



L'allélopathie: un phénomène controversé, mais prometteur

Etude et applications à l'agronomie

N. DELABAYS, J. WIRTH, C. BOHREN, G. MERMILLOD et J.-P. de JOFFREY,
Station de recherche Agroscope Changins-Wädenswil ACW, CP 1012, 1260 Nyon

@ : nicolas.delabays@acw.admin.ch
Tél. (+41) 22 36 34 444.

Résumé

L'allélopathie, soit l'interférence chimique entre plantes, suscite depuis quelques années un intérêt grandissant, notamment en agriculture. En effet, ce phénomène pourrait être utilisé dans la gestion des mauvaises herbes des parcelles cultivées, par exemple en développant des gazons allélopathiques dans les cultures spéciales ou en intégrant des cultures intercalaires allélopathiques dans la rotation des cultures. Cette perspective s'intègre parfaitement au contexte actuel de recherche d'alternatives aux herbicides. Pourtant, la réalité et l'importance de l'allélopathie restent l'objet d'une vive controverse scientifique, nourrie notamment par la difficulté de distinguer expérimentalement cette «interaction chimique» de la compétition pour les ressources de l'environnement, l'autre volet de l'interférence entre plantes. Cet article présente une synthèse des travaux réalisés avec *Artemisia annua*, dont une molécule, l'artémisinine, possède de puissantes propriétés phytotoxiques. Avec cette espèce, l'effet de la molécule a pu être démontré au laboratoire, en serre et au champ, confirmant ainsi la réalité du phénomène de l'allélopathie. Des résultats préliminaires sur le rôle possible joué par cette molécule pour la plante dans son milieu naturel sont également présentés. Enfin, des travaux en cours avec d'autres espèces, sur l'utilisation concrète de l'allélopathie contre les mauvaises herbes en milieu agricole, sont brièvement décrits.

Introduction

L'allélopathie désigne l'interférence entre plantes générée par des médiateurs chimiques et suscite actuellement un intérêt grandissant (Fudji et Hiradate, 2007), notamment en agronomie (Bhowmik et Inderjit, 2003; Zeng *et al.*, 2008). En effet, il est reconnu aujourd'hui que de nombreuses espèces végétales synthétisent, et relâchent dans l'environnement, des molécules capables d'influencer la germination et la croissance des plantes croissant dans leur voisinage. Dans les milieux naturels, ce mécanisme pourrait jouer un rôle dans la dynamique de la végétation (Chou, 1999; Reigosa *et al.*, 2006), voire contribuer aux phénomènes d'invasion de certaines espèces exotiques (Bais *et al.*, 2003). En agriculture, l'allélopathie constitue probablement un des aspects de la nuisibilité de certaines mauvaises herbes (Friebe *et al.*, 1995). Ce phénomène est parfois aussi la cause

de déboires dans les semis directs: en effet, certaines molécules relâchées par les résidus de la récolte précédente sont phytotoxiques et interfèrent avec la levée de la nouvelle culture (Mamolos et Kalburtji, 2001). Mais aujourd'hui, c'est surtout la gestion de la flore spontanée des parcelles cultivées, avec un recours moindre aux herbicides, qui justifie l'intérêt porté à l'allélopathie (Bhowmik et Inderjit, 2003; Batish *et al.*, 2006; Zeng *et al.*, 2008). Pour cela, trois voies d'application sont souvent suggérées:

- le développement, au travers de programmes d'amélioration génétique, de plantes cultivées allélopathiques (Wu *et al.*, 1999; Belz, 2007)
- l'utilisation, dans la rotation, de cultures intercalaires «nettoyantes» (Foley, 1999)
- l'installation d'une couverture végétale allélopathique dans les cultures spéciales, notamment la vigne (Delabays *et al.*, 1998 et 2000).

Pourtant, si l'allélopathie a beaucoup été étudiée ces dernières années, son ampleur et surtout sa réelle incidence dans les systèmes naturels et agricoles restent actuellement vivement débattues (Birkett *et al.*, 2001), notamment parce qu'il est difficile sur le plan expérimental de distinguer l'allélopathie de l'autre volet de l'interférence entre plantes, soit la compétition proprement dite pour les ressources de l'environnement (Inderjit et Nielsen, 2003).

Etude de cas d'allélopathie: *Artemisia annua* L.

Comme dit précédemment, la démonstration expérimentale de l'allélopathie est difficile, en particulier la distinction entre l'allélopathie et la compétition pour les ressources environnementales. Pour y parvenir, une méthode classique consiste à utiliser du matériel végétal

sec, par exemple en l'incorporant au niveau du sol, afin de mettre en évidence l'effet de molécules allélopathiques accumulées dans la plante. Cette technique présente toutefois certains défauts: ajout de matière organique dans le sol, modification de sa structure et, plus généralement, changement du rapport C/N et donc de la flore microbienne du sol et de la dynamique de l'azote. Tous ces facteurs sont susceptibles d'influer sur la croissance des plantes, sans que l'allélopathie proprement dite soit impliquée. Pour répondre à ces objections méthodologiques, le choix s'est porté sur l'armoise annuelle (*Artemisia annua*), dont les propriétés herbicides se sont révélées particulièrement prononcées dans des essais préliminaires (Delabays *et al.*, 1998; Delabays et Mermillod, 2002). De plus, chez cette espèce, la molécule responsable des effets allélopathiques est probablement identifiée. En effet, l'artémisinine synthétisée et accumulée dans ses feuilles est une lactone sesquiterpénique aux propriétés phytotoxiques avérées (Duke *et al.*, 1987, Lydon *et al.*, 1997). L'originalité des travaux présentés ici repose sur le fait de disposer d'un matériel végétal chimiquement bien caractérisé, notamment dans sa teneur, très variable, en artémisinine (Delabays *et al.*, 2002). Ainsi, la variété «Artemis», très riche (jusqu'à 1,4%) a été comparée à une lignée pauvre, «Gottin», pratiquement exempte d'artémisinine, ce qui a permis d'isoler, dans les différentes expérimentations, l'effet propre à la molécule.

