



ECOLE  
SUPERIEURE  
D'AGRICULTURE  
D'ANGERS



*Centre de Coopération Internationale  
en Recherche Agronomique pour le Développement*

STATION DES COLIMAÇONS  
ILE DE LA REUNION

**ETUDE DES EFFETS ALLELOPATHIQUES  
D'UNE COUVERTURE DE KIKUYU  
(*Pennisetum clandestinum*)  
SUR GERANIUM, CULTURES VIVRIERES  
ET CERTAINES PLANTES ADVENTICES**

Mémoire de Fin d'Etudes

FONTAR XAVIER  
THOMAS LAURENT

Travail dirigé par :  
M<sup>F</sup> ROGER MICHELLON

PROMOTION 1987

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier notre maître de stage et patron de mémoire, M. Roger MICHELLON, pour son accueil et ses précieux conseils.

Nous remercions également M. Ludovic BERNARD, VAT à la station CIRAD des Colimaçons, pour sa sympathie et son aide.

Nous remercions aussi M. Grégoire VINCENT, pour ses conseils concernant le géranium.

Enfin, nous associons à ces remerciements, l'ensemble des ouvriers de la station pour leur sympathie ainsi que C. ANGO qui a réalisé avec gentillesse et patience, la dactylographie de ce mémoire.

## RESUME

Les conduites culturales avec couverture permanente commencent à se développer dans les Hauts de l'Ouest de La Réunion. La couverture de kikuyu (*Pennisetum clandestinum*) constitue un atout majeur pour la lutte contre l'érosion des sols. Elle interfère de façon bénéfique sur la flore adventice réduisant les temps de travaux, mais elle interfère aussi sur le développement des cultures qui lui sont associées et sur leurs rendements.

A Taïwan, les recherches effectuées par CHOU et ses associés montrent l'existence d'un potentiel allélopathique chez le kikuyu.

L'objet de cette étude est de savoir si des phénomènes d'allélopathie sont une des causes de l'interférence des couvertures de kikuyu sur la flore adventice et sur les cultures.

Le dispositif d'étude mis en place est constitué :

- d'expérimentations en micro-parcelles afin d'observer le degré d'interférence d'une couverture de kikuyu selon son état sur différentes cultures.
- d'expérimentations en serre pour isoler et mettre en évidence les effets allélopathiques dans l'interférence : test de croissance en circuit fermé pour déterminer l'effet des exsudations racinaires du kikuyu ; test de croissance avec jus de macération de parties aériennes fraîches ou sèches afin de mettre en évidence la présence et les effets de substances allélopathiques libérées par les parties aériennes du kikuyu ; test de croissance avec incorporation de parties aériennes de kikuyu afin de recréer l'effet d'une couverture morte ; test de germination avec différents jus de kikuyu.

Les résultats montrent que le kikuyu a des effets allélopathiques inhibiteurs de la croissance et du développement du maïs, des adventices *Cyperus rotundus* et *Bidens pilosa* et qu'il augmente le nombre de plantules anormales chez la tomate et le RGA.

La diminution de croissance démontrée pour ces plantes est peu importante par rapport à celle observée au champ dans une couverture de kikuyu. La part de l'allélopathie dans l'interférence d'une couverture de kikuyu sur ces plantes est donc faible en comparaison des effets de la concurrence.

Pour toutes les autres plantes étudiées (haricot, tomate, géranium, *Phalaris arundinacea*, *Paspalum paniculatum*, *Oxalis latifolia*, *Ageratum conyzoides*), l'absence d'effet allélopathique du kikuyu en serre montre que l'interférence observée au champ n'est que de la concurrence.

La couverture de kikuyu peut être utilisée, si elle est bien maîtrisée de façon à limiter la concurrence, en association avec les cultures de géranium, haricot et tomate mais elle est à proscrire pour la culture du maïs.

Même si les effets allélopathiques bénéfiques sont faibles (lutte contre les adventices), la conduite culturale avec couverture permanente de kikuyu ou autres plantes est à privilégier dans les Hauts de l'Ouest de La Réunion afin de lutter contre l'érosion et l'appauvrissement des sols, contre l'attaque du ver blanc, et pour réduire les coûts et les temps de travaux.

# **SOMMAIRE**

<b>INTRODUCTION</b>	<b>4</b>
---------------------	----------

## **PREMIERE PARTIE**

### **L'AGRICULTURE DANS LES HAUTS DE L'OUEST DE LA REUNION**

1. L'Ile de La Réunion	8
2. Les Hauts de l'Ouest	11
3. Programme de gestion des sols et des cultures avec couverture permanente (station CIRAD des Colimaçons)	14
4. Définition du sujet de mémoire	21

## **DEUXIEME PARTIE**

### **BIBLIOGRAPHIE**

Introduction	27
1. Ecosystèmes naturels et allélopathie	29
2. Rôle de l'allélopathie en agriculture	30
3. Allélopathie et cycle de l'azote	39
4. Nature chimique et mode d'action des composés allélopathiques	40
5. Facteurs affectant la quantité de composés allélopathiques produits par la plante	44
6. Facteurs influençant l'efficacité des agents allélopathiques après leur libération	47
7. Techniques et méthodologie utilisées dans la recherche sur l'allélopathie	51
8. Kikuyu et allélopathie	55
Conclusion	58

## **TROISIEME PARTIE**

### **DISPOSITIF D'ETUDES MIS EN PLACE MATERIELS ET METHODE**

Introduction	62
1. Expérimentation au champ	63
2. Expérimentation en serre	68
3. Test de germination	79

## **QUATRIEME PARTIE**

### **RESULTATS - INTERPRETATION ET DISCUSSION**

1. Résultats et discussion	83
2. Conclusion des expérimentations	97
3. Amélioration du travail effectué	101

<b>CONCLUSION GENERALE</b>	103
----------------------------	-----

<b>ANNEXES</b>	104 à 146
----------------	--------------

<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b>	147 à 154
------------------------------------	--------------

## INTRODUCTION

Les exploitations des Hauts de l'Ouest, de la Réunion, généralement spécialisées dans la production du géranium et désormais diversifiées dans les cultures vivrières, connaissent des difficultés depuis de nombreuses années.

Pour différentes raisons économiques et sociales, le système traditionnel de culture itinérante après jachère arborée tend à se marginaliser et les surfaces cultivées se sédentarisent progressivement sans changement d'itinéraire technique jusqu'à une époque récente. Avec l'abandon de la jachère, la restauration de la fertilité n'est plus assurée. Après quelques années, la monoculture et l'absence de restitutions organiques entraînent une baisse de rendement liée à l'appauvrissement des sols, en l'absence de lutte antiérosive efficace et à la prolifération des adventices et des maladies.

Les temps de travaux, et en particulier le sarclage, sont tels en culture traditionnelle que la main-d'oeuvre n'est plus suffisamment valorisée.

La recherche agronomique propose des itinéraires et systèmes de cultures diversifiés susceptibles de se pérenniser et compatibles avec les contraintes des agriculteurs.

L'itinéraire "travail minimum avec couverture permanente" qui est en cours d'élaboration chez des agriculteurs dans des situations différentes de par leurs précédents cultureux et la fertilité de leurs sols, devrait répondre aux principaux objectifs de la recherche, à savoir le maintien, voire la restauration de la fertilité, la lutte contre l'érosion, la diminution des temps de travaux parallèlement au maintien des rendements.

Dans ce but, plusieurs types de couverture sont testés, notamment la graminée fourragère traditionnelle des Hauts de l'Ouest de La Réunion : le kikuyu.

La couverture de kikuyu exerce une interférence sur la flore adventice et les différentes cultures qui lui sont couramment associées.

Le but de cette étude est de déterminer s'il existe une part d'allélopathie dans l'interférence du kikuyu.

Après avoir présenté l'agriculture dans les Hauts de l'Ouest et plus particulièrement le programme de gestion des sols et des cultures avec couvertures permanentes mis en place par le CIRAD, le dispositif d'étude employé pour mettre en évidence d'éventuels effets allélopathiques du kikuyu est détaillé.

Finalement, l'analyse des résultats des expérimentations mises en place apportera des éléments de réponse concernant l'allélopathie chez le kikuyu.

**PREMIERE PARTIE**

**L'AGRICULTURE DANS LES**

**HAUTS DE L'OUEST**

**DE LA REUNION**

# PREMIERE PARTIE

## L'AGRICULTURE DANS LES HAUTS DE L'OUEST DE LA REUNION

<b>1. L'ILE DE LA REUNION</b>	9
1.1. Localisation	9
1.2. Milieu naturel	9
1.2.1. Relief	9
1.2.2. Climat	9
1.3. Milieu humain	10
1.3.1. Histoire du peuplement	10
1.3.2. Population	11
1.4. Economie	11
<b>2. LES HAUTS DE L'OUEST</b>	12
2.1. Localisation	12
2.2. Milieu naturel	13
2.2.1. Relief	13
2.2.2. Climat	13
2.2.3. Sols	13
2.2.4. Végétation	14
2.3. Agriculture	14



<b>3. PROGRAMME DE GESTION DES SOLS ET DES CULTURES AVEC COUVERTURE PERMANENTE (Station CIRAD des Colimaçons)</b>	15
3.1. Le kikuyu ( <i>Pennisetum clandestinum</i> )	16
3.2. Le kikuyu en couverture permanente	17
3.2.1. Implantation du kikuyu	17
3.2.2. Restauration et maintien de la fertilité	17
3.2.2.1. <i>Lutte contre l'érosion</i>	17
3.2.2.2. <i>Comportement hydrodynamique</i>	17
3.2.2.3. <i>Action sur la porosité</i>	18
3.2.2.4. <i>Apport de matière organique et activité</i>	18
3.2.3. Modification de la faune et de la flore	19
3.2.3.1. <i>Modification de la faune</i>	19
3.2.3.2. <i>Evolution de la flore et maîtrise de la couverture</i>	19
3.2.4. Conséquences agro-économiques	20
3.2.4.1. <i>Temps de travaux</i>	20
3.2.4.2. <i>Association kikuyu-géranium rosat</i>	20
3.2.4.3. <i>Association kikuyu-cultures vivrières</i>	21
<b>4. DEFINITION DU SUJET DE MEMOIRE</b>	22

## **1. L'ILE DE LA REUNION**

### **1.1 Localisation**

Située dans l'hémisphère Sud entre l'équateur et le tropique du Capricorne, l'île de La Réunion fait partie, avec les îles Maurice et Rodrigues, de l'archipel des Mascareignes. Elle se trouve dans la partie Sud-Ouest de l'Océan Indien par 55°29' de longitude Est et de 21°15 de latitude Sud (cf. annexe 1).

### **1.2. Milieu naturel**

#### **1.2.1. Relief**

La Réunion a une superficie de 2 512 km<sup>2</sup>, mesure 70 km du Nord au Sud et 50 km d'Est en Ouest. Sa forme est elliptique (cf. annexe 2).

Entièrement volcanique, l'île est née de deux soulèvements principaux ayant abouti à la formation de deux massifs :

- massif du Piton des Neiges (3 069 m), entaillé par trois grands cirques aux remparts abrupts (Mafate, Salazie, Cilaos)
- massif de la Fournaise (2 632 m) dont le volcan est toujours en activité.

Son relief est donc très accidenté, avec des pentes importantes. L'érosion a creusé de nombreuses ravines, quelquefois très profondes sur tous les versants de l'île.

#### **1.2.2. Climat**

La Réunion est une île tropicale. Les températures y sont toutefois adoucies par la présence, durant une grande partie de l'année, de l'anticyclone permanent de l'Océan Indien. Le climat y est caractérisé par deux saisons :

- L'été (Décembre à Avril), marque le retraitement de l'anticyclone vers le Sud-Est. Un temps chaud et humide s'établit alors. C'est pendant cette période que peuvent avoir lieu les cyclones
- L'hiver (Mai à Octobre), caractérisé par la présence de l'anticyclone, offre un temps frais et plus sec.

En faisant abstraction des nombreux microclimats engendrés par le relief montagneux, on peut découper l'île en deux régions climatiques de part et d'autre de l'axe montagneux :

- la région sous le vent : à l'Ouest, avec une pluviométrie faible
- la région au vent : à l'Est, caractérisée par un climat tropical océanique à la pluviométrie annuelle forte (de 1,5 m sur le littoral à 10 m sur les hauteurs du Nord-Est et de l'Est).

### **1.3. Le milieu humain**

#### **1.3.1. Histoire du peuplement**

Découverte au début du XVIème siècle par des navigateurs portugais, l'île Mascarin reste déserte jusqu'en 1646, date à laquelle des mutins français du poste de Dauphin à Madagascar y sont exilés pour deux ans. Elle prend alors le nom de Bourbon.

Ce n'est qu'en 1663 que l'occupation devient définitive avec l'arrivée d'une vingtaine de colons venus mettre l'île en valeur.

Mais c'est vers 1715 que va se produire le changement économique capital qui va faire évoluer l'île et la transformer en y faisant naître une société de plantations. Les débuts de la culture du café attirent alors une nouvelle population blanche et de nombreux esclaves noirs.

Le passage de la culture du caféier à celle de la canne à sucre au cours de la première moitié du XIXème siècle va entraîner un besoin croissant en main-d'oeuvre servile de plus en plus difficile à satisfaire. C'est alors que commence l'immigration de travailleurs libres africains, malgaches ou asiatiques. L'abolition de l'esclavage en 1848 va accentuer ce flux vers l'île qui vient d'être baptisée Réunion.

Mais une période difficile commence à partir de 1863, la canne à sucre subissant la concurrence de la betterave sucrière européenne et de la canne à sucre de Cuba et des Antilles. De plus, le Canal de Suez va écarter l'île de la route des Indes.

Ce n'est qu'en 1946 que La Réunion va renaître de ses cendres avec le passage au statut de Département français. De nombreux crédits vont venir relever l'économie réunionnaise, améliorer les infrastructures ...

### 1.3.2. Population

La Réunion est, avec 578 525 hab. (estimation INSEE au 01.01.89), le Département d'Outre-Mer le plus peuplé.

La population se caractérise par :

- un fort taux d'accroissement naturel (18,1 pour mille) dû à un fort taux de natalité (23,6 pour mille), supérieur à celui des autres DOM et de l'île Maurice, et très supérieur à celui de la métropole (13,8 pour mille) et à un faible taux de mortalité (5,5 pour mille) inférieur à celui des autres DOM et très inférieur à celui de la métropole (9,4 pour mille)
- sa jeunesse : 42,2 % de la population a moins de 20 ans (estimation au 1er Janvier 1989) contre 28,3 % en métropole
- sa diversité ethnique et raciale exceptionnelle : blancs d'origine, malgaches, africains (cafres), indiens musulmans (zarabes), tamouls (malabars), chinois, auxquels se mêlent les "métro" (zoreils)
- sa répartition : la densité moyenne de 230 habitants/km<sup>2</sup> masque de très forts contrastes : 85 % des habitants vivent sur une bande côtière de 7 km de large. Cette densité diminue vers les Hauts pour arriver à des espaces déserts.

### 1.4. Economie

De toutes les îles de l'Océan Indien, La Réunion est, au vu de son Produit National Brut par habitant, la plus développée. Mais cet état de fait tient surtout à son appartenance à l'ensemble français, à son statut de Département d'Outre-Mer (DOM). En effet, cette apparente richesse repose plus sur des transferts publics que sur une véritable activité économique.

Ces transferts représenteraient, en 1987, 37 % du Produit Intérieur Brut réunionnais (INSEE, 1988). En fait, ils sont à l'origine d'une importante distribution de revenus (salaires, allocations sociales, subventions, ...) qui se traduisent par :

- un fort courant d'importations : La Réunion consomme beaucoup plus qu'elle ne produit. Ces importations proviennent à 90 % de la Communauté Economique Européenne, à 70 % de métropole
- l'existence d'une catégorie sociale dont les revenus proviennent en grande partie des transferts sociaux (allocations familiales, retraite, divers autres allocations, Revenu Minimum d'Insertion). Les familles concernées ont des niveaux de consommation très faibles ; en particulier, leurs dépenses de logement et d'habillement sont souvent

très modestes. Certains entretiennent jardin potager ou basse-cour, travaillent au coup par coup ou "au noir".

Cette situation d'assistanat est préoccupante d'autant plus que la population réunionnaise est très jeune, que le chômage atteignait 28,2 % en 1987 (INSEE, 1988), et enfin que la production locale subit la concurrence de l'Europe, où la productivité est souvent supérieure, et des autres pays de l'Océan Indien, où la main-d'oeuvre est meilleur marché.

L'agriculture est en récession. Découlant d'une économie de plantation, elle produit essentiellement pour l'exportation (sucre, géranium, vanille, rhum, vétyver, ...).

Une politique de diversification vers les cultures maraîchères (augmentation globale de 13 % en 1988) et fruitières (augmentation globale de 8 % en 1988 dont 11 % pour le litchi et 6 % pour la papaye) a été amorcée.

La SAU ne représente que 25 % de la superficie de l'île. Cette SAU est utilisée en majeure partie par la canne (66 %). Les exploitations sont en général petites (51 % d'entre-elles font moins d'1 ha) et il reste peu de grandes propriétés (2 % ont une surface supérieure à 10 ha).

On distingue trois formes de faire-valoir : le faire-valoir direct (62,2 % des exploitations), le fermage (5 %) et le colonat partiaire en régression (22,8 %).

Il faut ajouter que 31,8 % des chefs d'exploitation exercent une activité professionnelle extérieure à l'exploitation.

L'industrialisation est limitée par l'absence de matières premières, l'éloignement des centres de consommation, l'étroitesse du marché local et les coûts salariaux élevés par rapport à ceux des pays avoisinants.

Enfin, le secteur tertiaire est devenu prépondérant. C'est le secteur qui crée le plus d'emplois, notamment dans le secteur public. Celui-ci employait d'ailleurs la moitié des effectifs du secteur tertiaire en 1982 (INSEE, 1988).

## **2. LES HAUTS DE L'OUEST**

### **2.1. Localisation**

En 1978, les Hauts de l'île correspondent à tous les secteurs de l'île qui se situent au-dessus de la zone écologique de la canne à sucre. Administrativement, il s'agit alors de

la région au-dessus de 400 m dans la partie "au vent" de l'île, au-dessus de 600 m dans la partie "sous le vent".

La zone des Hauts de l'Ouest regroupe donc les terres au-dessus de 600 m entre Saint-Paul et Saint-Leu, soit une surface totale d'environ 20 000 ha (annexe 3).

## **2.2. Milieu naturel**

### **2.2.1. Relief**

Le relief est assez homogène. La topographie est celle d'une pente forte (17 %) inclinée vers l'océan. Dans le détail, le relief est plus irrégulier car il résulte de coulées de lave successives. De grandes ravines viennent entailler ce paysage.

### **2.2.2. Climat**

Les Hauts de l'Ouest se situent dans la partie sous le vent de l'île. C'est le versant le moins arrosé à cause d'un climat d'abri. Durant la période cyclonique (de Décembre à Mars), les précipitations les plus importantes sont observées en altitude. Durant la période sèche, il tombe environ 250 mm de pluie quelle que soit l'altitude.

L'ensoleillement et les vents y sont faibles, au contraire l'humidité de l'air, le brouillard et la rosée y sont importants.

### **2.2.3. Sols**

Il s'agit, la plupart du temps, d'andosols qui sont formés sur des matériaux pyroclastes récents (cendres, scories et tufs). Ils ont souvent deux horizons distincts :

- horizon A : de couleur brun foncé, de texture limoneuse, humifère
- horizon B : de couleur beige, friable, poreux, compact, de structure grossière.  
A sa base, s'observe un horizon mince ferrugineux faisant transition avec la roche mère.

Les andosols ont de bonnes propriétés physiques et une structure grumeleuse. Ils sont riches en matière organique (teneur supérieure à 10 %).

A l'état naturel, les andosols ne sont que peu sensibles à l'érosion mais dès qu'ils sont mis en culture, de graves problèmes peuvent apparaître :

- la difficulté d'exploration du sous-sol par les racines

- l'acidité de ceux-ci. De plus, l'augmentation du pH se fait difficilement par amendements calciques
- le problème de déshydratation irréversible et les difficultés d'alimentation en eau qui en découlent
- leur sensibilité très grande à l'érosion
- la présence d'allophanes (gels alumino-silicates hydratés) liés à la matière organique. Celle-ci est donc peu minéralisable.

#### 2.2.4. Végétation

La végétation varie avec l'altitude :

- en dessous de 800 m, la canne à sucre domine
- de 800 à 1200 m, géranium, canne à sucre et friches d'*Acacia decurrens* se côtoient
- au-dessus de 1200 m, on trouve des pâturages entourés d'une forêt de Tamarins (*Acacia heterophylla*). D'importants reboisements en *Cryptomeria japonica* ont été effectués.

### 2.3. Agriculture

L'agriculture constitue la principale activité économique de la zone où vivent 20 000 personnes.

Depuis plusieurs années, les exploitations qui sont spécialisées dans la production du géranium rosat connaissent de graves difficultés. Le système traditionnel de culture itinérante après jachère arborée tend à se marginaliser sous l'influence de différents facteurs socio-économiques. Progressivement, les surfaces cultivées se sédentarisent sans changement notable d'itinéraires techniques, jusqu'à une époque récente.

Avec l'abandon de la jachère, la restauration de la fertilité n'est plus assurée. Après quelques années, la monoculture entraîne une baisse de rendement liée à l'appauvrissement des sols, en l'absence de lutte antiérosive efficace, et la prolifération des adventices et des maladies.

Actuellement, une évolution apparaît grâce à une diversification des productions végétales et une orientation de la zone vers la polyculture-élevage, favorisée par le désenclavement, l'apparition de marchés liés à l'urbanisation, le changement de mode de faire-valoir, la formation des hommes, ...

Les effets néfastes engendrés par cette monoculture de rente et leurs conséquences sur l'exode rural ont conduit à la mise en place du Plan d'Aménagement des Hauts. En ce qui concerne la production agricole, les objectifs sont :

- la protection de l'environnement et en particulier, la défense et la restauration des sols
- le développement agricole de la zone, grâce à une augmentation de la production d'essence de géranium rosat et à une diversification des cultures destinées au marché local (vivrières, maraîchères et élevages).

Pour répondre à ces objectifs et apporter des solutions compatibles avec les pratiques et contraintes des agriculteurs, une démarche de recherche appliquée a été mise en oeuvre par la station CIRAD des Colimaçons à partir de 1984.

Après huit ans, des systèmes de production peuvent être proposés pour stabiliser les exploitations et améliorer leur revenu :

- lorsque la surface est limitée, les cultures intercalaires permettent d'augmenter la productivité de la terre, du travail et de la régulariser tout en restant compatible avec la pluriactivité
- lorsque le foncier est moins limitant, la rotation des cultures vivrières et maraîchères avec le géranium, doit conduire à une agriculture productive et diversifiée.

La lutte contre l'érosion constitue un préalable indispensable à l'intensification des systèmes. Conduite avec des méthodes classiques (cordons antiérosifs, ...), elle nécessite en outre une restauration de la fertilité qui peut être réalisée progressivement grâce à des apports de matière organique. En zone érodée, ces apports permettent de régulariser les productions malgré la variabilité du sol et les incertitudes climatiques (sécheresse), mais leur effet positif reste limité s'ils ne sont pas renouvelés.

Afin de réduire les contraintes liées à l'érosion, le CIRAD a développé un programme de recherche sur des techniques avec travail minimum du sol et couverture végétale permanente.

### **3. PROGRAMME DE GESTION DES SOLS ET DES CULTURES AVEC COUVERTURE PERMANENTE** (Station CIRAD des Colimaçons)

Des études sont réalisées par comparaison de systèmes de culture intensives conduits soit en sol nu (actuellement diffusés chez les agriculteurs), soit avec couverture. Ils comportent du géranium rosat avec intercalaire ou en culture pure, ainsi que des productions qui entrent en rotation :



- maraîchères ou vivrières (haricot, maïs, tomate ou pomme de terre)
- fourragères (avoine, chou) qui s'ajoutent à la plante de couverture après récolte de la culture vivrière associée.

Plusieurs types de couverture sont testés dans les systèmes de culture :

- des légumineuses fourragères : *Lotus uliginosus* Maku, *Arachis pintoï*, *Desmodium intortum*, *Trifolium subterraneum*
- des graminées pérennes, en majorité fourragères : *Pennisetum clandestinum*, *Paspalum notatum*.

L'étude de ces systèmes de culture porte sur le sol, c'est à dire, l'évolution de la faune, l'évolution de la flore adventice, les modifications des techniques culturales impliquées, les rendements des cultures associées aux couvertures et les conséquences agro-économiques (temps de travaux, charges, produits, ...)

Le suivi agronomique des systèmes avec couverture de kikuyu (*Pennisetum clandestinum*) est choisi comme exemple et étudié.

### 3.1. Le kikuyu (*Pennisetum clandestinum*)

*Pennisetum clandestinum* est une graminée pérenne originaire du Kenya, province du kikuyu (d'où son nom commun de kikuyu grass) où il forme des pâturages naturels à une altitude voisine de 2 000 m.

Son port est rampant, à stolons superficiels qui peuvent atteindre 5 m en sols riches ; les entre-noeuds sont courts (3 à 5 cm) ; des racines apparaissent au niveau de chaque noeud. Il forme un gazon épais. Très utilisé en Afrique de l'Est entre 1200 à 2100 m, il a besoin au moins de 750 mm d'eau par an.

Dans ces conditions, toutes les autres graminées sont éliminées. Il est très réputé pour lutter contre l'érosion dans les zones en pente en raison de sa bonne couverture du sol et de son enracinement profond.

Il a été introduit à La Réunion il y a une vingtaine d'années, vraisemblablement par boutures et occupe une place très importante dans les prairies des Hauts de l'île, aussi bien en raison de ses qualités propres (facilité d'installation et de gestion, longue pérennité) que de sa très bonne adaptation aux conditions pédoclimatiques des Hauts entre 600-700 m et 1200-1900 m d'altitude.

## 3.2. Le kikuyu en couverture permanente

### 3.2.1. Implantation du kikuyu

La levée du kikuyu est nulle en semis à la volée ; son implantation se fait alors en semis direct en sol nu ou par bouturage. Comme pour les autres couvertures, l'immobilisation de surface productive pour l'installation du kikuyu n'est pas nécessaire car son développement est favorisé sous couvert d'une culture vivrière ou maraîchère.

### 3.2.2. Restauration et maintien de la fertilité

#### 3.2.2.1. *Lutte contre l'érosion*

Parmi les différents paramètres ayant une interférence sur l'érodibilité des substrats agricoles, la couverture est l'un des plus importants et surtout l'un de ceux qui sont modifiables.

La présence continue d'une couverture herbacée de kikuyu sur le sol permet un contrôle total de l'érosion (mesure sous pluie simulée). Elle réduit considérablement le ruissellement.

L'érosion est supprimée grâce à la couverture qui :

- assure un ancrage racinaire des structures superficielles
- protège ces structures de l'action destabilisante des gouttes de pluie (effet "splash" et battance)
- permet le filtrage continu des eaux de ruissellement (effet peigne)
- diminue la compétence de la nappe ruisselante (énergie cinétique du courant d'eau mobilisateur de particules).

Au-delà de l'incidence des couvertures sur la charge solide exportée ou l'amélioration de l'état structural superficiel (MONIMEAU, 1991), des modifications sur les comportements intrinsèques du sol sont induites et peuvent être caractérisées par certains paramètres physiques et hydriques : comportement hydrodynamique et porosité (MONIMEAU, 1991).

#### 3.2.2.2. *Comportement hydrodynamique*

Sur andosol désaturé perhydraté chromique, la densité est très faible (de l'ordre de 0,4) et la porosité forte (voisine de 85 %) indifféremment sur

sol nu ou sous couverture alors que le comportement hydrodynamique est très différent selon les cas (cf. annexe 4).

Les valeurs de conductivité à saturation  $K(o)$  sont très faibles sur ces matériaux, expliquant en partie leur forte aptitude au ruissellement.

La faible pente des courbes montre la part peu importante prise par la microporosité dans les processus d'écoulement de l'eau, particulièrement sur sol nu. Le phénomène peut être attribué à un fort taux de matière organique qui induit un colmatage des pores les plus gros. Néanmoins, les couvertures amélioreraient la conductivité hydraulique du sol à toutes succions, principalement la couverture de kikuyu.

### *3.2.2.3. Action sur la porosité*

Sous couverture, la porosité de rétention d'eau utile à la plante, est plus importante. Cette porosité de faible rigidité subit une contraction irréversible en cas d'exposition à de fortes dessiccations (séchage à l'air). Au champ, la présence d'une couverture de kikuyu protège les couches superficielles du sol d'un séchage bioclimatique trop important et permet de "préserver" la gamme de pores utiles (entre 0,3 à 30  $\mu\text{m}$ ) responsable de la rétention d'eau utilisable.

La couverture augmente ainsi la capacité d'infiltration du sol par rapport au sol nu, et a un effet bénéfique sur les caractéristiques hydriques à travers la porosité et le comportement hydrodynamique des andosols. De plus, la couverture augmente les précipitations occultes (rosée) dont le rôle n'est pas négligeable en climat tropical d'altitude. Mais compte tenu de la consommation en eau globale (ETR) supplémentaire occasionnée par la présence de kikuyu associé à la culture, il serait intéressant de comparer les bilans hydriques : culture en sol nu / culture sur couverture de kikuyu.

### *3.2.2.4. Apport de matière organique et activité biologique*

L'état de la matière organique et l'activité biologique sont les pivots de l'amélioration de la fertilité des andosols. Ces sols présentent un taux de matière organique toujours très élevé, mais elle est fortement liée aux produits amorphes et inutilisables (RAUNET, 1991).

En sol nu, les apports de matière organique fraîche, localisés même en faible quantité, ont une action prépondérante sur le rendement des cultures. Ils permettent de régulariser leur production malgré la variabilité de la fertilité du sol. Ils présentent cependant une action limitée sur la culture suivante, lorsqu'ils ne sont pas renouvelés (MICHELLON, CHASTEL, 1988).

Les plantes de couverture fournissent des résidus au sol qui favorisent une activité microbienne très élevée, parfois équivalente à celle observée sous friche (DOREE, 1989 ; MONIMEAU, 1991). La minéralisation, dont bénéficie la culture, est accrue. Les apports de matière organique ne seraient alors plus indispensables, car ils ne semblent pas améliorer les rendements

### 3.2.3. Modification de la faune et de la flore

#### 3.2.3.1. *Modification de la faune*

Des modifications de la faune apparaissent avec couverture et peuvent présenter des inconvénients, comme la prolifération des limaces (conditions plus humides), ou être favorables, en particulier aux vers de terre (DOREE, 1989 ; MONIMEAU, 1991).

En zone infestée par le ver blanc, *Hoplochelus marginalis*, les dégâts occasionnés par cet insecte apparaissent réduits avec couverture. Les larves sont alors disséminées dans l'ensemble de l'horizon supérieur du terrain alors qu'en sol nu, elles se concentrent sur les racines des plantes cultivées.

#### 3.2.3.2. *Evolution de la flore et maîtrise de la couverture*

L'envahissement par les adventices constitue l'un des facteurs essentiels de dégradation du système traditionnel

L'enherbement, limité pendant les premiers mois qui suivent la défriche de l'*Acacia decurrens*, devient ensuite difficile à maîtriser par de simples sarclages, en particulier pendant la saison cyclonique pour les plantes à multiplication végétative : *Phalaris arundinacea*, *Oxalis* sp., *Cyperus rotundus*.

Une amélioration de la productivité de la main-d'oeuvre est possible par l'emploi des herbicides de pré et de post-levée utilisés pour obtenir un sol nu. Les sarclages restent cependant nécessaires, en particulier pour le géranium, car les mauvaises herbes localisées sur le rang ne sont pas affectées, et certaines d'entre-elles sont relativement tolérantes aux matières actives utilisables.

En présence d'une couverture, la prolifération des mauvaises herbes apparaît réduite. Outre les difficultés d'installation des adventices dans un couvert végétal dense (semences photosensibles masquées par la litière), le kikuyu présenterait des effets allélopathiques, d'après les observations au champ et certains travaux de recherches (CHANG-HUNG CHOU, 1987).

L'effet dépressif de la couverture agit aussi sur la levée des cultures dont il faut augmenter la densité de semis (même si la couverture est écartée lors du semis).

La maîtrise du développement de la couverture est parfois nécessaire pour éviter une concurrence avec la culture. Elle est aisée et peu onéreuse car le fait de disposer d'une flore homogène permet d'utiliser des doses très faibles d'herbicides. Il est d'ailleurs impératif de ne pas détruire la couverture sous peine de perdre ses effets bénéfiques : comme en sol nu, les adventices très agressives prolifèrent (*Cyperus rotundus*, *C. esculentus*, ...).

En cours de végétation, le kikuyu peut être maîtrisé par des applications d'un graminicide très spécifique, le fluazifop-p-butyl (à raison de 60 à 125 g par ha, selon la saison). Son efficacité peut cependant conduire à détruire le kikuyu par tâches : des herbicides résiduels permettent alors d'éviter la prolifération des adventices. Une gestion beaucoup plus écologique semble possible grâce à une substance de croissance, la méfluidide, qui inhiberait le développement du kikuyu pendant plusieurs mois, à des doses inférieures à 100 g par ha.

### 3.2.4. Conséquences agro-économiques

#### 3.2.4.1. *Temps de travaux*

Malgré le recours aux herbicides, la réimplantation de terrains envahis par les adventices, conduit à des besoins en main-d'oeuvre très importants. La présence d'une couverture améliore la productivité du travail grâce à la réduction de la prolifération des mauvaises herbes, limitant ainsi les sarclages. Lorsque l'enherbement est maîtrisé, l'implantation des cultures devient, avec la récolte, le poste essentiel des besoins en main-d'oeuvre. Des réductions très importantes des temps de travaux sont obtenues grâce aux cannes planteuses introduites du Brésil. Elles permettent des semis directs en poquet au travers d'un paillage et localisent la fumure minérale. Avec des charges quasiment identiques (le supplément lié aux semences est compensé par la réduction du poste herbicides), la valorisation de la journée de travail apparaît donc sensiblement augmentée .

La diminution des temps de travaux avec couverture est principalement due à la réduction des temps de désherbage manuel (sarclage) par rapport à un sol nu, pour la culture du géranium et pour des cultures vivrières comme le haricot (cf. annexe 5).

#### 3.2.4.2. *Association kikuyu-géranium rosat*

Plusieurs essais dans différentes parcelles ont été menés depuis 1989,



**Géranium avec couverture de kikuyu**

à gauche : couverture morte  
à droite : couverture vivante



**Géranium avec couverture morte de kikuyu**

les situations sont très différentes selon le terrain. Dans tous les cas, le rendement en matière verte du géranium avec kikuyu est égal ou inférieur au rendement en sol nu.

Le kikuyu diminuerait sensiblement les attaques de pourridié sur le géranium.

Les rendements en essence de géranium, en terrains très pauvres, sembleraient augmenter en association avec le kikuyu.

La diminution du rendement du géranium avec couverture permanente de kikuyu apparaît essentiellement en été, période la plus humide de l'année.

Aucun effet dû à la fumure n'a été mis en évidence. L'hiver, il est probable que, malgré la faible pluviométrie, le kikuyu concurrence peu le géranium pour l'eau, car sa croissance est stoppée. En été, le kikuyu, en pleine phase de croissance, a des besoins en eau élevés et concurrence le géranium, d'autant plus que son efficacité pour l'eau est très supérieure à celle du géranium.

Cependant, la couverture de kikuyu élimine les risques d'érosion, diminue les temps de travaux par ha (si le géranium est installé dans une parcelle de kikuyu déjà bien implantée), ce qui permet d'obtenir des marges/ha supérieures ou égales au sol nu.

Mais, le kikuyu ne semble pas la meilleure couverture à associer au géranium de par son port dressé qui nécessite de le maîtriser par fauchage ou herbicide. Des couvertures comme le lotier (*Lotus uliginosus*) ou *Arachis pintoï*, des légumineuses pérennes à port rampant, seraient à privilégier.

Néanmoins, l'intérêt agronomique des couvertures de kikuyu est important dans les Hauts de l'Ouest car de grandes superficies de kikuyu sont déjà implantées comme pâturage.

#### 3.2.4.3. Association kikuyu-cultures vivrières

Les deux cultures vivrières principales testées avec couverture de kikuyu sont le haricot et le maïs.

Dans tous les essais sur le haricot, celui-ci présente des rendements inférieurs (ou très rarement égaux) en association avec le kikuyu par rapport à une conduite en sol nu, indépendamment de l'apport ou non de fumier.

La couverture vivante de kikuyu interfère donc, par concurrence (et allélopathie ?) sur la culture du haricot.

Les quelques essais menés sur la culture du maïs dans une couverture vivante de kikuyu mettent en évidence des problèmes de levée puis de croissance et de développement, diminuant considérablement son rendement. L'interférence du kikuyu sur la culture du maïs associée est très importante.

#### **4. DEFINITION DU SUJET DE MEMOIRE**

La couverture de kikuyu constitue un atout majeur pour la lutte contre l'érosion des sols.

Elle interfère bénéfiquement sur la flore adventice en la diminuant considérablement lorsqu'elle forme un tapis bien développé (vivant ou mort).

L'association de la culture traditionnelle du géranium et de cultures vivrières avec une couverture vivante de kikuyu, présente en plus de la lutte contre l'érosion, d'intéressantes possibilités de réduction des temps de travaux. Cependant, la couverture de kikuyu interfère sur le développement des cultures et leur rendement.

**L'objet de cette étude est de savoir si l'interférence du kikuyu sur les adventices et les cultures est due uniquement à des phénomènes de concurrence (eau, lumière, éléments minéraux, ...) ou également à des phénomènes d'allélopathie.**

**La compréhension de ces phénomènes et leur relativisation permettra de mieux gérer les systèmes de culture avec couverture (séchage préalable de l'ensemble de la couverture ou uniquement sur la ligne de semis, date de semis, détermination d'une couverture à privilégier en fonction de la culture etc...)**



## **DEUXIEME PARTIE**

### **BIBLIOGRAPHIE**

# **DEUXIEME PARTIE**

## **BIBLIOGRAPHIE**

<b>INTRODUCTION</b>	28
<b>1. ECOSYSTEMES NATURELS ET ALLELOPATHIE</b>	30
1.1. Allélopathie et répartition spatiale	30
1.1.1. Le concept de répartition spatiale	30
1.1.2. Répartition spatiale des espèces herbacées	30
1.2. Allélopathie et succession végétale naturelle	31
<b>2. ROLE DE L'ALLELOPATHIE EN AGRICULTURE</b>	31
2.1. Origines et modes d'émissions des composés allélopathiques	31
2.2. Effets des adventices sur les plantes cultivées	32
2.3. Effets allélopathiques de plantes cultivées sur d'autres plantes cultivées	34
2.3.1. Allélopathie et résidus de plantes cultivées	35
2.3.2. Allélopathie et cultures associées	37
2.4. Effets allélopathiques de plantes cultivées sur les adventices	38
2.5. Allélopathie et contrôle biologique des adventices	38
2.6. Allélopathie et prévention du pourrissement des graines avant germination	39
2.7. Rôle de l'allélopathie dans la pathologie de la plante	39
2.7.1. Allélopathie et développement des pathogènes	39

2.7.2.	Allélopathie et résistance aux maladies	40
<b>3.</b>	<b>ALLELOPATHIE ET CYCLE DE L'AZOTE</b>	40
3.1.	Inhibition de la fixation de l'azote	40
3.2.	Inhibition de la nitrification	41
<b>4.</b>	<b>NATURE CHIMIQUE ET MODES D'ACTION DES COMPOSES ALLELOPATHIQUES</b>	41
4.1.	Les composés aromatiques	42
4.1.1.	Acides phénoliques	42
4.1.2.	Coumarines	42
4.1.3.	Flavonoïdes	42
4.1.4.	Tannins	43
4.1.5.	Alcaloïdes	43
4.1.6.	Quinones	43
4.2.	Terpènes et stéroïdes	43
4.3.	Acides gras et polyacétylènes	43
4.4.	Lactones insaturés	44
4.5.	Composés aliphatiques	44
<b>5.</b>	<b>FACTEURS AFFECTANT LA QUANTITE DE COMPOSES ALLELOPATHIQUES PRODUITE PAR LA PLANTE</b>	44
5.1.	Effet des radiations	44
5.1.1.	Qualité de la lumière	44
5.1.2.	Longueur du jour	45

5.2. Déficiences minérales	45
5.2.1. Bore	45
5.2.2. Calcium - Magnésium	45
5.2.3. Azote	45
5.2.4. Phosphate	46
5.2.5. Potassium	46
5.2.6. Soufre	46
5.3. Stress hydrique	46
5.4. Température	47
5.5. Age des organes de la plante	47
5.6. Génétique	47
5.7. Pathogènes et prédateurs	47
5.8. Conclusion	47
<b>6. FACTEURS INFLUENÇANT L'EFFICACITE DES AGENTS ALLELOPATHIQUES APRES LEUR LIBERATION</b>	<b>48</b>
6.1. Effet des eaux de drainage et des inondations sur la phytotoxicité	48
6.2. Détoxification des phytotoxines du sol par la fumure minérale	48
6.3. Fixation de certaines substances allélopathiques avec la matière organique du sol	48
6.4. Texture du sol et accumulation de substances allélopathiques actives	49
6.5. Durée de l'activité allélopathique	49
6.6. Décomposition des substances allélopathiques	49
6.6.1. Acides phénoliques	50
6.6.2. Flavonoïdes	50

6.6.3. Tannins	50
6.7. Action synergique de substances allélopathiques	50
6.8. Augmentation des activités allélopathiques par d'autres facteurs de stress	51
<b>7. TECHNIQUES ET METHODOLOGIE UTILISEES DANS LA RECHERCHE SUR L'ALLELOPATHIE</b>	<b>51</b>
7.1. Extraits de plantes	52
7.2. Filtrat de parties aériennes	52
7.3. Composés volatils	53
7.4. Résidus en décomposition	53
7.5. Exsudats racinaires	53
7.6. Test de germination	54
<b>8. LE KIKUYU ET L'ALLELOPATHIE</b>	<b>55</b>
<b>CONCLUSION</b>	<b>58</b>

## INTRODUCTION

Dans une communauté d'organismes, beaucoup d'espèces se régulent entre elles en produisant et libérant des substances chimiques attirantes, stimulantes ou inhibitrices. L'ensemble de ces phénomènes ont communément été rassemblés sous le terme "d'Ecologie chimique" (PUTNAM et TANG, 1986).

Le terme allélopathie donné en 1937 par MOLISCH fait référence aux interactions biochimiques inhibitrices ou stimulatrices entre tous types de végétaux, y compris les microorganismes.

Le choix de ce terme est peut-être techniquement erroné du fait que "allélopathie" provient du Grec "Allelon" réciproque et de "pathos" souffrance ("souffrance réciproque").

D'autres auteurs ont ainsi utilisé le terme allélopathie dans un sens plus restreint pour décrire uniquement les effets nuisibles des substances chimiques émises par une plante supérieure sur une autre.

Mais ces substances chimiques qui ont une action inhibitrice sur la croissance de certaines espèces à une concentration donnée, peuvent stimuler la croissance des mêmes ou de différentes espèces à des concentrations plus faibles.

Pour ces raisons, la définition de MOLISCH est probablement la mieux appropriée.

Depuis 1937, plusieurs définitions de l'allélopathie ont été proposées et celle de CAUSSANEL (1975) semble la plus complète ; l'allélopathie est "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 des plantes se développant au voisinage de ces espèces ou leur succédant sur le même terrain".

