

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

**THÈSE**

présentée à l'École polytechnique fédérale, Zurich  
pour l'obtention du grade de docteur ès sciences techniques

par

**Jean-Marc Besson**

Ing. agr. dipl. EPF

né le 5 février 1939

d'Engollon (canton de Neuchâtel)

Acceptée sur proposition  
du professeur D<sup>r</sup> R. Koblet, rapporteur  
du privat-docent D<sup>r</sup> J. Nösberger, corapporteur

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

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

## 5 Résumé

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

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

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

Les principaux résultats sont les suivants:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Zusammenfassung

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

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

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

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

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

Die wichtigsten Ergebnisse sind:

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

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

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

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

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

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

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

Knau gras > Löwenzahn > Hahnenfuss > Wiesenkerbel > Rotklee

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

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

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

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

«3 × »: Hahnenfuss > Knau gras > Rotklee > Wiesenkerbel  
 «6 × »: Hahnenfuss > Rotklee ≥ Knau gras > Wiesenkerbel

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

### Summary

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

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

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

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

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

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

The results can be summarized as follows:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

<i>Dactylis</i>	"3 ×" > "6 ×"	(Read: The observed relationships were for
<i>Trifolium</i>	"6 ×" > "3 ×"	<i>Dactylis</i> more numerous and/or closer with
<i>Anthriscus</i>	"6 ×" > "3 ×"	"3 ×" than with "6 ×", etc.)
<i>Ranunculus</i>	"3 ×" > "6 ×"	
<i>Taraxacum</i>	"3 ×" ≈ "6 ×"	

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

"3 ×": *Ranunculus* > *Dactylis* > *Trifolium* > *Anthriscus*

"6 ×": *Ranunculus* > *Trifolium* ≥ *Dactylis* > *Anthriscus*

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

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