Essai *in vitro*

Les biotests effectués *in vitro*, décrits dans une publication antérieure (Delabays *et al.*, 2008), visaient à observer l'effet de différentes concentrations d'extraits aqueux d'*Artemisia annua*, et d'artémisinine pure, sur la croissance de plantes cultivées sur milieu gélosé. Les feuilles sèches d'*A. annua*, issues des variétés «Artemis» et «Gottin» ont été utilisées pour la préparation de deux extraits, contenant respectivement 0,14 mg/l et 0,00 mg/l d'artémisinine. Ils ont été incorporés, à des concentrations croissantes (de 0,1 à 100 ml/l), dans un milieu de culture à base d'agar, parallèlement à des procédés utilisant des concentrations d'artémisinine pure, identiques à celles mesurées dans l'extrait aqueux des plantes riches en la molécule. Des micro-plants de la variété de pomme de terre «Mathilda» ont été repiqués dans les milieux avec les différentes concentrations des extraits ou d'artémisinine, plus un témoin sans au-

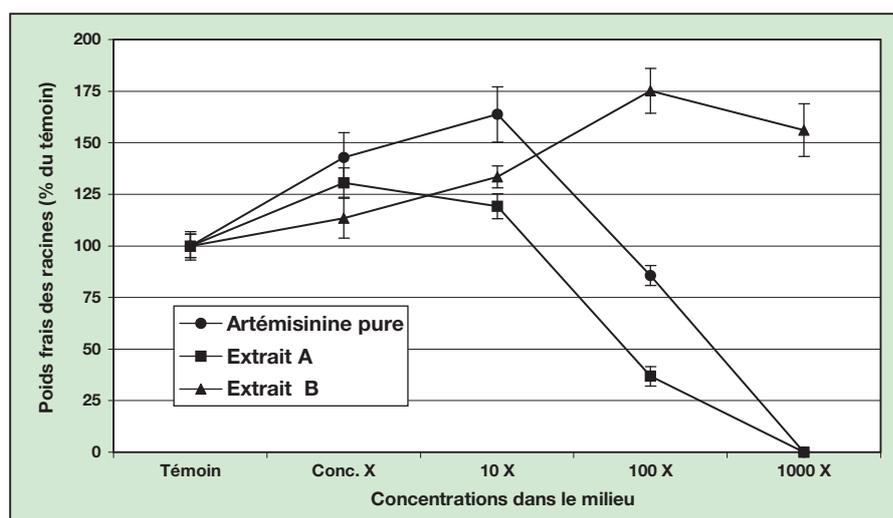


Fig. 1. Effets, sur le poids frais de racines de plantules de pomme de terre cultivées *in vitro*, de concentrations croissantes d'artémisinine pure ($X = 0,014$ mg/l) et d'extraits aqueux ($X = 0,1$ ml/l) issus des feuilles de deux variétés d'*Artemisia annua* (A: variété riche en artémisinine; B: variété pauvre en artémisinine). Les mesures ont été effectuées quatre semaines après le transfert d'explants nodaux de pomme de terre sur un milieu agarisé MS (moyenne + écart-type de la moyenne, $n = 16$) (Delabays *et al.*, 2008).

cune adjonction, puis cultivés en phytotron. Après quatre semaines, le poids frais des tiges et des racines ont été mesurés.

La figure 1 présente l'influence des doses croissantes d'artémisinine pure et des extraits des deux variétés d'*A. annua* sur le poids des racines de pommes de terre ainsi cultivées *in vitro*. A faible concentration, soit 0,014 et 0,14 mg/l, l'artémisinine induit une stimulation de la croissance des racines. A 1,4 mg/l, cette dernière subit une inhibition, puis un blocage complet à 14 mg/l. L'effet phytotoxique de l'artémisinine, rapportée par de nombreux auteurs (Duke *et al.*, 1987; Dayan *et al.*, 1999, Lydon *et al.*, 1997), est donc ici confirmée. Le phénomène d'hormésis, c'est-à-dire une stimulation à faible dose, est observé pour la première fois avec cette molécule. Cette réaction se voit parfois dans le cadre d'essais «dose-efficacité» réalisés avec des herbicides (Schabenberger *et al.*, 1999).

Les effets induits par les différentes concentrations de l'extrait A (variété riche en artémisinine) – à des doses identiques, rappelons-le, à celles des procédés préparés avec la molécule pure – sont similaires à ceux observés avec la molécule seule; la stimulation de la croissance racinaire est cependant moindre aux concentrations 0,1 et 1 ml/l (soit l'équivalent de 0,014 et 0,14 mg/l d'artémisinine pure) et l'inhibition plus prononcée à la concentration de 10 ml/l (correspondant à 1,4 mg/l d'artémisinine). Par contre, l'extrait B (variété exempte d'artémisinine) induit uniquement une stimulation de la croissance des racines, même à la concentration maximale.

Globalement, le rôle prépondérant de l'artémisinine dans les effets phytotoxique provoqués par l'extrait de la lignée d'*A. annua* riche en la molécule est donc confirmé par ces résultats.