GRUMMER (1955) complète cette définition en classant les différents composés chimiques impliqués dans des phénomènes d'allélopathie en fonction de leur source d'origine et des organismes affectés par leur action ; il créa 4 catégories :

1. Les **phytoncides** sont des inhibiteurs produits par les végétaux supérieurs et actifs contre les microorganismes.
2. Les **marasmines** sont produites par les microorganismes et agissent contre les végétaux supérieurs.
3. Les **kolines** sont des inhibiteurs chimiques produits par les végétaux supérieurs agissant contre les végétaux supérieurs.
4. Les **antibiotiques** sont des substances chimiques produites par des microorganismes agissant contre les microorganismes.

A l'intérieur d'une communauté, les plantes interagissent de façon positive, neutre ou négative le plus souvent. Cet effet négatif d'association de plantes est appelé **interférence** et englobe l'ensemble des relations d'une plante sur une autre.

Les causes potentielles de l'**interférence** sont ainsi la **compétition** (retrait ou réduction de certains facteurs du milieu par d'autres plantes partageant l'habitat eau, lumière, éléments minéraux, ...) et l'**allélopathie** (libération d'une ou plusieurs molécules chimiques ayant une action stimulante ou inhibitrice sur le fonctionnement du végétal).

## **HISTORIQUE**

Les observations et remarques concernant des effets d'allélopathie ne sont pas récentes.

DE CANDOLLE (1832) suggéra que la fatigue des sols en agriculture pourrait être due aux exsudats des cultures et que la rotation des cultures pourrait aider à réduire le problème.

Sous un noyer noir (*Juglan nigra*), la végétation est beaucoup plus éparse que sous un autre arbre. La raison principale pour laquelle la végétation ne se développe pas sous ces arbres est due à la toxicité des ruissellements des rosées ou des eaux de pluie (STICKNEY et HOY, 1981).

Ces quelques exemples montrent que le concept d'allélopathie existe depuis longtemps mais qu'un nombre considérable de recherches reste à faire sur le sujet.

De plus, malgré le grand intérêt que les écologistes et les biologistes portent à ces phénomènes, la complexité des relations entre les plantes dans la nature et les possibles rôles de l'allélopathie ne sont pas entièrement compris.

Ceci est certainement dû au manque de méthodes expérimentales susceptibles de reproduire au mieux les phénomènes complexes qui ont lieu au champ. Cette complexité fait que l'allélopathie est peu connue du monde non scientifique.

Pour cette raison, nous avons décidé de réaliser une synthèse bibliographique la plus complète possible.



Test de croissance en circuit fermé : association kikuyu-Oxalis



Test de croissance en circuit fermé : dispositif de récupération des filtrats



## 1. ECOSYSTEMES NATURELS ET ALLELOPATHIE

Dans les écosystèmes naturels, l'allélopathie joue un rôle prépondérant dans la répartition spatiale de la végétation (en anglais : patterning) et la succession des différents types de plantes sur de nombreuses années.

### 1.1. Allélopathie et répartition spatiale

#### 1.1.1. Le concept de répartition spatiale

La répartition spatiale désigne la distribution d'organismes au sein d'une communauté. La majeure partie des écologistes a expliqué la répartition spatiale de la végétation et la distribution générale des plantes par le phénomène de compétition. Mais l'allélopathie joue probablement un rôle dans ces phénomènes (RICE, 1984).

Des effets allélopathiques ont été observés chez les espèces herbacées, les arbres et arbustes. Nous ne développerons le sujet que sur les espèces herbacées.

#### 1.1.2. Répartition spatiale des espèces herbacées

La distribution des espèces herbacées aux alentours de pieds de tournesol commun (*Helianthus annuus*), observée dans des vieux champs en friche de l'Oklahoma, présente certaines inhibitions marquantes.

Près des tournesols, *Erigeron canadensis* et *Rudbeckia serotina* sont inhibés, tandis que cet effet est plus faible sur *Haploppapus ciliatus* et *Bromus japonicus*. La répartition des plantes n'est pas due à la compétition pour les éléments minéraux, ni pour la lumière, ni à un effet pH, mais à la libération de composés allélopathiques par le tournesol. La germination ou la croissance des plantules adventices est affectée par les exsudats racinaires du tournesol, l'eau ruisselant de ses feuilles ou les produits issus de leur décomposition (RICE, 1984).

De nombreux autres exemples montrent l'influence de l'allélopathie dans la répartition spatiale des plantes :

- effet inhibiteur de *Madia glomerator* sur *Agropyron intermedium* (CARNAHAN et HULL, 1962)
- extension de zones pures de moutarde (*Brassica nigra*) dans les pâturages par élimination des autres espèces grâce aux toxines libérées par ses tissus en décomposition (BELL et MULLER, 1973).

## **1.2. Allélopathie et succession végétale naturelle**

Les successions végétales naturelles sont liées aux changements des facteurs physiques de l'habitat, de la disponibilité des éléments minéraux essentiels, aux différences de dispersion et de production des graines, à l'interférence.

Ainsi, la succession végétale naturelle des champs en friche de l'Oklahoma présentent 4 phases successives : après une phase initiale très courte (2 à 3 ans) de différentes adventices, de nouvelles adventices annuelles dominées fortement par *Aristida oligantha* envahissent la parcelle pendant une dizaine d'années, puis des pérennes en touffes à base de *Chyrium scoparium* qui subsistent pendant près de 30 ans, et finalement, c'est la prairie naturelle qui domine.

La phase initiale apparaît très courte car les espèces annuelles telles que le sorgho d'Alep (*Sorghum halepense*) et le chiendent de boeuf (*Stenotaphrum secundatum*) produisent des toxines qui inhibent leur croissance et celle des autres adventices sauf *Aristida oligantha* (RICE, 1984).

Par contre, les phases suivantes sont très longues car ses plantes inhibent en outre la fixation biologique de l'azote (action sur les bactéries fixatrices, algues) et maintiennent le sol pauvre en azote pendant une longue période. Les plantes ayant des besoins élevés en azote ne sont donc pas capables d'envahir le champ et la succession est ralentie pendant une longue période.

## **2. ROLE DE L'ALLELOPATHIE EN AGRICULTURE**

Les premières observations de l'allélopathie concernaient les effets nuisibles de cultures sur d'autres cultures ou adventices. THEOPHRASTUS (300 av.J.C) observait que le pois chiche (*Cicea arietinum*) "améliore" le sol et détruit les adventices (RICE, 1984).

Afin de comprendre les différentes formes d'allélopathie rencontrées en agriculture (interactions adventices-cultures, cultures-cultures, auto-intoxication), il est nécessaire dans un premier temps de connaître les différentes origines et modes d'émissions des composés allélopathiques d'une plante.

### **2.1. Origines et modes d'émissions des composés allélopathiques**

Les composés allélopathiques seraient soit des produits du métabolisme, soit des produits déchets évacués dans la vacuole pour éviter une auto-intoxication.

Ils pourraient être continuellement synthétisés et dégradés dans les cellules des plantes ou seulement synthétisés en réponse à un stimulus externe (PUTNAM et DUKE, 1978).

L'émission de substances secondaires dans l'environnement peut se faire par différentes voies :

- **Volatisation** : exsudation de composés volatiles par les parties vivantes de la plante, en particulier terpènes et éthylène. Ainsi, les feuilles de *Salvia* (MULLER et MULLER, 1964) et d'*Eucalyptus camaldulensis* (DEL MORAL et MULLER, 1970) libèrent des terpènes qui se fixent sur les colloïdes du sol.
- **Lessivage** : les parties aériennes subissent un lessivage par la pluie ou la rosée qui entraîne des substances solubles.
- **Décomposition de débris** : la décomposition des parties mortes de plantes (litière à la surface du sol) peut libérer des toxines soit directement, soit par la décomposition par les microbes du sol.
- **Exsudation racinaire** : l'appareil racinaire vivant et intact excrète une grande variété de composés chimiques. Le mécanisme d'excrétion des kolines, phénomène actif ou passif, reste à étudier.

Dans un souci de clarté, nous avons classé les résultats des recherches obtenus selon les principaux types d'interactions.

## **2.2. Effets des adventices sur les plantes cultivées**

La plupart des effets des adventices sur les rendements des cultures ont été qualifiés de "compétitifs" sans avoir vérifié si ces effets étaient dus à la compétition, l'allélopathie ou aux deux phénomènes (interférence) (RICE, 1984). Au champ, il est impossible de séparer ces mécanismes (PUTNAM et WESTON, 1986). Il est cependant unanimement reconnu que les pertes de rendements des cultures dues à l'interférence des adventices sont importantes, d'où l'intérêt de bien connaître les adventices à potentiel allélopathique et la part de ces phénomènes dans l'interférence afin d'avoir une nouvelle conception du management des adventices. De nombreuses adventices ont été étudiées, et à titre d'exemple, nous mentionnerons celles qui ont les effets allélopathiques les plus importants.

### **Le chiendent commun (*Agropyron repens*)**

Sur maïs, la baisse de rendement dans les zones infestées par le chiendent peut être réduite par addition d'azote et de potassium, la compétition pour l'eau n'étant pas incriminée (BUCKHOLTZ, 1971).

La dissociation de la part relative de la compétition et de l'allélopathie dans l'interférence globale d'une plante n'est évidemment pas aisée. Mais des phénomènes d'allélopathie ont pu être mis en évidence sur d'autres plantes : inhibition de la croissance racinaire du pois et du blé par des extraits aqueux de rhizomes (LE TOURNEAU et HEGGENESS, 1957), ou diminution de la matière sèche des pieds de luzerne, blé, avoine et orge cultivés dans une parcelle précédemment infestée de chiendent (KOMMEDAHL et al., 1959).

**LOVETT et JOKINEN (1984), grâce à un appareillage dit "en marche d'escalier", ont mis en évidence un effet allélopathique d'exsudats racinaires du chiendent sur l'orge.**

#### **L'avoine sauvage (*Avena fatua*)**

C'est une adventice principale et commune dans de nombreux pays. L'interférence de l'avoine sauvage est prouvée. Elle réduit significativement le rendement de plusieurs cultures. SCHUMACHER (1982) montre que la croissance des feuilles et des racines de blé de printemps est significativement réduite par des exsudats racinaires de plants d'avoine sauvage au stade 2-4 feuilles.

PEREZ et ORMENO-NUNEZ (1991) démontrent que des exsudats racinaires d'avoine sauvage collectés entre les stades émergence et une feuille, inhibent la croissance racinaire et du coléoptile du blé de printemps. Dans les deux cas, l'inhibition augmente avec le volume d'exsudat racinaire apporté (cf. figures 1 et 2, annexe 1) et varie en fonction de l'âge des feuilles (cf. figure 3, annexe 1).

Une HPLC (chromatographie en phase liquide) des exsudats racinaires a permis d'identifier 4 composés allélopathiques : l'acide p-hydroxybenzoïque, l'acide vanillique, la scopolétine et la coumarine (cf. table 1 en annexe 1). Notons que la toxicité des exsudats racinaires et la quantité de scopolétine produite par l'avoine sauvage varie avec le stade physiologique de celle-ci.

**L'allélopathie est un facteur important dans l'interférence de l'avoine sauvage avec le blé, quand la densité de celle-ci est élevée.**

#### **Le Chénopode blanc (*Chenopodium album*)**

C'est également une adventice importante et commune dans beaucoup de pays. Dès 1956, LE TOURNEAU rapporte que des extraits aqueux de partie aérienne réduisent la germination, la longueur du coléoptile et la longueur des racines du blé Mida. BHOWMICK et DOLL (1979) montrent que des extraits aqueux de résidus de chénopode inhibent la croissance des racines et du coléoptile du maïs et la croissance de l'hypocotyle du soja. Des filtrats racinaires de chénopode réduisent le poids frais et diminuent l'accumulation de N, P, Ca, et Mg des plants de tomate. De plus, l'addition de 10 ou 20 g de racines de chénopode par kg de sol réduit également les poids frais et sec des plants (QASEM et HILL, 1989). Des extraits aqueux à 1% de ces résidus de chénopode (et aussi l'incorporation de résidus dans le

sol) réduisent la germination du soja, sa nodulation de 60 %. Des extraits aqueux à 2 % stoppent la nodulation (MALLIK et TESFAI, 1988).

### **L'amande de terre ou souchet comestible (*Cyperus esculentus*)**

Ses racines tubérisées contiennent des composés qui inhibent la croissance des coléoptiles d'avoine et la germination des graines de nombreuses espèces de cultures. Les acides p-hydroxybenzoïque, vanillique, syringique et férulique ont été identifiés dans les extraits de ces racines (TAMES et al., 1973).

Des résidus foliaires sont inhibiteurs de la croissance végétative et racinaire du maïs et du soja (cf. tableau en annexe 2), DROST et DOLL (1980).

Des effets allélopathiques du souchet rond ont également été mis en évidence (*Cyperus rotundus*).

Il existe de nombreuses autres espèces d'adventices importantes en agriculture et qui possèdent un potentiel allélopathique plus ou moins prouvé.

En annexe 3, deux tableaux résumés des adventices ayant un effet allélopathique sont présentés. Notons que pour la plupart des adventices testées, seuls des extraits aqueux se montrent inhibiteurs de la croissance d'une autre plante, ce qui est insuffisant, selon RICE (1989), pour confirmer un potentiel allélopathique.

### **2.3. Effets allélopathiques des plantes cultivées sur d'autres plantes cultivées**

La plupart des recherches sur l'allélopathie des plantes cultivées impliquent les effets des résidus de plantes en décomposition. Ces résidus ayant parfois des effets inhibiteurs sur la culture suivante, identique (autotoxicité) ou différente de la première. Ces études sont particulièrement importantes aujourd'hui avec l'apparition des nouvelles techniques de culture comme le travail minimum, le semis direct, la lutte contre l'érosion, qui consistent à laisser les résidus de cultures en surface.

Ainsi, l'étude des effets allélopathiques des plantes cultivées sur d'autres plantes cultivées englobe de nombreux éléments : les effets des résidus de culture en surface ou enfouis dans le sol, la rotation des cultures, les conduites culturales (labours ou non), les phénomènes d'autotoxicité, les facteurs environnementaux jouant sur la décomposition (microflore du sol, humidité, ...), mais aussi les effets allélopathiques d'une plante cultivée vivante sur une autre (cultures associées, succession de cultures).

Les différentes expérimentations qui vont être citées à ce sujet feront souvent référence à des phénomènes ou des facteurs qui sont plus détaillés et explicités dans d'autres paragraphes de cette étude bibliographique.

### 2.3.1. Allélopathie et résidus de plantes cultivées

#### **Mécanismes et facteurs intervenants**

COLLISION et CONN (1915) montrent que 2 mécanismes séparés sont impliqués dans la toxicité de résidus de plantes. Le premier est la libération d'agents chimiques toxiques qui agissent rapidement et sont souvent inactivés par la matière colloïdale. Le second implique la stimulation des populations microbiennes qui immobilisent beaucoup d'azote le rendant indisponible par ces agents pour des plantes.

Les effets inhibiteurs des résidus de cultures résultent d'une combinaison des toxines présentes dans la plante et des toxines produites par les microorganismes dont la croissance est stimulée par les résidus.

PATRICK et KOCH (1958) montrent que la toxicité de résidus de cultures en décomposition varie avec le taux de saturation du sol et le stade de maturité des résidus.

Ils montrent les relations entre la toxicité d'extraits de sol avec différents résidus en fonction du pH : les substances toxiques impliquées sont produites principalement en conditions acides mais une fois formées, elles sont efficaces dans une large gamme de pH.

#### **Le blé**

Les pertes de rendement du blé semé dans ses résidus de paille sont généralement attribuées à l'immobilisation de l'azote. En combinant différents niveaux d'apports de résidus et d'azote, KIMBER (1973) montre que l'immobilisation de l'azote et les toxines des résidus affectent le rendement du blé quand il pousse en présence d'excès de résidus de paille. Quand les résidus de paille sont en surface, la germination des graines est fortement diminuée alors que lorsqu'ils sont mélangés au sol, l'immobilisation de l'azote est forte et affecte le rendement. L'apport d'azote ne supprime pas les effets des résidus.

Au champ, la levée du coton est réduite dans des résidus de paille de blé et au laboratoire, des extraits aqueux de ces résidus inhibent le développement des plantules de coton. Cette mauvaise implantation du coton dans des pailles de blé peut être améliorée en diminuant la quantité de résidus dans le lit de semences mais aussi en augmentant la densité de semis ou en plantant des cultivars tolérants

#### **Le riz**

Le riz est une autre culture pour laquelle un fort potentiel allélopathique de ses résidus a été démontré et sur laquelle de nombreuses recherches ont été menées.

PATRICK (1971) trouve sept acides toxiques dans les résidus de riz en décomposition : les acides acétiques, butyriques, benzoïques, féruliques, etc.

CHOU et PATRICK (1976) ont identifiés de nouveaux composés : les acides vanilliques, p-coumarique, p-hydroxybenzoïque, salicyclique et O. coumarique.

Il a été communément observé que les rendements en riz en deuxième récolte sont toujours inférieurs à ceux de la première. CHOU et LIN (1976) montrent que des extraits aqueux de résidus de riz en décomposition dans le sol inhibent la croissance de la racine de laitue et de riz ainsi que la croissance des plantules de riz. La toxicité est maximale dans les premiers mois de décomposition puis décline. Des extraits de sol des champs de riz ont un effet inhibiteur persistant 4 mois sur le riz et la laitue. Cette inhibition de la croissance des plantules de riz par ses résidus dans le sol est un phénomène d'auto-intoxication (cf. annexe 5, tableaux 1, 2 et 3).

### **Phénomènes d'autotoxicité**

D'autres plantes cultivées sont connues pour leur autointoxication par leurs résidus en décomposition.

C'est le cas de la canne à sucre (WANG et al., 1967).

La luzerne est connue pour être autotoxique et allélopathique : HEGDE et MILLER (1990) montrent que la hauteur, le poids frais de la luzerne et le poids frais du sorgho sont plus faibles sur un sol issu d'un champ de luzerne que sur un sol issu d'un champ de sorgho. Les composés allélopathiques du sol sous luzerne sont impliqués dans l'inhibition de la croissance des deux cultures. L'incorporation dans le sol de racines fraîches de luzerne (ou de racines + parties végétatives) réduit l'émergence de la luzerne, sa hauteur et son poids sec par pied. HEGDE et MILLER ont construit un diagramme intéressant décrivant les différentes sortes d'allélopathie et d'autotoxicité (cf. annexe 6).

Des extraits de tissus de racines d'asperges montrent une activité inhibitrice sur la croissance de plants d'asperges. En fait, les substances allélopathiques de l'asperge prédisposeraient les plants d'asperges aux fusarioses (HARTING, PUTNAM, STEPHENS, 1989).

Au Sénégal, on a remarqué que le rendement du sorgho derrière une culture de sorgho était fortement réduit en sol sableux. BURGOS-LEON et ses associés (1980) concluent que cette autotoxicité est due au fait que la microflore naturelle dans les sols sableux du Sénégal ne peut pas détoxifier le sol assez rapidement pour prévenir l'inhibition de la croissance des cultures suivantes de sorgho.

### **Autres résidus de cultures à potentiel allélopathique**

Certains extraits aqueux de résidus de différentes cultures montrent de forts effets inhibiteurs sur la germination et la croissance du blé (cf. tableau en annexe 4), GUENZI et Mc CALLA (1962)

Cinq acides phénoliques inhibiteurs de la croissance de plantules de blé sont identifiés dans des résidus d'avoine, blé, sorgho et maïs : l'acide p-coumarique (en plus grande quantité), syringique, vanillique, férulique et p-hydroxybenzoïque (GUENZI et Mc CALLA, 1966).

PURVIS et JONES (1990) expérimentent en serre le potentiel allélopathique de paille de tournesol et de sorgho et les testent en champ sur le blé. La levée du blé est significativement inhibée en présence des pailles des onze variétés de sorgho et de dix des douze variétés de tournesol testées. L'inhibition de la levée du blé en présence des pailles de sorgho s'échelonne de 10 à 31 % et en présence des pailles de tournesol de 4 à 33 %, démontrant un haut degré de variation intraspécifique dans le potentiel allélopathique. Un triplement des quantités de paille sur le sol (0,5 % à 1,5 %/poids de sol) entraîne un doublement de la phytotoxicité. L'inhibition de la levée varie également selon le type de sol.

Le choix de la variété cultivée et le contrôle des quantités de pailles de la récolte précédente ont donc des implications importantes pour la minimisation des effets allélopathiques négatifs dans les systèmes de conservation des pailles.

LOVETT et JESSOP (1982) testent au champ une série de résidus de différentes cultures (tournesol, sorgho, blé, avoine, orge, lupin, soja, pois, colza) sur la culture du blé. Plusieurs résidus affectent la germination, la levée, la hauteur du coléoptile et la longueur de la plus longue racine séminable du blé. Le colza et quelques cultures légumineuses exercent les plus forts effets phytotoxiques. La phytotoxicité augmente lorsque les résidus sont incorporés dans le sol.

### 2.3.2. Allélopathie et cultures associées

Peu de recherches ont été effectuées sur l'allélopathie dans les cultures associées.

Des substances exsudées par les racines de pois et de vesce (*Vicia villosa*) stimulent la photosynthèse et l'absorption de  $^{32}\text{P}$  chez des pieds d'orge et d'avoine. Les exsudats stimulent aussi le prélèvement d'azote, de potassium et de calcium par les céréales. A l'inverse, les substances exsudées par les racines des céréales inhibent le même processus chez le pois et la vesce (RAKHTEENKO, 1973).

L'échange des exsudats racinaires organiques dans des cultures mixtes de pois et d'avoine est 1,5 à 2 fois plus grande que pour chaque culture pure de ces deux espèces (le rapport est de 3 à 7 dans le cas du sarazin et de la moutarde blanche). Ces mesures sont effectuées à partir de l'alimentation des plantes avec du  $^{14}\text{CO}_2$  (RAKHTEENKO et associés, 1973).



#### **2.4. Effets allélopathiques de plantes cultivées sur les adventices**

Peu d'effets allélopathiques significatifs de plantes cultivées sur les adventices ont été découverts.

FUNKE (1941) remarque que les graines de betterave produisent des substances qui inhibent la croissance de *Agrostesuma githago* et pas celle de la moutarde blanche. Il conclut qu'une toxicité sélective explique la présence exclusive de certaines espèces d'adventices dans les champs cultivés de betterave.

De nombreuses expérimentations montrent que le tournesol a un fort potentiel allélopathique sur de nombreuses adventices.

RICE et WILSON (1968) dans leur étude sur les successions des friches de l'Oklahoma (cf. 1.1.2), se sont aperçus que certaines adventices avaient une croissance fortement réduite près des pieds de tournesol. Des extraits de différents organes de tournesol (feuilles, racines, exsudats, ...) et de sols, collectés près des pieds de tournesol, inhibent la germination des graines et la croissance des plantules de nombreuses espèces d'adventices. De fortes corrélations ont été trouvées entre les espèces dont la croissance était réduite au champ et celles inhibées dans les différents tests au laboratoire (cf. annexe 7, tableaux 1, 2, 3, 4, 5 et 6).

La germination de la moutarde sauvage (*Brassica kabu*) est inhibée de 75 % par un extrait aqueux non dilué de tissus de feuilles de tournesol mais stimulée si l'extrait est dilué par 10 ou 100. La réponse de la germination des autres espèces d'adventices varie avec les variétés de tournesol et la concentration des extraits de tissus (cf. annexe 8), LEATHER (1983).

#### **2.5. Allélopathie et contrôle biologique des adventices**

L'utilisation pratique de l'allélopathie est complexe. De plus, les interactions allélopathiques apparaissent rarement aussi fortement dans les conditions du champ qu'en serre ou au laboratoire. Cependant, l'allélopathie offre tout de même de grandes perspectives dans la lutte contre les adventices.

Des recherches sur la génétique des agents allélopathiques sont nécessaires. De nouvelles techniques comme la fusion des protoplastes pourraient être utilisées pour introduire des gènes allélopathiques dans des cultures. Une sélection dans les lignées d'une culture et les types sauvages de cette culture permettront de choisir les lignées au plus fort potentiel allélopathique ou celles qui sont les plus résistantes aux agents allélopathiques de certaines adventices. Cette résistance serait introduite ensuite dans les variétés désirées. Ces méthodes permettront de développer les capacités allélopathiques des cultures. Une autre possibilité offerte est la recherche des agents allélopathiques comme herbicide naturel ou source d'herbicide.

L'utilisation des résidus de cultures à fort potentiel allélopathique dans les systèmes de culture et dans les rotations est une autre perspective. Il s'agit de bien gérer les effets allélopathiques de ces couvertures mortes par rapport aux cultures suivantes, aux adventices affectées, aux phénomènes d'auto-intoxication, aux effets toxiques sur la microflore du sol. Une autre façon d'utiliser l'allélopathie dans la lutte contre les mauvaises herbes est l'association avec une plante compagne qui est sélectivement allélopathique contre certaines adventices et n'interfère pas de manière appréciable avec la culture (PUTNAM et DUKE, 1978).

Enfin, on peut intégrer dans une rotation une culture qui ne sera pas récoltée mais qui produira une toxicité sur les adventices par exsudation ou décomposition de ces résidus.

## **2.6. L'allélopathie et la prévention du pourrissement des graines avant germination**

Le pourrissement des graines avant leur germination est influencé par les conditions environnementales et par les conditions internes des graines.

Il est fort probable que la plupart des graines, qui ne germent pas rapidement une fois dans le sol, soient décomposées avant leur germination si elles ne contenaient pas ou ne produisaient pas des inhibiteurs microbiens appelés phytoncides (RICE, 1984). Un grand nombre des inhibiteurs de la germination contenus dans les graines sont des inhibiteurs microbiens.

Plusieurs types de composés phénoliques apparaissent dans les graines, et jouent un rôle important dans la résistance des plantes à l'infection par des champignons, bactéries ou maladies virales. Des inhibiteurs microbiens naturels ont été trouvés dans les manteaux des graines de moutarde.

## **2.7. Rôle de l'allélopathie dans la pathologie de la plante**

Les agents allélopathiques sont impliqués dans plusieurs des phénomènes liés à la pathologie de la plante.

### **2.7.1. Allélopathie et développement des pathogènes**

Des résidus de plantes en décomposition produisent des composés volatiles qui stimulent la germination des spores et la croissance des champignons dans le sol (MENZIES et GILBERT, 1967). SCHENK et STOTZKY (1975) ont trouvé que des composés volatiles libérés par des graines de pois, de concombre et de haricot en germination ont des effets stimulateurs sur plusieurs microorganismes.

### 2.7.2. Allélopathie et résistance aux maladies

Un grand nombre de plantes produisent des composés, soit avant ou après l'infection par certains pathogènes, et rendent les plantes résistantes aux maladies causées par ces pathogènes (LEVIN, 1971).

Dans la terminologie de GRUMMER (1955), la majeure partie des composés impliqués dans la résistance des plantes-hôtes aux pathogènes sont dans la catégorie des phytoncides.

## 3. ALLELOPATHIE ET CYCLE DE L'AZOTE

D'une manière générale, le cycle de l'azote comprend les sources de gain d' $N_2$  (fixation biologique, apport de matière organique), la minéralisation de l'azote organique (protéolyse, ammonification et nitrification) (cf. annexe 9) ainsi que les pertes dues à l'exportation par les plantes et les animaux, les lessivages, la volatisation et l'érosion.

D'après la définition de MOLISCH donnée en introduction, les phénomènes d'allélopathie ne peuvent affecter uniquement que les phases du cycle de l'azote où des plantes ou des microorganismes entrent en jeu.

Cependant, il est peu probable que l'allélopathie ait un impact important sur la protéolyse et l'ammonification car ces processus sont mis en oeuvre par des groupes de microorganismes très hétérogènes.

Par contre, la nitrification effectuée principalement par *Nitrosomonas* et *Nitrobacter* ainsi que la fixation de l'azote par *Azotobacter* ou *Rhizobium* semblent être inhibées par des phénomènes d'allélopathie dans certains écosystèmes (RICE, 1984).

### 3.1. Inhibition de la fixation de l'azote

Plusieurs chercheurs ont montré une inhibition de la nodulation ou de la fixation de l'azote due à l'allélopathie chez certaines plantes supérieures (RICE, 1984).

La réduction chez 2 variétés de haricot de la nodulation et de la fixation de l'azote par des composés phénoliques a été démontrée.

Ces composés phénoliques présents dans des pailles de riz en décomposition inhibent fortement la croissance de certains *Rhizobium*. Dans certains cas, les effets sont additifs et synergiques.

Ceci pourrait expliquer la forte réduction du rendement du soja à Taiwan après une culture de riz lorsque les chaumes sont laissés au champ.

Inversement, des composés volatiles libérés par des graines en germination de *Pinus* et de certaines plantes cultivées stimulent la croissance de certaines espèces de champignons ou bactérie dont *Rhizobium japonicum* (SCHENCK et STOTSKY, 1975).

### 3.2. Inhibition de la nitrification

LEATHER (1911) observe une faible nitrification sous des prairies permanentes montrant ainsi une inhibition des bactéries nitrifiantes par certaines espèces d'herbes pérennes.

THERON (1951) mit en place une série d'expérimentations et montra que sous couverture permanente herbacée, la concentration en nitrate apparaît très faible et celle d'ammonium très élevée. L'inhibition de la nitrification serait probablement due à l'excrétion de substances bactériostatiques par les racines des plantes (GREENLAND, 1958 ; SMITH et al., 1968 ; BOUGHEY et al., 1964).

L'intérêt porté au problème des nitrates dans les terres cultivées pour éviter les pertes d'azote et la pollution des nappes phréatiques a peut-être trouvé dans l'allélopathie un élément de réponse.

Beaucoup d'exemples d'augmentation des rendements aux Etats-Unis ont été obtenus par addition d'inhibiteurs de la nitrification.

## 4. NATURE CHIMIQUE ET MODES D'ACTION DES COMPOSES ALLELOPATHIQUES

La majeure partie des inhibiteurs chimiques sont des métabolites secondaires car ils n'apparaissent que sporadiquement et ne semblent pas jouer de rôle dans le métabolisme de base de la plante. Bien qu'ils existent par milliers, seul un nombre limité d'entre-eux a été identifié comme toxine et impliqué dans des interactions entre la plante et d'autres organismes (pathogènes, insectes, nématodes ou autres plantes).

D'après ROBINSON (1963), la majorité des composés secondaires sont biosynthétisés à partir de l'acide acétique et de l'acide shikimique (cf. schéma en annexe 10). Plusieurs travaux (THOMPSON, 1985) ont ainsi permis de classer les inhibiteurs chimiques -et plus particulièrement les kolines- en différents groupes :

- les composés aromatiques
- terpènes et stéroïdes
- les acides gras et polyacétylènes

- les lactones insaturées
- les composés aliphatiques.

#### 4.1. Les composés aromatiques

Ces métabolites secondaires forment le plus grand groupe de composés connus pour leur action allélopathique et ont été très largement étudiés.

Ce sont les acides phénoliques, les coumarines, les flavonoïdes, les tannins, les alcaloïdes, les quinones et les composés phénoliques ou cycliques. Ces composés dérivent principalement de l'acide shikimique (cf. annexe 11) et sont stockés dans la vacuole.

##### 4.1.1. Acides phénoliques

Ils dérivent soit de l'acide benzoïque, soit de l'acide cinnamique.

Ces composés sont présents dans les tissus végétaux à des taux suffisants pour inhiber la germination ou la croissance d'autres plantes quand ils sont libérés.

Les effets des différents acides phénoliques sur les processus physiologiques et biochimiques sont donnés en annexe 12, tableau 1.

##### 4.1.2. Coumarines

Les coumarines dérivent de l'acide O-hydroxycinnamique (ROBINSON, 1983). Ce groupe contient les composés naturels végétaux les plus phytotoxiques et sont parmi les plus étudiés. NICOLLIER et THOMPSON (1982) ont montré que la coumarine est un inhibiteur de la germination plus puissant que tous les autres acides aromatiques (cf. figure annexe 12).

La coumarine inhibe la phosphorylation oxydative, la photophosphorylation ; c'est un découpleur du transport d'électrons et elle empêche la formation des microfibrilles pendant la mitose.

C'est la molécule la plus active de la famille ; les autres sont l'ambelliférone, la scopolétine, la scopoline, l'éculétine ... mais leur activité est moindre (VAN SUMERE et al., 1972).

##### 4.1.3. Flavonoïdes

Dans les tissus végétaux, les flavonoïdes sont généralement conjugués à des sucres. La structure de base de l'aglycone contient 15 carbones arrangés en C<sub>6</sub>, C<sub>3</sub>, C<sub>6</sub>. Relativement, peu de ces composés ont été impliqués dans des

phénomènes d'allélopathie, bien que certains d'entre-eux soient toxiques pour les animaux ou les plantes.

Les effets phytotoxiques et physiologiques des flavonoïdes sur les plantes sont donnés en annexe 12, tableau 2.

#### 4.1.4. Tannins

Ce sont des composés polyphénoliques solubles dans l'eau. Il existe des tannins hydrolysables et des tannins condensés qui, bien que peu étudiés, sont susceptibles d'avoir une activité allélopathique.

#### 4.1.5. Alkaloïdes

Selon WALKER et NOWACKI (1978), il n'y a pas de bonne définition d'un alkaloïde car il existe beaucoup d'exceptions. La plupart sont alcalins, contiennent un azote et un hétérocycle ; le précurseur essentiel est la tyrosine. Quelques-unes de leurs propriétés physiologiques et de régulation de la croissance sont présentées en annexe 12, tableau 3.

#### 4.1.6. Quinones

D'après RICE (1984) et PUTNAM (1984), la juglone serait la seule quinone phytotoxique produite par des végétaux supérieurs : elle apparaît comme une des molécules allélochimiques les plus toxiques et inhibe la croissance d'autres végétaux à des concentrations inférieures à 1  $\mu\text{M}$  en agissant sur la respiration mitochondriale.

### 4.2. Terpènes et stéroïdes

Ces composés comprennent des unités d'isoprène assemblées en structures très différentes. Malgré leur nombre élevé, peu de terpénoïdes sont impliqués dans des phénomènes d'allélopathie.

### 4.3. Acides gras et polyacétylènes

Ces deux groupes de composés sont très importants en allélopathie et bien qu'un certain nombre d'acides gras, d'éthers ou d'alcool soit connu pour leur toxicité sur la croissance des plantes, leur rôle en allélopathie n'a pas entièrement été étudié.

#### **4.4. Lactones insaturés**

La principale lactone connue pour ses effets allélopathiques est la patuline (antibiotique) produit par plusieurs *Penicillium* se développant sur le blé et d'autres plantes.

Deux autres kolines inhibent la germination : l'acide parasorbique (du fruit du *Sorbus aucuparia*) et la ranonculine produite par différentes espèces de Ranunculaceae (RICE, 1984).

#### **4.5. Composés aliphatiques**

Divers acides organiques simples et alcools sont des constituants communs du sol et des plantes.

Le méthanol, l'éthanol, le butanol, l'acide crotonique, oxalique, formique, butyrique, lactique, succinique et acétique sont des inhibiteurs de la germination et de la croissance des plantules. Ils présentent une phytotoxicité à haute dose, mais étant rapidement métabolisés dans le sol, ils ne sont pas considérés comme une source majeure d'allélopathie.

Pour résumer, nous présenterons successivement en annexes 13, 14, 15, les principaux sites d'action des koléines et différents agents allélopathiques en fonction de leur provenance.

### **5. FACTEURS AFFECTANT LA QUANTITE DE COMPOSES ALLELOPATHIQUES PRODUITS PAR LA PLANTE**

Certains facteurs ont une influence prépondérante sur la quantité de substances allélopathiques produites par les plantes. Malheureusement, très peu de recherches ont été faites à ce sujet . On sait néanmoins que ces processus sont affectés par les facteurs du milieu, la génétique ou l'âge de la plante et qu'ils sont très difficiles à isoler.

#### **5.1. Effet des radiations**

##### **5.1.1. Qualité de la lumière**

Les radiations ionisantes, accroissent d'une façon marquée, la quantité de divers

inhibiteurs phénoliques chez des plants de tabac, ainsi que la concentration en quercitine et en acide caféique du tournesol soumis à des radiations de 20 000 R (FOMENKO, 1968).

De même, la concentration en acide chlorogénique de certains organes du tabac augmente en supplémentant l'éclairage (LOTT, 1960 ; KOEPPE et al., 1969) ; la teneur en scopolétine varie elle aussi (KOEPPE et al., 1969) (cf. annexe 16, tableau 1).

### 5.1.2. Longueur du jour

Les jours longs accroissent la concentration d'acide phénolique et de terpènes des plantes (TAYLOR, 1965).

Les concentrations en acides chlorogéniques du tabac, *Nicotinia tabacum* et de *N. sylvestris*, augmentent fortement juste avant le passage de l'état végétatif à l'état floral du méristème. Cette augmentation est due à la longueur du jour et a lieu au cours de jours courts pour *Nicotinia tabacum* et au cours de jours longs pour *N. sylvestris* (ZUCKER et al., 1965).

## 5.2. Déficiences minérales

### 5.2.1. Bore

La teneur en scopolétine des feuilles du tabac peut être multipliée par 20 quand il est cultivé pendant plus d'un mois dans une solution carencée en bore (WATANABE et al., 1961). La concentration en acide caféique et chlorogénique augmente très sensiblement chez le tournesol cultivé dans les mêmes conditions (DEAR et ARONOFF, 1965).

### 5.2.2. Calcium - Magnésium

La concentration en scopoline s'accroît et celle en acide chlorogénique décroît dans les feuilles de plants de tabac déficients en calcium ou en magnésium (LOCHE et CHOUTEAU, 1963).

### 5.2.3. Azote

La teneur en acide chlorogénique et en scopoline dans les racines, les feuilles et les tiges de tabac en situation de déficience azotée, augmente (ARMSTRONG et al., 1970). Des résultats similaires concernant l'acide chlorogénique ont été trouvés mais une petite diminution de la concentration en scopoline a été observée lors d'autres travaux sur le tournesol (LEHMAN et RICE, 1972) (cf. annexe 16,



tableau 2). Ces fortes augmentations de la teneur en inhibiteurs dues à des déficiences azotées ont certainement un rôle important en allélopathie du fait de l'importance des surfaces carencées en azote.

#### 5.2.4. Phosphate

La teneur en scopoline s'accroît et celle de l'acide chlorogénique diminue chez les feuilles de tabac en situation de déficience phosphatée (LOCHE et CHOUREAU, 1963). Une importante augmentation de la concentration des isomères de l'acide chlorogénique a été observée chez des plants de tournesol cultivés en déficience phosphatée. De plus, la quantité de composés phénoliques exsudés par les racines augmente avec l'augmentation de la déficience en phosphate (KOEPPPE et al., 1976) (cf. annexe 16, tableau 3).

#### 5.2.5. Potassium

Le tournesol maintenu en milieu pauvre en potasse pendant 5 semaines voit sa concentration d'acide chlorogénique augmenter dans les jeunes feuilles et les tiges. La concentration en scopoline augmente dans les vieilles et jeunes feuilles ainsi que dans les tiges (LEHMAN et RICE, 1972) (cf. annexe 16, tableau 4).

#### 5.2.6. Soufre

La concentration en acide chlorogénique augmente dans les vieilles et jeunes feuilles, les tiges et les racines du tournesol maintenues en milieu pauvre en soufre pendant 5 semaines (LEHMAN et RICE, 1972) (cf. annexe 16, tableau 5).

### 5.3. Stress hydrique

Bien que le stress hydrique soit l'exemple type de stress pour une plante, très peu de travaux ont été effectués à ce sujet.

DEL MORAL (1972) montre qu'après 31 jours de traitement, un stress hydrique entraîne un accroissement de la concentration d'acide chlorogénique et isochlorogénique dans les racines et les feuilles de tournesol (*H. annuus*). Il montre aussi que la combinaison de différents facteurs de stress tels qu'un manque d'eau et une exposition aux UV augmente la concentration en acide chlorogénique et isochlorogénique plus que chacun des facteurs isolément. La plus forte augmentation de concentration est observée en combinant stress hydrique et déficience azotée (cf. annexe 16, tableau 6).

Les effets synergiques de ces facteurs sont très importants car ils vont généralement de pair au champ.

#### **5.4. Température**

Le froid augmente la concentration en acide chlorogénique du tabac dans les feuilles (vieilles ou jeunes) et la tige, mais la diminue dans les racines. Le froid a aussi un effet sur la scopoline (cf. annexe 16, tableau 7) (KOEPE et al., 1970).

#### **5.5. Age des organes des plantes**

L'âge de la plante a un effet sur les teneurs en acide chlorogénique et isochlorogénique. Néanmoins, à un âge donné, celles-ci varient en fonction du type d'organe (KOEPE et al., 1970).

#### **5.6. Facteurs génétiques**

Il est fort probable que l'aspect "génétique" joue un rôle important par rapport à la quantité d'inhibiteurs libérés par une plante donnée et sur la sensibilité de cette plante aux différents stress énumérés précédemment, mais peu de résultats probants ont été découverts.

#### **5.7. Pathogènes et prédateurs**

L'infection des plantes par de nombreux pathogènes entraîne des accroissements marqués de la concentration d'acide phénolique ou d'autres types de composés.

WOODHEAD (1981) montra que diverses variétés de sorgho infectées avec *Sclerospora sorghi* ou *Puccinia purpurea* voient leur concentration en acide phénolique s'accroître sous conditions de champ.

#### **5.8. Conclusion**

Il est clair que nous disposons que de peu d'informations à propos des facteurs affectant la concentration en acide phénolique des plantes. Peu de recherches ont été réalisées sur les facteurs influençant les teneurs en alkaloïdes et terpénoïdes et peu ou pas d'informations à ce sujet ne sont disponibles concernant les autres substances allélopathiques.

La recherche dans cette voie est donc largement ouverte.

## **6. FACTEURS INFLUENÇANT L'EFFICACITE DES AGENTS ALLELOPATHIQUES APRES LEUR LIBERATION**

Différents facteurs, environnementaux ou autres, peuvent influencer ou réguler l'efficacité des agents allélopathiques après leur libération dans le milieu.

Ces facteurs sont l'activité microbienne du sol, l'eau disponible, les éléments minéraux, la teneur en matière organique et la texture du sol, la décomposition des substances allélochimiques, leur durée d'activité et d'accumulation, leur possible action synergique.

### **6.1. Effet du drainage et de l'hydromorphie sur la phytotoxicité**

La réduction du rendement du riz en deuxième cycle à Taïwan est principalement due aux substances phytotoxiques produites par la décomposition des résidus du riz dans le sol dans les zones mal drainées ou hydromorphes. Le rendement du riz en deuxième récolte augmente de 30 % dans des parcelles avec un bon drainage sans hydromorphie persistante ; la phytotoxicité et la quantité de phytotoxine sont beaucoup plus faibles.

### **6.2. Détoxification des phytotoxines du sol par la fumure minérale**

En sols pauvres, l'application de chaux permet d'éliminer les effets phytotoxiques des pailles de riz en décomposition dans le sol (le calcium pourrait se lier avec certaines substances phytotoxiques, les transformant en composés non toxiques). D'autres traitements, en particulier sulfate d'ammonium et engrais, auraient des effets plus limités

### **6.3. Fixation de certaines substances allélopathiques par la matière organique du sol**

Des acides phénoliques (p-hydroxybenzoïque, p-coumarique, vanillique) mélangés pendant quelques heures au sol ne peuvent plus être ensuite extraits en totalité. Ils seraient probablement liés aux acides humiques (WANG et al., 1971).

