

# INTERACTIONS ALLÉLOPATHIQUES EN MILIEU FORESTIER

CHRISTIANE GALLET - FRANÇOIS PELLISSIER

La recherche des causes de l'échec (ou de la réussite) de la régénération naturelle a toujours représenté un axe majeur des recherches sur la dynamique végétale en milieu forestier. Dans ce cadre, à des explications impliquant surtout des mécanismes de compétition entre espèces (pour l'eau, la lumière, les éléments minéraux) ou de prédation des graines et des semis, ont succédé des hypothèses alternatives mettant en cause la présence dans le lit de germination de substances organiques toxiques, pouvant freiner ou empêcher le développement des semis (Fisher, 1987) : ces interactions biochimiques sont dites allélopathiques.

## ALLÉLOPATHIE : DÉFINITION ET MISE EN ÉVIDENCE EXPÉRIMENTALE

L'allélopathie se définit comme « *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 (atmosphère et sol)* » (Rice, 1984). C'est un phénomène complexe, car il met en jeu, en plus des deux végétaux respectivement "producteur" et "cible" des molécules, un intermédiaire, le sol, dont les caractéristiques abiotiques et biotiques (en particulier la microfaune) sont fondamentales pour l'expression de ce potentiel allélopathique. Cette complexité explique d'ailleurs les nombreuses controverses qui existent encore concernant l'importance écologique de ces interactions, ainsi que la difficulté à les démontrer. Dans la suite de l'article, on traitera essentiellement de cas d'allélopathie à effet négatif.

Traditionnellement, l'observation sur le terrain des symptômes d'un phénomène allélopathique constitue la première étape de sa mise en évidence. En milieu forestier, cela va se traduire soit par l'absence ou la disparition des jeunes semis d'une essence, soit par la modification d'une communauté végétale soumise à l'influence de la canopée.

La deuxième phase concernera l'identification des molécules impliquées dans ces interactions, par l'analyse biochimique des feuilles, des racines, des fruits, etc. Ces molécules appartiennent le plus souvent à la classe des métabolites secondaires, c'est-à-dire des molécules *a priori* inutiles à la plante à l'échelle cellulaire, mais impliquées à l'échelle de l'organisme dans la communication avec l'environnement (pathogènes, herbivores, pollinisateurs, etc.). Ces composés extrêmement nombreux et diversifiés regroupent les terpènes, les composés azotés ou alcaloïdes, ainsi que les composés phénoliques. C'est dans ce dernier groupe que l'on rencontrera le plus souvent des substances susceptibles d'exercer une action allélopathique. Les progrès analytiques de ces dernières décennies ont permis l'identification et le dosage de plusieurs milliers de ces structures. Par rapport aux métabolites dits primaires (comme les glucides et les protéines), ces

métabolites secondaires sont synthétisés en quantités souvent faibles par la plante, mais avec une variabilité très importante, par ailleurs exploitée en chimiotaxonomie. À une variabilité intra- et interspécifique s'ajoute une forte influence environnementale, qui explique les importantes variations observées dans les teneurs en composés allélopathiques tant en fonction de l'âge des plantes que de leur localisation spatiale (figure 1, ci-dessous). Notamment, leur synthèse semble particulièrement stimulée en conditions de stress (attaque de pathogène, stress hydrique, déficit de fertilité, UV, etc.).

