

Allélopathie

L'**allélopathie** est l'ensemble de plusieurs interactions biochimiques directes ou indirectes, positives ou négatives, d'une plante sur une autre (micro-organismes inclus) au moyen de métabolites secondaires tels les acides phénoliques, les flavonoïdes, les terpénoïdes et les alcaloïdes.

Ces composés allélochimiques jouent un rôle important dans la compétition aux ressources environnementales que sont l'eau, la lumière et les substances nutritives ; dans l'armement chimique de défense des plantes contre leurs prédateurs, et dans la coopération intra- et interspécifique.

L'incorporation de ces substances allélopathiques dans la gestion de l'agriculture peut réduire l'utilisation d'herbicides, de fongicides et d'insecticides ; aussi diminuer la détérioration de l'environnement.

Historique

Le terme d'allélopathie a été introduit pour la première fois par Hans Molisch, scientifique autrichien, en 1937 pour décrire les interactions biochimiques néfastes et bénéfiques entre tous les types de plantes incluant les micro-organismes. Elroy Leon Rice, en 1984, renforce cette définition dans sa monographie sur l'allélopathie (la première sur ce sujet) : « Tout effet direct ou indirect, positif ou négatif, d'une plante (micro-organismes inclus) sur une autre, par le biais de composés biochimiques libérés dans l'environnement »^[1].

Ces composés biochimiques sont appelés composés allélochimiques. Ils peuvent être classés en grande partie comme métabolites secondaires, qui sont généralement considérés comme étant des composés ne jouant aucun rôle dans le processus du métabolisme essentiels à la survie des plantes.

On trouve parmi ces composés des acides phénoliques, des flavonoïdes, des terpénoïdes, des alcaloïdes, et des glucosinolates. Ces produits allélochimiques sont présents dans pratiquement tous les tissus de la plante; des fruits, des fleurs, des feuilles en passant par la tige aux racines et rhizomes. Aussi au niveau du pollen et des graines.

Ils sont libérés de la plante à l'environnement au moyen de quatre processus écologiques : volatilisation, lixiviation, exsudat racinaire et décomposition des résidus de la plante.

Les interactions allélopathiques sont souvent le résultat d'action jointes de plusieurs composés différents. Les activités biologiques des plantes réceptrices sont dépendantes de la concentration des produits allélochimiques c'est-à-dire qu'il n'y a émission d'une réponse que lorsque la concentration en produits allélochimiques atteint un certain seuil.

L'interférence qui s'établit entre plantes voisines est attribuée principalement à des effets de compétition pour les ressources environnementales : eau, lumière et substances nutritives. Ainsi de nombreuses espèces végétales synthétisent des molécules capables d'inhiber la germination et la croissance des plantes croissant dans leur voisinage. Aussi faute de mobilité, les plantes ont du s'adapter aux attaques prédatrices d'autres organismes tels les insectes, les champignons et les bactéries ; cela par des mécanismes chimiques de défense pouvant avoir plusieurs fonctions. Ils peuvent être insecticides anti-microbiens voire pour certains herbicides. Actuellement, plus de 30 000 métabolites secondaires sont connus et ce grâce à l'analyse phytochimique de plantes supérieures.

Composés allélopathiques

Une des singularités des végétaux est de former de nombreux composés dont le rôle, au niveau de la cellule, ne semble pas nécessaire tout en pouvant l'être au niveau de la plante entière. Le fait que ces composés ne se rencontrent pas chez toutes les espèces indique qu'ils n'entrent pas dans le métabolisme général et qu'ils n'exercent pas de fonction directe au niveau des activités fondamentales de l'organisme végétal : ce sont des métabolites secondaires.