Les acides tanniques connus pour leurs effets allélopathiques sont retenus dans le sol et une partie des acides fixés sont biologiquement inactifs (RICE, PANCHOLY, 1973).

#### **6.4. Texture du sol et accumulation de substances allélopathiques actives**

Des parties aériennes en décomposition de *Solanum* inhibent la croissance de plantules de tomate et de ses propres plantules dans le sol durant une période de 30 jours ; elles stimulent la croissance ou n'ont pas d'effet dans du sable.

Il semblerait que les composés inhibiteurs s'accumulent dans le sol près des zones racinaires des plantules alors qu'ils sont lessivés dans le sable (AHSHAPANEK, 1962).

Des substrats de texture différente, sable ou terreau, percolés avec un extrait aqueux d'*Eucalyptus canaldulensis* présentent des capacités de rétention très différentes. La croissance racinaire du brome raide (*Bromus rigidis*) apparaît réduite de 22 % sur sable (par rapport au témoin avec eau distillée) et de 58 % dans le terreau (DEL MORAL et MULLER, 1970). La capacité de rétention d'un sol pour les composés phénoliques solubles dans l'eau est importante pour l'apparition de concentrations actives de substances allélopathiques.

#### **6.5. Durée de l'activité allélopathique**

Dès que les phytotoxines sont libérées dans l'environnement, elles commencent à être décomposées soit par les microorganismes, soit par des agents chimiques.

Ainsi, les effets allélopathiques potentiels dépendent d'abord des quantités de substances allélochimiques libérées dans l'environnement et de leur décomposition ou inactivation. Dans de nombreux cas, une accumulation d'un produit allélopathique peut apparaître pendant seulement une courte durée, mais avoir des effets importants si elle se produit à un stade critique de la plante ou du microorganisme sensible. Même une brève période d'inhibition ou de stimulation peut affecter la capacité de compétition d'un organisme sensible dans sa relation avec un organisme non sensible aux composés allélochimiques (RICE, 1984).

La germination du blé est réduite pendant une période de 18 jours par de la paille de blé apportée à la surface des pots (KIMBER, 1973). Des résidus de riz en décomposition dans des cultures de riz restent inhibiteurs de la croissance de la racine de plantules de riz et de laitue pendant 4 mois (CHOU et LIN, 1976).

#### **6.6. Décomposition des substances allélopathiques**

Peu d'informations existent sur la décomposition spontanée des composés allélopathiques, mais la décomposition microbienne a mieux été étudiée.

### 6.6.1. Acides phénoliques

L'acide cinnamique est un composé allélopathique exsudé par les racines de guayule (*Parthenium argentatum*) en décomposition dans le sol. La toxicité du sol disparaît après 2 semaines, alors qu'après stérilisation, ce phénomène subsiste pendant toute la période d'incubation. Sous conditions non stériles, ce sont les microorganismes du sol qui décomposent l'acide cinnamique (BONNER et GALSTON, 1944).

Plusieurs champignons du sol, isolés sous différents types de végétation, sont capables de décomposer p-hydroxybenzaldéhyde, l'acide férulique et la vanilline. Ces microorganismes les utilisent comme seule source de carbone (HENDERSON et FARMER, 1955). De même, l'acide férulique des feuilles de *Celtis laevigata* est décomposé par les microorganismes du sol (TURNER et RICE, 1975).

### 6.6.2. Flavonoïdes

Le champignon *Pullularia fermentans* décompose la rutine en phloroglucinol et autres composés (HATTORI et NOGUEHI, 1959). D'autres genres décomposent la rutine : les bactéries et les champignons, ces derniers étant les plus actifs comme par exemple *Aspergillus flavus*.

### 6.6.3. Les tannins

Les tannins sont lentement transformés par certains champignons comme *Penicillium* et *Aspergillus*. Une bactérie, *Achronobacter* sp., est capable d'utiliser certains tannins comme source carbonée (LEWIS et STARKEY, 1969).

## 6.7. Action synergique de substances allélopathiques

Les acides vanilliques et p-hydroxybenzoïques, deux composés allélopathiques du sol communément identifiés, exercent un effet inhibiteur supérieur en synergie (EINHELLIG et RASMUSSEN, 1978).

Un mélange équimoléculaire d'acide férulique et d'acide p-coumarique réduit plus fortement la germination des graines de sorgho, l'élongation de la partie aérienne et la croissance des plantules que chaque acide seul. L'addition d'un troisième composé, l'acide vanillique, conduit à des effets synergiques supérieurs à la combinaison des 2 précédents (RASMUSSEN et EINHELLIG, 1977).

Des combinaisons de composés allélopathiques exercent souvent des actions additives ou synergiques sur la réduction de la croissance de plantes ou de microorganismes. Ce phénomène est important au champ car des concentrations insignifiantes de substances

allélopathiques isolées deviennent significatives en mélange, compte tenu des capacités synergiques démontrées.

#### **6.8. Augmentation des activités allélopathiques par d'autres facteurs de stress**

Des facteurs de stress affectent probablement la réponse d'une plante à une substance allélopathique spécifique de la même façon que ces facteurs influent sur la production de substances allélochimiques par les plantes donneuses (RICE, 1984). Ainsi, la température exerce un effet combiné avec un traitement à l'acide férulique sur la croissance des plantules de sorgho et de soja, en conditions contrôlées sous serre (EINHELLIG et ECKRICH, 1983).

### **7. TECHNIQUES ET METHODOLOGIE UTILISEES DANS LA RECHERCHE SUR L'ALLELOPATHIE**

La difficulté majeure rencontrée dans ce type d'expérimentation est de réussir à séparer les effets de l'allélopathie des effets de la compétition.

Dans cette partie, nous allons passer en revue les principales techniques usuelles utilisées pour étudier l'allélopathie. Les problèmes liés tant à la méthodologie qu'aux conclusions tirées à partir de certaines techniques sont discutés. Pour cela, il est utile de rappeler brièvement les principaux modes d'émission dans l'environnement des métabolites secondaires produits par la plante :

#### **- Le lessivage**

Des inhibiteurs provenant des feuilles peuvent être lessivés par la pluie ou la rosée et entraînés vers le sol.

#### **- La volatilisation**

Exsudation de composés volatiles (terpènes et éthylène) par les parties vivantes de la plante ; une fois libérés, ceux-ci se fixent sur les colloïdes du sol et peuvent agir sur la germination.

## - La décomposition des débris

Les parties mortes de la plante forment une litière à la surface du sol.

## - L'exsudation racinaire

De nombreux composés chimiques sont excrétés par les racines. Cependant, il n'a pas été démontré que cette exsudation est un phénomène actif se produisant uniquement lorsque les racines sont vivantes et bien aérées ou si c'est un phénomène passif.

### **7.1. Extraits de plantes**

Une des méthodes les plus communément utilisées est l'emploi d'extraits de plantes sur d'autres plantes à tester.

L'extraction peut se faire par macération avec de l'eau froide, de l'eau bouillante, à l'autoclave ou à l'aide de solvants, sur du matériel végétal séché ou vivant, entier ou broyé.

Des tests de germination, de croissance et de développement peuvent ensuite être réalisés en boîtes de pétri, sur du sol, du sable ou sur un milieu gélosé.

L'extraction à l'eau froide permet la diffusion de produits chimiques solubles et reste celle qui se rapproche le plus des conditions naturelles par comparaison avec les autres techniques.

Par contre, l'extraction à l'eau bouillante, à l'autoclave ou à l'aide de solvants, augmente la diffusion des substances chimiques dans la phase aqueuse et permet l'extraction d'un grand nombre de molécules chimiques qui ne seraient pas libérées sous des conditions naturelles, d'où un risque d'exacerbation des phénomènes (PUTNAM et DUKE, 1978).

### **7.2. Lessivage des parties aériennes**

Les mêmes tests cités précédemment peuvent être réalisés à partir d'eau de lessivage obtenue en arrosant des parties aériennes intactes de plantes de façon à recueillir les substances phytotoxiques sécrétées par celles-ci.

Ces méthodes prouvent, s'il y a lieu, l'existence des composés toxiques de façon plus probante que les techniques de macération.

### **7.3. Composés volatils**

Les modèles expérimentaux mis en place pour l'étude des composés volatils ont été très étudiés par MULLER et ses associés (1968).

Ils ont mis en place des tests de germination sous cloche en présence de plantes donneuses susceptibles de libérer dans l'air des molécules à action allélopathique.

Dans ce cas, le seul contact entre donneur et receveur, est l'air. Ces techniques donnent ainsi des résultats très similaires à ceux obtenus au champ.

### **7.4. Résidus en décomposition**

Les techniques utilisées pour recréer en laboratoire les conditions de décomposition de résidus végétaux existent mais sont assez discutables quant à leur représentativité des phénomènes naturels.

Ainsi, l'incorporation de résidus de plantes dans le sol entraîne des changements de texture dans la zone de croissance racinaire et affecte l'établissement d'un bon système racinaire, entraînant des différences de morphologie et du nombre de racines entre les pots avec (Test) et sans (Témoin) résidus en décomposition.

De plus, les résidus provoquent une diminution de la quantité d'éléments minéraux utilisables non compensée par la libération d'éléments nutritifs par la matière organique.

Ceci peut être corrigé par un apport de solution nutritive qui ne doit néanmoins pas être trop riche pour ne pas masquer les effets possibles de l'allélopathie (RICE, 1984).

Il est également difficile dans ce type d'expérimentation de déterminer si les agents allélopathiques proviennent des résidus en décomposition, des microorganismes qui se développent ou d'un effet additif ou synergique des deux. De plus, les résidus peuvent modifier la capacité du sol à retenir l'eau.

### **7.5. Exsudats racinaires**

Des tests à partir d'exsudats racinaires peuvent aussi être réalisés. Il existe pour cela, différentes techniques plus ou moins fiables.

On peut utiliser de l'Agar comme milieu de culture pour observer la production de substances allélopathiques par les racines des plantes.

Les exsudats racinaires peuvent aussi être récupérés sur substrat sableux.



Les plantes "donneuses" sont ensuite enlevées, et les filtrats obtenus par lavage du sable, peuvent être utilisés pour arroser une plante "receveuse".

Cette technique peu pratique a été développée et modernisée pour aboutir au système en marche d'escalier (cf. annexe 17). Ce dispositif permet de séparer les phénomènes d'allélopathie des autres aspects de la compétition.

Les circuits tests sont constitués à la fois de plantes "donneuses" et de plantes "receveuses" alors que les circuits témoins sont constitués uniquement de plantes "receveuses."

Bien que plus fonctionnelle, cette technique présente certains inconvénients, notamment en ce qui concerne l'égalité des quantités d'éléments minéraux apportés entre les circuits test et témoin.

Effectivement, dans le circuit test constitué de l'association culture-adventice, lorsque cette dernière est plus exigeante, la solution percolant des pots contenant les mauvaises herbes est moins riche en éléments minéraux que celle percolant de la culture.

La solution nutritive dans le circuit test est donc généralement moins riche que dans le circuit témoin où il n'y a que la culture. Un apport continu d'une nouvelle solution nutritive est donc nécessaire pour maintenir l'égalité en éléments minéraux des 2 solutions ; le risque est alors d'avoir une solution nutritive trop riche susceptible de masquer les phénomènes d'allélopathie (RICE, 1984).

Les substances allélopathiques (métabolites secondaires principalement) sont des composés hydrophobes ou partiellement hydrophobes. Cette caractéristique permet la séparation des métabolites secondaires hydrophobes des autres substances chimiques émises par la plante.

Pour cela, il suffit d'adapter une colonne contenant une résine adsorbante hydrophobe entre le dernier pot et le réservoir de collecte du système en marche d'escalier (cf. annexe 17). La résine utilisée est de l'Amberlite XAD-4. C'est une résine hydrophobe formée de microbilles de copolymères de styrènes-divinyl benzène.

L'hydrophobicité de la résine vient de la structure aromatique de sa surface.

Les substances allélopathiques peuvent ensuite être récupérées en lavant successivement la colonne à l'eau puis à l'aide de solvants tels que le méthanol et l'acétone.

La nature chimique de ces composés peut ensuite être déterminée par HPLC (High Performance Liquid Chromatography).

## **7.6. Test de germination**

De tels tests sont communément utilisés pour mettre en évidence des phénomènes d'allélopathie.

Néanmoins, peu de méthodes standardisées ont été mises au point en ce qui concerne les techniques d'obtention des extraits de plantes (type de solvant utilisé, concentration des solutions). Les essais de germination sont conduits soit en boîtes de pétri sur ou entre des feuilles de papier filtre, soit en barquettes sur substrat sableux.

La température et la lumière sont contrôlées ; les graines sont considérées comme germées lorsque leur radicule mesure 2 mm. Le volume d'extrait apporté par boîte de pétri doit être adapté pour ne pas créer des conditions d'anaérobiose. Il faut veiller à ne pas dépasser des pressions osmotiques de 150 milliosmoles qui sont dans certains cas inhibitrices de la germination.

Enfin, l'humidification des substrats (particulièrement le papier filtre) doit être faite uniformément sur l'ensemble de la surface pour limiter la séparation chromatographique des composants ; le traitement des graines serait alors modifié selon leur position par rapport au point d'application de la solution.

Malgré ces quelques contraintes, ces tests sont simples à mettre en place, mais nécessitent beaucoup de temps lors de l'appréciation des plantules.

L'interférence entre plantes est un phénomène complexe et la séparation de l'allélopathie de la compétition constitue un réel challenge pour les écologistes et les biologistes.

Aucune des techniques présentées précédemment n'est entièrement convaincante et représentative des phénomènes naturels. C'est pourquoi, **plusieurs techniques doivent être mises en oeuvre simultanément avant de tirer toute conclusion concernant un phénomène d'allélopathie.** Il est donc nécessaire de développer des techniques plus adaptées et plus précises pour les études futures concernant l'allélopathie.

## 8. LE KIKUYU ET L'ALLELOPATHIE

Les seules études répertoriées concernant l'allélopathie chez le kikuyu (*Pennisetum clandestinum*) ont été effectuées par CHOU et son équipe (1987, 1989) à Taïwan dans le cadre de leur recherche sur l'interaction allélopathique sélective de l'interculture pâturage-forêt. (Le kikuyu y est utilisé comme couverture dans les vergers).

Des études ont été conduites pour développer l'élevage dans cette île surpeuplée (par le développement de l'association pâturage forêt) et pour réduire les coûts de la lutte contre les adventices lors des reboisements.

La première étude menée par CHOU est une comparaison de quatre traitements différents limitant le développement des adventices après l'exploitation des forêts de sapins chinois (*Cunninghamia lanceolata*). Ces quatre traitements étaient :

- litière retirée (A)
- litière retirée et kikuyu planté (C)
- litière laissée (B)
- litière laissée et kikuyu planté (D)

Trois mesures au champ sont effectuées sur ces quatre traitements :

- mesure du nombre d'adventices à trois dates différentes : aucun effet significatif des traitements avec kikuyu n'a été observé
- mesure du taux de recouvrement des adventices, du kikuyu et des pousses de sapin chinois. On remarque que **le kikuyu interfère sur le taux de recouvrement relatif des adventices** (cf. figure 1, annexe 18)
- mesure de la biomasse des adventices et du kikuyu : **l'interférence du kikuyu sur la biomasse des adventices est marquée** (cf. figure 2, annexe 18).

Afin de déterminer si l'interférence du kikuyu sur des adventices est due pour une partie à des effets allélopathiques ou bien uniquement à des effets de compétition, des tests en serre sont effectués :

- **des filtrats aqueux à 1 % de kikuyu n'ont pas d'effet sur la taille des plantules de sapin mais diminuent le nombre d'espèces et le poids sec des adventices** (cf. figure 3, annexe 18)
- **des extraits aqueux de feuilles de kikuyu à 0,5, 1,5 et 2,5 % n'ont pas d'effet sur la germination des graines de laitue mais ces mêmes extraits inhibent la croissance de la racine des laitues** (cf. figure 1, annexe 19).

Les mêmes extraits aqueux n'ont aucun effet sur la croissance de la racine du riz et sur l'initiation racinaire des stolons coupés de l'adventice *Bracharia mutica* (cf. figure 2, annexe 19).

**Le kikuyu semble donc avoir un potentiel allélopathique non négligeable sur les adventices et sur la laitue à partir d'une concentration de 2,5 %.** Le degré d'inhibition allélopathique au champ semble donc fortement lié avec la concentration en substances allélochimiques dans le sol, elle-mêmes déterminées par les quantités libérées par les plantes et l'importance des précipitations.

Une analyse des extraits de kikuyu par HPLC (High Performance Liquid Chromatography) montre que **les principales substances allélochimiques du kikuyu sont l'acide m-coumarique, p-coumarique, gallique et vanillique** (cf. table, annexe 19).

En 1989, CHOU et son équipe ont poursuivi cette expérimentation mais en changeant les traitements étudiés sur les zones après déforestation. Ils ont étudié l'action de huit conduites culturales différentes sur les espèces et le nombre de mauvaises herbes : sol nu, kikuyu seul, kikuyu + *Alopus formosana*, kikuyu + *Zelkorea formosana*, kikuyu + le camphrier *Cinnamomum camphora*, *A. formosana* seul, *Z. formosana* seul et *C. camphora* seul.

Les mesures au champ ont montré que les adventices ont poussé de manière luxuriante, six mois après l'implantation des traitements, dans toutes les parcelles plantées sans kikuyu (cf. figure 1, annexe 20).

**Le kikuyu a un effet significatif sur le nombre des adventices mais aussi sur leur croissance** (cf. figure 2, annexe 20). En moyenne, il inhibe la croissance des adventices de moitié.

Le kikuyu n'affecte pas de manière significative la croissance des trois espèces d'arbre avec lesquelles il est associé (cf. figure 1, annexe 21).

Des filtrats de kikuyu stimulent la croissance de *C. camphora* et *A. formosana* alors que des extraits aqueux à 5 % inhibent la croissance de *A. formosana* (cf. figure 2, annexe 22). La différence des effets sur la croissance entre les extraits et les filtrats est due à la différence de quantités et de nature des phytotoxines présentes.

**Des filtrats et extraits aqueux de kikuyu inhibent de 20 à 30 % la croissance d'une adventice dominante *Miscanthus floridulus*** (cf. figure 1, annexe 22).

Une comparaison de la phytotoxicité du kikuyu et des trois espèces d'arbre montre que le degré d'inhibition produit par ces plantes est corrélé à la quantité de substances phytotoxiques, le kikuyu ayant de très faibles quantités de composés phénoliques par rapport aux trois espèces d'arbre.

**Le kikuyu interfère donc sur le nombre et le développement des adventices ; l'allélopathie joue pour une part dans cette interférence, en plus de la compétition. Le potentiel allélopathique du kikuyu est fortement corrélé à la quantité de substances phytotoxiques qu'il libère dans le milieu.**

## CONCLUSION

Aujourd'hui, avec l'apparition des problèmes économiques incitant à la réduction des coûts de production et les problèmes écologiques, l'allélopathie offre peut-être une voie de recherche à privilégier.

Bien qu'observée depuis longtemps, l'allélopathie ne fait l'objet de recherche scientifique que depuis relativement peu de temps et uniquement dans certains pays.

A Taïwan, les recherches effectuées par CHOU et son équipe montrent l'existence d'un **potentiel allélopathique chez le kikuyu.**

Ils ont isolé des substances chimiques présentes dans le kikuyu connues pour leur effet allélopathique inhibiteur de la croissance et le développement de nombreuses plantes.

**S'appuyant sur cette hypothèse, l'objet de cette étude est de savoir si des phénomènes d'allélopathie sont une des causes de l'interférence des couvertures de kikuyu sur la flore adventice et les cultures des Hauts de l'Ouest de La Réunion.**

# **TROISIEME PARTIE**

## **DISPOSITIF D'ETUDE MIS EN PLACE**

### **MATERIELS ET METHODE**

# **TROISIEME PARTIE**

## **DISPOSITIF D'ETUDES MIS EN PLACE**

### **MATERIELS ET METHODE**

<b>INTRODUCTION</b>	<b>62</b>
<b>1. EXPERIMENTATION EN MICRO-PARCELLES</b>	<b>63</b>
1.1. Association kikuyu-haricot Pompadour	63
1.1.1. Protocole expérimental	63
1.1.2. Mesures effectuées	65
1.2. Association kikuyu-géranium rosat	65
1.2.1. Protocole expérimental	65
1.2.2. Mesures effectuées	66
<b>2. EXPERIMENTATION EN SERRE</b>	<b>68</b>
2.1. Test en circuit fermé	68
2.1.1. But du dispositif	68
2.1.2. Matériels et méthode	68
2.1.3. Matériel végétal et mesures effectuées	70
2.2. Test de croissance avec jus de macération de parties aériennes fraîches	72
2.2.1. Matériels et méthode	73
2.2.2. Matériel végétal et mesures effectuées	73

2.3. Test de croissance avec jus de macération de poudre de parties aériennes séchées	76
2.3.1. Matériels et méthode	76
2.3.2. Matériel végétal et mesures effectuées	77
2.4. Test de croissance avec incorporation de parties aériennes séchées	77
2.4.1. Matériels et méthode	78
2.4.2. Matériel végétal et mesures effectuées	78
<b>3. TEST DE GERMINATION</b>	<b>79</b>
3.1. Mode d'obtention des jus	79
3.2. Graines testées et mesures effectuées	80





**Différentes conduites culturales de haricot avec  
couverture de kikuyu en micro-parcelles expérimentales**

## INTRODUCTION

Le but de nos dispositifs est de mettre en évidence l'existence des effets allélopathiques potentiels du kikuyu sur différentes adventices et cultures ainsi que de tester différents dispositifs afin de poursuivre les études sur d'autres plantes de couvertures.

Pour cela, 2 axes de recherche sont menés simultanément :

- des expérimentations au champ afin d'observer le degré d'interférence d'une couverture de kikuyu selon son état (vivante, maîtrisée, morte ou absente) sur différentes cultures
- des expérimentations en serre pour isoler les effets allélopathiques dans l'interférence.

Ces recherches permettent d'observer l'éventuelle relation entre un état de couverture et son degré d'interférence au champ et ses effets allélopathiques en serre.

Le choix des adventices testées a été réalisé à partir d'observations au champ.

Des déterminations et dénombrements d'adventices sont réalisés dans différentes parcelles :

Sol nu	Géranium sol nu
Kikuyu pur	Haricot + Kikuyu
Haricot sol nu	Géranium + Kikuyu

La technique employée est celle utilisée à la station CIRAD des Colimaçons ; c'est une estimation visuelle du taux de recouvrement des adventices et de la proportion de chacune d'entre-elles.

Ces relevés ont permis de déterminer les adventices à tester dans les différentes expérimentations :

- avec couverture de kikuyu ou en sol nu, les adventices les plus fréquentes sont à multiplication végétative : gros trèfle (*Oxalis latifolia*), oumine (*Cyperus rotundus*), herbe duvet (*Paspalum paniculatum*) et herbe ruban (*Phalaris arundinacea*). (leur fréquence est toutefois plus faible avec couverture de kikuyu)
- en sol nu, l'herbe à bouc (*Agérum conyzoides*) et le piquant local (*Bidens pilosa*) sont très fréquentes. (elles sont rares en présence d'une couverture de kikuyu).

Ces adventices ont donc été choisies comme plantes-tests pour étudier si leur raréfaction dans le kikuyu était due à des phénomènes de concurrence ou d'allélopathie.

Les cultures testées ont été choisies parmi les principales cultures des Hauts de l'Ouest :

- géranium rosat
- haricot
- maïs
- tomate

## 1. EXPERIMENTATIONS EN MICRO-PARCELLES

Dans ces expérimentations, nous cherchons à **observer le degré d'interférence de différents états d'une couverture de kikuyu (vivante, maîtrisée, morte ou sol nu) sur des cultures de haricot et de géranium.**

Ces 2 cultures sont implantées dans une parcelle de kikuyu homogène et bien développé.

Afin de maximiser la part des éventuels phénomènes d'allélopathie dans l'interférence, on cherche à minimiser les facteurs de compétition par différents procédés :

- irrigation des parcelles
- alimentation minérale non limitante
- élimination des adventices
- lutte contre les parasites

Le terrain étant légèrement en pente, un dispositif bloc a été mis en place pour contrôler ce facteur. Le sol est un andosol désaturé chromique.

### 1.1. Association kikuyu Whittet-haricot Pompadour

#### 1.1.1. Protocole expérimental

Le dispositif comporte 6 blocs randomisés avec des parcelles de 8 rangs de 2,3 m à 60 cm d'écartement, soit 11 m<sup>2</sup> (cf. schéma du dispositif en annexe 6).

Les 5 itinéraires mis en place sont :

#### - ***Sol nu*** (1)

Le kikuyu a été éliminé par sarclage manuel après avoir été détruit au paraquat à 700g/ha (Rbix).

Des sarclages sont ensuite effectués au cours du cycle de la culture afin de maintenir le sol nu

#### - ***Kikuyu mort*** (2)

Dans cet itinéraire, on cherche à obtenir une couverture morte de kikuyu. Le kikuyu est tué au glyphosate à 2400g/ha (Round-Up).

- ***Kikuyu maîtrisé à dose faible d'herbicide*** (3)

Ce traitement est destiné à stopper le développement du kikuyu grâce à un graminicide qui arrête sa croissance à faible dose. Le kikuyu est en partie séché avant semis par un traitement au paraquat à 350g/ha, (Rbix) puis en cours de cycle il est freiné (jaunissement) par le fluazifop-p-butyl (fusilade) à 125 g/ha répété chaque fois qu'il reverdit.

Cet itinéraire a été mis en place pour savoir si une dose faible était suffisante pour maîtriser la couverture.

- ***Kikuyu maîtrisé à dose forte d'herbicide*** (4)

La conduite culturale est identique à celle décrite pour la dose faible. Seules les doses de traitement changent :

- \* Paraquat 700g/ha
- \* Fluasifop-p-butyl 250 g/ha

- ***Kikuyu maîtrisé sur le rang*** (5)

Le kikuyu est tué au glyphosate sur le rang avant semis puis contrôlé manuellement lors du cycle du haricot. Aucun contrôle du kikuyu entre les rangs n'est effectué.

Les pratiques culturales qui suivent sont identiques pour les 5 itinéraires :

- un insecticide contre le ver blanc avec de l'éthoprophos à 4 000 g/ha est effectué avant une pluie
- semis de haricot (variété Pompadour) réalisé manuellement (le 20 Mars) :
  - \* 8 rangs par parcelle
  - \* 60 cm d'inter-rang
  - \* 10 cm entre chaque trou de semis
  - \* 1 poquet de 2 graines par trou de semis.
- traitement insecticide contre taupins et vers blancs avec du diazinon (Basudine 10 G)
- fumure 2 jours après le semis : 200 kg/ha de 10-20-20
- traitement moluscicide 10 jours après le semis

- 2 irrigations de 35 mm environ au cours du cycle de la culture
- des traitements insecticides sont réalisés régulièrement et plus particulièrement à partir de la floraison avec de l'endosulfan à 350 g/ha (Techn'ufan)
- un fongicide un mois après le semis avec du bénomyl à 300 g /ha (Benlate).

#### 1.1.2. Mesures effectuées

Les rangs en bordure de parcelle ainsi que les pieds à l'extrémité de chaque rang ne sont pas pris en compte dans les mesures effectuées. Celles-ci comportent :

- une évaluation de la densité à la levée et à la récolte
- nombre de pieds, rendement en grains et gousses.

### 1.2. Association kikuyu local-géranium rosat

#### 1.2.1. Protocole expérimental

Le dispositif comporte 6 blocs randomisés avec des parcelles de 4 rangs de 2 m à 80 cm d'écartement, soit 7 m<sup>2</sup> (cf. schéma du dispositif en annexe 7).

Les 5 itinéraires mis en place sont :

#### - ***Sol nu*** (1)

Le kikuyu a été éliminé par sarclage manuel après l'avoir détruit au paraquat à 700g/ha (Rbix).

Des sarclages sont ensuite effectués au cours du cycle de la culture afin de maintenir le sol nu.

#### - ***Kikuyu mort*** (2)

Dans cet itinéraire, on cherche à obtenir une couverture morte de kikuyu.

Le kikuyu est tué au glyphosate à 2400 g/ha (Round-Up).

#### - ***Kikuyu maîtrisé à dose forte d'herbicide*** (3)

Ce traitement est destiné à stopper le développement du kikuyu grâce à un graminicide qui arrête sa croissance à faible dose. Le kikuyu est en partie

séché avant repiquage des boutures par un traitement au paraquat à 700g/ha, puis en cours de cycle il est freiné (jaunissement) par le fluazifop-p-butyl (fusilade) à 250 g/ha répété chaque fois qu'il reverdit.

- ***Kikuyu maîtrisé*** (4)

Dans cet itinéraire, on cherche à stopper le développement du kikuyu tout en le maintenant vert. Le kikuyu est traité à la méfluidide à 100 g/ha (Minarix : ralentisseur de croissance). Un traitement supplémentaire peut avoir lieu au cours du cycle.

- ***Kikuyu maîtrisé sur le rang*** (5)

Le kikuyu est sarclé manuellement sur la ligne de repiquage puis contrôlé manuellement lors du cycle du géranium. Aucun contrôle du kikuyu entre les rangs n'est effectué.

Les pratiques culturales qui suivent sont identiques pour les 5 itinéraires :

- repiquage des boutures

Les boutures racinées sont choisies dans la pépinière de la station. Pour limiter l'hétérogénéité des plants, nous avons sélectionné des boutures d'axe principal et de taille sensiblement identiques. Le repiquage a été réalisé manuellement :

- \* 4 rangs par parcelle
- \* 80 cm d'inter-rang
- \* 25 cm entre chaque pied, soit 8 pieds/rang

- un insecticide contre le ver blanc dans chaque trou de repiquage avec du chlopyrifos-éthyl (Suxon)
- fumure un mois après repiquage : 1000 kg/ha de 10-20-20
- 2 irrigations de 35 mm environ dont une juste après le repiquage.

1.2.2. Mesures effectuées

Les rangs en bordure de parcelle ainsi que les 2 premiers pieds à l'extrémité de chaque rang ne sont pas pris en compte dans les mesures effectuées. Celles-ci comportent :



Test de croissance en circuit fermé

- comptage du nombre de feuilles (total, vertes, feuilles d'axe principal et d'axe secondaire) 15 jours après repiquage ;
- comptage du nombre de feuilles 4 mois après repiquage.



## **2. EXPERIMENTATION EN SERRE**

Des tests avec différentes adventices et cultures sont réalisés en serre de façon à maîtriser au mieux l'ensemble des facteurs du milieu pour supprimer la part de la compétition dans l'interférence.

Pour chaque plante, plusieurs techniques sont employées afin de confirmer les résultats éventuels avant de tirer toutes conclusions quant à de possibles phénomènes allélopathiques.

### **2.1. Test en circuit fermé**

Ce test est une modification du dispositif en marche d'escalier (cf. annexe bibliographie 18) utilisé par LOVETT et JOKINEN (1984) et du système en circuit fermé mis en place par QUASEM et HILL (1989) pour étudier le rôle de l'allélopathie dans l'interférence entre la tomate, le séneçon (*Senecio vulgaris*) et le chénopode blanc (*Chenopodium album* L.).

#### **2.1.1. But du dispositif**

**Déterminer l'effet des filtrats des racines de kikuyu sur la croissance et le développement des plantes testées (adventices ou cultures).**

L'avantage de ce dispositif est qu'il permet d'éliminer pratiquement tous les facteurs de concurrence entre le kikuyu et la plante testée. De plus, le substrat sableux inerte utilisé permet de supprimer les facteurs du milieu susceptibles d'interférer au champ sur la quantité disponible et l'activité des substances libérées (cf. chapitre 6 bibliographie).

Toute différence éventuellement observée entre le test et le témoin a donc une très forte probabilité d'être due à des effets allélopathiques des exsudats racinaires entraînés par le flux de solution circulant dans le dispositif.

#### **2.1.2. Matériels et méthode**

##### **Principe du dispositif**

Le dispositif fonctionne en circuit fermé (cf. annexe 8). Dans chaque gouttière de 4 m, 12 pots de 15 cm de diamètre sont disposés à intervalles réguliers.

Le dispositif test est constitué de 2 gouttières contenant chacune 6 pots de la plante à tester ou receveur et 6 pots de kikuyu ou donneur, disposés en alternance (soit 12 pots de la plante à tester et 12 pots de kikuyu).

Le dispositif témoin est constitué d'une gouttière contenant uniquement 12 pots de la plante à tester. Chaque dispositif (test et témoin) est irrigué par un système de goutte à goutte avec une solution nutritive circulant dans l'ensemble des pots.

La solution nutritive, stockée au-dessus de chaque dispositif, descend par gravité dans l'ensemble des pots, traverse l'ensemble des parties souterraines des plantes entraînant avec elle les substances secrétées par les racines.

La solution lessivant le pot s'écoule dans la gouttière et est récupérée dans un bac situé en contrebas après filtration (élimination de particules de sable ou autres risquant de boucher les goutteurs). A la fin de chaque irrigation, la solution récupérée, est recyclée.

L'ensemble des excréctions racinaires de toutes les plantes d'un dispositif se trouve mélangé dans la solution. Ainsi, au cours des arrosages successifs du dispositif test, chaque receveur reçoit une solution contenant ses exsudats racinaires et ceux du donneur. Par contre, dans le dispositif témoin, chaque receveur ne reçoit que ses exsudats.

Après chaque irrigation, la concentration totale en éléments minéraux de la solution, ainsi que le pH sont contrôlés à l'aide d'un conductimètre et d'un pH-mètre. Après avoir réajusté la solution à son volume initial, le pH est maintenu entre 5 et 6 par addition d'acide nitrique, et la conductimétrie entre 1,7 et 2,2  $\mu\text{S}$  par addition de la solution mère.

On élimine ainsi les phénomènes de compétition pour les éléments minéraux entre donneurs et receveurs du test et les différences d'alimentation entre des receveurs du test et ceux du témoin.

Par conséquent, l'observation d'une différence entre le test et le témoin a de fortes chances d'être le résultat des substances secrétées par les racines du kikuyu et entraînées par le flux circulant.

### **Matériels**

- Utilisation de matériau chimiquement inerte (gouttière PVC, capillaire et matériel d'irrigation, jerrican alimentaire, ...)
- Substrat inerte (sable basaltique de rivière) (cf. analyse de sable, annexe 9)
- Chaque pot reçoit 2 cm de gravier basaltique puis le sable précédemment cité
- Les parties transparentes du dispositif sont recouvertes de bâches plastique noires afin d'empêcher tout développement d'algues

- Protection insecticide de la serre 2 fois par semaine à l'Endosulfan.

### **Nature de la solution nutritive**

La solution nutritive utilisée se rapproche des solutions employées en culture hors sol. Sa formulation est basée sur les recherches de COIC et LESAIN, sur la physiologie des plantes, qui ont donné différents équilibres nutritionnels en fonction des besoins des principales plantes cultivées. Ces données permettent de déterminer une solution nutritive de base satisfaisant les besoins des plantes. La formulation est déterminée à partir de 3 paramètres :

- une concentration choisie en azote
- un équilibre N, P, K
- un rapport K/Ca

Finalement, l'équilibre obtenu est :

$$\begin{array}{lll} \text{N} & = & 11 \text{ meq} & \text{P} & = & 0,65 \text{ meq} & \text{K} & = & 5,92 \text{ meq} \\ \text{Ca} & = & 7,4 \text{ meq} & \text{Mg} & = & 2,46 \text{ meq} & & & \end{array}$$

### **Réplication**

Chaque pot constitue une réplication.

Dans le dispositif test, il y a 12 pots de plantes à tester (receveurs) et 12 pots de kikuyu (donneurs). Le témoin est constitué de 12 pots de la plante à tester.

#### **2.1.3. Matériel végétal et mesures effectuées**

Les plantes testées en association avec le kikuyu sont les suivantes :

- haricot Pompadour
- maïs Suwan 8331
- géranium rosat
- ray grass anglais Madera (RGA)
- gros trèfle (*Oxalis latifolia*)

#### ***Le kikuyu (Pennisetum clandestinum)***

Il a été prélevé dans une parcelle de kikuyu pur et bien développé et repiqué dans les pots. Au cours des expérimentations, le kikuyu est coupé dès qu'il commence à faire de l'ombre à la plante testée qui lui est associée.

### ***Association kikuyu-haricot (Pompadour)***

Une seule plantule par pot est conservée à la levée (semis de 3 graines par pot). L'irrigation a lieu dès le jour du semis puis une fois tous les 2 ou 3 jours de manière à stresser un peu les plantes pour favoriser, à la fois la sécrétion d'éventuels inhibiteurs chez le kikuyu et pour augmenter la sensibilité du haricot à ces toxines.

Le haricot est semé le 26 Mars et récolté le 28 Juin.

#### **Mesures effectuées**

- estimation visuelle du nombre de nodules
- nombre total de gousses
- nombre de grains
- matière sèche (gousses, grains, parties aériennes, racines)

### ***Association kikuyu-maïs (Suwan)***

Deux associations kikuyu-maïs ont été conduites successivement car la première n'a débuté qu'au stade plantule de 5 cm.

Première association : semis le 2 Avril, récolte le 12 Mai

Deuxième association : semis le 20 Mai, récolte le 29 Juin

#### **Mesures effectuées**

- hauteur du maïs au cours du cycle
- matière sèche des racines et parties aériennes

### ***Association kikuyu-géranium rosat***

Les boutures sont issues d'une fraction de rameau de géranium avec "2 bourgeons" (bourgeons axillaires). Le bourgeon supérieur a une feuille visible, le bourgeon inférieur est enlevé. La bouture est repiquée après 4 semaines lorsqu'elle est racinée.

**Remarque :** Le terme "bourgeon" employé ici est impropre car il s'agit en fait d'une ramification sylleptique. Il n'y a pas de phénomène de dormance. Dès que le méristème est formé, il commence à pousser.

L'irrigation débute dès le jour du repiquage puis a lieu tous les 5 jours.

Le géranium est repiqué le 4 Mai et récolté le 30 Juillet.

### Mesures effectuées

- 8 jours après repiquage, comptage du :
  - \* nombre de feuilles total
  - \* nombre de feuilles vertes
  - \* nombre de feuilles d'axe principal
  - \* nombre de feuilles d'axe secondaire
  
- à la récolte :
  - \* les mêmes comptages qu'au repiquage
  - \* la matière sèche totale

### ***Association kikuyu-ray grass anglais (Madera)***

Le ray grass anglais est éclairci à 6 pieds par pot à la levée (10 graines semées). L'irrigation débute dès le semis et a lieu une fois tous les 5 jours. Le ray grass est semé le 12 Juin et récolté le 31 Juillet.

### Mesures effectuées

- matière sèche des racines et parties aériennes.

### ***Association kikuyu-Oxalis***

Des bulbes d'*Oxalis* sont récoltés dans une parcelle de géranium en sol nu. Quatre bulbes sont plantés par pot, ceux-ci étant pesés afin d'avoir un poids total de bulbe par pot pratiquement égal dans chaque répétition. L'irrigation débute le jour du repiquage puis a lieu une fois tous les 3 ou 4 jours.

### Mesures effectuées

- nombre de tiges
- matière sèche parties aériennes, racines et bulbes

## **2.2. Test de croissance avec jus de macération de parties aériennes fraîches**

Cette méthode d'extraction à l'eau froide de parties aériennes entières est communément utilisée (CHOU et YOUNG, 1974 ; LAURENCE et al., 1991) car elle se rapproche le plus des conditions naturelles : elle permet la diffusion de produits chimiques solubles (PUTNAM et DUKE, 1978) (cf. chapitre 7 bibliographie).



**Vue générale sur les tests de croissance avec incorporation  
de poudre ou apport de jus de macération de kikuyu**

Par cette méthode, on cherche à mettre en évidence la présence de substances chimiques libérées par les parties aériennes du kikuyu et susceptibles d'avoir un effet allélopathique sur les plantes testées.

#### 2.2.1. Matériels et méthode

##### - *Obtention du jus de macération*

Les parties aériennes fraîches de kikuyu sont coupées en fragments de 15 cm et sont immergées dans l'eau pendant 24 h à 25 °C (5 ml/g).

Le jus est filtré et conservé à 4 °C.

##### - *Substrat utilisé*

Des pots de 10 cm de diamètre sont remplis avec le même substrat sableux basaltique que celui employé dans le test en circuit fermé, ou avec de la terre prélevée dans une parcelle expérimentale sol nu. L'intérêt de faire quelques tests avec de la terre est de voir, par comparaison avec le substrat sableux inerte, si le milieu naturel contient des facteurs influençant l'efficacité des agents allélopathiques après leur libération (cf. chapitre 6 bibliographie et analyse de terre annexe 10).

##### - *Réplifications*

- \* 12 pots témoins arrosés avec de l'eau + solution nutritive
- \* 12 pots tests arrosés avec jus de macération + solution nutritive.

(La solution nutritive utilisée est la même que celle employée dans le test en circuit fermé).

Tests et témoins sont arrosés en même temps et reçoivent les mêmes quantités de solution nutritive. Celles-ci dépendent du type de plante et de leur stade physiologique.

Chaque pot constitue une répétition (12 répétitions). Les pots sont disposés en blocs randomisés.

#### 2.2.2. Matériel végétal et mesures effectuées

Les plantes testées sont les suivantes :

***Haricot Pompadour*** (substrat : sable)

semis : 9 Avril

récolte : 3 Juillet

mesures effectuées :

- estimation visuelle du nombre de nodules
- nombre de gousses, de grains
- matière sèche des gousses, grains, parties aériennes et racines
- observation des nodules

***Maïs Suwan 8331*** (substrat : sable et terre)

semis : 3 Avril

récolte : 22 Mai

mesures effectuées :

- hauteurs durant le cycle
- matière sèche des racines et des parties aériennes

***Tomate Roma*** (substrat : sable)

semis : 4 Avril

récolte : 1er Juin

mesures effectuées :

- matière sèche racines et parties aériennes

***Géranium rosat*** (substrat : sable)

repiquage : 5 Mai

On repique des boutures apicales de rameaux de géranium de 8 à 10 noeuds (pots de 15 cm). Les boutures sont repiquées lorsqu'elles sont racinées à 8 ou 10 semaines.

récolte : 30 Juillet

mesures effectuées 8 jours après repiquage :

- nombre de feuilles total, nombre de feuilles vertes
- nombre de feuilles d'axe principal, d'axe secondaire



mesures effectuées à la récolte :

- les mêmes comptages qu'au repiquage
- la matière sèche totale

**Gros trèfle : *Oxalis latifolia*** (substrat : sable et terre)

repiquage : 3 Avril (choix des bulbes identique au test en circuit fermé)  
récolte : 12 Juin

mesures effectuées :

- nombre de tiges
- matière sèche des parties aériennes, racines et bulbes

**Ruban : *Phalaris arundinacea*** (substrat : sable)

repiquage : 3 Avril

Le ruban est une adventice à multiplication végétative ; des pousses homogènes de ruban sont récoltées dans une parcelle de géranium en sol nu.

récolte : 4 Juin

mesures effectuées :

- matière sèche racines et parties aériennes.

**Herbe duvet : *Paspalum paniculatum*** (substrat : sable)

repiquage : 5 Mai

L'herbe duvet est une adventice à multiplication végétative ; le choix des pousses est identique à celui du ruban.

récolte : 19 Juin

mesures effectuées :

- matière sèche racines et parties aériennes.

