

L'ALLÉLOPATHIE EN AGRICULTURE

Par Louis ALBERTINI¹

Allélopathie contient la racine grecque *allelon* signifiant « l'un et l'autre, mutuellement, réciproquement ». Ce mot désigne l'ensemble des interactions biochimiques directes ou indirectes, positives ou négatives, d'une plante sur une autre le plus souvent au moyen de métabolites secondaires tels les acides phénoliques, les flavonoïdes, les terpénoïdes et les alcaloïdes.

La télétoxie ou phytotoxicité est la manifestation allélopathique négative d'une espèce de plante, celle-ci produisant par son feuillage et/ou ses racines des produits phytotoxiques qui limitent ou inhibent la germination ou la croissance de plantes d'autres espèces situées dans leur voisinage. C'est ainsi que le noyer, l'eucalyptus, la bruyère multiflore, le mimosa, le chiendent rampant ou la piloselle arrivent à inhiber ou neutraliser la végétation étrangère qui les entoure, la piloselle en émettant de sa rhizosphère des acides phénoliques (acide caféique, acide chlorogénique) à propriétés antibactériennes, fongicides et herbicides. Une première donnée importante est l'utile activité allélopathique de certaines plantes de grande culture contre les adventices (ou mauvaises herbes) entrant en compétition avec elles pour leur germination et leur développement : le seigle, l'orge, le sorgho, le sarrasin, le riz et le tournesol se montrent relativement nettoyeurs autour d'eux en libérant des composés allélochimiques qui, en plus de réduire la flore malherbologique, favorisent l'activité des micro-organismes du sol.

Un aspect positif de l'allélopathie s'observe lors du compagnonnage d'espèces cultivées. Le compagnonnage ou association désigne la façon dont certaines plantes peuvent contribuer à améliorer le développement d'autres plantes poussant à faible distance, par exemple en raison de l'excrétion par les premières de toxines agissant sur les insectes, les pathogènes et/ou les nématodes néfastes aux secondes - avec éventuelle réciprocité. C'est ainsi que, sous la forme de culture ou d'engrais vert, le souci protège le fraisier, le framboisier, le poireau ou la tomate, que la tomate aide le chou-fleur à repousser la piéride ou qu'elle protège le groseillier à maquereau de ses insectes nuisibles. Nous verrons plus loin d'autres techniques s'appuyant sur l'allélopathie positive.

Histoire résumée de l'allélopathie

Une plante peut présenter un développement réduit ou exalté lorsqu'elle est accompagnée d'une plante d'une autre espèce : c'est l'*antipathie* ou la *sympathie* entre

1. Communication présentée à l'Académie des Sciences, Inscriptions et Belles-Lettres de Toulouse à la séance du 14 mars 2024.

plantes. Il s'agit de la première manifestation ressentie de l'allélopathie telle qu'elle fut signalée dès la plus haute Antiquité par différents observateurs parmi les cultures mixtes et les rotations incluant les adventices. Après deux millénaires d'observations humaines, Hans Molish créa en 1937 le mot « allélopathie » pour désigner tout effet direct ou indirect d'une plante sur une autre par le biais de substances favorables ou toxiques.

En Grèce, Solon (IV^e s. av. J.-C.), soutenu plus tard par Plutarque, fit remarquer que deux arbres doivent être distants d'au moins 5 pieds, et même de 9 pieds si ce sont des figuiers ou des oliviers, pour réduire la concurrence nutritionnelle et « *les effets nocifs de leurs effluves et émanations* ». Excellent observateur, Théophraste (IV^e s. av. J.-C.) remarque qu'« *il y a des cas où les végétaux se détruisent mutuellement en se dérobant la nourriture ou en se gênant dans leurs autres fonctions. Le voisinage du lierre est nuisible, nuisible aussi celui de la luzerne en arbre (Medicago arborea) qui tue... toute végétation. Mais le pourpier de mer (Atriplex halimus) est plus fort qu'elle : il tue la luzerne en arbre* ». Théophraste montre aussi que le pois chiche, plante robuste et ligneuse, mûrit ses gousses très vite et montre une antipathie forte vis-à-vis des herbes alentour dont la croix de Malte (*Tribulus terrestris*) rapidement détruite. Paraît ainsi dans maints exemples, le concept de compagnonnage qui favorise une meilleure production, certaines plantes se conduisant pour d'autres en plantes nourricières ou les protégeant de méfaits : Théophraste note que « *pour combattre les puces des radis, le meilleur moyen est de planter des ers* ».

À Rome, le premier agronome à considérer l'allélopathie est Varron (I^{er} s. av. J.-C.) : « *L'essence même des plantations limitrophes, dit-il, doit être prise en considération. Si c'est une chânaie... qui vous avoisine, vous auriez tort de mettre des oliviers auprès ; car ce bois leur est antipathique... et par une propriété semblable à celle des chênes, la présence d'un gros noyer... suffit pour frapper tout l'entourage de stérilité* ». Cicéron signale l'antipathie entre le chou et la vigne. À la même époque, les Romains, dont Lucrèce, ont pris conscience du fait que la répétition d'une culture sur le même sol devenu malade déprime les récoltes, ce qui conduit Virgile, dans les *Géorgiques*, à souligner l'intérêt de la rotation des cultures, soit l'alternance blé/jachère, soit - mieux - la succession légumineuses-blé, le froment étant semé après une récolte « *de vesce légère ou d'amers lupins* ». Lors de cette alternance, la terre sera aérée et améliorée par la légumineuse tête de rotation et par un apport d'engrais.