Nature Chimique

Ces composés allélochimiques sont généralement des molécules de bas poids moléculaire qui peuvent être hydrophiles ou lipophiles. Parmi ces composés on trouve des acides phénoliques, des quinones et des terpènes. On peut citer la catéchine, l'acide élagique, la tellimagrandine, l'acide salicylique, l'acide férulique parmi les polyphénols ; la p-benzoquinone et la DMBQ parmi les quinones ; 1,8cinéole, 1,4cinéole, pinène parmi les monoterpènes.

Mode d'action au niveau biochimique et cellulaire

Les composés allélopathiques se comportent comme des herbicides naturels ; ils ont souvent plusieurs sites d'action et des effets divers sur les organismes cibles. Certains allélochimiques agissent en inhibant la photosynthèse ce qui ralentit la croissance des phototrophes. La B-1,2,3-tri-O-galloyl-4,6- (S)-hexahydroxyphénol-d-glucose (tellimagrandine II) inhibe le PSII en empêchant le transfert d'électrons entre les quinones Qa et Qb (Leu et al, 2002), tout comme la p-benzoquinone du sorgho *Sorghum bicolor*. La cyanobactérine de *Scytonema hofmannii* inhibe le transport d'électrons au-niveau du site accepteur du PSII. La fischerelline A de *Fischerella* sp interrompt le transport d'électrons à quatre endroits différents.

Phénols

Les acides phénoliques peuvent perturber l'absorption minérale par la plante : l'acide salicylique (o-hydroxybenzoate) et l'acide férulique (4-hydroxy-3-méthoxycinnamate) inhibent l'absorption d'ions K⁺ dans les racines d'*Avena sativa*. Le degré d'inhibition dépend de la concentration de l'acide phénolique et du pH (la diminution de pH entraîne une augmentation de l'absorption des composés phénoliques et donc de l'inhibition). Cette perturbation est due au fait que les acides phénoliques dépolarisent le potentiel membranaire des cellules racinaires ce qui modifie la perméabilité membranaire et ainsi le taux d'effluve d'ions, aussi bien anions que cations. L'étendue de la dépolarisation croît avec l'augmentation de la concentration en acides phénoliques, spécialement avec l'acide salicylique.

Quinones

Les quinones génèrent des oxygènes activés, responsables de leur toxicité.

Certaines substances agissent sur l'expression des gènes des organismes cibles. La DMBQ (quinone) émise par les racines hôtes induit le développement de plantes parasites en régulant l'expression de certains gènes, impliqués dans la régulation du cycle cellulaire, la synthèse d'actine et de tubuline, l'extension des parois végétales et synthèse de GTP binding protein. La l-carvone de *Mentha spicata*, ses dérivés (limonène, p-cymène et isoprène) et plus généralement les terpénoïdes avec un motif p-menthane insaturé induisent l'expression des gènes bph des bactéries du genre *Arthrobacter*, responsables du catabolisme des PCB. Il existe probablement un récepteur aux structures isoprènes trouvées dans les monoterpènes, responsable de la régulation de l'expression de ces gènes. Mais les différents procédés par lesquels de nombreuses plantes sélectionnent les génotypes cataboliques bactériens en réponse aux pollutions sont mal connus.

Terpènes

Beaucoup de classes de monoterpènes volatils inhibent la croissance végétale comme le 1,8cineole, le 1,4cineole, le pulegone, l'alpha et le beta pinène. Le 1,4cineole inhibe la croissance des racines de certaines herbes en inhibant l'Asn-synthase au-niveau du site de liaison de la glutamine.

Métabolisme

Expression en fonction des tissus et de l'âge

L'inhibition de la croissance végétale est plus forte durant les premiers stades de développement de la plante émettrice. Les jeunes plantes de cresson (*Avena caudatus*) se protègent en émettant par les racines de la lepidimoïde et des polysaccharides qui affectent la croissance et la différenciation des plantes ou des microorganismes. Le degré maximal d'inhibition du sorgho est atteint après 4 semaines de croissance. La décomposition des résidus de la plante peut soit inhiber ou stimuler la croissance des plantes voisines ; l'inhibition la plus sévère apparaît au stade le plus tôt de la décomposition, ensuite l'inhibition décline pendant que la stimulation émerge graduellement.