**Oumine : *Cyperus rotundus*** (substrat : sable)

repiquage : 4 Avril

L'oumine est une adventice à multiplication végétative ; le choix des pousses est identique à celui du ruban.

récolte : 25 Juin

mesures effectuées :

- matière sèche racines et parties aériennes

***Piquant local : Bidens pilosa*** (substrat : sable)

semis : 22 Avril

récolte : 10 Juin

mesures effectuées :

- matière sèche parties aériennes

***Herbe à bouc : Agératum conyzoides*** (substrat : sable)

semis : 15 Mai

récolte : 25 Juin

mesures effectuées :

- matière sèche racines et parties aériennes

### **2.3. Test de croissance avec jus de macération de poudre de parties aériennes séchées**

Cette méthode d'extraction à l'eau froide à partir de parties aériennes séchées puis broyées est elle aussi communément utilisée (LEATHER, 1983). Cette méthode, bien qu'un peu moins proche des conditions naturelles de libération de substances par des résidus de plante, a l'avantage d'offrir un meilleur contact entre le matériel végétal et l'eau, donc une meilleure libération d'éventuelles substances chimiques (cf. chapitre 7 bibliographie).

#### **2.3.1. Matériels et méthode**

##### **- *Obtention du jus de macération***

Les parties aériennes fraîches de kikuyu sont coupées en fragments de 15 cm et

séchés à l'étuve pendant 1 semaine à 50 °C. Cette température peu élevée est nécessaire pour ne pas dénaturer les molécules des composés chimiques. Les fragments sont broyés. La poudre obtenue est immergée dans de l'eau pendant 24 h à 25 °C (4 g/100 ml, soit une concentration de 4 %). Le jus est filtré et conservé à 4 °C.

- ***Substrat utilisé***

Sable uniquement

Le type de pot, le nombre de répliques, la fréquence des arrosages sont les mêmes que pour l'expérimentation précédente.

2.3.2. **Matériel végétal et mesures effectuées**

Toutes les plantes ont été semées ou repiquées le 11 Juin. Les récoltes ont lieu le 31 Juillet. Les mesures effectuées sont les mêmes pour chaque espèce que dans l'expérimentation précédente.

Les plantes testées sont :

- géranium rosat
- tomate Roma
- maïs Suwan 8331
- oumine (*Cyperus rotundus*)
- herbe à bouc (*Agératum conyzoides*)
- ray grass anglais Madera

2.4. **Test de croissance avec incorporation de parties aériennes séchées**

Cette méthode se rapproche de techniques précédemment utilisées (LEATHER, 1983).

**La poudre de parties aériennes séchées de kikuyu est déposée à la surface des pots, afin de recréer l'effet d'une couverture de kikuyu mort.**

La quantité de matière sèche apportée par unité de surface de pot est identique à celle présente au champ. Cependant, la structure physique du kikuyu présente une différence dans le pot par rapport au champ. Cette différence de structure (poudre/paille) modifie l'interférence de la couverture dans l'expérimentation par rapport au champ, mais pas la libération d'éventuelles substances allélopathiques.

#### 2.4.1. Matériels et méthode

##### - **Obtention de la poudre**

Au champ, la quantité de matière sèche de kikuyu par unité de surface, est estimée en prélevant une couverture vivante bien développée sur 0,25 m<sup>2</sup> puis en la séchant à l'étuve (2,4 t de matière sèche par ha). Rapportée au pot, la quantité de kikuyu à incorporer, est de 2 g de matière sèche. Le kikuyu est séché à l'étuve pendant une semaine à 50 °C puis broyé et déposé à la surface du substrat de chaque pot test.

##### - **Répliques**

- \* 12 pots tests contenant la poudre, arrosés avec solution nutritive
- \* 12 pots témoins sans poudre, arrosés avec solution nutritive

##### - **Substrats utilisés**

Deux substrats sont utilisés (sable et terre) pour évaluer si la nature du substrat influence l'efficacité des agents allélopathiques.

#### 2.4.2. Matériel végétal et mesures effectuées

Les plantes testées sont les suivantes :

- haricot Pompadour (sable)
- maïs Suwan 8331 (sable et terre)
- tomate Roma (sable)
- géranium rosat (sable, pot de 15 cm)
- gros trèfle : *Oxalis latifolia* (sable et terre)
- ruban : *Phalaris arundinacea* (sable)
- herbe duvet : *Paspalum paniculatum* (sable)
- oumine : *Cyperus rotundus* (sable)
- piquant local : *Bidens pilosa* (sable)
- herbe à bouc : *Agératum conyzoides* (sable)

Les dates et les techniques de semis ou de repiquage de toutes ces plantes ainsi que les mesures effectuées sont identiques à celles du test avec jus de macération de parties aériennes fraîches de kikuyu. Ces deux expérimentations ont été menées simultanément.

### **3. TEST DE GERMINATION**

Toutes les études menées sur l'allélopathie comportent des tests de germination et de croissance.

Les graines et les plantules sont plus sensibles qu'une plante adulte. Les effets allélopathiques seront donc plus marqués sur la germination ou la croissance de la plantule.

Néanmoins, peu de méthodes standardisées ont été mises au point pour évaluer les effets de l'allélopathie sur la germination (cf. chapitre 7.6. bibliographie).

Dans un souci de couvrir les différents modes de libération des substances allélopathiques en fonction de l'état (vivant, mort, en décomposition, ...) de la couverture de kikuyu, des tests de germination sont réalisés avec les jus suivants :

- exsudat racinaire
- jus de macération de parties aériennes fraîches
- jus de macération de poudre de parties aériennes séchées (à 1 %)
- jus de macération de poudre de parties aériennes séchées (à 2 %)
- jus de macération de poudre de parties aériennes séchées (à 4 %)
- jus de kikuyu mort (à 2 %)
- jus de kikuyu en décomposition (à 2 %)
- eau déminéralisée (témoin)

#### **3.1. Mode d'obtention des jus**

##### ***- exsudat racinaire***

Cette solution est obtenue à partir de la circulation d'eau dans un témoin kikuyu du système en circuit fermé (cf. chapitre 2.1.).

##### ***- jus de macération de parties aériennes fraîches***

Ce jus est obtenu par macération pendant 24 h à 25 °C de parties aériennes fraîches de kikuyu (5 ml/g).

##### ***- jus de macération de poudre de parties aériennes séchées***

Les parties aériennes de kikuyu sont séchées à l'étuve une semaine à 50 °C puis broyées. La poudre obtenue est immergée dans l'eau pendant 24 h à 25 °C. (Concentration : 1, 2, 4 %).

- ***jus de kikuyu mort***

Ce jus est obtenu par macération pendant 24 h à 25 °C de parties aériennes de kikuyu tué au Round-up. (Concentration : 2 %).

- ***jus de kikuyu en décomposition***

Ce jus est obtenu par macération pendant 24 h à 25 °C de parties aériennes de kikuyu en décomposition. (Concentration : 2 %).

**3.2. Espèces testées et mesures effectuées**

Espèces testées :

- chou pommé Fabula
- tomate Roma
- ray grass anglais Madera

Nombre de répétitions : 8

Nombre de graines par boîte : 50 (une boîte correspond à une répétition).

Les tests de germination sont menés en boîtes de Pétri sur papier filtre Durieux spécial test de germination.

Pour chaque traitement, la même quantité de jus est apportée de telle sorte que les graines soient dans un milieu favorable à leur germination. La conduite des tests de germination (nature du substrat, durée au test, température) pour chaque graine est issue de "Seed Science and Technology, 1985", afin de respecter les conditions internationales standardisées.

Tous les jours, le nombre de graines germées est observé : une graine est germée lorsque la longueur de la radicule est d'environ 2 mm (règle ISTA, 1979).

En plus du pourcentage de germination, le nombre de plantules anormales est déterminé.

L'étude des plantules se fait selon les règles (ISTA, 1979) en observant l'état du système racinaire, des parties aériennes (hypocotyle, cotylédons, bourgeon terminal) et l'état de la plantule en général.

# **QUATRIEME PARTIE**

## **RESULTATS**

## **INTERPRETATION ET DISCUSSION**

# **QUATRIEME PARTIE**

## **RESULTATS**

### **INTERPRETATION ET DISCUSSION**

<b>1. RESULTATS ET DISCUSSION</b>	<b>83</b>
1.1. Expérimentation en micro-parcelles	83
1.1.1. Haricot	83
1.1.2. Géranium	86
1.2. Expérimentation en serre	86
1.2.1. Test en circuit fermé	86
1.2.2. Test de croissance avec jus de macération de parties aériennes fraîches de kikuyu	88
1.2.3. Test de croissance avec jus de macération de poudre de parties aériennes séchées de kikuyu	90
1.2.4. Test de croissance avec incorporation de parties aériennes séchées de kikuyu	91
1.3. Test de germination	93
<b>2. CONCLUSION DES EXPERIMENTATIONS</b>	<b>97</b>
<b>3. CRITIQUES ET AMELIORATION DU TRAVAIL EFFECTUE</b>	<b>101</b>
<b>CONCLUSION GENERALE</b>	<b>103</b>



### Rappel des différents itinéraires mis en place

- 1 : Sol nu
- 2 : Kikuyu mort (glyphosate)
- 3 : Kikuyu maîtrisé à faible dose d'herbicide (paraquat + fusilade)
- 4 : Kikuyu maîtrisé à forte dose d'herbicide (paraquat + fusilade)
- 5 : Kikuyu maîtrisé sur le rang

**Tableau 1 : Comparaison du nombre de pieds de Haricots levés en fonction de l'itinéraire technique**

Itinéraire	Nombre de pieds levés	Pourcentage de levée	Densité de levée (millier de pieds/ha)
Itinéraire 1 (a)	348,83 A	94,8	316
Itinéraire 2	337,50 A B	91,7	306
Itinéraire 3	336,83 A B	91,5	305
Itinéraire 5	332,33 A B	90,3	301
Itinéraire 4	327,33 B	88,9	296

(a) : Pas d'effet bloc, analyse de variance au seuil  $\alpha = 0,05$

AB : Classement test de NEWMAN et KEULS au seuil  $\alpha = 0,05$

## 1. RESULTATS ET DISCUSSION

Une analyse de variance ainsi qu'un test de comparaison de moyennes (NEWMAN et KEULS ou DUNNETT) ont été effectués sur les données de chaque expérimentation à l'aide du logiciel STATITCF, version 3 (ITCF, 1987).

### 1.1. Expérimentation en micro-parcelles

#### 1.1.1. Haricot (cf. annexe 6)

##### - *Effets des traitements au paraquat sur le kikuyu*

Les différentes doses de paraquat utilisées pour les itinéraires 3 (dose faible) et 4 (dose forte) n'ont pas créé de différence sur l'état de la couverture du kikuyu. Ces deux traitements sont considérés comme identiques.

##### - *Effets des itinéraires sur la levée* (cf tableau 1 ci-contre)

Les observations montrent une meilleure levée en sol nu (1).

Globalement, les données du tableau 1, confirment une meilleure levée du haricot en sol nu (1) (absence de gêne physique par les racines de la couverture), mais la différence n'est significative qu'avec l'itinéraire où le kikuyu est maîtrisé à dose forte de paraquat (4).

Dans l'itinéraire kikuyu maîtrisé sur le rang (5), le traitement au glyphosate à également détruit le kikuyu entre les rangs approchant ainsi cet itinéraire de celui où le kikuyu est tué au glyphosate sur l'ensemble de la parcelle (2).

Dans les deux cas, les graines étaient dans des milieux sensiblement identiques, ce qui explique l'absence de différence de levée.

De façon analogue, l'absence de différence de levée entre les itinéraires (3) et (4) confirme l'hypothèse de similarité de ces deux traitements.

Ces résultats ne permettent pas de dégager de conclusions plus précises quant à l'effet d'une couverture et de son état sur la levée du haricot.

##### - *Effets des itinéraires sur une attaque d'insectes* (cf tableaux 2 et 3 au verso)

Lors du cycle du haricot, les traitements insecticides ont été effectués en retard.

**Tableau 2 : Observation des dégâts causés par une forte attaque d'insectes sur le haricot**

Variables mesurées	Effet itinéraire	Effets blocs
Attaque foliaire	*	*
Attaque tige	-	**
Fleurs infestées	-	*
Gousses normales	-	-
Gousses infestées	-	*
Trace mineuse	-	**
MS par pied	-	*

\* Rejet de l'hypothèse d'égalité des traitements ou des blocs  
Analyse de variance au seuil  $\alpha = 0,05$

\*\* Rejet de l'hypothèse d'égalité des traitements ou des blocs  
Analyse de variance au seuil  $\alpha = 0,01$

**Tableau 3 : Effet itinéraire sur l'attaque foliaire**

(somme des indices pour 20 pieds)

Itinéraire	Moyenne	
3	36	A
5	32,33	A B
4	31,83	A B
2	21	B
1	19,50	B

AB : Classement test de Newman et Keuls au seuil  $\alpha = 0,05$

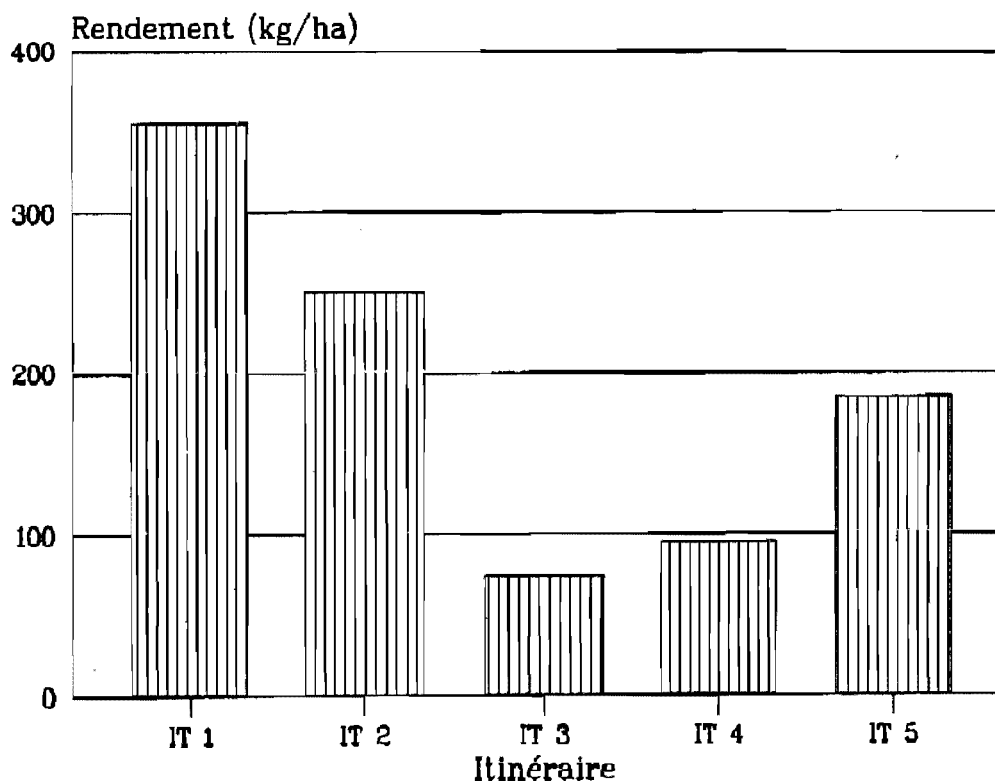
**Tableau 4 :** Composantes du rendement du Haricot en fonction de l'itinéraire technique

Nombre de gousses			Nombre de grains			Rendement en grains (MS totale des grains)		
IT1	264,33	A	IT1	734,83	A	IT1	354,56	A
IT2	218,00	A B	IT2	605,83	A B	IT2	249,42	B
IT5	169,00	B	IT5	457,38	B	IT5	184,34	B C
IT4	96,00	C	IT4	237,67	C	IT4	95,59	C
IT3	76,33	C	IT3	189,67	C	IT3	74,96	C

— Classement test de Dunett au seuil  $\alpha = 0,05$

ABC: Classement test de Newman et Keuls au seuil  $\alpha = 0,05$

Rendement du haricot en fonction de l'itinéraire technique



Graphique 1

Des attaques exceptionnellement fortes des feuilles par la chenille défoliatrice et par la mineuse (*Liriomyza trifolii*) ainsi que des attaques de fleurs et de gousses par la pyrale (*Maruca testulalis*) ont eu lieu.

Les dégâts ont été évalués à partir de l'observation de vingt pieds par parcelle dans le but d'observer d'éventuelles différences entre les traitements qui pourraient avoir des conséquences sur l'interprétation des rendements.

#### Protocole d'observation des dégâts :

Attaque foliaire : indice de 0 à 5 (0=pas d'attaque ; 1=25% ; ... 5=100%)

Attaque tige : détermination du nombre de point d'attaque.

Fleurs infestées : détermination du nombre de fleurs infestées.

Gousses normales : détermination du nombre de gousses intactes.

Gousses infestées : détermination du nombre de gousses infestées.

Trace mineuse : présence (1) ou absence (0).

L'interprétation statistique (tableau 2) montre que seul le degré d'attaque foliaire varie avec les traitements.

Dans le kikuyu maîtrisé à dose faible de paraquat (3), l'attaque foliaire est supérieure par rapport aux itinéraires sol nu (1) et kikuyu tué au glyphosate (2) (tableau 3).

La différence d'attaque foliaire par la chenille défoliatrice entre les itinéraires avec kikuyu vivant (3, 4, et 5) et les 2 autres (sol nu (1) et kikuyu mort (2)) peut être liée à un milieu plus favorable (probablement moins de prédation, sites de nymphose plus nombreux...)

Les dégâts causés sur les feuilles nuisent probablement à la photosynthèse et donc au remplissage des grains mais les conséquences sur les rendements semblent moins graves que pour tous les autres types de dégâts observés (attaques des gousses ou des fleurs, etc...).

D'après l'analyse statistique, l'intensité des autres attaques est similaire sur l'ensemble des traitements.

Cependant, des différences d'attaques bien que non significatives peuvent avoir des conséquences sur le rendement.

Lors d'attaques de fleurs et de gousses par la pyrale des phénomènes de compensation ont lieu : de nouvelles fleurs se forment. Ces compensations provoquent des différences de précocité susceptibles d'induire des différences de rendement (maturité des gousses différentes...)

Néanmoins, cette dernière hypothèse n'a pas pu être totalement vérifiée car seulement deux récoltes sur trois ont été effectuées.

#### - *Effet des itinéraires sur le rendement*

Pour les itinéraires sol nu (1) et kikuyu mort (2) (cf. tableau 4 et graphique 1 au verso), le rendement en grains ainsi que les autres composantes étudiées ne

sont pas significativement différentes d'après le test de DUNNETT au risque  $\alpha = 5 \%$ .

**La couverture morte de kikuyu n'interfère donc pas sur le nombre de gousses et de grains, mais elle aurait peut-être un effet sur le rendement en grains (En effet, au risque  $\alpha = 5 \%$ , le test de NEWMAN et KEULS montre une différence contrairement au test de DUNNETT).**

Qu'elles que soient les composantes étudiées, l'itinéraire avec kikuyu mort (2) est toujours significativement supérieur aux itinéraires avec kikuyu maîtrisé à l'herbicide (3) et (4). (test de NEWMAN et KEULS au seuil  $\alpha = 5 \%$ )

Les itinéraires dose faible (3) et dose forte (4) de paraquat ne sont pas significativement différents au seuil  $\alpha = 0,05$  (test de NEWMAN et KEULS) ; ces résultats sont en accord avec la remarque sur les effets des traitements au paraquat (similitude de ces 2 itinéraires).

La supériorité des rendements de l'itinéraire maîtrisé (5) sur le rang par rapport aux itinéraires dose faible (3) et forte (4) de paraquat s'explique par un mauvais contrôle (par application d'herbicide) du développement du kikuyu sur la ligne de semis.

Le traitement au glyphosate a également détruit le kikuyu entre les rangs rapprochant ainsi cet itinéraire de l'itinéraire où le kikuyu est tué au glyphosate sur l'ensemble de la parcelle.

(Le test de NEWMAN et KEULS au seuil  $\alpha = 5 \%$  ne montre d'ailleurs pas de différence significative entre les itinéraires 2 et 5).

Les itinéraires dose faible (3) et forte (4) de paraquat et l'itinéraire maîtrisé sur le rang (5) donnent, quelles que soient les variables étudiées, des résultats toujours significativement inférieurs à l'itinéraire en sol nu (test de DUNNETT au seuil  $\alpha = 0,05$ ).

**Ceci montrait que la présence d'une couverture de kikuyu vivant, même ralentie par un traitement herbicide, a une interférence sur la culture de haricots et entraîne une diminution du rendement par rapport à l'itinéraire sol nu.**

Au vu de ces résultats, il semblerait que l'interférence du kikuyu sur la culture du haricot est d'autant plus forte que la couverture est vigoureuse. Mais la baisse de rendement observée sur les itinéraires maîtrisés à l'herbicide (paraquat + fusilade) est peut être due aussi à un effet du fusilade (appliqué sur le kikuyu reverdi) sur le haricot (jaunissement après le traitement au fusilade).

Ces phénomènes ont déjà été observés au champ.

De ce fait, les résultats ne permettent plus de conclure que la diminution du rendement du haricot est uniquement due à l'interférence de la couverture de kikuyu.

**Tableau 5 : Test sur Haricot**

MESURES EFFECTUEES	HARICOT	
	TEMOIN	TEST
Nb de grains	25,42	24,75
Nb de gousses	9,42	8,75
MS des grains (g)	17,7	15,57
MS des gousses (g)	4,49	4,32
MS grains + gousses (g)	22,20	19,90
MS racines (g)	3,12	2,98
MS aérienne (g)	15,94	16,52
MS totale (g)	41,25	39,40

\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)

**Tableau 6 : Test sur Géranium**

MESURES EFFECTUEES	GERANIUM	
	TEMOIN	TEST
Nb feuilles axe principal (a)	16,82	15,58
Nb total de feuilles (a)	94,09	85
MS racines (g)	1,97	1,65
MS aérienne (g)	10,68	12,10
MS totale (g)	13,23	14,46

\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)  
(a) Nombre de feuilles formées au cours de l'expérimentation. (Nb de feuilles final - Nb de feuilles initial).

### 1.1.2. Géranium (cf. annexe 7)

L'absence de boutures racinées n'a pas permis de repiquer le géranium avant le 15 Mai. De ce fait, comme les premières mesures de croissance et de développement doivent se faire au minimum 4 mois après repiquage, celles-ci n'ont pas été effectuées. Toutefois, ce protocole expérimental devrait être poursuivi par le CIRAD.

## 1.2. Expérimentation en serre

### 1.2.1. Test en circuit fermé

- *Haricot et géranium* (cf. tableaux 5 et 6 ci-contre)

Les exsudats racinaires du kikuyu ne provoquent aucun effet sur les différentes variables mesurées.

- *Maïs* (cf. tableau 7 ci-dessous, graphiques 2 et 3 au verso)

**Tableau 7 : Test sur Maïs**

MESURES EFFECTUEES	1 <sup>ère</sup> association			2 <sup>ème</sup> association	
	TEMOIN	TEST		TEMOIN	TEST
MS racines (g)	2,26	1,98	MS racines (g)	2,84	2,76
MS aérienne (g)	11,05	8,74 **	MS aérienne (g)	5,39	4,44
MS totale (g)	13,31	10,72 **	MS totale (g)	8,23	7,20
Hauteur le 24/04 (cm)	59,59	53,52 *	Hauteur le 02/06 (cm)	27,42	25,46
Hauteur le 28/04 (cm)	79,79	73,26 *	Hauteur le 09/06 (cm)	54,96	48,42 **
Hauteur le 04/05 (cm)	110,17	99,79 *	Hauteur le 15/06 (cm)	69	60,88 *
Hauteur le 07/05 (cm)	125,29	114,00 *	Hauteur le 18/06 (cm)	80,38	69,18 **
Hauteur le 11/05 (cm)	137,83	126,13 *	Hauteur le 23/06 (cm)	90,58	78 **
Hauteur le 12/05 (cm)	140,08	128 *	Hauteur le 26/06 (cm)	98,22	83,41 **

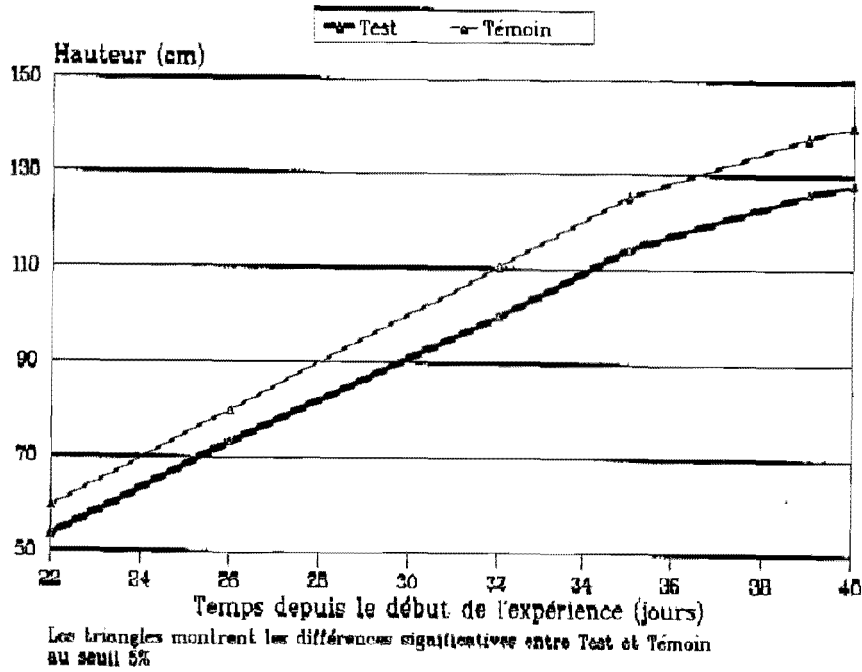
\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)

\*\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,01$  (Test de Newman et Keuls)

Les mesures de hauteurs sont effectuées du bourrelet à l'extrémité de la feuille la plus haute

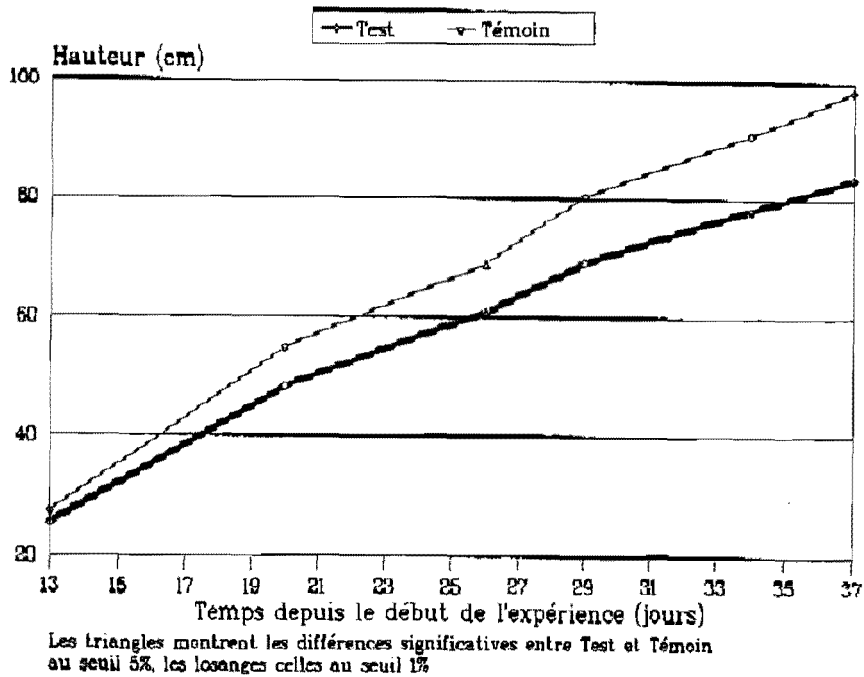


## Expérimentation en circuit fermé Croissance du maïs



**Graphique 2 : Première association kikuyu-maïs**

## Expérimentation en circuit fermé Croissance du maïs



**Graphique 3 : Deuxième association kikuyu-maïs**

Les hauteurs du test sont significativement inférieures pour les deux associations de maïs à toutes les dates de mesures.

Les matières sèches aériennes et totales de la première association maïs-kikuyu sont inférieures au témoin. Cette différence n'est pas apparue dans la deuxième association, certainement à cause de la précocité de la récolte qui n'a pas permis l'accumulation des réserves nécessaires à l'expression de la différence de quantité de matière sèche.

- *Ray grass anglais* (cf. tableau 8 ci-dessous)

Aucune différence significative n'a été observée entre le test et le témoin.

**Tableau 8 : Test sur le RGA et l'*Oxalis latifolia***

MESURES EFFECTUEES	RGA		<i>Oxalis latifolia</i>	
	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST
Nb de tiges	-	-	34,33	28,83
MS racines (g)	1,24	1,26	7,73	7,36
MS aérienne (g)	2,38	2,20	2,4	1,83 *
MS totale (g)	3,62	3,46	10,13	9,19

- \* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)

- *Oxalis latifolia* (cf. tableau 8 ci-dessus)

Les exsudats racinaires de kikuyu diminuent la quantité de matière sèche aérienne.

### Synthèse

De par le principe du système (cf. 3ème partie, 2.1.), les différences mises en évidence sont très probablement dues aux exsudats racinaires.

Une analyse minérale complète de la solution nutritive avant et après irrigation a permis de vérifier l'absence de différence importante d'alimentation minérale entre test et témoin.

**Tableau 9 : Test sur Haricot et Tomate**

MESURES EFFECTUEES	HARICOT		TOMATE	
	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST
Nb de grains	8,25	9,08	-	-
Nb de gousses	3,42	3,75	-	-
MS des grains (g)	4,28	4,76	-	-
MS des gousses (g)	1,66	1,55	-	-
MS grains + gousses (g)	5,94	6,32	-	-
MS racines (g)	0,97	0,85	0,87	0,96
MS aérienne (g)	2,60	1,63 **	3,60	4,11 **
MS totale (g)	9,51	8,79	4,47	5,07 **

\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)

\*\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,01$  (Test de Newman et Keuls)

**Tableau 10 : Test sur G éranium**

MESURES EFFECTUEES	GERANIUM	
	TEMOIN	TEST
Nb total de feuilles (b)	67,67	76,83 **
MS racines (g)	2,61	2,21
MS aérienne (g)	4,68	5,44 **
MS tige (a) (g)	1,31	1,38
MS totale (g)	8,70	9,03

\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)

\*\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,01$  (Test de Newman et Keuls)

(a): Matière sèche de la partie de la tige comprise entre les racines et la première feuille

(b): Nombre total de feuilles formées au cours de l'expérimentation (Nb final - Nb initial)

(Les contrôles de conductimétrie et la complémentation à l'aide de la solution mère après chaque irrigation se sont avérés satisfaisants).(cf troisième partie 2.1.2 Principe du dispositif et deuxième partie 7.5)

Ces résultats sont confortés par des analyses minérales foliaires des plantes testées qui n'ont révélé aucune différence majeure entre test et témoin.

**Il apparaît donc clairement, au moins en ce qui concerne le maïs, que les exsudats racinaires du kikuyu ont un effet dépressif sur la croissance et la quantité de matière sèche de celui-ci.**

**L'existence d'un effet allélopathique des exsudats racinaires du kikuyu sur le maïs est très probable.**

Les exsudats racinaires du kikuyu exerceraient un effet dépressif sur la quantité de matière sèche aérienne de l'*Oxalis latifolia*.

Par contre, ils n'ont pas d'effet sur le géranium, le haricot et le ray grass anglais.

#### 1.2.2. Test de croissance avec jus de macération de parties aériennes fraîches de kikuyu

Peu de différences significatives ont été mises en évidence.

- **Haricot** (cf. tableau 9 ci-contre)

Seule la matière sèche des parties aériennes du test est inférieure à celle du témoin.

Cette différence s'explique par une chute de feuilles plus précoce chez le test (celles-ci n'ont donc pas été récoltées).

- **Tomate** (cf. tableau 9 ci-contre)

Matière sèche aérienne et matière sèche totale sont supérieures chez le test.

- **Géranium** (cf. tableau 10 ci-contre)

Le nombre total de feuilles et la matière sèche aérienne sont supérieurs chez le test.

- **Maïs** (cf. tableau 11, graphiques 4 et 5 au verso)

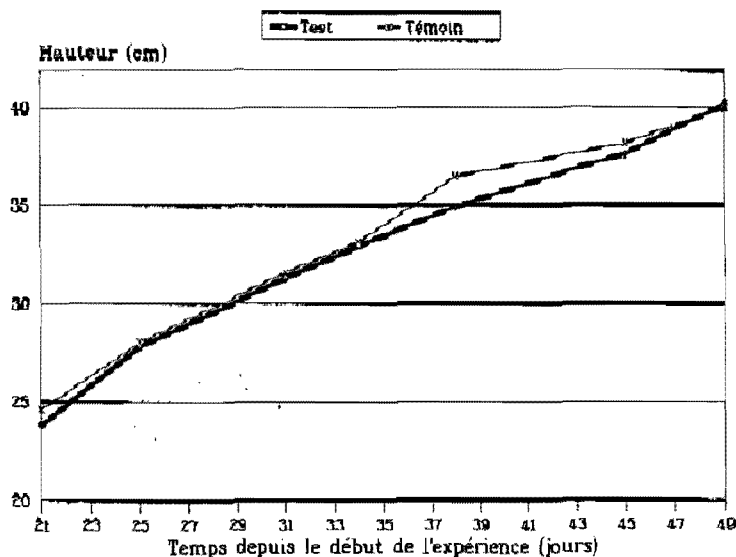
Les expérimentations sur substrat "terre" n'ont pas mis en évidence de différences.

**Tableau 11 : Test sur Maïs**

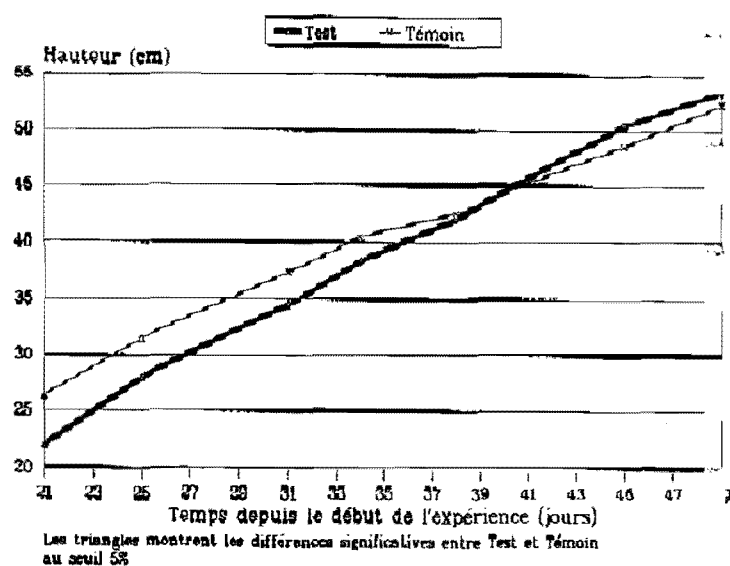
MESURES EFFECTUEES	MAIS TERRE		MAIS SABLE	
	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST
MS racines (g)	0,52	0,58	0,74	1,12 *
MS aérienne (g)	0,61	0,65	1,50	1,61
MS totale (g)	1,13	1,23	2,24	2,72
Hauteur le 24/04 (cm)	24,56	23,78	26,39	21,98 *
Hauteur le 28/04 (cm)	28,08	27,83	31,50	28 *
Hauteur le 04/05 (cm)	31,54	31,29	37,29	34,50
Hauteur le 07/05 (cm)	33,13	32,92	40,42	38,33
Hauteur le 11/05 (cm)	36,42	34,92	42,54	42,04
Hauteur le 18/05 (cm)	38,17	37,63	48,59	50,46
Hauteur le 22/05 (cm)	40,07	40,23	52,30	53,50

\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)  
 Les mesures de hauteurs sont effectuées du bourrelet à l'extrémité de la feuille la plus haute

Expérimentation avec jus de macération de parties fraîches de kikuyu  
 Croissance du maïs  
 Substrat : terre



Expérimentation avec jus de macération de parties fraîches de kikuyu  
 Croissance du maïs  
 Substrat : sable



Par contre, l'expérimentation sur sable montre une matière sèche racinaire supérieure chez le test, ainsi que des hauteurs, aux deux premières dates d'observation, supérieures chez le témoin.

A partir de la 3ème mesure de la hauteur, ces différences ont disparu.

- **Adventices à multiplication végétative** (cf. tableau 12 ci-dessous)

Aucun effet du jus de macération n'a été mis en évidence.

**Tableau 12 : Test sur 4 adventices à multiplication végétative**

MESURES EFFECTUEES	<i>Cyperus rotundus</i>		<i>Phalaris arundinacea</i>		<i>Oxalis latifolia</i> (Sable)		<i>Oxalis latifolia</i> (Terre)		<i>Paspalum paniculatum</i>	
	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST
Nb de tiges	-	-	-	-	5,92	7,25	6,08	5,64	-	-
MS racines (g)	5,18	4,56	1,46	1,24	1,91	1,68	0,44	0,49	-	-
MS aérienne (g)	2,23	2,16	2,07	2,05	0,32	0,31	0,13	0,15	-	-
MS totale (g)	7,41	6,72	3,53	3,29	2,23	1,99	1,42	1,27	1,43	1,39

\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)

- **Adventices à multiplication par semis** (cf. tableau 13 ci-dessous)

Un effet inhibiteur a été montré uniquement sur la matière sèche aérienne de *Bidens pilosa*.

**Tableau 13 : Test sur 2 adventices à multiplication par semis**

MESURES EFFECTUEES	<i>Ageratum conyzoides</i>		<i>Bidens pilosa</i>	
	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST
MS racines (g)	0,30	0,25	-	-
MS aérienne (g)	0,98	1,14	2,87	2,35 **
MS totale (g)	0,24	0,47	-	-

\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)

\*\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,01$  (Test de Newman et Keuls)

## Synthèse

Malgré l'arrosage quotidien, des stress hydriques ont pu être observés sur les plantes (tests et témoins). Néanmoins, les observations ont montré une plus faible dessiccation du substrat dans les pots tests due à la formation d'une pellicule par accumulation de particules apportées par le jus au cours des arrosages successifs.

**Tableau 14 : Test sur Cultures vivrières**

MESURES EFFECTUEES	MAIS		TOMATE	
	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST
Hauteur (cm)	39,53	39,06	-	-
MS racines (g)	0,53	0,58	-	-
MS aérienne (g)	0,71	0,63	-	-
MS totale (g)	1,24	1,21	0,65	0,55

Mesure de la hauteur du maïs le jour de la récolte, du bourrelet à l'extrémité de la feuille la plus haute

\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)

**Tableau 15 : Test sur RGA et deux adventices**

MESURES EFFECTUEES	RGA		<i>Ageratum conyzoides</i>		<i>Cyperus rotundus</i>	
	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST
MS racines (g)	-	-	0,21	0,11 **	-	-
MS aérienne (g)	-	-	0,34	0,40	-	-
MS totale (g)	0,60	0,43 **	0,45	0,51	0,57	0,34 **

\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)

\*\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,01$  (Test de Newman et Keuls)

**Tableau 16 : Test sur Géranium**

MESURES EFFECTUEES	GERANIUM	
	TEMOIN	TEST
Nb feuilles axe principal (b)	7,83	8,42
Nb feuilles axe secondaire (b)	31	35,3 *
Nb total de feuilles (b)	38,92	43,75 **
MS racines (g)	1,35	1,01 **
MS aérienne (g)	2,90	3,31 **
MS tige (a) (g)	1,25	1,23
MS totale (g)	5,5	5,55

\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)

\*\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,01$  (Test de Newman et Keuls)

(a): Matière sèche de la partie de la tige comprise entre les racines et la première feuille

(b): Nombre de feuilles formées au cours de l'expérimentation (Nb final - Nb initial)

L'effet stimulateur du jus (sur géranium et tomate) serait le résultat de cet artefact (déficit hydrique moins important pour le test) et non pas d'un phénomène d'allélopathie.

De même pour le maïs, l'absence de différence à partir de la 3ème date de mesure, serait due à l'apparition progressive de cet artefact.

Par contre, chez *Bidens pilosa*, bien que les mêmes phénomènes de stress hydrique aient été observés, le jus de macération a un effet inhibiteur sur la matière sèche aérienne. Dans ce cas, la probabilité d'être en présence d'un effet allélopathique du kikuyu est élevée.

Ces résultats confirment les observations d'enherbement : *Bidens pilosa* est très fréquent en sol nu mais très rare en présence d'une couverture de kikuyu (cf troisième partie : introduction).

Ces résultats sont également en accord avec les conclusions obtenues par CHOU et al (1987) qui indiquaient une diminution de la fréquence de certaines adventices dont *Bidens pilosa* en présence de kikuyu.

#### 1.2.3. Test de croissance avec jus de macération de poudre de parties aériennes séchées de kikuyu

- *Maïs et tomate* (cf. tableau 14 ci-contre)

Les observations n'ont pas montré d'effet du jus de poudre.

- *Ray Grass Anglais (RGA)* (cf. tableau 15 ci-contre)

La matière sèche totale du RGA est inférieure chez le test.

- *Agératum conyzoïde et Cyperus rotundus* (cf. tableau 15 ci contre)

La matière sèche racinaire de *A. conyzoïde* et la matière sèche totale de *C. rotundus* sont inférieures chez le test.

- *Géranium* (cf. tableau 16 ci-contre)

Le nombre de feuilles sur l'axe secondaire, le nombre total de feuilles ainsi que la quantité de matière sèche aérienne sont augmentés avec le jus de poudre. Par contre, la quantité de matière sèche racinaire est diminuée avec le même jus.



**Tableau 17 : Test sur Haricot et Tomate**

MESURES EFFECTUEES	HARICOT		TOMATE	
	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST
Nb de grains	6,33	7,17	-	-
Nb de gousses	2,25	3,25 **	-	-
MS des grains (g)	4,42	4,24	-	-
MS des gousses (g)	1,39	1,73	-	-
MS grains + gousses (g)	5,81	5,97	-	-
MS racines (g)	1,17	1,03	0,75	0,77
MS aérienne (g)	3,18	2,90	3,31	3,61 **
MS totale (g)	10,16	9,90	4,06	4,38 **

\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)

\*\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,01$  (Test de Newman et Keuls)

**Tableau 18 : Test sur Géranium**

MESURES EFFECTUEES	GERANIUM	
	TEMOIN	TEST
Nb total de feuilles (b)	75	81,33 **
MS racines (g)	2,43	2,79
MS aérienne (g)	5,32	6,10 **
MS tige (a) (g)	1,44	1,62
MS totale (g)	9,18	10,61 **

\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)

\*\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,01$  (Test de Newman et Keuls)

(a): Matière sèche de la partie de la tige comprise entre les racines et la première feuille

(b): Nombre total de feuilles formées au cours de l'expérimentation (Nb final - Nb initial)

## Synthèse

Comme pour l'expérimentation avec jus de macération de parties aériennes fraîches, on observe une dessiccation des substrats inférieure chez les tests due à l'apparition d'une pellicule formée par accumulation de particules du jus.

Cet artefact expliquerait la stimulation de la croissance du géranium sur le test malgré une quantité de racines moins importante.

Malgré le dessèchement moins important du substrat chez le test, des effets inhibiteurs sur la croissance de tout ou partie du RGA, d'*Agératum conyzoïde* et de *Cyperus rotundus* sont observés. Dans cette expérimentation, ces effets seraient dus à une plus forte concentration en substance allélopathique des jus de macération de poudre par rapport au jus de macération de parties aériennes fraîches de kikuyu.