Essais en serre

Un protocole classique pour la mise en évidence de propriétés allélopathiques consiste à incorporer dans un substrat horticole du matériel végétal, sec généralement, et d'observer son effet sur la germination et la croissance d'espèces semées (Delabays *et al.*, 1998). Plusieurs essais de ce type ont été réalisés avec du matériel issu des deux lignées d'*Artemisia annua* à teneurs très différentes en artémisinine, mélangé à un terreau horticole standard. Des quantités croissantes de feuilles sèches ont été incorporées, soit 0,8, 1,6, 4,8 et 7,2 g par litre de terreau, correspondant à respectivement 0,1, 0,3, 0,6 et 0,9% du poids sec du substrat, en parallèle avec un procédé témoin sans aucune adjonction. Différentes espèces (*Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium album*, *Lepidium sativum*) ont ensuite été semées, ou plantées après prégermination, dans ces différents substrats.

Dans tous les cas, l'émergence et la croissance des plantes testées sont diminuées lorsque des feuilles sèches d'*A. annua* sont incorporées au substrat, mais les effets sont significativement plus accentués avec les feuilles riches en artémisinine. La figure 2 présente les résultats obtenus avec des plantules de *Chenopodium album*, prégermées puis repiquées dans un substrat avec les différentes concentrations de feuilles

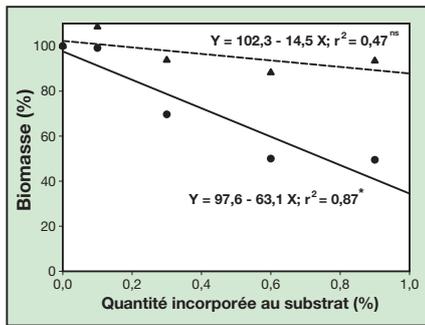


Fig. 2. Effets, sur la biomasse (poids sec des parties aériennes) de chénopodes (*Chenopodium album*) repiqués au stade plantule, de l'incorporation dans un terreau horticole de quantités croissantes de feuilles sèches d'*A. annua* riches (ligne pleine, ronds) et pauvres (tirets, triangles) en artémisinine.

sèches d'*A. annua* riches (1,15%) et pauvres (0,07%) en artémisinine. Les effets très prononcés obtenus avec la lignée riche en la molécule montrent le rôle prépondérant de cette dernière dans les effets inhibiteurs observés.

Essais au champ

Des essais préliminaires avaient déjà été réalisés au champ en 2000 et 2001, dans lesquels des feuilles sèches des deux variétés d'*A. annua* avaient été incorporées dans le sol avant une culture de maïs (Delabays et Mermillod, 2002). D'autres plus complets et précis ont été réalisés depuis, notamment en culture de maïs et de pomme de terre, selon un protocole détaillé par Delabays *et al.* (2008). Dans ces essais, des quantités croissantes de feuilles sèches des deux lignées d'*A. annua* ont été incorporées dans la partie superficielle du sol, dont les effets ont été observés sur l'émergence et le développement des mauvaises herbes et des plantes cultivées. Parallèlement, dans l'essai avec maïs, des échantillons de terre ont été prélevés à différentes dates après l'incorporation de 400 g/m² de feuilles des deux variétés, pour vérifier la présence d'artémisinine au niveau du sol (Delabays *et al.*, 2008).

En règle générale, l'incorporation de quantités croissantes de feuilles riches en artémisinine inhibe fortement la levée et la croissance des mauvaises herbes (fig. 3). Parallèlement, l'effet est nul, ou significativement moindre, avec des feuilles pauvres en artémisinine. La figure 4 illustre l'inhibition de la croissance des mauvaises herbes observée 71 jours après l'incorporation de quantités croissantes de feuilles d'*A. annua* riches (1,22%) et pauvres (0,09%) en artémisinine. Dans la culture de maïs, l'effet allélopatique des feuilles riches en artémisinine est également très marqué sur la plante cultivée (fig. 3): ainsi,



Fig. 3. A droite: forte inhibition de la croissance des mauvaises herbes et de la culture de maïs après incorporation dans le sol de feuilles sèches d'*A. annua* riches en artémisinine. A gauche: zone témoin sans incorporation de matériel végétal.

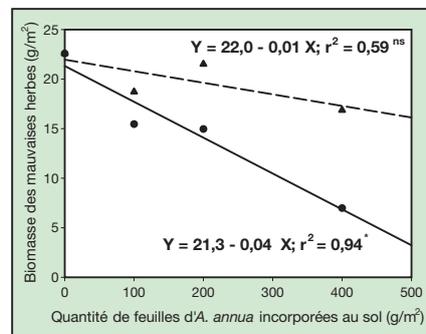


Fig. 4. Effet, sur la croissance des mauvaises herbes, de l'incorporation dans le sol de quantités croissantes de feuilles sèches d'*A. annua* riches (ligne pleine, ronds) et pauvres (tirets, triangles) en artémisinine. Mesure de la biomasse (poids sec) 71 jours après l'incorporation (Delabays *et al.*, 2008).

le nombre et la hauteur des plantes, mesurées 28 jours après le semis, sont très fortement et significativement réduits par l'incorporation des feuilles riches en artémisinine (1,17%), alors que les feuilles de la variété «Gottin» (0,05% d'artémisinine) n'influencent pas l'émergence du maïs et seulement très légèrement sa croissance (fig. 5). L'ensemble de ces résultats confirme l'hypothèse d'un effet inhibiteur de l'artémisinine au champ et, par là même, la réalité du phénomène d'allélopathie. L'implication de cette molécule dans les effets inhibiteurs observés dans ces essais est également corroborée par sa présence dans le sol: alors qu'aucune trace n'est détectée dans le procédé avec la variété «Gottin», de l'artémisinine est retrouvée dans le sol jusqu'à 70 jours après l'incorporation de 400 g/m² de feuilles de la variété Artémis (Delabays *et al.*, 2008).

