HAL
open science

Approche agronomique de l'allélopathie

Thierry Doré, Maniével Sène, François Pellissier, Christiane Gallet

To cite this version:

Thierry Doré, Maniével Sène, François Pellissier, Christiane Gallet. Approche agronomique de l'allélopathie. Cahiers Agriculture, 2004, 13, pp.249-256. hal-01357168

HAL Id: hal-01357168

https://agroparistech.hal.science/hal-01357168

Submitted on 29 Aug 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Approche agronomique de l'allélopathie

Thierry Doré[1]
Maniével Sène[2]
François Pellissier[3]
Christiane Gallet[4]

[1] INA P-G,
UMR d'agronomie Inra-INA P-G,
BP 01,
F-78850 Thiverval-Grignon
<dore@inapg.inra.fr>
[2] Agence nationale de conseil agricole et rural,
Route des Pères Maristes,
Hann BP 10307,
Dakar Liberté
Sénégal
[3] Laboratoire dynamique des écosystèmes d'altitude,
CISM Université de Savoie,
73376 Le Bourget-du-Lac cedex
[4] Laboratoire dynamique des écosystèmes d'altitude,
CISM Université de Savoie,
F-73376 Le Bourget-du-Lac cedex

Résumé

L'allélopathie est l'objet d'un nombre croissant de recherches. Des progrès importants ont été réalisés dans la compréhension des mécanismes à l'origine des phénomènes observés, et dans « l'établissement de la preuve » que ces phénomènes n'étaient ni dus à un artefact expérimental, ni confondus avec d'autres phénomènes. Cependant, peu de tentatives ont été menées dans l'optique d'une maîtrise agronomique de ces phénomènes. Une meilleure connaissance des relations entre pratiques agricoles et allélopathie serait nécessaire afin de valoriser cette dernière dans des stratégies de protection intégrée des cultures, et/ou de mieux maîtriser l'« effet précédent » des cultures. Un recensement des connaissances actuellement disponibles est effectué, insistant notamment sur les facteurs responsables des variations de potentiel phytotoxique, et sur leur contrôle en vue de l'application agronomique de l'allélopathie. Plusieurs orientations pour une approche agronomique de l'allélopathie sont proposées, en particulier : replacer les mécanismes de l'allélopathie dans le contexte du fonctionnement du champ cultivé ; identifier les mécanismes-clés qui varient en fonction des pratiques et étudier les effets d'une gamme de pratiques agricoles sur ces mécanismes ; vérifier l'occurrence du phénomène en parcelles agricoles en s'appuyant sur des études analytiques ; appréhender simultanément l'allélopathie et les autres dimensions agronomiques majeures de l'activité agricole, en particulier l'élaboration du rendement des cultures.

Mots clés : Productions végétales ; Systèmes agraires.

Summary

An agronomic view of allelopathic phenomena

The number of studies dealing with allelopathy has increased during the last two decades. The phenomena involved are now better understood and no longer contested, and the studies are conducted in such a way that the risks of confusion with other effects (parasitic and nutritional) are low. However, few studies have dealt with the use of allelopathic phenomena in agriculture. A better understanding of the relationships between cropping systems and allelopathic phenomena would nevertheless be useful for agronomists aiming to improve cropping systems, as it would enable them to use allelopathy in integrated pest management strategies and to improve the management of "rotation effects" in sustainable cropping systems. We analysed the available – and non-available – knowledge to this end, taking the allelopathic effects of sorghum as an example. In part I, we first summarise the types of molecules known to be responsible for allelopathic phenomena. We then describe the physiological processes that are affected in the target plants and the sources of variability in the production of allelopathic compounds. In both cases, the weight of plant stresses is highlighted: biotic or abiotic stresses often enforce the physiological affects of the target plant, and stresses are also responsible for the accumulation of allelopathic compounds in the source plants. Finally, we present the mechanisms responsible for the release and the persistence of the allelopathic compounds in the soil and discuss the difficulties involved in demonstrating the occurrence of allelopathic phenomena. In part II, we suggest three directions for an agronomic approach to allelopathy on the basis of previous studies on *Sorghum* species. We first suggest that allelopathic mechanisms be incorporated into a global approach of the relationships between the crop, the soil and the climate when the farmer applies different cultural techniques, and emphasise the importance of identifying mechanisms that are particularly dependent on crop management. Secondly, we show that it is important to assess the occurrence of the allelopathic phenomena in farmers' plots, with the help of analytical approaches conducted in more controlled conditions. Thirdly, we suggest that

Tirés à part : **T. Doré**

studies on allelopathy and on the other major issues of agriculture, such as yield studies, should be both continued concomitantly as the agronomic use of allelopathy should be integrated into global approaches.

Key words: Vegetal Productions; Farming Systems.

L'allélopathie, définie par Rice [1] comme « tout effet direct ou indirect, positif ou négatif, d'une plante sur une autre à travers la production de composés chimiques libérés dans l'environnement », fait l'objet d'un nombre croissant de recherches. Bien qu'ayant souffert pendant longtemps de « speculation, faulty experimentation, and unreasonnable conclusions » [2], l'allélopathie est contrôlée par des mécanismes dont la réalité n'est plus contestée, et que les agronomes sont intéressés à utiliser de plusieurs manières *(tableau 1)*.

La première vise à réduire des effets allélopathiques négatifs préjudiciables à certaines cultures, plantes cibles des molécules toxiques. Il s'agit pour une part des effets d'organismes non cultivés dont la nuisibilité est partiellement liée à l'émission de substances toxiques. Si certains champignons comme *Aspergillus japonicus* sont mis en cause [3], la littérature la plus abondante concerne les adventices [4]. Qasem et Foy [5] citent ainsi une liste de plus de 250 espèces de mauvaises herbes ayant un effet allélopathique sur des cultures. Il peut s'agir également des effets dépressifs d'une culture sur la culture suivante : beaucoup d'espèces cultivées produisent des composés potentiellement phytotoxiques [1]. Les cas de quantification de ces effets « précédents négatifs » liés à l'allélopathie en situation agricole [6] sont rares, car les effets d'une culture sur la suivante ne sont évidemment pas le résultat des seuls effets de la persistance de molécules allélopathiques, et il est loin d'être toujours évident de distinguer au champ les effets de molécules phytotoxiques d'autres phénomènes, comme des modifications de la dynamique des éléments minéraux qui peuvent perturber l'alimentation minérale de la culture suivante, ou la transmission d'agents pathogènes d'une culture à la suivante. Mais on peut soupçonner que le phénomène est plus largement répandu que ce petit nombre d'études en milieu agricole ne le laisse croire, et qu'il participe d'un « currently undefined "rotation effect" » [7]. De telles interférences peuvent également exister dans le cas de deux espèces qui croissent simultanément dans une culture en mélange [8], ou pour des espèces pérennes dont les parties anciennes en décomposition sont autotoxiques et affectent le développement des jeunes plantules [9].