La probabilité d'un effet allélopathique du kikuyu sur ces trois plantes est importante.

### 1.2.4. Test de croissance avec incorporation de parties aériennes séchées de kikuyu

- **Haricot** (cf. tableau 17 ci-contre)

Seul le nombre de gousses du test est supérieur à celui du témoin.

- **Tomate** (cf. tableau 17 ci-contre)

La matière sèche aérienne et la matière sèche totale sont supérieures chez le test.

- **Géranium** (cf. tableau 18 ci-contre)

Le géranium présente un nombre total de feuilles, une quantité de matière sèche aérienne et totale supérieure chez le test.

- **Mais** (cf. tableau 19, graphiques 6 et 7 au verso)

Que ce soit en terre ou sur du sable, les tests n'ont pas montré de différences significatives.

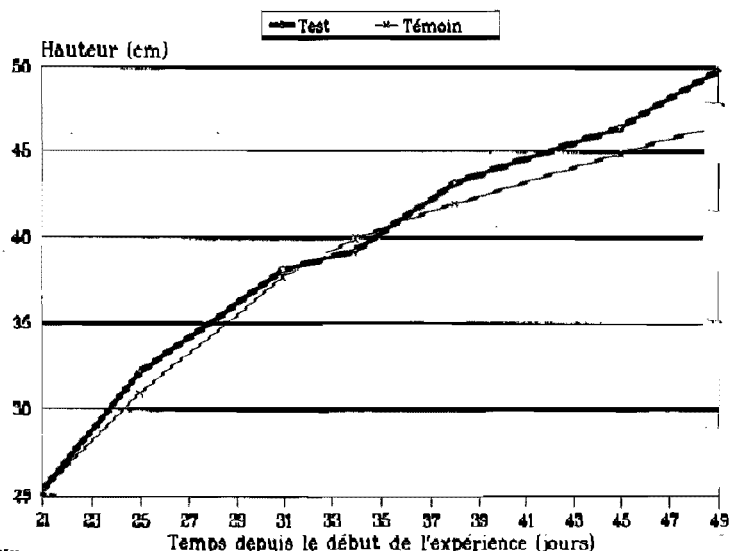
**Tableau 19 : Test sur Maïs**

MESURES EFFECTUEES	MAIS TERRE		MAIS SABLE	
	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST
MS racines (g)	0,61	0,64	1,33	1,55
MS aérienne (g)	0,71	0,87	2,36	2,51
MS totale (g)	1,33	1,51	3,69	4,06
Hauteur le 24/04 (cm)	25,23	25,28	25,77	25,48
Hauteur le 28/04 (cm)	30,96	32,17	34,29	33,30
Hauteur le 04/05 (cm)	37,73	38,17	45,41	46,50
Hauteur le 07/05 (cm)	39,95	39,27	51,41	51,92
Hauteur le 11/05 (cm)	42,00	43,21	55,50	57,92
Hauteur le 18/05 (cm)	44,86	46,35	61,86	63,71
Hauteur le 25/05 (cm)	46,46	49,83	65,45	71,28

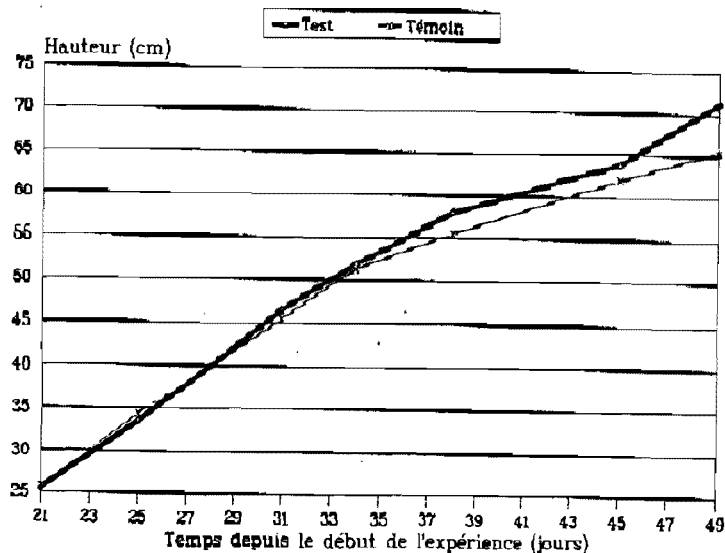
\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)

Les mesures de hauteur sont effectuées du bourrelet à l'extrémité de la feuille la plus haute

Expérimentation avec incorporation de parties aériennes séchées de kikuyu  
Croissance du maïs  
Substrat : terre



Expérimentation avec incorporation de parties aériennes séchées de kikuyu  
Croissance du maïs  
Substrat : sable



Graphique 7

- **Adventices**

Chez *Cyperus rotundus*, aucun effet n'est apparu avec incorporation de la paille (cf. tableau 20 ci-dessous). Pour *Phalaris arundinacea*, la matière sèche aérienne est supérieure chez le test.

**Tableau 20 : Test sur 4 adventices à multiplication végétative**

MESURES EFFECTUEES	<i>Cyperus rotundus</i>		<i>Phalaris arundinacea</i>		<i>Oxalis latifolia</i> (Sable)		<i>Oxalis latifolia</i> (Terre)		<i>Paspalum paniculatum</i>	
	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST
Nb de tiges	-	-	-	-	8,42	16,08 **	5,10	5,67	-	-
MS racines (g)	4,00	3,78	-	-	2,85	3,69 *	0,86	1,31	-	-
MS aérienne (g)	1,77	2,20	3,36	3,62 *	0,43	0,79 **	0,13	0,16	-	-
MS totale (g)	5,77	5,98	-	-	3,28	4,48 *	0,98	1,48	1,24	1,73 *

\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)

\*\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,01$  (Test de Newman et Keuls)

En ce qui concerne *Oxalis latifolia*, le test sur sable est significativement supérieur pour toutes les variables mesurées. Par contre, aucune différence a été mise en évidence avec le substrat terre.

Les expérimentations sur les adventices à multiplication par semis (cf. tableau 21 ci-dessous) ont montré un effet d'accroissement de la quantité de matière sèche aérienne chez *Agératum conyzoides* et *Bidens pilosa* et une augmentation de la quantité de matière sèche totale chez *Paspalum paniculatum* lorsque la paille est présente.

**Tableau 21 : Test sur 2 adventices à multiplication par semis**

MESURES EFFECTUEES	<i>Ageratum conyzoides</i>		<i>Bidens pilosa</i>	
	TEMOIN	TEST	TEMOIN	TEST
MS racines (g)	0,37	0,41	-	-
MS aérienne (g)	1,01	1,33 *	3,65	4,01 *
MS totale (g)	1,38	1,75	-	-

\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,05$  (Test de Newman et Keuls)

\*\* Moyennes significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,01$  (Test de Newman et Keuls)

**Synthèse**

Quelles soient les plantes testées, toutes les différences mises en évidence sont des effets de stimulations dus à l'incorporation des pailles.

**Tableau 22 : Comparaison du taux de germination du Chou pommé fabula en fonction du traitement et à différentes dates**

14/06		15/06		16/06		17/06		18/06	
2 EXU	54,36 A	2 EXU	79,28 A	2 EXU	80,26 A	2 EXU	82,54 A	2 EXU	82,95 A
1 TEM	37,69 B	1 TEM	76,67 A	1 TEM	77,94 A	1 TEM	78,62 A B	1 TEM	80,21 A
4 J1%	30,06 B	4 J1%	71,63 A B	4 J1%	73,58 A B	4 J1%	74,66 B	3 JMA	80,10 A
5 J2%	24,47 B	5 J2%	66,56 B C	5 J2%	69,79 B	3 JMA	74,17 B	4 J1%	79,06 A B
3 JMA	22,98 B	3 JMA	59,97 C	3 JMA	69,53 B	5 J2%	72,69 B	5 J2%	78,46 A B
6 J4%	6,04 C	6 J4%	44,67 D	6 J4%	58,12 C	6 J4%	60,76 C	6 J4%	74,73 B

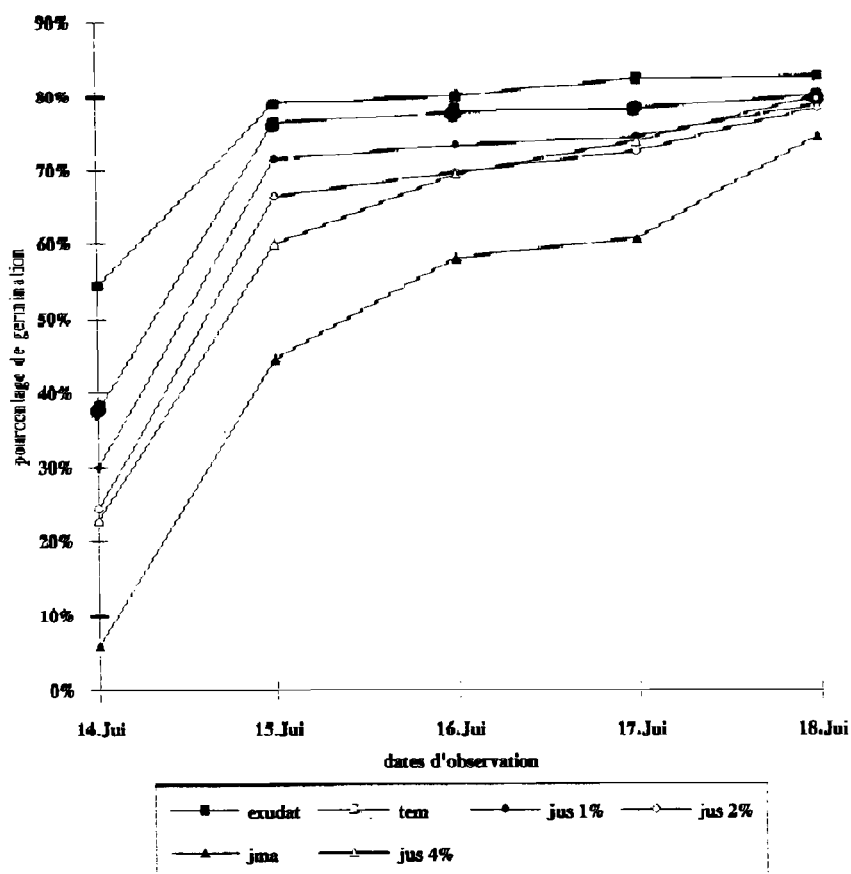
— Classement test de Dunnnett au seuil  $\alpha = 0,05$

ABC Classement test de Newman et Keuls au seuil  $\alpha = 0,05$

Légende :

- TEM = témoin
- EXU = exsudat racinaire
- JMA = jus de macération de parties aériennes fraîches de kikuyu
- J1% = jus de macération de poudre de parties aériennes séchées de kikuyu (concentration = 1%)
- J2% = jus de macération de poudre de parties aériennes séchées de kikuyu (concentration = 2%)
- J4% = jus de macération de poudre de parties aériennes séchées de kikuyu (concentration = 4%)

**GRAPHIQUE 8: GERMINATION DU CHOU POMME FABULA**



Comme pour les expérimentations avec jus de macération, deux hypothèses peuvent être émises :

- la paille libérerait des substances chimiques stimulatrices
- la paille déposée à la surface du substrat crée un mulch limitant fortement le dessèchement de celui-ci par rapport au témoin

Dans cette expérimentation, la limitation du dessèchement due à la paille chez le test est supérieure à celui créé par les jus de macération (cf. 1.2.2. et 1.2.3.). De plus, la libération d'éventuelles substances allélopathiques est bien moins importante qu'avec les jus de macération. En effet, la paille est en contact avec l'eau uniquement pendant l'arrosage alors que pour les jus, la macération dure 24 h (cf. 7.1. bibliographie).

Ces deux remarques confortent la crédibilité de la seconde hypothèse ; l'effet de stimulation du test est le résultat d'un stress hydrique moins important.

### **1.3. Test de germination**

A chaque date d'observation, le pourcentage de graines germées dans chaque répétition de chaque traitement est relevé.

Une analyse de variance et deux tests de comparaison de moyennes sont effectués : test de DUNNETT et test de NEWMAN et KEULS (au seuil  $\alpha = 0,05$ ).

**Remarque :** Afin de pouvoir effectuer l'analyse de variance et les tests de comparaison de moyennes, les pourcentages de germination sont préalablement transformés en  $\text{Arc sin } \sqrt{x} \%$ .

- **Chou pommé *fabula*** (cf. tableau 22 et graphique 8 ci-contre)

Le jus de macération de kikuyu frais et le jus de macération de poudre de kikuyu à partir de la concentration de 2% retardent la germination du chou pommé. A partir de 4%, ils semblent réduire le taux de germination.

Ces résultats sont en accord avec les conclusions de CHOU et al (1989) montrant un effet inhibiteur du jus de macération de poudre de parties aériennes de kikuyu sur le développement de la radicule d'une autre crucifère : *Brassica chinensis*.

L'effet bénéfique des exsudats racinaires de kikuyu sur le pourcentage de graines germées uniquement à la première observation est certainement dû à un artefact.

**Tableau 23 : Comparaison du taux de germination du Ray Grass Anglais madora en fonction du traitement et à différentes dates**

25/06				26/06				27/06			
1	TEM	<u>34,44</u>	A	1	TEM	<u>52,51</u>	A	1	TEM	<u>65,71</u>	A
2	EXU	34,11	A	2	EXU	51,45	A B	2	EXU	<u>65,56</u>	A
4	J1%	31,21	A	4	J1%	51,23	A B	3	JMA	<u>61,03</u>	A
7	JKD	<u>30,26</u>	A	5	J2%	51,21	A B	4	J1%	<u>67,03</u>	A
8	JKM	<u>28,87</u>	A	3	JMA	47,35	A B	5	J2%	<u>62,65</u>	A
3	JMA	28,60	A	7	JKD	<u>45,90</u>	A B	6	J4%	62,00	A
5	J2%	<u>27,34</u>	A	8	JKM	45,23	A B	7	JKD	<u>61,36</u>	A
6	J4%	16,23	B	6	J4%	<u>42,61</u>	B	8	JKM	<u>65,24</u>	A
29/06				30/06				02/07			
1	TEM	<u>68,80</u>	A	1	TEM	<u>70,29</u>	A	1	TEM	<u>70,29</u>	A
2	EXU	67,99	A	2	EXU	69,37	A	2	EXU	69,41	A
3	JMA	66,14	A	3	JMA	67,55	A	3	JMA	<u>67,87</u>	A
4	J1%	70,95	A	4	J1%	71,20	A	4	J1%	71,87	A
5	J2%	<u>67,82</u>	A	5	J2%	<u>67,56</u>	A	5	J2%	68,37	A
6	J4%	66,84	A	6	J4%	67,02	A	6	J4%	68,37	A
7	JKD	70,63	A	7	JKD	71,49	A	7	JKD	71,82	A
8	JKM	<u>71,13</u>	A	8	JKM	<u>71,62</u>	A	8	JKM	<u>72,39</u>	A

— Test de Dunnet au seuil  $\alpha = 0,05$

ABC : Test de Newman et Keuls au seuil  $\alpha = 0,05$

Légende :

- TEM = témoin
- EXU = exsudat racinaire
- JMA = jus de macération de parties aériennes fraîches de kikuyu.
- J1% = jus de macération de poudre de parties aériennes séchées de kikuyu (concentration = 1%)
- J2% = jus de macération de poudre de parties aériennes séchées de kikuyu (concentration = 2%)
- J4% = jus de macération de poudre de parties aériennes séchées de kikuyu (concentration = 4%)
- JKD = jus de macération de kikuyu en décomposition
- JKM = jus de macération de kikuyu mort

- **Ray grass anglais** (cf. tableaux 23 ci-contre et 25 ci-dessous, graphiques 9 et 10 au verso)

Le jus de macération de poudre de kikuyu diminue la vitesse de germination du ray grass anglais aux deux premières dates d'observation à partir du seuil de 2% et augmente très sensiblement le taux de plantules anormales à partir de 4%.

Le jus de kikuyu mort augmente aussi le taux de plantules anormales mais par contre le jus de macération de parties aériennes et les exsudats racinaires n'exercent aucun effet.

**Tableau 25 : Comparaison du nombre de plantules anormales de tomates roma et de Ray Grass Anglais madéra en fonction du traitement**

Tomate roma			RGA madéra		
J4%	0,315	A	J4%	0,22	A
J2%	0,18	B	JKM	0,06	B
J1%	0,175	B	J2%	0,035	B C
JMA	0,15	B C	JMA	0,03	B C
EXU	0,135	B C	J1%	0,025	C
TEM	0,105	C	EXU	0,02	C
JKD	0,105	C	JKD	0,015	C
JKM	0,105	C	TEM	0,015	C

ABCD : Classement comparaison de fréquence au seuil  $\alpha = 0,05$

**Légende :**

- TEM = témoin
- EXU = exsudat racinaire
- JMA = jus de macération de parties aériennes fraîches de kikuyu.
- J1% = jus de macération de poudre de parties aériennes séchées de kikuyu (concentration = 1%)
- J2% = jus de macération de poudre de parties aériennes séchées de kikuyu (concentration = 2%)
- J4% = jus de macération de poudre de parties aériennes séchées de kikuyu (concentration = 4%)
- JKD = jus de macération de kikuyu en décomposition
- JKM = jus de macération de kikuyu mort



- **Tomate** (cf. tableaux 24 ci-dessous et 25 page 94, graphiques 11 et 12 au verso)

Les différences entre les traitements n'apparaissent que 5 jours après le semis.

Le jus de macération de poudre de parties aériennes retarde la germination à partir de 4% et provoque de fortes anomalies chez les plantules dès 1%.

Les exsudats racinaires et le jus de macération de parties aériennes fraîches retardent la germination, mais leurs effets semblent moins nets sur les plantules. Le jus de kikuyu en décomposition retarde seulement la germination, tandis que celui du végétal tué au glyphosate n'a aucun effet.

**Tableau 24 :** Comparaison du taux de germination de la tomate roma en fonction du traitement et à différentes dates

17/06		18/06		19/06		20/06	
1 TEM	4,12 A	1 TEM	7,23 A	1 TEM	8,48 A	4 J1%	36,02 A
2 EXU	3,17 A	2 EXU	5,36 A	2 EXU	7,40 A	1 TEM	30,75 B
3 JMA	3,17 A	3 JMA	6,69 A	3 JMA	8,00 A	8 JKM	29,79 B
4 J1%	4,91 A	4 J1%	6,81 A	4 J1%	8,41 A	7 JKD	28,85 B
5 J2%	0,72 A	5 J2%	5,62 A	5 J2%	7,36 A	5 J2%	27,83 B
6 J4%	2,98 A	6 J4%	6,03 A	6 J4%	6,68 A	6 J4%	13,06 C
7 JKD	0,72 A	7 JKD	3,47 A	7 JKD	5,01 A	3 JMA	11,52 C
8 JKM	3,89 A	8 JKM	5,74 A	8 JKM	9,37 A	2 EXU	8,73 C
22/06		23/06		24/06		25/06	
4 J1%	57,36 A	1 TEM	68,31 A	1 TEM	70,63 A	1 TEM	74,17 A
1 TEM	52,82 A B	4 J1%	67,28 A	4 J1%	68,53 A B	4 J1%	71,93 A B
5 J2%	50,21 B	5 J2%	64,59 A B	2 EXU	67,99 A B	5 J2%	71,65 A B
8 JKM	48,76 B	8 JKM	63,55 A B	5 J2%	67,49 A B	2 EXU	70,32 A B C
7 JKD	47,16 B	7 JKD	61,43 B	8 JKM	67,23 A B	8 JKM	69,77 A B C
2 EXU	46,11 B C	2 EXU	59,51 B	7 JKD	65,38 A B	7 JKD	68,67 B C
3 JMA	41,24 C	3 JMA	52,40 C	3 JMA	63,99 B	3 JMA	66,41 C
6 J4%	28,47 D	6 J4%	49,59 C	6 J4%	57,04 C	6 J4%	62,10 D
26/06		27/06		29/06		30/06	
1 TEM	76,24 A	1 TEM	77,36 A	1 TEM	77,73 A	1 TEM	78,08 A
5 J2%	73,26 A	3 J2%	73,20 A	5 J2%	74,54 A	5 J2%	77,37 A
4 J1%	73,03 A	4 J1%	74,74 A	3 JMA	75,35 A	3 JMA	76,78 A
2 EXU	72,58 A	8 JKM	73,95 A	2 EXU	75,24 A	2 EXU	76,62 A
8 JKM	72,17 A	2 EXU	73,87 A	4 J1%	75,20 A	4 J1%	75,46 A
3 JMA	71,57 A	7 JKD	73,68 A	7 JKD	75,01 A	7 JKD	75,38 A
7 JKD	70,98 A	3 JMA	73,05 A	8 JKM	74,51 A	8 JKM	74,62 A
6 J4%	64,37 B	6 J4%	67,36 B	6 J4%	69,13 B	6 J4%	68,23 B

Test de Dunnet au seuil  $\alpha = 0,05$

ABC : Test de Newman et Keuls au seuil  $\alpha = 0,05$

**Légende :**

- TEM = témoin

- EXU = exsudat racinaire

- JMA = jus de macération de parties aériennes fraîches de kikuyu.

- J1% = jus de macération de poudre de parties aériennes séchées de kikuyu (concentration = 1%)

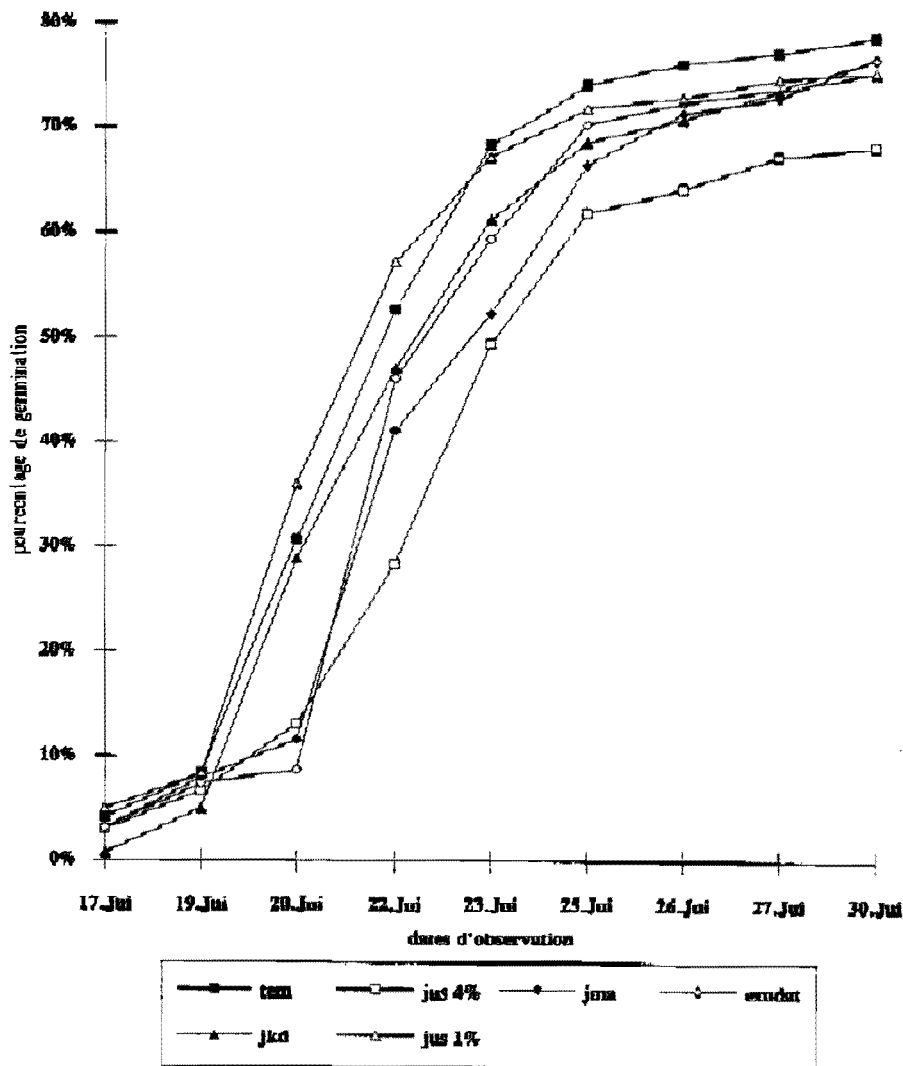
- J2% = jus de macération de poudre de parties aériennes séchées de kikuyu (concentration = 2%)

- J4% = jus de macération de poudre de parties aériennes séchées de kikuyu (concentration = 4%)

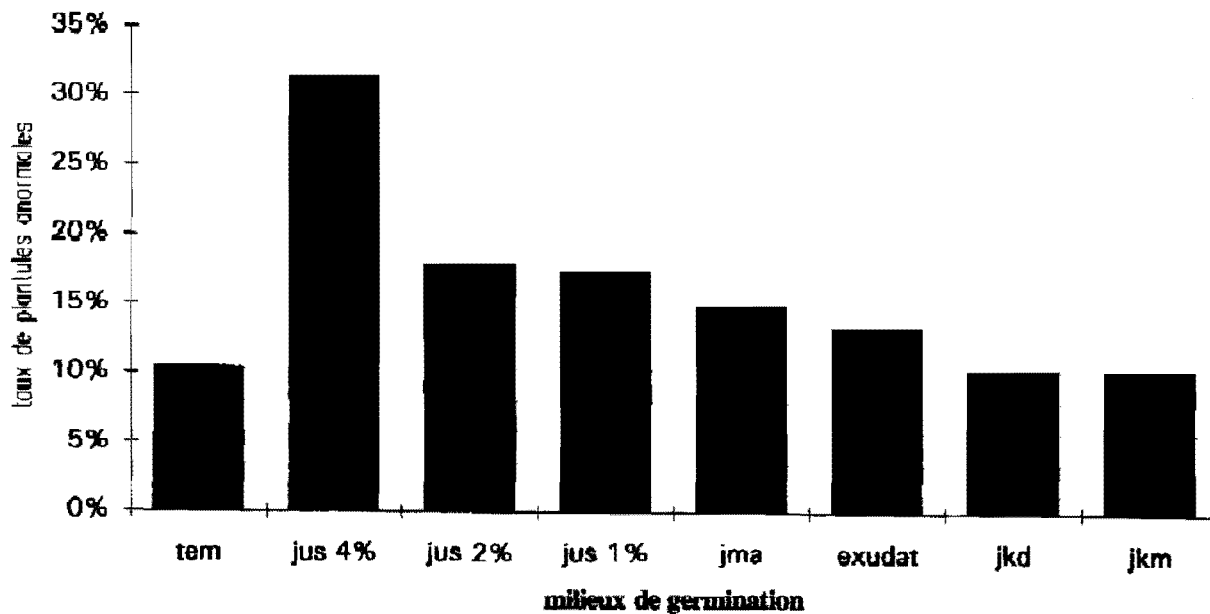
- JKD = jus de macération de kikuyu en décomposition

- JKM = jus de macération de kikuyu mort

GRAPHIQUE 11: GERMINATION DE LA TOMATE ROMA



GRAPHIQUE 12: TAUX DE PLANTULES ANORMALES CHEZ LA TOMATE



## **Synthèse**

**Les jus de poudre de kikuyu séché diminuent le pourcentage de germination du chou pommé, de la tomate et du ray grass anglais et provoquent l'apparition de plantules anormales d'autant plus fortement que leur concentration est élevée.**

Le jus de macération de parties aériennes fraîches de kikuyu a un effet néfaste discontinu sur le nombre de graines germées de chou et de tomate.

Les autres traitements ne présentent des effets négatifs que sporadiquement.

## 2. CONCLUSION DES EXPERIMENTATIONS

### ***PAPILIONACEES : Association kikuyu-haricot***

Les expérimentations au champ sur l'association kikuyu-haricot ont montré qu'une couverture vivante de kikuyu ou maîtrisée à l'herbicide (paraquat+fusilade) réduit le rendement du haricot.

Mais dans le cas de la maîtrise du kikuyu à l'herbicide (paraquat+fusilade), la baisse du rendement du haricot est probablement due à un effet du fusilade.

Par contre, une couverture de kikuyu mort ne provoque pas d'effet particulier sur le rendement du haricot.

**Les diverses expérimentations en serre n'ont pas montré d'effet allélopathique du kikuyu sur le haricot.**

**Au champ, l'interférence du kikuyu sur le haricot est donc uniquement de la concurrence (hormis les problèmes de phytotoxicité du fusilade).**

La couverture morte de kikuyu est à privilégier pour la culture du haricot car elle permet de lutter contre l'érosion des sols, de limiter le développement des adventices en inhibant la germination de certaines d'entre-elles, sans interférer sur le rendement de la culture.

La conduite culturale à suivre serait de tuer la couverture, semer les cultures dans celle-ci pendant environ deux ans le temps qu'elle disparaisse, puis lors d'un dernier cycle de culture, repiquer le kikuyu afin de régénérer la couverture.

Mais cette conduite pose des problèmes de temps de travaux et nécessite de toujours réimplanter la couverture.

En effet, la décomposition de la couverture et sa disparition au cours du temps ne permettent pas aux cultures suivantes de bénéficier de ses effets.

Une autre technique serait de semer une culture vivrière tous les ans dans une couverture de kikuyu exploitée comme fourrage une partie de l'année

Ce type de conduite avec couverture vivante présente toujours des risques d'interférence avec la culture.

### ***GERANIACEES : Association kikuyu-géranium***

Les expérimentations en serre sur le géranium n'ont jamais mis en évidence d'effets allélopathiques inhibiteurs du kikuyu (macération de poudre, de feuilles fraîches, exsudats, ...).

Les seuls effets visibles semblent être des stimulations dues à la formation de mulch résultant des apports de jus de macération ou d'incorporation de paille.

Ces observations tendraient à montrer que la diminution du rendement en matière verte du géranium, souvent fréquente au champ en association avec le kikuyu, est le résultat d'effets de concurrence uniquement.

#### ***SOLANACEES : Association kikuyu-tomate***

Comme pour le géranium, les différentes observations en serre sur la tomate n'ont jamais mis en évidence d'effets allélopathiques inhibiteurs du kikuyu.

Là aussi, des effets mulch stimulateurs résultant des jus de macération et de la paille incorporée sont apparus.

**Au champ, l'interférence du kikuyu sur des plants de tomate est donc uniquement de la compétition.**

Le jus de macération de poudre de parties aériennes retarde la germination à partir de 4% et provoque de fortes anomalies chez les plantules dès 1%.

Par conséquent, dans une couverture de kikuyu, le semis direct de la tomate est à proscrire. Il vaut mieux repiquer les plants.

Cette conclusion peut s'étendre aux crucifères (chou pommé), aux composées (laitues), sous réserve que les tests de croissance ne manifestent pas d'inhibitions marquées.

#### ***GRAMINEES :***

##### ***Association kikuyu-maïs***

Les expérimentations en serre sur le maïs montrent des effets allélopathiques inhibiteurs des jus de macérations et des exsudats racinaires de kikuyu.

Les effets importants de réduction de croissance du maïs au champ sur couverture de kikuyu sont dus à la fois à la concurrence et à l'allélopathie.

Le kikuyu n'est donc pas une couverture appropriée pour la culture du maïs.

Les cultures de graminées devraient être implantées dans des couvertures de légumineuses (L. SEGUY, 1992, communication personnelle).

En effet, au champ, le rendement du maïs associé au lotier est supérieur à celui obtenu en sol nu.

##### ***Association kikuyu-ray grass anglais***

Les résultats du test de germination montrant une diminution du taux de germination du RGA ainsi que l'apparition de plantules anormales semblent recouper certaines observations au champ concernant les difficultés de levée du RGA après semis dans une couverture morte de kikuyu (cf. test de germination).

Par contre, lorsque le kikuyu est vivant, le RGA se développe. Ainsi, au semis, seul le kikuyu mort tue le RGA. Il serait donc intéressant d'intercaler une autre plante avant de semer le RGA derrière une couverture de kikuyu.

Ces résultats confirment d'autres conclusions sur Lolium, comme l'étude de CHOU et al (1989), montrant un effet inhibiteur du jus de macération de poudre de kikuyu sur la racine.

### ***kikuyu-adventices à multiplication végétative***

Les expérimentations n'ont montré aucun effet allélopathique du kikuyu sur Paspalum paniculatum (graminée), Phalaris arundinacea (graminée), et sur Oxalis latifolia (oxalidacée).

Il apparaît donc indispensable d'éliminer ces adventices pérennes avec des herbicides totaux (glyphosate) avant d'implanter la couverture de kikuyu car les phénomènes de concurrence du kikuyu au champ sont insuffisants pour limiter fortement leur développement.

**Cas de Cyperus rotundus:** un effet allélopathique inhibiteur du kikuyu a été observé sur Cyperus rotundus bien qu'au champ cette adventice soit très fréquente dans une couverture de kikuyu. Ce résultat est d'autant plus intéressant que Cyperus rotundus est une des adventices les plus répandues sous les tropiques.

**Néanmoins la diminution, dans une couverture de kikuyu de ces adventices les plus répandues, est tout de même le résultat des effets de la compétition.**

### ***Kikuyu-adventices à multiplication par semis***

Les observations au champ montrent toujours une diminution de la population d'adventices dans une couverture de kikuyu et particulièrement des adventices à multiplication par semis.

Des deux adventices à multiplication par semis testées (Agératum conyzoides et Bidens pilosa), seul un effet allélopathique du kikuyu sur Bidens pilosa est mis en évidence.

La diminution de la population des adventices à multiplication par semis dans une couverture de kikuyu semble donc être essentiellement due aux effets de la compétition : inhibition de la germination des graines photosensibles par l'ombrage du kikuyu.

### ***Remarques générales***

L'intérêt des expérimentations sur substrat terre est de voir, par comparaison avec les résultats obtenus sur substrat sableux, si le milieu naturel contient des facteurs influençant l'efficacité des agents allélopathiques après leur libération.

Ces facteurs peuvent être des microorganismes transformant ou créant de nouvelles molécules allélopathiques, les colloïdes du sol et leur pouvoir d'immobilisation ou encore l'effet de substances déjà présentes dans le sol et modifiant l'action des jus.

**Pour les plantes simultanément testées sur sable et terre, aucun effet n'ayant été observé sur l'un ou l'autre de ces substrats, il est impossible de conclure quant à un éventuel effet tampon du sol.**

**La concentration en substances allélopathiques libérées par le kikuyu, semblerait être un facteur déterminant l'expression des phénomènes allélopathiques (cf. test de germination avec jus à 4 % et test de croissance avec jus de macération de poudre de kikuyu)**

Ces résultats recourent les observations de CHOU et son équipe (1987,1989) (cf 2ème partie : kikuyu et allélopathie).

### **3. CRITIQUES ET AMELIORATION DU TRAVAIL EFFECTUE**

#### **- Expérimentation en circuit fermé**

Ce dispositif est celui qui permet de dissocier au mieux les facteurs de concurrence des effets allélopathiques.

Ce test est à privilégier dans toutes études concernant l'allélopathie car il recrée le phénomène naturel d'exsudation racinaire sans artefact (excepté les effets causés par la quantité et la durée des arrosages).

La dissociation concurrence-allélopathie peut être largement améliorée en apportant une même quantité de solution nutritive à intervalles réguliers dans chaque pot des circuits test et témoin plutôt que d'incorporer cette solution dans l'eau d'irrigation (cf. 7.5. bibliographie).

Il aurait été intéressant de mesurer l'influence de la plante testée sur le kikuyu notamment pour le géranium. Celui-ci provoquerait une production dix fois plus faible du kikuyu lui étant associé par rapport à un kikuyu pur.

Il serait intéressant d'utiliser ce système en associant à la plante testée des pots contenant du kikuyu tué au glyphosate, ou contenant des résidus de kikuyu en décomposition.

Ces tests recréant les effets d'une couverture morte en décomposition se rapprocheraient plus de la réalité que les tests avec dépôt de parties aériennes séchées de kikuyu en surface du pot.

Les expérimentations sur couvertures mortes sont à développer du fait de l'importance des avantages apportés par une conduite culturale avec une telle couverture de kikuyu

#### **- Test avec incorporation de parties aériennes séchées de kikuyu**

Cette expérimentation aurait dû être conduite dans des pots de taille plus importante pour permettre un meilleur développement du système racinaire des plantes testées.

Les résidus séchés devraient être incorporés dans l'ensemble du substrat plutôt que d'être déposés à la surface de celui-ci de façon à permettre une meilleure macération des pailles.

De plus, pour une meilleure libération d'éventuelles substances allélopathiques, l'incorporation des résidus et l'arrosage des pots devraient avoir lieu plusieurs semaines avant semis ou repiquage des plantes à tester.

Pour éliminer les différences de texture entre test et témoin résultant de la présence de paille dans le test, de la cellulose inerte pourrait être incorporée dans le témoin de façon à obtenir le même rapport C/N (cf. 7.4. bibliographie).

Les résultats de ce test montrent une stimulation ou une absence d'effet du kikuyu sur les plantes testées quand les autres tests permettent de conclure à des effets allélopathiques sur ces mêmes plantes.



Ainsi, ce test serait peut être à éliminer afin de privilégier ceux avec jus de macération de parties aériennes fraîches ou sèches.

- **Test avec jus de macération de kikuyu**

Le jus de macération de parties aériennes fraîches présente l'intérêt de simuler le mieux les conditions naturelles de lessivage des parties aériennes. Cependant, ce test offre un moindre contact entre le matériel végétal et l'eau et donc une moins bonne libération d'éventuelles substances allélopathiques contrairement au test avec jus de macération de poudre de parties aériennes séchées (cf troisième partie : 2.3)

- **Test de germination**

Le contrôle de la pression osmotique des différents jus utilisés aurait permis de s'assurer que les ralentissements de la vitesse de germination ne sont pas dus à des phénomènes de concentration. (La germination peut être supprimée avec une pression osmotique de 150 milliosmoles).

Un plus grand nombre d'espèces aurait dû être testé, notamment celles étudiées dans les autres expérimentations.

Il aurait été particulièrement intéressant d'effectuer ces tests de germination sur les adventices à multiplication par semis (*Agératum conyzoides* et *Bidens pilosa*) afin de savoir si l'inhibition de leur germination au champ est uniquement due aux effets d'ombrage du kikuyu ou également à des effets allélopathiques.

## **CONCLUSION GENERALE**

D'après cette étude, le kikuyu aurait des effets allélopathiques inhibiteurs de la croissance et du développement du maïs, de *Cyperus rotundus*, de *Bidens pilosa* et augmenterait le nombre de plantules anormales de tomates et de RGA.

La diminution de croissance démontrée pour ces plantes est très faible par rapport à celle observée au champ dans une couverture de kikuyu.

La part de l'allélopathie dans l'interférence d'une couverture de kikuyu sur ces plantes est donc faible en comparaison des effets de la concurrence.

Pour toutes les autres plantes étudiées, l'absence d'effets allélopathiques du kikuyu en serre montre que l'interférence observée au champ n'est que de la concurrence.

La couverture de kikuyu peut être utilisée, si elle est bien maîtrisée de façon à limiter ses effets de concurrence, en association avec le géranium, le haricot et la tomate car elle n'a pas d'effets allélopathiques inhibiteurs sur ces cultures.

Par contre, la couverture de kikuyu est à proscrire pour la culture du maïs

Il serait intéressant de développer cette étude sur d'autres plantes de couverture notamment des légumineuses comme le lotier (*Lotus uliginosus*) ou le desmodium (*Desmodium intortum*)

Au vu des résultats et de nos observations pratiques le test en circuit fermé nous semble à privilégier en tenant compte des améliorations citées précédemment. Cependant, il est nécessaire de réaliser plusieurs tests différents avant de tirer toutes conclusions sur d'éventuels effets allélopathiques.

Même si les effets allélopathiques bénéfiques sont faibles (lutte contre les adventices), la conduite culturale avec couverture permanente de kikuyu ou autres plantes est à privilégier dans les hauts de l'ouest de La Réunion afin de lutter contre l'érosion et l'appauvrissement des sols, contre l'attaque du ver blanc, et pour réduire les coûts et les temps de travaux.

