

Les phénomènes de compétition et d'interaction dans les sociétés végétales

Autor(en): **Miège, Jacques**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **15 (1970-1974)**

Heft 1

PDF erstellt am: **29.06.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-258950>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Les phénomènes de compétition et d'interaction dans les sociétés végétales

PAR

JACQUES MIÈGE

Professeur à l'Université de Genève

I. INTRODUCTION

Il est une constatation banale que chacun de nous peut faire en voyageant : celle de la distribution particulière des plantes. Il n'est pas besoin de se déplacer loin, quelques kilomètres, quelques mètres parfois, suffisent pour s'en rendre compte. Les auréoles de végétation autour d'un marécage ou d'un étang peuvent nous en convaincre rapidement et tout aussi bien le passage de la forêt à une prairie.

Mais vite viendra s'ajouter une autre constatation, c'est qu'une espèce vit rarement seule ; sa présence en un lieu entraîne pratiquement toujours celle d'un lot d'autres végétaux.

Une étude plus approfondie nous fera remarquer que, dans une station donnée, habitent des espèces dont la plupart se retrouveront dans des sites analogues. Aussi, pour un botaniste, l'évocation du nom d'une plante le conduira à imaginer, à voir, tout un cortège d'espèces qui vivent en commun avec elle. La cistaie évoque le *Cistus monspeliensis*, mais aussi *Cistus salviifolius*, *Lavandula stoechas*, *Calycotome spinosa*... Une combe à neige où se rencontre le saule pygmée, *Salix herbacea* (*Salicetum herbaceae*), contient en outre *Soldanella alpina*, *Alchemilla pentaphylla*, *Veronica alpina*, *Sibbaldia procumbens*...

Ces végétaux ne sont pas répartis au hasard ; ils sont réunis là où seulement se trouvera une combinaison de facteurs bien définis, là où se réaliseront les conditions favorables répondant à leurs exigences. La constitution génétique des populations locales qui les composent conditionnera leur faculté d'adaptation et leur amplitude écologique.

La comparaison d'un ensemble de relevés très semblables conduira à établir des associations végétales qui seront définies par leurs espèces les plus caractéristiques. L'étude de ces groupements végétaux, de ces associations, constitue une science particulière : la *phytosociologie*, autrement dit la sociologie végétale principalement basée sur des notions floristiques en liaison avec la connaissance de l'habitat.

II. DÉFINITION ET CARACTÉRISTIQUES DES SOCIÉTÉS VÉGÉTALES

Il vient à l'esprit de rapprocher cette sociologie végétale d'autres types de sociologies animale ou humaine. Ce rapprochement est-il permis ? Ces sociologies ont-elles les mêmes méthodes ? Si des différences s'imposent, n'obéissent-elles pas néanmoins à des lois générales communes ou voisines ?

D'après S. C. HARET, « une société humaine est une réunion d'individus soumis d'un côté à leurs réactions réciproques et d'autre part à des actions extérieures. L'individu est l'élément constitutif du corps social car il est indivisible ». Une autre définition souligne qu'il s'agit « d'une réunion d'hommes ou d'animaux vivant sous des lois communes en groupes organisés ». La sociologie, selon LITTRÉ, est « la science du développement et de la constitution des sociétés humaines ».

Une société végétale répond-elle à quelques-uns de ces critères ? Telle qu'elle est habituellement envisagée par les botanistes, elle se distingue des sociétés humaines ou animales car elle est considérée, non comme un groupement structuré d'individus appartenant à la même espèce, mais comme un ensemble d'individus relevant de plusieurs espèces différentes. Il s'agit donc de biocénoses hétérogènes dans lesquelles deux niveaux sont à considérer : les populations et les communautés.

1° Les populations relèvent d'un même taxon spécifique. Elles sont caractérisées par un faisceau de traits génétiques, morphologiques, biologiques, par ex. les possibilités de grégarisme, de sociabilité, les capacités de dissémination, les taux de fécondité, la rapidité de croissance, etc.

2° Les communautés sont des groupements plus ou moins complexes comportant un nombre plus ou moins élevé d'espèces.

Une image nous fera mieux saisir la différence. Dans un alpage, nous pouvons étudier la société formée par l'ensemble des bergers (population) mais aussi celle englobant bergers et troupeaux (communauté). Il est certain que les traits sociaux résultant de la dépendance de l'homme, eu égard à ses bêtes, seront primordiaux. Peut-on alors parler de société homo-bovine ou homo-ovine ?

En règle générale, les agronomes envisagent les groupements homogènes et les phytosociologues les groupements hétérogènes. Les uns et les autres de ces groupes sont régis par des lois dont on commence à connaître les modalités.

Les communautés végétales sont structurées et soumises à des règles qui résultent justement des effets de groupe. Ce ne sont pas de simples rassemblements d'individus. Elles sont plus que cela. Je ne suis pas de l'avis de TINBERGEN, auteur d'un ouvrage sur la vie sociale des animaux. Il juge que la sociologie animale diffère fondamentalement de celle des plantes sous prétexte que celle-ci ne cherche pas à déterminer quelles sont les influences mutuelles des végétaux

assemblés ni leur attirance pour un même agent extérieur. Cette appréciation me paraît erronée et nous aurons l'occasion de le constater.