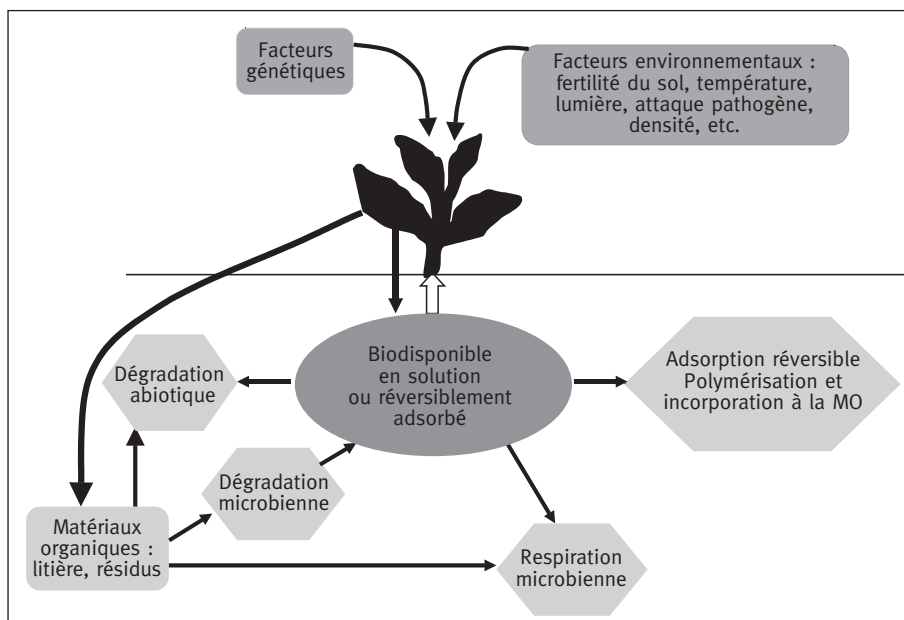
L'application des molécules purifiées sur des graines ou de jeunes semis doit permettre ensuite de reproduire au laboratoire les symptômes relevés sur le terrain. L'observation à l'échelle macroscopique de difficultés de germination ou encore d'une réduction de croissance, d'élongation racinaire, de développement du chevelu racinaire doit être complétée au niveau physiologique par l'identification des cibles cellulaires des composés allélopathiques (respiration mitochondriale, photosynthèse, régulation hormonale, perméabilité membranaire, etc.). L'extrapolation au terrain des résultats obtenus en conditions de laboratoire, parfois sur des organismes différents de la cible naturelle, a longtemps constitué, et constitue encore, une des critiques majeures à l'encontre de la réalité des phénomènes allélopathiques.

Enfin, l'étude de la libération, de la circulation des molécules, et de leur absorption par la plante-cible constitue la dernière (et la plus délicate) étape de cette démarche expérimentale. Une des raisons de ces difficultés tient à la nature même des interactions allélopathiques, qui ne s'exercent pas, pour la plupart d'entre elles, par un contact direct et immédiat entre le tissu synthétisant les molécules actives et la cible (comme dans le cas des interactions plantes-herbi-

**FIGURE 1 FACTEURS INFLUENÇANT LA SYNTHÈSE DES COMPOSÉS ALLÉLOPATHIQUES ET LEUR ÉVOLUTION DANS LES HORIZONS SUPERFICIELS DU SOL**

**La fraction biodisponible pour la plante-cible (en noir) sera la résultante des nombreux équilibres mis en jeu dans le sol**

MO : matière organique



vores), mais *via* les matériaux intermédiaires que sont les litières et les sols. L'activité allélopathique d'un composé sera donc largement conditionnée par sa persistance extracellulaire au moment des processus de lessivage, de sénescence et d'humification. Par rapport aux voies de synthèse et de stockage dans les cellules végétales qui sont maintenant relativement bien connues, il existe peu de données sur les modifications quantitatives et qualitatives que subissent les différents composés lors de la sénescence. La mort des tissus va se traduire par la disparition de la compartimentation cellulaire (rupture des vacuoles) à l'origine soit de réactions entre différents groupes de composés (création de complexe tanins-protéines par exemple) soit de la transformation de ces molécules (passage de la forme conjuguée, souvent inactive, à une forme "libre" et active). De même, dans les horizons pédologiques, ces molécules peuvent être soumises à des réactions de dégradation totale ou partielle, d'adsorption, de polymérisation, etc. La quantité finale de composés biodisponibles dans le sol pour les racines de la plante-cible sera la résultante de l'équilibre entre ces différents processus, eux-mêmes largement dépendants des conditions environnementales et stationnelles (figure 1, p. 568), et sera donc particulièrement difficile à déterminer techniquement.

En milieu forestier, la forte biomasse aérienne et souterraine explique que les interactions entre canopée et sous-bois soient potentiellement accrues par rapport à d'autres écosystèmes, que ce soit en raison d'une compétition soutenue pour l'eau, la lumière, les éléments minéraux, ou bien par le biais de substances allélopathiques. Sauf dans des cas très particuliers de quasi-monospécificité (naturelle ou induite par la sylviculture), la couverture végétale forestière et le sol associé présentent un très fort degré d'hétérogénéité, qui complique l'échantillonnage et la démarche expérimentale. Il est donc compréhensible que nos connaissances sur les interactions allélopathiques soient moins avancées en milieu forestier que dans des systèmes comparative-ment plus simples, comme les systèmes agricoles.