## **ANNEXES**

## **SOMMAIRE ANNEXES**

### **ANNEXE 1**

La Réunion dans l'Océan Indien

### **ANNEXE 2**

Carte du relief de La Réunion

### **ANNEXE 3**

Les Hauts de l'Ouest

### **ANNEXE 4**

Conductivité hydrolitique en fonction de la couverture

### **ANNEXE 5**

Temps de travaux - Cycle haricots de saison sèche

### **ANNEXE 6**

Plan d'expérimentation du haricot

### **ANNEXE 7**

Plan d'expérimentation du géranium

### **ANNEXE 8**

Dispositif en circuit fermé

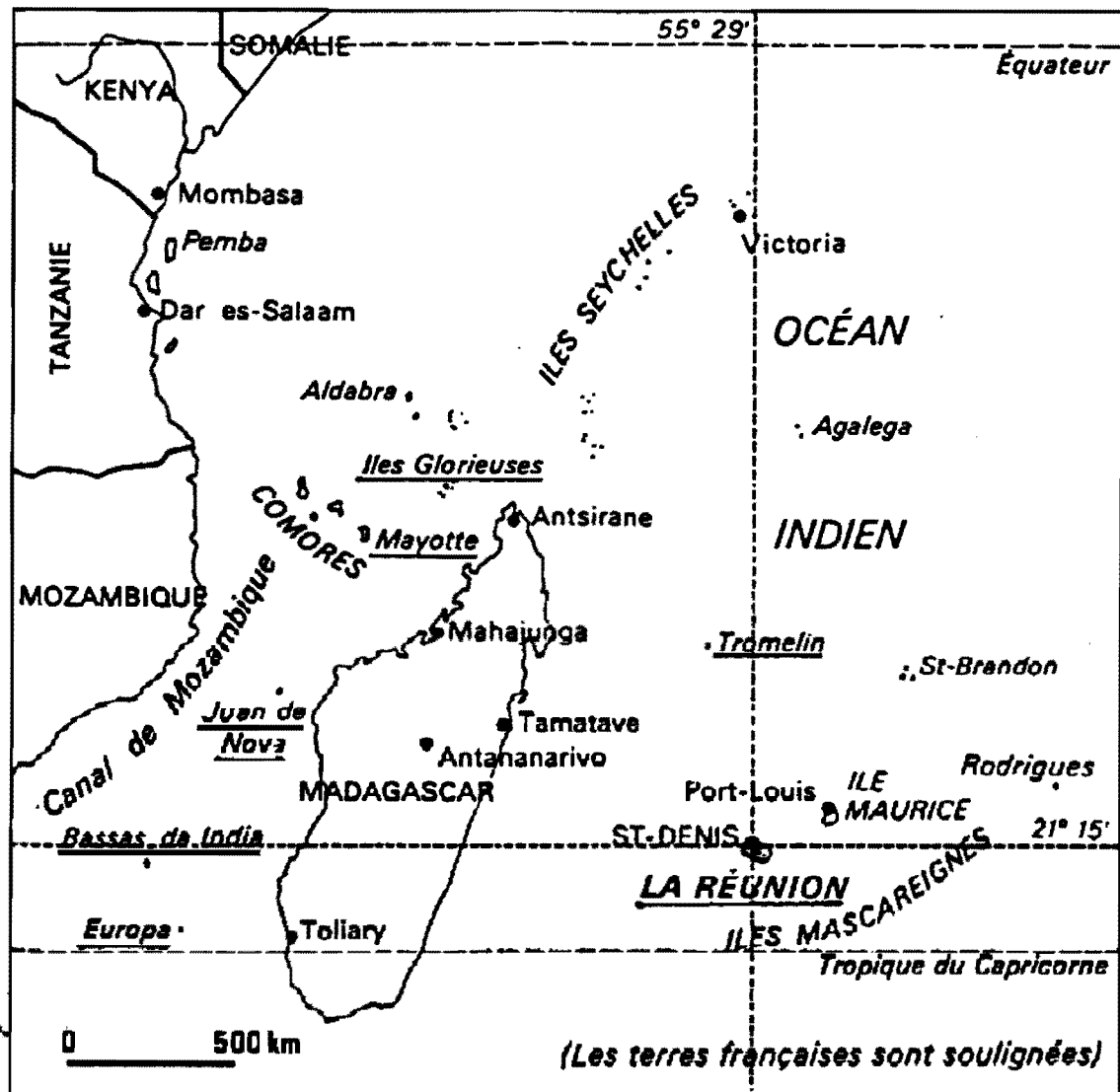
### **ANNEXE 9**

Résultat d'analyse de sable

### **ANNEXE 10**

Analyse de sol

## La Réunion dans l'Océan Indien









Source : Atlas thématique et régional (W. BERTILE)

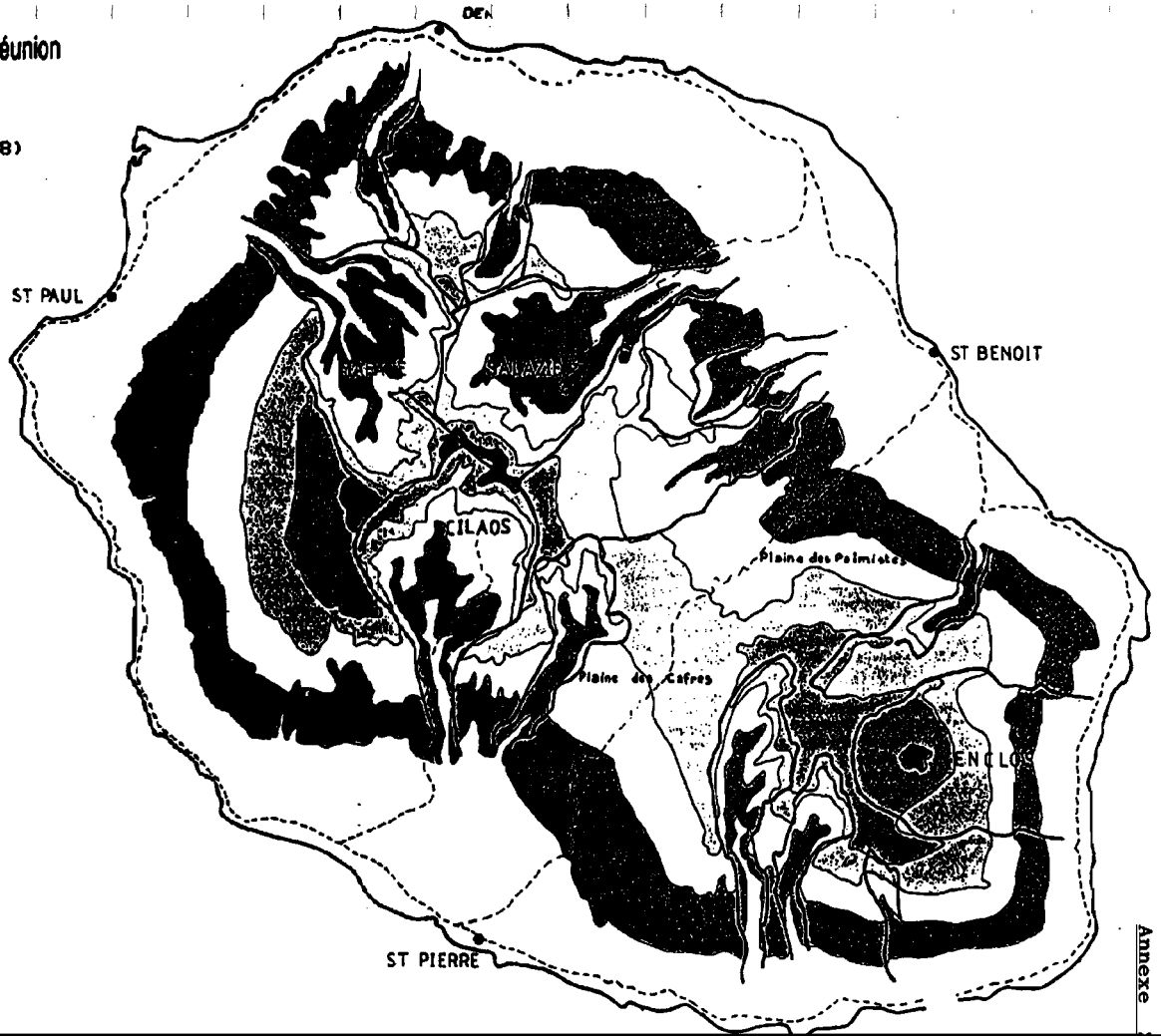
Carte du Relief de La Réunion  
échelle : 1/300 000

(d'après ARTAS, 1988)

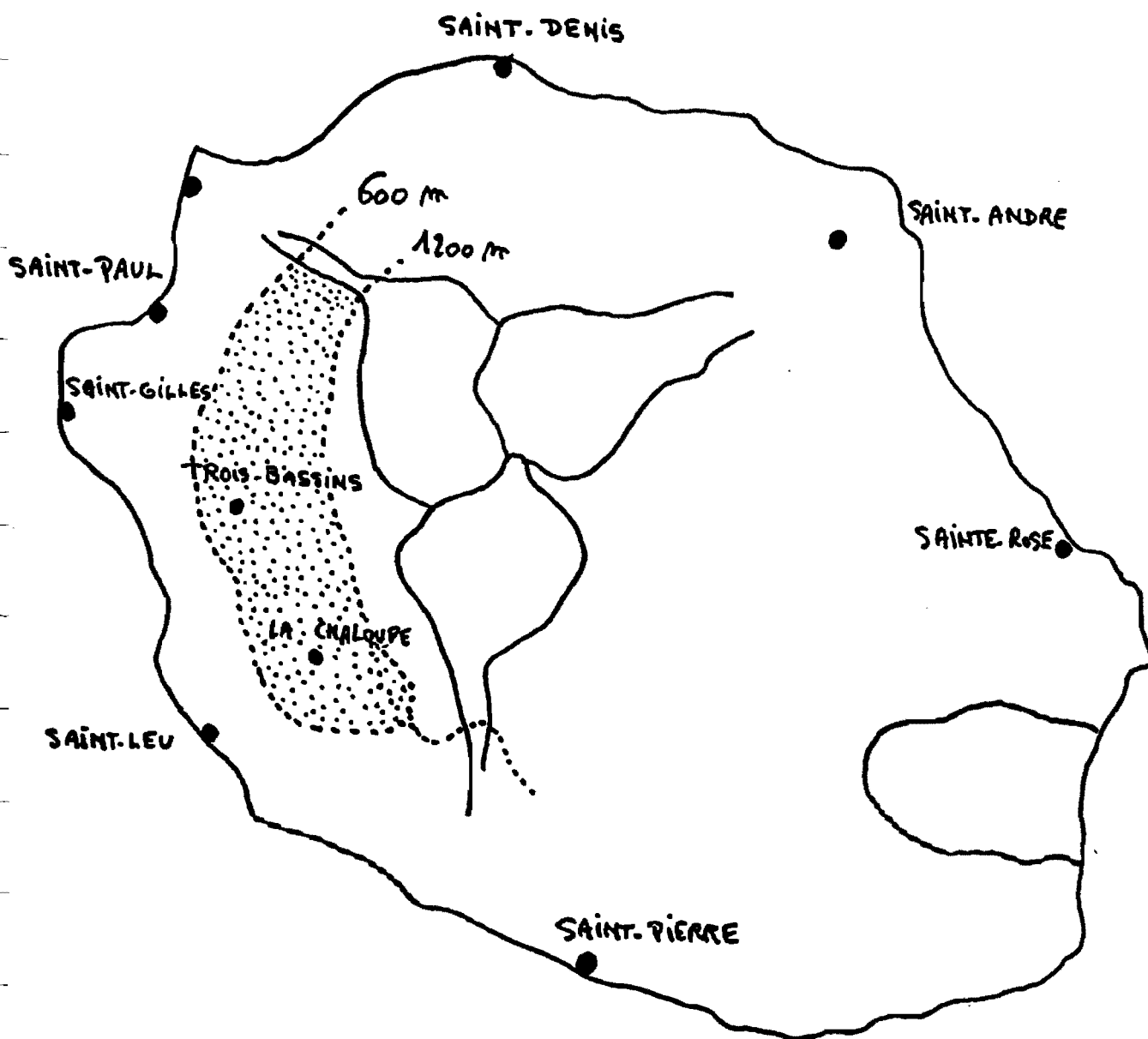
107

LEGENDE

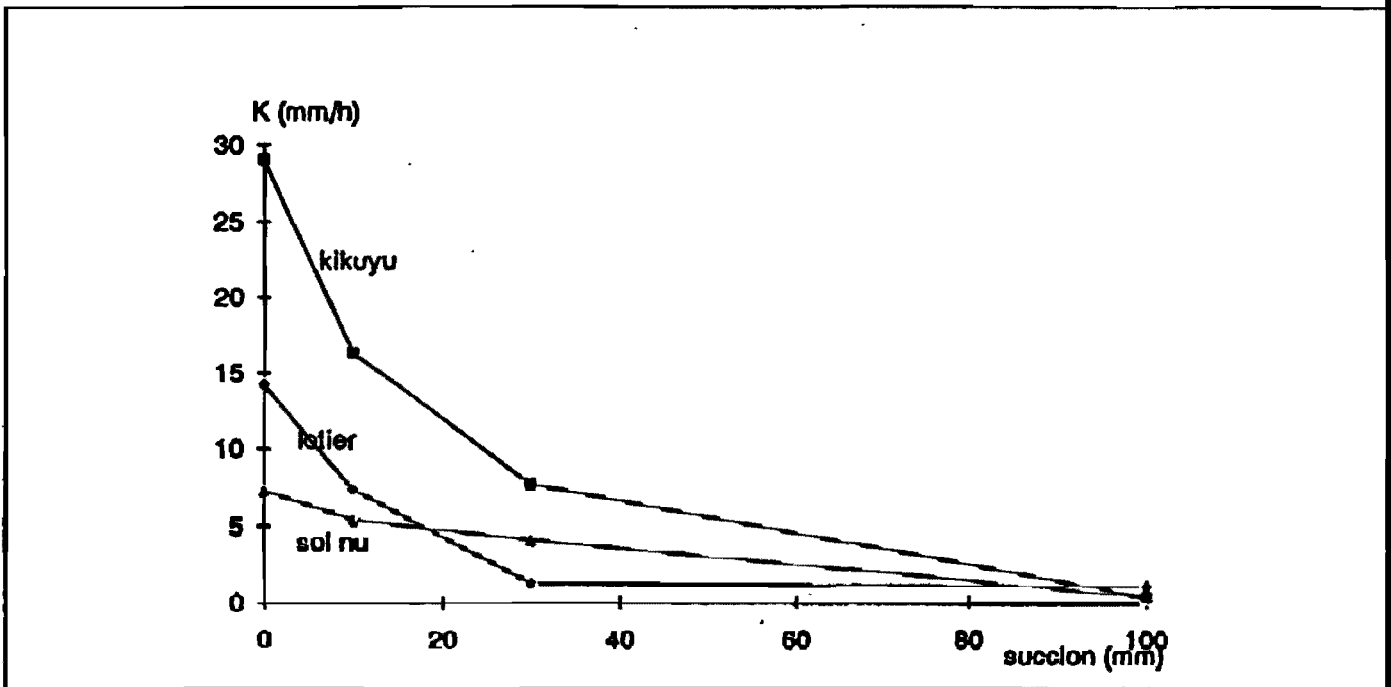
-  de 0 à 500 m
-  de 500 à 1 000 m
-  de 1 000 à 1 500 m
-  de 1 500 à 2 000 m
-  de 2 000 à 2 500 m
-  plus de 2 500 m



Annexe



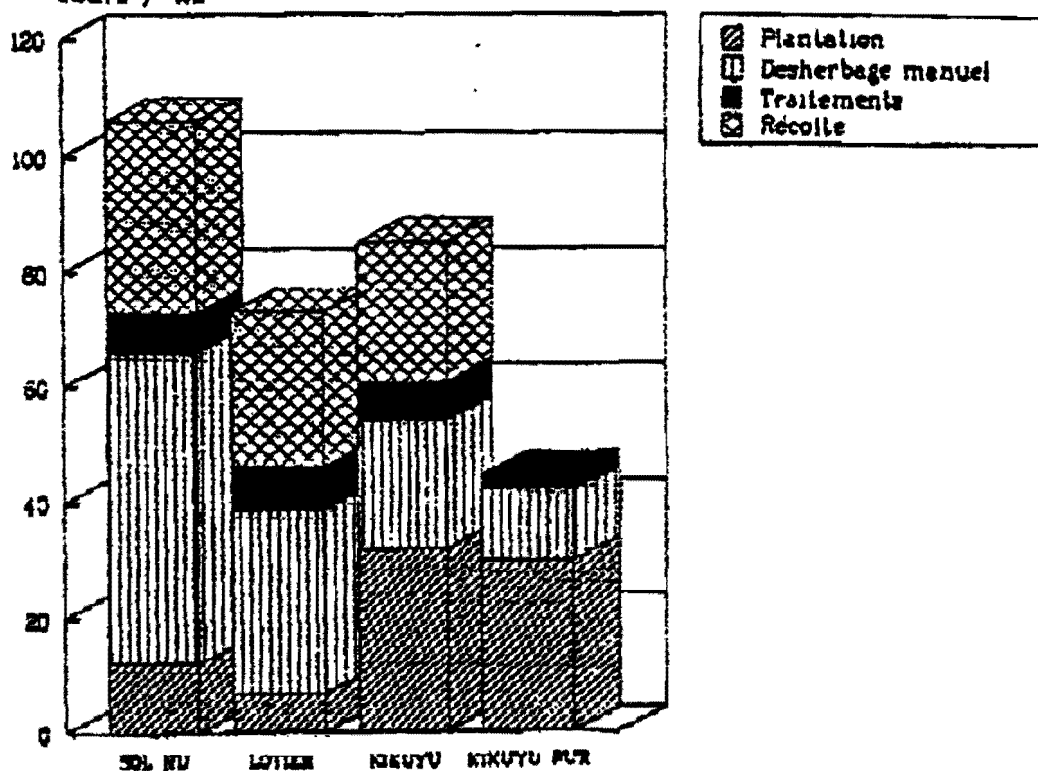
 Les Hauts de l'Ouest



conductivité hydraulique en fonction de la couverture



TEMPS DE TRAVAUX  
CYCLE HARICOTS DE SAISON SECHE  
PRECEDENT CANNES A SUCRE  
Jours / ha

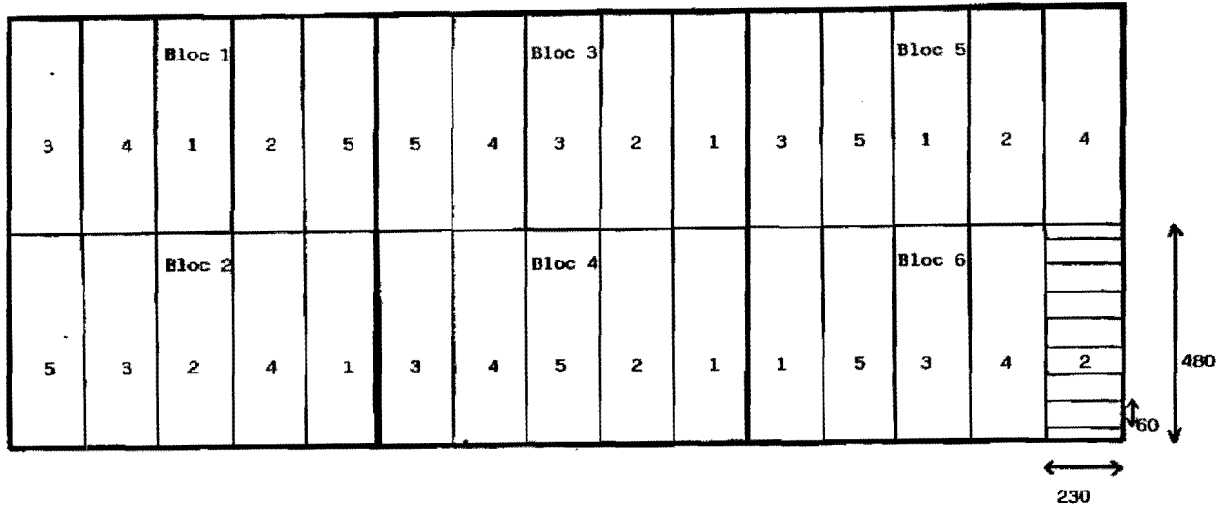


Temps de travaux en jours (de 8 h) par ha consacré aux cycles annuels de haricot seul selon le mode de gestion du sol : nu ou couverture de lotier ou kikuyu

Le temps nécessaire à l'installation d'un kikuyu seul figure comme référence.

MICHELLON R., DEJANTE P; VINCENT G. (1992) : Implantation de couvertures en association avec des cultures vivrières. Aspects techniques et économiques. CIRAD CA REUNION. Fiche d'essai n°1.

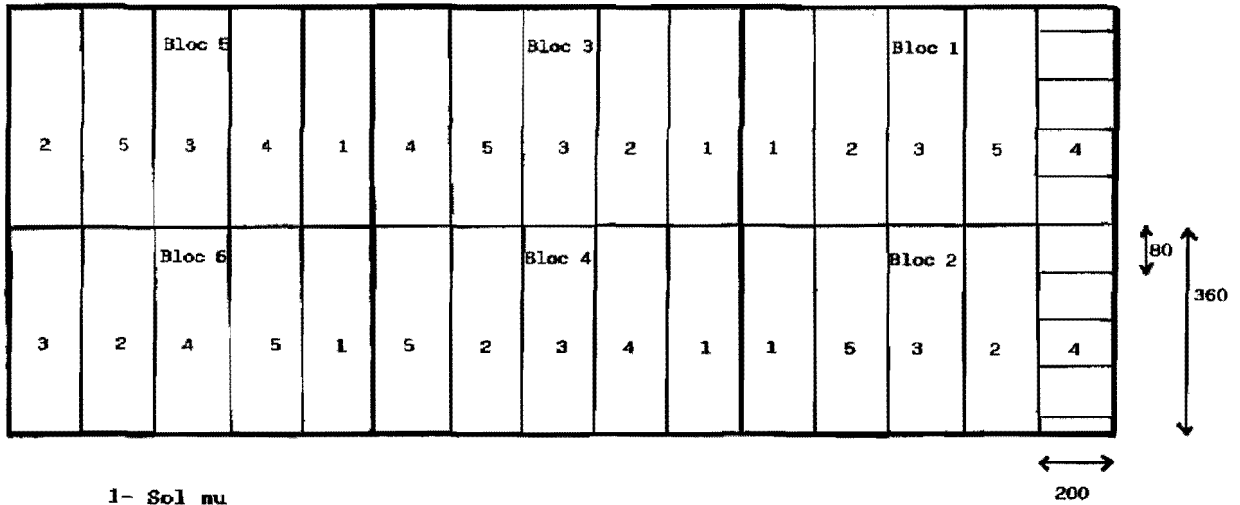
Plan d'expérimentation du haricot



- 1- Sol nu
- 2- Kikuyu séché au glyphosate
- 3- Kikuyu maîtrisé à dose faible de paraquat
- 4- Kikuyu maîtrisé à dose forte de paraquat
- 5- Kikuyu maîtrisé sur le rang

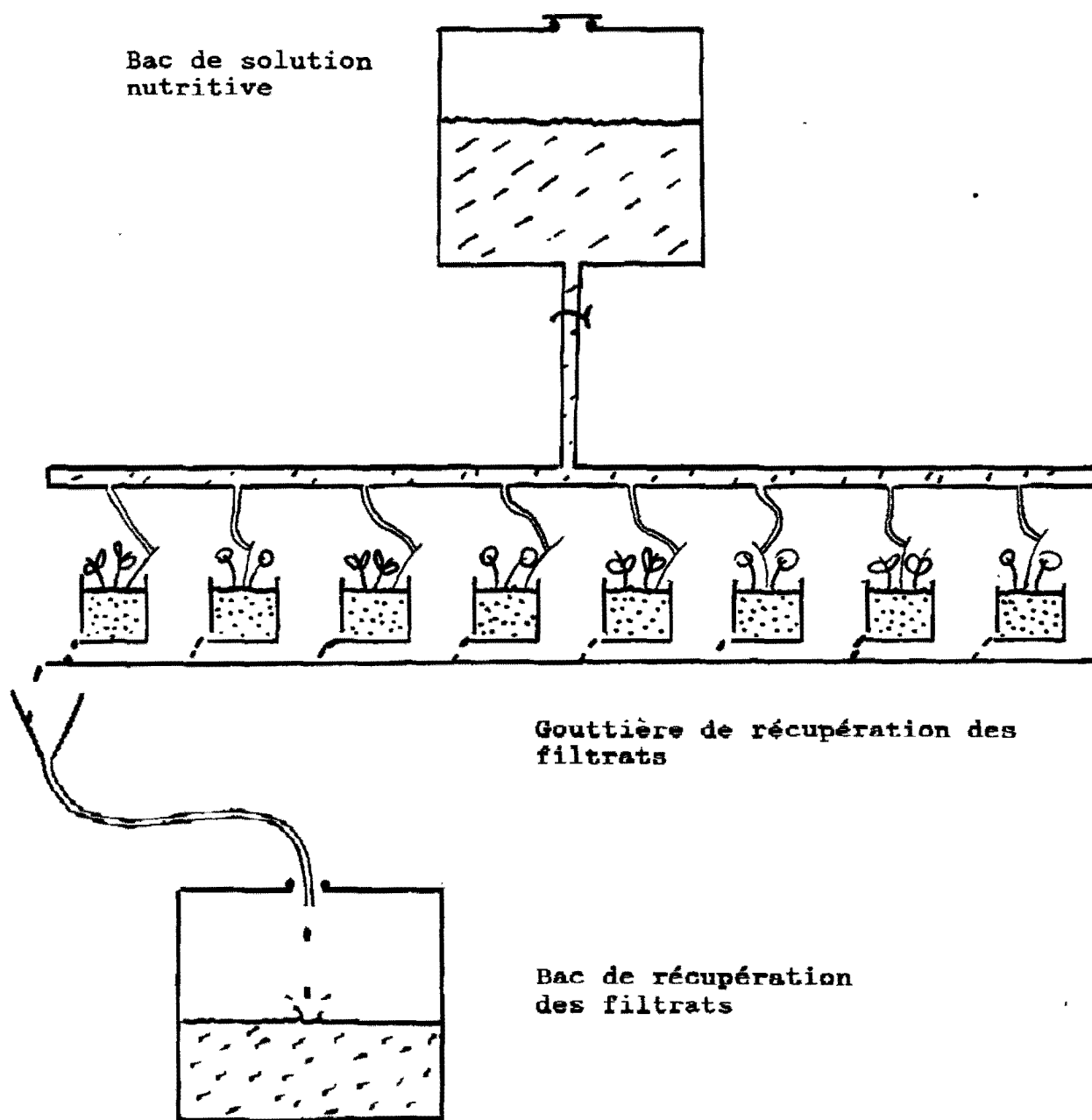
<-> Distance en cm

**Plan d'expérimentation du géranium**







- 1- Sol nu
- 2- Kikuyu séché au glyphosate
- 3- Kikuyu maîtrisé à dose forte de paraquat
- 4- Kikuyu maîtrisé à la méfluidide
- 6- Kikuyu maîtrisé sur le rang

<-> Distance en cm



Légende :

-  Solution nutritive
-  Sable
-  Donneurs (kikuyu)
-  Receveurs (plantes à tester)

Dispositif en circuit fermé

RESULTATS D'ANALYSES

Echantillon	pH	conduct	Ca	Mg	K	Na	NH4	NO3	SO4	P	Cl	CO3	HCO3	Fe	Mn	Zn	Cu
SABLE LAYE	6.56	0.047	1.76	4.94	0.01		0.01	0.01		0.01							
unités	pH	µS/cm						mg/l					µg/l				

Le sable contient du calcium et du magnésium  
 Ses teneurs en N, P et K sont nulles  
 Un apport de solution nutritive est donc nécessaire au développement de tout végétal

113

# ANALYSE DE SOL

ANALYSE DE FERTILITE		Centre Agr. Casse - 1974						
Caractéristiques		Teneur de cette sol	Moins Mobilisable	Très Facile	Facile	Moyen	Fort	Très Fort
pH N20		4.10	5.50					
pH KCl		5.50						
pH NaF								
Matière organique								
Azote %		4.20	5.00					
Carbone %								
CN								
Phosphore								
Assimilable mg/kg		812	290					
Total mg/kg		3710	2010					
Complexe Absorbant (en cmol/l)								
Cation		14.63	5.00					
Magnésium		4.82	1.60					
Potassium		8.51	3.20					
Sodium		1.30						
Somme des bases		19.29						
CEC (capacité d'échange)		21.30						
Saturaton %		91.85						
H + CEC		2.53	4.00					
Mg/Ca		8.27	8.50					

**BESOINS EN CHAUX**

**BESOINS EN MAGNESIE**

**FUMURE PHOSPHATEE**

Votre sol est riche en phosphore.  
-vous pouvez éliminer l'apport phosphaté pendant un certain temps.  
( engrais ternaires pauvres en P )

**FUMURE POTASSIQUE**

Votre sol est moyennement pauvre en potasse.  
-faire une fumure d'entretien. dose à définir selon la culture.

**MATIERE ORGANIQUE - AZOTE - SOUFRE**

Votre sol a une teneur satisfaisante en matière organique.  
-entretenir le stock par des apports organiques ( foin, lisier, compost, pailles... )  
selon vos possibilités.  
-ajuster la fumure minérale azotée en fonction des besoins de la culture.

**PLAN DE FUMURE : CAS GENERAL**

**OBSERVATIONS**

## **SOMMAIRE ANNEXES BIBLIOGRAPHIQUES**

### **ANNEXE 1**

- Fig 1 : Inhibition of root growth of spring wheat by root exudates of wild oat collected between emergence and first leaf stage.
- Fig 2 : Inhibition of coleoptile growth of spring wheat by root exudates of wild oat collected between emergence and first leaf stage.
- Fig 3 : Inhibition of root growth of spring wheat by 100 $\mu$ l of root exudates of wild oat collected between different developmental stages of the plant.
- Table 1 : HPLC of standards and root exudates of wild oats.

### **ANNEXE 2**

- Table : Effects of residues of yellow nutsedge on growth of corn and soybean as percent of untreated control.

### **ANNEXE 3**

- Table 1 : Common agroecosystem weeds with alleged allelopathic potential
- Table 2 : Exemple of weeds exerting allelopathic effects on crop plants

### **ANNEXE 4**

- Table : Influence of water soluble substances extracted from different plant residues on germination and growth of wheat seeds.

### **ANNEXE 5**

- Table 1 : Inhibition of growth of rice seedlings affected by addition of rice residues decomposed for different periods in soil.
- Table 2 : Inhibition of growth of rice seedlings affected by addition of different amount of rice straw decomposed in 3kg soil for 2 weeks.
- Table 3 : Effect of extracts on growth of rice seedlings.

## ANNEXE 6

A flow-diagram for study of allelopathy and for autotoxicity in crops

## ANNEXE 7

- Table 1 : Effects of extracts of different sunflower organs on seedlings growth
- Table 2 : Effects of extracts of different sunflower organs on percent germination
- Table 3 : Effects of decaying sunflower leaves on growth of seedlings and germination.
- Table 4 : Effects of sunflowers root exudate on seedling growth
- Table 5 : Effects of sunflowers leaf leachate on germination and seedling growth.
- Table 6 : Effects of field soils previously in contact with sunflower roots on germination and growth.

## ANNEXE 8

- Figure : Inhibition of weed seedling growth by leachates of stem tissue from three cultivars and native sunflower.

## ANNEXE 9

La décomposition des matières azotées, ou protéolyse en milieu aéré et peu acide.

## ANNEXE 10

- Figure : Probable major biosynthetic pathway leading to production of the various categories of allelopathic agents.

## ANNEXE 11

- Figure : The shikimic acid pathway and secondary phenolic compounds derived from it.



## **ANNEXE 12**

- Table 1 : Effects of various phenolic acids on physiological or biochemical processes.
- Table 2 : Phytotoxic and physiological effects of flavonoïds on higher plants
- Table 3 : Phytotoxic and growth regulatory effects of alkaloids on higher plants.
- Figure : Effects of coumarin, ferulic acid, and cinnamic acid on lettuce seed germination as affected by water potential.

## **ANNEXE 13**

Principaux sites d'action des herbicides de synthèse et des colines

## **ANNEXE 14**

- figure : hypothetical action sequence suggesting allelochemical involvement in plant processes.

## **ANNEXE 15**

- Table : Allelopathic agents isolated from various sources.

## **ANNEXE 16**

- Table 1 : Effects of varying supplemental UV intensities on concentrations of chlorogenic acids and scopolin in tobacco plants.
- Table 2 : Concentrations of chlorogenic acids and scopolin in nitrogen deficient and control sunflower plants 5 weeks from start of treatment.
- Table 3 : Quantities of phenolic compounds found in leachates of sunflowers grown under (+) or (-) phosphate conditions.
- Table 4 : Concentration of chlorogenic acids and scopolin in potassium deficient and control sunflower plants 5 weeks after start of treatment.
- Table 5 : Concentration of chlorogenic acids and scopolin in sulfur deficient and control sunflower plants 5 weeks after the start of treatment.
- Table 6 : Effects of stress factors on concentrations of total chlorogenic acids and total isochlorogenic acids in sunflower plants.

Table 7 : Effect of chilling temperatures on concentrations of chlorogenic acids and scopolin in tobacco plants 24 days after start of treatment.

#### **ANNEXE 17**

Figure : Stairtep apparatus

#### **ANNEXE 18**

Fig 1 : Effect of field treatments on ground cover expressed in percent of relative coverage per plot of kikuyu grass, weed, and chinese fir harvested on 5 dates.

Fig 2 : Effect of field treatments on the biomass of kikuyu grass and weeds harvested on three dates.

Fig 3 : The comparative effects of tap water and aqueous leachates of kikuyu grass at 1% concentration on growth of weed and chinese seedlings grown in pot under greenhouse conditions

#### **ANNEXE 19**

Fig 1 : Effects of aqueous extracts of kikuyu leaf, fir litter and fresh fir leaf on seed germination and radicle growth of lettuce.

Fig 2 : Effects of aqueous extracts of kikuyu leaf, fir litter and fresh fir leaf on the radicle growth of rice seedlings and root initiation of stolon cutting of para grass.

Table : Quantitative comparison of phytotoxic phenolics in three fractions of extrats of kikuyu grass and fresh leaves and litter of chinese fir.

#### **ANNEXE 20**

Fig 1 : Effect of field treatments on the average number of species harvested on 3 dates.

Fig 2 : Effect of field treatments on ground cover expressed in percent per plot of kikuyu grass and weed harvested.

#### **ANNEXE 21**

Fig 1 : Comparison of tree growth beetween mixed planting of kikuyu grass and woody plant and single planting of woody plant.

Fig 2 : The comparative effects of tap water and aqueous leachates and extract of kikuyu grass on the seedling growth of *C.camphora* and *A.formosana*.

#### ANNEXE 22

Fig 1 : Effect of aqueous extracts and leachates of *P.clandestinum*, *C.camphora*, *A.formosana* and *Z.formosana* on the seedling growth of *M.floridulus*.

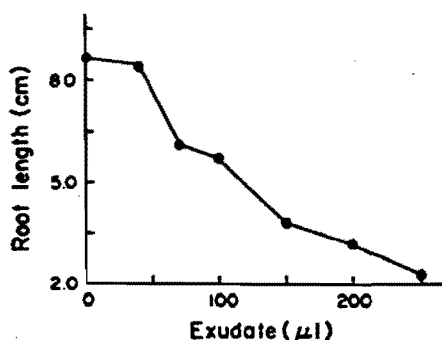


Fig. 1. Inhibition of root growth of spring wheat by root exudates of wild oat collected between emergence and first leaf stage, after 72 hr incubation in the dark at  $21 \pm 3^\circ$ . LSD relative to control (5–11%).

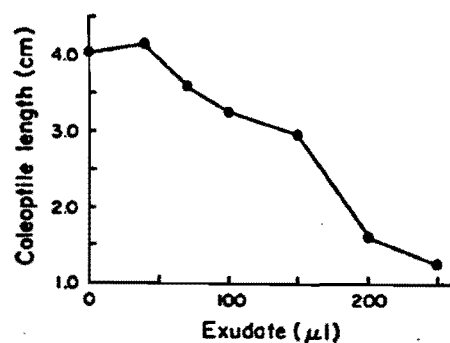


Fig. 2. Inhibition of coleoptile growth of spring wheat by root exudates of wild oat collected between emergence and first leaf stage, after 72 hr of incubation in the dark at  $21 \pm 3^\circ$ . LSD relative to control (5–16%).

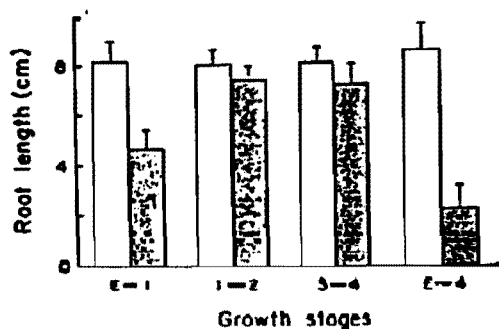


Fig. 3. Inhibition of root growth of spring wheat by 100  $\mu\text{l}$  of root exudate of wild oat collected between different developmental stages of the plant (E = emergence, 1, 2, 3, 4 = first, second, third, fourth leaf stages) after 72 hr incubation in the dark at  $21 \pm 3^\circ$ . Dark bars: root exudates; light bars: control collected without plants in the pot.

Table 1. HPLC  $R_f$ s of standards and root exudates of wild oat

Standards	$R_f^*$ (min)	Peaks of root exudate†	$R_f^*$ (min)
Protocatechuic acid	3:19		
<i>p</i> -Hydroxybenzoic acid	5:15	1	5:18
Vanillic acid	6:40	2	6:44
Caffeic acid	7:08		
Syringic acid	7:33	3‡	8:16
Umbelliferone	9:13	4§	9:33
<i>p</i> -Coumaric acid	10:01		
Scopoletin	10:11	5	10:08
Salicylic acid	10:51		
Ferulic acid	11:07		
Coumarin	12:01	6	11:34
<i>o</i> -Coumaric acid	12:43	7‡	13:02
Cinnamic acid	16:36		

\*See Experimental for HPLC conditions.

†See Fig. 4.

‡Unidentified peaks.

§Contamination peaks.

**TABLE . Effects of Residues of Yellow Nutsedge on Growth of Corn and Soybeans as Percent of Untreated Control<sup>a</sup>**

Nutsedge residue (% w/w) <sup>b</sup>	Soybeans		Corn	
	Shoots	Roots	Shoots	Roots
<b>Foliage residues</b>				
0.125	95	55 <sup>c</sup>	93	91
0.250	78 <sup>c</sup>	43 <sup>c</sup>	93	111
0.500	65 <sup>c</sup>	44 <sup>c</sup>	81 <sup>c</sup>	91
<b>Tuber residues</b>				
0.125	77	61 <sup>c</sup>	58 <sup>c</sup>	76 <sup>c</sup>
0.250	60 <sup>c</sup>	46 <sup>c</sup>	65 <sup>c</sup>	66 <sup>c</sup>
0.500	58 <sup>c</sup>	45 <sup>c</sup>	56 <sup>c</sup>	68 <sup>c</sup>

<sup>a</sup> Modified from Drost and Doll (1980).

<sup>b</sup> Percentage based on 1500 g silica sand.

<sup>c</sup> Significantly different from control at 95% confidence level.

TABLE 1  
Common agroecosystem weeds with alleged allelopathic potential

Scientific Name	Common Name	First Reference*
<i>Abutilon theophrasti</i>	Velvetleaf	Gressel and Holm (1964)
<i>Agropyron repens</i>	Quackgrass	Kommedahl et al. (1959)
<i>Agrostemma githago</i>	Corn cockle	Gajić and Nikođević (1973)
<i>Allium vineale</i>	Wild garlic	Oswald (1950)
<i>Amaranthus dubius</i>	Amaranth	Altieri and Doll (1978)
<i>Amaranthus retroflexus</i>	Redroot pigweed	Gressel and Holm (1964)
<i>Amaranthus spinosus</i>	Spiny amaranth	VanderVeen (1935)
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Common ragweed	Jackson and Willemson (1976)
<i>Ambrosia cumanensis</i>	—	Anaya and DelArno (1978)
<i>Ambrosia psilostachya</i>	Western ragweed	Neill and Rice (1971)
<i>Ambrosia trifida</i> L.	Giant ragweed	Letourneau et al. (1956)
<i>Antennaria microphylla</i>	—	Selleck (1972)
<i>Artemisia absinthium</i>	Absinth wormwood	Bode (1940)
<i>Artemisia vulgaris</i>	Mugwort	Mann and Barnes (1945)
<i>Asclepias syriaca</i>	Common milkweed	Rasmussen and Einhellig (1975)
<i>Avena fatua</i>	Wild oat	Tinnin and Muller (1971)
<i>Berteroa incana</i>	Hoary alyssum	Bhowmik and Doll (1979)
<i>Bidens pilosa</i>	Beggar-ticks	Stevens and Tang (1985)
<i>Boerhaavia diffusa</i>	Spiderting	Sen (1976)
<i>Brassica nigra</i>	Black mustard	Muller (1969)
<i>Bromus japonicus</i>	Japanese brome	Rice (1964)
<i>Bromus tectorum</i>	Downy brome	Rice (1964)
<i>Calluna vulgaris</i>	—	Salas and Vieitez (1972)
<i>Camelina alyssum</i>	Flax weed	Grummer and Beyer (1960)
<i>Camelina sativa</i>	Largeseed falseflax	Grummer and Beyer (1960)
<i>Calasia argentea</i>	—	Pandya (1975)
<i>Cenchrus biflorus</i>	Sandbur	Sen (1976)
<i>Cenchrus pauciflorus</i>	Field sandbur	Rice (1964)
<i>Centaurea diffusa</i>	Diffuse knapweed	Fletcher and Renney (1963)
<i>Centaurea maculosa</i>	Spotted knapweed	Fletcher and Renney (1963)
<i>Centaurea repens</i>	Russian knapweed	Fletcher and Renney (1963)
<i>Chenopodium album</i>	Common lambsquarters	Caussanel and Kunesch (1979)
<i>Cirsium arvense</i>	Canada thistle	Stachon and Zimdahl (1980)
<i>Cirsium discolor</i>	Tall thistle	Letourneau et al. (1956)
<i>Cirsium colocythoides</i>	—	Bhandari and Sen (1971)
<i>Cirsium latvatum</i>	—	Bhandari and Sen (1972)
<i>Cucumis collosus</i>	—	Sen (1976)
<i>Cynodon dactylon</i>	Bermudagrass	VanderVeen (1935)
<i>Cyperus esculentus</i>	Yellow nutsedge	Tames et al. (1973)
<i>Cyperus rotundus</i>	Purple nutsedge	Friedman and Horowitz (1971)
<i>Daboecia polyfolia</i>	—	Salas and Vieitez (1972)
<i>Digera arvensis</i>	—	Sarma (1974)
<i>Digitaria sanguinalis</i>	Large crabgrass	Parenti and Rice (1969)
<i>Echinochloa crus-galli</i>	Barnyardgrass	Gressel and Holm (1964)
<i>Elaeostima indica</i>	Coconutgrass	Altieri and Doll (1978)
<i>Erica scoparia</i>	Heath	Ballaster et al. (1977)

(continued)

TABLE 1 Continued

Scientific Name	Common Name	First Reference*
<i>Euphorbia corollata</i>	Flowering spurge	Rice (1964)
<i>Euphorbia esula</i>	Leafy spurge	Letourneau and Heggeness (1957)
<i>Euphorbia supina</i>	Prostrate spurge	Brown (1968)
<i>Galium mollugo</i>	Smooth bedstraw	Kohmedahl (1965)
<i>Helianthus annuus</i>	Sunflower	Rice (1974)
<i>Helianthus mollis</i>	—	Anderson et al. (1978)
<i>Hemarthria altissima</i>	Bigalta limpgrass	Tang and Young (1982)
<i>Holcus mollis</i>	Velvetgrass	Mann and Barnes (1947)
<i>Imperata cylindrica</i>	Alang-alang	Eussen (1978)
<i>Indigofera cordifolia</i>	Wild indigo	Sen (1976)
<i>Iva xanthifolia</i>	Marshelder	Letourneau et al. (1956)
<i>Kochia scoparia</i>	Koehia	Wall and Iverson (1978)
<i>Lactuca scariola</i>	Prickly lettuce	Rice (1964)
<i>Lepidium virginicum</i>	Virginia pepperweed	Bieber and Hoveland (1968)
<i>Lepidochloa filiformis</i>	Red sprangletop	Altieri and Doll (1978)
<i>Lolium multiflorum</i>	Italian ryegrass	Maqri and Muller (1975)
<i>Lycinus alba</i>	White cockle	Bhowmik and Doll (1979)
<i>Matricaria inodora</i>	Mayweed	Mann and Barnes (1945)
<i>Nepeta cataria</i>	Catnip	Letourneau et al. (1956)
<i>Oenothera biennis</i>	Evening primrose	Bieber and Hoveland (1968)
<i>Panicum dichotomiflorum</i>	Fall panicum	Bhowmik and Doll (1979)
<i>Parthenium hysterophorus</i>	Ragweed parthenium	Sarma et al. (1976)
<i>Plantago purshii</i>	Wooly plantain	Rice (1964)
<i>Poa pratensis</i>	Bluegrass	Alderman and Middleton (1925)
<i>Polygonum aviculare</i>	Prostrate knotweed	Al Saadawi and Rice (1982)
<i>Polygonum orientale</i>	Princessleather	Datta and Chatterjee (1978)
<i>Polygonum pennsylvanicum</i>	Pennsylvanian smartweed	Letourneau et al. (1956)
<i>Polygonum persicaria</i>	Ladysthumb	Martin and Rademacher (1960)
<i>Portulaca oleracea</i>	Common purslane	Letourneau et al. (1956)
<i>Rumex crispus</i>	Dock	Einhellig and Rasmussen (1975)
<i>Saccharum spontaneum</i>	Wild cane	Amritphale and Mall (1978)
<i>Salsola kali</i>	Russian thistle	Lothi (1979)
<i>Salvadora oleoides</i>	—	Mohani and Soni (1976)
<i>Schizanthus molle</i>	California peppertree	Anaya and Gomez-Pompa (1971)
<i>Setaria faberii</i>	Giant foxtail	Schreiber and Williams (1967)
<i>Setaria glauca</i>	Yellow foxtail	Gressel and Holm (1964)
<i>Setaria viridis</i>	Green foxtail	Rice (1964)
<i>Solanum surattense</i>	—	Sharma and Sen (1971)
<i>Solidago sp.</i>	Goldenrod	Letourneau et al. (1956)
<i>Sorghum halepense</i>	Johnsongrass	Abdul-Wahab and Rice (1967)
<i>Stellaria media</i> (L.)	Common chickweed	Mann and Barnes (1950)
<i>Taraxacum officinale</i>	Wild dandelion	Altieri and Doll (1978)
<i>Trichodesma amplexicaule</i>	—	Sen (1976)
<i>Xanthium pennsylvanicum</i>	Common cocklebur	Rice (1964)

TABLE 2. EXAMPLES OF WEEDS EXERTING ALLELOPATHIC EFFECTS ON CROP PLANTS

Weed	Crop	Type of effect	Source of inhibitors	Reference
<i>Crabgrass</i> sp.	Oats	General growth inhibition	Not reported	Rice, 1974
<i>Euphorbia</i> sp. and <i>Scabiosa</i> sp.	Flax	General growth inhibition	Root exudates	Rice, 1974
<i>Lolium</i> sp.	Wheat	General growth inhibition	Root exudates	Rice, 1974
<i>Camelina alyssum</i> Thell.	Flax	Reduced yield	Leaves	Rice, 1974; Grummer and Beyer, 1960
<i>Galium mollugo</i> L.	Wheat, radish and onion	Germination and bulb development inhibition	Diluted plant material	Rice, 1974
<i>Lepidium virginicum</i> L. <i>Oenothera biennis</i> L. and <i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	Crown vetch	Toxicity to germinating seedlings	Water extracts of plant material	Rice, 1974
<i>Setaria faberii</i> Herrm.	Maize	Inhibition of growth and accumulation of dry and fresh weight	Exudates of whole mature plant residue	Bell and Koeppe, 1972
<i>Cyperus rotundus</i> L.	Sorghum and soybeans	Inhibition of growth	Tubers	Lucena and Doll, 1976
<i>Melilotus alba</i> Hook.	Radish	Germination reduction and abnormal seedling growth	Plant leachates	Carnahan and Mutt, 1962
<i>Chrysantherum maritimum</i> Ramat	Lettuce	Germination inhibition	Foliage leachate	Kozel and Tukcy, 1968
<i>Polygonum persicaria</i> L.	Potato and flax	Depression of dry weight	Root extract	Martin and Rademacher, 1960
<i>Salvia occidentalis</i> Swartz.	Young coffee	Growth suppression	Root extract	Eussen, 1972
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	Cucumber	Inhibition of seedling growth	Leaf extract	Eussen, 1972
<i>Imperata cylindrica</i> (L.) Beauv.	Several crops	General growth inhibition	Not reported	Eussen, 1972

**TABLE** Influence of Water-Soluble Substances Extracted from Different Plant Residues on Germination and Growth of Wheat Seeds<sup>a</sup>

Crop residues		Inhibition (%)					
		Germination		Root growth		Shoot growth	
		AC <sup>b</sup>	No AC	AC	No AC	AC	No AC
Sweetclover stems	C <sup>c</sup>	-3 <sup>d</sup>	-8	58	7	24	21
	H <sup>e</sup>	-1	-8	51	12	10	10
Wheat straw	C	7	5	36	7	14	21
	H	-5	-5	18	36	7	28
Soybean hay	C	3	-3	80	30	66	45
	H	-1	-5	51	39	48	45
Oat straw	C	3	10	87	64	83	76
	H	-1	-3	84	45	79	62
Bromegrass	C	1	3	71	55	48	59
	H	-1	27	71	62	52	78
Cornstalks	C	-7	89	75	87	62	93
	H	5	38	47	75	62	83
Sorghum stalks	C	9	100	87	100	86	100
	H	3	72	84	82	83	93
Sweetclover hay	C	64	3	95	82	90	83
	H	26	100	95	100	90	100
Mean	C	9.6	24.9	73.6	54.0	59.1	62.3
	H	3.1	27.0	62.6	56.4	53.9	62.4

<sup>a</sup> From Guenzi and McCalla (1962).