Il me semble qu'il est une éthologie végétale comme il en est une animale. Elle en sera différente par son essence mais cela ne signifie point son inexistence.

* * *

Dans la formation d'une communauté végétale, l'action du milieu est souvent prépondérante. Les espèces possédant des exigences globales semblables ou voisines se réuniront. Mais dans le détail, les besoins ne sont pas identiques. Les racines n'exploitent pas les mêmes horizons du profil pédologique : l'une s'attarde dans une légère dépression, l'autre s'installe sur une minuscule butte, là où le sol est à peine plus humide ou plus sec, plus argileux ou sableux. De tels comportements sont mis à profit par les paysans des régions tropicales qui, dans leurs cultures associées, ne placent pas n'importe comment les divers éléments de leur lougan.

Mais une société ou une communauté, fussent-elles végétales, impliquent l'existence de relations entre leurs membres. C'est sans doute un des chapitres les plus exaltants de la biologie végétale que celui qui a trait à leur étude. Ces relations, variées et complexes, nous les trouvons à tous les niveaux de la hiérarchie : entre microorganismes, entre microorganismes et plantes supérieures, entre plantes supérieures. Comme dans toute société il s'y découvre, et nous employons à dessein un langage anthropomorphique, des amitiés, des sympathies, des antagonismes, des haines et aussi de l'indifférence. Il se rencontre des agressions manifestes aboutissant parfois à la suppression complète de l'attaqué. Sans en arriver toujours à des solutions aussi extrêmes, il est des exemples d'exploitation éhontée. Ces cas relèvent du parasitisme et nous n'en parlerons pas.

Il est d'autres aspects moins frappants de la lutte pour la vie. Souvent délicats à mettre en évidence ils sont d'un intérêt scientifique majeur et peuvent avoir des retentissements pratiques importants.

La proximité de certaines espèces peut être funeste et insupportable à d'autres ; quelques-unes se tolèrent. Quelquefois même, une espèce s'exclut, autodestruction qui ressemble fort à un suicide. D'autres fois s'observent des rapports de bon voisinage, une entraide plus ou moins accusée. Certaines symbioses correspondent à des unions si intimes qu'elles sont indissociables. Il suffit de rappeler ce que sont les lichens longtemps jugés comme des entités, ou encore, le *Glaucozystis nostochinearum*, association entre une Chlorococcale apoplastidiée et des Cyanophycées. Ces cyanelles, très proches des Cyanophycées libres, n'ont pas de paroi cellulaire et jouent, dans la cellule qui les abrite, le rôle de chloroplastes.

Ces relations sociales, expérimentalement vérifiées, sont si nombreuses qu'il est impossible, en un temps restreint, d'en évoquer ne serait-ce que les principaux types. Nous nous attacherons aux rapports entre plantes supérieures

et à leurs conséquences sur la composition des communautés. Ils peuvent se classer, grosso modo, en trois catégories principales :

- 1° phénomènes de compétition ;
- 2° phénomènes de coopération et de symbiose ;
- 3° phénomènes d'antagonisme et d'antibiose.

III. COMPÉTITION

G. LEMÉE la définit comme « la concurrence qui s'établit entre plusieurs organismes pour une même source d'énergie et de matière lorsque la demande dépasse les disponibilités ». Pour C. H. MULLER, « elle englobe les processus par lesquels, dans un habitat donné, une plante réduit un facteur au détriment d'une autre plante ».

Cette compétition peut être inter ou intraspécifique.

Dans la nature, il est rare de rencontrer des *formations monophytiques*. Les peuplements pauvres en espèces sont généralement déterminés par des conditions spéciales, souvent drastiques, du milieu. Plus communément, les formations monospécifiques correspondent aux cultures ; elles sont alors maintenues artificiellement par l'homme surtout depuis l'emploi des herbicides. Dans ce cas, les données concernant les interactions entre membres d'une même population sont importantes et conduisent à rechercher les meilleures conditions de production. Il est reconnu, en effet, que plus les besoins de deux organismes sont similaires plus intense sera la contestation. Par conséquent les compétitions intraspécifiques sont ordinairement plus aiguës, plus vigoureuses que les interspécifiques. Elles sont d'autant plus actives également qu'un élément du milieu devient plus insuffisant. Il joue alors le rôle de facteur limitant.

L'eau, qu'elle soit en quantité sous-optimale ou supra-optimale, intervient puissamment. Son abondance ou sa rareté, suivant les années, peuvent expliquer les changements floristiques profonds observés dans les zones sahéliennes d'Afrique noire. Dans ces régions, la pluviométrie peut varier du simple au quintuple, s'étaler sur des périodes plus ou moins longues, intervenir à des époques plus ou moins favorables pour le développement des plantes. La composition des associations, dans lesquelles les thérophytes dominent, variera parallèlement au point que des botanistes, traversant ces contrées à quelques années de distance, pourront trouver en un même lieu géographique des groupements complètement remaniés. Les changements sont quelquefois plus subtils et, dans les populations, des différences minimales dans la nature des écotypes déterminent l'issue de la compétition.

