au bout d'un certain temps. Il serait très intéressant de vérifier une telle hypothèse si l'on pouvait disposer d'une structure génotypique reconnaissable phénotypiquement. L. Dessureaux (1967), nous a aimablement suggéré l'utilisation d'un mutant génétique reconnaissable à son inflorescence ramifiée et appelé « mutant de Childers ». Il est toutefois nécessaire, dans le cas de ce dernier, qui correspond à un cas de pénétrance incomplète de vérifier qu'il n'est pas sensible aux conditions d'utilisation.

Ainsi, finalement, lorsqu'il s'agit de deux structures génotypiques en association, comme les cas des structures C et S et également F et H, il semble que certaines données théoriques relatives à l'expression phénotypique de l'agressivité soient vérifiées. On est tenté de conclure favorablement à cette hypothèse en disant que *certaines caractères, de part leur supériorité, auraient une action déterminante sur le comportement des structures en association*. Mais de nombreux cas restent difficiles à interpréter et des problèmes restent posés.

b. — Problèmes posés par les relations entre caractères :

a. — Sensibilité des caractères d'agressivité.

Dans sa partition des caractères en deux catégories, agressifs ou sensibles, c'est à dire selon leur nature, T. Yamada propose ainsi l'estimation de l'expression phénotypique de l'agressivité à l'aide des effets mesurés sur les caractères sensibles sous forme de modifications plastiques.

On considère ainsi, dans cette théorie, un caractère agressif comme étant un caractère qui exprime l'agressivité, désigné par A, mais ne subissant pas de modification plastique. C'est l'élément invariant dans ce modèle.

En fait, ceci n'est pas toujours vérifié par les réponses quantitatives observées dans nos expériences ; la figure 8 montre que la hauteur subit une modification plastique relative qui, si elle est moindre que dans les autres caractères (Tableau III), demeure, rappelons-le, importante et significative dans de nombreux cas ; ainsi le cas de l'association des structures C et S, expérience I, 1965

TABLEAU XII

Hauteur observée sur :	C _s	S _c
Modification plastique relative	— 0,15*	— 0,07

(*) : Effet significatif.

Les différents caractères observés, pour ne citer que ceux-là, ne sont pas indépendants. Nous savons qu'il existe entre eux des relations importantes. Il en résulte ainsi qu'au niveau de la structure individuelle, lorsqu'il y a altération des qualités essentielles de l'environnement et en l'occurrence la distribution de la lumière, ceci doit entraîner une modification de la croissance dans son sens le plus général. Nous avons par ailleurs fait l'hypothèse qu'il existe une certaine *structuration morphologique* caractéristique de la structure génotypique considérée. Si on admet les hypothèses formulées à ce propos, cette structuration prend alors une valeur très générale et de ce fait, les modifi-

cations plastiques des différents caractères d'une structure ne sont pas réalisées au hasard, mais correspondraient à une *cohérence* imposée par l'équilibre de ce qu'on pourrait appeler « milieu interne », propre à tous les caractères.

Il n'est pas alors surprenant de voir un caractère d'agressivité subir également une modification plastique dans le cas d'un effet de « présence » pris dans son sens général, qu'il s'agisse de « contrainte intra-génotypique » ou de « contrainte inter-génotypique » ; les individus « forts » le sont pour la plupart des caractères y compris la hauteur et les individus « faibles » le sont également dans ces mêmes conditions, compte tenu des relations entre les différents caractères.

b. — Variabilité d'un caractère sensible et ses conséquences.

Un problème intéressant, déjà abordé, concerne la variabilité des différents caractères.

Nous avons pu voir à différentes reprises tout au long de ce texte que l'association entraîne dans un peuplement, que celui-ci soit simple ou composé, un effet de « présence » (pris ici au sens général) qui se traduit au niveau des individus par une « *contrainte* », ayant une *relation étroite avec la diversité phénotypique de ce peuplement*. En fait, la relation « *contrainte-variabilité* » semble surtout dépendre de deux éléments :

- la nature du caractère observé
- la nature de la « *contrainte* » imposée aux individus (« *inter-génotypique* » ou « *intra-génotypique* », dans le cas qui nous intéresse particulièrement).

Etant données les relations entre caractères et les considérations générales développées à propos du facteur « présence », il devient très intéressant d'examiner à nouveau *les problèmes posés par la diversité morphologique d'un caractère* pouvant être recherché pour le rendement, lorsque l'on tient compte de l'expression phénotypique de l'agressivité.

Expression théorique de la variabilité d'un caractère sensible

Quand on s'intéresse, dans les associations, à la variabilité d'un caractère sensible, ce qui pourrait être le cas d'un caractère agronomique recherché pour son rendement, il est dans certains cas intéres-

sant d'avoir une expression de cette *variabilité en fonction d'un élément du phénotype individuel qui soit invariant ou peu variable sous l'effet de l'association*.

On peut développer à cet effet certaines propositions établies par T. Yamada (1960) et prendre, provisoirement tout au moins, comme *élément supposé invariant* un caractère d'agressivité.

Soit donc, à titre de rappel :

— Un caractère d'agressivité A, ayant la valeur de la variable centrée a et distribué normalement selon $N(0, \sigma_a)$.

— Un caractère sensible V, ayant théoriquement, en absence de « contrainte », la valeur de la variable v exprimée en écart à sa moyenne \bar{v} , distribuée selon $N(\bar{v}, \sigma_v)$.

— Dans le cas d'une « contrainte », le caractère sensible V subit chez l'individu une modification plastique Δv et prend alors la valeur v' , distribuée selon $N(\bar{v}', \sigma_{v'})$.

L'effet d'une « contrainte » (considérée ici dans un sens très général), peut entraîner pour l'ensemble des individus *une modification de la diversité morphologique*. Ce caractère peut alors présenter une nouvelle distribution et sa variance est alors $\sigma^2 v'$, telle que :

$$\sigma^2 v' = E, \{ (\bar{v} + v_i + \Delta v) - E(v') \}^2$$

On peut tenir compte ici de la nature des caractères à l'aide des notions développées relativement à l'expression phénotypique de l'agressivité. On est alors amené à utiliser dans un premier temps les *hypothèses simplificatrices* proposées par T. Yamada. Ainsi la modification plastique subie par un caractère sensible est estimée par :

$$\Delta v = \alpha (\bar{v} - v) \Pi$$

Π étant l'« aptitude à la compétition » ayant pour l'individu la valeur d'une « aptitude générale » et telle que $\Pi_i = \beta \cdot a_i$.

Par ailleurs, la modification plastique moyenne attendue dans ce peuplement est :

$$E(\Delta v) = \bar{v} - E(v) = \bar{v} - \bar{v}'$$

et comme ρ est le coefficient de corrélation linéaire (en absence de « contrainte »), entre les caractères A et V dans ce peuplement, on a

$$E(v') = \bar{v} - (\alpha \cdot \beta) \cdot \rho \cdot \sigma_a \cdot \sigma_v$$

On peut alors exprimer le paramètre σ_v^2 , recherché, sous la forme suivante :

$$\sigma_v^2 = E\{(\bar{v} + v) + \alpha(\bar{v} + v)\Pi - \bar{v} - (\alpha\beta) \cdot \rho \sigma_a \sigma_e\}^2$$

c'est à dire encore :

$$\sigma_v^2 = E\{v(1 + \alpha\Pi) + \alpha\bar{v}\Pi - (\alpha\beta) \cdot \rho \cdot \sigma_a \cdot \sigma_e\}^2$$

On peut développer cette expression, et étant donné ce qui a été déjà établi, c'est-à-dire :

$$E(a.v) = \rho \cdot \sigma_a \cdot \sigma_v$$

$$E(a) = 0 \text{ et } E(v) = \bar{v} \text{ par définition.}$$

$$\alpha\Pi_i = (\alpha\beta)a_i = K \cdot a_i \text{ si on pose } K = (\alpha\beta)$$

On a alors, tous calculs faits, l'expression finale suivante pour le paramètre σ_v^2

$$\sigma_v^2 = \sigma_v^2 \{ 1 + K^2 \sigma_a^2 (1 + \rho^2) + \bar{v}^2 \cdot K^2 \sigma_a^2 + 2 \bar{v} \cdot K \cdot \rho \cdot \sigma_a \cdot \sigma_e \}$$

L'étude de l'effet de « présence » sur la variabilité d'un caractère sensible V, peut alors être réalisée par l'examen du signe de la différence ($\sigma_{v'}^2 - \sigma_v^2$) en fonction des différents paramètres utilisés et supposés connus

$$\sigma_{v'}^2 - \sigma_v^2 = K^2 \sigma_a^2 (1 + \rho^2) \sigma_v^2 + \bar{v}^2 K^2 \sigma_a^2 + 2 \bar{v} K \cdot \rho \cdot \sigma_a \cdot \sigma_e$$

Cette dernière expression ne dépend que du signe de la quantité $2 \bar{v} \cdot K \cdot \rho \cdot \sigma_a \cdot \sigma_e$, c'est-à-dire du signe de ρ , coefficient de corrélation linéaire des deux catégories de caractères en « absence de contrainte ». On a donc différentes situations selon ρ , ainsi :

- (i)- $\rho > 0 \quad \rightarrow \quad \sigma_{v'}^2 > \sigma_v^2$
- (ii)- $\rho = 0 \quad \rightarrow \quad \sigma_{v'}^2 > \sigma_v^2$
- (iii)- $\rho < 0$; ce cas est différent des deux autres ; l'expression ($\sigma_{v'}^2 - \sigma_v^2$) s'annule pour :

$$K_0 = (\alpha\beta)_0 = \frac{2 \bar{v} \cdot |\rho| \cdot \sigma_e}{\sigma_a \{ (1 + \rho^2) \sigma_v^2 + \bar{v}^2 \}}$$

le signe de la différence $\sigma_{v'}^2 - \sigma_v^2$ étudiée dépend dans ce cas (iii), des conditions $K = \alpha\beta$ telles que

α = sensibilité du caractère V à l'effet du caractère A

β = influence des conditions environnementales sur l'association.

Trois cas sont alors possibles, ce sont :

- (ii)- 1 : $K > K_0 \quad \rightarrow \quad \sigma_{v'}^2 > \sigma_v^2$
- (ii)- 2 : $K = K_0 \quad \rightarrow \quad \sigma_{v'}^2 = \sigma_v^2$
- (ii)- 3 : $K < K_0 \quad \rightarrow \quad \sigma_{v'}^2 < \sigma_v^2$

On retient donc, de ce modèle, que la *variabilité d'un caractère sensible est toujours accrue en condition de « contrainte », sauf dans le cas où $\rho < 0$* ; les coefficients α et β deviennent alors dans ce dernier cas, très importants, ce qui peut se concevoir intuitivement.

Cas de la variabilité des structures génotypiques en association

Nous allons pouvoir examiner de nouveau le cas des distributions obtenues pour les différents caractères observés dans le cas de chaque structure, dans les associations des structures C et S, et dans les parcelles pures correspondantes, au cours de l'expérience I, 1965 et déjà présentées, figures 3 et 4.

Lorsqu'il s'agit d'une structure génotypique donnée, installée en cellule de compétition ou en cellule pure, ainsi le cas du modèle expérimental utilisé, un caractère sensible V de cette structure peut subir une *modification de sa diversité phénotypique*, les individus étant soumis à un effet de « présence » consécutif à un groupe d'individus :

- de la même structure génotypique (contrainte intra-génotypique)
- de structure génotypique différente (cas de contrainte inter-génotypique ; ce dernier cas est en fait plus complexe).

La tentative d'interprétation des réponses, figure 8, selon l'expression phénotypique de l'agressivité des structures revient à faire l'hypothèse que :

- la hauteur est considérée comme un caractère agressif
- le nombre de tiges, le poids de matière sèche, le nombre d'inflorescences etc.... sont des caractères sensibles.

Le comportement de ces caractères rend vraisemblable cette interprétation, d'autant plus que *la hauteur paraît peu modifiée*, relativement aux autres caractères et pourrait, dans une certaine mesure être considérée comme un *élément de référence*. Cette invariance de la hauteur a été déjà observée à différentes densités chez la luzerne par Y. Demarly et coll. (1964).

L'étude de la *structuration morphologique* à l'aide des coefficients de corrélation linéaire entre les différents caractères a montré la hauteur comme étant :

— Pour la structure génotypique *S* : peu liée au nombre d'inflorescences et positivement liée au poids de matière sèche ; on a respectivement et dans différentes situations.

parcelle pure : $\rho = 0,029$ et $\rho = 0,250$
en présence de *C* : $\rho = 0,238$ et $\rho = 0,526$

— Pour la structure *C* : moins liée au nombre d'inflorescences, mais davantage au poids de matière sèche ; on a respectivement :

en présence de *S* : $\rho = 0,601$ et $\rho = 0,816$

Ces différentes relations, parcequ'elles restent à même ordre en association et en parcelle pure, ont été considérées comme ayant une *valeur générale* pour chaque structure.

L'effet d'une « contrainte » (toujours considéré dans un sens général), sur la variabilité d'un caractère sensible d'une telle structure, lorsqu'il est examiné selon la différence ($\sigma_v^2 - \sigma_s^2$), correspondrait alors aux cas désignés par :

—(i)— $\rho > 0$

—(ii)— $\rho = 0$

ce qui devrait toujours entraîner ($\sigma_v^2 > \sigma_s^2$)

Nous avons fait l'hypothèse que la contrainte qui existe dans une parcelle pure, c'est-à-dire constituée d'individus d'une même structure génotypique (mêmes besoins), et désignée par « *contrainte intra-génotypique*, doit correspondre biologiquement à une concurrence.

Il a pu être observé par ailleurs, dans le cas de la structure *C*, installée en caissette à plusieurs écartements sur la ligne, qu'une diminution de la densité, parce qu'elle entraînerait, grâce à des différences entre les potentialités individuelles initiales plus accusées, une contrainte intragénotypique effective plus intense, s'accompagnerait d'un *accroissement de la variabilité phénotypique*.

C'est ce que montre effectivement la figure 7 pour le poids de matière sèche et le nombre d'inflorescences lorsqu'on passe de l'écartement 0,5 centimètres à 3 centimètres. Dans le cas de ces deux caractères, en *corrélation positive avec la hauteur* l'inégalité.

$$\sigma_v^2 > \sigma_s^2$$

se trouve encore réalisée ; la variabilité phénotypique est là encore augmentée par une contrainte intragénotypique plus intense, à 3 cm d'écartement, tout au moins dans les conditions de ces expériences et en première année.

Il semble donc que le modèle et les hypothèses d'agressivité proposés par T. Yamada coïncident avec le cas de contrainte intragénotypique, considéré alors comme un cas de compétition telle qu'elle se trouve définie classiquement.

Mais ce n'est pas toujours le cas de la « contrainte inter-génotypique ». L'étude descriptive détaillée des distributions des figures 3 et 4 a nettement montré que chacune des structures génotypiques C ou S restreint considérablement par sa présence la diversité morphologique des caractères sensibles de la structure voisine.

Nous sommes alors amené à conclure que, par hypothèse, si la contrainte intra-génotypique correspond à une compétition, la contrainte intergénotypique doit correspondre, tout au moins dans le cas étudié, à un phénomène biologique beaucoup plus complexe. Outre une contrainte intra-génotypique moins intense que dans une parcelle pure, il comprendrait ainsi les éléments d'un phénomène biologique dont la nature est différente et complexe.

c. — Importance biologique de l'expression phénotypique de l'agressivité entre deux structures génotypiques associées

Nous avons admis un certain nombre d'hypothèses qu'il est difficile de vérifier ici. On doit remarquer en particulier que la différence ($\sigma_v^2 - \sigma_v'^2$) ne dépend pas exclusivement du caractère d'agressivité. A par exemple, supposé invariant ou peu variable, mais dépend également de la diversité morphologique du caractère quantitatif V considéré, estimée par σ_v^2 , et qui n'est pas sans rapport avec les différences entre les potentialités initiales.

Par ailleurs, l'hypothèse $\Pi_i = \beta a_i$ exprime une « aptitude générale » qui ne peut se concevoir que dans le cas d'une concurrence très simplifiée. Or nous savons, d'après les résultats très nombreux, qu'il existe une certaine spécificité.

Mais il reste très vraisemblable que la nature des caractères est déterminante dans le comportement d'une structure génotypique donnée soumise à un effet de « présence » d'une autre structure.

La hauteur apparaît ainsi comme un caractère d'agressivité. L'importance de la notion de structuration morphologique apparaît également comme une caractéristique essentielle.

— *Spécificité de l'association.*

L'expression phénotypique de l'agressivité d'une structure doit être, en fait, mesurée relativement à une autre structure, bien définie.