<sup>b</sup> AC, autoclaving for 1 hour at 20 pounds steam pressure.

<sup>c</sup> Cold water soluble substances (extracted at 25°C.).

<sup>d</sup> Negative sign indicates stimulation.

<sup>e</sup> Hot water soluble substances (extracted at 100°C.).

TABLE 1. INHIBITION OF GROWTH OF RICE SEEDLINGS AFFECTED BY ADDITION OF RICE RESIDUES DECOMPOSED FOR DIFFERENT PERIODS IN SOIL<sup>a</sup>

Decomposition period (week)	Treatment	Length of seedling (mm)	Inhibition (%)	Dry weight	
				Gram	Decrease (%)
One	Soil (control)	66	0	0.29	0
	Soil-residues	29	56 <sup>b</sup>	0.11	62 <sup>b</sup>
Two	Soil (control)	79	0	0.41	0
	Soil-residues	36	54 <sup>b</sup>	0.14	66 <sup>b</sup>
Four	Soil (control)	96	0	0.51	0
	Soil-residues	24	75 <sup>b</sup>	0.19	63 <sup>b</sup>

<sup>a</sup> At the end of each decomposition period, 5 rice seedlings (3 weeks old) were transplanted in a pot containing rice residues. After transplantation for 1 month, the length of rice seedlings and dry weight were obtained from the means of 5 seedlings in triplicate.

<sup>b</sup> Statistical significance at 1% level by using analysis of variance.

TABLE 2. INHIBITION OF GROWTH OF RICE SEEDLINGS AFFECTED BY ADDITION OF DIFFERENT AMOUNTS OF RICE STRAW DECOMPOSED IN 3 KG SOIL FOR 2 WEEKS<sup>a</sup>

Amount of straw mixed (g)	Length of seedling (mm)	Inhibition (%)	Dry weight	
			Grams	Decrease (%)
0	59	0	0.51	0
25	52	12	0.30	41 <sup>c</sup>
50	44	25 <sup>b</sup>	0.23	55 <sup>c</sup>
75	39	34 <sup>c</sup>	0.20	61 <sup>c</sup>
100	37	37 <sup>c</sup>	0.12	76 <sup>c</sup>

<sup>a</sup> After decomposition, 3-week-old rice seedlings were transplanted into pots; 1 month later, the length and dry weight of seedlings were obtained from the means of 5 seedlings in triplicate.

<sup>b,c</sup> Statistical significance at 5% (b) and 1% level (c) by using the analysis of variance.

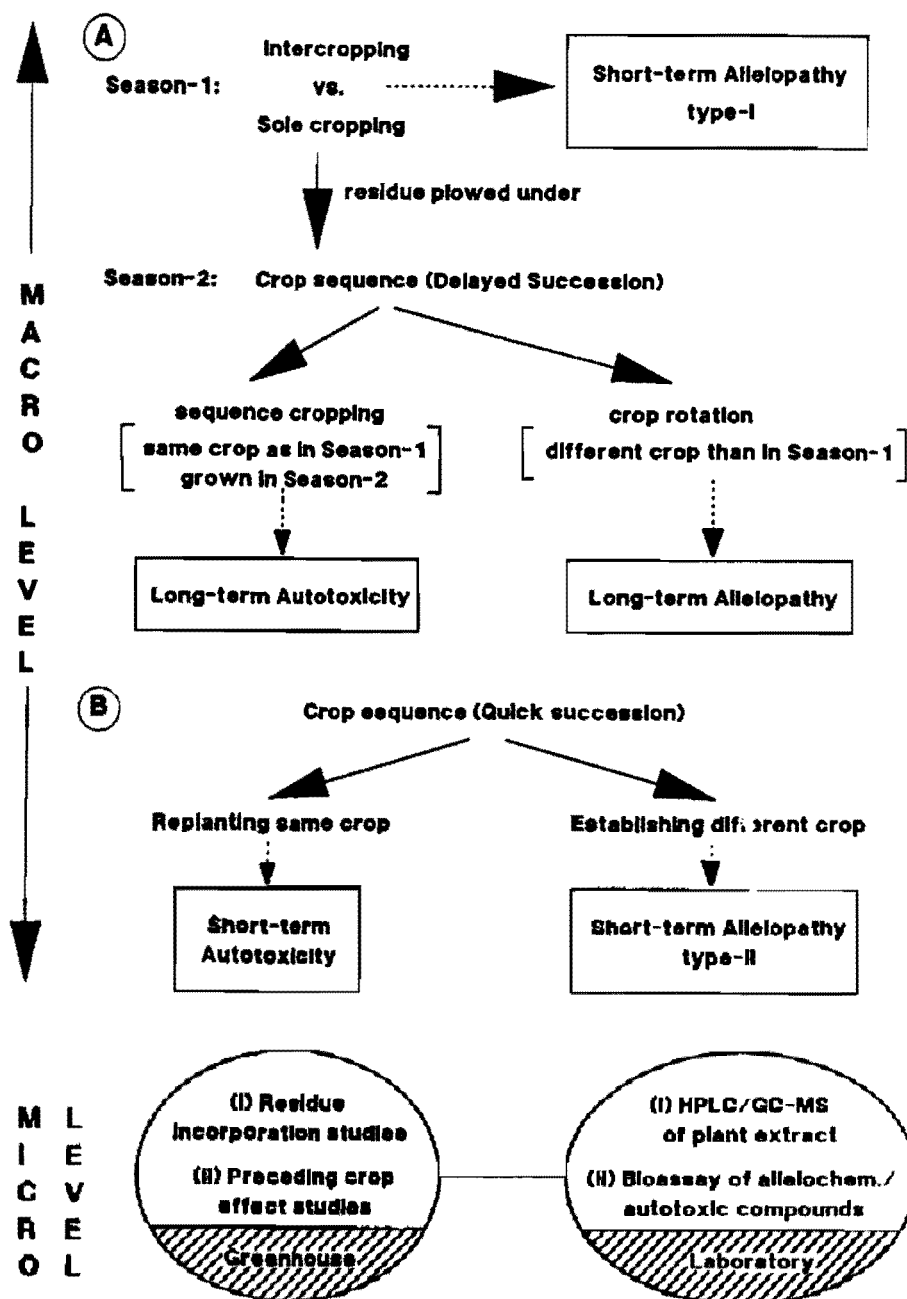
TABLE 3. EFFECT OF EXTRACTS ON GROWTH OF RICE SEEDLINGS<sup>a</sup>

Condition	Amount of straw mixed (g)	Radicle growth		Coleoptile growth	
		Length (mm)	% of Control	Length (mm)	% of Control
Aerobic	0	30.3	79.1	13.3	101.8
	25	24.3	63.4 <sup>c</sup>	14.6	111.7
	50	18.0	47.0 <sup>c</sup>	14.8	113.4
	75	22.3	58.1 <sup>c</sup>	13.6	104.2
	100	14.8	38.7 <sup>c</sup>	11.6	89.1
Anaerobic	0	26.0	68.0 <sup>b</sup>	13.4	102.0
	25	24.4	63.7 <sup>c</sup>	15.8	121.0
	50	15.6	40.7 <sup>c</sup>	12.0	92.0
	75	11.5	30.1 <sup>c</sup>	13.2	101.0
	100	10.4	27.2 <sup>c</sup>	14.2	109.0

<sup>a</sup> The extracts were obtained from the soil (3 kg) mixed with different amounts of straw under aerobic and anaerobic decomposition conditions for 2 weeks. Distilled water was used as control.

<sup>b,c</sup> Statistical significance at 5% (b) and 1% level (c) by using the analysis of variance.





A flow-diagram for study of allelopathy and/or autotoxicity in crops.

Table 1. Effects of extracts of different sunflower organs on seedling growth.

Test Species	Expt. No.	Mean oven-dry weight/plant, mg <sup>c</sup>					Fs
		Control	Leaf Ext.	Inflor. Ext.	Root Ext.	Stem Ext.	
<i>Helianthus annuus</i>	1	908	452 <sup>ab</sup>	325 <sup>ab</sup>	567 <sup>a</sup>	598 <sup>a</sup>	39.3
	2	862	401 <sup>ab</sup>	302 <sup>ab</sup>	548 <sup>a</sup>	587 <sup>a</sup>	26.4
<i>Erigeron canadensis</i>	1	568	209 <sup>a</sup>	135 <sup>ab</sup>	228 <sup>a</sup>	253 <sup>a</sup>	56.2
	2	421	179 <sup>a</sup>	158 <sup>a</sup>	206 <sup>a</sup>	241 <sup>a</sup>	79.8
<i>Rudbeckia hirta</i>	1	753	156 <sup>a</sup>	157 <sup>a</sup>	215 <sup>a</sup>	204 <sup>a</sup>	93.9
	2	624	148 <sup>a</sup>	151 <sup>a</sup>	193 <sup>a</sup>	185 <sup>a</sup>	102.7
<i>Digitaria sanguinalis</i>	1	945	294 <sup>a</sup>	300 <sup>a</sup>	438 <sup>a</sup>	455 <sup>a</sup>	59.4
	2	738	158 <sup>a</sup>	146 <sup>a</sup>	367 <sup>a</sup>	360 <sup>a</sup>	21.4
<i>Amaranthus retroflexus</i>	1	489	100 <sup>a</sup>	136 <sup>ab</sup>	104 <sup>a</sup>	182 <sup>ab</sup>	38.3
	2	531	129 <sup>a</sup>	141 <sup>ab</sup>	112 <sup>a</sup>	231 <sup>ab</sup>	16.4
<i>Haplopappus ciliatus</i>	1	737	251 <sup>a</sup>	136 <sup>ab</sup>	306 <sup>a</sup>	281 <sup>a</sup>	66.1
	2	658	228 <sup>a</sup>	193 <sup>ab</sup>	300 <sup>a</sup>	284 <sup>a</sup>	41.1
<i>Bromus japonicus</i>	1	326	92 <sup>a</sup>	92 <sup>a</sup>	146 <sup>ab</sup>	114 <sup>a</sup>	190.0
	2	309	98 <sup>a</sup>	103 <sup>a</sup>	139 <sup>ab</sup>	126 <sup>a</sup>	106.8
<i>Croton glandulosus</i>	1	703	530 <sup>a</sup>	417 <sup>ab</sup>	527 <sup>a</sup>	554 <sup>a</sup>	6.6
	2	659	486 <sup>a</sup>	434 <sup>ab</sup>	491 <sup>a</sup>	506 <sup>a</sup>	14.8
<i>Aristida oligantha</i>	1	369	66 <sup>a</sup>	60 <sup>a</sup>	189 <sup>ab</sup>	112 <sup>a</sup>	82.0
	2	346	78 <sup>a</sup>	81 <sup>a</sup>	176 <sup>ab</sup>	101 <sup>a</sup>	106.6

<sup>a</sup> Weight significantly different from that of control.

<sup>b</sup> Significant difference from all other extracts.

<sup>c</sup> Each figure represents the mean of 15 plants.

Table 2. Effects of extracts of different sunflower organs on percent germination.<sup>a</sup>

Test Species	Germination expressed as percent of control			
	Leaf Ext.	Inflor. Ext.	Root Ext.	Stem Ext.
<i>Helianthus annuus</i>	90	78	98	97
<i>Erigeron canadensis</i>	95	62	109	94
<i>Rudbeckia hirta</i>	50	30	85	66
<i>Digitaria sanguinalis</i>	92	99	100	100
<i>Amaranthus retroflexus</i>	81	89	98	69
<i>Haplopappus ciliatus</i>	62	45	73	71
<i>Bromus japonicus</i>	91	66	95	97
<i>Croton glandulosus</i>	93	82	95	98
<i>Aristida oligantha</i>	100	90	111	100

<sup>a</sup> Data represent the means for a single test, three similar tests were performed with comparable results.

Table 3. Effects of decaying sunflower leaves on growth of seedlings and germination.

Test Species	Expt. No.	Mean dry weight of seedlings, mg		Fs	Germination <sup>b</sup>
		Control	Test		
<i>Helianthus annuus</i>	1	44	22 <sup>a</sup>	45.4	52
	2	36	21 <sup>a</sup>	10.7	40
<i>Erigeron canadensis</i>	1	54	19 <sup>a</sup>	20.0	87
	2	32	16 <sup>a</sup>	9.4	71
<i>Rudbeckia hirta</i>	1	17	3 <sup>a</sup>	26.0	95
	2	12	2 <sup>a</sup>	19.3	51
<i>Digitaria sanguinalis</i>	1	126	16 <sup>a</sup>	67.8	106
	2	97	11 <sup>a</sup>	84.4	97
<i>Amaranthus retroflexus</i>	1	78	12 <sup>a</sup>	23.7	56
	2	91	16 <sup>a</sup>	41.6	32
<i>Haplopappus ciliatus</i>	1	13	8 <sup>a</sup>	7.0	71
	2	26	10 <sup>a</sup>	12.6	64
<i>Bromus japonicus</i>	1	47	17 <sup>a</sup>	114.0	97
	2	39	15 <sup>a</sup>	71.8	94
<i>Aristida oligantha</i>	1	15	21	3.7	97
	2	19	23	2.2	102

<sup>a</sup> Dry weight significantly different from control.

<sup>b</sup> Expressed as percent of the control.

Table 4. Effects of sunflower root exudate on seedling growth.

Test Species	Expt. No.	Mean dry weight, mg		Fs
		Control	Test	
<i>Helianthus annuus</i>	1	44	32 <sup>a</sup>	5.1
	2	58	40 <sup>a</sup>	12.6
<i>Erigeron canadensis</i>	1	53	36 <sup>a</sup>	8.6
	2	59	45 <sup>a</sup>	6.7
<i>Rudbeckia hirta</i>	1	36	18 <sup>a</sup>	23.6
	2	33	14 <sup>a</sup>	18.7
<i>Digitaria sanguinalis</i>	1	53	39 <sup>a</sup>	12.6
	2	43	25 <sup>a</sup>	21.9
<i>Amaranthus retroflexus</i>	1	71	23 <sup>a</sup>	64.3
	2	64	15 <sup>a</sup>	41.8
<i>Haplopappus ciliatus</i>	1	63	53	1.6
	2	48	42	1.2
<i>Bromus japonicus</i>	1	63	61	1.5
	2	54	52	1.1
<i>Croton glandulosus</i>	1	34	32	0
	2	47	46	0
<i>Aristida oligantha</i>	1	99	95	0
	2	96	91	0

<sup>a</sup> Dry weight significantly different from control.

Table 5. Effects of sunflower leaf leachate on germination and seedling growth.

Test Species	Expt. No.	Mean dry weight of seedlings, mg		Fs	Germination <sup>b</sup>
		Control	Test		
<i>Helianthus annuus</i>	1	47	41	3.7	78
	2	48	37	3.8	63
<i>Erigeron canadensis</i>	1	137	75 <sup>a</sup>	20.0	103
	2	147	50 <sup>a</sup>	32.7	89
<i>Rudbeckia hirta</i>	1	73	23 <sup>a</sup>	26.4	106
	2	60	30 <sup>a</sup>	9.8	91
<i>Digitaria sanguinalis</i>	1	37	8 <sup>a</sup>	30.7	95
	2	26	15 <sup>a</sup>	14.9	91
<i>Amaranthus retroflexus</i>	1	228	80 <sup>a</sup>	46.9	75
	2	206	72 <sup>a</sup>	84.2	68
<i>Haplopappus ciliatus</i>	1	16	6 <sup>a</sup>	51.5	127
	2	29	17 <sup>a</sup>	34.7	92
<i>Bromus japonicus</i>	1	73	72	0	102
	2	60	51	0	97
<i>Croton glandulosus</i>	1	73	67	0	92
	2	82	80	0	81
<i>Aristida oligantha</i>	1	15	12	0	104
	2	22	24	0	101

<sup>a</sup> Dry weight significantly different from the control.

<sup>b</sup> Expressed as percent of the control.

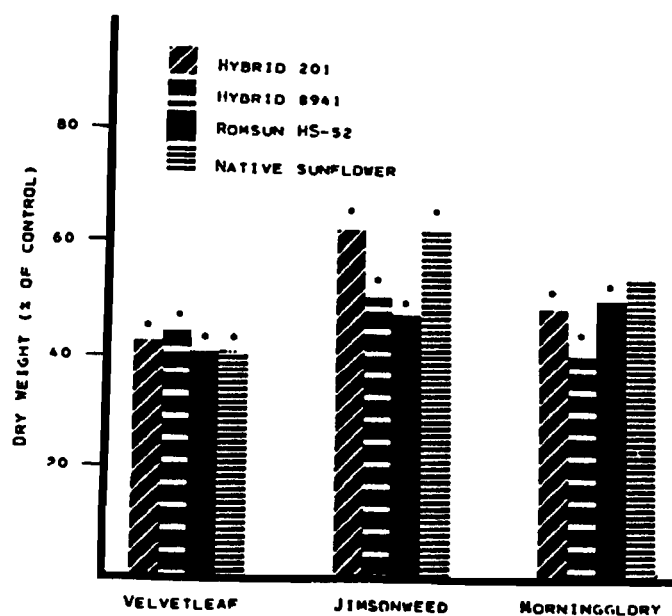
Table 6. Effects of field soils previously in contact with sunflower roots on germination and growth.

Test Species	Date soil taken	Mean dry weights of seedlings, mg		Fs	Germination <sup>c</sup>
		Control <sup>b</sup>	Test		
<i>Helianthus annuus</i>	July	24	15 <sup>a</sup>	15.3	63
	Oct.	28	18 <sup>a</sup>	36.5	48
<i>Erigeron canadensis</i>	July	19	2 <sup>a</sup>	44.2	29
	Oct.	24	3 <sup>a</sup>	95.8	41
<i>Rudbeckia hirta</i>	July	14	6 <sup>a</sup>	12.6	78
	Oct.	9	5 <sup>a</sup>	5.8	62
<i>Digitaria sanguinalis</i>	July	28	16 <sup>a</sup>	12.9	94
	Oct.	24	12 <sup>a</sup>	9.0	86
<i>Amaranthus retroflexus</i>	July	50	12 <sup>a</sup>	46.7	83
	Oct.	50	8 <sup>a</sup>	9.9	64
<i>Haplopappus ciliatus</i>	July	12	9	3.5	64
	Oct.	16	11 <sup>a</sup>	6.8	72
<i>Bromus japonicus</i>	July	11	10	0	79
	Oct.	34	19 <sup>a</sup>	18.5	66
<i>Croton glandulosus</i>	July	28	27	0	89
	Oct.	26	24	0	76
<i>Aristida oligantha</i>	July	9	10	1.5	91
	Oct.	9	12 <sup>a</sup>	14.4	96

<sup>a</sup> Weight significantly different from that of the control.

<sup>b</sup> Control soils were from same field as test soils but not from around sunflower plants.

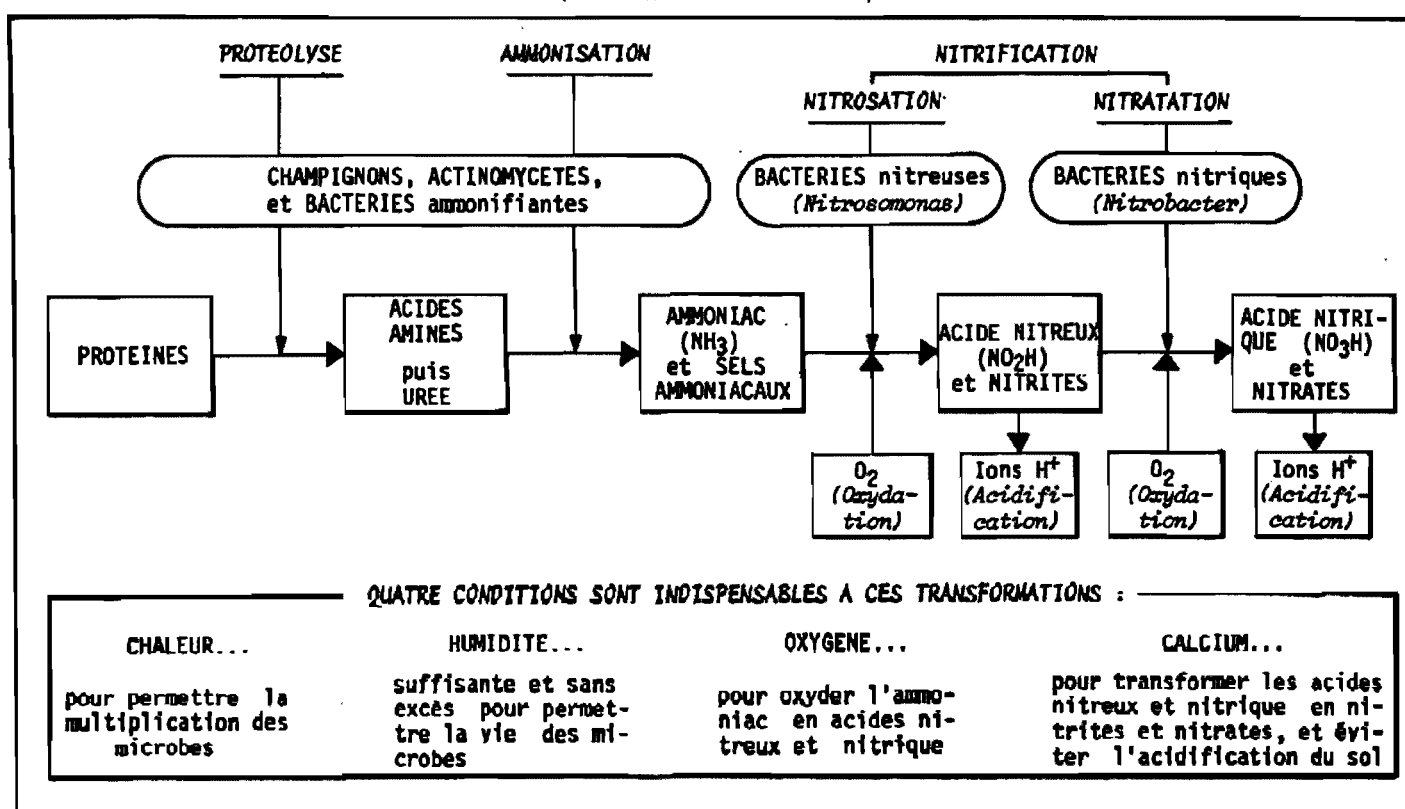
<sup>c</sup> Expressed as percent of the control.



*Figure* . Inhibition of weed seedling growth by leachates of stem tissue from three cultivars and native sunflower. Vertical bars marked with an asterisk (\*) are significantly different from control at the 5% level by the Duncan's multiple range test.

### LA DÉCOMPOSITION DES MATIÈRES AZOTÉES, OU PROTÉOLYSE EN MILIEU AÉRÉ ET PEU ACIDE

Ce schéma concerne aussi bien la protéolyse des matières organiques fraîches (minéralisation primaire M1) que la protéolyse de l'humus (minéralisation secondaire M2)



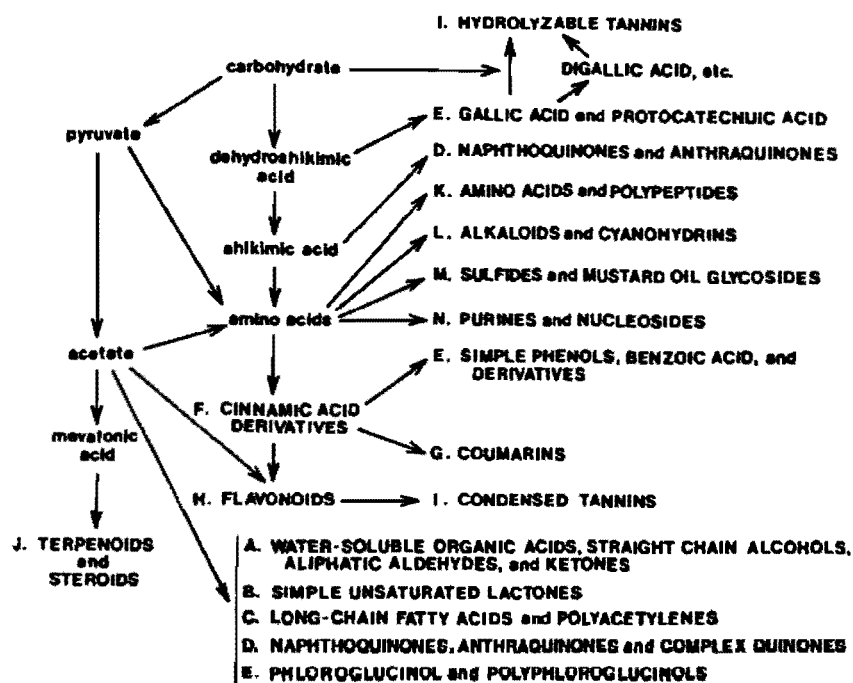


Fig. Probable major biosynthetic pathways leading to production of the various categories of allelopathic agents.

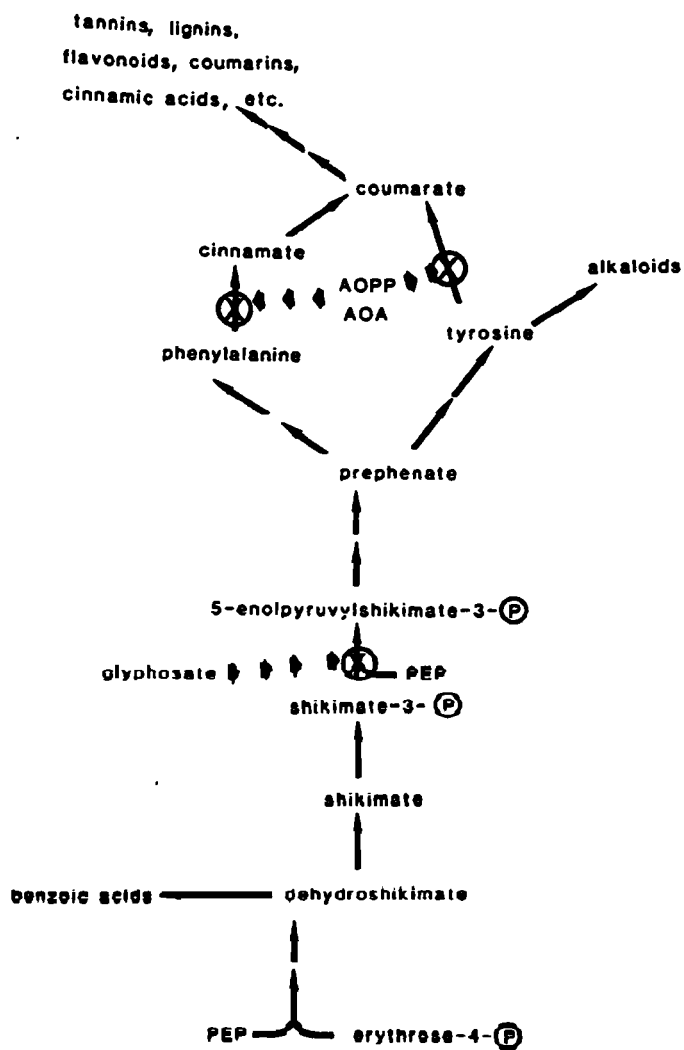


Figure . The shikimic acid pathway and secondary phenolic compounds derived from it. AOA = aminooxyacetic acid, AOPP =  $\alpha$ -aminooxy- $\beta$ -phenylpropionic acid.

Table 1. Effects of various phenolic acids on physiological or biochemical processes.

Process affected	Phenolic Acid	Reference
Mitochondrial respiration inhibited	Vanillic	(53, 117, 217)
	Caffeic	
	Ferulic	
	p-Hydroxybenzoic	
	Protocatechuic	
	p-Coumaric	
	Gallic	
	Cis cinnamic	
	Gallic	
	Benzoic	
Ca <sup>2+</sup> uptake inhibited	Gallic	(53)
	p-Coumaric	
	Vanillic	
	Syringic	
LAA oxidase activity inhibited	p-Hydroxybenzoic	(126)
	Protocatechuic	
	Caffeic	
	Ferulic	
LAA oxidase activity stimulated	3-Hydroxy-4-methoxy cinnamic	(126)
	2,3-Dihydroxybenzoic	
	3,4-Dihydroxybenzoic	
	2,5-Dihydroxybenzoic	
	p-Coumaric	
Growth of plant cell suspension culture inhibited	Salicylic	(48)
	Cinnamic	
	p-Coumaric	
O <sub>2</sub> evolution of isolated chloroplasts inhibited	Ferulic	(217)
	Benzoic	
	Gallic	
	Cinnamic	
Chlorose 4-phosphate dehydrogenase activity inhibited	Caffeic	(101)
Chlorophyll accumulation inhibited	p-Coumaric	(68)
	Vanillic	
	Ferulic	
K <sup>+</sup> uptake by roots inhibited	p-Hydroxybenzoic	(82)
	3,4-Dihydroxybenzoic	
	cinnamic	
Membrane depolarization of root cells stimulated	p-Hydroxycinnamic	(92)
	Salicylic	
	4-Hydroxycinnamic	
Phosphate uptake by root cells	Salicylic	(81)
	Cis cinnamic	
Whole-plant photosynthesis inhibited	Salicylic	(166)
	Cis cinnamic	
	Cinnamic	
	Coumaric	
	Ferulic	
	Gallic	
	Vanillic	
Cellulose 6a-uronosyl phosphotriesterase activity	Caffeic	(165)

Table 2. Phytotoxic and physiological effects of flavonoids on higher plants

Flavonoid	Conc. (µM)	Test Material	Effect (%)	Ref.
Butein	250	Potato ( <i>Solanum tuberosum</i> L.) mitochondria	Uncouples oxidative phosphorylation	(175)
		Cucumber mitochondria	Inhibits ATP formation (81)	(207)
5,7-Dihydroxyflavone	30	Potato mitochondria	Inhibits respiration	(217)
Fisetin	—	Spinach ( <i>Spinacia Oleracea</i> L.) chloroplasts	Inhibits photosynthesis	(217)
		Potato mitochondria	Uncouples oxidative phosphorylation	(174)
Flavone	—	Potato mitochondria	Uncouples oxidative phosphorylation	(175)
		Spinach chloroplasts	Inhibits photosynthesis	(217)
Isoliquiritigenin	250	Potato mitochondria	Uncouples oxidative phosphorylation	(175)
Kaempferol	50	Oat root hairs	Inhibited plasmic streaming	(167)
	100	Cucumber mitochondria	ATP formation inhibited (81)	(119, 207)
Melitin	—	Radish radicle	Inhibited growth	(157)
		Tomato ( <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill) radicle	Inhibited growth	(157)
Quercetin	50	Spinach chloroplasts	Inhibition (50) of photophosphorylation	(152)
	50	Oat root hairs	Inhibited plasmic streaming (100)	(167)
Rutin	200	CP <sub>1</sub> of oat species	Inhibited Ca <sup>2+</sup> -dependent ATPase (80)	(198)
	70	Spinach chloroplasts	p-ATP exchange inhibited (90)	(198)
	100	Cucumber mitochondria	ATP formation inhibited (85)	(207)
Robinia	—	Radish radicle	Growth inhibition	(157)
		Tomato radicle	Growth inhibition	(157)
Naringenin	460	Oat coleoptile	Inhibited growth	(98)
	250	Potato mitochondria	Uncouples oxidative phosphorylation (100)	(175)
Phloretin	500	Potato mitochondria	Uncouples oxidative phosphorylation (100)	(175)
		Apple ( <i>Malus sylvestris</i> ) roots	Inhibited growth	(16)
Phloridzin	—	Chloroplasts	Inhibited energy transfer	(136)
	1600 ppm	Wheat coleoptiles	Inhibited growth	(91)
Fisetin	—	Oat coleoptile	Inhibited growth (50)	(62)



Table 3. Phytotoxic and growth regulatory effects of alkaloids on higher plants.

Alkaloid	Test Species and/or Tissue	Phytotoxic Effects	Ref.
Acetyldeleosin	Cucumber hypocotyl	Inhibited GA-stimulated growth	(228)
Ajaconine	Cucumber hypocotyl	" "	(228)
Colchicine	All eucaryotes	Binds microtubular protein and arrests mitosis	(161)
Caffeine	Coffee ( <i>Coffea arabica</i> L.) seedlings	Growth inhibition	(78)
	Spiny amaranth	Mitotic inhibition	(185)
Delcosine	Pea cambium	Inhibits seed germination	(227)
Delsoine	" "	Inhibited growth	(227)
Lupanine	Cabbage ( <i>Brassica oleracea</i> L.)	Growth reduction	(228)
	Yellow lupine ( <i>Lupinus luteus</i> )		
Nicotine	—	Antiauxin	(228)
		Chlorosis	
Quinine	Pea pods	Phenylalanine ammonia-lyase induction	(89)
Sparteine	Cabbage	Growth reduction	(228)
	Yellow lupine		
Strychnine	—	Germination inhibition	(70)
Theophylline	Coffee seedlings	Growth inhibition	(78)
Trigonelline	Leguminous seedlings	Arrests cell division	(69)

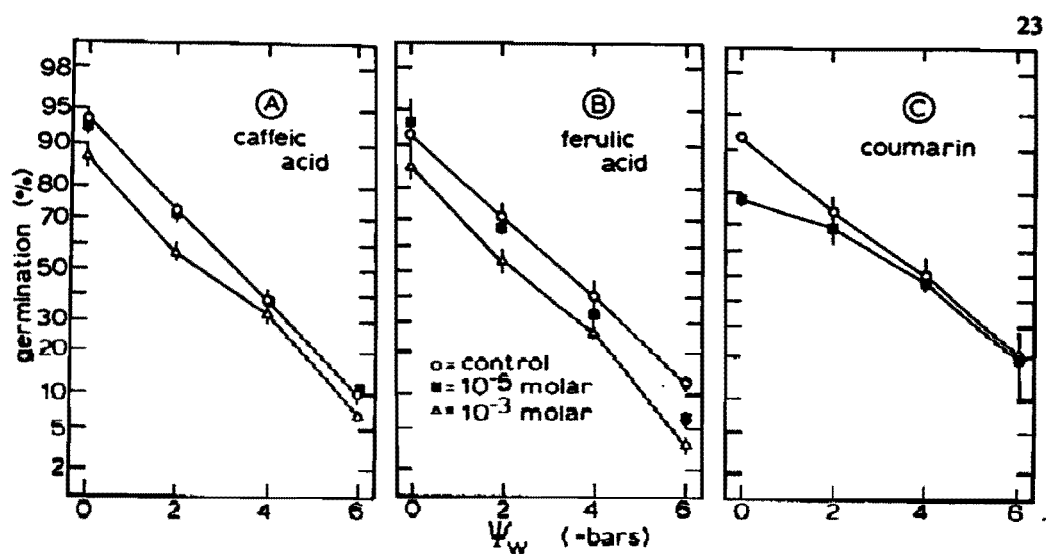


Figure 23. Effects of coumarin, ferulic acid, and cinnamic acid on lettuce seed germination as affected by water potential. (Adapted from Duke, et al.) (61).

Tableau - Principaux sites d'action des herbicides de synthèse et des kolines

ACTIVITE	HERBICIDES (1)	KOLINES
<b>PERTURBATION DE LA PHOTOSYNTHESE</b>		
- Inhibition du transfert d'électrons dans les thylakoïdes.	Ioxynil, Nitrofène, S-triazines, Uraciles...	Phénylheptatriyne, hyperosine, c-certhényl (3)
- Accepteurs d'électrons en amont de la ferredoxine.	Bipyridiliuns	---
- Perturbation des photophosphorylations.	Dinitrophénols, Toluidines, certains phénylcarbonates, bromphénoxime...	Raampférol, Phloridzine (2).
- Fermeture des stomates	---	Scopoletine, acide chlorogénique, acide tannique (2)
- Perturbation de la synthèse des pigments	Aminotriazole	Acides ferrulique, p-coumarique, vanillique (2).
<b>PERTURBATION DE LA RESPIRATION MITOCHONDRIALE</b>		
- Inhibition du transfert des électrons dans la membrane mitochondriale.	Phénylcarbonates, Phénols nitrés, Diphényléthers, Pyriclore...	Juglone, Quinones, Cyanohydrines (2).
- Découplage des phosphorylations oxydatives.	Phénols nitrés, Nitrofène, Dinitroanilines...	Acides p-coumarique, cinnamique, salicylaldéhyde (2).
<b>PERTURBATION DU FONCTIONNEMENT DES MEMBRANES BIOLOGIQUES</b>		
- Altération du potentiel électrique trans-membranaire.	---	Acides chéroliques (4).
- Inhibition des ATP-ases.	---	Flaxonides, Juglone (4).
- Altération de la perméabilité membranaire.	Huiles de pétrole, Paraquat.	Acides phénoliques (4).
<b>PERTURBATION DE LA CROISSANCE</b>		
- Divisions cellulaires.	Chlorsulfuron, Trifluraline, Carbamates...	Acide parasorbique, coumarine, Cinéole... (2)
- Synthèses protéiques.	Glyphosate, Propazine	Coumarine, Acides phénoliques (2)
- Synthèses lipidiques.	Thiolcarbonates, Dalapon.	Certains acides phénoliques (2)
- Inhibitions enzymatiques diverses.	Dalapon, 2,4-D...	Acides phénoliques (2).
- Modification des équilibres hormonaux.	Phytohormones de synthèse, Naptelane.	Acides phénoliques, Tannins (2).

(1) TISSOT et SEVERIN, 1984

(2) EINMELLIG, 1986

(3) DUKE et LYDON, 1988

(4) BALKE, 1986

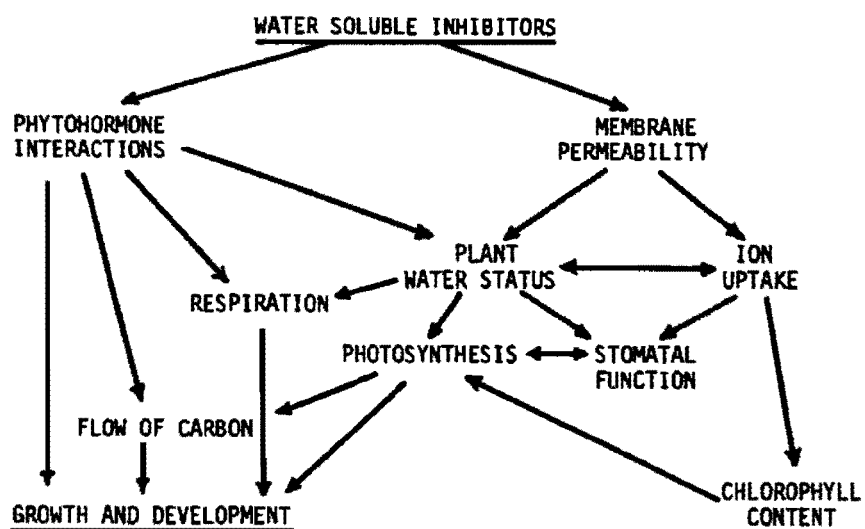


Figure . Hypothetical action sequence suggesting allelochemical involvement in plant processes. Each arrow suggests a negative impact.