La compétition peut s'établir vis-à-vis d'un *élément nutritif* déterminé. Elle explique que des espèces sont confinées à des sites stricts alors qu'elles pourraient avoir des aires de répartition plus étendues. C'est ainsi que des représentants des flores de péridotite, du nickel ou de serpentines, jugés comme typiques de ces terrains, ne le sont que parce qu'ailleurs leurs concurrents n'autorisent pas leur installation. De nombreux exemples seraient à citer.

La compétition pour la *lumière* est décisive. Les héliophiles s'installent d'abord, puis elles succombent et sont remplacées par des espèces de semi-ombre, puis par des sciaphiles complètes. Il y a là un mécanisme efficace d'évolution de l'association. Une illustration révélatrice de ce processus est fournie par une culture mixte de *Panicum virgatum* et d'*Oenanthe biennis*. Celle-ci, grâce à une croissance plus rapide, supplante la graminée qui manque de lumière. La deuxième année l'oenanthe meurt et le panicum fait un retour triomphal prenant possession du champ et interdisant l'installation de l'oenanthe. Un aléa supprimant ou déprimant la graminée permettra aux graines dormantes de l'ombellifère, libérées du veto graminéen, de germer.

La stratification si remarquable des forêts ouest africaines sempervirentes tient aux exigences différentes des espèces qui peuplent les divers niveaux de végétation, depuis la couche muscinale jusqu'à la voûte. Le couvert tempère la chaleur, fait écran à la lumière et modère la violence des averses. D'autres espèces ne s'implantent que sur les lisières ; la cicatrisation n'est pas le fait de n'importe quelle plante.

Lorsque les masses végétales sont denses et luxuriantes, la photosynthèse est active et les *teneurs en CO²* peuvent devenir insuffisantes. Il en est de même pour l'*oxygène* dans les sols asphyxiques où les racines se combattent ; les espèces à pneumatophores seront alors favorisées.

La pression de compétition se manifeste de nombreuses autres manières. En général, les plantes dominées ont une croissance affaiblie. JACQUARD cite l'exemple de *Lilium perenne* compétiteur efficace vis-à-vis du *Phalaris tuberosa*, grâce à sa vitesse de tallage, cependant cette dernière espèce réfrène, quoique modérément, la formation des chaumes de sa concurrente.

L'aire géographique des espèces peut être entièrement bouleversée par les *contraintes biologiques*.

Un exemple remarquable, maintes fois cité, est celui des *Spartina* dont je rappellerai brièvement l'histoire peu édifiante. *Sp. maritima* ($2n = 56$) est indigène sur les rivages marins d'Europe. Au siècle dernier *S. alterniflora* ($2n = 70$) fut introduit d'Amérique du Nord. Les deux espèces s'hybridèrent et donnèrent un allopolyploïde fertile, *Sp. townsendii* ($2n = 126$). L'enfant, promu au rang de nouvelle espèce, colonise maintenant les habitats européens de ses parents et, indigne, les en chasse.

Dans les phénomènes de compétition, une action majeure est exercée par la *densité de végétation*. Pour en apprécier le retentissement, diverses méthodes sont utilisées soit sur le terrain, en parcelles d'essais, soit en cases expérimentales ; les conditions d'offre sont identiques à l'exclusion d'un facteur : par exemple, nombre d'individus par unité de surface, distance des individus, etc. Mais, comme le souligne JACQUARD dans un récent mémoire, les données concernant les relations sociales sont *essentiellement relatives*, ce n'est qu'après un examen du rapport des performances en association à celles en culture pure que la nature de la situation peut être établie. Ce rapport constitue un indice d'action biologique dont les mesures sont supérieures ou inférieures à 1.

Dans des études sur la luzerne, CHALBI a ainsi calculé les réactions de diverses lignées.

Dans la nature, la pression de compétition aboutira à un équilibre qui autorise une couverture plus ou moins continue. Quand les conditions sont sévères, par exemple dans les régions arides ou subarides, les parties aériennes ne sont plus jointives et la végétation est dite ouverte.

Mais la réussite de l'implantation, du maintien, de l'expansion dépend des *qualités propres des individus* : rythme de leur développement et de leur croissance, facultés de reproduction végétative et sexuée, durée des stades critiques de leur développement, capacité de mise en réserves durant les périodes hostiles, etc., donc à leurs caractères biologiques et physiologiques. Dans des essais menés à Dakar, en utilisant des arrosages s'échelonnant entre 10 et 150 mm, j'ai observé que les espèces et les individus qui se maintenaient et arrivaient à boucler leur cycle étaient ceux qui avaient développé leur système racinaire en un minimum de temps. Des plantules à deux cotylédons, dont la partie épigée ne mesurait qu'un ou deux centimètres, présentaient des racines de 10-12 cm ou davantage. Celles-ci avaient le plus de chance d'atteindre le stade adulte. Les exemplaires les plus combattifs, ceux qui sont les mieux adaptés à une situation particulière, demeurent et excluent les autres. L'évolution du peuplement aboutit à ce que l'effectif d'une population tend à se stabiliser à un niveau plancher. Les communautés demeurent en équilibre, deviennent climaciques, au moins tant que les conditions demeurent très semblables.