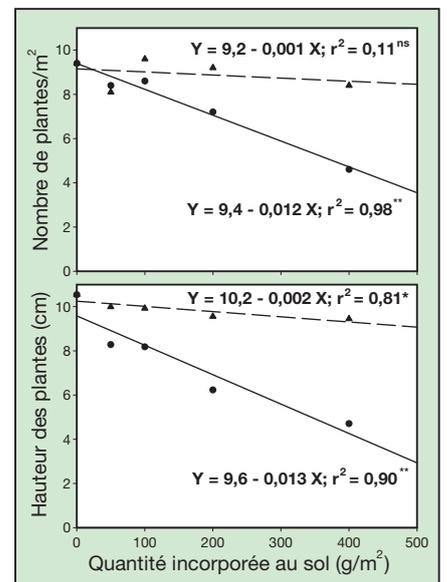


Fig. 5. Effets, sur l'émergence et la taille des plantes de maïs, de l'incorporation dans le sol de quantités croissantes de feuilles sèches d'*A. annua* riches (ligne pleine, ronds) et pauvres (tirets, triangles) en artémisinine. Mesures effectuées 28 jours après l'incorporation (Delabays *et al.*, 2008).

Bilan des essais avec *Artemisia annua*

Les essais réalisés avec les deux variétés d'*A. annua* en laboratoire, en serre et au champ montrent tous la même tendance: la variété riche en artémisinine inhibe de façon marquée l'émergence et/ou la croissance des plantes tests, tandis que la variété pauvre a un effet nul ou nettement moindre. Dans les tests *in vitro*, l'artémisinine pure a des effets similaires à ceux des extraits contenant la molécule dans les mêmes concentra-

tions. Au champ, la molécule est détectée au niveau du sol dans le procédé utilisant la variété riche pendant plus de deux mois. Tous cela indique un effet prépondérant de la molécule d'artémisinine dans les effets inhibiteurs observés.

Certes, ce rôle majeur de l'artémisinine n'exclut pas que d'autres molécules présentes dans la plante puissent également avoir une action allélopathique. Les observations faites *in vitro* plaident en ce sens, de même que certains résultats de la lignée «Gottin», jusqu'à vingt fois moins riche en artémisinine: un effet inhibiteur est parfois observé dans certains essais, notamment dans les essais en serre. D'autres auteurs (Lydon *et al.*, 1997) concluent d'ailleurs, après avoir travaillé avec des feuilles d'*Artemisia annua* très pauvres en artémisinine (< 0,05%), que d'autres molécules phytotoxiques sont présentes dans la plante.

Globalement, deux enseignements importants peuvent être tirés de cette série d'essais. D'abord, les phénomènes d'allélopathie étant confirmés au niveau d'une parcelle cultivée, leur maîtrise peut être envisagée comme une alternative réaliste aux herbicides de synthèse, ou au moins permettre de réduire leur utilisation. Ensuite, ils montrent que, une fois la ou les molécules impliquées déterminées, une sélection de l'espèce pour augmenter ses propriétés allélopathiques est possible. La variété «Artemis» est le résultat d'un programme d'amélioration génétique visant à augmenter la teneur de la plante en artémisinine (Delabays *et al.*, 2001), révèle des propriétés allélopathiques nettement augmentées. Un tel travail d'amélioration pourrait certainement porter sur d'autres espèces allélopathiques, dont le cycle biologique ou le développement permettraient de les utiliser plus aisément en production agricole, dans la rotation des cultures, par exemple, ou pour couvrir le sol.

Allélopathie en milieu naturel

La mise en évidence des phénomènes d'allélopathie soulève la question de leur fonction écologique, en particulier dans la dynamique des structures de végétation en milieu naturel et semi-naturel (Chou, 1999; Raigosa *et al.*, 2006). Par exemple, certains travaux indiquent que l'allélopathie serait un des facteurs impliqués dans les processus d'envahissement par les espèces exotiques (Bais *et al.*, 2003). Cette approche a notamment été étudiée en détail avec *Centa-*

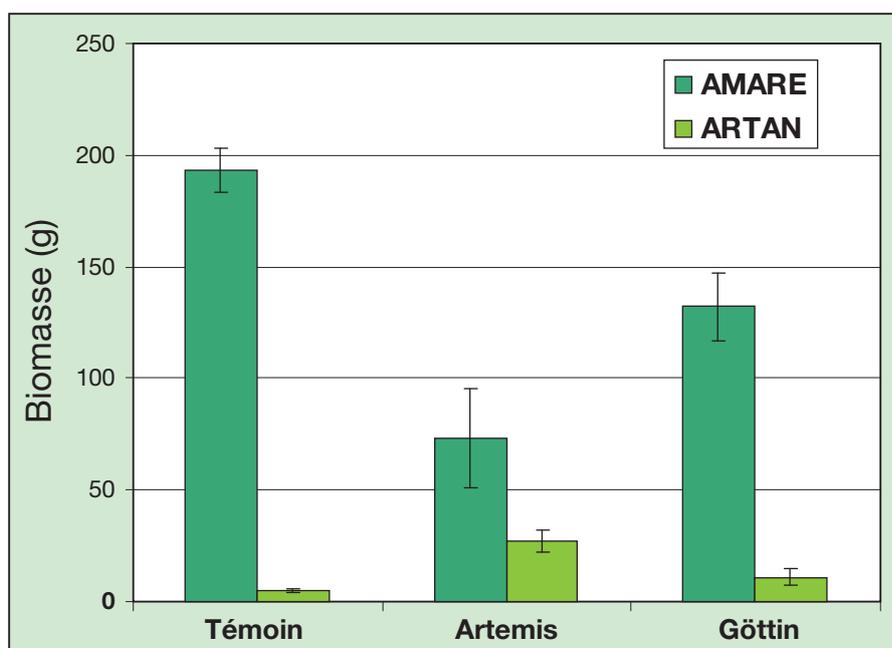


Fig. 6. Biomasse (g de poids frais) de plantes d'amarantes (AMARE) et d'armoises annuelles (ARTAN) cultivées en mélange durant six semaines. Témoin: substrat horticole; Artemis: adjonction au substrat de feuilles sèches d'*A. annua* riches en artémisinine; Göttin: adjonction au substrat de feuilles sèches d'*A. annua* pauvres en artémisinine.