L'agronome latino-andalou Columelle (65 ap. J.-C.) ne croit pas au déclin de la fertilité des sols signalé par ses prédécesseurs, sous l'action du temps et du travail des hommes : optimiste, il pense que des mesures agrotechniques appropriées permettent leur reconstitution et le regain de leurs performances, tout en notant que certaines plantes comme « *le pois chiche et le lin nuisent le plus à la terre par le poison qu'elles y déposent* ». Viticulteur émérite, Columelle conseille de planter « *une vigne dans une terre reposée (friche, jachère), car si vous la mettez dans un ancien vignoble, il faut attendre au moins dix ans* ». En effet, plantée avant ce laps de temps, « *elle ne fait racine qu'avec difficulté et ne se fortifie pas* ». Les raisons en sont, pour l'auteur, l'important lacis de racines laissé par la vigne précédente et l'imprégnation du sol par « *l'espèce de poison qui émousse la terre et l'engourdit* ». Pline l'Ancien (77 ap. J.-C.) est sensible au comportement allélopathique des plantes et souligne que certains arbres tels l'if, le pin, l'épicéa et surtout le noyer « *tuent les herbes* » qui les environnent car du feuillage de ces arbres « *dégoutte un liquide nocif* ». Pour défricher la forêt, il rapporte une méthode de Démocrite (III^e s. ap. J.-C.) qui consiste à « *faire macérer de la fleur de lupin dans un suc de ciguë pendant une journée et à en répandre sur les racines* » des arbres à éliminer.

L'agronome Palladius (V^e s. ap. J.-C.) n'ignore pas non plus les comportements allélopathiques et notamment celui du noyer qui « *demande à être séparé de tout autre arbre par de larges intervalles, parce que l'eau qui dégoutte de ses feuilles nuit aux arbres qui l'avoisinent, fussent-ils de son espèce* ». Il fait remarquer que « *l'olivier se plante sans problème en sol ayant porté précédemment arbousiers ou yeuses* », mais pas le chêne rouvre ou pubescent, ces derniers laissant dans le sol « *des racines perfides qui sont un poison pour les oliviers* ».

En **Asie** ancienne, Indiens et surtout Chinois, à l'agriculture avancée, observent déjà des phénomènes de sympathie et d'antipathie entre plantes.

En **Inde** antique, si aucune manifestation de type allélopathique n'est directement suggérée, il y a indication d'une compréhension de l'interaction entre plantes (Albertini, 2019).

En **Chine**, dès la plus haute Antiquité, des écrits traitent savamment d'agriculture dans un pays fait de petites fermes où très tôt, pour une nécessaire production intensive, sont pratiquées la rotation des cultures et les cultures mixtes où alternent les rangées de plusieurs espèces, la non-production liée à une friche ou à une jachère étant considérée comme une malédiction. L'un des premiers ouvrages décrivant des phénomènes de nature allélopathique est le *Lin Hai Yi Wu Zhi* (observations de choses étranges survenant près de la mer) écrit par Shen Ying (220-265) qui décrit, entre autres, un figuier étrangleur et une espèce de vigne qui, s'enroulant autour des arbres, provoque le pourrissement rapide de leur tronc par sécrétion d'un « *jus funeste* ». Dans la littérature chinoise, la plante emblématique de l'allélopathie a été le sésame (*Sesamum indicum*) dont Quan Yang, au III^e siècle, décrit les effets inhibiteurs sur la croissance des adventices. Bien plus tard, durant la dynastie Ming (1368-1644), la culture changeante impliquant le sésame fut largement pratiquée en raison de son dynamisme. La plantation de sapins chinois (*Cunninghamia lanceolata* : essence de reboisement en Chine et à Taïwan) fut normalement préparée par une culture initiale de sésame pur en vue du contrôle des mauvaises herbes, suivie d'une culture mixte de sapins et de millet (*Setaria italica*) ou de blé pendant plusieurs années (Wu et Zhu, 1997).

Chez les Arabes, les manifestations allélopathiques ont été principalement reconnues au Proche-Orient grâce aux contributions de leurs prédécesseurs mésopotamiens dont Qûtâmâ, principal auteur aux III^e-IV^e siècles du *Livre de l'Agriculture Nabatéenne* - livre syriaque traduit en arabe en 904 par Ibn Wahshiyya - et en al-Andalus (Ibérie arabe) aux VIII^e-XV^e siècles, par les agronomes arabo-andalous et notamment Ibn al-'Awwâm avec sa contribution essentielle à la fin du XII^e siècle.

En **al-Andalus**, le niveau de sociabilité des espèces cultivées retient spécialement l'attention des agronomes. Le Tolédan Ibn Wâfid (XI^e s.) rapporte que « *le voisinage de l'aubergine tout comme celui du jujubier, du mûrier ou de l'abricotier est profitable au melon qui, en revanche, souffre de celui de l'olivier* » et que « *si un plant de coloquinte vient à se montrer dans un carreau planté de melons, il faut se hâter de l'arracher et de le jeter au loin* ». Son jeune confrère de Tolède Ibn Bassâl, devenu Sévillan après la prise de Tolède par les Chrétiens en 1085, fait remarquer que le safran n'apprécie pas d'être associé à d'autres cultures mais tolère, durant l'été, la présence voisine du haricot, du sésame et du basilic sous arrosage.

Indépendamment de Pline et de Palladius, Ibn al-'Awwâm fait remarquer que « *tous les arbres plantés au voisinage du noyer lui montrent de l'antipathie, à l'exception du figuier qui se trouve avoir quelques points de convenance avec lui* ». À la suite d'un rapport de Cassianus Bassus, Ibn al-'Awwâm indique un comportement sympathique

entre pommier et poirier et entre pommier et cédratier : « *il s'établit entre l'un et l'autre une affection qui est d'une utilité réciproque* ». L'agronome grenadin M. al-Tighnarî (début XII^e s.), arboriculteur expert, observe que la vigne bénéficie de la présence sympathique de l'orme, sa production étant alors plus abondante et les éventuels accidents moins fâcheux. Il note également que le noyer, toxique, ne peut en aucun cas servir de support à la vigne conduite en *hautain* alors que l'orme, le peuplier, le frêne et même le figuier et l'olivier conviennent bien.