Cependant, d'autres facteurs commandent les peuplements. Mais il est difficile fréquemment de dire ce qui relève de la compétition ou de ces facteurs.

IV. RELATIONS SOCIALES

Nous avons examiné jusqu'ici le problème des conséquences des demandes d'une ou de plusieurs espèces vis-à-vis d'un ou de plusieurs facteurs limites. Les protagonistes s'ignoraient. Mais nous savons que le problème est plus complexe et que des interactions existent.

Faisons appel à une image quelque peu triviale mais démonstrative. Autour d'une table se trouvent dix affamés ; la règle du jeu veut qu'ils mangent mais sans se gêner ni s'adresser la parole. Celui qui a la plus grosse cuillère, a le bras le plus long et qui est plus glouton mangera davantage. Il le fera au détriment des convives qui ne peuvent atteindre la soupière ou qui sont lents dans leurs mouvements. Mais l'un d'entre eux peut trouver une parade. S'il aime les plats salés ou pimentés il versera une grosse quantité de ces condiments qui empêchera ses voisins de se nourrir. Il peut aussi réclamer à l'un d'entre eux, qui s'empresse de répondre, un mets. Il y a donc eu d'autres types d'intervention. Chez les plantes, cela se traduit par la production et la libération de produits inhibiteurs ou stimulants. Ces influences, nuisibles ou bénéfiques, ont des implications multiples tant en ce qui concerne l'équilibre, l'évolution, la transformation des communautés végétales, leur remplacement par de nou-

velles associations qu'au point de vue agronomique. Devinées et déduites empiriquement, ces influences ont conduit à la mise au point de pratiques agricoles courantes : rotations de culture, assolements, associations culturales, emploi du feu, jachères, etc.

* * *

L'un des premiers à soupçonner ces actions fut DE CANDOLLE, génial pionnier, qui dès 1832, pensa que les exsudats radiculaires agissaient sur la croissance d'autres plantes. DE SAUSSURE, quant à lui, avait eu l'idée (1804) que les litières jouaient un rôle non négligeable. Cependant, les recherches ne prirent un vrai départ qu'au début de ce siècle avec les travaux de PICKERING (1917) puis une grande extension depuis MOLISCH (1937). C'est lui qui créa le terme allélopathie pour toutes les actions à distance, G. BERTRAND utilisant celui de télétoxie. Depuis, de nombreux laboratoires se sont penchés sur ces questions. L. GUYOT à Grignon, DELEUIL à Marseille ont rassemblé d'abondants et étonnants résultats.

Les appellations *télétoxie*, *allélopathie* ne sont qu'en partie justifiées ; les actions ne sont pas obligatoirement préjudiciables. Il serait préférable de parler, comme le propose WHITTAKER, d'*éléments allélochimiques*, un agent pouvant être dans un contexte favorable, dans d'autres défavorable.

Les recherches sont de nos jours facilitées grâce aux techniques modernes de radioisotopie qui permettent de suivre les migrations et le devenir de divers composés, grâce aussi à l'emploi de la photométrie de flamme, aux différents types de chromatographie, à la réalisation de bioessais.

Les questions se posent en foule : quelle est la nature et la quantité des substances libérées, dans quelles conditions sont-elles émises ? Quels sont leurs lieux de formation et de libération dans la plante ? A quelle distance les produits agissent-ils ? Combien de temps demeurent-ils efficaces ? Quels sont les mécanismes physiologiques impliqués ? etc. Bien des réponses ont été fournies mais il reste de nombreux points obscurs à élucider.

Tout d'abord, la libération des substances actives suit plusieurs voies que TUKEY résume ainsi :

- 1° chute de feuilles, branches... qui forment sur le sol des litières qui en se décomposant fournissent des produits actifs ;
- 2° émission de substances volatiles ;
- 3° exsudats de métabolites à partir des racines ;
- 4° lixiviation des feuilles sous l'action de la pluie, de la rosée...

Litières

Le matériel végétal qui choit sur le sol se transforme sous l'action du climat, des termites, des petits animaux et des microorganismes du sol. Les produits qui résultent de la décomposition sont plus ou moins phytotoxiques. Les quantités de litière varient considérablement suivant les types de végétation,

étant surtout importantes dans les formations ligneuses caducifoliées. DOMMERMUES chiffre les quantités de substrat énergétique qui retournent au sol à 0,5-2 t de carbone par ha pour les forêts tempérées froides, à 2-8 t pour les forêts tropicales humides. La microflore tellurique ainsi que les plantes supérieures bénéficient de cette manne souvent vite réinvestie. Elle comprend des macro-éléments, des vitamines, des substances de croissance. Mais les litières libèrent aussi des composés toxiques qui font fléchir la croissance, restreignent les taux de fécondité et apportent même la mort aux plantes environnantes.

Les litières modifient le pH du sol. Le cas des forêts de teck est, à cet égard, typique. Le pH des horizons de surface des profils augmente par concentration d'éléments basiques puisés en profondeur. Plus communément, la végétation acidifie le sol ; ainsi en est-il dans nos régions, sous les forêts de conifères. La transformation d'un boisement de feuillus en boisement de résineux perturbe l'équilibre biologique du sol.