Élicitation

Les éliciteurs des réactions de défense ont des molécules capables d'induire au moins l'une des réponses typiques de défense, comme la synthèse de phytoalexines, cela en l'absence de toute infection. Deux classes d'éliciteurs ont été caractérisées : les éliciteurs généraux tels que ceux provenant d'agents pathogènes (exogènes) et ceux produits par les plantes (endogènes) et les éliciteurs spécifiques. Les éliciteurs généraux, de natures polysaccharidique, lipidique, ou (glyco)protéique ne reproduisent pas la spécificité de reconnaissance gène pour gène, contrairement aux éliciteurs spécifiques. Trois types majeurs d'éliciteurs de nature polysaccharidique ont été identifiés : les β -1,3 et β -1,6 glucanes et la chitine provenant des parois fongiques et les oligogalacturonides, résidus d'acides galacturoniques en liaison α -1,4 dérivés de la pectine des parois végétales. La nature et l'intensité des réponse de défense induites par ces éliciteurs dépendent de leur degré de polymérisation et de la plante. Ils interviennent probablement comme signaux de deuxième génération dans la cascade de réception-transduction participant à l'expression des réponse de défense. Parmi les éliciteurs de nature lipidique, l'acide arachidonique et d'autres acides gras insaturés génèrent les oxylipines, efficaces dans l'activation de la synthèse de phytoalexines. Les plantes qui influencent la structure des communautés bactériennes en réponse à une pollution du sol sont celles dont les racines sont perméables aux polluants.

Moyen d'émission

Ils sont libérés de la plante à l'environnement au moyen de trois processus écologiques : volatilisation, exsudat racinaire et décomposition des résidus de la plante. Le maximum d'effet se produit près des racines.

Influence des facteurs environnementaux sur l'action des composés

Le degré d'inhibition peut dépendre du pH du milieu qui facilite plus ou moins l'entrée des allélochimiques dans les cellules cibles. Le poly acétylène et le thiophène sont plus bioactifs après exposition aux UV-A. Leur effet inhibiteur est activé par la lumière. Certaines substances n'ont d'impact sur les organismes cibles que lorsqu'ils sont exposés à un apport constant de composés fraîchement émis. Des effets de synergie entre les différents composés présents dans les exudats végétaux peuvent être observés. Les effets négatifs sur les organismes cibles, par exemple une inhibition, n'atteignent jamais 100% d'efficacité pour ne pas favoriser l'émergence de résistance.

Interactions écologiques

Les métabolites secondaires sont les outils principaux de la coévolution plantes-êtres vivants, ce qui a donné lieu à une diversification de ces composés. Il s'agit d'une coévolution qui s'applique à tous les niveaux d'organisation du vivant, des Bactéries aux Champignons, des Insectes aux Mammifères, qui s'exprime à tous les stades du développement de la plante. Deux axes de coévolution ont été privilégiés:

- un premier d'opposition, que l'on peut considérer comme une guerre chimique.
- un second axe, de coopération se traduit par un partenariat avec les animaux

Défense contre les Pathogènes et les Prédateurs

À cause de leur immobilité, les plantes doivent utiliser des défenses physiques et chimiques dont les métabolites toxiques pour survivre aux attaques d'insectes, de bactéries et de champignons et pour participer à la compétition pour la lumière et les ressources avec les autres plantes. Les composés allélopathiques de défense contre les prédateurs peuvent être insecticides, des anti-fongiques, des anti-pathogènes (les phytoalexines). Il existe deux types de défenses :

- la défense directe, qui a lieu quand les composés volatils interagissent directement avec le prédateur de la plante, ex : l'acacia.
- la défense indirecte, elle, n'a pas d'influence directe sur les herbivores mais sur leurs ennemis prédateurs et les parasitoïdes. C'est le cas chez la feuille de tabac qui après avoir été infestée par la chenille *Manduca sexta* va libérer des substances volatiles qui attirent les prédateurs de *Manduca sexta*.