Dans son livre d'agriculture écrit en vers *rajaz*, l'agronome Ibn Luyûn d'Almeria (XIV^e s.) traite longuement de la sympathie et de l'antipathie entre plantes : « *quelques arbres fruitiers, à fruits charnus, montrent une inclination vers d'autres espèces à fruits charnus : ainsi en est-il du bigaradier à l'égard de l'olivier ; de même le laurier-rose, arbre à latex, a une affinité pour les arbres à latex... en revanche, le noyer se développe isolément car son ombre intense (en fait son importante feuillaison) est très préjudiciable aux plantes sous-jacentes et de son environnement immédiat jusqu'à entraîner leur mort, exceptés la vigne et le figuier qui ne sont jamais lésés* »... Il y a d'autres plantes qui se repoussent comme cela se produit sans aucun doute entre le palmier et le genévrier selon le rapport d'Abû Hanifa dans son traité sur les plantes - et l'on doit tenir compte de cela entre la vigne et le chou. En contraste, une sympathie s'observe entre le myrte et le grenadier et entre le peuplier et la vigne. Comme le grenadier sauvage est bénéfique à l'olivier, il convient de le planter près de ce dernier. Au Moyen Âge, en matière de « sympathie - antipathie » entre plantes, c'est au total l'apport des agronomes arabo-andalous, bons observateurs et travaillant dans un contexte agrotechnique et culturel brillant, qui apparaît le plus important et le mieux maîtrisé.

Durant la **Renaissance**, l'Allemand Konrad Heresbach (1496-1576) rapporte les sources gréco-latines et les données d'Albert le Grand concernant l'allélopathie. Après lui, l'horticulteur Peter Lauremberg (1585-1639), qui devint professeur à l'université de Rostock, apparaît, selon R. Willis (2007), comme le premier grand expérimentateur en allélopathie. Ainsi, soumettant à l'épreuve dans son jardin le prétendu antagonisme, anciennement reconnu, entre vigne et chou, il sème densément du chou commun autour de 200 boutures de vigne et s'étonne d'un résultat inverse : choux et vigne cohabitent en sympathie, le chou poussant d'une façon luxuriante et la vigne produisant une belle récolte de grappes.

Au début du XVI^e siècle, Paracelse, féru de médecine et d'iatrochimie, expose clairement un fait d'intérêt allélopathique à savoir qu'« *en toute chose (y compris chez les plantes), il y a un poison* » et que « *c'est la dose qui fait le poison* » : en effet un agent polluant ou toxique pourra entraîner deux réponses opposées selon que la dose reçue est faible ou forte. Ce phénomène constat, appelé aujourd'hui *hormèse*, traduit une réponse de stimulation des défenses biologiques à différentes doses de toxine, de sorte que peut s'expliquer au moins partiellement l'antipathie et la sympathie entre plantes.

Aux **XVIII^e et XIX^e siècles**, il y a une meilleure compréhension du phénomène allélopathique en raison des progrès concernant la croissance et le fonctionnement des plantes ainsi que de l'excrétion racinaire. Par exemple, le Français Duhamel du Monceau (1700-1782), lors d'expériences effectuées en tubes à essai, observe un matériel excrété par des filaments racinaires, la plante se débarrassant, selon lui, de déchets (toxiques?). Il note que les ormes jeunes alignés en bordure d'un champ de blé exténuent le sol à leurs extrémités racinaires de sorte que les grains de blé ne se développent pas près de ces jeunes arbres en raison vraisemblablement de substances toxiques excrétées par leurs racines.

Concernant la *rotation des cultures*, Augustin Pyrame de Candolle (1778-1841) en précise la théorie et l'intérêt en s'appuyant sur l'épuisement du sol et sur l'excrétion racinaire d'une culture annuelle répétée et/ou d'adventices envahissantes. L'épuisement du sol s'explique, d'une part, par un appauvrissement de celui-ci en matériel nutritif par les cultures qui s'y succèdent, et, d'autre part, par une corruption ou maladie due, en particulier, à l'excrétion racinaire de la plante cultivée et des adventices présentes. Le pêcher par exemple, quand il nuit au sol, une replantation doit être effectuée au même lieu, mais il convient de changer le sol devenu toxique avec le temps. Si le même sol est conservé, la replantation d'un arbre fruitier appartenant à une autre espèce ou famille sera pertinente, accompagnée d'une fumure appropriée. Pour améliorer la qualité de la rotation, les légumineuses occupent le premier rang car elles bonifient et aèrent le sol et notamment l'enrichissent en azote. Cependant le chimiste agricole J.B. Boussingault (1802-1887) n'adhère pas à la théorie de Candolle en donnant en exemple le maïs ayant poussé durant deux cents ans sur un même sol de l'Est américain sans réduction de récoltes. Pour lui, dans ce cas l'excrétion racinaire se décompose rapidement et rend la répétition possible. L'auteur indique d'autres situations analogues à propos de cultures de pomme de terre, d'indigotier et de canne à sucre.

Durant la **période récente**, le fait allélopathique s'impose. À la fin du XIX^e siècle, l'intérêt pour l'allélopathie prend un nouvel essor grâce au travail expérimental en arboriculture fruitière de l'anglais P. Pickering (1858-1920), secondé par H. Russell, duc de Bedford (1848-1940), effectué à la Worburn Experimental Fruit Farm, premier établissement expérimental agronomique dévolu à la fonction fruitière au Royaume Uni. Les auteurs étudient l'allélopathie sur deux aspects majeurs : l'effet de la couverture herbeuse sur les arbres fruitiers en croissance et l'effet de cultures herbacées sur d'autres cultures herbacées. Sur le premier sujet, l'expérimentation répétée les conduit à noter que les principales graminées prairiales - vulpin des prés, dactyle, fléole, ray-grass, féтуque - provoquent à la fois la décoloration foliaire et la réduction de croissance des jeunes pommiers. Dès 1903, les deux auteurs avancent l'hypothèse que l'effet allélopathique négatif causé par cet environnement herbeux sur les pommiers est très vraisemblablement *directement toxique* tout en n'écartant pas une manifestation indirecte par l'intervention de bactéries à toxicité soit dirigée sur les jeunes pommiers, soit affectant des bactéries utiles à ces arbres. L'inhibition s'observe dans différents sols, profonds, sablonneux, avec un effet accusé en sols lourds comme à Worburn.