Tableau 1. L'emploi des propriétés allélopathiques en agronomie.
Table 1. The use of allelopathic phenomena in agronomy.

		Organisme source	
		Culture	Autre organisme
Organisme cible	Culture	Effet précédent négatif, ou autotoxicité, ou allotoxicité d'espèces en mélange, que l'on cherche à minimiser	Nuisibilité des bioagresseurs, que l'on cherche à minimiser (1)
	Bioagresseur	Élément de lutte contre les bioagresseurs, que l'on cherche à valoriser dans des stratégies de protection intégrée des cultures	Élément de lutte contre les bioagresseurs, que l'on cherche à valoriser dans des stratégies de protection intégrée des cultures (2)

(1) : l'organisme source est une plante adventice ou un champignon ; (2) : l'organisme source est une plante de couverture morte ou vivante.

Le second axe qui intéresse les agronomes vise à utiliser les propriétés allélopathiques négatives de différentes espèces comme moyen de lutte contre des bioagresseurs [10]. Les deux moyens les plus fréquemment envisagés [11] sont l'amélioration génétique de la plante cultivée pour accroître son potentiel allélopathique, en particulier pour lutter contre les mauvaises herbes (voir les travaux menés sur le riz [12] et l'utilisation de plantes de couverture mortes ou vivantes [13, 14], là encore pour limiter la prolifération des adventices.

L'intérêt des agronomes pour l'allélopathie est relativement récent, et ce sont d'autres disciplines scientifiques (écologie, biochimie, physiologie végétale...) qui sont à l'origine de l'essentiel des connaissances sur cette thématique (*cf.* les synthèses de Rice, 1984 [1] ; Putman & Tang [15] ; Inderjit & Keating [16] ; Kohli *et al.* [17]). Nous proposons ici une analyse critique des connaissances disponibles sur l'allélopathie, et suggérons une approche permettant de renforcer l'impact de la recherche dans une perspective d'utilisation agronomique. L'exemple des travaux menés sur les effets allélopathiques du sorgho servira de trame à cette analyse.

Connaissances sur l'allélopathie

Les molécules en jeu

Ce sont principalement des métabolites secondaires (terpènes, alcaloïdes, molécules aromatiques...), qui sont impliqués dans des interactions allélopathiques : Seigler [18] recense ainsi plus de 20 familles. Parmi celles-ci, les composés phénoliques jouent un rôle essentiel [16]. Selon Waller [19] et Siqueira *et al.* [20], ces composés secondaires ont d'abord été caractérisés par leur rôle protecteur contre les bioagresseurs (insectes, bactéries, champignons, algues...), mais ils peuvent également affecter la croissance d'autres plantes. Chez le sorgho, d'autres composés allélopathiques ont été identifiés, en particulier une hydroquinone à longue chaîne, la sorgoléone [22, 23].

Mécanismes de la toxicité et leurs facteurs de variation

Les composés phytotoxiques agissent par de multiples voies comme l'inhibition de la division et de l'élongation cellulaire et de la synthèse des protéines, la modification de la perméabilité membranaire et de l'absorption minérale, la modification de la photosynthèse et de la respiration, ou bien encore par des interférences négatives avec les hormones de croissance [1, 20, 24]. Ils peuvent également influencer la fixation biologique de l'azote, en diminuant le nombre et la taille des nodosités, leur teneur en leghémoglobine, et en réduisant la croissance des rhizobiums et de la culture hôte [1, 20, 25, 26]. Les composés phénoliques ont des effets controversés sur la nutrition minérale. Certains auteurs ont insisté sur l'existence d'un nombre varié de phénols ayant un effet inhibiteur sur l'absorption des éléments minéraux [27-30]. Il a cependant été démontré que les effets d'inhibition des acides phénoliques sur la nutrition minérale ne sont pas permanents et qu'il y a rétablissement de l'absorption dès que les composés disparaissent ou diminuent dans le milieu [27]. À l'opposé, des effets stimulateurs sur l'absorption du fer par l'acide *p*-coumarique, du phosphore chez le pois d'Angole par l'acide piscidique ont été montrés [20]. Enfin, les acides phénoliques ont également des effets d'inhibition sur les organismes de la nitrification [31, 32], ce qui peut avoir des répercussions indirectes sur la nutrition azotée des végétaux.

D'une manière générale, l'action des composés allélopathiques est renforcée par l'existence de stress [33]. Ainsi, il a été démontré (dans des tests en serre) que les températures élevées renforcent l'effet de certains composés phytotoxiques [1, 34]. Enfin, la déficience minérale chez la plante cible accroît les manifestations de la toxicité [35-37]. Par ailleurs, l'activité de certaines molécules allélopathiques est renforcée par leur synergie [1, 38, 40, 41].

Les mécanismes d'action des molécules phytotoxiques sur les plantes cibles sont loin d'être totalement élucidés : tout au plus sait-on que de multiples voies métaboliques peuvent être affectées, parfois simultanément comme dans le cas du sorgho [41]. Quant aux relations entre la nature des molécules présentes, leurs quantités biodisponibles dans le milieu d'une part, et l'intensité des dégâts d'autre part, elles sont encore très peu étudiées, même si on sait que, d'une manière générale, l'intensité des effets est renforcée par les fortes concentrations dans le milieu [19, 42-46].