C'est ainsi que la structure C, qui donne, en présence de la structure S des effets *dépressifs réciproques*, a, en présence de la structure A déjà décrite (Hybride 64-43, collection de la Station d'Amélioration des Plantes de Lusignan) un *comportement tout à fait différent*.

Les deux structures C et A ont été installées en cellule de compétition dans l'expérience II (Lusignan, 1966). Le dépouillement d'échantillons, réalisé toujours selon les mêmes méthodes déjà décrites, a permis d'estimer les modifications plastiques suivantes (Tableau XIII).

TABLEAU XIII

<i>Caractères observés</i>	C_a	A_c
Hauteur	-0,07	-0,14
Nombre de tiges	0,00	-0,06
Matière sèche	-0,01	-0,33
Nombre d'inflorescences	+0,02	-0,57

ce qui montre nettement un désavantage pour A en présence de C et une indifférence pour C en présence de A.

Les réponses quantitatives des différents caractères correspondant à ces modifications sont représentées en fonction du facteur « présence », sur la figure 11. On voit ainsi que :

- la supériorité nette de C sur A pour la hauteur semble avoir assuré à la structure C une *certaine stabilité* dont le résultat est l'absence de modification notable au niveau de ses caractères sensibles.
- la structure A ne semble pas présenter cette propriété et se trouve déprimée dans tous ses caractères.

SUITE EN

F

3



MICROFICHE N°

00060

République Tunisienne

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

CENTRE NATIONAL DE

DOCUMENTATION AGRICOLE

TUNIS

الجمهورية التونسية
وزارة الزراعة

المركز القومي
للتوثيق الزراعي
تونس

F 3

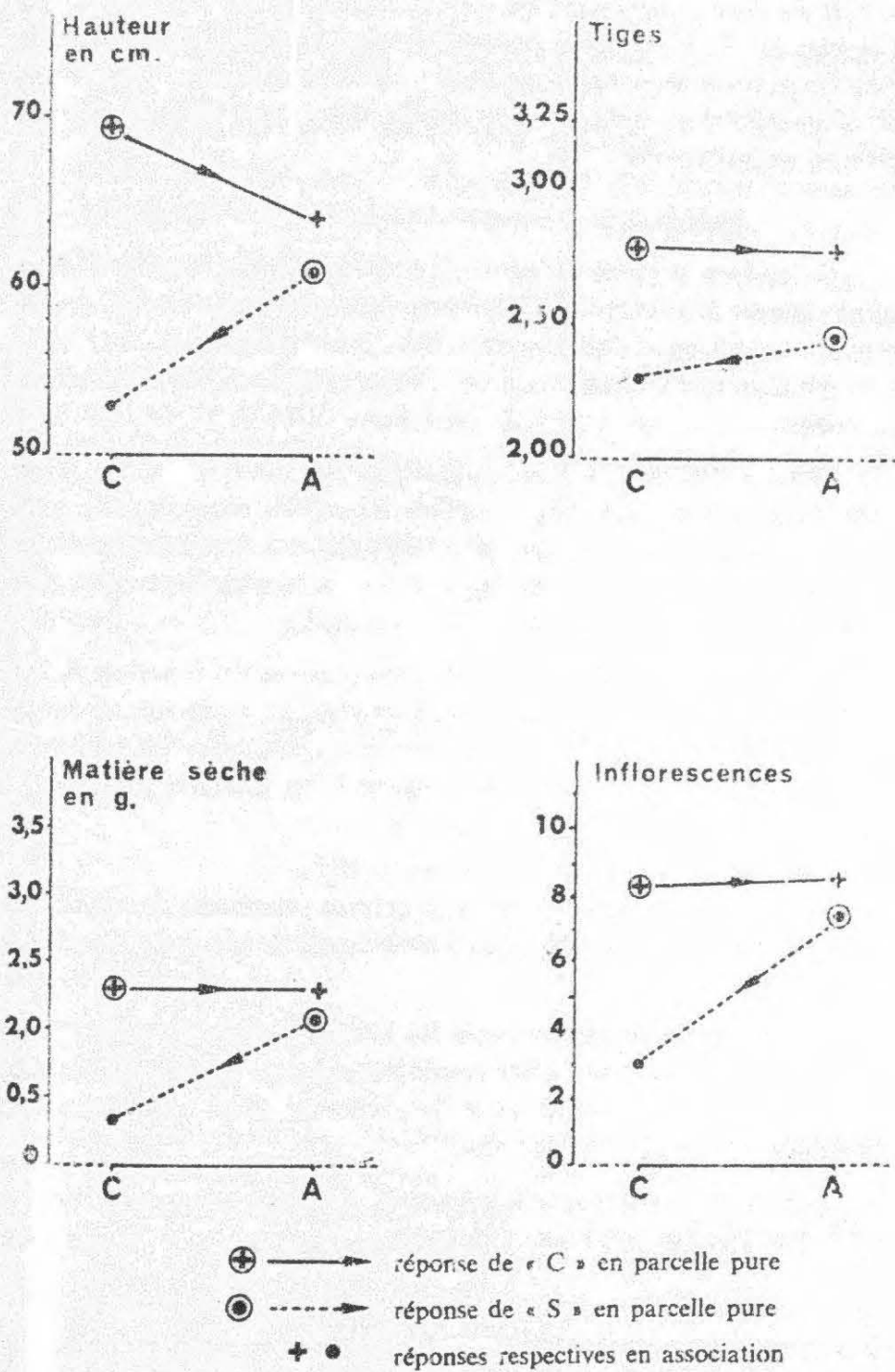


Fig 11 : Réponse quantitative de différents caractères des structures « C » et « A » (en fonction de la « nature génotypique » présente).

Il est donc évident que l'estimation de l'expression phénotypique de l'agressivité d'une structure génotypique n'est pas suffisante si elle procure uniquement une « valeur générale ». On doit également tenir compte de la spécificité du comportement, l'estimation étant faite d'après une mesure phénotypique.

Stabilité des réponses dans les « effets dépressifs ».

Cependant il paraît évident que cette propriété, qui reste déterminée par les fondements de l'expression phénotypique de l'agressivité, repose sur des bases biologiques stables, caractéristiques de la structure génotypique considérée. C'est ce que montrent les observations suivantes.

Nous avons vu que l'association des structures C et S a donné dans l'expérience I (1965) des « effets dépressifs réciproques » entre ces deux structures. Ces deux structures ont été remises en association l'année suivante et à un emplacement différent du premier, dans l'expérience II (1966).

La figure 9 montre les réponses quantitatives en fonction du facteur « présence ». A part le fait que S produit ici en moyenne davantage d'inflorescences que C, on retrouve dans cette figure les principaux résultats déjà décrits à propos de la figure 8, on retrouve ainsi :

- la supériorité de C pour la hauteur
- la supériorité de S pour le nombre de tiges
- les désavantages pour les deux structures au niveau des caractères sensibles tels que le poids de matière sèche et le nombre d'inflorescences.

La similitude frappante entre les résultats observés dans ces expériences différentes par leurs conditions environnementales est une indication très intéressante pour la recherche d'un conditionnement biologique stable de ce phénomène.

Il faut enfin noter que la spécificité du comportement se trouve confirmée par ces nouveaux résultats.

4. CONCLUSION

Le rôle que remplissent les caractères dans le conditionnement du comportement d'une structure génotypique en association dépend

finalemeut de la nature proprement dite de ce caractère. Ils interviennent soit :

- par leur importance, s'ils sont du type agressif.
- par leur incidence sur l'équilibre de l'individu, lorsqu'ils sont sensibles et qu'il existe une structuration morphologique.

La plupart du temps, il doit être difficile de définir ou d'isoler tous les éléments qui interviennent effectivement ; *l'ensemble des caractères détermine pour l'individu une propriété qu'on pourrait donc appeler « expression phénotypique de l'agressivité », ayant vraisemblablement une valeur générale pour l'individu parce qu'elle est définie par des caractères ayant un conditionnement biologique stable, c'est à dire génétique.*

Nous verrons que cette valeur générale est insuffisante. La mesure de cette propriété, réalisée sur des caractères phénotypiques, nécessite l'introduction d'une estimation de la spécificité des compétiteurs.

B. SIGNIFICATION DES INTERACTIONS BIOLOGIQUES

1. INTRODUCTION

Nous avons vu que cette propriété qui a été désignée par l'expression phénotypique de l'agressivité reste dépendante dans son estimation de :

- la nature du caractère dont la réponse est mesurée
- l'association observée.

La nature réelle des relations biologiques entre individus ou groupes d'individus est finalement *difficile à définir sans ambiguïté* lorsque les effets sont exprimés sous la forme de réponses quantitatives caractéristiques *d'un stade donné.*

Considérons de nouveau deux individus I_1 et I_2 voisins, *mis a priori en condition de concurrence.* disposant d'un milieu environnemental physique commun dont certaines composantes peuvent être en *quantité limitée.* Reprenons ici l'hypothèse de T. Yamada qu'il existe pour I_1 et I_2 un caractère d'agressivité A de valeur a_1 et a_2 ; I_1 et I_2 vont utiliser cet environnement en fonction de leurs caractères

d'agressivité, c'est à dire, respectivement, selon $f(a_1)$ et $f(a_2)$, de sorte que chacun « exercera » sur l'autre une « pression de compétition ».

$$\Pi_1 = \Phi\{f(a_1) - f(a_2)\}$$

$$\Pi_2 = \Phi\{f(a_2) - f(a_1)\}$$

le terme « pression » a été utilisé ici par Yarnada par *analogie avec la physique* car un état d'équilibre, qui est l'état le plus simple, doit correspondre à :

$$\Pi_1 = - \Pi_2$$

Lorsque cet état est jugé sur un caractère sensible, cela correspond à un cas d'*additivité dans l'utilisation des ressources de l'environnement, la perte de l'un correspondant au gain de l'autre* ; c'est la « loi de compensation ».

Lorsque $|\Pi_1| \neq |\Pi_2|$, nous avons un état différent.

2. PRECOCITE DES INTERACTIONS DANS LES ASSOCIATIONS

Cela est encore plus complexe lorsqu'il s'agit non plus de deux individus, mais de deux structures génotypiques comme C et S par exemple. Les individus se trouvent soumis aux deux types de « contrainte » déjà mentionnées et il devient *pratiquement impossible de déterminer la nature réelle des relations biologiques* entre structures à l'aide des seules réponses quantitatives observées.

Une solution consiste à considérer l'effet de « présence », c'est à dire de la « nature génotypique présente » sur la réponse du compétiteur dont un caractère phénotypique est observé.

Cette « nature génotypique » intervient par son expression phénotypique de l'agressivité. Mais nous savons qu'il n'est pas aisé d'estimer convenablement cette expression car il faudrait alors déterminer :

- le nombre de caractères qui la conditionnent.
- le moment à partir duquel l'action d'un tel caractère devient effective.

En effet, la « *gène mutuelle* » observée dans l'association des structures C et S a été notée à un stade très jeune, dès les 15 premiers jours. Dans une expérience réalisée en serre selon le modèle expérimental déjà exposé, et qui a été décrite et commentée par ailleurs, N. Chalbi

(1967 b), les structures C et S ont figuré en association et en parcelle pure. Les conditions de concurrence étaient sévères (8 cm d'écartement entre les lignes et 0,5 cm entre plantules sur la ligne). Au bout d'un mois, le mélange réel avait perdu 24% environ de sa valeur espérée pour le poids de matière sèche.

On peut voir ici les moyennes établies sur des effectifs supérieurs à 200 plantes pour chaque structure, l'écart-type à titre indicatif et les modifications plastiques relatives du mélange (Tableau XIV).

TABLEAU XIV

Structures génotypiques	C	S
Poids de matière sèche (10^{-3} gramme)	91,3	93,5
Modification plastique relative	-0,243	-0,244
Ecart-type : 5,52		

Les deux structures exercent donc *très tôt* l'une sur l'autre un effet de « présence » tel qu'il en résulte pour chacune l'effet dépressif déjà étudié plus haut à différents stades et qui semble *ainsi caractériser, par sa réciprocité, l'association de ces deux structures génotypiques C et S.*

Il faut noter que la *similitude des résultats* obtenus ici pour les structures C et S, avec les résultats observés pour ces mêmes structures dans les expériences I et II décrites est *une indication supplémentaire très intéressante pour la recherche d'un conditionnement biologique stable de ce phénomène.*

Dans le cas de ces deux structures, cette « gène réciproque » pourrait correspondre, au moment où elle se produit, à une modification du conditionnement environnemental de l'association, ainsi par exemple un envahissement de l'espace ou une *altération des qualités essentielles* de l'environnement physique, etc... Mais on ne saurait déterminer tous les caractères d'agressivité ayant entraîné un *résultat aussi précoce.*

Ce résultat précoce pourrait en fait découler d'un effet minime, *indécelable, d'amplitude infime* à un moment très antérieur, et qui entraînerait ainsi, progressivement, des résultats importants.

3. INTERET GENERALISE DES INTERACTIONS

Il est plus intéressant en définitive, lorsque les relations biologiques entre structures en association sont examinées à l'aide de réponses quantitatives, de considérer que chaque structure exerce sur l'autre, un effet de « présence » tel que les relations peuvent être.

- (1)— Une recherche des mêmes ressources dans un milieu commun.
- (2)— Une « interférence » d'une structure sur l'autre même en absence de recherche des mêmes ressources dans un milieu commun insuffisant.
- (3)— Les deux à la fois.

Ainsi, lorsqu'on possède les informations nécessaires conséquentes à la cellule de compétition et aux cellules pures correspondantes, ce qui est notre cas, on voit bien par la représentation graphique comparative en fonction du facteur « présence », figure 8 par exemple, la nature factorielle de la réponse ; la notion d'interaction se trouve alors justifiée.

De manière générale, considérons la cellule de compétition $\{G_i, G_j\}$, comprenant les deux structures G_i et G_j , $\{G_i, G_i\}$ et $\{G_j, G_j\}$ étant les cellules de référence ; nous dirons qu'il y a, au niveau d'un caractère quantitatif y observé, *interaction entre les différents effets de « présence »* dans cette cellule, compte tenu de la quantité :

$$\zeta_{ij} = (y_{ij} + y_{ji}) - (y_{ii} + y_{jj})$$

lorsqu'on considère :

y_{ii} et y_{jj}	réponses en cellule pure
y_{ij} et y_{ji}	réponses en cellule de compétition.

Trois cas d'interactions sont possibles :

—(i)— $\zeta_{ij} = 0$

C'est un cas d'interaction nulle, il y a *additivité stricte entre les effets*. Ceci peut être une indication pour un cas de compétition au sens classique, en milieu limité, la perte d'une structure étant quantitativement compensée par un gain de l'autre. Mais ce cas peut également correspondre à une indifférence entre les structures associées.

—(ii)— $\zeta_{ij} < 0$:

C'est un cas d'*interaction négative* entre les effets de « présence » au niveau du caractère observé, cas d'effets dépressifs réciproques

—(iii)— $\zeta_{ij} > 0$:

C'est également un cas d'interaction, mais positive. Ce cas a été appelé « coopération ».

Mais il est plus intéressant d'exprimer cette interaction biologique dans les associations sous forme de modification plastique relative du mélange.

$$\Delta_M = \frac{(y_{ij} + y_{ji}) - (y_{ii} + y_{jj})}{(y_{ii} + y_{jj})}$$

en pondérant par la performance espérée du mélange ; on obtient ainsi une information chiffrée sur l'importance de l'interaction par rapport à tout ce qui est additif dans l'association.

Nous avons établi ces valeurs pour certaines des structures dont l'association a déjà fait l'objet d'un examen particulier dans ce texte. Elles figurent au Tableau XV.

D'après ces résultats, il ressort :

- qu'il y a interaction négative entre les effets de « présence » de la plupart des structures en association.
- que l'association { F, H } donne lieu à une interaction positive.
- que dans les associations { C, S } et { C, M }, les interactions obtenues sont pratiquement de même valeur dans les deux expériences I et II.

TABLEAU XV

Modifications plastiques relatives pour les mélanges de certaines structures génotypiques de luzerne (Lusignan)

	{C,S}	{C,M}	{F,H}	{F,S}
Hauteur	-0,11 (-0,13)	-0,07 (-0,07)	- (-0,00)	- (-0,01)
Nombre de tiges	-0,52 (-0,18)	-0,19 (-0,18)	- (+0,09)	- (-0,10)
Poids de matière sèche	-0,38 (-0,27)	-0,17 (-0,15)	- (+0,15)	- (-0,07)
Nombre d'inflorescences	-0,56 (-0,45)	-0,38 (-0,32)	- (+0,21)	- (-0,30)

-0,11 : Expérience I (1965)
(-0,13) : Expérience II (1966)

On doit également remarquer que l'importance des interactions dépend de la nature du caractère envisagé. Ainsi, le nombre d'instances est très modifié, alors que la hauteur l'est peu ou pas du tout.