Sous l'impulsion de M. Whitney et F. Cameron, l'histoire de l'allélopathie s'écrit aux États-Unis (de 1901 à 1925, au Bureau des Sols, USDA) avec l'étude des caractéristiques des sols - notamment de l'humidité - en rapport avec la productivité des cultures et, d'autre part, avec la prise en compte des substances organiques isolées du sol, nombre d'entre elles étant toxiques. Les idées de Whitney furent développées dans une théorie selon laquelle l'interaction des racines avec le sol contrôle en grande part la fertilité du sol, en remettant ainsi au jour la théorie de Candolle (1832). Whitney énonça, dans ce sens, plusieurs résultats d'un grand intérêt, selon lui, pour les fermiers et exposa en particulier les points suivants liés à la toxicité : 1/ les plantes produisent continuellement des déchets qui deviennent nuisibles par accumulation ; 2/ l'effet nuisible des adventices est dû à leurs effets toxiques sur les plantes cultivées ; 3/ le rôle de l'humus est de convertir les substances organiques toxiques en formes non nuisibles ; 4/ le rôle des fertilisants est d'assister le processus de conversion des toxines du sol en matériel non nuisible, inoffensif ; 5/ la rotation des cultures est utile parce que chaque culture de la succession

n'est pas altérée par les excréta de la culture précédente. Malgré quelques oppositions dont celle de C. Hopkins (1913), c'est dans les années 1925-1960 que l'allélopathie fut reconnue comme une **nouvelle discipline scientifique** par la **communauté scientifique pour des raisons agrotechniques, économiques et sociologiques**. **L'allélopathie profita en effet du progrès scientifique général** (en physique, chimie, microbiologie, écologie) avec en aval une reconnaissance socio-économique des plantes de l'agriculture et de la forêt. Et, notamment en Occident, les grands Instituts de recherche se lancèrent alors dans des études d'allélopathie tandis que furent créés des journaux d'agronomie et d'écologie s'intéressant à l'allélopathie, comme le « Journal of Ecology » (UK) (R. Willis, 2007).

L'autrichien **Hans Molisch** (1856-1937) est souvent considéré comme le *père de l'allélopathie* - il en créa le mot - mais il ne considéra que les substances inhibitrices *gazeuses* des racines (à l'exclusion du CO₂) pouvant exercer leur action nuisible sur les racines d'autres espèces de plantes de sorte qu'il est difficile à ces diverses plantes de se maintenir ensemble dans le même lieu. Selon lui, « *peut-être que la sociologie des plantes à laquelle l'allélopathie est encore étrangère, pourra dans le futur nous donner de plus précises informations sur ce sujet* ». L'historique qui précède nous procure pourtant nombre d'exemples intéressants de faits d'allélopathie, certains étant avérés dès l'Antiquité. Un autre grand personnage de l'allélopathie est **Gerhard Madaus** (1890-1942) plus investi que Molisch en écologie, plus moderne et mieux formé à la pharmacologie et à la phytothérapie. Il prend en compte les idées de Candolle et, dans son travail expérimental, met en évidence l'allélopathie positive entre la violette et le seigle, celle négative entre le cresson de fontaine et une véronique et l'influence négative du lupin amer sur l'absinthe. Il souligne *l'intérêt du compagnonnage* de plantes, comme le rosier et le lis, le pin sylvestre et l'aulne, sans doute réciproquement favorisées par des exsudats racinaires à compatibilité rehaussée, sans omettre de noter l'antagonisme de plantes (chêne et noyer, menthe et persil).

Définition de l'allélopathie - allélochimie

Jean-Pierre Caussanel, en 1975, affirma que l'allélopathie correspondait à l'ensemble des phénomènes qui sont dus à l'émission ou à la libération de substances organiques par divers organes végétaux, vivants ou morts, et qui s'expriment par l'inhibition ou la stimulation de la croissance de plantes se développant à leur voisinage ou leur succédant sur le même terrain. Les substances allélopathiques peuvent être émises par quatre voies :

- 1 - la *volatilisation* : c'est le cas notamment pour les plantes des régions arides (*Eucalyptus*) et de la garrigue méditerranéenne (*Salvia*),
- 2 - la *lessivage des parties aériennes* : cas du noyer,
- 3 - la *décomposition des organes morts* (résidus de récoltes entre autres). Exemples: sorgho, seigle,
- 4 - les *exsudats racinaires* : les substances sont émises par les racines vivantes ou libérées par les parties racinaires mortes.

Allélochimie

La grande majorité des composés allélopathiques sont des métabolites secondaires ne jouant pas de rôle majeur dans le métabolisme de base de la plante qui les émet. Ce sont :

- 1 - des *gaz toxiques*, comme le cyanure ou l'ammoniac inhibiteurs de la germination et de la croissance des plantes ; alors que l'éthylène stimule la germination,
- 2 - des *acides organiques*. Les acides acétique ou oxalique, très abondants, peuvent inhiber la germination, de même que l'acide citrique,
- 3 - des *composés aromatiques*. Les acides phénoliques : *coumarines* qui font partie des composés naturels les plus phytotoxiques ; *alcaloïdes* (caféine et nicotine) ; *flavonoïdes* (responsables de la coloration des fleurs et des fruits) dont la catéchine d'*Acacia catechu* ; une *quinone*, la *juglone* du noyer inhibant la croissance de plantes herbacées et d'arbres comme la luzerne et le pommier,
- 4 - des *terpénoïdes* contenus en particulier dans les genres *Salvia* et *Eucalyptus*.

Une fois émises, les substances vont migrer et évoluer dans le milieu : volatilisation, ruissellement, lessivage, dégradation et métabolisation par les micro-organismes du sol (intervention des bactéries et des mycorhizes). Globalement, ces substances allélopathiques agissant sur la germination ou la croissance des plantes-cibles ne montrent guère d'effet spécifique. Les actions peuvent être inhibitrices ou stimulantes : on parle alors d'allélopathie négative ou positive. Le plus souvent les doses efficaces sont faibles (de l'ordre du microgramme par litre) et l'on observe de fortes variations (inhibition ou stimulation) en fonction de la dose.

Quelques effets cytophysiologiques

La division cellulaire est inhibée par la coumarine, par exemple, dans les racines d'oignon.

Les phénols perturbent la régulation des hormones de croissance et de ce fait altèrent la croissance végétale.

Une coumarine - la scopolétine - réduit la photosynthèse et la respiration du tournesol et du tabac en provoquant la fermeture des stomates.

Les composés phénoliques accroissent l'extrusion du potassium hors des tissus de la racine, agissant ainsi sur la perméabilité des membranes.

L'absorption minérale peut être inhibée : l'acide férulique inhibe l'absorption du potassium.