La toxicité d'une molécule est toujours relative et une molécule toxique ou repoussante pour certaines espèces peut être attractive pour d'autres, qui ont contourné ou détourné à leur profit les voies de toxicité.

La synthèse et l'utilisation effective des substances chimiques de défense est un compromis permanent entre coût et bénéfice pour le végétal. Ces mécanismes sont à mettre en relation avec le coût énergétique de la synthèse des molécules de défense.

Compétition

Il s'agit ici de la version stricte de l'allélopathie : excrétion ou exsudation par les plantes de substances inhibitrices qui réduisent ou empêchent la croissance d'autres plantes dans le voisinage.

On considère l'allélopathie comme une stratégie active de compétition, car elle joue sur la capacité des individus à diminuer les performances d'autres individus. La fonction de relation des végétaux repose sur l'extraordinaire spécificité de leurs métabolites secondaires.

C'est pourquoi l'inhibition peut être spécifique et, dans certains cas, sur les individus de la même espèce plus que les autres.

Compétition intraspécifique

On peut considérer qu'il ne s'agit pas ici de réellement entrer en compétition mais de prévenir une croissance excessive dans un environnement hostile (désert) sous des conditions temporairement favorables car les ressources sont fonction du nombre d'individus de la même espèce présents sur le territoire hostile. En limitant leur croissance, ces individus peuvent ainsi subvenir à leur développement tout en préservant leur capacité à être compétitifs, à s'adapter à leur milieu. Par exemple, si les arbustes du désert répondaient immédiatement à une forte pluie par une croissance rapide, ils pourraient outrepasser leur capacité à survivre à une période de sécheresse, à laquelle ils sont préparés par un faible développement de leur organisme.



Aspect du phénomène de fentes de timidité de *Dryobalanops aromatica*.

Le phénomène de fentes de timidité, espacement des houppiers de certaines espèces d'arbres, permet de limiter la transmission de parasites d'un arbre à un autre. Cet espacement est provoqué par l'émission phytohormones volatiles.

Compétition interspécifique en milieu terrestre

La compétition entre diverses espèces est la compétition interspécifique. Elle s'instaure pour l'appropriation d'une ressource présente en quantité limitée dans l'environnement. Il peut s'agir d'une ressource nutritive (lumière, eau, sels minéraux), ou d'une appropriation de l'espace. Les végétaux étant immobiles, ils bénéficient de vastes surfaces d'échanges avec l'environnement souterrain et aérien pour parvenir à leurs besoins d'organismes autotrophes fixés. Plus sa surface d'échanges est grande, plus le végétal collecte des signaux lui permettant de moduler son développement vers une exploitation efficace des ressources de son milieu.

Le végétal soumis à la compétition protège et défend ses surfaces d'échanges grâce à des métabolites secondaires.

La plupart des individus en compétition sont donc sujet à une inhibition tandis que la production totale de biomasse tend vers un maximum. On parle de plantes cibles qui captent les composés toxiques.

Les facteurs produits par le système racinaire jouent ici un rôle important, avec une faible contribution des feuilles.

Les genres *Artemisia* et *Eucalyptus* émettent du 1,8-cineole, un puissant agent allélochimique qui inhibe la croissance de plusieurs herbes.

Une plante peut émettre plusieurs composés allélopathiques différents. Une substance allélopathique est plus ou moins spécifique vis-à-vis des organismes cibles, elle peut agir sur plusieurs espèces, plus ou moins éloignées phylogénétiquement.