Table . Allelopathic Agents Isolated From Various Sources (46)

Inhibitors in			
Root Exudates	Leaf Leachates	Volatile Inhibitors	Sick Soil Toxicants
1. Allicin	1. 3-Acetyl-6-methoxybenzaldehyde	1. Ethylene	1. Decomposition products of amygdalin
2. Chlorogenic acid	2. Genistic acid	2. $\beta$ -Pinene	2. Phlorizin
3. Melilotic acid	3. Dihydroxystearic acid	3. Camphene	3. Phloretin
4. Gallic acid	4. Protocatechuic acid	4. Cineole	
5. <i>o</i> -Coumaric acid	5. Caffeic acid		
6. Piperic acid	6. Syringic acid		
7. 2-Furanacrylic acid	7. <i>p</i> -Hydroxy benzoic acid		
8. Juglone			
9. <i>p</i> -Hydroxy benzaldehyde			
10. Phenylpropionic acid			

**TABLE 1. Effects of Varying Supplemental UV Intensities on Concentrations of Chlorogenic Acids and Scopolin in Tobacco Plants<sup>a</sup>**

Treatment <sup>b</sup>	Phenol concn. ( $\mu\text{g/g}$ fresh wt of plant part)	
	Total chlorogenic acids	Scopolin
Older leaves		
Control	657	2.1
Low UV	910	3.1
Medium UV	675	11.3
High UV	464	59.3
Younger leaves		
Control	1290	4.5
Low UV	2076	7.6
Medium UV	1615	28.1
High UV	1797	38.6
Stems		
Control	143	11.0
Low UV	290	15.9
Medium UV	229	38.7
High UV	323	34.1
Roots		
Control	222	39.4
Low UV	234	46.2
Medium UV	187	37.4
High UV	89	19.5

<sup>a</sup> Data from Koeppel *et al.* (1969).

<sup>b</sup> UV in  $\text{mW}/\text{ft}^2$ : low = 1–1.5; medium = 4–5; high = 5–8.

**TABLE 2. Concentrations of Chlorogenic Acids and Scopolin in Nitrogen-Deficient and Control Sunflower Plants 5 Weeks from Start of Treatment<sup>a</sup>**

Plant organ and treatment	Phenol concn. ( $\mu\text{g/g}$ fresh wt of plant part)	
	Total chlorogenic acids	Scopolin
Older leaves		
Control	1139	7.2
Deficient	8884	6.4
Younger leaves		
Control	1737	— <sup>b</sup>
Deficient	873	— <sup>b</sup>
Stems		
Control	383	1.8
Deficient	3275	— <sup>b</sup>
Roots		
Control	303	— <sup>b</sup>
Deficient	490	— <sup>b</sup>

<sup>a</sup> Data from Lehman and Rice (1972).

<sup>b</sup> Below amounts determinable by procedure used.

TABLE 3. Quantities of Phenolic Compounds Found in Leachates of Sunflowers Grown under (+) or (-) Phosphate Conditions<sup>a</sup>

Leachate type	Plant age (days)	±P	Phenol concn.
			(mg/g dry wt of root or top)
Intact roots	34	+P	0.069
		-P	0.14
Intact roots	31	+P	0.048
		-P	0.22
Intact roots	29	+P	0.14
		-P	0.42
Dried tops	34	+P	0.14
		-P	0.22
Dried tops	30	+P	0.16
		-P	0.40
Dried roots	34	+P	0.23
		-P	0.46
Dried roots	30	+P	0.22
		-P	0.44

<sup>a</sup> From Koeppel et al. (1976).

TABLE 4. Concentrations of Chlorogenic Acids and Scopolin in Potassium-Deficient and Control Sunflower Plants 5 Weeks after Start of Treatment<sup>a</sup>

Plant organ and treatment	Phenol concn. (µg/g fresh wt of plant part)	
	Total chlorogenic acids	Scopolin
Older leaves		
Control	1139	7.2
Deficient	832	16.5
Younger leaves		
Control	1737	— <sup>b</sup>
Deficient	2001	1.1
Stems		
Control	383	1.8
Deficient	1458	2.1
Roots		
Control	303	— <sup>b</sup>
Deficient	178	— <sup>b</sup>

<sup>a</sup> Data from Lehman and Rice (1972).

<sup>b</sup> Below amounts determinable by procedure used.

TABLE 5. Concentrations of Chlorogenic Acids and Scopolin in Sulfur-Deficient and Control Sunflower Plants 5 Weeks after the Start of Treatment<sup>a</sup>

Plant organ and treatment	Phenol concn. (µg/g fresh wt of plant part)	
	Total chlorogenic acids	Scopolin
Older leaves		
Control	1139	7.2
Deficient	4399	7.7
Younger leaves		
Control	1737	— <sup>b</sup>
Deficient	4272	— <sup>b</sup>
Stems		
Control	383	1.8
Deficient	1192	0.6
Roots		
Control	303	— <sup>b</sup>
Deficient	464	1.8

<sup>a</sup> Data from Lehman and Rice (1972).

<sup>b</sup> Below amounts determinable by procedure used.

**TABLE 6. Effects of Stress Factors on Concentrations of Total Chlorogenic Acids and Total Isochlorogenic Acids in Sunflower Plants<sup>a</sup>**

<i>Stress applied</i>	<i>Phenol concn.</i> <i>(µg/g dry wt of plant)<sup>b</sup></i>	
	<i>Total chlorogenic acids</i>	<i>Total isochlorogenic acids</i>
None, control	43	135
UV Light	113	203
- H <sub>2</sub> O	258	320
UV; - H <sub>2</sub> O	455	512
- Nitrogen	458	1065
- Nitrogen; UV	310	375
- Nitrogen; - H <sub>2</sub> O	645	2185
- Nitrogen; - H <sub>2</sub> O; UV	546	979

<sup>a</sup> Data from del Moral (1972).

<sup>b</sup> Weighted mean of leaf, stem, and root tissues.

**TABLE 7. Effect of Chilling Temperatures on Concentrations of Chlorogenic Acids and Scopolin in Tobacco Plants 24 Days after Start of Treatment<sup>a</sup>**

<i>Organ and treatment</i>	<i>Phenol concn.</i> <i>(µg/g fresh wt of plant part)</i>	
	<i>Total chlorogenic acids</i>	<i>Scopolin</i>
<b>Older leaves</b>		
Control	1204	9.4
Chilled	3812	12.2
<b>Younger leaves</b>		
Control	1714	4.0
Chilled	4387	1.1
<b>Stems</b>		
Control	205	109.0
Chilled	965	96.5
<b>Roots</b>		
Control	2460	555.0
Chilled	860	178.0

<sup>a</sup> Data from Koeppel *et al.* (1970b).



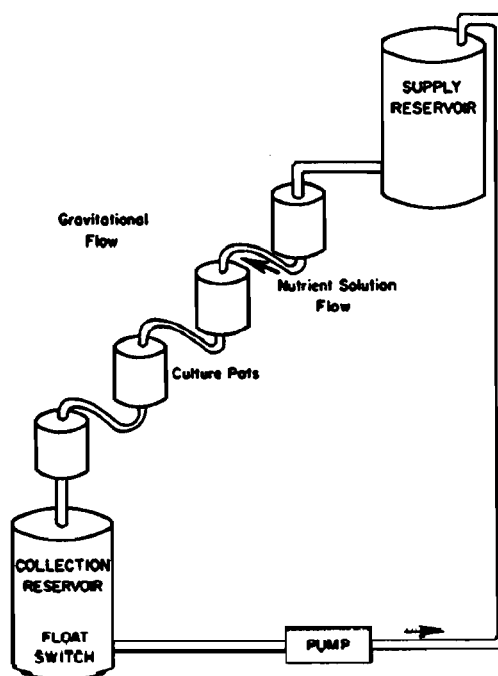


Fig. . Stairstep apparatus. Diagrammatic representation of one line of the experimental apparatus used to separate mechanisms of allelopathy from those of competition. These lines contained pots of corn alternating with pots of *Setaria faberii*. Control lines contained only pots of corn.

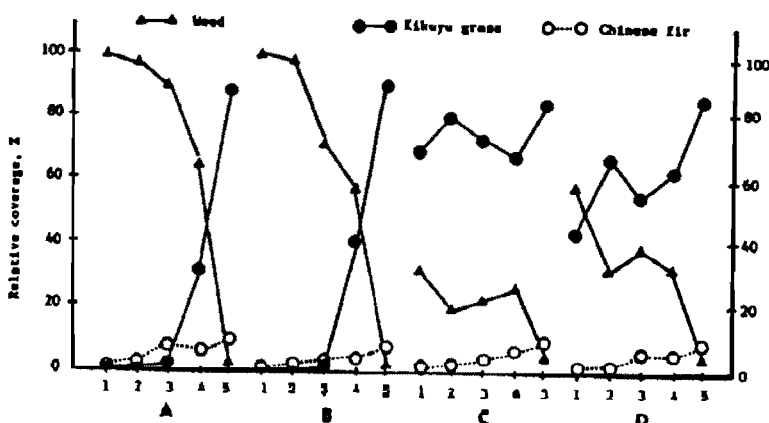


Fig. 1 Effect of field treatments on ground cover expressed in percent of relative coverage per plot of kikuyu grass, weed, and Chinese fir harvested on five dates, 1: April 19, 2: June 21, 3: December 11, 1984, 4: May 15, and 5: December 15, 1985. The field treatments are the same as Fig. 1 described. The data of weeds and kikuyu grass between treatments were significantly different at 5% level, and that of Chinese fir was not significant.

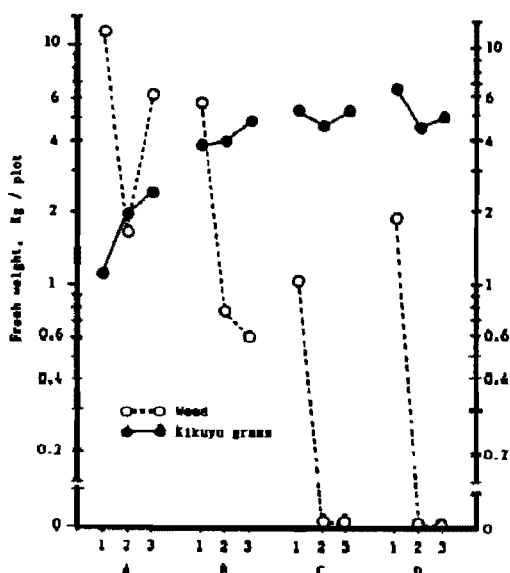


Fig. 2 Effect of field treatments on the biomass of kikuyu grass and weeds harvested on (1) July 7, 1985, (2) March 9, 1986, and (3) May 3, 1986. The data between treatments and species were significant at 5% level.

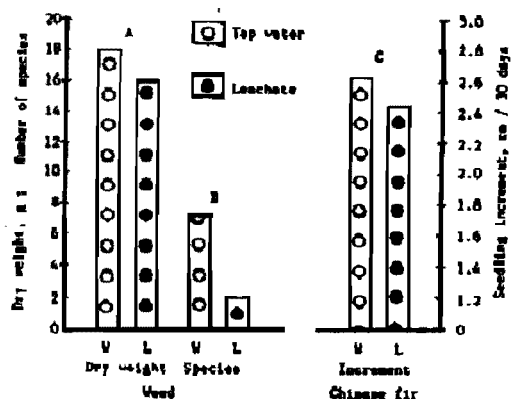


Fig. 3 The comparative effects of tap water (W) and aqueous leachate of kikuyu grass at 1% concentration (L) on growth of weed and Chinese seedlings grown in pot under greenhouse conditions. A: dry weight of weed seedlings, B: number of weed species, C: increment of seedling height of Chinese fir. The data between W and L were significantly different at 5% in experiments A and B but not in experiment C.

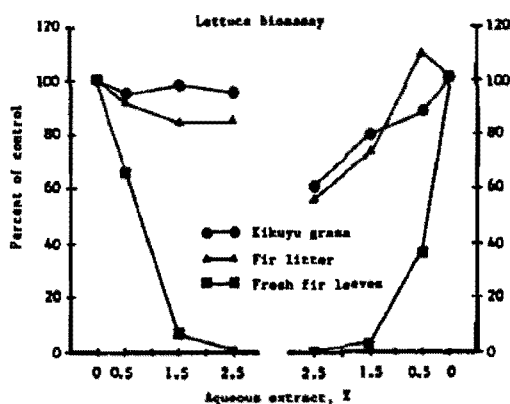


Fig. 1 Effects of aqueous extracts of kikuyu leaf, fir litter and fresh fir leaf on seed germination and radicle growth of lettuce.

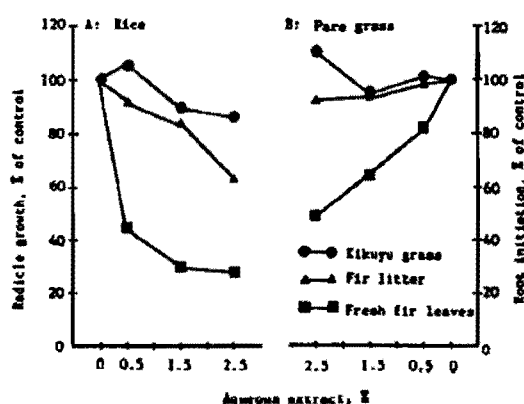


Fig. 2 Effect of aqueous extracts of kikuyu leaf, fir litter and fresh fir leaf on the radicle growth of rice seedlings (Figure A), and on root initiation of stolon cuttings of para grass (*Brachiaria mutica*) (Figure B).

Table . Quantitative comparison of phytotoxic phenolics in three fractions of extracts of kikuyu grass and fresh leaves and litter of Chinese fir

Compound	Quantity, $10^{-7}$ mole/gram sample								
	Fir Litter			Fresh fir leaves			Kikuyu grass		
	Ac*	Neu	Alk	Ac	Neu	Alk	Ac	Neu	Alk
Galic acid	0.8	1.4	0.1	2.0	2.4	0.2	1.1	1.2	0.1
<i>p</i> -Hydroxybenzoic acid	2.3	1.3	0.1	2.9	1.4	..**	-	0.7	
Protocatechuic acid	1.3	0.4	-	2.5	1.1	-	0.8	0.7	0.3
Vanillic acid	1.1	0.4	-	1.6	0.7	-	1.1	0.4	
Syringic acid	-	0.3	-	1.8	-	-	0.4	0.4	
<i>p</i> -Coumaric acid	1.2	-	-	-	-	-	1.8	0.7	
<i>m</i> -Coumaric acid	-	-	-	1.0	0.8	-	6.0	1.1	
<i>o</i> -Coumaric acid	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0
Ferulic acid	0.8	0.2	-	0.2	0.8	-	-	-	
Subtotal	7.5	4.1	0.2	12.0	7.1	0.2	11.1	4.7	1.5
Total		11.8			19.3			17.4	

\* The description of three fraction of extracts designated as follows: Ac: acid, Neu: neutral, and Alk: alkaline, see text.

\*\* Trace amount and not detectable.

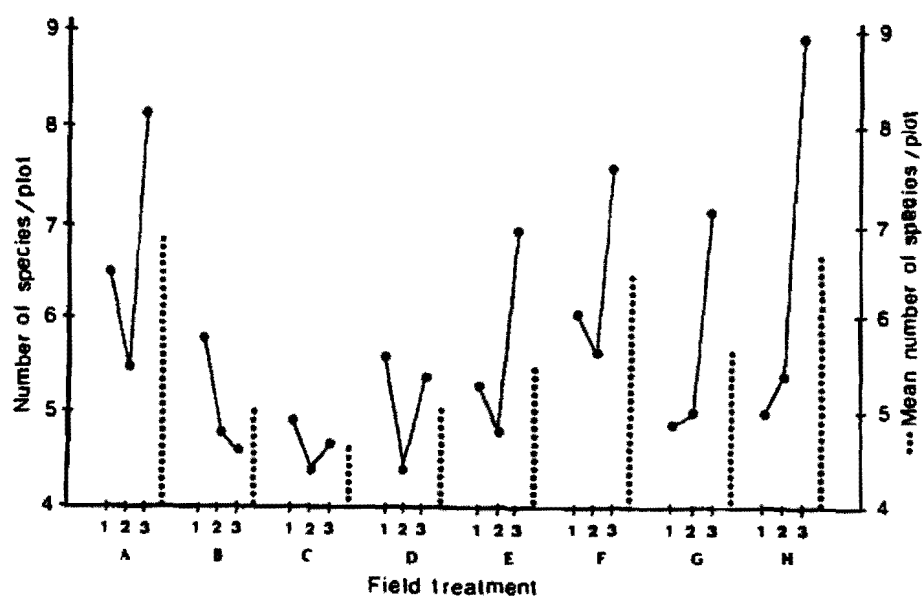


Fig. 1. Effect of field treatments on the average number of species harvested on 3 dates in 1986-1988. The treatments were: A: open ground without planting any plant, B: planted with kikuyu grass, C: planted with kikuyu grass and *A. formosana*, D: planted with kikuyu grass and *Z. formosana*, E: planted with kikuyu grass and *C. caniphora*, F: planted with *A. formosana*, G: planted with *Z. formosana*, H: planted with *C. caniphora*. Three measurement dates were: 1 = November 11, 1986; 2 = April 29, 1987; 3 = May, 1988.

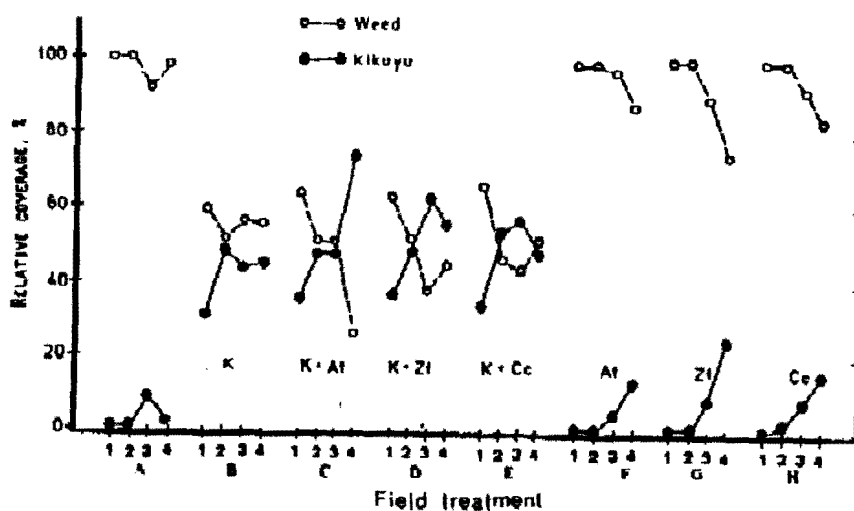


Fig. 2. Effect of field treatments on ground cover expressed in percent per plot of kikuyu grass and weed harvested on four dates. The field treatments are the same as described in Fig. 1. The measurement dates were: 1 = November 11, 1986, 2 = April 29, 1987, 3 = October 28, 1987, and 4 = May 3, 1988. The data of weeds and kikuyu grass between treatments were significantly different at the 5% level.

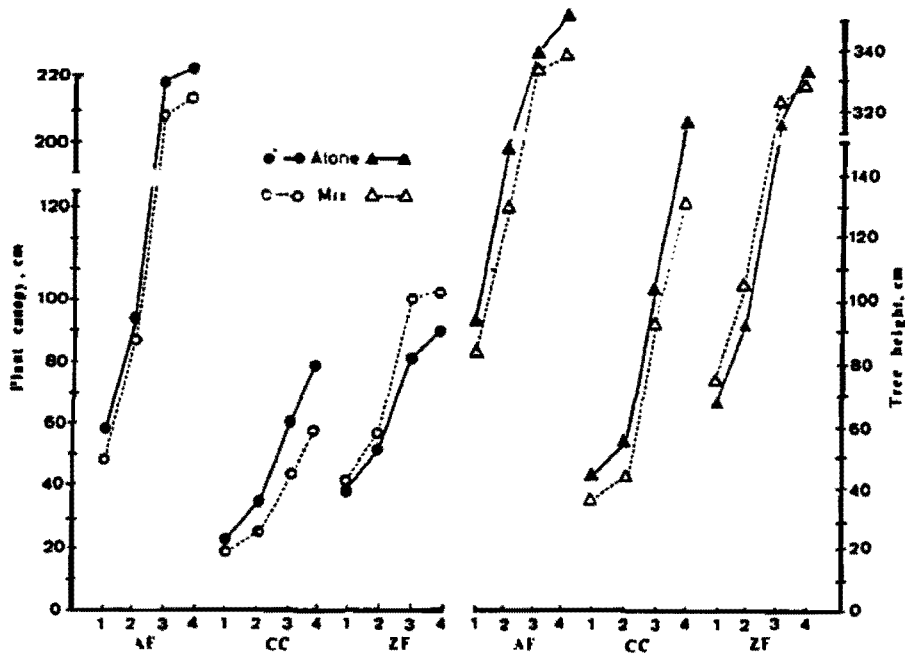


Fig. 1 Comparison of tree growth between mixed planting of kikuyu grass and woody plant and single planting of woody plant. Data are the average of replications from the diameter of tree canopy and tree height. AF, *Alnus formosana*; CC, *Cinnamomum camphora*; ZF, *Zeikova formosana*.

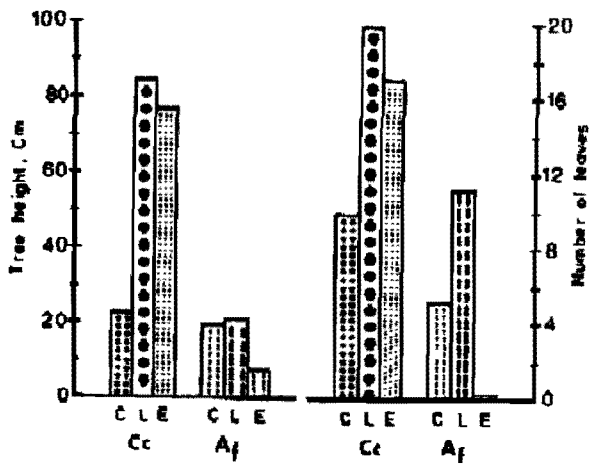


Fig. 2 The comparative effects of tap water (C) and aqueous leachate (L) and extract (E) of kikuyu grass (5% concentration) on the seedling growth of *Cinnamomum camphora* (Cc) and *Alnus formosana* (Af). The seedling growth of woody plants was expressed by tree height and number of leaves.

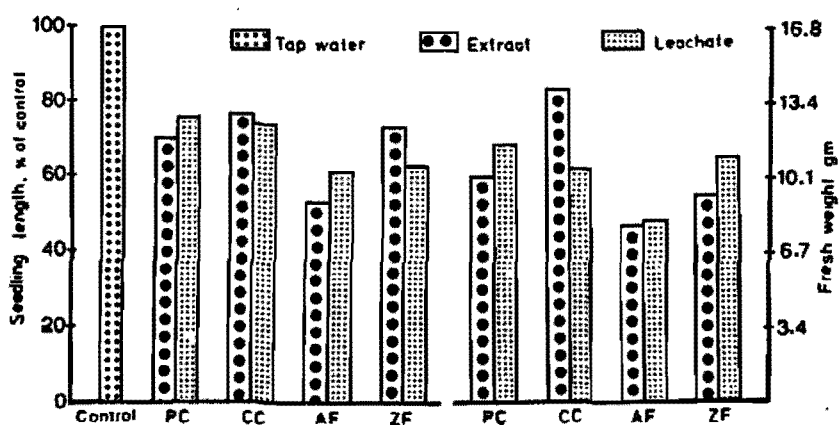


Fig. 1 Effects of aqueous extracts and leachates of *P. clandestinum* (PC), *C. camphora* (CC), *A. formosana* (AF) and *Z. formosana* (ZF) on the seedling growth of *Miscanthus floridulus*.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AHSHPANECK D.C. (1962) : Ecological studies on plant inhibition by *Solanum rostratum*. Ph. D. Dissertation, Univ. of Oklaoma, Norman.
- ARMSTRONG G.M., ROHRBAUGH L.M., RICE E.L., WENDER S.H. (1970) : The effect of nitrogen deficiency on the concentration of caffeoylguinic acids and scopolin in tobacco. *Phytochemistry*, 9, p. 945-948.
- AUDUS L.J. () : Plant growth substance. In : *Chemistry and Physiology*. Leonard Hill, London, vol. 1, 240 p.
- BELL D.T., MULLER C.H. (1973) : Dominance of California annual grasslands by *Brassica nigra*. *Am. J. Bot.*, 90, p. 227-299.
- BHOWMICK P.C., DOLL J.D. (1979) : Evaluation of allelopathic effects of selected weed species on corn and soybeans. *Proc. Noth. Cent. Weed control conf.*, 34, p. 43-45
- BONNER J., GALSTON A.W. (1944) : Toxic substances from the culture media of geranyle which may inhibit growth. *Bot. Gaz. (Chicago)*, 106, p. 185-198.
- BOUGHEY A.S., MUMO P.E., MEILALEJOHN J., STRANG R.M., SWIFT M.J. (1964) : Antibiotic reactions between African savanna species. *Nature (London)*, 203, p. 1302-1303.
- BUCHLOTZ K.P. (1971) : The influence of allelopathy on mineral nutrition. In : "Biochemical Interaction among plants" (Environ. Physiol. Subcomm., U.S. Natl. Comm. for IBP, eds), p. 86-89. *Natl. Acad. Sci., Washington, D.C.*
- BURGOS-LEON W., GANOY F., NICOU R., CHOPART J.L., DOMMERGUES Y. (1980) : Etudes et travaux : un cas de figure des sols induite par la culture du sorgho. *Agron. Trop. (Paris)*, 35, p. 319-334.
- CARNAHAN G., HULL A.C. (1962) : The inhibition of seeded plants by tarweed. *Weeds*, 10, p. 87-90.
- CAUSSANEL J.P. (1975) : Phénomène de concurrence par allélopathie entre adventices et plantes cultivées Columa-EWRC. Cycle International de perfectionnement en malherbologie, Versailles, Mars, 7 p.
- CHOU C.H., YOUNG C.G. (1974) : Phytotoxic substances in twelve subtropical grasses. *Chem. Ecol.*, vol. 1, n° 2, p. 183-193.
- CHOU C.H., LIN H.J. (1976) : Autointoxication mechanism of *Oryza sativa*. Phytotoxic effects of decomposing rice residues in soil. *J. Chem. Ecol.*, vol. 2, n° 3, p. 353-367.

- CHOU C.H., PATRICK Z.A. (1976) : Identification and phytotoxic activity of compounds produced during decomposition of corn and rye residues in soil. *J. Chem. Ecol.*, 2, p. 369-387.
- CHOU C.H., HWANG S.Y. PENG C.I., WANG Y.C., HSU F.H., CHUNG N.J. (1987) : The selective allelopathic interaction of a pasture-forest intercropping in Taiwan. *Plant and Soil*, 98, p. 31-41.
- CHOU C.H., CHANG S.J., CHEUG C.M., WANG Y.C., HSU F., DEN W.H. (1989) : The selective allelopathic interaction of a pasture-forest intercropping in Taiwan. II. Interaction between kikuyu grass and three hardwood plants. *Plant and Soil*, 116, p. 207-215.
- COLLISION R.C., CONN H.J. (1925) : New York State Agr. In : Exp. Tech. Bull., n° 114, 34 p.
- CRUISCKSHANK I.A.M., PERRIN D.R. (1964) : Pathological function of phenolic compounds in plants. In : "Biochemistry of Phenolic compounds" (J. B. HARBONE, ed.), p. 511-544. Academic Press, New-York.
- DEAR J., ARRONOFF S. (1965) : Relative of chlorogenic and caffeic acides during the onset of deficiency in sunflower. *Plant Physiol*, 40, p. 458-459.
- DE CANDOLLE M.A.P. (1832) : In : *Physiologie Végétale*, III, Bechet jeune. Lib. Fac, Med.
- DEL MORAL R., MULLER C.H. (1970) : The allelopathic effects of *Eucalyptus camaldulensis*. *The american midland naturalist*, 83, p. 254-282.
- DEL MORAL R., (1972) : On the variability of chlorogenic acide concentration. *Oecologie*, 9, p. 289-300.
- DIETERMAN L.J., LIN C.Y., ROHRBAUGH L., THIESFELD V., WENDER S.H. (1964 a) : Identification and quantitative determination of Scopolin and Scopoletin in tobacco plants treated with 2,4 dichlorophenoxyacetic acids. *Anal. Biochem.*, 9, p. 139-145.
- DOREE J.F. (1989) : Intérêt du travail minimum avec couverture dans les systèmes de culture des Hauts de l'Ouest de La Réunion. ENSAM-CNEARC-IRAT/Réunion, 96 p.
- DROST D.C., DOLL J.D. (1980) : The allelopathic effect of yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*) on corn (*Zea mays*) and soybeans (*Glycine max*). *Weed Science*, 28, p. 229-233.
- DUKE S.O., LYNDON J. (1987) : Herbicides from natural compounds. *Weed Technology*, 1 (2), p. 122-128.



- EINHELLIG F.A., RICE E.L., RISSER P.G., WENDER S.H. (1970) : Effect of scopoletin on growth, CO<sub>2</sub> exchange rates, and concentration of scopoletin, scopolin, and chlorogenic acids in tobacco, sunflower, and pigweed. Bull. Toney Bot. Club, 97, p. 22-33.
- EINHELLIG F.A., RASMUSSEN J.A. (1978) : Synergistic inhibitory effect of vanillic and p-hydroxybenzoic acids on radish and grain *sorghum*. J. Chem. Ecol., 4, p. 425-436.
- EINHELLIG F.A., ECKRICH P.C. (1983) : Interaction of temperature and ferulic acid stress on grain *sorghum* and soybeans. J. Chem. Ecol.
- FARKAS G.L., KIRALY Z. (1962) : Role of phenolic compounds in the physiology of plant diseases and disease resistance. Phytopathol., 2, 44, p. 105-150.
- FAY P.K., DUKE W.B. (1977) : An assessment of allelopathic potential in *Avena* germplasm. Weed Science, 25, p. 224-228.
- FOMENKO B.S. (1968) : Effect of ionizing radiation on the metabolism of some phenols in the shoots of plants differing in their radiosensitivity. Biol. Nank., 11, p. 45-50.
- FUNKE G.L. (1941) : Essai de phytosociologie expérimentale. Bull soc. Hist. Nat. Toulouse, 76, p. 19-21.
- GREENLAND D.J. (1958) : Nitrate fluctuations in tropical soils. J. Afric. Sci., 50, p. 82-92.
- GRUMMER G. (1955) : Die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen allelopathic. Fischer, Jena, p. 162.
- GUENZI W.D., Mc CALLA T. (1962) : Inhibition of germination and seedling development by crop residues. Soil Sci. Soc. Am. Proc., 26, p. 456-458.
- GUENZI W.D., Mc CALLA T. (1966) : Phenolic acids in oats, wheat, *sorghum*, and corn residues and their phytotoxicity. Agron. J., 58, p. 303-304.
- HARTING A.C., PUTNAM A.R., STEPHENS C.T. (1989) : Inhibitory activity of Asparagus root tissue and extracts on asparagathes seedlings. J. Am. Soc. Hort. Sci., 114, p. 144-148.
- HATTORI S., NOGUCHI I. (1959) : Microbiol degradation of rutin. Nature (London), 189, p. 1145-1146.
- HEDGE R.S., MILLER D.A. (1990) : Allelopathy and autotoxicity in Alfafa : characterization and effects of preceding crops and residue incorporation. Crop Science, 30, p. 1255-1259.

- HENDERSON M.E.K., FARMER V.C. (1955) : Utilization by soil fungi of p-hydroxybenzaldehyde, ferulic acid, syringaldehyde and vanilline. *J. Gen. Microbiol.*, 12, p. 37-46.
- HICKS S.K., WENDT C.W., GANNAWAY J.R., BAKER R.B. (1989) : Allelopathic effects of wheat straw on cotton germination, emergence, and yield. *Crop Science*, 29, p. 1057-1061.
- KIMBER R.W.L. (1973) : Phytotoxicity from plant residues. III. The relative effect of toxins and Nitrogen immobilisation on the germination and growth of wheat. *Plant Soil*, 38, p. 543-555.
- KOEPPE D.E., ROHRBAUGH L.M., WENDER S.H. (1969) : The effect of varying U.V. intensities on the concentration of scopolin and caffeoylquinic acids in tobacco and sunflower. *Phytochemistry*, 8, p. 889-896.
- KOEPPE D.E., ROHRBAUGH L.M., RICE E.L., WENDER S.H. (1970 c) : Tissue age and caffeoylquinic acid concentration in sunflower. *Phytochemistry*, 9, p. 297-301.
- KOEPPE D.E., SOUTHWICK L.M., BITTELL J.E. (1976) : The relationship of tissue chlorogenic acid concentrations and leaching of phenolics from sunflowers grown under varying phosphate nutrient conditions. *Can. J. Bot.*, 54, p. 593-599.
- KOMMEDAHL T., KOTHEIMER J.B., BERNARDINI J.V. (1959) : The effect of quackgrass on germination and seedling development of certain crop plants. *Weeds*, 7, p. 1-12.
- LAURENCE J.G., COLWELL A., SEXTON O.J. (1991) : The ecological impact of allelopathic in *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae). *Am. J. of Botany*, 78 (7), p. 948-958.
- LETOURNEAU D., HEGGENESS H.G. (1957) : Germination and growth inhibitors in leafy spurge foliage and quackgrass rhizomes. *Weeds*, 5, p. 12-19.
- LEATHER G.R. (1983) : Weed control using allelopathic crop plants. In : North Am. Symp. Allelopathy, Nov., p. 14-17, Urbana-Champaign, Illinois (Abstr.).
- LEATHER J.W. (1911) : Records of drainage in India. *Meur. Dep. Agric. India, Chem. Ser.*, 2, p. 63-140.
- LEHMAN R.H., RICE E.L. (1972) : Effect of deficiencies of nitrogen, potassium and sulfure on chlorogenic acids and scopolin in sunflower. *Am. Midl. Nat.*, 87, p. 71-80.
- LEVIN D.A. (1971) : Plant phenolics : an ecological perspective. *Am. Nat.*, 105, p. 157-181.
- LEWIS J.A., STARKEY R.L. (1969) : Decomposition of plant tannins by some soil microorganisms. *Soil Science*, 107, p. 235-291.

- LOCHE J., CHOUTEAU J. (1963) : Incidences des carences en Ca, Mg ou P sur l'accumulation de polyphénol dans la feuille de tabac. C.R. Hebd. Sciences Acad. Agric. Fr., 49, p. 1017-1026.
- LOTT H.V. (1960) : Uber den einfluss der ruzwelligen strahlung auf die biosynthese der pflanzlichen polyphenole. Planta, 55, p. 480-495.
- LOVETT J.V., JESSOP R.S. (1982) : Effects of residues of crop plants on germination and early growth of wheat. Aust. J. Agric. Res., 33, p. 909-916.
- LOVETT J.V., JOKINEN K. (1984) : A modified stairstep apparatus for studies of allelopathy and other phytotoxic effects. Journal of agricultural science in Finland, vol. 56, p. 1-7.
- MALLIK M.A.B., TESFAI K. (1988) : Allelopathic effect of common weeds on soybean growth and soybean *Bradyrhizobium symbiosis*. Plant and Soil, 112, p. 177-182
- MENZIES J.D., GILBERT R.G. (1967) : Responses of soil microflora to volatile components in plant residues. Soil Sci. Soc. Am. Proc., 31, p. 495-496.
- MICHELLON R., CHASTEL J.M. (1988) : Recherches sur les systèmes de production agricole dans les Hauts de l'Ouest. Rapport Annuel, IRAT-Réunion, p. 97-111.
- MICHELLON R., DEJANTE P; VINCENT G. (1992) : Implantation de couvertures en association avec des cultures vivrières. Aspects techniques et économiques. CIRAD CA REUNION. Fiche d'essai n°1.
- MONIMEAU A. (1991) : Travail minimum avec couverture permanente du sol dans les systèmes de culture à base de géranium dans les Hauts de l'Ouest de La Réunion. DATCNEARC IRAT-Réunion, 95 p.
- MOLISCH H. (1937) : Der einfluss einer pflanze auf die andere. Allelopathie. In : Fischer, Iena.
- MULLER W.H., MULLER C.H. (1964) : Volatile growth inhibitors produced by *Salvia species*. Bulletin of Torrey Botanical Club 91, n° 4, p. 327-330.
- MULLER W.H., LORBER P., HALEY P. (1968) : Volatile growth inhibitors produced by *Salvia leucophylla* : Effect on seedling growth and respiration. Bull. Torrey Bot. Club, 95, p. 415-422.
- NICOLLIER G.F., THOMPSON A.C. (1982) : Phytotoxic compounds from *Melilotus alba* (white sweet clover) and isolation and identification of two news flavonoïds. J. Agric. Food Chem., 30, p. 760-674.
- PATRICK Z.A. (1971) : Phytotoxic substances associated with the decomposition in soil of plant residues. Soil Sci., 111, p. 13-18.

- PATRICK Z.A., KOCH L.W. (1958) : Inhibition of respiration, germination, and growth by substances arising during the decomposition of certain plant residues in soil. *Can. J. Bot.*, 36, p. 621-647.
- PEREZ F.J., OUMENO-MUNEZ J. (1991) : Root exudate of wild oats : allelopathic effects on spring wheat. *Phytochemistry*, vol. 30, n° 7, p. 2199-2202.
- PURVIS C.E., JONES G.P.D. (1990) : Differential responses of wheat to retained crop stubbles. II. Other factors influencing allelopathic potential, intraspecific variation, soil type and stubble quantity. *Aust. J. Agri. Res.*, 41, p. 243-251.
- PUTNAM A.R. (1984) : Weed allelopathy. *Weed Physiology* (S.A. DUKE, ed.), vol. 1, p. 131-155. *Weed Reproduction and Ecophysiology*. CRC Press, Boca Raton. FL.
- PUTNAM A.R., DUKE W.B. (1978) : Allelopathy in agroecosystems. *Am. Rev. Phytopathol.*, 16, p. 431-451.
- PUTNAM A.R., WESTON L.A. (1986) : Adverse impact of allelopathy in agricultural systems. In : "The Science of allelopathy" (PUTNAM A.R., TANG C.S., ed.), p. 43-57. Wiley Interscience Publication (John WILEY & Sons), New-York (USA).
- PY F., CLARIOND A. (1989) : Etude des relations entre stock organique, stabilité structurale et activité microbienne. D.A.A. ENSAT Réunion, 103 p.
- QASEM J.R., HILL T.A. (1989) : Possible role of allelopathy in the competition between tomato, *Senecio vulgaris* L. and *Chenopodium album* L. *Weed Research*, vol. 29, p. 349-356.
- RAKHTEENKO I.N., KAUROV I.A., MINKO I.F. (1973) : On the problem of exchange of root excretions in some agricultural plants in agrophytocenoses. In : "Physiological-Biochemical Basis of Plant Interactions in Phytocenoses" A.M. GRODZINSKY, ed.), vol. 4, p. 16-19. Naukova Dumka, Kiev.
- RASMUSSEN J.A., EINHELLIG F.A. (1977) : Synergistic inhibitory effects of common milkweed *Axlepias syriaca* L., on germination and growth of *Sorghum*. *Am. Midl. Nat.*, 94, p. 478-483.
- RASMUSSEN J.A., EINHELLIG F.A. (1979) : Inhibitory effects of combinations of three phenolic acids on grain sorghum germination. *Plant Sic. Lett.*, 14, p. 69-74.
- RASMUSSEN J.A., RICE E.L. (1971) : Allelopathic effects of *Sporobolus pyramidatus* on vegetational patterning. *Am. Midl. Nat.*, 86, p. 309-326.
- RAUNET M. (1991) : Le milieu physique et les sols de l'île de La Réunion. Conséquences pour la mise en valeur agricole. CIRAD-Région Réunion, 438 p.
- RICE E.L. (1984) : Allelopathy. Second edition. Academic Press, Inc, 422 p.

- RICE E.L., PANCHOLY S.K. (1973) : Inhibition of nitrification by climax ecosystems. II. Additional evidence and possible role of tannins. *Am. J. Bot.*, 60, p. 691-702.
- RICE E.L., WILSON R.E. (1968) : Allelopathy as expressed by *Helianthus annuus* and its role in old-field succession. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, vol. 95, n° 5, p. 432-448.
- ROBINSON T. (1963) : The organic constituents of higher plants. Burgess. Minneapolis, Minnesota, 8 p.
- ROBINSON T. (1983) : The organic constituents of higher plants. 2nd ed. Cordus Press, North Amherst, Massachusetts.
- SCHENK S., STOTZKY G. (1975) : Effect on microorganisms of volatile compounds released from germinating seeds. *Can. J. Microbiol.*, 21, p. 1622-1634.
- SCHUMACHER W.J., THILL D.C., LEE G.A. (1982) : The allelopathic potential of wild oat (*Avena fatua* L.) on spring wheat (*Triticum aestivum* L.) growth. *North Am. Symp. Allelopathy*, Nov., p. 14-17. Urbana-Champaign, Illinois/Abstr.)
- SEED SCIENCE AND TECHNOLOGY (1985) : Compte-rendus de l'Association Internationale d'Essais de Semences. Vol. 13, n° 2.
- SMITH R.J. (1968) : Weed competition in rice. *Weed Science*, 16, p. 252-255.
- STICKNEY J.S., HOY P.R. (1981) : Toxic action of black walnut. *Trans. Wis. Stat. Hort. Soc.*, 11, p. 166-167.
- TAMES R.S., GESTO M.D.V., VIEITEZ E. (1973) : Growth substances isolated from tubers of *Cyperus esculentus* var. *aureus*. *Physiol Plant*, 28, p. 195-200.
- TANG C.S., WAISS A.C., Jr (1978) : Short-chain fatty acids as growth inhibitors in decomposing wheat straw. *J. Chem. Ecol.*, 4, p. 225-232.
- TAYLOR A.O. (1965) : Some effects of photoperiod on the biosynthesis of phenylpropane derivatives in Xanthium. *Plant Physiol.*, 40, p. 273-280.
- THERON J.J. (1951) : The influence of plants on the mineralization of nitrogen and the maintenance of organic matter in the soil. *J. Agric. Sci., Camb.*, 41, p. 289-296.
- THOMPSON A.L. (1985) : The chemistry of allelopathy. ACS Symposium 268. A.C. THOMPSON, ed. American Chemical Society, Washington, D.C. 470 p.
- TURNER J.A., RICE E.L. (1975) : Microbial decomposition of ferulic acid in soil. *J. Chem. Ecol.*, 1, p. 41-58.

- VAN SUMERE C.F., COTTENIE J., DE GREEF J., KINT J. (1972) : Biological studie in relation to the possible germination regulatory role of naturally occurring coumarin and phenolics. *Recent ad. Phytochem.*, 4, p. 165-221.
- WALKER G.R., NOWACKI E.K. (1978) : *Alkaloïd Biology and Metabolism in Plant*. Plenum, New-York, 294 p.
- WALLER G.R. (1989) : Allelochemical action of some natural products. *Phytochemical Ecology*, p. 129-153.
- WANG T.S.C., YANG T., CHUANG T. (1967) : Soil phenolic acids as plant growth inhibitors. *Soil Science*, 103, p. 239-296.
- WANG T.S.C., YEH K.L., CHENG S.Y., YANG T.K. (1971) : Behaviour of soil phenolic acids. "Biochemical interactions among plants" (U.S. Natl. Comm. for IBP, ed.), p. 113-120. *Natl. Acad. Sci.*, Washington, D.C.
- WATANABE R., Mc IBRATH W.J., SKOK J., CHORNEY W., WENDER S.H. (1961) : Accumulation of scopoletin glucoside in boron-deficient tobacco leaves. *Arch. Biochem. Biophys.*, 94, p. 241-293.
- WOODHEAD S. (1981) : Environmental and biotic factors affecting the phenolic content of different cultivars of *Sorghum bicolor*. *J. Chem. Ecol.*, 7, p. 1035-1047.
- ZUKER M., NITSCH C., NITSCH J.P. (1965) : The induction of flowering in *Nicotinia*. II. Photoperiodic alteration of the chlorogenic acid concentration. *Am. J. Bot.*, 52, p. 271-277.