rea diffusa en Amérique du Nord (Hiero et Callaway, 2003) et, récemment, avec une des principales néophytes envahissantes en Suisse, le solidage (*Solidago canadensis*) (Abhilasha *et al.*, 2008). Avec nos variétés d'*Artemisia annua* très diversement dotées en artémisinine, nous avons testé l'hypothèse suivante: l'artémisinine, produite et accumulée dans les feuilles au cours de la saison, se dépose sur le sol lors de leur chute, au moment de la sénescence de la

plante. Les propriétés phytotoxiques de l'artémisinine favorisent alors le développement de la génération suivante, en inhibant la croissance des espèces adventices concurrentes. Pour vérifier cette hypothèse, l'armoise annuelle et d'autres adventices (*Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium album*, *Rumex obtusifolius*, *Senecio vulgaris*) ont été semées et cultivées, seules et en mélange, sur trois substrats différents: un terreau horticole sans adjonction de résidus vé-



Fig. 7. Cultures associées, en pots, d'amarantes (*Amaranthus retroflexus*) et d'armoises (*Artemisia annua*): à gauche, dans un terreau horticole standard; à droite, dans le même terreau, mais avec ajout au substrat de 1% de feuilles sèches d'*A. annua* riches en artémisinine. Cette adjonction réduit considérablement le développement des amarantes et favorise celui de l'armoise.

gétaux; un terreau avec adjonction (1%) de feuilles sèches d'*A. annua* riche en artémisinine (lignée Artemis, 1,30%); un terreau avec adjonction (1%) de feuilles sèches d'*A. annua* pauvre en artémisinine (lignée Gottin, 0,08%).

De fait, les résidus végétaux d'*A. annua* riches en artémisinine ont fortement inhibé la croissance des adventices et sensiblement augmenté la concurrence de l'armoise vis-à-vis de ces dernières (Delabays et Mermillod, 2008). La figure 6 illustre la biomasse produite en six semaines par des armoises annuelles et des amarantes semées (20 graines/pot) et cultivées en mélange dans les trois procédés. En l'absence de résidus végétaux, l'armoise est très fortement concurrencée par l'amarante, tandis que l'adjonction dans le substrat de feuilles sèches riches en artémisinine inhibe fortement la croissance des amarantes, favorisant ainsi le développement de l'armoise (fig. 7). Le rôle central de l'artémisinine dans ce phénomène est illustré par l'effet moindre dans la variante à feuilles pauvres en la molécule (fig. 6). De plus, dans les cultures pures, *A. annua* s'est montrée significativement moins sensible à l'artémisinine que les autres adventices testées. Il est intéressant de noter ici que les populations spontanées d'*A. annua* riches en artémisinine proviennent de régions où la plante peut former plusieurs générations par année: nord du Vietnam et sud de la Chine, notamment (Delabays, 2002). Il s'est également avéré que la demi-vie de l'artémisinine dans le sol, lorsqu'elle est amenée dans des feuilles, est d'environ un mois, comme celle d'un herbicide résiduaire (Delabays *et al.*,

2008). L'artémisinine synthétisée par cette espèce doit donc jouer, dans certaines régions géographiques en tous cas, un rôle significatif dans le maintien et la dissémination des populations spontanées d'*A. annua*.

Allélopathie en agriculture: expérimentations en cours

Les problèmes récurrents soulevés par l'utilisation généralisée des herbicides: contamination des eaux, développement de biotypes de mauvaises herbes résistants ou encore banalisation de la flore spontanée des parcelles cultivées, stimulent la recherche de méthodes alternatives pour la maîtrise des adventices. L'intérêt de l'allélopathie est évident dans ce contexte. Actuellement, deux utilisations pratiques de ce phénomène sont étudiées par le groupe de malherbologie d'ACW: l'installation d'un engazonnement allélopathique dans les cultures spéciales (vigne) et l'introduction de cultures intercalaires allélopathiques dans la rotation (grandes cultures).

Engazonnement des cultures spéciales

Un enherbement plus ou moins permanent dans l'interligne des vignes présente de nombreux avantages: il améliore la structure et la portance du sol et limite l'érosion, la perte de substances nutritives et l'utilisation des herbicides. Cependant, la compétition qu'exerce

l'enherbement, notamment pour l'eau et l'azote, peut aussi avoir des conséquences négatives sur la qualité de la vendange, notamment en conditions de stress hydrique. Il nécessite également un important travail de fauche. Pour pallier les inconvénients de l'enherbement tout en conservant ses avantages, une piste est d'utiliser des espèces peu vigoureuses et peu concurrentielles vis-à-vis de la culture. Celles-ci, malheureusement, ont souvent de la peine à s'implanter durablement et à limiter le développement d'une flore spontanée agressive. Dans les premiers tris d'espèces potentielles pour l'enherbement des cultures spéciales, certaines plantes peu vigoureuses ont néanmoins montré une étonnante capacité à maîtriser le développement de la flore spontanée indésirable (Delabays *et al.*, 2000). Ces observations ont fait postuler à l'époque la présence d'effets allélopathiques. Plusieurs de ces espèces ont effectivement montré des propriétés phytotoxiques évidentes (Delabays *et al.*, 1998; Delabays et Mermillod, 2002), comme le brome des toits (*Bromus tectorum*), une petite graminée annuelle et hivernale dont les pailles sont fortement phytotoxiques (fig. 8). L'utilisation de cette espèce en conditions de culture est actuellement examinée dans le cadre d'un réseau de parcelles viticoles expérimentales (fig. 9), mis en place en Valais en 2007 (Delabays *et al.*, 2009). Les premières observations confirment son intérêt dans les conditions valaisannes: bonne couverture du sol en hiver; faible vigueur, mais bon contrôle des adventices, y compris durant l'été; excellent ressemis spontané l'automne suivant.