Volatilisation de produits

Les exemples pourraient être multipliés. Nous citerons celui étudié par C. H. MULLER dans le Sud californien. Les communautés à *Salvia leucophylla*, *Artemisia californica* et autres buissons aromatiques, en « se volatilissant », empêchent l'établissement des plantules d'autres espèces. Le dépérissement des vieux peuplements de *Salvia leucophylla* provient, semble-t-il d'une auto-intoxication provoquée par ses produits excrétés.

D'autres produits volatils sont connus. L'éthylène est un des plus courants et des plus actifs. Les noyers émettent de la *juglone* qui appauvrit et intoxique la végétation alentour, ce qui explique leur mauvaise réputation.

Lessivage foliaire

Les pluies jouent un rôle majeur, surtout s'il s'agit de précipitations longues, la durée ayant plus d'importance que la quantité. Les matériaux de lixiviation sont d'une étonnante variété. Ils englobent des acides aminés, des acides organiques, des sucres (pentoses, hexoses, polysaccharides), des sels minéraux (macroéléments tels que N,P,K et oligoéléments : Zn, Cu, Fe...) Il faut ajouter à cette liste impressionnante des substances de croissance : gibbérellines, auxines et composés de constitution chimique encore inconnue.

Quelques exemples feront ressortir l'importance de ces produits. Les pertes en hydrates de carbone dans un verger de pommiers atteignent (DALBRO) environ 900 kg par ha et par an. L'on conçoit les répercussions de cette masse de produits sur le tapis végétal qui se trouve au-dessous.

Les eaux de lessivage foliaire du *Chrysanthemum morifolium* contiennent des proportions non négligeables de gibbérellines, variables toutefois avec le stade de développement, l'intensité de croissance, les conditions physiologiques des plantes en jeu. Les gibbérellines émises en jours longs (période végétative) diffèrent de celles produites en jours courts (induction florale). L'action

des produits libérés change elle-même avec leurs concentrations et la nature des plantes alentour. Les gibbérellines de chrysanthèmes stimulent la germination des graines de laitue mais inhibent celles de *Rumex obtusifolius*. Les auxines agissent d'une manière analogue. Des résultats similaires ont été obtenus avec *Euphorbia pulcherrima*, *Salvia splendens*, *Zea mays*, etc. L'on peut penser aux implications qu'auront des phénomènes de cette nature sur la composition et l'évolution des communautés végétales, surtout dans les régions de grande sylvie à pluviométrie abondante.

Des adaptations existent qui atténuent les effets néfastes de ces lessivages intenses : développement de longs acumens, diminution de la mouillabilité foliaire et aussi réabsorption des produits lessivés qui entrent ainsi rapidement dans le cycle. MECLENBURG et TUKEY, en utilisant des radioisotopes, ont démontré le rôle allélochimique de composés qui passent d'une plante à l'autre. Expérimentalement, une génération complète de haricots (*Phaseolus vulgaris*) a été entretenue uniquement avec l'eau de lavage de *Cucurbita pepo*.

Des éléments peu mobiles (calcium par ex.) à l'intérieur du corps végétal ont ainsi la possibilité d'être réutilisés et des carences sont évitées par ce biais.

Le développement du tapis de mousses ou d'hépatiques dans les bois, celui de certaines graminées sous les arbres, résultent de ces actions. Dans les forêts exotiques, les épiphytes sont entretenus grâce aux eaux de lessivage provenant des frondaisons. Ceci a été vérifié avec le ^{32}P . La réutilisation des métabolites par l'écosystème a, comme on peut s'en douter, de grandes conséquences sur la composition et la survie des associations. Les géants de la forêt vont recueillir au loin, par l'intermédiaire de leur puissant système racinaire, les éléments nécessaires. C'est un véritable drainage de fertilisants qui assure la concentration d'éléments qui n'existent parfois qu'à l'état de traces dans les sols prospectés par les plantes. Ces mêmes processus ont une importance agronomique considérable et peuvent expliquer, conjointement avec l'exsudation racinaire, des phénomènes encore mystérieux comme ceux de la fatigue des terres.

Exsudations radiculaires

Ici aussi, l'éventail de produits exsudés est extrêmement large. Le tableau établi par ROVIRA pour *Triticum aestivum* est à cet égard suggestif. Il comprend une dizaine de sucres, 17 acides aminés, 10 acides organiques, des nucléotides, des flavones, des enzymes. Ce relevé est à compléter ou à modifier s'agissant d'autres espèces. La flouve (*Anthoxanthum odoratum*), par exemple, libère de la coumarine qui, en s'accumulant dans le sol, le rend impropre à toute culture sauf si elle est dégradée par des microorganismes. La coumarine est, en effet, un sévère inhibiteur de la croissance végétale.

La mise en évidence, de même que l'étude, de l'exsudation est délicate et difficile. Les recherches sont faites ordinairement en cultures sur sable ou en solution. Les conditions d'observation sont donc assez artificielles. Divers savants ont mis au point, avec succès, des sols synthétiques assez proches des

sols naturels. Ces essais ont permis de déterminer approximativement la nature et les quantités des substances produites. Elles sont souvent très faibles et même non décelables par les moyens physico-chimiques.