Le cycle de l'azote peut être perturbé : fixation de l'azote et nitrification altérées. Un même composé peut avoir une action sur de multiples sites : l'acide férulique, déjà cité à propos de l'absorption minérale, agit sur la respiration des mitochondries, sur la synthèse de chlorophylle et sur l'activité des hormones de croissance, sachant que l'activité des composés allélopathiques dépend de l'état physiologique de la plante réceptrice et des conditions du milieu édapho-climatique.

Intérêt agronomique de l'allélopathie

Sont à prendre en compte :

- 1 - les **adventices** vivaces ou annuelles qui nuisent par leur invasion ou leur forte allélopathie négative au développement des plantes cultivées,
- 2 - les **communautés de plantes dominées par les espèces pérennes**,
- 3 - l'allélopathie **du noyer et des arbres fruitiers et forestiers**,
- 4 - l'association d'espèces cultivées, véritable **compagnonnage** fondé sur le bénéfice que peut tirer une plante de la plante d'une autre espèce à distance proche, et réciproquement,

5 - la stratégie culturale qui vise à utiliser des plantes cultivées, à allélopathie marquée, en **culture intercalaire protectrice** ; ou encore à employer leur **paillis allélopathique** en couverture de protection de semis ou de plantules d'espèces agricoles neutres.

1 - Les herbes nuisibles.

Parmi les adventices les plus agressives vis-à-vis des cultures, citons deux graminées vivaces, le grand chiendent ou chiendent pied-de-poule (*Cynodon dactylon*) et le chiendent rampant ou officinal (*Agropyron repens* ou *Elymus repens*) et le vivace souchet rond (*Cyperus rotundus*, cypéracées). L'action néfaste du **chiendent pied-de-poule** s'observe sur de nombreuses cultures dont le blé, l'orge et la moutarde. Golparvar et al. (2015) ont pu vérifier son haut niveau d'allélopathie négative en Iran où des extraits de feuilles et de puissants rhizomes inhibèrent fortement le développement du basilic et du pourpier dès la germination de leurs graines. Le **chiendent rampant**, très agressif, qui colonise largement le terrain grâce à des rhizomes cependant moins puissants que ceux du *Cynodon* domine par son allélopathie négative les infestations d'adventices annuelles comme *Polygonum persicaria* et *Oxalis stricta*, sachant que Osvald (1947) a montré que des extraits de ses rhizomes et racines inhibent la croissance de plantules de rave et d'avoine. La plante la plus agressive à l'égard des cultures et autres adventices est le **souchet rond** : c'est l'adventice la plus malfaisante de notre planète et un réel fléau pour l'agriculture tropicale. Pour contenir cette plante particulièrement néfaste dans les cultures de cotonnier au Brésil, le CIRAD a inventé d'utiliser un paillis ou mulch de sorgho à effet allélopathique sur le souchet et autres adventices dans une rotation triennale (Séguy et Bouzinac, CIRAD, 1999).

D'autres adventices vivaces et à agressivité majeure dans les cultures de céréales (blé, orge et céréales fourragères) doivent en grande partie leur capacité à s'étendre et à établir une concurrence néfaste à leur **aptitude à drageonner**, le drageon étant un rejet souterrain émis par un bourgeon formé sur la racine. C'est ainsi que la fragmentation de la racine par un instrument aratoire peut permettre par drageonnage une multiplication de la mauvaise herbe, à l'encontre du but recherché ! Trois espèces de dicotylédones sont à citer : le liseron des champs (*Convolvulus arvensis*, *Convolvulaceae*), le cirse des champs (*Cirsium arvense*, *Asteraceae*) et la patience sauvage (*Rumex obtusifolius*, *Polygonaceae*).

2 - Les communautés de plantes dominées par les espèces pérennes

Durant le XX^e siècle, les écologistes ont montré que dans les formations végétales spontanées, comme le maquis de Corse, les plantes vivaces arbustives telles le romarin, la bruyère arborescente et l'arbousier dominaient et que les thérophytes, plantes annuelles, étaient rares. G. Bertrand (1945) parla de **toxicité à distance** ou **télétoxie**. Le terme d'antibiose fut aussi utilisé, mais en général les écologistes adoptèrent celui d'allélopathie. Le manque de thérophytes s'observe aussi dans les garrigues calcaires du sud de la France et dans les formations calcaires de Normandie, de Champagne et de Picardie. G. Deleuil (1950) trouva qu'en garrigue, il y avait une germination importante de plantes annuelles après une bonne pluie, suivie d'une courte vie et d'une mortalité liée à la toxicité du sol due à celle des racines de plantes dominantes dont les extraits inhibent la germination et le développement des plantes annuelles. L'auteur put hiérarchiser le niveau d'allélopathie négative (ou de phytotoxicité) dans l'ordre décroissant suivant : *Erica multiflora*, *Helianthemum lavandulaefolium*, *Rosmarinus officinalis* et fit remarquer

que des légumineuses annuelles (*Hippocrepis* spp.) étaient cependant capables de se développer en raison de la présence de nodosités racinaires aptes à neutraliser les toxines.

Dans les prairies du nord de la France étudiées par L. Guyot et Y. Becker (années 1950), les graminées pérennes, *Brachypodium pinnatum* et *Bromus erectus* dominant. Les auteurs trouvèrent que parmi 41 espèces testées, les extraits de racines de cinq Asteraceae - trois *Hieracium*, un *Hypochoeris* et un *Solidago* - montrèrent une très grande toxicité à l'égard de la germination et de la croissance des thérophytes, sachant que l'activité biologique du sol et de ces extraits dépend de la saison. Une telle situation peut conduire à une domination de la famille des *Asteraceae* avec comme conséquence une dégradation de la prairie.