Origines des variations de teneurs en composés phytotoxiques

De nombreuses recherches se sont attachées à déterminer les causes des variations de la teneur en composés phytotoxiques dans les végétaux, ou des quantités exsudées par les organes aériens et souterrains. Dans la littérature, il est souvent avancé que des conditions de stress favorisent l'augmentation de la production de métabolites secondaires par les plantes [21, 33, 47, 48]. L'éclairement et la longueur du jour, les stress minéraux et hydriques, provoquent ainsi l'augmentation des concentrations d'acides phénoliques chez le tabac, la patate, le tournesol, *Leucenna leucocephala* [1]. L'irradiation par UV provoque l'accroissement des contenus en certains phénols du sorgho [49]. Cooper-Driver *et al.* [50] ont noté chez les peuplements de *Pteridium* à ciel ouvert des concentrations en composés phénoliques largement plus élevées que chez les peuplements ombragés. Dustin et Cooper-Driver [51] ont mis en évidence sur *Dennstaedtia punctilobula* une corrélation négative entre les contenus en phénols totaux et la teneur en azote des feuilles. Les stress hydriques stimulent l'accumulation d'acide chlorogénique [52], de phénols totaux [53, 54] ; de monoterpènes [55, 56], et d'acides hydroxamiques [57]. Cependant, les résultats des études ne sont pas tous convergents [21] ; pour le coton, par exemple, il n'y a pas de relation nette entre les contenus en tannins et le nombre de jours sans irrigation [58]. Chez le sorgho, il a été observé une augmentation de l'ordre de 75 % des stocks de glycogènes cyanogéniques sous conditions de stress hydrique [59] et une stimulation de l'accumulation d'acides phénoliques par des dégâts foliaires d'*Atherigona soccata* et de *Chilo partellus* sur tiges [49].

Par ailleurs, il existe des variations des concentrations en métabolites secondaires en fonction de la phénologie. Ainsi, pour le sorgho, Woodhead [49] a montré au champ que la teneur en acides phénoliques chute d'une façon très nette 28 jours après la levée, puis augmente jusqu'à l'épiaison pour atteindre les concentrations de début de végétation. Burgos-Leon *et al.* [60] ont, quant à eux, constaté que l'effet allélopathique du sorgho ne se manifeste pas avant le stade floraison. Ben-Hammouda *et al.* [40] évoquent enfin une variabilité des teneurs d'un même acide phénolique entre génotypes de *Sorghum bicolor*.

Libération et persistance des composés allélopathiques dans le milieu

De nombreux facteurs abiotiques contrôlent la libération des composés et leur persistance dans le milieu (humidité, température, texture du sol, pH...). Ainsi, au Sénégal, Burgos-Leon [61] et Burgos-Leon *et al.* [60] ont montré que l'effet allélopathique du précédent sorgho est plus marqué en sol sableux qu'en sol argileux, où les composés phénoliques sont rapidement métabolisés, et que l'humidité du sol en saison sèche (en cas de pluies parasites) permet la disparition du phénomène. Mais on connaît également des situations où les micro-organismes synthétisent *de novo* des composés allélopathiques, parfois à partir de métabolites végétaux sans activité [62]. Ces micro-organismes sont donc des agents essentiels dans la régulation des quantités de phénols dans le milieu [20] : ainsi des inoculums bactérien *(Enterobacter cloacae)* et fongique *(Trichoderma viride, Aspergillus* sp.*)*, identifiés par Burgos-Leon *et al.* [60], ont la faculté de dégrader les acides phénoliques. Mais si on connaît ces facteurs de variation, la relation entre le contenu phénolique des plantes et les molécules retrouvées dans le sol n'est le plus souvent décrite dans la littérature que de façon qualitative. L'établissement de cette relation est difficile pour les raisons suivantes : (i) les composés phytotoxiques sont libérés en grandes quantités par la décomposition et le lessivage des résidus végétaux, mais les quantités libérées varient selon les conditions (température, humidité) de décomposition [63] ; (ii) la plante vivante alimente également le sol en composés grâce aux exsudats foliaires et racinaires [1], et la quantité exsudée dépend de l'état de croissance et de fonctionnement de la plante [64] ; (iii) dans le sol, les molécules sont susceptibles d'être dégradées ou lessivées ; une fraction d'entre elles va se lier plus ou moins fortement et réversiblement aux constituants organo-minéraux, et n'est alors plus directement biodisponible pour la plante cible [20] ; (iv) les micro-organismes synthétisent et métabolisent également de nombreux métaboli-

tes secondaires. La quantité de molécules présentes dans les solutions de sol est donc le résultat de la combinaison de tous ces flux et constitue un champ énorme de recherches, quasiment vierge malgré son importance, sur les relations entre les quantités de molécules accumulées par les plantes et les flux de composés allélopathiques dans le sol [65].

Difficultés de mise en évidence des effets allélopathiques au champ

La première difficulté tient au fait que les interactions entre deux espèces qui cohabitent ou qui se succèdent dans un écosystème sont multiples : en particulier, faire la distinction entre compétition et allélopathie dans des systèmes réels est quasi impossible.

La deuxième difficulté tient au fait que, même s'il existe une production de composés dont on a montré en conditions contrôlées l'action dépressive sur les fonctions biologiques d'espèces cibles, cela ne signifie pas pour autant que cet effet s'exprime au champ ; il est nécessaire qu'au moment opportun les quantités disponibles de ces molécules dans le milieu soient suffisantes, et que la plante cible soit dans un état de sensibilité adéquat.

Enfin, la troisième est liée à l'intervention d'autres organismes vivants dans le système : les composés phytotoxiques peuvent aussi avoir des origines microbiennes, indépendantes de la présence d'une culture. Ces trois difficultés ont focalisé les débats sur le bagage méthodologique nécessaire à « l'établissement de la preuve » de l'allélopathie (voir les propositions de Weidenhamer [65]), et ce au détriment des réflexions nécessaires pour parvenir à la maîtrise agronomique de ces phénomènes.

Conséquences pour une approche agronomique de l'allélopathie

Difficultés identifiées

La première partie a permis de préciser les connaissances actuelles sur les composés allélopathiques, et en particulier phénoliques. Cette synthèse fait apparaître d'importantes carences quant à nos connaissances de l'expression du potentiel allélopathique d'une culture en parcelles agricoles. D'une part, même si on a constaté qu'en station expérimentale, le rendement de la culture qui suit une culture à effet allélopathique supposé peut être inférieur au rendement de la même culture derrière un autre précédent cultural, et que la culture incriminée est susceptible de produire des molécules connues pour leur effet phytotoxique, le rapprochement de ces deux séries de données expérimentales ne prouve pas la réalité de l'interaction allélopathique en conditions agricoles. Comme on l'a vu, les relations entre les quantités de composés phénoliques dans les peuplements, leurs flux dans le sol et leurs impacts sur les cultures sont complexes, sous la dépendance de nombreux paramètres variant en fonction des systèmes de culture et des caractéristiques du milieu, et globalement mal connues. Rien ne prouve *a priori* que les effets observés en conditions contrôlées sont ceux qui s'expriment en parcelles agricoles.