Enfin, on doit souligner que cette notion d'interaction biologique entre effets de « présence », lorsqu'elle est exprimée ainsi en valeur relative, laisse l'aspect spécifique du comportement d'une structure en association. La comparaison des résultats relatifs à

— (F. H) , interaction positive

— (F. S) , interaction négative

souligne la spécificité du comportement de la structure F par rapport aux structures H et S.

En fait, des 28 mélanges possibles observés dans l'expérience seule l'activation de F et H a donné lieu à une *interaction biologique intéressante*, c'est à dire bénéfique au niveau du mélange réel.

4. CONCLUSION

En conclusion, on peut dire que, lorsque le comportement en association de structures génotypiques est étudié selon certains caractères quantitatifs, il semble indiqué de considérer les interactions biologiques entre les différents effets de « présence », notion qui a alors un intérêt généralisé.

La similitude entre interactions biologiques correspondant à une association, mais à différentes années et emplacements, met, une fois de plus l'accent sur le caractère stable des bases biologiques qui conditionneraient les réponses en association. Nous savons cependant que ces interactions peuvent être modifiées par le milieu.

A. OBJET ET METHODOLOGIE

Il devient alors très intéressant de présenter quelques résultats remarquables relatifs aux interactions entre effets de « présence » de certaines structures *dans différents milieux nutritifs artificiels*. Nous avons retenu pour cela les cas des deux associations étudiées, c'est à dire

- celle des structures C et S, où les effets sont dépressifs.
- celle des structures F et H, où les effets sont améliorants.

Cette série d'expériences, réalisée à la Station d'Amélioration des Plantes de Lusignan, a été conçue de la manière suivante.

Les plantules de luzerne ont été repiquées dans des caissettes en bois ayant les dimensions suivantes :

- = 42 centimètres de longueur.
- = 15 centimètres de largeur.
- = 25 centimètres de profondeur.

Ces plantules ont été disposées *en ligne selon la plus grande dimension de la caissette*, 36 heures environ après la mise en germination en boîte de Petri, et en étuve à 23° C. Des trous ont été pratiqués dans le fond des caissettes afin d'éviter la stagnation de l'eau d'arrosage.

Nous avons adopté le même dispositif expérimental que celui qui a été déjà décrit pour l'expérimentation en champ (N. Chalbi, 1967-a). Il s'agit donc d'un dispositif caractérisé par :

- le modèle monodimensionnel
- des plantules régulièrement disposées, donc à densité constante pour une même caissette.

Les caissettes sont donc considérées dans cette expérience comme étant

- des cellules « pures », lorsqu'elles comprennent une même structure génotypique.
- des cellules de « compétition », s'il y a alternance d'une structure et de l'autre sur la ligne, le dispositif mécanique de « repérage » à l'aide d'une règle graduée (N. Chalbi, 1967-a) permettant par la suite d'identifier phénotypiquement chacune des structures.

L'ensemble des traitements pour chaque type d'association (caissettes de référence et caissettes d'association) a été reproduit de ma-

nière identique dans trois milieux artificiels ; ce sont des sols composés selon trois niveaux de fertilité nettement différents, testés au préalable et que nous désignerons par R_1 , R_2 et R_3 , c'est à dire :

- R_1 sol très riche : mélange de (1/2 terreau + 1/2 sable)
- R_2 sol moyen : mélange de (1/4 terreau + 3/4 sable)
- R_3 sol peu fertile : mélange de (1/8 terreau + 7/8 sable)

Trois répétitions ont été réalisées pour l'ensemble des traitements.

Les caissettes ont été réparties en « blocs complets au hasard » et installées dans des bacs métalliques contigus, garnis de tourbe ; elles ont été disposées de manière à obtenir un écartement uniforme entre les lignes semées (25 centimètres entre les plans médians longitudinaux).

Cet essai peut être, en définitive, considéré du type factoriel ($4 \times 3 \times 3$), si on tient compte de l'occurrence de :

- 4 effets de « présence » : C ; C_s , S ; S_c
- 3 niveaux de richesse (potentielle) du milieu : R_1 , R_2 et R_3
- 3 répétitions ou blocs B_1 , B_2 , B_3 .

B. ANALYSE DE L'ACTION DU MILIEU SUR LES « EFFETS DEPRESSIFS »

Il s'agit donc là d'un essai réalisé à Lusignan (1966) avec les structures C et S déjà décrites et étudiées antérieurement. Cet essai a donc été installé selon le type factoriel ($4 \times 3 \times 3$) déjà précisé. En raison du volume expérimental entrepris l'année de cette expérience, nous nous sommes contenté d'observer (fin octobre 1966) le nombre de gousses formées et mûries pour 10 plantes par caissettes (pure) ou par constituant (élément de l'association). On sait, d'après les tableaux II et IV, que ce caractère présente une corrélation positive appréciable avec le nombre d'inflorescences et par conséquent avec de nombreux autres caractères dans ce matériel végétal.

On a observé pour les différentes situations et selon la fertilité du milieu, les performances moyennes par plante qui figurent au tableau XVI (blocs réunis).

Ces résultats numériques montrent bien que dans le cas de cet exemple précis, les performances de chaque structure génotypique

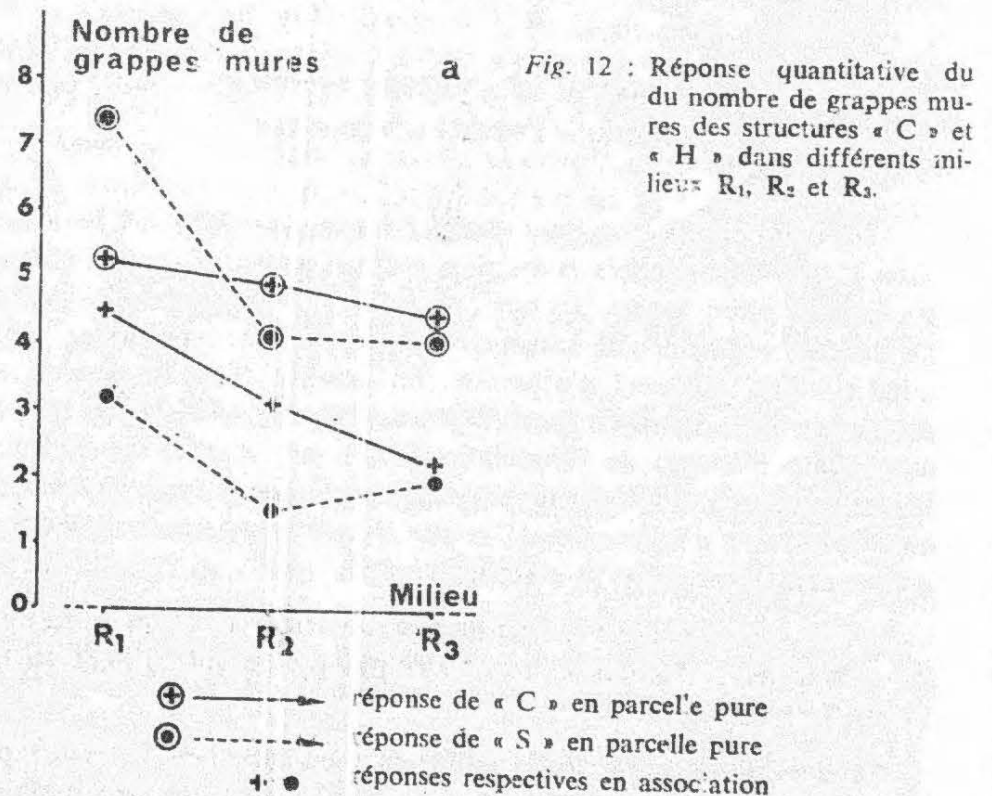
qu'il s'agisse de S ou de C, se trouvent réduites en présence de l'autre structure, quel que soit le niveau de fertilité du milieu.

TABLEAU XVI

Nombre de gousses et modifications plastiques relatives dans l'association de C et S et dans les trois milieux R₁, R₂ et R₃

Milieu R ₁				Milieu R ₂				Milieu R ₃			
C	C _s	S	S _c	C	C _s	S	S _c	C	C _s	S	S _c
5,3	4,5	7,4	3,2	4,9	3,1	4,1	1,5	4,4	2,2	4,0	2,0
-0,13		-0,56		-0,36		-0,63		-0,48		-0,49	

Ces résultats ont été par ailleurs représentés graphiquement en fonction des différents milieux, comme le montre la figure (12 - a).



On distingue dans ce graphique deux sortes d'effets :

- les effets des différents milieux R_1 , R_2 et R_3
- les effets du facteur « présence », ou effets d'une « structure » sur les performances de l'autre en association.

L'analyse statistique de cet essai a permis de dégager des résultats très intéressants. Quelques éléments de l'analyse de la variance obtenue dans cet essai factoriel sont représentés dans le Tableau XVII.

a. — Effets du milieu physique sur la nature des modifications plastiques :

En premier lieu, on constate d'après l'analyse de la variance qu'il n'y a aucun effet important imputable aux répétitions. Les moyennes des performances qui sont portées sur le Tableau XVI et la figure (12-a) peuvent donc être comparées.

La figure (12-a) montre pour le comportement de la structure S en présence de la structure C une certaine *tendance à l'interaction* statistique avec le facteur « richesse du milieu », ce qui n'est pas le cas de la structure C ; mais cette tendance n'est pas significative.

TABLEAU XVII

Analyse de la variance

Nombre de gousses dans l'association de C avec S dans 3 milieux

Sources de variation	Degrés de liberté	F [calculé]	F théorique (0,05)
1 - répétitions	2	1, 61	3,89
2 - traitements	11		
a) effets de « présence »	3	32,13	3,49
b) richesse du milieu	2	24,88	3,89
c) interaction (a) x (b)	6	2,89	3,00
3 - répétitions x traitements	22		
a) blocs x effets de « présence »	6	1	3,00
b) blocs x milieux	4	2,38	3,26
c) blocs x milieux x effets de « présence »	12	—	
(erreur résiduelle)			

En fait, on dégage dans cette analyse de la fluctuation à 5 % une (légère) *signification de l'interaction du second ordre* (effets de « présence » x richesse du milieu), désignée dans le tableau XVII par interaction (a) x (b) lorsqu'on adopte, pour l'estimation de la variance attribuée à l'erreur aléatoire, la somme des carrés de l'ensemble des interactions « blocs x traitements », avec 22 degrés de liberté.

Nous avons donc *jugé préférable* de prendre comme estimée de la variance de l'erreur aléatoire, avec 12 d.d. liberté seulement, celle qui est relative à l'interaction statistique du 3ème ordre, c'est à dire, dans le Tableau XVII l'interaction « blocs x milieux x effets de « présence », afin de sortir, cet effet minime du milieu. A ce niveau de l'analyse, on ne décèle aucun effet d'interaction significatif avec le facteur « richesse du milieu ». C'est cette seconde analyse qui se trouve finalement présentée au Tableau XVII.

En définitive, on retient de l'étude des effets du milieu physique dans cette expérience les conclusions suivantes.

- a — Il existe des différences *hautement significatives* entre les effets des différents niveaux R_1 , R_2 et R_3 de richesse du milieu nutritif artificiel. Ces différences sont nettement marquées au *niveau des performances en caisse pure* des structures C et S (Figure 12 - a).
- b — Une variation aussi importante du milieu *ne modifie pas la nature des effets de « présence »* de chacune des deux structures C et S (ces effets sont toujours dépressifs dans ce cas-ci) comme le montrent les modifications plastiques relatives indiquées dans le Tableau XVI.
- c — Notons toutefois que les 2 structures C et S paraissent présenter chacune un *comportement caractéristique* sous l'action du milieu, c'est-à-dire que :
 - La modification de la structure C semble conditionnée par la fertilité (potentielle tout au moins) du milieu et *croît en valeur absolue lorsque cette fertilité croît*.
 - La modification de la structure S, très importante ici, *ne semble pas présenter un ordre précis relativement aux différents niveaux de fertilité* du milieu.

b. — Stabilité de l'interaction biologique.

Examinons maintenant les conséquences sur les effets de « présence », c'est à dire sur les effets d'une structure sur les performances de l'autre en association.

L'analyse de la variance du Tableau XVII montre clairement que les effets du facteur « présence » sont hautement significatifs et ne présentent donc aucune interaction statistique notable avec les répétitions et la richesse du milieu.

On peut donc étudier (et nous en avons déjà souligné l'intérêt général), les interactions biologiques entre structure et qui sont dues aux différents facteurs « présence ». Ceci peut être réalisé en utilisant la modification plustique relative du mélange théorique du caractère observé.

$$\Delta_M = \frac{(y_{12} + y_{21}) - (y_{11} + y_{22})}{(y_{11} + y_{22})}$$

dans les différents milieux nutritifs.

A l'aide des caissettes de référence, nous avons établi pour chaque milieu, les valeurs espérées du mélange théorique pour une plante. Nous avons également reconstitué les mélanges réels correspondants. Ces valeurs figurent au Tableau XVIII—a.

TABLEAU XVIII a

Mélanges théoriques et observés dans le cas du nombre de gousses. Association des structures C et S

Richesse du milieu	R ₁		R ₂		R ₃	
	théo-rique	réel	théo-rique	réel	théo-rique	réel
	6,35	3,83	4,54	2,31	4,21	2,14
Modification relative	-0,38		-0,49		-0,49	

On remarque, d'après ce tableau, que les mélanges réels sont inférieurs aux valeurs respectives espérées quel que soit le niveau de fertilité du milieu utilisé.

cette figure (12 - b), caractérisée au niveau du nombre de gousses muries, par :

- une absence d'additivité dans l'utilisation des ressources.
- un même type de comportement en association, caractéristique de l'association des structures génotypiques C et S, quel que soit le milieu utilisé.

Notons toutefois, d'après les modifications plastiques relatives (Tableau XVIII) que ces « effets réciproques » semblent relativement moins importants dans le milieu très fertile.

En conclusion, il faut insister sur le fait que ces nouveaux résultats, caractérisés par la *spécificité déjà observée* dans le comportement de ces deux structures génotypiques C et S lorsqu'elles sont associées, soulignent, là encore le *conditionnement de ce phénomène par une base biologique stable, ayant le même type d'expression quelle que soit la fertilité du milieu physique.*

C. ANALYSE DE L'ACTION DU MILIEU SUR LES « EFFETS AMELIORANTS »

Il s'agit cette fois-ci d'un second essai réalisé à Lusignan (1967) avec les structures génotypiques F et H déjà décrites. Là encore, nous avons adopté le type d'essai factoriel ($4 \times 3 \times 3$) déjà exposé, avec les mêmes niveaux de fertilité R_1 , R_2 et R_3 .

Des échantillons comprenant 10 plantes par traitement ont été prélevés en pleine floraison et dépouillés de sorte qu'on a observé et mesuré pour chaque individu de ces échantillons, les caractères suivants :

- La hauteur à partir du collet.
- Le nombre d'inflorescences.
- Le poids de matière sèche (après 12 heures en étuve à 70° C).

Afin de mettre en évidence dans cette association la nature de cette « contrainte intergénotypique » (différente de la précédente), nous utiliserons ces trois caractères dans la présente étude.

