



**HAL**  
open science

# Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba* Mill.). I. Propriétés phytotoxiques des hydrosolubles d'aiguilles de sapin

Michel Becker, Jean Marie Drapier

## ► To cite this version:

Michel Becker, Jean Marie Drapier. Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba* Mill.). I. Propriétés phytotoxiques des hydrosolubles d'aiguilles de sapin. *Acta Oecologica*, 1984, 5 (19), pp.347-356. hal-02728035

**HAL Id: hal-02728035**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02728035>**

Submitted on 2 Jun 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Copyright

## Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba* Mill.)

### I. — Propriétés phytotoxiques des hydrosolubles d'aiguilles de sapin

M. Becker et J. Drapier

Laboratoire de Phyto-écologie forestière.

Centre de Recherches forestières, I. N. R. A., Champenoux 54280 Seichamps

#### RÉSUMÉ

La régénération naturelle des sapinières neutro-acidoclines, à mull acide, est très difficile, alors que celle des sapinières acidophiles, à moder-mor, est aisée. La responsabilité de l'allélopathie est étudiée, et plus particulièrement la toxicité du sapin pectiné vis-à-vis de ses propres semis.

Les macérations à l'eau d'aiguilles fraîches inhibent fortement la germination du sapin et freinent la croissance racinaire de jeunes semis, ce qui correspond bien aux symptômes observés en forêt. Divers tests biologiques sur le cresson alénois (*Lepidium sativum* L.) montrent que ces propriétés phytotoxiques sont indépendantes de la station, du type d'aiguilles (d'ombre ou de lumière) et de leur âge ; mais elles disparaissent rapidement dans la litière. Les variations de toxicité observées au long de l'année sont très liées à celles de la teneur des macérations en carbone organique, et semblent dépendre surtout des conditions climatiques avant la récolte.

Une étude chromatographique (exclusion stérique, séparation sur résines échangeuses d'ions, H. P. L. C.) montre que les composés toxiques sont formés de petites molécules, d'encombrement inférieur à celui de peptides de poids moléculaire égal à 700. Ils sont chargés négativement et se retrouvent dans la fraction comportant les acides aliphatiques et alicycliques. Mais leur nature chimique précise reste à déterminer.

Une étude ultérieure se propose d'apprécier la portée écologique réelle de ces propriétés, et en particulier leur extériorisation selon le type de station.

MOTS-CLÉS : *Abies alba* - Régénération naturelle - Station forestière - Humus - Allélopathie - Autotoxicité - Mycorhizes - Chromatographie.

#### ABSTRACT

The natural regeneration of neutro-acidophilous fir forests on acid mull is very difficult, whereas it is easy in acidophilous fir forest on moder-mor. The responsibility of allelopathy is studied, and more especially the toxicity of white fir towards its own seedlings.

Aqueous extracts of fresh needles inhibit strongly the germination of fir and decrease the root growth in young seedlings; this result fits well to the symptoms which are observed in forest. Different bioassays on cress (*Lepidium sativum* L.) indicate that the phytotoxic properties are independent of site and of needles position (shadow or light needles) and age ; but they rapidly disappear in the litter. The variations of toxicity which are observed all through the year are closely correlated with the organic carbon content of the aqueous extracts; they chiefly seem to be dependent on climatic conditions before picking.

A chromatographic study (steric exclusion, separation on ionic exchange support, H. P. L. C) shows that the toxic compounds are made up with little molecules, whose size is smaller than the peptide ones with a molecular weight of 700. Their charge is negative and they appear in the fraction which contains the aliphatic and alicyclic acids. But their precise chemical nature remains to be determined.

A further study means to estimate the real ecological significance of these properties, and especially their expression according to the type of site.

KEY-WORDS: *Abies alba* - Natural regeneration - Forest site - Humus - Allelopathy - Autotoxicity - Mycorrhiza - Chromatography.

## 1. — INTRODUCTION

La régénération naturelle du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) pose parfois de sérieux problèmes aux forestiers. Ces problèmes, d'ailleurs communs à divers pays européens (France, Italie, Pologne, Allemagne, Tchécoslovaquie), sont particulièrement sensibles dans les Vosges et dans le Jura.