RIVIÈRE a établi qu'un plant de blé produisait en solution nutritive : 13 mg d'acide acétique, 3,5 mg d'acide propionique, 2 mg d'acide butyrique, 1,5 mg d'acide valérique au cours du tallage. Diverses substances sont émises en si minimes quantités qu'elles ne sont révélées que par des *procédés biologiques* : éclosion de kystes de nématodes, germination de spores de champignons du sol ou pathogènes, organismes ultrasensibles. Les caractéristiques chimiques des facteurs actifs deviennent impossibles à établir.

De nombreux facteurs agissent sur la libération des exsudats. Nous n'en citerons que quelques-uns : nature de l'espèce productrice, âge de la plante, nutrition et métabolisme du végétal, température, lumière, qualité du sol, humidité des horizons explorés par les racines, microorganismes, antibiotiques (généralement favorables aux exsudats), intégrité des racines. Nous ne considérerons pas le lieu ni les mécanismes d'exsudation. Par contre nous examinerons l'influence des exsudats sur certaines espèces ou sur les communautés, actions qui expliquent les modifications profondes subies par la végétation.

Exemples d'intervention

Les plantules de betterave font preuve d'ostracisme ; elles inhibent la germination d'une foule de graines : lentille, lin, ail, mélampyre. Le seigle s'oppose lui aussi à la levée de plusieurs mauvaises herbes, ce qui explique la raison des cultures de méteil (seigle/froment). Le blé, lui, ne germe pas si on le mélange avec des graines de *Viola*.

Semées en présence de *Lactuca virosa*, 10 % seulement des semences de *Thlaspi perfoliatum* lèvent, ce pourcentage tombe à 3 % si elles ont affaire à *L. perennis*, aucune germination n'a lieu au contact de *L. saligna*, *Asperula cynanchica*, *Origanum vulgare*, etc. ; les feuilles fraîches du hêtre contiennent un principe nocif pour l'épicéa mais il disparaît au cours de leur dessiccation ce qui permet à la pessière de s'établir sous la hêtraie. Les racines de luzerne libèrent des saponines qui retardent la croissance du coton mais non celle du blé.

Beaucoup de plantes parasites sont liées aux principes chimiotropiques synthétisés par leurs hôtes. Le *Striga hermonthica* ne germe qu'en présence de sorghos. L'orobanche de la fève ne lève (CHABROLIN) que si elle est arrosée avec un extrait aqueux de plantules d'astragales. L'*Orobanche hederæ* exige la présence de lierre à une distance inférieure à 16 mm (PRIVAT).

D'autres plantes s'auto-intoxiquent. La gayule (*Parthenium argentatum*) forme de l'acide transcinnamique, hautement toxique pour ses racines mais sans effet sur celles d'autres espèces. Un cas exemplaire également est celui du *Hieracium pilosella* étudié par L. GUYOT. La piloselle, particulièrement asociale, empêche la germination et entrave la croissance d'une quantité de végétaux. Le tapis herbacé d'une prairie est modifié par l'élimination à distance

des concurrents de la composée. Sa frénésie destructrice finit par se retourner contre elle-même.

Des cas d'auto-toxicité sont connus dans d'autres genres. Voici cent quarante ans, DE CANDOLLE écrivait : « Des haricots languissent et meurent dans de l'eau qui renferme la matière préalablement exsudée par des racines d'autres individus de la même espèce. Un pêcher gâte le sol pour lui-même, à ce point que si, sans changer de terre, on replante un pêcher sur le même terrain, le second languit et meurt, tandis que tout autre arbre peut y vivre. » Nous donnerons trois exemples sur les influences exercées sur une association globale. Le chaparral de Californie est une formation buissonnante où le tapis herbacé est pratiquement absent. A des intervalles de dix à quarante ans, le feu détruit la couverture de buissons. L'année suivante une luxuriante végétation d'annuelles et de géophytes apparaît. Bientôt les ligneuses se régénèrent. Le chaparral se reconstitue. Les herbes sont de nouveau éliminées bien que la formation soit ouverte et laisse environ 50 % du sol nu. *Adenostemma fasciculatum*, *Arctostaphylos glandulosa* et *A. glauca* libèrent des toxines hydrosolubles à partir de leur litière, de leur feuillage, de leurs racines. *Salvia mellifera* et *Lepechinia calycina* libèrent des terpènes volatils. Ces substances inhibent les herbacées. Le feu détruit à la fois les toxines et leur source et autorise, au moins momentanément, un départ des thérophytes dont les graines dormantes attendaient sagement de pouvoir germer.

Un cas plus proche de nous est celui du *Rosmarino-Ericion*, association à *Erica multiflora*, *Rosmarinus officinalis*, *Lithospermum fruticosum*, *Helianthemum lavandulaefolium*, *Linum glandulosum*, fréquente dans la région méditerranéenne et qui ne supporte pas les thérophytes. DELEUIL en a étudié les curieuses particularités et a expliqué pourquoi certaines annuelles parviennent à franchir « ce mur de toxicité ». Il s'agit de scrofulariacées et de légumineuses dont les racines ou les nodosités synthétisent des anti-toxines qui leur assurent une innocuité vis-à-vis des inhibiteurs des ligneuses.