On a observé pour le nombre d'inflorescences dans les différentes situations les performances moyennes portées au Tableau XVIII-b en

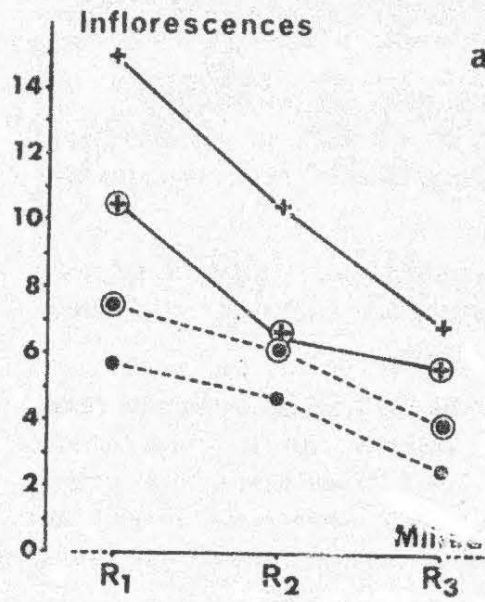
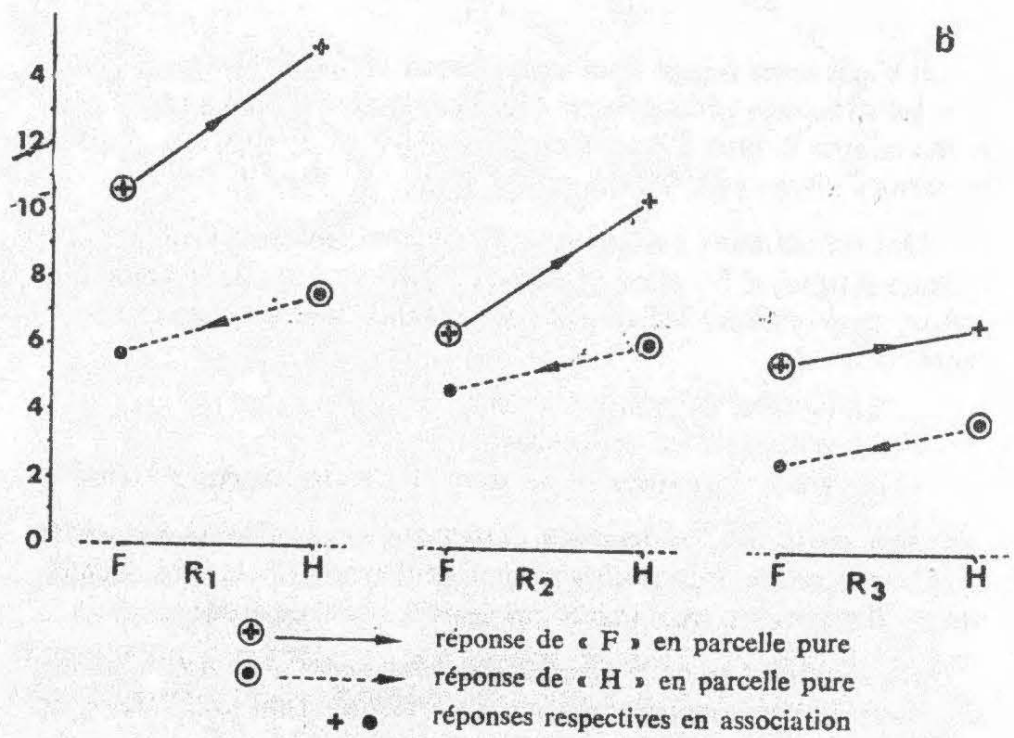


Fig. 13 : Réponse quantitative du nombre d'inflorescence des structures « F » et « H » dans différents milieux R₁, R₂ et R₃.



fonction des différents milieux. Nous avons fait figurer également sur ce tableau les modifications plastiques relatives qui leur correspondent.

TABLEAU XVIII b

Nombre d'inflorescences et modifications plastiques relatives dans l'association des structures *F* et *H* et dans trois milieux différents

Milieu R_1				Milieu R_2				Milieu R_3			
<i>F</i>	<i>F_h</i>	<i>H</i>	<i>H_f</i>	<i>F</i>	<i>F_h</i>	<i>H</i>	<i>H_f</i>	<i>F</i>	<i>F_h</i>	<i>H</i>	<i>H_f</i>
10,6	14,9	7,4	5,7	6,4	10,4	6,1	4,7	5,6	6,8	3,9	2,5
+0,40		-0,22		+0,61		-0,22		+0,22		-0,35	

Ces résultats numériques montrent que nous sommes dans un cas de « contrainte intergénomique » différente du cas précédent.

En effet, la structure génotypique *F* montre une performance améliorée par la présence de *H*, alors que cette dernière se trouve désavantagée. Cette situation est observée quel que soit le niveau de fertilité R_1 , R_2 ou R_3 du milieu.

Là également, nous avons représenté graphiquement ces performances en fonction de la fertilité du milieu, sur la Figure 13 - a. Comme dans le cas précédent, nous retrouvons :

- les effets des différents niveaux de fertilité R_1 , R_2 et R_3 .
- les effets de « présence » d'une structure sur les performances de l'autre.

Cet essai factoriel a été finalement soumis à l'analyse de la variance. Quelques éléments en sont représentés dans le Tableau XIX.

TABLEAU XIX

Sources de variation	d.d.l.	F calculé	F théorique (0,05)
1 - répétitions	2	0,86	3,89
2 - traitements	11		
a) effets de « présence »	3	22,71	3,39
b) richesse du milieu	2	24,86	3,89
c) interaction (a) x (b)	6	1,63	3,00
3 - blocs x traitements	22		
a) blocs x effets de « présence »	6	0,94	3,00
b) blocs x milieux	4	0,11	3,26
c) blocs x milieux x « présence » (résiduelle)	12	0,11	3,26

On a aussi noté, dans cet essai, le poids de matière sèche de ces mêmes échantillons ; on a observé les performances moyennes qui sont portées en fonction des différents milieux, sur le Tableau XX.

TABLEAU XX

Poids de matière sèche dans l'association des structures F et H (en gramme)

Milieu R ₁				R ₂				R ₃			
F	F _h	H	H _f	F	F _h	H	H _f	F	F _h	H	H _f
2,44	2,59	1,85	1,61	1,86	2,25	1,53	1,36	1,70	1,91	1,38	1,06

Ces résultats, relatifs au poids de matière sèche, ont été également représentés graphiquement, figure (14 - a). On retrouve dans l'interprétation de ce graphique les mêmes remarques que celles qui ont été formulées plus haut à propos du nombre d'inflorescences.

TABLEAU XIX

Sources de variation	d.d.l.	F calculé	F théorique (0,05)
1 - répétitions	2	0,86	3,89
2 - traitements	11		
a) effets de « présence »	3	22,71	3,39
b) richesse du milieu	2	24,86	3,89
c) interaction (a) x (b)	6	1,63	3,00
3 - blocs x traitements	22		
a) blocs x effets de « présence »	6	0,94	3,00
b) blocs x milieux	4	0,11	3,26
c) blocs x milieux x « présence » (résiduelle)	12	0,11	3,26

On a aussi noté, dans cet essai, le poids de matière sèche de ces mêmes échantillons ; on a observé les performances moyennes qui sont portées en fonction des différents milieux, sur le Tableau XX.

TABLEAU XX

Poids de matière sèche dans l'association des structures F et H (en gramme)

Milieu R ₁				R ₂				R ₃			
F	F _h	H	H _f	F	F _h	H	H _f	F	F _h	H	H _f
2,44	2,59	1,85	1,61	1,86	2,25	1,53	1,36	1,70	1,91	1,38	1,06

Ces résultats, relatifs au poids de matière sèche, ont été également représentés graphiquement, figure (14 - a). On retrouve dans l'interprétation de ce graphique les mêmes remarques que celles qui ont été formulées plus haut à propos du nombre d'inflorescences.

Par ailleurs, l'analyse de la variance pour le poids de matière sèche a fourni pratiquement les mêmes éléments que ceux du Tableau XIX.

a. — Effets du milieu physique.

Tous ces résultats et toutes ces représentations graphiques, relatifs à ces deux caractères décrits dans l'association de F et H, montrent clairement qu'il n'y a *aucune interaction statistique* entre les effets de « présence » d'une part et la richesse du milieu physique d'autre part. Ceci permet donc d'adopter (Tableau XIX) pour l'estimation de la variance attribuée à l'erreur aléatoire, soit la somme des carrés de l'ensemble des interactions « blocs \times traitements » avec 22 degrés de liberté, soit celle de l'interaction « blocs \times milieu \times variétés » avec 12 degrés de liberté seulement ; c'est cette dernière qui est finalement représentée au tableau XIX.

Tant pour le nombre d'inflorescences que pour le poids de matière sèche on remarque donc, pour la structure F comme pour la structure H, que :

a — Il y a des différences très nettes, hautement significatives, entre les effets des *divers niveaux de fertilité* R_1 , R_2 et R_3 .

Ceci est nettement marqué au niveau des performances moyennes en cellule pure, figures (13 - a) et (14 - a).

b — *Une variation très importante apportée dans la fertilité du milieu physique ne modifie pas, là encore, la nature des effets de « présence » de chacune des structures F ou H sur l'autre. En effet, quelle que soit la fertilité, la structure F est améliorée alors que la structure H est déprimée.*

b. — Action du milieu sur l'interaction biologique.

L'étude de l'action du milieu physique sur les effets de « présence » est, dans cette expérience, très importante.

Nous allons réaliser cette étude en utilisant, là encore, la *modification plastique relative du mélange théorique* pour le caractère observé, c'est à dire :

$$\frac{\Delta}{M} = \frac{(y_{12} + y_{21}) - (y_{11} + y_{22})}{(y_{11} + y_{22})}$$

Par ailleurs, l'analyse de la variance pour le poids de matière sèche a fourni pratiquement les mêmes éléments que ceux du Tableau XIX.

a. — Effets du milieu physique.

Tous ces résultats et toutes ces représentations graphiques, relatifs à ces deux caractères décrits dans l'association de F et H, montrent clairement qu'il n'y a *aucune interaction statistique* entre les effets de « présence » d'une part et la richesse du milieu physique d'autre part. Ceci permet donc d'adopter (Tableau XIX) pour l'estimation de la variance attribuée à l'erreur aléatoire, soit la somme des carrés de l'ensemble des interactions « blocs \times traitements » avec 22 degrés de liberté, soit celle de l'interaction « blocs \times milieu \times variétés » avec 12 degrés de liberté seulement ; c'est cette dernière qui est finalement représentée au tableau XIX.

Tant pour le nombre d'inflorescences que pour le poids de matière sèche on remarque donc, pour la structure F comme pour la structure H, que :

a — Il y a des différences très nettes, hautement significatives, entre les effets des *divers niveaux de fertilité* R_1 , R_2 et R_3 .

Ceci est nettement marqué au niveau des performances moyennes en cellule pure, figures (13 - a) et (14 - a).

b — Une variation très importante apportée dans la fertilité du milieu physique ne modifie pas, là encore, la nature des effets de « présence » de chacune des structures F ou H sur l'autre. En effet, quelle que soit la fertilité, la structure F est améliorée alors que la structure H est déprimée.

b. — Action du milieu sur l'interaction biologique.

L'étude de l'action du milieu physique sur les effets de « présence » est, dans cette expérience, très importante.

Nous allons réaliser cette étude en utilisant, là encore, la *modification plastique relative du mélange théorique* pour le caractère observé, c'est à dire :

$$\frac{\Delta}{M} = \frac{(y_{12} + y_{21}) - (y_{11} + y_{22})}{(y_{11} + y_{22})}$$

Par ailleurs, l'analyse de la variance pour le poids de matière sèche a fourni pratiquement les mêmes éléments que ceux du Tableau XIX.

a. — Effets du milieu physique.

Tous ces résultats et toutes ces représentations graphiques, relatifs à ces deux caractères décrits dans l'association de F et H, montrent clairement qu'il n'y a *aucune interaction statistique* entre les effets de « présence » d'une part et la richesse du milieu physique d'autre part. Ceci permet donc d'adopter (Tableau XIX) pour l'estimation de la variance attribuée à l'erreur aléatoire, soit la somme des carrés de l'ensemble des interactions « blocs \times traitements » avec 22 degrés de liberté, soit celle de l'interaction « blocs \times milieu \times variétés » avec 12 degrés de liberté seulement ; c'est cette dernière qui est finalement représentée au tableau XIX.

Tant pour le nombre d'inflorescences que pour le poids de matière sèche on remarque donc, pour la structure F comme pour la structure H, que :

a — Il y a des différences très nettes, hautement significatives, entre les effets des *divers niveaux de fertilité* R_1 , R_2 et R_3 .

Ceci est nettement marqué au niveau des performances moyennes en cellule pure, figures (13 - a) et (14 - a).

b — Une variation très importante apportée dans la fertilité du milieu physique ne modifie pas, là encore, la nature des effets de « présence » de chacune des structures F ou H sur l'autre. En effet, quelle que soit la fertilité, la structure F est améliorée alors que la structure H est déprimée.

b. — Action du milieu sur l'interaction biologique.

L'étude de l'action du milieu physique sur les effets de « présence » est, dans cette expérience, très importante.

Nous allons réaliser cette étude en utilisant, là encore, la *modification plastique relative du mélange théorique* pour le caractère observé, c'est à dire :

$$\frac{\Delta}{M} = \frac{(y_{12} + y_{21}) - (y_{11} + y_{22})}{(y_{11} + y_{22})}$$

dans les différents milieux nutritifs afin de mettre en évidence l'importance des *interactions biologiques entre les structures en association*. Les valeurs de ces modifications pour le caractère *nombre d'inflorescences moyen* ont été établies et sont celles qui figurent au Tableau XXI.

TABLEAU XXI
Mélanges théoriques et observés dans le cas de l'association F et H; nombre d'inflorescences.

Richesse du milieu	R ₁		R ₂		R ₃	
	théorique	réel	théorique	réel	théorique	réel
	9,01	10,34	6,31	7,59	4,78	4,69
Modification plastique relative.	+0,14		+0,20		-0,01	

Un fait remarquable est que la *performance moyenne du mélange théorique est améliorée* considérablement dans les milieux R₁ et R₂. Elle est pratiquement *inchangée* dans le milieu le moins fertile.

En fait, ces trois situations semblent biologiquement *similaires* ; en effet, une *interprétation intéressante de ce phénomène* vient lorsqu'on *reconsidère les développements* apportés déjà à propos du facteur « *présence* » ou encore « *nature génotypique* » présente, observés ainsi au niveau d'un caractère quantitatif. On met en évidence la nature *factorielle* de ces effets à l'aide des graphiques de la figure (13 - b).

On voit, d'après ces graphiques que :

- a — Dans R₁, R₂ et aussi R₃, des cas de *concurrence stricte* entre les 2 structures F et H et tels qu'au niveau de ce caractère, cette concurrence se traduit par :
- un avantage pour la structure F.
 - un désavantage pour la structure H
- quelle que soit la fertilité du milieu exploité.

b — Cette figure (13 - b) nous permet donc d'interpréter avantageusement le Tableau XXI, compte tenu de la nature factorielle des « effets ». Elle suggère les idées suivantes :

Dans les milieux R_1 et R_2 , cette concurrence semble se traduire au niveau de ce caractère tout au moins, *et à un moment qu'il est difficile de préciser ici*, par un avantage très net de la structure F sur la structure H, *ce qui améliore la performance du mélange théorique.*

c — La nullité de l'interaction biologique en R_3 peut être finalement interprétée comme une *compensation des effets de « présence » dans ce milieu peu fertile.* La figure (13 - b) (segments parallèles) montre bien *une additivité des effets au niveau du mélange*, les ressources disponibles de ce milieu devenant vraisemblablement limitantes.

c. — Interaction biologique et caractère observé.

On est tenté, lorsqu'on examine les performances moyennes du mélange réel, Tableau XXI, de supposer que cette amélioration du mélange théorique est le résultat d'une « coopération entre les structures associées. » En fait, cette *performance « excessive » du mélange réel* doit être considérée comme dépendante du caractère observé.

En effet, si on examine la nature de l'interaction biologique pour un caractère comme *le poids de matière sèche*, on s'aperçoit aisément qu'il en est autrement. Les modifications plastiques du mélange pour la matière sèche montrent, Tableau XXII qu'il y a *tendance à l'additivité entre les « effets » des structures en présence.*

TABLEAU XXII

Richesse du Milieu	R_1		R_2		R_3	
	théorique	réel	théorique	réel	théorique	réel
Mélanges	2,14	2,10	1,69	1,81	1,54	1,48
Modification plastique relative	-0,02		+0,06		-0,03	

La représentation graphique, figure (14 - b), montre également cette *tendance à la compensation entre les effets des deux structures associées*, même dans les milieux très riches R_1 et R_2 où le nombre d'inflorescences montrait une performance « excédentaire » du mélange réel.

La « coopération » entre les structures F et H , marquée quantitativement au niveau du nombre d'inflorescences, apparaît finalement comme un *cas de compétition pour les ressources du milieu*, se traduisant par un gain pour la structure F et une perte pour la structure H , le gain et la perte se compensant au niveau du poids de matière sèche.

Ceci souligne, une fois de plus, à quel point l'appréciation de la nature du phénomène dans ce type d'expérience dépend du caractère observé.

d. — Conclusion : Expression phénotypique de l'agressivité.

On est alors en droit de nous demander, là également, si les *implications entraînées par les hypothèses faites précédemment à propos de la nature des caractères d'une structure génotypique et leur importance dans l'expression phénotypique de l'agressivité sont là aussi en accord avec les résultats*.

Les mesures de hauteur réalisées dans cette expérience montrent clairement que la *structure F possède par rapport à la structure H une supériorité pour la hauteur quel que soit le niveau de fertilité du milieu*.

C'est ce que montre le Tableau XXIII où on voit que la hauteur de F , observée en cellule pure, est en moyenne supérieure à celle de H observée dans les mêmes conditions et les trois milieux R_1 , R_2 et R_3 .

TABLEAU XXIII

Richesse du milieu	R_1		R_2		R_3	
	F	H	F	H	F	H
Structures						
Hauteur (centimètres)	52,50	42,70	48,38	43,30	48,46	42,26
Modification relative	-0,03	+ 0,03	+0,05	-0,00	+ 0,00	-0,06

C'est ce que montrent également les graphiques de la figure 15 où on voit les modifications subies par ce caractère dans les « cellules » de compétition.