Les mécanismes écologiques dont la perturbation peut entraîner des difficultés de régénération forestière sont nombreux et peuvent concerner aussi bien la fructification des semenciers que la germination puis le développement des semis. Plus qu'un facteur isolé bien identifié, c'est le plus souvent une somme de facteurs défavorables qui interviennent, parfois en synergie. La régénération du sapin n'échappe pas à cette loi générale, et a déjà fait l'objet d'études diverses. En particulier, ROUSSEAU (1960) a montré une nette corrélation, dans les Vosges, entre type d'humus et aptitude à la régénération, puis mis en avant le rôle du manganèse dans les mécanismes responsables ; à sa suite, VALLÉE (1966) a particulièrement étudié la dynamique de cet élément dans l'écosystème sapinière. Mais des études ultérieures (GIANNINI, 1969; DRAPIER, 1983) n'ont pas permis de confirmer le rôle décisif de l'intoxication manganique, même en phase de sécheresse édaphique.

Une étude phyto-écologique détaillée (DRAPIER, 1980) a confirmé et précisé la très nette relation entre l'aptitude à la régénération des sapinières vosgiennes et le type de station, défini essentiellement par la végétation et par l'humus et certaines de ses caractéristiques :

- les sapinières acidophiles, à humus de type moder à mor, présentent une bonne aptitude à la régénération naturelle ;
- les sapinières neutrophiles et neutro-basophiles, à humus de type mull eutrophe à mull acide, se régénèrent très difficilement ;
- les sapinières neutro-acidoclines et acidoclines, à humus de type mull acide à mull-moder, se régénèrent difficilement, mais un certain nombre des placettes étudiées présentaient néanmoins une quantité importante de très jeunes semis (1 à 2 ans).

Dans les deux derniers types de station, les semis présents se différencient de ceux des stations acidophiles par un système racinaire moins développé et par une moins bonne mycorrhization.

D'autres facteurs peuvent aussi intervenir, les uns abiotiques (en particulier la dessiccation de l'humus en été, surtout sensible sur mull), les autres — les plus nombreux — biotiques : dégâts d'abrutissement dus au cerf et au chevreuil, « fontes de semis » d'origine fongique, concurrence avec la végétation herbacée. En ce qui concerne ce dernier point, l'effet négatif des tapis de *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaud.

et de *Festuca altissima* All. a été expérimentalement démontré (DRAPIER, 1980).

Mais la concurrence au sens large recouvre parfois deux phénomènes, qu'il est en général très difficile de séparer : d'une part la compétition *stricto sensu* pour les éléments vitaux, d'autre part l'allélopathie (libération dans le milieu de composés organiques toxiques pour d'autres plantes). C'est le rôle des manifestations d'ordre allélopathique qui fait l'objet des expérimentations rapportées ici.

Diverses études ont montré le rôle de l'allélopathie (intoxication par des substances libérées par certains végétaux) dans les processus d'écologie forestière, et en particulier dans celui de la régénération naturelle (FISHER, 1980; LEIBUNDGUT, 1976; RICE, 1974). En ce qui concerne plus précisément le sapin, divers phénomènes d'ordre allélopathique ont déjà été mis en évidence :

— BRINAR (1971) a obtenu au laboratoire un taux de germination des graines de sapin sur litières fraîches de sapin et d'épicéa inférieur au taux obtenu sur litière de hêtre. Il attribue cette différence à des substances allélopathiques contenues dans la litière des deux premières espèces. Le sapin germe mieux sur humus que sur litière, ce qui, selon l'auteur, laisserait supposer que les composés inhibiteurs évolueraient au cours de la décomposition de la litière. Précédemment, MOREAU (1959) avait déjà montré le pouvoir inhibiteur de l'humus d'une sapinière sur rendzine sur une plante test classique (cresson alénois).

— BECKER & BENNETT (1980) ont mis en évidence les propriétés allélopathiques des lessivats de grande fétuque (*Festuca altissima* All.) sur la croissance des jeunes semis de sapin. Ces propriétés, confirmées ultérieurement (DRAPIER, 1980), peuvent avoir une influence certaine sur la régénération du sapin, car la fétuque est une plante très dominante dans de nombreuses sapinières vosgiennes à régénération naturelle difficile (stations neutro-acidoclines à acidoclines, à humus de type mull acide).

— L'extension de ces investigations à d'autres espèces, et en particulier au sapin lui-même, a permis de déceler les propriétés phytotoxiques des macérations de broyats d'aiguilles de cette espèce (DRAPIER, 1980). Par ailleurs, des propriétés bactériostatiques ont été mises en évidence dans les aiguilles de sapin (MALICKI, 1971, sur *Abies alba*), et particulièrement en ce qui concerne la nitrification (THIBAUT *et al.*, sous presse, sur *Abies balsamea*). DANIEL & SCHMIDT (1972) ont également mis en évidence les effets léthaux de la litière d'*Abies concolor* sur ses propres germinations.