△ Fig. 8. Propriétés phytotoxiques du brome des toits (*Bromus tectorum*). A droite: effet inhibiteur de l'adjonction au substrat de pailles de brome des toits sur l'émergence et la croissance d'amarantes (*Amaranthus retroflexus*) semées. A gauche: témoin sans adjonction de matériel végétal dans le substrat.



Fig. 9. Essai d'engazonnement avec du brome des toits (*Bromus tectorum*). Parcelle expérimentale du réseau mis en place en Valais (Martigny, mai 2008). ▷

Pour confirmer la contribution de l'allélopathie dans la dynamique de la végétation de ces parcelles, en particulier la maîtrise des adventices par le mulch formé à la fin du cycle de la plante au printemps, les molécules phytotoxiques impliquées devraient maintenant être déterminées et leur présence et leur persistance au champ vérifiées. L'une d'elles a d'ailleurs aujourd'hui été identifiée: une lutéoline, détectée à des concentrations élevées dans les parties aériennes de la plante, et qui présente de fortes propriétés phytotoxiques en laboratoire. D'autres espèces, utilisables pour l'engazonnement des vignes et présentant aussi des propriétés phytotoxiques importantes, sont actuellement l'objet de recherche approfondies et d'expérimentations au champ: l'orge des rats (*Hordeum murinum*), l'épervière piloselle (*Hieracium pilosella*) ou encore l'oxalis (*Oxalis corniculata*).

Cultures intercalaires

L'introduction dans la rotation de cultures intercalaires, engrais verts ou dérobées, à propriétés phytotoxiques pourrait diminuer la pression des mauvaises herbes dans les cultures suivantes (Batish *et al.*, 2006).

Sur ce thème, un projet vient de démarrer à ACW pour repérer, dans une collection de 35 engrais verts et cultures dérobées disponibles sur le marché suisse, les plantes présentant des propriétés phytotoxiques ou allélopathiques. Ces espèces ont été cultivées en parallèle au champ au cours de l'hiver 2008-2009 et des observations malherbologiques ont été régulièrement effectuées. Parallèlement, une série de bio-

Conclusions

- ❑ L'allélopathie est un phénomène complexe, souvent difficile à démontrer expérimentalement. Des essais effectués avec *Artemisia annua*, qui synthétise l'artémisinine, une molécule avec des propriétés phytotoxiques particulièrement élevées, ont permis de mettre en évidence ce phénomène et de préciser son importance au champ.
- ❑ L'étude de l'importance écologique de l'allélopathie est actuellement en plein développement, notamment pour son rôle dans la dynamique de la végétation. Nos travaux sur *A. annua* montrent que l'artémisinine accumulée dans les feuilles qui se déposent sur le sol en fin de saison pourrait favoriser l'installation de la génération suivante en inhibant le développement des autres adventices.
- ❑ L'allélopathie suscite également un intérêt grandissant en agronomie, en particulier dans la recherche d'alternatives aux traitements herbicides. Elle pourrait en effet avoir son utilité dans l'engazonnement des cultures spéciales, ou encore pour l'installation de cultures intercalaires «nettoyantes» dans la rotation.
- ❑ Des travaux sont actuellement en cours à Agroscope Changins-Wädenswil ACW sur plusieurs espèces prometteuses, telles le brome des toits ou l'épervière piloselle par exemple, actuellement testés en vigne. Quelques engrais verts présentant des effets inhibiteurs intéressants sur le développement de la flore adventice ont également été repérés et vont faire l'objet d'expérimentations plus poussées.
- ❑ Dans tous les cas, la détermination des molécules impliquées est une étape importante; d'abord pour démontrer la présence d'un réel effet allélopathique, ensuite pour optimiser son utilisation: sélection de lignées sur ce critère et gestion de la couverture végétale.

tests ont été réalisés au laboratoire et en serre sur du matériel récolté au champ. Des différences notables ont été observées entre les espèces, certaines présentant des caractéristiques très prometteuses. La figure 10 expose les résultats obtenus avec une douzaine d'engrais vert dans le cadre d'un biotest classique effectué en serre: des échantillons de sol ont été prélevés au champ en mars 2009, dans chacune des parcelles élémentaires, puis installés en serre. Les germinations spontanées des adventices présentes dans ces échantillons ont été

dénombrées et la biomasse des plantules pesée après 24 jours. Dans certains cas, la levée et le développement des adventices sont très réduits (fig.10). Ces résultats préliminaires doivent évidemment être confirmés et validés et, le cas échéant, les éventuelles molécules impliquées déterminées. Les perspectives semblent d'ores et déjà très prometteuses.