Ces modifications plastiques relatives ont été calculées et portées au Tableau XXIII : elles montrent que la *hauteur varie peu* sous l'effet de l'association.

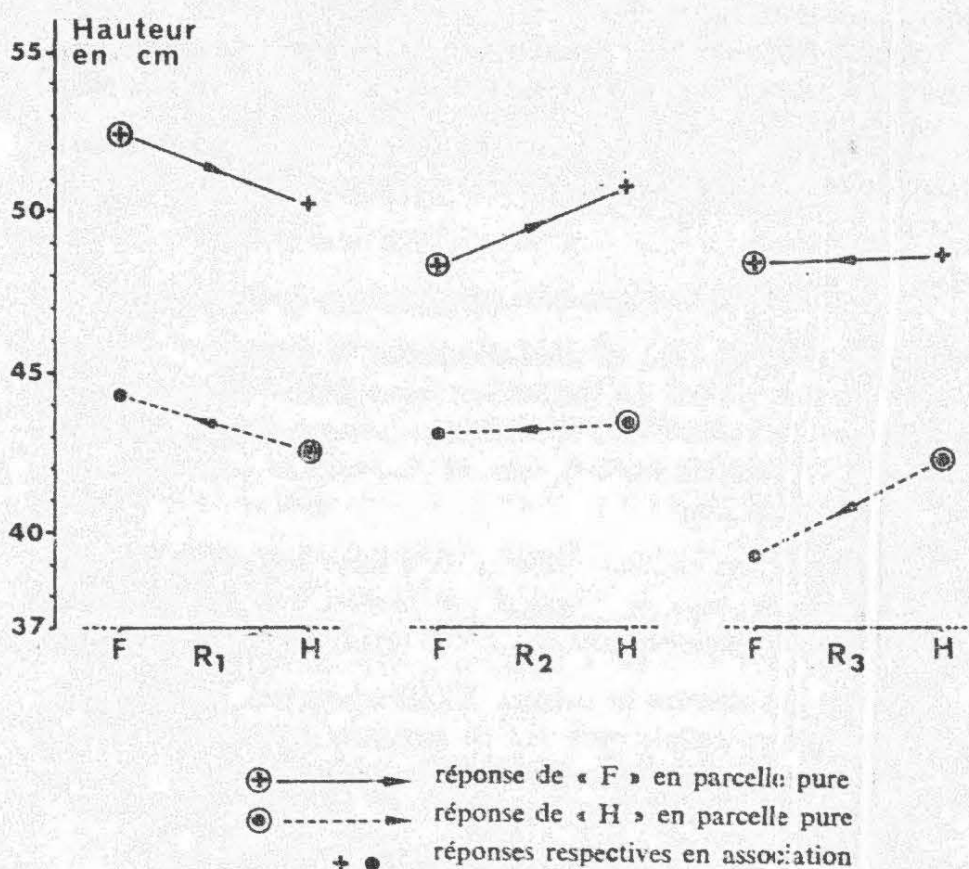


Fig. 15 : Réponse quantitative de la hauteur des structures « F » et « H » dans différents milieux R₁, R₂ et R₃.

Nous avons déjà vu que parmi les *qualités essentielles* que doit avoir un caractère du type « agressif », dans la « théorie de l'expression de l'agressivité par le phénotype » dans les populations végétales, il faut citer :

- la supériorité relative
- l'« invariance »

— la nature de sa structuration morphologique dans l'ensemble des autres caractères du végétal observé.

Or, les modifications plastiques relatives du Tableau XXIII montrent bien que la *hauteur est peu affectée par l'association et varie peu*.

Par ailleurs, nous avons pu établir (Expérience II, 1966) que dans les structures F et H, la *hauteur est positivement liée aux autres caractères*.

Moyennant ces divers éléments, on peut supposer que la structure F possède par rapport à H, une *supériorité* dans l'expression phénotypique de l'agressivité par la hauteur, comme le montre la figure 15 quel que soit le milieu utilisé ; (nous présenterons dans un autre texte les développements relatifs à ce dernier graphique).

On peut alors répéter ici qu'il est « vraisemblable que l'ensemble des individus de la structure génotypique F situés dans la cellule de compétition en présence de ceux de structure H rencontrent au cours de leur croissance une « gêne » moindre dans cette cellule (1/2 dose de F ; 1/2 dose de H) que dans une cellule pure (une dose unique de la structure F) ».

Nous avons établi que la « contrainte intragénotypique » dans le cas de deux structures génotypiques « incompatibles » en association telles que C et S par exemple (effets dépressifs réciproques), est plus avantageuse. On identifie en effet la meilleure adaptation comme étant celle où ces structures se trouvent chacune en compétition avec elle-même, c'est-à-dire en parcelle pure.

Lorsque les structures génotypiques sont « compatibles », c'est-à-dire lorsqu'il y a un *bon ajustement*, vraisemblablement, au niveau :

- des caractères d'agressivité
- des structurations morphologiques
- des compositions des potentialités initiales, etc...

l'adaptation « optimale » pour le rendement apparaît, pour l'une des structures tout au moins, dans l'association et non plus dans la compétition avec elle-même.

La diversification apportée dans la composition génotypique d'une population végétale apparaît, dans cet exemple et ce matériel précis tout au moins, comme un facteur très intéressant, susceptible d'assurer à une structure et au niveau d'un caractère quantitatif sen-

sible, le conditionnement d'un rendement plus avantageux que celui de cette structure implantée seule. Ce serait ainsi le cas de la structure F.

D. CONCLUSION

Il faut insister sur le fait que cette additivité entre les effets des structures F et H, quelle que soit l'interprétation du phénomène est vérifiée *quel que soit le niveau de fertilité utilisé dans cette expérience.*

C'est là une indication supplémentaire, très importante et très sérieuse en faveur de l'hypothèse d'un conditionnement biologique stable des effets entre structures génotypiques en association.

II. APPROCHE BIOMETRIQUE DES INTERACTIONS BIOLOGIQUES ENTRE GENOTYPES EN ASSOCIATION

A. INTRODUCTION

Lorsque tous les effets impliqués dans l'ensemble de la cellule de compétition sont considérés, leurs conséquences observées sur un caractère quantitatif se traduisent, nous l'avons constaté,

- soit par une additivité
- soit par une interaction

ce qui souligne la *nature factorielle de ces effets.*

En second lieu, nous avons constaté une stabilité de ces interactions vérifiée sur différents milieux et différentes années. Il en résulte que ce facteur « présence » apparaît comme étant surtout *dépendant de la « nature génotypique »* considérée.

Nous allons chercher à mettre en évidence, à l'aide de paramètres caractéristiques, cette propriété qui conférerait à une structure génotypique donnée, une « aptitude » à un certain comportement en association. Nous avons, dans la première partie de ce mémoire, dégagé les données actuelles relatives à son contrôle. Les expériences nous ont suggéré qu'une telle « aptitude » pourrait être assurée à une structure donnée, par un ou plusieurs caractères d'agressivité.

Soit, comme nous l'avons déjà considéré théoriquement, un caractère d'agressivité A , prenant des valeurs a dans une population, la distribution de ce caractère dans cette population étant supposée connue. Connaissant les différences pour ce caractère entre les individus, on devrait pouvoir estimer cette « aptitude » pour un individu donné, relativement à ses voisins. Compte tenu des différences, une estimation de cette « aptitude » pourrait être de la forme déjà vue

$$\Pi_i = \int_{-\infty}^{\infty} \beta(a_i - a) \cdot y \cdot da = \beta \cdot a_i$$

et qui peut également être étendue, soit à plusieurs caractères d'agressivité, soit à l'association de diverses structures. Ce type d'estimation est insuffisant pour de nombreuses raisons.

En premier lieu, une telle estimation exprime une *aptitude générale*. L'existence d'interactions hautement significatives montre à quel point on doit *attacher d'intérêt à la spécificité des rencontres*.

Par ailleurs, les caractères ne sont pas indépendants. Il s'ensuit que leur vraie nature et leur rôle ne sauraient être définis dans ce phénomène sans ambiguïté, ce qui rend un tel modèle insuffisant. Il reste donc nécessaire que l'utilisation d'une méthode biométrique, dans une telle étude, aboutisse, à l'aide des observations faites sur des caractères quantitatifs, à la mise en évidence de paramètres exprimant

- l'ensemble des effets intervenant dans une telle cellule de compétition du fait des structures qui y sont implantées. On tient ainsi compte de tout ce que nous avons appelé « effet de présence ».
- de la spécificité des rencontres.

B. DEFINITIONS ET INTERET DU MODELE

Nous avons abordé dans la première partie de ce mémoire les aspects bibliographiques relatifs aux relations existant d'une manière générale, entre *la plante et l'action du milieu où elle se trouve*, lorsque ce milieu comporte un autre individu susceptible d'utiliser les mêmes ressources. Ces aspects ont été développés par ailleurs, N. Chalbi (1967 - b). La généralisation à n populations différentes génétiquement caractérisées a été ainsi abordée et suivie d'une étude des relations d'ordre général ou particulier existant entre génotypes en association.

1. RAPPEL DES DEFINITIONS POUR N GENOTYPE ASSOCIES DEUX A DEUX

Considérons un ensemble de n génotypes différents appartenant tous à une même espèce et qui seront désignés par $\{G_1, \dots, G_n\}$.

Une *cellule de compétition* correspond à une population expérimentale composée du mélange en proportions égales de deux de ces génotypes à la fois, G_i et G_j par exemple, située dans des conditions aussi homogènes que possible, chacun de ces génotypes pouvant être identifié. On peut ainsi réaliser la généralisation de la notion de cellule de compétition, à tous les couples possibles que peuvent former les n éléments de $\{G_1, \dots, G_n\}$ lorsqu'ils sont associés deux à deux.

On définit ainsi la *valeur expérimentale mesurée sur un caractère quantitatif* y d'une plante de G_i ou de G_j , tous les deux étant inclus dans la cellule $\{G_i, G_j\}$:

' y_{ij} = valeur expérimentale de y , produite par G_i en présence de G_j
' y_{ji} = valeur expérimentale de y , produite par G_j en présence de G_i

Il faut noter que y_{ij} et y_{ji} proviennent d'une même cellule mais doivent satisfaire aux conditions d'indépendance des échantillons.

Le génotype témoin, implante en « *cellule pure* », ' $\{G_i, G_i\}$ ou ' $\{G_j, G_j\}$ fournit la valeur observée

$$y_{ii} \text{ ou } y_{jj} \text{ ou } y_{ij} \text{ pour } (i = j = 1, 2, \dots, n)$$

Il s'ensuit que, dans une cellule ' $\{G_i, G_j\}$, lorsqu'on examine la valeur observée y_{ij} sur G_j en présence de G_i , on dira, conventionnellement, que :

- G_j est le « *génotype-producteur* » ou le *producteur*
- G_i est son « *génotype-compétiteur* » ou simplement son *compétiteur*

P. Jacquard (1968), en utilisant cette analyse pour traiter du cas d'association d'espèces différentes, a employé le terme « *agresseur* ».

Dans toute cellule de compétition, on considère *a priori*, que chaque constituant est aussi bien producteur que compétiteur, ce qui suppose une *réciprocité des effets*.

La totalité des observations recueillies sur les constituants de toutes les cellules de compétition réalisées avec les n génotypes $\{G_1, \dots, G_n\}$ celles du type $\{G_i, G_i\}$ inclus, constitue n^2 valeurs numériques que nous pouvons grouper selon un *tableau carré* comprenant selon les deux entrées :

- horizontalement, les génotypes $\{G_1, \dots, G_j, \dots, G_n\}$, producteurs
 - verticalement, les génotypes $\{G_1, \dots, G_i, \dots, G_n\}$, compétiteurs.
- comme l'indique le Tableau XXIV. La *diagonale principale* comprend les données des n cellules pures.

Une *synthèse de toutes les données* de ce tableau consiste à utiliser les sommes marginales selon les lignes et selon les colonnes. On dégage alors deux aspects différents et qui sont les suivants

- la quantité $Y_{i.} = \sum_j y_{ij}$, ou total par ligne, contient une information moyenne qui est relative à *l'influence compétitive du génotype G_i* sur l'ensemble des performances des éléments $\{G_1, \dots, G_n\}$ pris séparément.
- la quantité $Y_{.j} = \sum_i y_{ij}$, contient une information moyenne relative à *l'aptitude à produire du génotype G_j* en présence des différents éléments de $\{G_1, \dots, G_n\}$ considérés séparément.

Ce sont là deux aspects qui nous permettront de décomposer le comportement d'un génotype en association selon deux effets de nature différente. Ils ne sont pas cependant biologiquement indépendants.

P. Jacquard (1968), en utilisant cette analyse pour traiter du cas d'association d'espèces différentes, a employé le terme « *agresseur* ».

Dans toute cellule de compétition, on considère *a priori*, que chaque constituant est aussi bien producteur que compétiteur, ce qui suppose une *réciprocité des effets*.

La totalité des observations recueillies sur les constituants de toutes les cellules de compétition réalisées avec les n génotypes $\{G_1, \dots, G_n\}$ celles du type $\{G_i, G_i\}$ inclus, constitue n^2 valeurs numériques que nous pouvons grouper selon un *tableau carré* comprenant selon les deux entrées :

- horizontalement, les génotypes $\{G_1, \dots, G_j, \dots, G_n\}$, producteurs
 - verticalement, les génotypes $\{G_1, \dots, G_i, \dots, G_n\}$, compétiteurs.
- comme l'indique le Tableau XXIV. La *diagonale principale* comprend les données des n cellules pures.

Une *synthèse de toutes les données* de ce tableau consiste à utiliser les sommes marginales selon les lignes et selon les colonnes. On dégage alors deux aspects différents et qui sont les suivants

- la quantité $Y_{i.} = \sum_j y_{ij}$, ou total par ligne, contient une information moyenne qui est relative à *l'influence compétitive du génotype G_i* sur l'ensemble des performances des éléments $\{G_1, \dots, G_n\}$ pris séparément.
- la quantité $Y_{.j} = \sum_i y_{ij}$, contient une information moyenne relative à *l'aptitude à produire du génotype G_j en présence des différents éléments* de $\{G_1, \dots, G_n\}$ considérés séparément.

Ce sont là deux aspects qui nous permettront de décomposer le comportement d'un génotype en association selon deux effets de nature différente. Ils ne sont pas cependant biologiquement indépendants.

TABLEAU XXIV

(2) ↓	(1)→	G_1	G_2	G_i	G_j	G_n	Σy_{ij} $_j$
	G_1	y_{11}	y_{12}	y_{1i}	y_{1j}	y_{1n}	$Y_{1.}$
	G_2	y_{21}	y_{22}	y_{2i}	y_{2j}	y_{2n}	$Y_{2.}$
	⋮	⋮	⋮		⋮	⋮		⋮	⋮
	⋮	⋮	⋮		⋮	⋮		⋮	⋮
	⋮	⋮	⋮		⋮	⋮		⋮	⋮
	G_i	y_{i1}	y_{i2}	y_{ii}	y_{ij}	y_{in}	$Y_{i.}$
	G_j	y_{j1}	y_{j2}	y_{ji}	y_{jj}	y_{jn}	$Y_{j.}$
	⋮	⋮	⋮		⋮	⋮		⋮	⋮
	⋮	⋮	⋮		⋮	⋮		⋮	⋮
	G_n	y_{n1}	y_{n2}	y_{ni}	y_{nj}	y_{nn}	$Y_{n.}$
	Σy_{ij}	$Y_{.1}$	$Y_{.2}$		$Y_{.i}$	$Y_{.j}$		$Y_{.n}$	$Y_{..}$

- (1) Génotype producteur
- (2) Génotype compétiteur

2. DECOMPOSITION DES EFFETS DANS L'ASSOCIATION DE GENOTYPES DEUX A DEUX

Chaque élément constituant, G_i ou G_j , d'une cellule de compétition étant, par définition, une partie de l'environnement de l'autre, on considère qu'il y a *a priori*, réciprocité des effets entre concurrents.

A titre d'hypothèse, on est alors amené à supposer que les actions les plus importantes qui ont lieu au niveau de deux individus moyens représentant les deux génotypes dans $\{G_i, G_j\}$, se rattachent à deux catégories principales ; nous aborderons leur quantification par la suite. Ce sont :

a. — Les phénomènes d'action ou d'influence compétitive.

Par son propre rythme d'utilisation ou d'envahissement du milieu environnemental, *l'individu en place impose* ainsi à un voisin utilisant ce même milieu, *un certain rythme d'utilisation* et conditionne ainsi son expression phénotypique.