DELEUIL a également donné d'autres exemples saisissants des rapports de dépendance et d'interdépendance existant entre espèces. Dans les pelouses à *Brachypodium ramosum* de Provence se rencontrent trois espèces herbacées : *Allium chamaemoly*, *Bellis annua* et *Hyoseris scabra*. Mais, elles ne sont pas distribuées de n'importe quelle façon : ou elles coexistent toutes trois ou elles vivent deux à deux : *Allium* et *Bellis* ou *Bellis* et *Hyoseris*. Cependant, *Allium* et *Hyoseris* ne se trouvent jamais ensemble. Si cette dernière plante est présente, c'est que la pâquerette l'est également. L'explication est la suivante. L'ail empêche, par l'émission de toxines, le développement de l'*Hyoseris*, il gêne aussi la pâquerette, mais celle-ci a mis au point une parade. Elle produit une antitoxine qui contrecarre les effets délétères de l'ail. Grâce à ces antitoxines, le sol est neutralisé et l'*Hyoseris* peut alors s'installer et croître. Cet exemple met particulièrement en relief les relations complexes qui unissent les espèces entre elles et explique certaines distributions et localisations ou exclusions dans la composition des sociétés végétales.

CONCLUSIONS

Le manteau végétal qui recouvre une contrée est formé d'une mosaïque de communautés, d'associations floristiquement et physionomiquement distinctes. Ces sociétés végétales sont structurées ; elles obéissent à des lois qui expliquent leur distribution et leur composition. Des interactions se remarquent en leur sein. Sociétés de consommation, les plantes luttent pour l'eau, le CO², l'oxygène, la lumière, la chaleur, les éléments nutritifs... Si dans un groupement déterminé les exigences générales sont semblables, dans le détail elles varient avec chaque espèce, chaque variété ou chaque cultivar. La confrontation de leurs « tempéraments », de leurs aptitudes, de leur agressivité ou de leur faiblesse, vis-à-vis des facteurs ambiants et vis-à-vis les unes des autres, apporte des explications sur leur réunion en sociétés définies.

La croissance d'une population globale dépend de la croissance des individus qui la composent. La densité de population est un des facteurs de compétition. Elle commande la production par unité de surface, son rôle agronomique sera primordial, les cultures étant des populations monospécifiques homogènes. Les relations sociales ne se limitent pas à cet aspect. Elles sont tributaires des actions mutuelles entre les espèces. Il est souvent difficile de séparer les deux groupes de facteurs : compétition, télétoxie sont étroitement liées. Les allélochimiques agissent très diversement allant soit dans le sens de coopérations soit d'antagonismes. Ces actions mériteraient une analyse plus poussée qui nous révélerait une extraordinaire diversité.

Les sociétés végétales sont en perpétuel changement. Elles nous paraissent, à notre échelle, peu mobiles ; en réalité elles sont en constante évolution. Les successions, les sères, que l'on connaît en sont une éclatante preuve. Les végétations stables climaciques sont relativement rares ou elles manifestent en leur sein des modifications révolutives mal connues. Les variations que nous constatons, leur dynamisme sont en grande partie le fait des actions compétitives et des actions allélochimiques.

Mais ces sociétés végétales, il faut les voir aussi dans un plus vaste ensemble, celui des écosystèmes ; elles sont influencées par les micro-organismes du sol, par les animaux ; elles sont bouleversées de plus en plus par les hommes. Elles constituent un maillon dans les cycles naturels. Or, nous commençons à connaître leur importance et la gravité qu'il y aurait à ce qu'un des chaînons soit bloqué. Les auteurs ont formulé maintes hypothèses pour expliquer comment arriverait la fin du monde. Mais, insidieusement, celle de l'humanité ne viendra-t-elle pas du blocage d'un des cycles naturels qui interdirait à la vie de se poursuivre par rupture d'un de ses maillons ? Cependant le pessimisme ne doit pas être de règle. La science devrait permettre de trouver les parades nécessaires. Mais est-ce suffisant ? Il faut appliquer aussi les remèdes. Nous devons espérer que l'homme, l'*Homo sapiens*, saura appliquer sa sagesse à lui-même et évitera les mauvais exemples de la gayule et de la piloselle qui s'auto-intoxiquent.