## LES INTERACTIONS ALLÉLOPATHIQUES EN MILIEU FORESTIER

Parmi les espèces ligneuses connues pour synthétiser et libérer des substances toxiques dans leur environnement, le Noyer (*Juglans regia*) est sans conteste l'espèce dont les effets négatifs sont connus et étudiés depuis le plus longtemps : si la description du phénomène remonte à Pline l'Ancien, la substance en cause (une naphthoquinone appelée juglone) n'a été identifiée qu'en 1928 (Davis). Depuis, un grand nombre d'études qualitatives et quantitatives ont précisé les modalités de cette interaction, en mettant en particulier en avant le rôle des microorganismes du sol dans le métabolisme de la toxine. Mis à part cet exemple qui concerne davantage le domaine agroforestier que les écosystèmes forestiers proprement dits, ce sont les représentants du genre *Eucalyptus* qui ont mobilisé le plus précocement des travaux, en particulier en milieu aride. Dans ce cas, les substances allélopathiques sont des terpènes, volatilisés directement dans l'atmosphère, et atteignant les plantes-cibles grâce au brouillard sous forme d'aérosols.

À partir des années 1970, des investigations menées en forêt boréale canadienne ont mis en évidence les potentialités allélopathiques de différentes espèces feuillues comme *Acer saccharum* (Tubbs, 1973), *Populus balsamifera* (Jobidon et Thibault, 1982). En forêt décidue européenne, les travaux de Kuiters (1987) ont établi l'influence de *Quercus robur* et *Fagus sylvatica* sur la végétation accompagnatrice. D'autres exemples sont donnés dans le tableau I (p. 570).

Plus encore que les espèces feuillues, les espèces résineuses ont été étudiées sous l'angle de la production de ces substances allélopathiques (tableau II, p. 570). La revue de Kil (1992) résume les études concernant *Pinus densiflora*, *Pinus rigida*, *Pinus thunbergii* en Corée. En France, dans les sapinières vosgiennes, l'action inhibitrice de composés hydrosolubles produits par le Sapin

**TABLEAU I Exemples d'interactions allélopathiques provoquées par des essences feuillues**

Plante cible	Plante productrice	Agent inhibiteur /Composés	Action inhibitrice	Type d'expérience	Peuplement Localisation
<i>Lactuca sativa</i>	<i>Eucalyptus globulus</i>	Litière en décomposition	Germination Croissance radicule	<i>In vitro</i>	Plantation Espagne
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Acer circinatum</i> <i>Sambus racemosa</i>	Composés hydrosolubles	Élongation radicule	<i>In vitro</i>	Ouest États-Unis
<i>Scrophularia nodosa</i> <i>Senecio sylvaticus</i> <i>Millium effusum</i> <i>Holcus lanatus</i>	<i>Quercus robur</i> <i>Fagus sylvatica</i>	Polyphénols Tanins	Croissance Teneur en chlorophylle	<i>In vitro</i>	Forêt décidue européenne
<i>Alnus crispa</i>	<i>Populus balsamifera</i>	Composés hydrosolubles	Croissance Élongation racinaire Nodulation	<i>In vitro</i>	Nord États-Unis Canada

**TABLEAU II Exemples d'interactions allélopathiques provoquées par des conifères**

Plante cible	Plante productrice	Agent inhibiteur /Composés	Action inhibitrice	Type d'expérience	Peuplement Localisation
Herbacées	<i>Pinus densiflora</i>	Acides phénoliques	Germination	<i>In vitro</i>	Pinède Corée
<i>Phleum pratense</i> <i>Poa pratensis</i> <i>Agropyron repens</i> <i>Epilobium angustifolium</i>	<i>Abies balsamea</i> <i>Picea mariana</i> <i>Pinus resinosa</i> <i>Thuja occidentalis</i>	Composés hydrosolubles	Germination Élongation racinaire	<i>In vitro</i>	Forêt résineuse Québec
<i>Lepidium sativum</i> <i>Abies alba</i>	<i>Abies alba</i>	Composés hydrosolubles	Germination Élongation racinaire	<i>In vitro</i>	Sapinière Nord France