Bibliographie

- Abhilasha D., Quintana N., Vivanco J. & Joshi J., 2008. Do allelopathic compounds in invasive *Solidago canadensis* s.l. restrain the native European flora? *Journal of Ecology* **96**, 993-1001.
- Belz R. G., 2007. Allelopathy and crop/weed interactions – an update. *Pest Management Science* **63**, 308-326.
- Bais H. P., Vepachedu R., Gilroy S., Callaway R. M. & Vivanco J. M., 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science* **301**, 1277-1380.
- Batish D. R., Singh H. P., Kohli R. K. & Dawra G. P. S., 2006. Potential of allelopathy and allelochemicals for weed management. In: Singh H. P., Batish D. R., Kohli R. K. (eds) *Handbook of sustainable agriculture*, Food Products Press, New York, 209-256.
- Bhowmik P. C. & Inderjit, 2003. Challenges and opportunities in implementing allelopathy for natural weed management. *Crop Protection* **22**, 661-671.
- Birkett M. A., Chamberlain K., Hooper A. M. & Pickett J. A., 2001. Does allelopathy offer real promise for practical weed management and for explaining rhizosphere interactions involving higher plants? *Plant and Soil* **232**, 31-39.
- Chou C.-H., 1999. Roles of allelopathy in plant biodiversity and sustainable agriculture. *Critical Review in Plant Sciences* **18**, 609-636.
- Dayan F. E., Hernández A., Allen S. N., Moraes R. M., Vroman J. A., Avery M. A. & Duke S. O.,

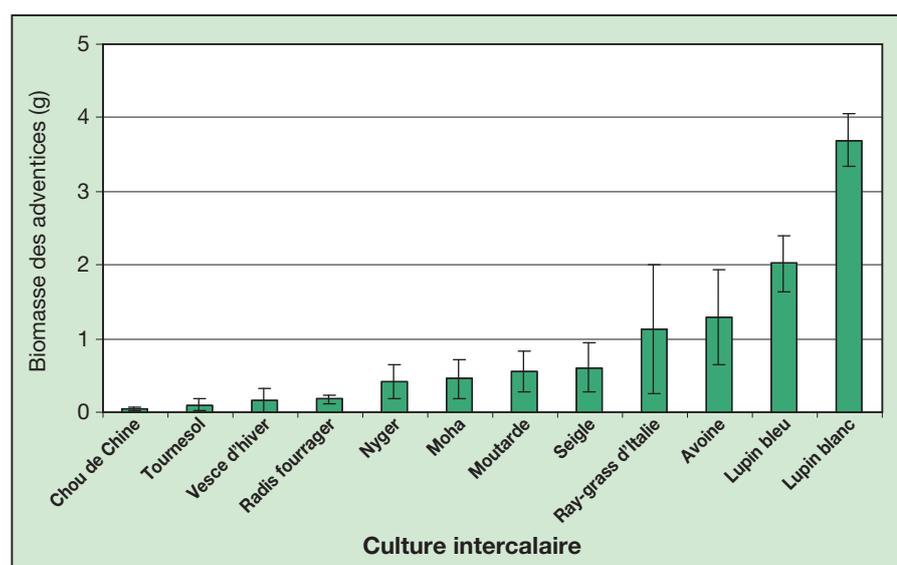


Fig. 10. Développement (biomasse) des adventices ayant germé spontanément à partir d'échantillons de terre prélevés au champ sous différentes cultures intercalaires, en mars 2009. Germination et croissance effectuées en serre, pesée réalisée après 24 jours (moyenne + SEM, n = 3).

1999. Comparative phytotoxicity of artemisinin and several sesquiterpene analogues. *Phytochemistry* **50**, 607-614.
- Delabays N., Adner A., Emery S. & Tschabold J.-L., 2009. Nouvelles espèces potentiellement peu concurrentielles pour l'engazonnement des vignes. *Revue suisse Vitic., Arboric., Hortic.* **41** (1), 65-69.
- Delabays N., Ancay A. & Mermillod G., 1998. Recherche d'espèces végétales à propriétés allélopathiques. *Revue suisse Vitic., Arboric., Hortic.* **30**, 383-387.
- Delabays N., Darbellay C. & Galland N., 2002. Variation and heritability in artemisinin content in *Artemisia annua* L. In: *Artemisia*, Wright, C.W. (Ed.), Taylor & Francis, New York, 197-209.
- Delabays N. & Mermillod G., 2002. Phénomènes d'allélopathie: premières observations au champ. *Revue suisse Agric.* **34**, 231-237.
- Delabays N. & Mermillod G., 2008. Amending soil with artemisinin-rich dry leaf tissue of *Artemisia annua* improves *A. annua*'s competitive ability. In: Proc. 5th World Congress on Allelopathy, September 21-25 2008, Saratoga Spring, USA. (Abstract)
- Delabays N., Simonnet X. & Gaudin M., 2001. The genetics of artemisinin content in *Artemisia annua* L. and the breeding of high yielding cultivars. *Current Medicinal Chemistry* **8**, 1795-1801.
- Delabays N., Slacanin I. & Bohren C., 2008. Herbicidal potential of artemisinin and allelopathic properties of *Artemisia annua* L.; from the laboratory to the field. *Journal of Plant Diseases and Protection Special Issue XXI*, 317-322.
- Delabays N., Spring J.-L., Ançay A., Mosimann E. & Schmid A., 2000. Sélection d'espèces pour l'enherbement des cultures spéciales. *Revue suisse Vitic., Arboric., Hortic.* **32**, 95-104.
- Duke S. O., Vaughn K. C., Croom E. M. & Elshohly H. N., 1987. Artemisinin, a constituent of annual wormwood (*Artemisia annua*), is a selective phytotoxin. *Weed Science* **35**, 499-505.
- Foley M. E., 1999. Genetic approach to the development of cover crop for weed management. In: *Expanding the context of weed management*, (Ed Buhler D. D.), Food Product Press, New-York, USA, 77-93.
- Friebe A., Schulz M., Kück P. & Schnabl H., 1995. Phytotoxins from shoot extracts and root exudates of *Agropyron repens* seedlings. *Phytochemistry* **5**, 1157-1159.
- Fudgi Y. & Hiradate S., 2007. Allelopathy: new concepts and methodology. Science Publishers, USA, 398 p.
- Hierro J. L. & Callaway R. M., 2003. Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil* **256**, 29-39.
- Inderjit & Nilsen E. T., 2003. Bioassays and field studies for allelopathy in terrestrial plants: progress and problems. *Critical Review in Plant Science* **22**, 221-238.
- Lydon J., Teasdale J. R. & Chen P. K., 1997. Allelopathic activity of annual wormwood (*Artemisia annua*) and the role of artemisinin. *Weed Science* **45**, 807-811.
- Mamolos A. P. & Kalburtji K. L., 2001. Significance of allelopathy in crop rotation. *J. Crop Production* **4**, 197-218.
- Reigosa M. J., Pedrol N. & Gonzales L., 2006. Allelopathy: a physiological process with ecological implications. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Schabenberger O., Tharp B. E., Kells J. J. & Penner D., 1999. Statistical tests for hormones and effective dosages in herbicide dose response. *Agronomy J.* **91**, 713-721.
- Wu H., Pratley J., Lemerle D. & Haig T., 1999. Crop cultivar with allelopathic capability. *Weed Research* **39**, 171-180.
- Zeng R. S., Mallik A. U. & Luo S. M., 2008. Allelopathy in sustainable agriculture and forestry. Springer, 412 p.