BIBLIOGRAPHIE

- BECKER, Y. et GUYOT, L. 1951. — Sur les toxines racinaires des sols incultes. *C.R. Ac. Sc.*, 232, 105-107.
- BECKER, Y. et GUYOT, L. 1951. — Sur la présence d'excrétats racinaires toxiques dans le sol de la pelouse herbeuse à *Brachypodium pinnatum* du nord de la France. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 86, 7-17.
- BECKER, Y. et coll. 1951. — Sur un aspect phytopathologique du problème des substances racinaires toxiques. *C.R. Ac. Sc.*, 233, 198-199.
- BECKER, Y., GUYOT, L. et MONTEGUT, J. 1951. — Sur quelques incidences phytosociologiques du problème des excréments racinaires. *C.R. Ac. Sc.*, 232, 2472-2474.
- BOULLARD, B. 1967. — *Vie intense et cachée du sol*. Flammarion, 309 p.
- BOULLARD, B. et MOREAU, R. 1962. — *Sol, microflore et végétation*. Masson, 172 p.
- BROWN, R. et EDWARDS, M. 1946. — The germination of the seed of *Striga lutea*. *Ann. of Bot.*, 10, 133-142.
- CARE, M. 1959. — *Contribution à l'étude des substances excrétées par les racines des végétaux supérieurs*. Thèse. Impr. Centrale du Nord, Lille, 95 p.
- CHABROLIN, Ch. 1934. — La germination des graines du *Thesium humile* exige l'intervention de champignons saprophytes. *C.R. Ac. Sc.*, 199, 225-226.
- 1936. — La germination des graines de l'orobanche de la fève. *C.R. Ac. Sc.*, 203, 205.
- DE CANDOLLE, A. 1832. — *Physiologie végétale*. Paris, 1580 p.
- CUVILLIER, A. 1967. — *Manuel de sociologie*. PUF, t. 1, 389 p.
- DELEUIL, G. 1950. — Mise en évidence de substances toxiques pour les thérophytes dans les associations du *Rosmarino-Ericion*. *C.R. Ac. Sc.*, 230, 1362-1364.
- 1951. — Explication de la présence de certains thérophytes rencontrés parfois dans les associations du *Rosmarino-Ericion*. *C.R. Ac. Sc.*, 232, 2476-2477.
- 1954. — Action réciproque et interspécifique des substances toxiques radiculaires. *C.R. Ac. Sc.*, 238, 2185-2186.
- DOMMERMUES, Y. 1968. — *La biologie des sols*. PUF, 128 p.
- GUYOT, L. 1951. — Sur un aspect du déterminisme biologique de l'évolution floristique de quelques groupes végétaux. *C.R. Soc. Biogéo.*, 239, 3-14.
- 1954. — Le cycle de la piloselle. *Ann. Ecole Agr. Montpellier*, 29, 14 p.
- 1959. — De l'excrétion radicellaire phytotoxique et de ses rapports avec le degré de concentration des extraits aqueux des organes aériens de la plante. *C.R. Ac. Sc.*, 248, 1392-1394.
- GUYOT, L. et coll. 1951. — *Les excréments racinaires toxiques chez les végétaux*, 15 p.
- HARPER, J. L. 1960. — *The biology of weeds*. Blackwell Scient. Publ. Oxford, 256 p.
- HODGSON, G. L. et BLACKMAN, G. E. 1956. — An analysis of the influence of plant density on the growth of *Vicia faba*. *J. exp. Bot.*, 7 (20), 147-165.
- LEMÉE, G. 1967. — *Précis de biogéographie*, Masson, 358 p.
- MACRAE, I. C. et CASTRO, T. F. 1966. — Carbohydrates and amino-acids in the root exudates of rice seedlings. *Phyton*, 23 (2), 95-100.

- MECKLENBURG, R. A. et TUKEY, H. B. 1964. — Influence of foliar leaching on root-uptake and translocation of calcium-45 to the stems of foliage of *Phaseolus vulgaris*. *Plant Physiol.*, 39, 533-536.
- MIÈGE, Em. et MIÈGE, J. — *Les Sociétés végétales : compétitions, antagonismes et symbioses* (en préparation).
- MULLER, C. H. 1966. — The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetal composition. *Bull. Torr. Bot. Club*, 93 (5), 332-351.
- 1969. — Allelopathy as a factor in ecological process. *Vegetatio*, XVIII, 1-6 ; 348-357.
- MULLER, C. H., HANAWALT, R. B. et MCPHERSON, J. K. 1968. — Allelopathic control of herb growth in the fire cycle of California chaparral. *Bull. Torr. Bot. Club*, 95 (3), 225-231.
- PILET, P. E. 1957. — Etude chromatographique des facteurs de croissance radiculaires. *C.R.Ac.Sc.* (Paris), 246, 2399-2401.
- PRIVAT, G. 1961. — *Recherches sur les phanérogames parasites* (étude d'*Orobanche hederæ*). Thèse, Montpellier.
- RIVIÈRE, J. 1960. — Etude de la rhizosphère du blé. *Ann. Agron.* 11, 397-440.
- 1964. — Action des microorganismes de la rhizosphère sur la croissance du blé. *Ann. Inst. Pasteur*, 103, suppl., 250-256.
- ROVIRA, A. D. 1969. — Plant root exudates. *The Bot. Rev.*, 35 (1), 35-57.
- TINBERGEN, N. 1967. — *La vie sociale des animaux*. Payot, 186 p.
- TUKEY, H. B. Jr. 1969. — Implications of allelopathy in agricultural plant science. *The Bot. Rev.*, 35 (1), 1-16.
- ZARZYCKI, K. 1968. — Experimental investigations of competition between forest herbs. *Acta Soc. bot. Polon.*, 37 (3), 407-411.
- ZDENEK LASTUVKA. 1966. — Mutual relations of plants. *Acta Univ. Carolinae Biol. suppl.* 1/2, 35-39.