**TABLEAU III Exemples d'interactions allélopathiques provoquées par des espèces du sous-bois**

Plante cible	Plante productrice	Agent inhibiteur /Composés	Action inhibitrice	Type d'expérience	Peuplement Localisation
<i>Acer saccharum</i>	<i>Solidago canadensis</i> <i>Solidago graminifolia</i> <i>Aster nova-angliae</i>	Composés hydrosolubles	Germination Croissance	<i>In vitro</i>	Plantation Canada
<i>Pinus elliotii</i> <i>Pinus taeda</i>	<i>Eupatorium capillifolium</i> <i>Lyonia lucida</i>	Composés hydrosolubles	Germination Croissance	<i>In vitro</i>	Pinède Sud États-Unis
<i>Pinus sylvestris</i> <i>Picea abies</i> <i>Populus tremula</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>	Composés de l'humus	Germination Élongation racinaire	<i>In situ</i>	Forêt boréale Suède
<i>Picea abies</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i> <i>Athyrium filix-femina</i>	Polyphénols	Germination Croissance	<i>In vitro</i>	Forêt subalpine Alpes
<i>Picea mariana</i>	<i>Kalmia angustifolia</i>	Composés hydrosolubles Polyphénols	Développement racinaire	<i>In vitro</i>	Forêt boréale Canada
<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	Composés hydrosolubles Polyphénols	Croissance	<i>In vitro</i> <i>In situ</i>	Forêt boréale Suède

blanc (*Abies alba*) sur ses propres semis a été démontrée (Becker et Drapier, 1984). Des observations similaires ont été faites sur des semis d'Épicéa (*Picea abies*), dont la germination et la croissance se sont révélées sensibles à un métabolite de l'Épicéa (Gallet, 1994). Dans ces deux cas, les inhibitions de croissance des semis de conifères ont également été observées avec des extraits de plantes du sous-bois : *Festuca altissima* et *Festuca sylvatica* pour le Sapin (Becker et Bennet, 1980 ; Becker et Drapier, 1985), et *Vaccinium myrtillus* et *Pteridium aquilinum* pour l'Épicéa (Pellissier, 1993). Des phénomènes synergiques entre espèces sont donc probables.

Comme cela a été souligné précédemment, ce sont très souvent des difficultés de régénération rencontrées en forêt qui ont motivé et conduit à l'hypothèse allélopathique : un grand nombre d'études ont donc recherché chez les espèces du sous-bois des substances susceptibles de contrarier l'installation des semis ligneux : le tableau III (p. 570) regroupe les exemples les plus significatifs. En particulier, les difficultés de régénération observées dans des formations dominées par les résineux et caractérisées par un fort recouvrement du tapis d'Éricacées (ou d'Empetracées) ont pu être attribuées, au moins en partie, à la présence dans les humus acides associés de molécules phénoliques produites par ces Éricacées : *Picea abies* / *Calluna vulgaris* (landes à Callune nord-européennes ; Jalal et Read, 1983), *Picea mariana* / *Kalmia angustifolia* (forêts canadiennes ; Mallik, 1987), *Pinus sylvestris* / *Empetrum hermaphroditum* (forêts boréales scandinaves ; Nilsson et Zackrisson, 1992), *Picea abies* / *Vaccinium myrtillus* (forêts subalpines ; Pellissier, 1993). En plus de leurs propriétés toxiques proprement dites, ces molécules particulièrement récalcitrantes à la biodégradation ralentissent encore la dégradation des litières et les processus d'humification, déjà peu favorisés par les conditions pédo-climatiques défavorables rencontrées dans ces milieux d'altitude ou de latitude élevée.

Enfin, des effets allélopathiques sur le développement de semis forestiers ont été observés pour des mousses et lichens (Zamfir, 2000), en particulier chez ces derniers qui présentent un métabolisme secondaire particulier, à l'origine de propriétés antibiotiques et toxiques (tableau IV).

TABLEAU IV Exemples d'interactions allélopathiques provoquées par des lichens

Plante cible	Plante productrice	Agent inhibiteur /Composés	Action inhibitrice	Type d'expérience	Peuplement Localisation
<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Cladonia alpestris</i>	Composés hydrosolubles des thalles	Croissance (3 ans)	<i>In situ</i>	Pinède Finlande
<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Cladonia impexa</i> <i>Cornicularia muricata</i>	Composés hydrosolubles des thalles	Germination	<i>In situ</i>	Pinède France
<i>Pinus banksiana</i> <i>Picea glauca</i>	<i>Cladonia rangiferina</i> <i>Cladonia alpestris</i>	Thalles	Croissance (N) et (P)	Chambre de culture	Forêt canadienne
<i>Lactuca sativa</i>	<i>Usnea longissima</i>	Depsides	Germination Élongation racinaire	<i>In vitro</i>	?