L'arbre *Ailanthus altissima* émet de l'ailanthone, inhibiteur de croissance de *Brassica juncea*, *Eragrostis tef*, *Lemna minor* et *Lepidium sativum*. Les extraits de cet arbre, qui contiennent également comme composés actifs les quassinoides (triterpènes dégradés), l'amarolide, l'acétyl amarolide et la 2-dihydroxyailanthone, ont aussi un effet inhibiteur sur la croissance des insectes *Pieris sp*, *Platyedra sp* et les pucerons.

Les effets de ces substances volatiles libérées dans le sol et dans l'air sont nombreux : on peut citer l'inhibition de la mitose au niveau des méristèmes racinaires, la diminution de l'ouverture des stomates, l'inhibition de certaines enzymes, de la synthèse protéique. Les racines exsudent une grande variété de molécules de faible poids moléculaire dans la rhizosphère. La rhizosphère est un lieu important d'interaction entre racines, pathogènes, microbes bénéfiques et invertébrés.

Compétition interspécifique en milieu aquatique

L'allélopathie concerne aussi le monde aquatique, chez les angiospermes, les épiphytes et le phytoplancton.

L'angiosperme d'eau douce *Myriophyllum spicatum* (Haloragaceae) émet des polyphénols algicides et cyanobactéricides (acide élagique, catéchine...), dont le plus actif est la tellimagrandine II, qui inhibe la photosynthèse des cyanobactéries et d'autres phototrophes et inactive les enzymes extracellulaires de ces organismes par complexation.

Les cyanobactéries *Scytonema hofmannii* (par le biais de la cyanobactérine) et *Fischerella muscicola* (via la fischerelline A) agissent de la même manière sur la photosynthèse.

L'interaction allélochimique est aussi importante pour la compétition dans le zooplancton, par exemple, la population du copépode *Diaptomus tyrreli* est réduite en présence de substances émises par le copépode *Epischura nevadensis*.

Cas du Parasitisme

Les végétaux sont autotrophes. Cependant certains sont incapables de se nourrir seuls et vivent en parasites. Le parasitisme est défini comme une relation interspécifique durable où l'un des partenaires, le parasite, vit aux dépens du second, l'hôte, qui se trouve lésé par cette association. L'hôte représente ainsi le milieu de vie du parasite. La mise en place de la relation parasitaire constitue une étape cruciale dans le cycle de vie du parasite et dépend de la rencontre des deux partenaires. Un des exemples les plus connus est celui du gui, mais il y a de nombreux parasites (3000 à 5000 espèces) qui sont classés selon le terme hémiparasite ou holoparasites, selon leur capacité à effectuer la photosynthèse.

Lors de la sortie de la dormance des graines de l'hémiparasite *Striga asiatica*, un haustorium se développe en formant une structure racinaire massive pluricellulaire spécialisée qui envahit les racines hôtes et sert de conduit physiologique entre le parasite et l'hôte pour absorber les ressources de la plante. Le passage de la vie autotrophe à la vie hétérotrophe par le développement des haustoria chez les hémiparasites de la famille des *Scrophulariaceae* est déclenché par l'application aux racines du parasite de facteurs racinaires de la plante hôte. Plusieurs quinones et phénols provoquent ce phénomène en jouant sur les potentiels osmotiques de la plante hôte. Cela va modifier sa structure et donner un signal au parasite de lancer la morphogénèse de l'haustorium.

Le principal composé est la 2,6-diméthoxybenzoquinone (DMBQ). Elle est relâchée dans la rhizosphère dans les exsudats racinaires ou issue de l'oxydation des acides phénoliques, composant majoritaire de ces exsudats.

Réponse à la contamination du sol

Les racines exercent une influence sélective sur les communautés bactériennes qui est en partie spécifique de la plante.

Les plantes peuvent augmenter la disparition des contaminants des sols en stimulant l'activité microbienne de dégradation.

De nombreuses plantes, dans des environnements différents et en réponse à différents polluants, enrichissent les populations de bactéries endophytiques et de la motte racinaire en géotypes cataboliques. L'enrichissement est dépendant de la nature et de la quantité de contaminants mais aussi des espèces de plantes. Ces bactéries protègent vraisemblablement les plantes des effets toxiques des polluants.