Par ailleurs, les méthodes employées dans les études relatives à l'allélopathie ne facilitent généralement pas la compréhension du système global, et les résultats obtenus sont difficilement utilisables seuls pour une appréhension du phénomène en conditions agricoles. On retiendra en particulier que ce sont des flux de composés dans le sol qui sont la résultante de différents facteurs biotiques et abiotiques, alors que dans les expérimentations visant à mesurer la sensibilité des plantes aux phénols, ce sont des quantités à un instant t dans le milieu dont l'effet est évalué. On retiendra également que l'accumulation de phénols dans les peuplements est toujours évaluée en concentrations, sans que les quantités, exprimées par rapport à une biomasse végétale ou une superficie de sol ne soient calculées.

En ce qui concerne la toxicité des différentes molécules, la quasi-totalité des résultats sont issus d'expérimentations conduites en conditions très contrôlées, et on ignore leur validité dans les conditions du champ. Un autre obstacle qui limite la validité des résultats issus de ces dispositifs par rapport aux conditions de champ est lié à leur durée et aux contrôles effectués : la durée des essais est souvent très courte et les contrôles limités à la germination, à l'élongation des racines, à la croissance de plantules repiquées après pré-germination.

Enfin, à supposer que l'effet allélopathique d'une culture sur une autre existe en conditions agricoles, les références issues de la première partie ci-dessus laissent tout ignorer des conditions de milieu et/ou des pratiques agricoles qui favorisent ou au contraire atténuent le phénomène. Or, l'identification de ces conditions est une clé de sa maîtrise agronomique. À titre d'exemple, la littérature insistant sur le fait que la production de molécules allélopathiques est favorisée par l'occurrence de stress chez la plante source, on peut espérer diminuer l'effet allélopathique en levant les conditions de stress ; encore faut-il avoir vérifié qu'en conditions paysannes, il existe bien un lien entre conditions de croissance et intensité de l'effet allélopathique (ou intensité de la synthèse des métabolites secondaires). Pour bien mesurer l'importance de ce dernier point, il faut considérer que certains facteurs à l'origine des stress (déficience minérale, fortes températures, déficit hydrique, attaques de parasites), favorables à la production de molécules allélopathiques, sont fréquents en conditions agricoles, en particulier en terroirs villageois dans des systèmes de culture africains, pour ce qui concerne le sorgho, à cause des systèmes de culture pratiqués et des caractéristiques permanentes du milieu. On peut donc supposer que les conditions de culture sont susceptibles de provoquer des accumulations de composés phytotoxiques, mais aussi que la variabilité des conditions de culture, à l'origine de variations de rendement importantes, peut être source de variabilité dans l'accumulation de ces molécules dans les horizons de surface du sol. Cette variabilité a été vérifiée pour le sorgho [6]. Cependant, au-delà de cette relation générale entre stress et accumulation de phénols, force est de constater que la littérature ne donne pas d'informations quantifiées sur les relations entre une gamme d'états (par exemple hydriques) du sol ou de la plante, et la concentration en molécules phytotoxiques de la plante source pour ces différents états.

Ces trois constats de difficultés amènent à reconsidérer la manière dont une étude de l'activité allélopathique d'une culture dans une optique de maîtrise agronomique peut être menée. Deux questions nous semblent ainsi déterminantes à traiter : (i) peut-on montrer que les effets toxiques obtenus en conditions contrôlées s'expriment bien au champ ?;

(ii) quels sont les facteurs de variation du potentiel allélopathique au champ, facteurs qui constituent autant de pistes de contrôle du phénomène ?

Proposition d'une démarche

Nous proposons de considérer que si on souhaite maîtriser le phénomène de l'allélopathie, il faut d'abord l'appréhender dans son ensemble, c'est-à-dire en prenant en compte la plante source, la plante cible, le sol et l'ensemble des facteurs environnementaux qui vont moduler le potentiel allélopathique. À partir de la vision systémique du champ cultivé développée par Sebillotte [66], on propose ainsi de replacer dans un cadre agronomique le corpus de connaissances analytiques recensées dans la littérature. En particulier, on identifie les étapes clés du processus au cours desquelles les pratiques agricoles sont susceptibles d'intervenir. La *figure 1* résume les relations fonctionnelles existant dans le système sol/plante/climat/pratiques culturales, pouvant induire des phénomènes d'allélopathie. Il est clair que les pratiques agricoles, interagissant avec les caractéristiques du milieu, sont susceptibles d'influencer chacune des étapes suivantes :

– la production des molécules allélopathiques ;

– leur libération et leur devenir dans le milieu ;

– l'expression de leur potentiel (coïncidence entre l'état et la quantité de molécules dans le milieu et leur date de présence d'une part, et la sensibilité des organes des plantes cibles d'autre part).

Dès lors, une étude agronomique de l'impact allélopathique d'une culture devrait s'attacher à comprendre, de manière coordonnée, les effets des techniques culturales sur chacune de ces étapes.

En parcelles paysannes, les systèmes de culture pratiqués induisent, en interaction avec les caractéristiques permanentes du milieu, une forte variété de conditions de fonctionnement des peuplements de sorgho. Ces conditions vont se répercuter à la fois sur l'élaboration du rendement, sur l'accumulation de composés phytotoxiques, et sur la libération des composés phénoliques dans le milieu. Il paraît donc également nécessaire d'appréhender simultanément les effets des pratiques agricoles sur l'effet allélopathique et sur le rendement ou, plus généralement, sur tout autre phénomène représentant un enjeu agronomique majeur. En effet, sur l'exemple du sorgho, s'il y a disjonction entre le rendement et l'accumulation de phénols, il y aura une marge de manœuvre pour la conduite de la culture permettant de régulariser les rendements et de réduire le potentiel toxique ; dans le cas contraire, si élaboration du rendement et accumulation des phénols sont liées négativement, toute amélioration du rendement ira dans le sens d'une diminution des effets allélopathiques ; mais inversement, s'ils sont liés positivement, l'amélioration du rendement entraînera une augmentation des effets allélopathiques sur la culture suivante. Or la bibliographie et la connaissance des systèmes de culture du sorgho, en particulier en Afrique, permettent d'imaginer, sans qu'il soit possible *a priori* de savoir lesquelles sont dominantes, une diversité de situations stressantes au champ avec des conséquences opposées, comme par exemple :

– le stress hydrique de fin de cycle : augmentation des concentrations en phénols des feuilles et réduction du rendement ;

– le stress minéral tardif ou attaque tardive de ravageurs : pas de conséquence significative sur la production de grains, mais augmentation des teneurs en acides phénoliques des plantes ;

– la combinaison des stress qui, si elle n'est pas létale, va exacerber l'accumulation des composés phytotoxiques dans les cultures.