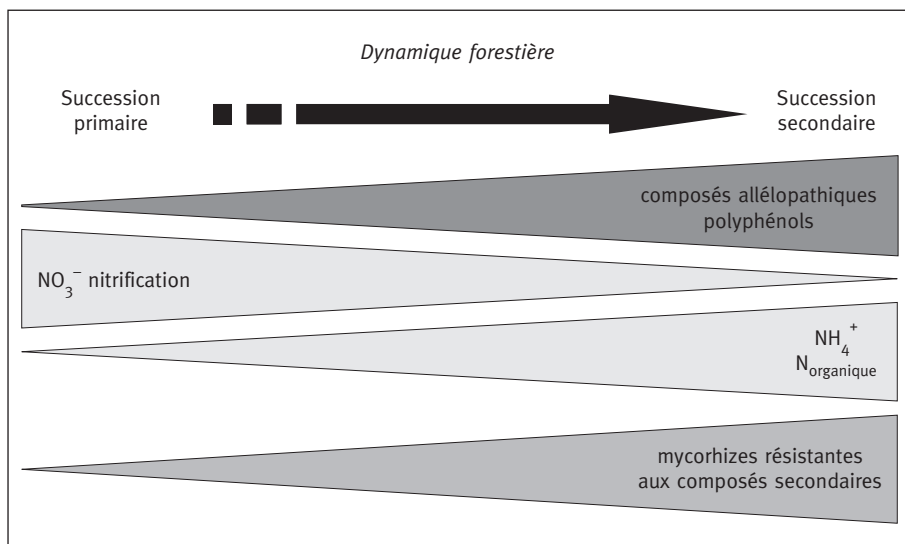
## À L'ÉCHELLE DE L'ÉCOSYSTÈME

Au-delà d'une toxicité directe de plante à plante, qui se manifestera après absorption par une plante-cible, les composés allélopathiques peuvent également influencer les populations microbiennes du sol, ainsi que le cycle de certains éléments minéraux, et donc plus globalement participer à la dynamique du système forestier.

## Allélopathie et microorganismes

Les microorganismes du sol, capables de dégrader ou de rendre inactives les molécules responsables de l'inhibition en les immobilisant (par polymérisation, adsorption, conjugaison...), vont bien entendu jouer un rôle-clé dans l'expression du potentiel allélopathique. Ce sont eux qui pour une grande part vont contrôler la quantité de molécules réellement biodisponibles pour la plante-cible (figure 2, ci-dessous). Mais des exemples sont également connus d'amélioration de la toxicité d'un extrait végétal par certains groupes de bactéries, par la création de molécules toxiques à partir de molécules peu ou pas actives.

**FIGURE 2** RELATIONS HYPOTHÉTIQUES EXISTANT EN MILIEU FORESTIER TEMPÉRÉ ENTRE LA PRODUCTION DE MOLÉCULES ALLÉLOPATHIQUES, LE CYCLE DE L'AZOTE, LES MICROORGANISMES MYCORHIZIENS AU COURS DES STADES SUCCESSIFS DE LA DYNAMIQUE FORESTIÈRE



Parmi les microorganismes, les mycorhizes occupent une place à part car elles peuvent modifier la sensibilité d'un végétal à des substances allélopathiques. En effet, depuis le début des années soixante, de nombreuses études ont révélé la réponse très variable des mycorhizes aux composés allélopathiques : par exemple, des extraits humiques obtenus sous *Calluna vulgaris* stimulaient la croissance de certaines ectomycorhizes, alors qu'ils inhibaient fortement d'autres espèces.

Cependant, l'extrapolation de résultats obtenus *in vitro* sur l'espèce fongique isolée à l'association plante-mycorhizes reste délicate. Depuis, d'autres travaux ont montré que des semis mycorhizés sont moins sensibles aux composés allélopathiques que des semis sans mycorhizes, et donc que l'association mycorhizienne pourrait constituer un moyen de protéger l'hôte d'effets allélopathiques néfastes lors de plantations (Perry et Choquette, 1987). Cette protection serait due aux capacités enzymatiques des mycorhizes de dégrader un grand nombre de molécules, en particulier des composés phénoliques. Un degré supplémentaire de complexité est introduit avec l'apparition d'un troisième partenaire sous la forme des bactéries facilitatrices de la symbiose (Garbaye, 1994), cible potentielle, lui aussi, des molécules allélopathiques.