3 - Allélopathie du noyer, des arbres fruitiers et forestiers

Le comportement antipathique du noyer commun (*Juglans regia*) d'origine euro-asiatique a été reconnu depuis l'Antiquité gréco-latine notamment par Varron, Pline l'Ancien et Palladius ; celui des espèces nord-américaines, noyer cendré (*J. cinerea*) et surtout noyer noir (*J. nigra*) est encore plus marqué sur la végétation alentour. On sait à présent que le composé allélochimique responsable de la toxicité des noyers est la *juglone* (5-hydroxy - 1,4 naphtoquinone) isolée en 1928 par l'Américain E. Davis en montrant son effet toxique par injection dans des tiges de tomate et de pomme de terre. L'ensemble de la végétation des noyers, racines et coques de noix comprises, est bien pourvue en juglone, connue pour avoir une action anti-germinative sur les graines de noyers et de bien d'autres espèces et pour inhiber la respiration des plantes sensibles à ce composé. La pluie sur le feuillage du noyer entraîne vers le sol la juglone excrétée pour une toxicité de surface complétée dans le sol par la toxicité racinaire. Ainsi, les maraîchages doivent être éloignés de 10 à 15 m au-delà de la végétation des noyers car nombre de légumes comme l'asperge, l'aubergine, le chou et la tomate sont sensibles à la juglone. L'éloignement doit concerner aussi de nombreux arbres et arbustes tels que l'aulne, le bouleau blanc, l'érable argenté, le pin sylvestre, les rhododendrons, le troène et le cotonéaster, ainsi que les herbes fourragères, telles la luzerne vivace et le trèfle incarnat annuel.

Chez le noyer commun, l'allélopathie ne s'exprime que lorsque la concentration de juglone atteint son seuil d'influence, à l'âge de huit ans et plus. Dans un environnement naturel bio-diversifié avec des conditions optimales et le concours de micro-organismes de plantes détoxifiantes, en sol bien structuré et aéré, la juglone n'est plus présente à un niveau toxique au printemps. Il n'en est pas de même en milieu anaérobie où les composés toxiques s'accumulent.

Peut-on mettre au **compost** le feuillage du noyer ? Le résultat de l'expérience en ce domaine est positif car la juglone se décompose en quelques semaines au contact de l'air, de l'eau et des bactéries. Si les feuilles sont finement découpées, la décomposition est encore plus rapide et l'on obtient un compost de bonne qualité, selon les experts de l'état de l'Ohio.

Allélopathie d'arbres forestiers feuillus

Le *sumac* ou arbre à perruques (*Cotinus coggygria*, *Anacardiaceae*) : en Provence, le chêne pubescent montre localement des signes de dépérissement et une régénération problématique. Or, dans le sous-bois de la chaînée pubescente, la présence du sumac, riche en composés allélochimiques (monoterpènes, composés phénoliques comme

l'alcool vanillique, et tannins - Novakovic' *et al.*, 2009) affecte la régénération du chêne pubescent notamment en altérant la mycorhization (A. Bousquet-Mélou, J. Boudenne, 2012).

L'*ailante glanduleux* ou faux vernis du Japon (*Ailanthus altissima*, *Simaroubaceae*), particulièrement invasif a, depuis le XVIII^e siècle, envahi l'Europe et colonisé aussi les États-Unis et l'Australie. Il a notamment été utilisé pour réaliser des alignements urbains. L'*ailante* s'installe rapidement en nombre dans tous les lieux peu surveillés (friches, terrains vagues, talus routiers, environnement des cours d'eau). Il libère de tous ses organes un allélochimique, quassinolide dénommé *ailanthone*, toxique pour les espèces environnantes. Il est particulièrement agressif par son drageonnage très actif et par son système racinaire envahissant et très toxique : il devient vite dominant par son pouvoir concurrentiel puissant qui l'entraîne en un lieu à la quasi monospécificité. C'est donc une espèce à « *éradiquer absolument* » (Gamisans, 2007). Indiquons enfin qu'en accord avec Varron, Columelle indique que « *le chêne vert laisse dans la terre, même après qu'il est abattu, des racines qui sont nuisibles aux plants d'oliviers, et dont le poison tue ces arbres* ».

4 - Le compagnonnage végétal ou les cultures associées

C'est un système de culture, actuellement utilisé en agriculture et fréquemment en horticulture biologique, qui consiste à associer sur une même parcelle simultanément plusieurs espèces ou variétés aptes à mettre en œuvre les bienfaits de l'allélopathie positive dont l'expression est leur développement amélioré et leurs productions bonifiées en quantité et en qualité. Ces plantes peuvent, entre autres, échanger plusieurs services : protection du sol contre l'érosion, fertilisation du sol, action répulsive ou toxique sur des insectes spécifiques, des herbes concurrentes ou des pathogènes. Le compagnonnage était pratiqué bien avant l'utilisation des pesticides chimiques. Il trouve à présent un nouvel essor en agriculture et en maraîchage *biologiques*.

Un exemple historique est celui des « *trois sœurs* », trois plantes compagnes - maïs, haricot et courge - cultivées ensemble pour leur entraide mutuelle par les Amérindiens en Amérique du Sud avant l'arrivée des Européens : ainsi, la haute tige solide du maïs sert de tuteur au haricot, tandis que les racines du haricot, grâce aux bactéries symbiotiques, enrichissent le sol en azote qui profite au développement du maïs et de la courge. Cette dernière étale son feuillage sur le sol, ce qui réduit le développement des plantes adventices et maintient le sol humide en le protégeant du rayonnement solaire. L'union de ces trois légumes propose en outre un régime alimentaire équilibré, haricot et maïs apportant tous les acides aminés essentiels à un équilibre alimentaire.

On reconnaît *plusieurs formes* de compagnonnage dont, en *agroforesterie*, l'association *blé-hêtre* ou celle *ray-grass* entre rangs de *pommiers*, avec effets allélopathiques positifs mutuels, les espèces ligneuses servant en outre de protection ou de support aux annuelles. La *capucine* plantée au pied d'*arbres fruitiers* délivre ceux-ci des pucerons (ex. : puceron lanigère du pommier) et sert de garde-manger à des insectes auxiliaires utiles, dont les coccinelles.

La réintroduction de l'*inule visqueuse* (*Inula viscosa*, *Asteraceae*), plante vivace de la garrigue et du maquis dans les oliveraies méditerranéennes a pour effet de favoriser le développement et la dissémination des hyménoptères parasitoïdes de la mouche de l'olivier.