L'action d'un génotype G_i , considéré comme compétiteur, est finalement la contrainte que G_i impose à son voisin G_j , au cours de sa croissance ou sa multiplication, *contrainte étant ici entendue dans le sens plus ou moins grande liberté.*

La valeur de cette contrainte ou influence compétitive, qui est donc exercée par le génotype G_i et dépend ainsi de sa nature, est, sur le plan pratique, *mesurable quantitativement par l'effet moyen produit sur le phénotype du producteur G_j , soumis à cette influence.*

b. — Les phénomènes de réaction ou de résistance à l'agressivité.

L'utilisation, par une plante, d'un milieu supposé sans limitation de richesse, son développement d'une manière générale et son pouvoir de multiplication dépendent, comme il est communément établi, de son potentiel génétique. Mais lorsque cette plante est soumise à une contrainte imposée par un voisin, sa réponse, c'est à dire la manière dont elle se comporte dans ce milieu physique et biologique n'est pas simple. Elle correspond, pour un génotype G_j producteur, à une aptitude englobant à la fois :

- L'aptitude au rendement d'une manière générale (potentiel génétique).
- L'aptitude à résister à une influence compétitive (contrainte imposée par G_i).

Nous avons désigné, N. Chalbi (1967 - b), *cette réaction par « aptitude à la compétition »*. Il s'agit d'exprimer ici l'idée que l'individu est pratiquement toujours, dans le cas des peuplements agronomiques, amené, compte tenu de son potentiel propre, à produire dans des conditions de contrainte généralement définies. Une telle contrainte est considérée dans un sens général, son effet sur l'individu pouvant être soit favorable, soit défavorable.

La valeur de cette seconde aptitude *dépend de la nature de G_j , producteur, et doit donc être mesurable quantitativement sur son propre phénotype* à l'aide de sa performance sous l'influence compétitive d'un voisin.

3. SIGNIFICATIONS ET ASPECTS BIOMETRIQUES DE LA DECOMPOSITION

Ces notions d'action et de réaction ne peuvent être utilisées à bon escient dans l'étude biométrique, si elles ne sont pas *définies de manière plus rigoureuse et quantifiée*. Les éléments de ces définitions ont été déjà établis par ailleurs, N. Chalbi (1967-b). Nous mentionnons ici seulement quelques éléments à titre de rappel.

a. — Les effets principaux :

On dégage au niveau des sommes marginales du Tableau XXIV les effets moyens ou *effets principaux* de la décomposition mathématique ; on verra plus loin les méthodes d'estimation de ces effets. Ce sont, pour l'observation y_{ij} de la cellule $\{G_i, G_j\}$:

311 — Selon les lignes, a_i : c'est l'« aptitude à l'agressivité » du génotype G_i ; ce paramètre mesure la modification que ce génotype produit sur la performance y_{ij} d'un génotype G_j producteur quelconque soumis à son influence.

312 — Selon les colonnes : b_j : c'est l'« aptitude à la compétition » du génotype G_j producteur ; elle mesure sa *capacité de réaliser une performance y_{ij} sous l'influence compétitive d'un compétiteur G_i quelconque*.

Les aptitudes a et b ainsi obtenues sont à rapprocher de celles mises en évidence dans un autre domaine de la génétique quantitative par Griffing, B. (1956 a et b) dans sa définition de l'aptitude générale à la combinaison.

La nature factorielle des effets rend la conception de ces deux types d'aptitudes compatible avec les *catégories de contraintes* que subissent les populations déjà décrites. En effet le passage de la cellule pure à la cellule de compétition étant en fait la substitution d'une « dose de présence » à une autre, on remarque ceci :

- Dans la « contrainte intergénotypique », cas de la cellule $\{G_i, G_j\}$ une observation y_{ij} et sa réciproque y_{ji} fournissent les informations a_i et b_j d'une part et a_j et b_i d'autre part.
- Dans la « contrainte intra-génotypique », cas de la cellule pure $\{G_i, G_i\}$ par exemple, l'observation y_{ii} fournit seulement a_i et b_i .

C'est pourquoi on peut considérer pour ces deux aptitudes une moyenne caractéristique de la structure génotypique.

$$\frac{1}{2} c_i = (a_i + b_i)/2$$

qui est contenue dans la quantité

$$n/2(\sum_i y_{ij} + \sum_j y_{ji}) - 1/n^2 (\sum_i \sum_j y_{ij})$$

et qu'on pourrait désigner par son « aptitude générale à l'association ». On a alors un paramètre $\frac{1}{2} c_i$ qui a rigoureusement la même signification qu'en génétique quantitative, Griffing, B. (1956 a et b), dans le cas de l'aptitude générale à la combinaison.

b. — Les effets spécifiques aux associations.

Mais l'additivité de ces effets principaux n'est pas une règle absolue. L'existence de *relations particulières entre génotypes associés* nécessite, pour compléter ces deux estimations à partir des totaux marginaux, la considération d'une « aptitude spécifique à l'association ». Dans des conditions données, cette aptitude spécifique dépend des natures génotypiques en présence et est de la forme

$$s_{ij} = F(a_i, b_j) \quad (i, j = 1, \dots, n)$$

et qui peut caractériser par définition, aussi bien la « contrainte intragénotypique » que la contrainte « intergénotypique ».

Cependant, les aptitudes générales a_i et b_i , qui doivent être considérées effectives dans ces associations par paire, et que fournis ent les sommes marginales du Tableau XXIV nécessitent une correction.

En effet, chaque génotype étant considéré dans chaque cellule à la fois comme compétiteur et comme producteur, son comportement vis-à-vis d'un voisin dans une cellule est aussi caractérisé par l'écart algébrique

$$d_i = (a_i - b_i) = \frac{1}{n} (\sum_i y_{ij} - \sum_j y_{ji}) = \frac{1}{n} (Y_{i.} - Y_{.i})$$

Cette différence entre les deux aptitudes constitue un paramètre supplémentaire caractéristique du génotype. C'est en quelque sorte une « sensibilité à la contrainte » (ou une « agressivité », selon le point de vue adopté) caractéristique du génotype en tant qu'aptitude générale.

C'est surtout la différence

$$d_i - d_j = (a_i - b_i) - (a_j - b_j)$$

qui semble présenter un intérêt important pour deux génotypes en association dans une cellule $\{G_i, G_j\}$. Il y a lieu, sans doute, de rapprocher ici cette différence de la « puissance compétitive » ou « pres-

sion de compétition » formulée par T. Yamada (1955) et déjà présentée, pour un caractère agressif prenant les valeurs a_1 et a_2 , elle serait exercée de manière réciproque par deux individus I_1 et I_2 telle que :

$$\begin{cases} \Pi_1 = \Phi\{f(a) - f(a_2)\} \\ \Pi_2 = \Phi\{f(a_2) - f(a_1)\} \end{cases}$$

Cette notion reste cependant mal définie.

c. — Remarques.

Lorsqu'on examine cette décomposition à la lumière de l'hypothèse faite sur l'expression de l'agressivité chez l'individu par le phénotype, on est tenté de penser que l'aptitude à l'agressivité (phénomène d'action) doit être exprimée exclusivement par les caractères classiquement dits agressifs (ainsi par exemple la hauteur, le nombre de feuilles, leur largeur, les racines etc...). Ce sont alors exclusivement les différences pour ces caractères qui détermineraient la supériorité d'un génotype sur un autre, dans une cellule.

Etant données les connaissances limitées que nous possédons généralement sur la nature précise des différents caractères, l'effet de « présence » que nous avons mis en évidence à plusieurs reprises, doit comporter les deux types d'effets composants. Le phénomène étant étudié à l'aide de la décomposition de la réponse quantitative d'un caractère, on est amené à envisager qu'il existe :

- des caractères surtout d'agressivité, mais qui sont également sensibles.
- des caractères sensibles en premier lieu, mais contribuant à l'expression de l'agressivité en raison de l'unicité biologique de l'individu et des relations physiologiques entre les différents caractères.

C. LE MODELE MATHEMATIQUE D'ANALYSE

Une fois ces considérations faites sur la décomposition des effets et leur quantification, nous abordons ici la mise au point d'un modèle mathématique.

Ce modèle s'inspire des « croisements diallèles » en génétique quantitative. L'analogie est faite avec le *diallèle complet* comprenant les n autofécondations et les $n(n-1)$ croisements directs et réciproques que donne l'utilisation de n génotypes deux à deux ; ce modèle a été établi en utilisant les travaux accomplis par F. Yates (1947), Jinks, J.L. (1954), Hayman, B.T. (1954 - a ; 1954 - b), Kempthorne,

O. (1952-1956), Griffing, B. (1956 a et b), puis Cockerham (1963). D'autres travaux ont été présentés ultérieurement ainsi, Chaume, R. (1968) et Topham, P. (1966).

Nous avons développé en détail les aspects importants de ce problème, N. Chalbi (1967 - b) ; l'analogie entre diallèle et association a été ainsi discutée, de même que les aspects mathématiques relatifs à la partition de la variation.

1. LE MODELE MATHEMATIQUE ET LES SOURCES DE VARIATION

Soit les n génotypes $\{G_1, \dots, G_n\}$ et soit la cellule de compétition $\{G_i, G_j\}$. Cette cellule fournit deux types d'observation quantitative dont l'une, y_{ij} , est produite par le génotype G_j en présence de G_i . Cette performance peut être décomposée selon le modèle

$$\begin{aligned} \text{avec} \quad y_{ij} &= m + a_i + b_j + s_{ij} + r_{ij} + e_{ij} \\ r_{ij} &= \frac{1}{2} d_i - \frac{1}{2} d_j + d_{ij} \\ &\text{pour } (i, j = 1, \dots, n) \end{aligned}$$

Compte tenu des considérations faites à propos des paramètres, l'observation quantitative y_{ij} est donc décomposée selon :

- m = moyenne générale établie sur les n^2 observations
- a_i = aptitude à l'agressivité de G_i
- b_j = aptitude à la compétition de G_j
- s_{ij} = aptitude spécifique à l'association de G_i et de G_j
- $d_i = (a_i - b_i)$; d_i = « sensibilité à la contrainte » de G_i
- d_{ij} = différence résiduelle
- e_{ij} = erreur aléatoire, imputable au hasard ou à toute source de variation incontrôlée (attachée à y_{ij})

Nous considérons dans ce modèle la quantité $\frac{1}{2} d_i = (a_i - b_i)/2$ et non la différence d_i , afin que la correction de l'aptitude générale correspondante soit réalisée à l'aide d'un terme homologue, c'est à dire relatif à un effet principal au niveau d'une observation élémentaire.

Le modèle mathématique est utilisé ici selon le *Modèle I d'Eisenhart* C. (1947). Seule l'erreur aléatoire e_{ij} est distribuée normalement selon une loi $N(0, \sigma)$. Tous les effets a_i, b_j, s_{ij}, r_{ij} , etc... sont considérés comme des constantes, de variance inconnue, mais pour lesquels on peut calculer un carré moyen.

TABLEAU XXV

Analyse de la variation générale

Sources de variation	Sommes des carrés	Degres de liberté
Effet α	$\sum_i (Y_{i.} + Y_{.i})^2 / 2n - 2/n^2 Y_{..}^2$	$n - 1$
Effet β	$\sum_i \sum_j (y_{ij} + y_{ji})^2 / 2 - \{ \sum_i (Y_{i.} + Y_{.i})^2 \} \cdot \frac{1}{2n} + \sum_{i,j} \frac{1}{n^2} Y_{..}^2$	$\frac{n(n-1)}{2}$
Effet γ	$\sum_i (Y_{i.} - Y_{..})^2 / 2n$	$(n-1)$
Effet δ	$\sum_i \sum_j (y_{ij} - y_{ji})^2 / 2 - \{ \sum_i (Y_{i.} - Y_{..})^2 \} / 2n$	$\frac{(n-1)(n-2)}{2}$
Variation totale	$\sum_i \sum_j y_{ij}^2 - \frac{1}{n^2} \{ \sum_i \sum_j y_{ij} \}^2$	$n^2 - 1$

$$Y_{i.} = \sum_j y_{ij} ; Y_{.i} = \sum_j y_{ji} ; Y_{..} = \sum_i \sum_j y_{ij} \quad (i, j = 1, \dots, n)$$

En définitive, nous avons les conditions suivantes :

$$\sum_i a_i = 0; \sum_j b_j = 0; \sum_j s_{ij} = 0; \sum_i d_i = 0 \quad (i, j = 1, \dots, n)$$

2. ANALYSE DE LA VARIATION

La fluctuation générale attribuable à l'association de n génotypes est, au niveau des n observations obtenues, de *nature complexe*. Une méthode appropriée à cette étude, consiste dans un premier temps à considérer non pas la donnée élémentaire y_{ij} seulement, mais à *reconstituer toute la cellule de compétition* en groupant les deux données réciproques y_{ij} et y_{ji} à l'aide de variables intermédiaires u_{ij} et v_{ij} telles que :

$$\begin{cases} u_{ij} = y_{ij} + y_{ji} \\ v_{ij} = y_{ij} - y_{ji} \end{cases}$$

ce qui revient à faire *conjointement deux études de la variation* :

- l'étude de la variation dans les cellules de compétition à l'aide de la variable intermédiaire différence v_{ij} .
- l'étude de la variation entre les $n(n+1)/2$ cellules à l'aide de la variable intermédiaire somme u_{ij} .

L'objet final de cette analyse est de mettre en évidence les *effets moyens* (a_1, \dots, a_n) et (b_1, \dots, b_n) qui dépendent des diverses structures génotypiques et de les *faire apparaître sous forme d'effets principaux* indépendamment de toute interaction biologique.

Cette étude a été déjà réalisée en détail et les procédures d'analyse de la variation générale ont été établies. N. Chalbi (1967 - b). C'est pourquoi nous donnons ici simplement le tableau final de l'analyse de la variance totale.

L'analyse de la variance se trouve donc résumée dans le tableau XXV où on dégage les effets suivants :

- effet α = aptitude générale à l'association ; équivaut à $(a_i + b_j)/2 = \frac{1}{2} c_i$
- effet β = aptitude spécifique à l'association
- effet γ = différence « intra-cellule » ; différence de « sensibilité à la contrainte ».
- effet δ = différence résiduelle.

Ces différents effets moyens peuvent alors être testés à l'aide d'un test F. En effet, dans une expérience utilisant des répétitions sous forme de blocs complets randomisés, la somme des carrés des interactions statistiques de ces différents effets avec les blocs fournit une estimation de la variance attribuable à toute source de variation incontrôlée, c'est à dire σ_e^2 . La procédure est indiquée en détail dans la publication déjà citée.

3. ESTIMATION DES PARAMETRES

On peut alors estimer les différents paramètres utilisés ce qui permet, une fois les tests de signification établis, de procéder à des comparaisons. Ces paramètres sont estimés à partir d'une expérience utilisant k répétitions de chaque cellule $\{G_i, G_j\}$ selon un dispositif en blocs randomisés complets. Nous avons ainsi :

$$\hat{m} = \left(\sum_i \sum_j \sum_k y_{ijk} \right) \frac{1}{n^2} = \gamma_{...} / kn^2$$

$$\hat{d}_i = \left(\sum_j \sum_k y_{ijk} - \sum_j \sum_k y_{jik} \right) \cdot 1 / kn = \frac{1}{kn} \cdot (\gamma_{i..} - \gamma_{.i.})$$

$$\hat{a}_i = \gamma_{i..} / kn - \hat{d}_i / 2 - \hat{m}$$

$$\hat{b}_j = \gamma_{.j.} / kn - \hat{d}_j / 2 - \hat{m}$$

$$\hat{s}_{ij} = \left(\sum_k (y_{jjk} + y_{jik}) / 2 - \hat{m} - (\hat{a}_i + \hat{b}_j) / 2 - (\hat{a}_j + \hat{b}_i) / 2 - \hat{d}_i / 2 - \hat{d}_j / 2 \right)$$

$$\hat{s}_{ii} = \left(\sum_k y_{iik} \right) \cdot 1 / k - \hat{m} - (\hat{a}_i + \hat{b}_i) - \hat{d}_i$$

L'aptitude s_{ij} spécifique à l'association est ici une moyenne pour l'ensemble de la cellule $\{G_i, G_j\}$. On doit cependant pouvoir établir une aptitude spécifique particulière à chaque concurrent avec *a priori* $s_{ij} = s_{ji}$.