Ces recherches ont été poursuivies par une étude plus détaillée des propriétés allélopathiques du sapin. Dans un premier temps, nous avons tenté de vérifier et de préciser ces propriétés au laboratoire, puis d'approcher la nature chimique des composés responsables; ce sont les résultats obtenus qui sont rapportés dans le présent article.

Dans un deuxième temps, il convenait, par un retour sur le terrain, d'étudier comment ces composés, mis en évidence en conditions artificielles, se transmettaient dans les divers compartiments de l'écosystème sapinière et si, au total, le phénomène avait une réelle importance écologique pour la régénération; les conclusions de cette seconde phase sont exposées dans un article ultérieur.

## 2. — DÉMARCHE SUIVIE

Les propriétés allélopathiques des extraits hydrosolubles des aiguilles de sapin ont été testées au laboratoire sur la germination et sur la croissance des semis de sapin.

Conjointement, en raison des difficultés inhérentes à l'espèce sapin (longue durée des expérimentations, due à la forte dormance des graines et à la lenteur de la croissance des semis) et de façon à pouvoir tester rapidement la phytotoxicité de petites quantités de solutions, nous avons été amenés à utiliser une plante particulièrement sensible à la plupart des substances phytotoxiques et de croissance très rapide : le cresson alénois (*Lepidium sativum* L.). Ces tests rapides ont permis d'étudier en détail les variations des propriétés allélopathiques des aiguilles de sapin selon leur âge (de 1 à plus de 4 ans), leur nature (aiguilles d'ombre ou de lumière), l'époque et le lieu de prélèvement (type de station).

Nous avons enfin abordé l'identification chimique des substances phytotoxiques contenues dans les hydrosolubles d'aiguilles de sapin par une étude chromatographique combinée à des tests de germination sur cresson.

### 3. — PROTOCOLES EXPÉRIMENTAUX

#### 3.1. EXTRACTION DES SUBSTANCES ALLÉLOPATHIQUES

Le transfert des substances phytotoxiques d'une plante à l'autre se fait le plus souvent par voie liquide, à l'exception des inhibiteurs volatils. Les méthodes classiquement utilisées pour recueillir ces substances sont nombreuses : récolte directe sur le terrain, lessivage artificiel, macération de plantes ou d'organes entiers, ou de broyats végétaux, à des températures diverses, avec différents solvants (eau, éthanol, etc.). Deux techniques d'extraction ont été utilisées dans l'étude :

*Extraction 1* : un lot d'aiguilles fraîches entières est agité lentement pendant 8 heures dans de l'eau déminéralisée, à la température ambiante (environ 20° C), selon un rapport d'extraction R voisin de 20 % (R : poids sec du lot d'aiguilles/poids de l'eau utilisée pour l'extraction).

*Extraction 2* : les aiguilles fraîches sont broyées dans un mixer. Une fraction du broyat est agitée lentement pendant 40 mn dans de l'eau déminéralisée à la température ambiante. Le rapport d'extraction est égal à 6 %. Il convient de signaler la prudence nécessaire pour l'interprétation des résultats obtenus à partir des broyats de tissus vivants, dont l'action inhibitrice est toujours beaucoup plus puissante.

#### 3.2. TEST DE GERMINATION DU SAPIN

Les extractions 1 et 2 ont été effectuées sur un lot d'aiguilles prélevées sur des sapins adultes en décembre 1980. Le témoin est réalisé avec de l'eau déminéralisée. Chaque traitement comprend 6 terrines de 50 graines (provenance Gérardmer, sécherie de la Joux [O. N. F.], pouvoir germinatif du lot : 51 %). Le substrat utilisé est un mélange tourbe (2/3)-sable (1/3) humidifié avec la solution à tester, puis arrosé périodiquement (deux fois par semaine) avec la même solution, à laquelle on a ajouté un produit fongicide (dithame). Les graines subissent préalablement un prétraitement (destiné à lever la dormance) en chambre froide à 3° C pendant 28 jours. Puis elles sont mises à germer dans une chambre climatisée (16° C la nuit, 25° C le jour, humidité atmosphérique voisine de 100 %). La germination est observée sur une période de 15 jours.