## Allélopathie et fertilité des sols

Une catégorie de microorganismes particulièrement étudiés dans les années 1970 pour leur sensibilité à divers agents allélopathiques a été celle des responsables des mécanismes de la nitrification. De nombreux composés (tanins, terpènes) ou extraits de litières forestières ont montré une forte action inhibitrice sur des bactéries des genres *Nitrosomas* ou *Nitrobacter*, d'où une diminution de la production de nitrates dans les sols, diminution d'autant plus intense que le stade de succession végétale serait avancé (Rice et Pancholy, 1972). Ainsi, dans des communautés au stade précoce de succession, la production de composés secondaires serait faible, et les nitrates constitueraient la forme dominante d'azote, alors que, dans des stades terminaux de succession (climax), l'ammonium deviendrait prédominant, associé à une forte production de composés secondaires récalcitrants. De nombreux travaux de laboratoire ont confirmé l'action inhibitrice de composés (en particulier phénoliques) vis-à-vis des bactéries nitrifiantes, mais la réalité du phénomène *in situ* demeure toujours controversée pour certains auteurs.

Depuis les années 1990, un autre aspect du contrôle par les composés polyphénoliques du cycle de l'azote est mis en avant, sans être exclusif du précédent. Il concerne les espèces (surtout ligneuses), comme les Éricacées, qui produisent en grande quantité des tanins, c'est-à-dire des substances polyphénoliques dont la caractéristique principale est de constituer des complexes avec les protéines. Ces complexes se formeraient en particulier lors de la sénescence, au moment de la décompartmentation cellulaire, lorsque tanins vacuolaires et protéines cytoplasmiques sont mis en contact : ce sont les "produits bruns". Ces complexes étant extrêmement résistants à la biodégradation, l'azote serait ainsi piégé dans les litières et les horizons superficiels sous une forme organique. Certaines mycorhizes, en particulier les éricoïdes des Éricacées, sont parmi les rares microorganismes à posséder les enzymes leur permettant de dégrader ces complexes, et d'utiliser l'azote sous cette forme organique (Nothrup *et al.*, 1995). L'avantage compétitif pour ces espèces serait évident.

## ALLÉLOPATHIE EN MILIEU FORESTIER : QUELLES APPLICATIONS ?

Le manque de connaissances des mécanismes sous-jacents, ainsi que des obstacles techniques expliquent que les tentatives d'application de l'allélopathie en milieu forestier soient restées rares et dispersées.

Face au défi que représente l'entretien des milliers de kilomètres de terrain situés sous les lignes électriques au Québec, les gestionnaires forestiers ont tenté de maîtriser la repousse des essences feuillues (*Fraxinus pennsylvanica*, *Acer saccharum*) en semant des espèces herbacées à fort recouvrement : *Festuca rubra*, *Lotus corniculatus*, *Coronilla varia*, *Dactylis glomerata*. C'est avec ce dernier que les résultats les plus prometteurs ont été obtenus, sans que la contribution respective des effets compétitifs et allélopathiques ait pu être précisément évaluée.

Une autre approche consiste à tenter de limiter la synthèse des composés phénoliques par les plantes du sous-bois, afin de favoriser la régénération naturelle. Ainsi, en Colombie Britannique, des tentatives de limitation (chimique et mécanique) du développement de *Rubus parviflorus* ont été entreprises, afin d'augmenter la croissance des semis de *Picea glauca* et *Pinus contorta*. Le traitement chimique, le plus efficace, a bien permis de réduire la couverture de la Ronce de 35 % à 5 %, mais la conséquence inattendue a été un affaiblissement des semis à cause du gel. Dans la même optique, des tests ont été récemment effectués en forêt boréale afin de réduire par la vapeur le couvert de *Vaccinium myrtillus*, néfaste au développement des semis de *Pinus sylves-*

*tris*. Du charbon actif a également été apporté, car le très fort pouvoir adsorbant de ce matériau permet de piéger efficacement une partie des phytotoxines (Jäderlund *et al.*, 1998).

La synthèse des composés secondaires par les végétaux étant ralentie lorsque la fertilité du sol augmente, plusieurs équipes ont tenté de réduire la production de ces composés dans l'écosystème par apport de fertilisant : les résultats obtenus ont souvent été contradictoires et peu probants, probablement à cause de la grande variabilité des conditions stationnelles et du manque de connaissance sur les conditions initiales régnant dans les sols de ces systèmes.

Enfin, une équipe québécoise a tenté de lutter par l'allélopathie contre l'envahissement par *Rubus idaeus*, elle-même suspectée de produire des composés allélopathiques vis-à-vis de semis de *Picea mariana*. Jobidon *et al.* (1989) ont montré que l'incorporation au sol de résidus de céréales (avoine, orge et blé) réduisait sensiblement le développement de *Rubus idaeus*, tout en améliorant la croissance des semis de Pins.