Zusammenfassung

Allelopathie: Versuch und Anwendung eines umstrittenen aber viel versprechenden Phänomens

Die Allelopathie, Wettstreit der Pflanzen untereinander auf molekularer Basis, genießt vor allem in der Landwirtschaft steigendes Interesse. Tatsächlich kann das Phänomen zur Unkrautregulierung auf Ackerflächen verwendet werden: in Spezialkulturen werden beispielsweise Pflanzen eingesät, deren allelopathische Eigenschaft durch gezielte Züchtung verstärkt wurde oder allelopathisch wirkende Zwischenkulturen werden gezielt zur Unkrautunterdrückung in einer Ackerbau Fruchtfolge eingesät. Solche Perspektiven sind im Zusammenhang mit der Suche nach Alternativen zum Herbizideinsatz hoch willkommen. Dennoch bleiben der praktische Nutzen und die Wirkung der Allelopathie in der Wissenschaft kontrovers. Die Diskussion dreht sich vor allem um die Schwierigkeiten, im Experiment die Allelopathie eindeutig von anderen Einflüssen des Pflanzenstandortes zu unterscheiden. Dieser Artikel präsentiert eine Zusammenfassung unserer Arbeiten mit *Artemisia annua*, einer Pflanze, die das phytotoxisch hoch wirksame Artemisinin produziert. Mit dieser Pflanze konnten wir im Labor, im Gewächshaus und auf dem Versuchsfeld die Wirkung des Moleküls zeigen und den Effekt der Allelopathie nachweisen. Wir präsentieren vorläufige Ergebnisse von Versuchen über die Rolle welche Artemisinin in der Natur spielen kann. Weiterhin beschreiben wir kurz unsere Arbeiten mit anderen Pflanzenarten für einen praktischen Einsatz der Allelopathie zur Unkrautregulierung in landwirtschaftlichen Kulturen.

Riassunto

Allelopatia: un fenomeno controverso, ma promettente. Studio e applicazioni all'agronomia

L'allelopatia, cioè l'interferenza tra piante mediata da molecole chimiche, suscita da alcuni anni un crescente interesse e in modo particolare in agricoltura. Questo fenomeno potrebbe trovare un suo utilizzo nella gestione delle malerbe nelle parcelle coltivate, sviluppando, per esempio, delle varietà allelopatiche e installando un inerbimento allelopatico nelle colture speciali o integrando colture intercalari allelopatiche nella rotazione culturale. Questa prospettiva è particolarmente ben accolta nell'attuale contesto delle intense ricerche d'alternative agli erbicidi. Tuttavia, la realtà e l'importanza dell'allelopatia restano oggetto di una viva controversia scientifica; una discussione che si nutre soprattutto della difficoltà nel distinguere sperimentalmente senza ambiguità questa «interazione chimica» da la competizione per le risorse ambientali, l'altre forme d'interferenza tra piante. In questo articolo presentiamo una sintesi degli lavori realizzati con *Artemisia annua*, una specie che produce l'artemisia, una molecola dalle elevate proprietà fitotossiche. Con questa specie era possibile di dimostrare in laboratorio, serra e campo l'effetto della molecola e di confermare così la realtà del fenomeno d'allelopatia. Sono ugualmente presentati dei risultati preliminari sul possibile ruolo che questa molecola svolge per la pianta nel suo ambiente naturale. Infine, descriviamo brevemente i lavori in corso con altre specie in previsione di un'utilizzazione concreta dell'allelopatia per la gestione delle malerbe in condizioni colturali.

Summary

Allelopathy: a controversial but promising phenomenon. Studies and agricultural implementation

Allelopathy, the interaction between plants mediated by chemicals, is drawing growing interest the last few years, especially in agriculture. This phenomenon could be helpful to optimise weed management in cultivated fields, for instance through allelopathic cultivars breeding, laying of allelopathic ground covers or insertion of allelopathic crops in the rotation scheme. This approach is welcome, particularly with present need of alternatives to chemical weed control. Nevertheless, allelopathy still remains controversial, mainly because it is often difficult to unambiguously distinguish it experimentally from competition effects. This paper presents a synthesis of our results with *Artemisia annua*, producing artemisinin, a molecule with very potent phytotoxic properties. The mode of action of artemisinin could be demonstrated under lab, greenhouse and field conditions, whereby confirming the reality of allelopathic phenomenon. Preliminary results are also presented concerning the putative role played by this molecule in natural conditions. Lastly, ongoing works using others species, aimed at providing a practical use of allelopathy for weed management of cultivated fields, is briefly described.

Key words: allelopathy, *Artemisia annua*, artemisinin, cover crop, ground cover, weed management.