Les composés allélopathiques peuvent donc jouer un rôle dans la phytoremédiation grâce à leur activité importante dans les signaux d'information entre la bactérie et la plante.

Symbiose

Les relations des végétaux avec les micro-organismes ne sont pas toujours conflictuelles. Certaines sont des symbiotes tout aussi complexes que les relations entre agents pathogènes et la plante et aux conséquences tout aussi importantes pour l'agriculture.

Il existe des ressemblances de structure et de fonction entre le parasitisme et la symbiose. Certains parasites peuvent devenir symbiotes et inversement selon l'environnement, l'état physiologique du végétal et la variabilité génétique des protagonistes.

Parmi la majorité des végétaux qui ont des relations symbiotiques on distingue plusieurs symbiotes:

les mycorhizes

Associations d'un champignon en et d'une racine, les mycorhizes sont la symbiose la plus répandue sur terre. Outre leur rôle dans la nutrition du végétal elles contribuent à protéger les racines contre une infection par des micro-organismes pathogènes du sol.

les nodosités

Associations d'une bactérie ou d'une cyanobactérie et généralement d'une racine, elles sont plus spécifiques de certaines familles des végétaux.

Les métabolites jouent un rôle très important dans le processus de reconnaissance entre symbiotes et hôtes. Car celui-ci implique un dialogue chimique entre les protagonistes via des signaux moléculaires qui sont des flavonoïdes.

Le cas des nodosités est le plus connu : le végétal produit des flavonoïdes qui attirent les bactéries et stimulent leur production de facteurs de nodulation. Le végétal perçoit chimiquement ces facteurs NOD par des récepteurs et produit en retour plus de flavonoïdes et initie la nodosité.

Pour les mycorhizes les processus sont les mêmes sauf que la relation entre le champignon et son hôte est peu spécifique. La voie de signalisation des endosymbioses est donc commune pratiquement commune aux deux champignon et la bactérie.

Certains composés des exsudats racinaires peuvent servir de substrat naturel à l'induction des gènes bactériens de catabolisme des polluants des sols. La 1-carvone de *Mentha spicata* et d'autres terpénoïdes sont d'importants inducteurs du cométabolisme des PCB (biphénols polychlorés, polluant) chez *Arthrobacter sp.*

On observe un enrichissement en phénotypes ntd Aa (2-nitrotoluène réductase) en cas de pollution par des nitro-aromatiques et un enrichissement en phénotypes alk B (alkane monooxygénase) et ndo B (naphtalène dioxygénase) pour une pollution aux hydrocarbures. L'enrichissement en phénotype alk B se produit dans l'intérieur de la racine (bactéries endophytiques) tandis que l'enrichissement en ndo B se produit dans la motte. *Scirpus pungens* exposée au pétrole enrichit le sol en génotypes ndo B tandis que la plupart des plantes l'enrichissent en alk B. Les bactéries endophytiques augmentent la capacité des plantes à résister aux pathogènes, herbivores et autres plantes.

Impacts directs et indirects sur la biodiversité

L'allélopathie explique en partie le caractère invasif de certaines espèces. Les invasions biologiques sont considérées par l'UICN comme la seconde cause de dégradation des écosystèmes et de régression de la biodiversité. À titre d'exemple, l'*Ailanthus altissima* (Faux-vernis du Japon) interagit en Amérique du Nord avec trois espèces autochtones (*Acer rubrum*, *Acer saccharum*, *Quercus rubra*). *Acer rubrum* montre une réponse positive à la présence de l'envahisseur alors que les jeunes *Q. rubra* ont une croissance inhibée en sa présence. Une espèce invasive peut donc fortement modifier le peuplement dans lequel est apparue, en inhibant le développement de certaines espèces, et en favorisant d'autres. *Acer rubrum* s'est fortement développé aux États-Unis au XX^e siècle, peut-être en partie à cause de l'*Ailanthus altissima*^[2].