Une alternative à la réduction des substances allélopathiques dans le système consiste à augmenter la résistance des plantes-cibles : l'introduction de plants mycorhizés a été tentée à cet effet. Le développement de ces plants est très largement favorisé par rapport aux plants non-mycorhizés, mais la difficulté majeure réside dans l'obtention des semis mycorhizés, qui n'est maîtrisée que pour quelques espèces fongiques. Les applications sur le terrain restent donc pour l'instant limitées par les coûts de production de ces plants mycorhizés.

La multiplicité des cibles potentielles des composés allélopathiques énumérées dans les paragraphes précédents permet d'appréhender la complexité des phénomènes qui se déroulent à de multiples niveaux de l'écosystème forestier. Si, jusqu'à présent, la part des interactions biochimiques a souvent été négligée, il convient de ne pas considérer l'allélopathie comme l'explication "miracle" à toutes les interférences observées entre plantes, ou à tous les problèmes de régénération difficilement explicables. Il en va finalement de même que pour une approche de la compétition, pour laquelle la réalité du phénomène *in situ* demande une démonstration rigoureuse, et la prise en compte des conditions du milieu est essentielle.

**Christiane GALLET – François PELLISSIER**

Laboratoire Dynamique des Écosystèmes d'Altitude

CISM. UNIVERSITÉ DE SAVOIE

F-73376 LE BOURGET-DU-LAC CEDEX

(christiane.gallet@univ-savoie.fr)

(francois.pellissier@univ-savoie.fr)



BIBLIOGRAPHIE

- BECKER (M.), BENNETT (P.). — Propriétés allélopathiques d'une graminée forestière : la grande Fétuque (*Festuca silvatica* Vill.). In : Comptes rendus 6<sup>e</sup> colloque international Ecol. Biol. System. Mauvaises Herbes, Columa-ewrs, Montpellier, vol. 2, 1980, pp. 451-460.
- BECKER (M.), DRAPIER (J.). — Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du Sapin (*Abies alba*). I. Propriétés phytotoxiques des hydrosolubles d'aiguilles de Sapin. — *Acta Oecologica. Oecologia Plantarum*, vol. 5, 1984, pp. 347-356.
- BECKER (M.), DRAPIER (J.). — Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du Sapin (*Abies alba*). II. Étude des lessivats naturels de feuillage, de litière et d'humus. — *Acta Oecologica. Oecologia Plantarum*, vol. 6, 1985, pp. 31-40.
- DAVIS (E.F.). — The toxic principle of *Juglans nigra* as identified with synthetic juglone and its toxic effects on tomato and alfalfa plants. — *American Journal of Botany*, vol. 15, 1928, p. 620.
- FISHER (R.F.). — Allelopathy : a potential cause of forest regeneration failure. In : Allelochemicals : role in Agriculture and Forestry / G.R. Waller Ed. — Washington D.C. : American Chemical Society, 1987. — pp. 176-184.
- GALLET (C.). — Allelopathic potential in bilberry-spruce forest : influence of phenolic compounds on spruce seedlings. — *Journal of Chemical Ecology*, vol. 20, 1994, pp. 1009-1024.
- GARBAYE (J.). — Helper bacteria : a new dimension to mycorrhizal symbiosis. — *New Phytologist*, vol. 128, 1994, pp. 197-210.
- JÄDERLUND (A.), NORBERG (G.), ZACKRISSON (O.), DAHLBERG (A.), TEKETAY (D.), DOLLING (A.), NILSSON (M.C.). — Control of bilberry vegetation by steam treatment - effects on seeded Scots pine and associated mycorrhizal fungi. — *Forest Ecology and Management*, vol. 108, 1998, pp. 275-285.
- JALAL (M.A.F.), READ (D.J.). — The organic composition of Calluna heathland soil with special reference to phyto-and fungitoxicity. I. Isolation and identification of organic acids. — *Plant and Soil*, vol. 70, 1983, pp. 257-272.
- JOBIDON (R.), THIBAUT (J.R.). — Allelopathic growth inhibition of nodulated and unnodulated *Alnus crispa* seedlings by *Populus balsamifera*. — *American Journal of Botany*, vol. 69, 1982, pp. 1213-1223.
- JOBIDON (R.), THIBAUT (J.R.), FORTIN (J.A.). — Phytotoxic effect of barley, oat and wheat mulches in eastern Québec forest plantations. 1. Effects on red raspberry (*Rubus idaeus* L.). — *Forest Ecology and Management*, vol. 29, 1989, pp. 277-294.
- KIL (B.S.). — Effect of pine allelochemicals on selected species in Korea. In : Allelopathy : Basic and Applied Aspects / S.J.H. Rizvi and V. Rizvi Eds. — London : Chapman & Hall, 1992. — pp. 205-241.
- KUITERS (L.). — Phenolic acids and plant growth in forest ecosystems. — Amsterdam : Free University, 1987. — 147 p. (PhD thesis).
- MALLIK (A.U.). — Allelopathic potential of *Kalmia angustifolia* to black spruce (*Picea mariana*). — *Forest Ecology and Management*, vol. 20, 1987, pp. 43-51.
- NILSSON (M.C.), ZACKRISSON (O.). — Inhibition of Scots pine seedlings establishment by *Empetrum hermaphroditum*. — *Journal of Chemical Ecology*, vol. 18, 1992, pp. 1857-1870.
- NOTHRUP (R.R.), YU (Z.), DAHLGREN (R.A.), VOGT (K.A.). — Polyphenol control of nitrogen release from pine litter. — *Nature*, vol. 377, 1995, pp. 227-229.
- PELLISSIER (F.). — Allelopathic inhibition of spruce germination. — *Acta Oecologica*, vol. 14, 1993, pp. 211-218.
- PELLISSIER (F.), SOUTO (X.C.). — Allelopathy in northern temperate and boreal semi-natural woodland. — *Critical Review in Plant Sciences*, vol. 18, 1999, pp. 637-652.
- PERRY (D.A.), CHOQUETTE (C.). — Allelopathic effects on mycorrhizae : influence on structure and dynamics of forest ecosystems. In : Allelochemicals : role in Agriculture and Forestry / G.R. Waller Ed. — Washington DC : American Chemical Society, 1987. — pp. 185-194.
- RICE (E.L.). — Allelopathy. — 2<sup>e</sup> édition. — Orlando : Academic Press, 1984. — 422 p.
- RICE (E.L.), PANCHOLY (S.K.). — Inhibition of nitrification by climax ecosystems. — *American Journal of Botany*, vol. 59, 1972, pp. 1033-1040.
- TUBBS (C.H.). — Allelopathic relationships between yellow birch and sugar maple seedlings. — *Forest Science*, vol. 19, 1970, pp. 139-145.
- ZAMFIR (M.). — Effects of bryophytes and lichens on seedling emergence of alvar plants : evidence from greenhouse experiments. — *Oikos*, vol. 88, 2000, pp. 603-611.