Ces deux considérations sur une démarche d'approche agronomique de l'allélopathie en entraînent une troisième, relative aux dispositifs de recherche. En effet, replacer les phénomènes allélopathiques dans un contexte agronomique plus général et appréhender la variabilité des effets des conditions de culture d'une part, et considérer simultanément l'allélopathie et les autres enjeux liés à la production (principalement l'élaboration du rendement) d'autre part, suggèrent fortement de mener des investigations à l'échelle de la parcelle et, si possible, en conditions agricoles. Mais les difficultés d'établissement de la preuve relevées ci-dessus plaident aussi pour un appui par des expérimentations en conditions plus contrôlées. Cette alliance de méthodes nous paraît être un élément essentiel d'une démarche agronomique d'étude de l'allélopathie. À titre d'exemple, un dispositif original a ainsi été utilisé par Sène [6]. Il visait à la fois à étudier simultanément les variations de potentiel allélopathique et celles du rendement. Il a consisté à mesurer ces deux variables sur un réseau multilocal et pluriannuel de parcelles agricoles, le potentiel toxique étant appré-

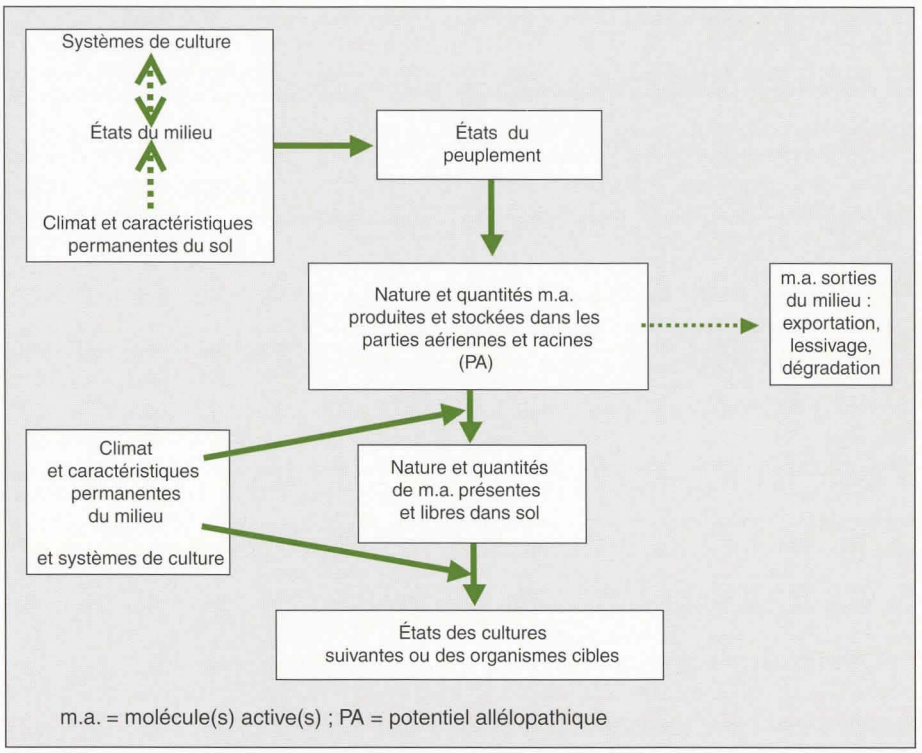

Figure 1. Relations entre système de culture et phénomènes allélopathiques.

Figure 1. Relationships between cropping systems and allelopathic phenomena.

hendé par les quantités de phénols contenues à la floraison dans les parties aériennes et souterraines des peuplements de sorgho. Le choix des parcelles a permis de rendre compte de la diversité des types de terrain et des pratiques culturales des agriculteurs. Ce faisant, on a donc choisi d'étudier la variabilité des potentiels allélopathiques et leurs effets par une démarche de diagnostic agronomique en parcelles paysannes, homologue à celle menée pour le rendement, et sur les mêmes peuplements. Le diagnostic sur le fonctionnement des peuplements de sorgho dans les champs des paysans traduit ainsi cette hypothèse importante de travail : l'analyse du fonctionnement des peuplements *in situ* permettra de comprendre les variations de potentiel allélopathique, comme elle le permet pour le rendement selon une méthode de diagnostic discutée par Boiffin *et al.* [67] et Doré *et al.* [68], qui a été développée avec succès dans des situations variées. Cette méthode permet une hiérarchisation des facteurs de variation des phénomènes étudiés que ne permettent pas des études expérimentales en station, où la diversité des situations paysannes est difficilement reproductible [69].

S'il permettait d'appréhender les facteurs de variation du potentiel allélopathique, ce dispositif ne permettait pas de vérifier si, en parcelles paysannes, une telle interaction était effectivement perceptible. Afin de vérifier si *in situ* la culture de sorgho avait un quelconque effet lié à l'allélopathie sur une culture d'arachide suivante, Sène [6] a procédé en quatre temps :

1. Évaluation de la germination/levée et de la croissance précoce de l'arachide séparément pour des semis d'arachide réalisés sur l'emplacement des lignes de sorgho de l'année précédente, d'une part, et au milieu des interlignes de sorgho de l'année précédente, d'autre part. La position de semis de la culture suivante au milieu des anciennes interlignes de sorgho peut être un moyen d'éloigner les plantes de la source de composés phénoliques la plus importante (les racines), et ainsi, de diminuer l'intensité de leurs effets allélopathiques.
2. Quantification des molécules allélopathiques dans les deux situations ligne et interligne de sorgho.
3. Réalisation d'essais en conditions contrôlées, afin d'évaluer les effets d'extraits de sols contenant des acides phénoliques sur la germination de l'arachide. Il s'agissait d'« isoler » au maximum un éventuel effet des acides phénoliques sur l'arachide.
4. Réalisation d'une série d'expérimentations supplémentaires, dans lesquelles a été testé l'effet sur la germination de l'arachide de solutions d'acides phénoliques commerciaux analogues en termes de composition phénolique aux solutions d'extraits de sols des cinq parcelles paysannes étudiées dans l'étape précédente.

L'ensemble de ces quatre étapes permettait d'utiliser la puissance analytique des essais en conditions contrôlées tout en la valorisant sur un système de parcelles correspondant à la réalité agricole. Les résultats de ces travaux ayant été publiés par ailleurs [70-72], on se contente ici de mentionner dans *l'encadré 1* les points saillants qui permettent d'illustrer la fécondité de l'approche mise en œuvre.