Connaissant, à l'aide des k répétitions, l'erreur σ_e^2 expérimentale, on peut alors estimer les variances de ces paramètres. Ces variances sont établies de la même manière que dans le cas d'un dispositif factoriel à deux facteurs contrôlés, répétés k fois. Compte tenu des conditions

$$\sum_i a_i = \sum_i b_i = \sum_i d_i = \sum_i s_{ij} = 0 \quad (i, j = 1, \dots, n)$$

on peut écrire, en remplaçant par les estimations et en simplifiant :

$$\text{Var. } (m) = E(\hat{m} - m)^2 = \frac{\sigma_e^2}{kn^2}$$

$$\text{Var. } (a_j) = E(\hat{a}_j - a_j)^2 = \frac{(n-1)}{kn^2} \sigma_e^2$$

$$\text{Var. } (b_j) = E(\hat{b}_j - b_j)^2 = \frac{(n-1)}{kn^2} \sigma_e^2$$

$$\text{Var. } (s_{ij}) = E(\hat{s}_{ij} - s_{ij})^2 = \frac{(n^2 - 2n + 2)}{2kn^2} \sigma_e^2$$

$$\text{Var. } (s_{ii}) = E(\hat{s}_{ii} - s_{ii})^2 = \frac{(n-1)^2}{kn^2} \sigma_e^2$$

C. APPLICATION A L'ETUDE DE DEUX CARACTERES DANS LES ASSOCIATIONS DE GENOTYPES CHEZ LA LUZERNE

Nous allons utiliser cette décomposition biométrique pour étudier deux caractères, le nombre d'inflorescences et la hauteur, obtenus dans l'expérience II, réalisée à Lusignan, en 1967, avec 8 structures génotypiques de luzerne. Ces structures ont été disposées deux à deux en cellules selon notre modèle et répétées 3 fois. Ces caractères ont été mesurés sur les mêmes individus ; ce sont des moyennes obtenues sur des échantillons de 10 individus par élément de cellule. Les structures sont désignées par les lettres A, B, C, E, F, H, M et S et ont été décrites dans la IIème partie de ce mémoire.

On remarque dans la colonne *F* des effets améliorants nombreux. Cette tendance se retrouve dans une moindre mesure avec *H* et particulièrement en présence de *S*, ce qui a été déjà cité dans une autre expérience, N. Chalbi (1967 - a).

La recherche des diverses sources de variation est résumée sous la forme d'une analyse de la variance totale et figure au Tableau XXVII.

TABLEAU XXVII
 Nombre d'inflorescences par plante
 dans l'association de 8 structures génotypiques de luzerne
 Analyse de la variation

Sources de variation	Carrés moyens	d.d.l.	F calculé	F 0,05	\bar{y}
Effet α	17,94	7	6,06	2,09	2,79
Effet β	6,89	28	2,32	1,55	1,86
Effet γ	15,64	7	5,28	2,09	2,79
Effet δ	3,46	21	1,16	1,66	2,03
Total des Effets	7,95	63	—	—	—
Blocs	33,06	2	11,16	3,07	4,78
« $\alpha \times$ blocs »	3,34	14			
« $\beta \times$ blocs »	3,02	56			
« $\gamma \times$ blocs »	3,85	14			
« $\delta \times$ blocs »	2,46	42			
Erreur	2,96	126			

Il y a des différences entre les blocs ; ces différences semblent devoir être attribuées à une hétérogénéité due en partie à des précédents culturels divers.

Au niveau des effets, on dégage des différences très significatives entre

- les « effets α », aptitudes générales à l'association des différentes structures testées ici sous la forme $\frac{1}{2} c_i = (a_i + b_i)/2$.
- les « effets β », aptitudes spécifiques à l'association.
- les « effets γ », différences entre « sensibilités à la contrainte »
- Mais il n'y a pas de différences significatives au niveau de l'« effet δ » ou différences résiduelles.

Ces différents effets ont été ainsi testés à l'aide de leurs interactions statistiques respectives avec les blocs ; ainsi « $\alpha \times$ blocs », « $\beta \times$ blocs » etc... Mais l'homogénéité des estimées des variances de ces interactions statistiques étant évidente, une variance estimée moyenne a été adoptée pour l'erreur aléatoire et a permis ainsi d'effectuer les tests F qui sont finalement présentés dans ce tableau.

2. ANALYSE DE LA HAUTEUR

Nous avons également utilisé cette analyse de la variation pour étudier le cas de la hauteur, obtenue dans la même expérience et avec le même échantillon que dans l'exemple précédent. L'analyse de la variance pour la hauteur figure au Tableau XXVIII. Cette analyse présente des points particuliers très importants.

Il y a là encore les différences entre blocs.

L'utilisation d'un résidu de variation moyen pour estimer la variance de l'erreur n'est pas possible ici en raison de l'hétérogénéité des variances d'interaction statistique des différents effets avec les répétitions, soit « $\alpha \times$ blocs » « $\beta \times$ blocs », etc...

L'hypothèse de l'homogénéité de ces $\nu = 4$ variances d'interaction a été soumise au critère de Barlett, tel qu'il est présenté par Federer, W.T. (1955), soit, les n_i étant les différents nombres de liberté,

$$\chi^2_{(\nu-1)} = 2,3026 \left\{ \sum_{\nu} n_i \log s^2 - \sum_{\nu} n_i \log s_i^2 \right\} = 19,2280$$

TABLEAU XXVIII

Hauteur par plante
dans l'association de 8 structures génotypiques
Analyse de la variation (1)

Sources de variation	Carrés moyens	d.d.l.	F calculé	F 0,05	F 0,01
Effet α	132,89	7	2,57	2,76	4,28
Effet β	33,80	28	1,23	1,70	2,10
Effet γ	74,78	7	7,26	2,76	4,28
Effet δ	20,06	21	1,69	1,8	2,3
Total des Effets	44,79	63			
Blocs	319,39	2	13,87	3,07	4,78
« $\alpha \times$ blocs »	51,59	14			
« $\beta \times$ blocs »	27,45	56			
« $\gamma \times$ blocs »	10,29	14			
« $\delta \times$ blocs »	11,83	42			
Erreur	23,02	126			

(1) La hauteur mesurée en centimètres a été soumise dans cette analyse, au changement de variable (y-50).

avec 3 degrés de liberté, soit, si on corrige, χ_c^2

$$\chi_c^2 = 19,2280 \cdot 1 / \left\{ 1 + \frac{1}{3(v-1)} \left(\sum_v \frac{1}{n_i} - \frac{1}{\sum_v n_i} \right) \right\} = 18,85$$

avec 3 degrés de liberté ; on en déduit, d'après les tables que

$$\text{Prob. } (\chi^2 > \chi_c^2) < 0,001$$

l'hypothèse d'homogénéité est rejetée.

L'utilisation d'un résidu moyen ne peut donc pas être faite pour estimer l'erreur expérimentale.

Nous sommes, par conséquent, amené à *tester la signification de ces effets séparément* ; ainsi pour chacun, nous avons utilisé le carré moyen de sa propre interaction avec les blocs afin de construire le test F correspondant ; c'est cette analyse qui est présentée au Tableau XXVIII.

On remarque alors au niveau des effets des résultats qui ne sont plus les mêmes que pour le nombre d'inflorescences ; ainsi :

- aucune signification pour l'effet α , aptitude générale à l'association.
- aucune signification pour β , aptitude spécifique à l'association
- Mais une *signification très importante pour l'effet γ* , différences entre sensibilités à la contrainte dans les cellules de compétition.

D. DISCUSSION DES RESULTATS ET CONCLUSIONS

L'utilisation de ce modèle mathématique pour la décomposition de l'observation quantitative met en évidence l'importance de certains des paramètres décrits et amène les remarques suivantes.

On peut résumer dans le tableau suivant, les résultats essentiels de l'analyse biométrique des deux différents caractères choisis.

TABLEAU XXIX

Sources	Inflorescences	Hauteur
Aptitude générale à l'association	S.	N.S.
Aptitude spécifique à l'association	S.	N.S.
Différences de sensibilité	S.	S.
Différences résiduelles	N.S.	N.S.

NS. — non Significatif

S. — Significatif.

Notons d'abord qu'il existe des différences significatives entre les *aptitudes générales*, testées ici sous la forme $(a_i + b_i)/2$, pour le nombre d'inflorescences seulement.

De même, l'*aptitude spécifique à l'association* montre des différences significatives pour le nombre d'inflorescences et non pour la hauteur. Ceci est très important et confirme ce que nous avons déjà constaté sous une autre forme. En effet, en seconde partie nous avons étudié l'existence d'*interactions biologiques au niveau des caractères quantitatifs* dans les mélanges, à l'aide de l'écart

$$(y_{ij} + y_{ji}) - (y_{ii} + y_{jj})$$

et les résultats pour certains mélanges ont été résumés au Tableau XV. Cette première analyse a montré que la hauteur est proche du *cas de l'additivité entre les effets*, alors que des caractères comme l'inflorescence, sont caractérisés par l'existence d'*interaction caractéristique* de la spécificité des rencontres. La présente analyse biométrique a donc confirmé ces premiers résultats.

Nous avons ainsi cherché à estimer les *aptitudes spécifiques à l'association* et qui sont les *caractéristiques* particulières aux composants G_i et G_j , d'une cellule $\{G_i, G_j\}$ telles que

$$s_{ij} + s_{ji} = 2 s_{\bar{ij}}$$

ayant dans cet exemple précis, pour écart-type

$$\frac{(n-1)}{n\sqrt{k}} \sigma_e = 0,86$$

Pour les structures C et S de luzerne connues et déjà étudiées à plusieurs reprises dans ce mémoire, nous avons pour le nombre d'inflorescences les aptitudes spécifiques à l'association suivantes :

$$s(C \text{ en présence de } S) = - 1,65$$

$$s(S \text{ en présence de } C) = - 0,82$$

ce qui confirme les effets dépressifs réciproques des structures C et S constatées lorsqu'elles sont associées (Tableau XV).

Nous avons, de même, fait les mêmes estimations pour le nombre d'inflorescences dans le cas de l'association des structures F et H connues.

$$s(H \text{ en présence de } F) = 0,76$$

$$s(F \text{ en présence de } H) = 1,35$$

ce qui semble confirmer les effets améliorants réciproques (Tableaux XV)

Tous ces résultats justifient la considération des *interactions biologiques* entre les effets des génotypes associés dans une même cellule de compétition. Ceci demeure en grand rapport avec la *nature du caractère* ; en effet, si le nombre d'inflorescences montre l'existence des différences entre les structures génotypiques et souligne leur sensibilité pour ce caractère à l'effet de l'association, la *hauteur semble se comporter différemment*. La hauteur ne semble pas affectée quantitativement de manière particulière aux rencontres. D'après l'analyse biométrique, tout se passe comme si les *différences entre génotypes* associés et qui ont le plus d'importance, sont celles des « *sensibilités à la contrainte* » dans chaque cellule, c'est à dire

$$1/2 (d_i - d_j) = \{(a_i - b_i) - (a_j - b_j)\}/2$$

L'ensemble de ces résultats est donc de nature à enrichir l'hypothèse de l'expression de l'agressivité par le phénotype ; le nombre d'inflorescence serait surtout du type sensible alors que la hauteur aurait un rôle important dans l'expression de l'agressivité.

III. DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSIONS

En abordant ce travail, nous savions très peu de choses à propos des phénomènes biologiques qui interviennent chaque fois qu'il y a association d'individus d'une espèce végétale donnée, et de la nature de ces phénomènes. Mais il suffit de très peu de temps pour se rendre compte que ce problème est à la fois d'une grande complexité et d'une richesse considérable. C'est ainsi que nous avons été amené à aborder des aspects parfois très divers et à chaque fois, des conclusions partielles ont été tirées. Mais de très nombreuses questions restent posées.

Il est maintenant *certain* que les structures génotypiques de luzerne, c'est à dire en fait des populations différentes génétiquement caractérisées, lorsqu'elles sont associées, influent chacune réciproquement sur la croissance et le développement de l'autre dans des limites qui sont parfois très grandes. Une telle population composée subit de la part de l'environnement des influences très diversifiées. Nous avons donc constitué un dispositif expérimental comprenant des cellules de compétition et des cellules pures (de référence), dans des conditions à la fois homogènes et contrôlées, de sorte que l'effet d'une structure sur l'autre puisse être mis en évidence indépendamment de toute autre source de variation. Les structures exercent l'une sur l'autre, par leur simple « présence » des effets qui se traduisent par des modifications plastiques très importantes, enregistrées sur les performances moyennes de certains caractères quantitatifs.

Lorsqu'on envisage l'interprétation de telles modifications à la lumière de ce que nous savons de la « compétition », recherche des mêmes besoins dans un milieu commun, on aboutit à un cas paradoxal et les phénomènes de « répression mutuelle » restent inexplicables. En fait, il faudrait introduire dans de telles expériences une variable supplémentaire, le temps, ce qui nous permettrait de caractériser l'aspect dynamique du phénomène et suivre dès son début, la manière dont chaque structure interfère sur l'autre ; mais c'est là un problème expérimental qui est très délicat. En fait il semble bien que ce phénomène apparaît dès les tout premiers jours, comme nous l'avons constaté dans l'association des structures de luzerne, C et S. A la limite, il serait sans doute très intéressant de pouvoir disposer de structures possédant un marqueur génétique convenable et suivre ainsi pendant plusieurs générations l'évolution d'une telle population composée.

La méthode adoptée ici, c'est-à-dire analytique, consiste à examiner la manifestation de ce phénomène sur l'individu tout d'abord à l'aide de son *effet global*, observable sur différents caractères quantitatifs. Il s'ensuit que sa connaissance reste dépendante :

- de la nature du caractère observé
- de la sensibilité de ce caractère.

Nous avons alors reconstitué l'unité biologique que représente l'individu dans ces populations composées, en considérant

- la « structuration morphologique » des caractères chez l'individu
- la distribution de ces caractères individuels dans la population.

En fait, un individu dans de telles cellules expérimentales a une croissance et un développement qui sont assujettis à deux types de contrainte :

- une « contrainte intra-génotypique », du fait d'individus de la même structure génotypique.
- une « contrainte inter-génotypique », du fait d'autres individus de structure génotypique différente.

Si la première contrainte peut être entendue comme une simple concurrence pour les ressources du milieu, l'interprétation de la seconde nécessite des hypothèses supplémentaires faisant intervenir, entre autre, de par leur nature, le rôle que jouent certains caractères morphologiques dans l'« interférence » d'une structure sur l'autre.

Certains caractères seraient donc amenés à *exprimer par leur phénotype, l'agressivité d'une structure dans un peuplement où elle est associée*. De tels caractères doivent remplir certaines conditions dont les plus importantes pourraient être :

- « invariance » ou faible sensibilité aux effets de l'association
- variabilité restreinte
- relations avec d'autres éléments de la morphologie.

Les génotypes avantagés dans de telles associations seraient ceux qui possèderaient une supériorité pour de tels caractères. Il semble, chez la luzerne, et dans les conditions expérimentales décrites tout au moins, que ce soit surtout la hauteur qui exprimerait l'agressivité, le facteur environnemental recherché étant la lumière.

En fait on aurait tort de considérer uniquement les caractères séparés. L'étude fragmentaire est une simple étape méthodologique.

Les différents caractères correspondent chez l'individu à un même milieu physiologique interne, ce qui entraîne que les caractères agressifs sont en fait légèrement sensibles, à l'effet de l'association. On doit finalement rechercher l'intégration des informations apportées par les différents caractères sous une forme globale dite « structuration morphologique ».

On peut, à ce niveau, se demander quelle est la distribution de cette « unité biologique reconstituée » dans la population et quel serait l'effet de l'association sur cette distribution. C'est un *problème qui reste posé pratiquement dans son intégralité* ; il est assez surprenant de constater que peu d'études ont été entreprises à ce sujet. Nous avons pu seulement constater, en étudiant séparément chaque caractère observé, que la diversité morphologique des individus semble correspondre à une adaptation de la population à la « contrainte » à laquelle elle se trouve soumise. Nous avons pu noter en particulier *l'existence parmi les individus d'une tendance à l'agrégation*, dans un cas de « contrainte inter-génotypique », *lorsque cette contrainte devient plus intense*. Le problème des rapports entre la variabilité d'un peuplement et l'effet de l'association reste donc posé et mérite beaucoup d'attention.

L'aspect le plus frappant de cette étude demeure cependant que *les interactions entre les effets des génotypes associés* et qui sont observées sur des caractères quantitatifs *restent de même nature dans différentes années, différents emplacements et surtout, dans différents milieux nutritifs artificiels*. Ces indications très sérieuses permettent de supposer, à titre d'hypothèse, que ce phénomène est conditionné par une base biologique stable caractéristique de chaque structure. Cependant, le matériel végétal utilisé ne permet pas de progresser davantage dans cette voie de recherche.

L'importance des caractères et leur « structuration » sont les caractéristiques d'une structure génotypique. On peut penser que les relations entre divers caractères sont à l'image des relations qui pourraient exister, dans le milieu interne général à l'individu, entre les potentialités génétiques proprement dites et la valeur quantitative observée pour chaque caractère.

On ne saurait donc exclure le fait que des gènes puissent agir directement dans ce phénomène et à des moments précis. Mais il paraît plus vraisemblable de penser que *c'est l'ensemble du condition-*

nement interne de l'individu, et pour des données environnementales précises, qu'il faudrait considérer dans la recherche d'un mécanisme de contrôle de ce phénomène.