Dans le cadre d'une lutte biologique menée en horticulture, le *souci* (*Calendula vulgaris*, *Asteraceae*), très utilisé en pharmacie humaine, protège les tomates, les

poireaux, les choux de Bruxelles et les fraisiers. Cette plante compagne attire de nombreux insectes dont des guêpes parasites et des syrphes qui sont de redoutables prédateurs contre des insectes (pucerons et autres) ennemis de ces légumes. En outre, le système racinaire du souci sécrète des toxines actives contre les nématodes parasites de ces mêmes légumes. Et c'est aussi un excellent engrais vert : ses fleurs, une fois fanées, accélèrent dans le compost l'activité microbienne de maturation.

Compagnonnage dans le maraîchage

Parmi les légumineuses, le *haricot* (*Phaseolus vulgaris*) s'associe favorablement à nombre d'espèces : maïs (qui sert de brise-vent au haricot), courge, citrouille, concombre, épinard. Un pied de haricot pour six de céleri avantage ce dernier tout comme le persil. Le haricot nain pousse mieux avec le chou que seul. En revanche, les *Allium* (ail, oignon, poireau, ciboulette) ne lui conviennent pas de même que le fenouil, plante néfaste à tous les légumes.

La *tomate* accompagne favorablement l'asperge, le persil, la carotte, l'oignon, le poireau, la laitue, mais n'apprécie pas l'aneth, la moutarde et l'oseille. Elle aide toutes les sous-espèces de choux européens (*Brassica oleracea*), chou pommé, chou-fleur, brocoli, chou de Bruxelles, chou-rave, à repousser la piéride. Cultivée au voisinage du groseillier à maquereau, elle écarte les insectes ravageurs de cet arbuste grâce à l'émission de substances volatiles.

Les *Allium* spp., ail, oignon et poireau, favorisent le développement de la carotte, du concombre, de la tomate, de l'épinard, du céleri et du fraisier. Des rangs alternés d'oignons et de carottes repoussent la mouche de la carotte et celle de l'oignon.

L'*asperge* (*Asparagus officinalis*, *Asparagaceae*), est une bonne compagne de l'artichaut, du haricot nain et du persil ; grâce à son asparagine, elle aide au contrôle des nématodes du sol qui sont nuisibles à la tomate. L'asperge redoute l'ail et l'oignon.

Culture intercalaire, allélopathie et bio-fumigation

La culture intercalaire vise à couper la succession de cultures de la même espèce (par exemple, blé sur blé) dont nous avons vu les inconvénients. Il est alors recommandé de choisir en culture intercalaire une plante (ex. la *moutarde brune*, et mieux le *radis fourrager* apte à réduire la *patience sauvage*, adventice très agressive) dont les résidus dans le sol pourront digérer les putrescines ainsi que les exsudats racinaires de la culture précédente aptes à contrarier l'installation du réseau racinaire de la culture suivante. Parallèlement, plantes vivaces, minifaune et pathogènes qui normalement se développent à la faveur des putrescines et exsudats racinaires sont en très grande part neutralisés, ce qui permettra une installation nettement améliorée de la culture suivante, qu'elle soit analogue ou différente de la précédente (J.Y. Talhouarn, 2012). Si l'on veut une restitution de végétation bienfaisante, la culture intercalaire doit être broyée, séchée pendant quelques jours à l'air libre puis incorporée dans la strate supérieure du sol : cette forme d'apport enrichit le sol en engrais et sert, entre autres, à nourrir les organismes utiles, à savoir la faune et les bactéries et champignons qui décomposent la cellulose, ainsi que les lombrics avides de ce broyat desséché. Cette culture intercalaire assure en outre une **bio-fumigation** contre les graines, rhizomes et racines d'adventices agressives comme le chiendent, le rumex, le liseron et le cirse, bio-fumigation à l'encontre aussi d'insectes (taupins, tipules,...) et de pathogènes fongiques (*Sclerotinia*, *Rhizoctonia*, *Fusarium*...) et bactériens.

5 - Plantes de couverture et paillis

Paillis vivant. Dans les garrigues et maquis méditerranéens, de nombreuses plantes herbacées ou vivaces aromatiques - couvre-sol et allélopathiques - permettent aux plantes, arbustes, arbrisseaux et autres, de mieux se maintenir en résistant à la compétition d'adventices nuisibles. Cette situation a servi de modèle à l'installation de **plantes couvre-sol allélopathiques** pour contrôler la germination des herbes néfastes et éviter le recours aux herbicides. Ces plantes couvre-sol ou cultures d'étouffement sont encore appelées **paillis vivants**.

Une plante couvre-sol sera choisie apte à s'établir rapidement et à être d'entretien aisé. Un bon paillis vivant, bien installé, a d'incontestables qualités : il réduit l'érosion due au vent, tolère la sécheresse, modère la température du sol, favorise l'infiltration de l'eau au détriment du ruissellement et bonifie la structure du sol et son état humique pour une culture améliorée tant en qualité qu'en quantité. Point très important, ce paillis vivant réduit la prolifération des mauvaises herbes par l'obscurité instaurée, la compétition pour les ressources du milieu et l'action allélopathique du paillis lui-même mis en évidence par l'expérimentation.

Paillis mort ou mulch. Un paillis mort peut provenir d'une plante couvre-sol vivante (paillis vivant) et contribuer à constituer un obstacle aux mauvaises herbes par son positionnement physique et son allélochimie. C'est par exemple en culture tropicale, un mulch de sorgho précoce broyé sur lequel on sème un coton tardif.

Les autres matériaux de paillis morts utilisés en *culture biologique* sont les *déchets organiques*, copeaux de bois de feuillus et de résineux, tontes de gazons séchés, feuilles mortes, foin, paille, écorces de fèves de cacao, fibres de coco ou de jute.

Conclusion

L'allélopathie, dans son intervention stricte - allélochimique -, explique en grande part l'affinité ou la répulsion de plantes en situation proche. L'allélopathie intervient dans le dynamisme de la végétation et la composition floristique des différentes formations végétales - prairies, garrigues, maquis méditerranéens, forêts - sans oublier le panel de mauvaises herbes des diverses cultures (céréales, protéagineux, prairies naturelles et artificielles, plantes maraîchères) en conditionnant notablement la sociologie végétale.

L'état du sol (structure et niveau de compacité conditionnant l'activité de bactéries aérobies ou anaérobies et de champignons mycorhiziens) module l'activité de l'allélopathie dans le sens négatif ou positif selon la concentration et l'efficacité des allélochimiques dominants, sachant qu'intervient aussi l'antibiose entre micro-organismes et que des substances émanant de micro-organismes peuvent altérer les plantes.