Conclusion

Il est vraisemblable que les questions relatives à l'allélopathie, en particulier sur

Encadré 1

Dans le dispositif en parcelles paysannes de Sène [6], les quantités de phénols accumulées dans les parties aériennes et racinaires du sorgho se sont révélées extrêmement variables entre parcelles agricoles. Par ailleurs, il est apparu que les biomasses de sorgho étaient beaucoup plus variables entre parcelles que les teneurs en composés phénoliques. Dès lors, ce sont les variations de biomasse qui déterminent le plus les variations de potentiel allélopathique. Autrement dit, ce sont les parcelles ayant présenté les plus fortes contraintes de croissance qui présentent les plus faibles potentiels allélopathiques : certes, leur teneur en phénols est en général plus élevée que dans des peuplements sans contrainte, mais leur biomasse est nettement plus faible et la quantité de phénols produits est ainsi moindre. Par ailleurs, les peuplements à faible niveau de croissance sont aussi les peuplements à plus faible niveau de rendement : les rendements et le potentiel allélopathique (estimé par la quantité de phénols totaux produites) sont donc corrélés positivement. Si on cherchait à diminuer les effets allélopathiques en jouant sur l'accumulation des phénols, il faudrait ainsi diminuer la biomasse produite, avec des conséquences rédhibitoires sur le rendement du sorgho.

En ce qui concerne la démonstration de la réalité des effets allélopathiques au champ, le continuum de dispositifs retenus, allant de la parcelle agricole à l'évaluation en conditions contrôlées, a permis de conclure. La comparaison de la germination de l'arachide poussant sur des anciennes lignes de sorgho ou sur des anciennes interlignes en parcelles paysannes a montré que le taux de levée sur interlignes était toujours supérieur ou égal à celui observé sur les lignes. L'analyse des composés phénoliques retrouvés dans les sols après la culture du sorgho a montré qu'il s'agissait des mêmes molécules phénoliques (ou de leur produits de dégradation) que celles retrouvées dans le sorgho ; les quantités retrouvées étaient effectivement supérieures sur les lignes de sorgho par rapport aux interlignes. Enfin, les graines d'arachide poussant sur des extraits de sols comprenant ces acides phénoliques présentaient des taux de germination significativement inférieurs à celles poussant sur des milieux témoins ; en revanche, on n'a pas constaté de différence significative entre taux de germination sur des solutions issues d'extraits de sols et taux de germination sur des solutions homologues contenant des acides commerciaux. Il semble donc bien que les difficultés de germination de l'arachide au champ puissent être attribuées, au moins en partie, aux phénols libérés par le sorgho, et persistant dans les sols. D'un point de vue pratique, les résultats obtenus ont permis de suggérer deux voies alternatives pour une meilleure gestion de l'allélopathie du sorgho dans les systèmes de culture : la voie génétique (sélection variétale), le potentiel allélopathique étant influencé par le génotype, et la voie de l'évitement. L'évitement par le raisonnement spatial du semis de l'arachide au milieu des interlignes de sorgho peut être combiné à une géométrie de semis du sorgho (avec des interlignes plus larges) améliorant l'indice de récolte tout en diminuant la biomasse par pied.

sa réalité « au champ » et/ou son intérêt dans le fonctionnement des écosystèmes, déjà sources d'une littérature abondante, vont faire l'objet dans un proche avenir d'un intérêt encore plus marqué. En effet, les pistes que la valorisation de l'allélopathie ouvre en matière de protection intégrée des cultures, d'une part, et le regain d'attention apporté à une meilleure maîtrise des successions de culture, d'autre part, seront deux moteurs importants de la recherche sur l'allélopathie. Mais dans cette perspective, il est clair qu'il ne s'agira pas seulement de comprendre le phénomène sur le plan des mécanismes biologiques, mais aussi de mieux le maîtriser. Les réflexions ci-dessus permettent de montrer tout le parti qu'il y a à tirer d'une collaboration multidisciplinaire dans la perspective de maîtriser des phénomènes allélopathiques en conditions agricoles. En effet, c'est bien la confrontation de connaissances de biochimiste et d'écologue d'une part, et d'agronome d'autre part, qui a permis de déboucher sur des résultats originaux, à la fois en termes de mise en évidence d'un effet allélopathique en conditions agricoles, et en termes de voie de maîtrise de cet effet. Les biochimistes et écologues ont apporté l'outil analytique sans lequel l'approche des phénomènes allélopathiques est impensable ; les agronomes ont apporté un cadre conceptuel et méthodologique qui prend en compte la réalité du terrain, transposant et adaptant des méthodes qu'ils utilisent plus fréquemment pour traiter de questions relatives à l'élaboration du rendement ou de la qualité des produits, ou encore à la préservation de l'environnement. Cette approche agronomique de l'allélopathie devrait permettre d'avancer vers la maîtrise du phénomène, et d'en mesurer la portée réelle, dans tous les cas de figure envisagés dans le *tableau 1* ■

Références

1. Rice EL. *Allelopathy*. 2nd ed. Orlando (Florida) : Academic Press, Inc., 1984 ; 424 p.

2. Olofsdotter M, Mallik AU. Allelopathy symposium : introduction. *Agron J* 2001 ; 93 : 1-2.

3. Zeng RS, Luo SM, Shi MB, Shi YH, Zeng Q, Tan HF. Allelopathy of *Aspergillus japonicus* on crops. *Agron J* 2001 ; 93 : 60-4.

4. Qasem JR. Allelopathic potential of white top and syrian sage on vegetable crops. *Agron J* 2001 ; 93 : 64-71.

5. Qasem JR, Foy C. Weed allelopathy, its ecological impacts and future prospects : a review. In : Kohli RK, Pahdi HP, Batish DR, eds. *Allelopathy in agroecosystems*. New-York : Food Products Press, 2001 : 43-119.

6. Sène M. *Analyse de l'influence des systèmes de culture sur la variabilité des rendements du sorgho (Sorghum bicolor* L. Moensch) *et de son effet allélopathique*. Thèse de doctorat de l'INA P-G, Paris, 1999, 185 p.

7. Karlen DL, Varvel GE, Bullock DG, Cruse RM. Crop rotations for the 21st century. *Adv Agron* 1994 ; 53 : 1-45.

8. Leszczynska D. The role of allelopathy in ecological mixture crops. VIIth Congress of the European Society for Agronomy, Córdoba, 2002 : 201-2.