Ecologie de la restauration

Certaines associations plante-bactérie peuvent augmenter la dégradation des polluants et jouer un rôle important dans les systèmes de phytoremédiation

L'identification des substances qui permettent de stimuler l'expression de gènes responsables de la biodégradation de polluants pourrait permettre le développement de nouvelles approches pour la bioremédiation des sols contaminés. Les plantes qui sécrètent des monoterpènes pourraient être utilisées in situ pour la dépollution par des systèmes plante/bactérie des sols contaminés au PCB.

Conclusion

Pour une agriculture durable et une réduction de la dépendance aux produits chimiques synthétiques, qui provoquent une certaine résistance, une augmentation du coût et une contamination de l'environnement, le potentiel allélopathique peut être utilisé et ce dans plusieurs voies, par exemple dans l'utilisation de composés allélopathiques comme herbicides ou pesticides naturels.

La gestion des mauvaises herbes peut se faire au moyen de plantes allélopathiques utilisées comme couverture végétale, en sous-semis ou comme culture intercalaire nettooyante. En effet, la décomposition des résidus des plantes allélopathiques peut inhiber la germination et la croissance des mauvaises herbes tout en stimulant la croissance des plantes cultivées. Cette décomposition peut également servir de pesticides, comme par exemple avec la décomposition de haricot velu (*Mucuna deeringiana*) qui réduit le développement de nématodes phytopathogènes de racines de tomate de plus de 50 %^[réf. nécessaire].

Les pesticides naturels, ou pesticides dérivés de produits naturels, aident à l'amélioration de la production et à la conservation de l'environnement en étant la cible d'aucun organisme, efficaces dans le contrôle des organismes nuisibles, moins toxiques, et biodégradables en même temps. Ils peuvent aussi être plus sûrs que les pesticides synthétiques. En effet, l'utilisation répétée d'une seule molécule servant de pesticide synthétique peut conduire au développement de résistance de la part des populations cibles, contrairement aux pesticides naturels qui, dans les mécanismes de défense de la plante, souvent se composent d'une variété de toxines qui permettent ainsi une adaptation peu propice des organisme cibles.

Les plantes utilisées comme couverture présentent donc un faible pouvoir de compétition vis-à-vis des cultures, tout en permettant un contrôle de la flore adventice.

Notes et références

- [1] Elroy Leon Rice, *Allelopathy*, Second Edition, Academic Press. 422 p., 1984, (ISBN 978-0125870580) (première édition, novembre 1974 chez le même éditeur)
- [2] Gomez-Aparicio L., Canham C.D.; 2008. *Neighbourhood analyses of the allelopathic effects of the invasive tree Ailanthus altissima in temperate forests*. Journal of Ecology 96 : 447-458 (12 p., 3 tab., 2 fig., 70 réf.)

Sources et contributeurs de l'article

Alléopathie *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=84959066> *Contributeurs:* Abrahami, Arn, Aroche, Badmood, Bbulot, Bloubéri, Boeb'is, Callisto, Cehagenmerak, Dhatier, Dr.Cyclopède, Eiffele, Emmuck, Fluti, Givet, Gzen92, Jborne, Jean-Guy Badiane, Josquin, Jospe, Julianedm, La Cigale, La-crevette-jaune, Letartean, Like tears in rain, Litlok, Mirgolth, Mnémosyne, Mro, Nono64, Ollamh, Omolu, Patrice78500, Pedro38, Piku, Sensonet, Spedona, Stanlekub, VonTasha, Zetud, 17 modifications anonymes

Source des images, licences et contributeurs

Image:Dryobalanops Aromatica canopy.jpg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Dryobalanops_Aromatica_canopy.jpg *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Patrice78500

Licence

Creative Commons Attribution-Share Alike 3.0 Unported
[//creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/](http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/)