### **INTERACTIONS ALLÉLOPATHIQUES EN MILIEU FORESTIER (Résumé)**

Des interactions allélopathiques, c'est-à-dire l'effet direct ou indirect, positif ou négatif, d'une plante sur une autre par le biais de substances libérées dans l'environnement, ont été mises en évidence dans de nombreux systèmes forestiers, notamment lorsque la végétation dense du sous-bois freine la régénération des essences arborées. Ainsi des situations où un tapis d'Éricacées s'est révélé inhibiteur de la germination et la croissance des semis de conifères ont été recensées dans différents peuplements, mais des cas d'allélopathie par des espèces ligneuses (feuillues et surtout conifères) sont également rencontrés. Les métabolites secondaires végétaux responsables de ces interactions peuvent exercer leurs effets toxiques vis-à-vis des microorganismes du sol, et influencer le métabolisme de l'azote (inhibition de la nitrification, blocage de l'azote sous forme organique). Des exemples de l'application en sylviculture de ce phénomène écologique complexe et encore mal connu, comme l'utilisation de plants mycorrhizés, concluent cette revue.

### **ALLELOPATHY IN FOREST ECOSYSTEMS (Abstract)**

Allelopathy, i.e. any direct or indirect, harmful or beneficial effect of one plant on another through the production of chemical compounds that are released into the environment, have been widely investigated in forest systems, especially when adverse impacts of understory species on tree species are suspected. Dense ericaceous stands have been suspected to inhibit germination and early growth of coniferous seedlings in numerous situations. Tree species (deciduous as well as coniferous) have also been identified as allelochemical producers. Plant secondary metabolites also exhibit inhibitory properties towards soil micro-organisms, and are suspected to influence N cycling by their effects on soil nitrifiers and immobilisation of N in organic forms. Some applied aspects of this complex ecological process, as for example the use of mycorrhizated seedlings, conclude this review.

---