9. Miller DA. Allelopathy in forage crop systems. *Agron J* 1996 ; 88 : 854-9.

10. Singh HP, Batish DR, Kohli RK, Kaur S. Allelopathy agroecosystems : an overview. In : Kohli RK, Pahdi HP, Batish DR, eds. *Allelopathy in agroecosystems*. New-York : Food Products Press, 2001 : 1-141.

11. Weston L.A. Utilization of allelopathy for weed management in agroecosystems. *Agron J* 1996 ; 88 : 860-6.

12. Olofsdotter M. Rice-A step toward use of allelopathy. *Agron J* 2001 ; 93 : 3-8.

13. Camal-Malconado JA, Jiménez-Osornio JJ, Torres-Barragán A, Anaya AL. The use of allelopathic legume cover and mulch species for weed control in cropping systems. *Agron J* 2001 ; 93 : 27-36.

14. Petersen J, Belz R, Walker F, Hurle K. Weed suppression by release of isothiocyanates from turnip-rape mulch. *Agron J* 2001 ; 93 : 37-43.

15. Putman AR, Tang CS. Allelopathy : State of the science. In : Putman AR, Tang CS, eds. *The science of allelopathy*. New York : J. Wiley & Sons, 1986 : 1-22.

16. Inderjit, Keating K.I. Allelopathy : principles, procedures, processes and promises for biological control. *Adv Agron* 1996 ; 67 : 141-231.

17. Kohli RK, Singh PS, Batish DR. *Allelopathy in agroecosystems*. New York : Food Products Press, 2001 ; 446 p.

18. Seigler DS. Chemistry and mechanisms of allelopathic interactions. *Agron J* 1996 ; 88 : 876-85.

19. Waller GR. Allelochemical action of some natural products. In : Chou CH, Waller GR, eds. *Phytochemical Ecology : Allelochemicals, Mycotoxins and Insect Pheromones and Allomones*. Academia Sinica Monograph Series, n° 9. Taipei : Institute of Botany, 1989 : 129-54.

20. Siqueira JO, Nair MG, Hammerschmidt R, Safir GR. Significance of phenolic compounds in plant-soil-microbial systems. *Crit Rev Plant Sci* 1991 ; 10 : 63-121.

21. Gershenzon J. Changes in the levels of plant secondary metabolite production under water and nutrient stress. *Rec Adv Phytochem* 1984 ; 18 : 273-320.

22. Einhellig FA, Souza IF. Phytotoxicity of sorgoleone found in grain *sorghum* root extrudates. *J Chem Ecol* 1992 ; 18 : 1-11.

23. Weston LA, Nimbal CI, Czarnota MA. *Activity and persistance of sorgoleone, a long-chain hydroquinone by Sorghum bicolor*. The 1997 Brighton Crop Protection Conf-Weeds, 1997 : 509-16.

24. Einhellig FA. Mechanisms and modes of action of allelochemicals. In : Putman AR, Tang CS, eds. *The science of allelopathy*. New York : John Wiley, Sons, 1986 : 171-88.

25. Weston LA, Putman AR. Inhibition of growth, nodulation, and nitrogen fixation of legumes by Quackgrass. *Crop Sci* 1985 ; 25 : 561-5.

26. Weston LA, Putman AR. Inhibition of legume seedling growth by residues and extracts of Quackgrass *Agropyron repens*. *Weed Sci* 1986 ; 34 : 366-72.

27. Glass ADM. Influence of phenolic acids upon ion uptake. III. Inhibition of potassium absorption. *J Exp Bot* 1974 ; 25 : 1104-13.

28. Glass ADM. Inhibition of phosphate uptake in barley roots by hydroxy-benzoic acids. *Phytochemistry* 1975 ; 14 : 2127-30.

29. McClure PR, Gross HD, Jackson W. Phosphate absorption by soybean varieties : the influence of ferulic acid. *Can J Bot* 1978 ; 56 : 764-7.

30. Belmark CL, Jackson WA, Volk RJ, Blum U. Differential inhibition by ferulic acid of nitrate and ammonium uptake in *Zea mays*. *L Plant Phys* 1992 ; 98 : 639-45.

31. McCarty GW, Bremner JM. Effect of phenolic compounds on nitrification in soil. *Soil Sci Soc Am J* 1986 ; 50 : 920-2.

32. Turtura GC, Massa S, Casalicchio G. Levels of some free organic acids in soils and effects of their addition on nitrification. *Zenralbl Mikrobiol* 1989 ; 144 : 173-9.

33. Einhellig FA. Interactions involving allelopathy in cropping systems. *Agron J* 1996 ; 88 : 886-93.

34. Einhellig FA, Eckrich PC. Interaction of temperature and ferulic acid stress on grain *sorghum* and soybeans. *J Chem Ecol* 1984 ; 10 : 161-70.

35. Einhellig FA. Interactions among allelochemicals and other stress factors of plant environment. In : Waller GR, ed. *Allelochemicals : Role in agriculture and forestery*. ACS Symp. Ser 330. *Am Chem Soc* 1987 : 343-57.

36. Einhellig FA. Mechanism of action of allelochemicals in allelopathy. In : Inderjit *et al.* eds. *Allelopathy : Organisms, process and application*. ACS Symp. Ser 852. *Am Chem Soc* 1995 : 96-116.

37. Stowe LG, Osborn A. The influence of nitrogen and phosphorus levels on the phytotoxicity of phenolic compounds. *Can J Bot* 1980 ; 58 : 1149-53.

38. Einhellig FA, Rasmussen JA. Effects of three phenolic acids on chlorophyll content and growth of soybean and grain *sorghum* seedlings. *J Chem Ecol* 1979 ; 5 : 815-24.

39. Lehman ME, Blum U, Gerig T. Simultaneous effects of ferulic and *p*-coumaric acids on cucumber leaf expansion in split-root experiments. *J Chem Ecol* 1994 ; 20 : 1773-82.

40. Ben-Hammouda M, Kremer RJ, Monor HC, Sarwar M. A chemical basis for differential alllelopathic potential of *sorghum* hybrids on wheat. *J Chem Ecol* 1995 ; 21 : 775-86.

41. Einhellig FA. Mechanism of action of allelochemicals in allelopathy. In : Inderjit, *et al.*, eds. *Allelopathy : Organisms, process and applications*. ACS Symp. Ser. 852. *Am Chem Soc* 1995 : 96-116.

42. Lovett JV. Allelopathy research in Australia : an update. In : Chou CH, Waller GR, eds. *Phytochemical Ecology : Allelochemicals, Mycotoxins and Insect Pheromones and Allomones*. Academia Sinica Monograph Series n° 9. Taïpei : Institute of Botany, 1929 : 49-67.