Enfin, la nature factorielle des effets rend l'utilisation d'une *analyse biométrique* très intéressante, dans l'étude des interactions biologiques. Une telle analyse s'appuie essentiellement sur la décomposition de l'observation faite sur un caractère quantitatif selon les deux types d'effets principaux déjà décrits ; elle met en évidence des paramètres qui caractérisent la structure génotypique en association. L'intérêt de tels paramètres tels qu'ils ont été présentés dans cette étude est limité car, étant estimés selon le Modèle I d'Eisenhart, ils ne peuvent donner lieu à une généralisation. Cependant, les paramètres a_i et b_i apparaissent comme des caractéristiques moyennes des structures observées, dans différentes conditions. On sait en effet que ces paramètres peuvent avoir une valeur générale, quel que soit le milieu utilisé.

Dans l'essai du type factoriel où les structures C et S sont associées en caissettes dans trois milieux différents, et dont l'analyse de variance figure au Tableau XVII, nous avons décomposé l'effet de « présence » (cf. ce tableau) selon les deux aptitudes

= a_i = aptitude à l'agressivité

= b_i = aptitude à la « compétition »

nous avons alors obtenu pour le nombre de gousses, l'analyse de variance suivante à titre de complément de celle du Tableau XVII.

TABLEAU XXX

Sources de variation	d.d. l'	F calculé	F 0,05
Total == Effet de « présence »	3	32,13	3,49
Apt. à l'agressivité (a_i)	1	8,01	4,75
Apt. à la compétition (b_i)	1	2,55	4,75
Intéraction (a_i, b_i)	1	85,90	4,75
Erreur aléatoire	12		

Les deux structures ont des « aptitudes au rendement » qui s'équivalent mais elles diffèrent par leur aptitude à l'agressivité. L'interaction négative qui caractérise leur association (effets dépressifs réciproques) est mise ici en évidence et se trouve hautement significative. Or nous savons, d'après cette analyse et les résultats du Tableau XVII que ces aptitudes ne présentent aucune interaction statistique, ni avec le milieu, ni avec les blocs, ce qui souligne l'intérêt général de ces aptitudes, indépendamment de toute modification due au milieu environnemental.

Enfin, l'intérêt agronomique de tels résultats peut être considérable. Deux aspects nous semblent très intéressants.

En amélioration des plantes et particulièrement des plantes fourragères, la sélection utilise généralement dans un premier temps l'individu isolé. Les meilleures formules retenues sont par la suite utilisées en condition de contrainte.

On pourrait sans doute suggérer qu'une telle sélection tienne compte des diverses aptitudes à l'association du matériel observé et qu'un effort soit accompli pour la mise en évidence des caractéristiques nécessaires à une bonne performance en peuplement agronomique. Il y aurait alors lieu de rechercher :

- les caractères qui confèreraient à une population utile la meilleure adaptation.
- la diversité phénotypique la plus favorable.

En fait, sur le plan pratique, tout cela reste difficile à réaliser.

D'une part, la connaissance du matériel et de ses caractéristiques en matière d'association (caractères d'agressivité, aptitudes, etc...) demeure une tâche très délicate ; d'une part, on n'est pas sûr de pouvoir déterminer tous les caractères essentiels qui ont un rôle effectif. Il n'est pas d'ailleurs exclu de penser qu'il puisse y avoir intervention d'un ensemble de caractères du végétal pour une situation donnée (densité, milieu, etc...), les caractères n'étant pas obligatoirement les mêmes dans des situations différentes.

Le deuxième point est celui de l'utilisation des mélanges pour la recherche du meilleur rendement. Là également des précautions doivent être prises.

Chez la luzerne, sur les 28 mélanges de génotypes observés, un seul, celui de F et de H s'est avéré intéressant, tous les autres étant inférieurs aux mélanges théoriques. Il semble d'ailleurs que ce cas soit un cas de concurrence proprement dite et que ce serait surtout la hauteur qui remplirait un rôle d'agressivité dans cette association.

On peut établir une parallèle entre ce résultat et la *diversité qui existe et caractérise* les populations naturelles. On sait que la plupart des populations naturelles présentent souvent une meilleure adaptation et de meilleures performances que de nombreuses variétés sélectionnées, rendues plus homogènes. Certes nous n'avons observé qu'un seul mélange sur les 28 étudiés qui présente une performance supérieure aux valeurs attendues, *mais il serait très dangereux de conclure en considérant ce mélange bénéfique comme un cas rare, aberrant*. Il faudrait, avant de tirer de telles conclusions, laisser intervenir le facteur temps. En effet, pour la totalité de ces mélanges, nous n'avons considéré qu'un temps donné, limité. Il n'est pas exclu qu'à la longue, une modification du comportement du mélange puisse être observée.

Il apparaît donc que *la diversification d'une population* composée uniquement de la structure génotypique F est très favorable à la recherche de la meilleure performance qui se traduit sous la forme d'interactions avantageuses au niveau du mélange réel. Cependant, là également, on est obligé de prendre en considération la nature du caractère recherché pour le rendement. On sait que tous les caractères ne répondent pas par une interaction positive.

Enfin, nous avons essayé de réaliser des conditions environnementales aussi homogènes que possible. Les sources de variation fortuites ont été réduites à leur minimum (structuration en cellules de compétition homogènes, espacement régulier, calibrage des graines et mise en germination préalable, élimination des mauvaises herbes, apport d'eau etc....). Ce sont là des conditions qui sont loin d'être celles de la pratique agronomique. La généralisation des résultats mis en évidence exige donc de nombreuses précautions.

RESUME

ETUDE DES PHENOMENES D'INTERACTION BIOLOGIQUE ENTRE GENOTYPES EN ASSOCIATION ET INTERPRETATION BIOMETRIQUE

Dans le cas de très nombreuses espèces végétales utiles, les individus sont amenés à croître et produire en condition de peuplement dense. De ce fait, l'effet d'un individu sur un autre, placés tous les deux dans un champ d'action commun, implique des rapports dont les conséquences peuvent être de nature très variée, tant sur l'individu que sur l'ensemble de la population d'individus. On a très souvent identifié de tels rapports à une « compétition » pour les facteurs physiques du milieu. Cependant cette notion est en effet complexe et de nature diversifiée. Elle revêt dans beaucoup de cas, une importance agronomique considérable.

Le problème qui nous intéresse tout particulièrement est celui de la « compétition entre génotypes ». On essaiera de mettre en évidence et d'analyser l'ensemble des interférences biologiques qui peuvent affecter, du fait de tels rapports, les réponses quantitatives mesurables de l'individu. Le terme « génotype » est ici entendu au sens large du terme, c'est-à-dire une population de base génétique suffisamment étroite et génétiquement caractérisée.

1. ETUDE DES PROBLEMES POSES PAR L'ASSOCIATION DE POPULATION GENETIQUEMENT CARACTERISEES

Cette partie est une revue bibliographique de très nombreux faits scientifiques accomplis dans ce domaine. Nous y avons

RESUME

ETUDE DES PHENOMENES D'INTERACTION BIOLOGIQUE ENTRE GENOTYPES EN ASSOCIATION ET INTERPRETATION BIOMETRIQUE

Dans le cas de très nombreuses espèces végétales utiles, les individus sont amenés à croître et produire en condition de peuplement dense. De ce fait, l'effet d'un individu sur un autre, placés tous les deux dans un champ d'action commun, implique des rapports dont les conséquences peuvent être de nature très variée, tant sur l'individu que sur l'ensemble de la population d'individus. On a très souvent identifié de tels rapports à une « compétition » pour les facteurs physiques du milieu. Cependant cette notion est en effet complexe et de nature diversifiée. Elle revêt dans beaucoup de cas, une importance agronomique considérable.

Le problème qui nous intéresse tout particulièrement est celui de la « compétition entre génotypes ». On essaiera de mettre en évidence et d'analyser l'ensemble des interférences biologiques qui peuvent affecter, du fait de tels rapports, les réponses quantitatives mesurables de l'individu. Le terme « génotype » est ici entendu au sens large du terme, c'est-à-dire une population de base génétique suffisamment étroite et génétiquement caractérisée.

I. ETUDE DES PROBLEMES POSES PAR L'ASSOCIATION DE POPULATION GENETIQUEMENT CARACTERISEES

Cette partie est une revue bibliographique de très nombreux faits scientifiques accomplis dans ce domaine. Nous y avons

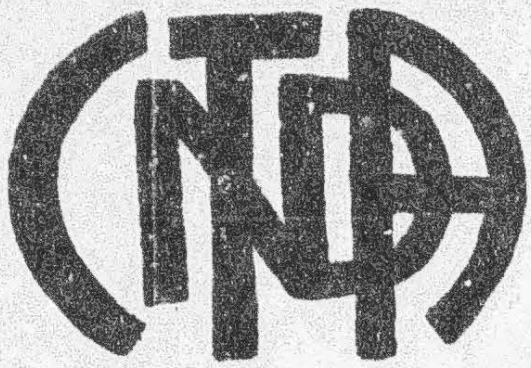
- 95 — NEYMAN, J. and al. (1956) - Struggle for existence : the Tribolium model ; Biological and statistical aspects. *Berkeley Symp. on Mathematical Statistics and Probability* vol. IV.
- 96 — ODUM, E.P. (1953) : *Fundamentals of ecology* Philadelphia Saunders,.
- 97 — OKA, H.I. (1960) Variation in competitive ability among rice varieties - *Japan J. Breeding*, 10 ; 61-68.
- 98 — PARK, T. and all. (1961) Genetic strains of Tribolium : their primary characteristics ; *Physiol. Zool.* 34 ; 62-80
- 99 — PAVLYCHENKO, T.K.
HARRINGTON J. B. (1934) : Competitive efficiencies of weeds and cereal crops. *Canad. J. Research* 10, 77-94 (cité par J.A. LEE, 1960).
- 100 — PIELOU, E.C. (1959) « The use of point to point distances in the study of the pattern of plant populations » *J. Ecology*, 47, 607-613.
- 101 — PIELOU, E.C. (1962) The use of Plant to neighbour distances for the detection of competition *Journal of Ecology* 50, 357-367.
- 102 — ROY, S.K. (1960) Interaction between rice varieties *J. Genet.* 57-253.
- 103 — ROY, S.K. (1964) Inter-varietal competition ; *Tenth Intern. Bot. Congr.*, Edimburg.
- 104 — SAKAI, K.I. GOTOH, K. (1955) Studies on competition in plants. IV Competitive ability of F1 hybrids in barley *J. Héredité* 46 ; 139-143.
- 105 — SAKAI, K.I. IYAMA, S. (1958) Effect of soil fertility on competitive ability in Upland rice varieties *Ann. Rep. Nat. Inst. Génét. Japan*, 9.
- 106 — SAKAI, K.I. IYAMA, S. (1964) Studies on Competition in plants and animals XI Density response and competitive ability in barley (cité par SAKAI 1965).
- 107 — SAKAI, K.I. OKA H. (1957), Competitive ability of barley varieties at various fertility levels of the soil. *Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. Jap.* (7) 68-0.
- 108 — SAKAI, K.I. SUZUKI, Y. (1954) Studies on Competition in plants : III Competition and spacing in one dimension. *Jap. J. Genet.* 29, 197-201.
- 109 — SAKAI, K.I. (1951) On variance due to competition between plants of different types in plant populations. *Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. Japan* (1) 41-43.
- 110 — SAKAI, K.I. (1953) : Studies on competition in plant I - Analysis of the competition variance in mixed plant populations. *Jap. J. Bot.* 14 G 161-168.

- 111 — SAKAI, K.I. (1955) Competition in plants and its relation to selection. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20, 137-157.
- 112 — SAKAI, K.I. (1961) Competitive ability in plants : its inheritance and some related problems. *Symp. Soc. exper. Biol.* 15, 245-263.
- 113 — SAKAI, K.I. (1964) Fitness under the stress of intergenotypic competition. Edimburg. Tenth, Intern. Bot. Congr.,
- 114 — SAKAI, K.I. (1955) Contributions to the problem of species colonization from the viewpoint of competition and migration ; in *the genetics of colonizing species*, Academic Press.
- 115 — SAKAI, K.I. (1966) — Communication personnelle.
- 116 — SCHEFFE, H. (1958) Experiments with mixtures. *J.R. Statistical Soc. B* — 20, 344-60.
- 117 — SCHEFFE, H. (1963) The simplex-centroid design for experiments with mixtures. *J.R. Statist. Soc. i. B.* 25, 235-63.
- 118 — SHRIKANDE, V.J. (1957) Some considerations in designing experiments on coconut trees. *J. Indian Soc. Agric. Sté.* 1, 82-88.
- 119 — SHINOZAKI, K. KIRA T. (1956) — Intraspecific competition among higher plants VII — Logistic theory of the C-D effect. *J. Inst., in Polytech. Osaka City Univ.* D7, 35-72.
- 120 — SIMON, H.A. (1955) On a class of skew distribution functions. *Biometrika*, 42, 425-440.
- 121 — SIMMONDS, N.W. (1962) Variability in crop plants, its use and conservation *Biol. Rev.* 37, 442-65.
- 122 — SINGH, K.D. (1967) — Complete variances and covariances in plant populations III—Monte-Carlo experiments on the influence of competition between genotypes on the prediction of the result of selection (Texte en allemand, résumé en anglais) *Z. Pflanzenzücht.* 57, (3), 13-253.
- 123 — SMITH, H.F. (1938) An empirical law describing heterogeneity in the yield of agricultural crops. *J. Agr. Sci.* 28, 1-23.
- 124 — SNAYDON, R.W. (1962-a) Micro-distribution of *Trifolium repens* L. and its relation to soil factors *J. Ecol.* 50, 133-143.
- 125 — SNAYDON, R.W. (1962-b) The growth and competitive ability of contrasting natural population of *Trifolium repens* L. on calcareous and acid soils. *J. Ecology* 50 ; 47-57.

SUITE EN

F

4



MICROFICHE N°

00060

République Tunisienne

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

CENTRE NATIONAL DE

DOCUMENTATION AGRICOLE

TUNIS

الجمهورية التونسية
وزارة الزراعة

المركز القومي
للتوثيق الزراعي
تونس

F

4

- 126 — STERN, K. (1965) — Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. I. Ein Modell für Konkurrenz zwischen Genotypen. *Silvae Genetica*, 14, 87-90.
- 127 — SUNESON, C.A. (1949) — Survival of four barley varieties in a mixture — *Agron. J.* 41, 459-461.
- 128 — SUNESON, C.A., WIEBE, C.A. (1942) — Survival of barley and wheat varieties in mixtures *J. Americ. Soci. Agrono.* 34 : 1052-1056.
- 129 — TEISSIER, G. (1964) Cours de génétique quantitative à la Faculté des Sciences de Paris (non publié).
- 130 — TOPHAM, P. (1966) Diallel analysis involving maternal and maternal interaction effects ; *Heredity*, 21, (4) : 665-674.
- 131 — VALDEYRON, G. (1961) — *Genétique et amélioration des plantes*, Paris J.B. BAILLERES et Fils.
- 132 — WILLIAMS, E.J. (1963) — The analysis of competition experiments *Austr. J. Biol. Sci.* 15, 509-525.
- 133 — YATES, F. (1947) — Analysis of data from all possible reciprocal crosses between a set of parental lines. *Heredity*, 1, 287-301.
- 134 — YATES, F. ZACOPANAY I. (1935) : The estimation of the efficiency of sampling, with special reference to sampling for yield in cereal experiments *J. Agri. Sci.* 25, 545-77.
- 135 — YAMADA, T. (1953) — Studies on the occurrence and mechanism of non-genetic variation due to interplant competition — *Jap. J. Breed.* 3, 17-22.
- 136 — YAMADA, T. (1955) Experimental and mathematical studies on the bias of quantitative characters and the change of their distribution in a population due to interplant competition. *Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. Jap.* G 11, 249-329.
- 137 — YAMADA T. HORIUCHI S. (1953) — Studies on the occurrence and mechanism of non-genetic variation due to competition among different types of plant II, *Jap. J. Breed.* 3, 9-16.
- 138 — YAMADA, T. HORIUCHI S. (1953) — Studies on the occurrence and mechanism of non-genetic variation due to competition among different types of plants. IV — *Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. Jap.* G 7, 77-87.
- 139 — YAMADA, T. HORIUCHI, S. (1954) — Studies on the occurrence and mechanism of non-genetic variation due to competition among different types of plants VI — *Jap. J. Breed.* 4, 3-8.
- 140 — YAMADA, T., HORIUCHI, S. (1960) — On the bias of quantitative characters and the change of their distribution in a population due to interplant competition. 8th international. *Grassland Cong.*, 297-301

FIN

203

VUES