À une époque où l'on s'est résolu finalement à prendre en compte les méfaits causés par l'agriculture industrialisée utilisant un panel d'intrants toxiques pour les sols, l'environnement des cultures et la santé des agriculteurs et de la population en raison de la pollution des denrées, une **mutation considérable et résolue de l'agriculture est apparue nécessaire** tant pour une bonne conservation des sols que pour l'obtention de récoltes saines tout en maintenant un haut niveau de rendement, et cela concerne aussi bien les grandes cultures que les arbres fruitiers, et les plantes maraîchères à plusieurs récoltes annuelles. Cette prise de conscience pour le développement de processus agricoles biologiques, ou tout au moins durables, nécessite des agronomes et des

agriculteurs *une bien meilleure connaissance* des sols - de leur conservation et de leur amélioration -, des techniques culturales et des moyens diversifiés de luttés, dont la lutte biologique, contre les différents méfaits affectant les cultures. Il s'agit, d'autre part, **de minorer très fortement ou d'exclure les intrants dont les pesticides.**

L'allélopathie doit être judicieusement prise en considération car son intérêt agricole est avéré en nombre de situations. Des méthodes culturales telles que le compagnonnage d'espèces, l'utilisation de cultures intercalaires appropriées, de cultures dérobées ou de paillis allélopathiques vivants ou morts sont de nature à assurer la promotion et la pérennisation de nouveaux types d'agriculture. En faisant appel aux observations de terrain, aux prévisions d'une météo de plus en plus performante, à une aide multifonctionnelle de l'informatique, à la télédétection par satellites et aux drones d'observation, les agricultures nouvelles doivent pouvoir se substituer à l'agriculture actuelle en profitant pleinement des acquis de la science. La robotisation ne sera pas en reste. Ainsi, l'agriculture, telle qu'elle se pratique en Occident et ailleurs va redevenir, avec sagesse, une activité biologique qui continuera de progresser grâce à la science, **sans oublier de respecter plantes, sols et populations. La science allélopathique y contribuera.**

Bibliographie

Antiquité gréco-latine (par ordre chronologique)

Théophraste (370-287 av. J.-C.), *Recherches sur les Plantes*, Paris, Les Belles Lettres, 2003.

Varron (116-27 av. J.-C.), *De l'agriculture*, Paris, Errance, 2003.

Virgile (70-19 av. J.-C.), *Les Géorgiques*, Paris, éd. Garnier, 1886.

Columelle (65 ap. J.-C.), *De l'agriculture*, Paris, Errance, 2002.

Pline l'Ancien (77 ap. J.-C.), *Naturalis Historia*, Paris, Les Belles Lettres, 1949-1972.

Palladius (V^e siècle ap. J.C.), *De l'agriculture*, Paris, Errance, 1999.

Al-Andalus

Ibn Wâfid (XI^e siècle), *Recueil sur l'agriculture*, trad. espagnole de C.C. Romero, numéro monographique d'*Analecta Malacitana*, Universidad de Malaga, 1997.

Ibn al-'Awwâm (fin du XII^e siècle), *Le livre de l'agriculture*, trad. française de Clément Mullet, 2 vol., Paris, 1864-1867 ; rééd. Arles, Actes Sud, 2000.

Ibn Luyûn (1282-1349), *Le livre des principes de la beauté et de l'extrême fertilité, au sujet des notions fondamentales de l'art en agriculture*, trad. espagnole de J. Eguaras Ibanez, Grenade, 1988.

Autres références sur l'allélopathie

Brooks, M.G., « Effects of black walnut trees and their products on other vegetation », *West Virginia Agricultural Experiment Station Bulletin*, 347 : 1-37, 1951.

Candolle, A.P., de, « Essai sur la théorie des assolements », *Bulletin de la Classe d'Agriculture de la Société des Arts de Genève*, 73 : 1-22, 1832.

Caussanel, J.P., *Phénomène de concurrence par l'allélopathie entre adventices et plantes cultivées*. COLUMA-EWRC. Cycle de perfectionnement international en malherbologie, 7, p. 1.

Delabays, N., Mermillod, G., « Phénomènes d'allélopathie: premières observations au champ », *Revue Suisse Agric.*, 34 : 231-237, 2002.

Deleuil, G., « Mise en évidence de substances toxiques pour les thérophytes dans les associations du Rosmarino-Ericion », *Comptes-Rendus des Séances hebdomadaires de l'Académie des Sciences*, 230 : 1362-1364, 1950.

Duhamel du Monceau, M., *Physiques des Arbres*, Paris, 1758.

Gyde, A., « On the radical excretion of plants », *Transactions of the Highland and Agricultural Society of Scotland*, 2 : 273-292, 1847.

Home, F., *Principles of Agriculture and Vegetation*, Edinburgh, G. Hamilton and G. Balfour, 1757.

Jeanmonod, D., Gamisans, J., *Flora Corsica*,

Madaus, G., *Lehrbuch der biologischen Heilmittel*, Band 1, Leipzig, 1938.

Molisch, H., *Der Einfluss einer Pflanze auf die andere – Allelopathie*, Jena, Gustav Fischer, 1937.

Macaire, J., « Expériences sur les excréments racinaires, extraites d'un mémoire pour servir à l'histoire des assolements », *Annales des Sciences Naturelles*, sér. 1, 28 : 402-416, 1833.

Pickering, S.U. , « The effect of grass on apple trees », *Journal of the Royal Agricultural Society*, 64 : 365-376, 1903.

Russell, E.J., « The Effect of one Growing Plant on Another », *The Gardener's Chronicle*, 63 : 23-24, 1961.

Talhouarn, J.Y., *Engrais vert et culture intercalaire - l'allélopathie et la bio-fumigation*, Angers, Les Journées Paysannes, 30 déc. 2012.

Whitney, M., Cameron, F.K., « The Chemistry of the Soil, as Related to Crop Production », *U. S. Department of Agriculture Bureau of Soils Bulletin*, 22, 1-71, 1903.

Willis, R.J., *The History of Allelopathy*, Springer, 2007 (l'ouvrage **le plus important** sur l'allélopathie).