43. Riffle MS, Waller GR, Murray DS, Sgaramello RP. Devil's-clay *Proboscidea louisianica*, essential oil and its components. Potential allelochemical agents on cotton and wheat. *J Chem Ecol* 1990 ; 16 : 1927-38.

44. Thorne RLZ, Waller GR, McPherson JK, Krenzer EG, Young CC. Autotoxic effects of old and new wheat straw in conventional-tillage and no-tillage wheat soil. *Bot Bull Acad Sin* 1990 ; 31 : 35-49.

45. Young CC, Cheng KT, Waller GR. Phenolic compounds in conductive and suppressive soils on clubroot disease of crucifers. *Soil Biol Biochem* 1991 ; 23 : 1183-9.

46. Waller LA, Jurzysta M, Thorne RLZ. Allelopathic effets of saponins from alfalfa *(Medicago sativa* L.*)* on weeds and wheat. *Bot Bull Acad Sin* 1993 ; 34 : 1-11.

47. Bell AB. Biochemical mechanisms of disease resistance. *Ann Rev Plant Physiol* 1981 ; 32 : 21-81.

48. Timmerman BN, Steelink C, Loewus FA. Phytochemical adaptations to stress. *Recent Adv Phytochem*, 1984 ; 18 : 334 p.

49. Woodhead S. Environmental factors affecting the phenolic content of different cultivars of *Sorghum bicolor*. *J Chem Ecol* 1981 ; 7 : 1035-47.

50. Cooper-Driver GA, Finch S, Swain T, Bernays E. Seasonal variation in secondary plant compounds in relation to the palatability of *Pteridium aquilinum*. *Biochem Syst Ecol* 1977 ; 5 : 211-8.

51. Dustin CD, Cooper-Driver GA. Changes in phenolic production in the hay-scented fern *(Dennstaedtia punctilobula)* in relation to resource availability. *Bioch Syst Ecol* 1992 ; 20 : 99-106.

52. del Moral R. On the variability of chlorogenic acid concentration. *Oecologia* 1972 ; 9 : 289-300.

53. Balakumar T, Vincent VHB, Paliwal K. On the interaction of UV-B radiation (280-315 nm) with water stress in crop plants. *Physiol Plant* 1993 ; 87 : 217-22.

54. Kumar SS, Nalwad UG, Basarkar PW. Influence of moisture stress on the accumulation of phenols in marigold (*Tagetes erecta* L.). *Geobios* 1991 ; 18 : 165-8.

55. Gilmore AR. Effects of soil moisture stress on monoterpenes in lobilly pine. *J Chem Ecol* 1977 ; 3 : 667-76.

56. Kainulainen P, Oksanen J, Palomaki V, Hokopainen JK, Hokopainen T. Effect of drought and waterlogging stress on needle monoterpenes of *Picea abies*. *Can J Bot* 1992 ; 70 : 1613-6.

57. Richardson MD, Bacon CW. Cyclic hydroxamic acid accumulation in corn seedlings exposed to reduced water potentials before, during, and after germination. *J Chem Ecol* 1993 ; 19 : 1613-24.

58. Guinn G, Eidenbock MP. Catechin and condensed tannin contents of leaves and bolls of cotton in relation to irrigation and boll load. *Crop Sci* 1982 ; 22 : 614-6.

59. Nelson CE. Hydrocyanic acid content of certain *sorghum* s under irrigation as affected by nitrogen fertilizer and soil moisture stress. *Agron J* 1953 ; 45 : 615-7.

60. Burgos-Leon W, Ganry F, Nicou R, Chopart JL, Dommergues Y. Etude et travaux : un cas de fatigue des sols induite par la culture de sorgho. *Agr Trop* 1980 ; 35 : 319-34.

61. Burgos-Leon W. *Phytotoxicité induite par les résidus de récolte de Sorghum vulgare dans les sols sableux de l'Ouest Africain*. Thèse de doctorat, université de Nancy, France, 1979, 123 p.

62. Vaughan D, Jones D, Ord BG. Amelioration by Volutella ciliata of the phytotoxicity of vanillic acid towards the growth of *Pisum sativum*. *Soil Biol Biochem* 1993 ; 25 : 11-7.

63. Chou CH, Chang YC, Cheng HH. Autointoxication mechanism of *Oryza sativa*. III. Effects of temperature on phytotoxin production during rice straw decomposition in soil. *J Chem Ecol* 1981 ; 7 : 741-52.

64. de Raissac M, Marnotte P, Alphonse S. Interactions entre plantes de couverture, mauvaises herbes et culture : quelle est l'importance de l'allélopathie ? *Agric Dév* 1998 ; 17 : 40-9.

65. Weidenhamer JD. Distinguishing resource competition and chemical interference : overcoming the methodological impasse. *Agron J* 1996 ; 88 : 866-75.

66. Sebillotte M. Système de culture, un concept opératoire pour les agronomes. In : Combe L, Picard D, eds. *Les systèmes de culture*. Paris : Inra éditions, 1990 : 165-96.

67. Boiffin J, Canneil J, Meynard JM, Sebillotte M. Elaboration du rendement et fertilisation azotée du blé d'hiver en Champagne crayeuse. I. Protocole et méthode d'étude d'un problème technique régional. *Agron J* 1981 ; 1 : 549-58.

68. Doré T, Sebillotte M, Meynard JM. A diagnosis method on regional crop yield variations. *Agric Syst* 1997 ; 54 : 169-88.

69. Sebillotte M. La collecte des références et les progrès de la connaissance agronomique. In : Boiffin J, Huet P, Sebillotte M, eds. *» Exigences nouvelles pour l'agriculture : les systèmes de culture pourront-ils s'adapter ? »*. Paris : Adeprina/INA P-G 1978 : 466-96.

70. Sène M, Doré T, Pellissier F. Effect of phenolic acids in the soil under and between rows of a prior *sorghum (Sorghum bicolor)* crop on the germination and emergence of peanuts *(Arachis hypogea)*. *J Chem Ecol* 2000 ; 26 : 625-37.

71. Sène M, Doré T, Gallet C. Relationships between biomass and phenolic production in grain *sorghum* grown under different conditions. *Agron J* 2001a ; 93 : 49-54.

72. Sène M, Gallet C, Doré T. Phenolic compounds in a *sahelian sorghum* (*Sorghum* bicolor L Moench) genotype (CE145-66) and in the associated soil in a tropical area. *J Chem Ecol* 2001b ; 27 : 81-92.