#### 3.3. TEST DE CROISSANCE DES SEMIS DE SAPIN

Nous avons testé les macérations d'aiguilles fraîches, entières, prélevées sur des sapins adultes en mai 1982 (extraction 1). L'expérimentation s'est déroulée en serre, sous ombrière, de mai à juillet, dans les conditions de température et d'humidité atmosphérique variant respectivement de 10 à 25° C et de 30 à 100 %. Deux modalités ont été mises en œuvre :

— *série humide* : le substrat est maintenu proche de la capacité au champ par deux arrosages hebdomadaires.

— *série sèche* : le substrat alterne périodiquement de la capacité au champ au point de flétrissement, par un contrôle pondéral du taux d'humidité ; la périodicité d'arrosage varie ainsi de 10 à 15 jours.

Chaque traitement comprend 15 semis repiqués par 5 dans 3 pots plastiques de 900 ml, remplis

de sable silicieux lavé à l'acide chlorhydrique (granulométrie environ 1 mm). Les semis, provenant de graines préalablement mises en prétraitement (28 jours à 3° C), sont repiqués après 15 jours de mise en germination. Les solutions testées se composent pour 9/10 de macération (ou d'eau déminéralisée pour le témoin) et pour 1/10 de solution nutritive.

*Composition de la solution nutritive* : Ca (NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> 4 H<sub>2</sub>O (900 ppm), NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> (1 110 ppm), K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> (800 ppm), MgSO<sub>4</sub> 7 H<sub>2</sub>O (1 000 ppm), Mo (0,27 ppm), Mn (5 ppm), Cu (0,625 ppm), Zn (2,27 ppm), Bo (8,45 ppm), Fe (6 ppm).

La morphologie des semis est observée régulièrement. Après deux mois d'expérimentation, les semis sont sacrifiés et pesés (en séparant parties aérienne et racinaire), après séchage à 105° C pendant 24 heures.

#### 3.4. TEST DE GERMINATION SUR LE CRESSON ALÉNOIS

Les graines de cresson sont mises à germer à l'obscurité et à 20° C dans des boîtes de Pétri (25 graines par boîte, 4 boîtes par traitement), sur un papier filtre Whatman n° 40 imbibé par 2,5 ml de solution à tester (extraction 1, ou eau déminéralisée pour le témoin). Une étude préliminaire a permis d'établir que ce test était valable en condition non axénique sur une durée de 48 heures, avec des solutions ayant un pH compris entre 4 et 7 et une pression osmotique inférieure à 8 atmosphères (conditions remplies par les solutions à tester).

#### 3.5. RECHERCHE DES SUBSTANCES ALLÉLOPATHIQUES

Trois méthodes chromatographiques ont été mises en œuvre, combinées avec le test de germination du cresson :

— chromatographie d'exclusion stérique sur gel « Sephadex G.10 », avec élution à l'eau, détection à 280 nm et test des différentes fractions séparées sur le cresson; cette technique permet de séparer les composants d'un échantillon selon la taille de leurs molécules;

— séparation sur résines échangeuses d'ions, avec passages successifs sur résine cationique « Amberlite I. R. 120 » et sur résine anionique « Bio-Rad A. G. 1 × 8 », avec test des différentes fractions retenues et non retenues sur le cresson;

— chromatographie liquide haute pression (H. P. L. C.) des acides organiques contenus dans la fraction retenue sur résine anionique; d'une part chromatographie des acides aliphatiques sur colonne mixte (anionique « Lichrosorb A. N. Merck » et phase inversée « Lichrosorb R. P. 18 Merck »), selon une méthode récemment mise au point par CLÉMENT & LOUBINOUX (1983), et d'autre part chromatographie des acides phénoliques sur phase inversée (« Lichrosorb R. P. 18 Merck »).

## 4. — RÉSULTATS

Les diverses expérimentations menées confirment les propriétés phytotoxiques des aiguilles de sapin.

#### 4.1. TESTS SUR LE SAPIN

L'extraction 2 (macération de broyats d'aiguilles fraîches) inhibe fortement la germination du sapin (68 % du témoin; fig. 1). L'extraction 1, plus modérée (macération d'aiguilles entières), a peu d'effet sur la germination, mais elle ralentit nettement le développement racinaire des semis (tableau I et fig. 2); l'influence est plus forte dans la série sèche : 67 % du témoin (différence significative au seuil de 1 %), que dans la série humide : 79 % du témoin.

Cette inhibition s'accompagne d'une nécrose d'une bonne moitié du système racinaire, qui se traduit par un brunissement de l'épiderme. Une mise en culture de ces tissus en chambre humide a permis de vérifier que ce phénomène n'était pas lié au développement d'un champignon pathogène.

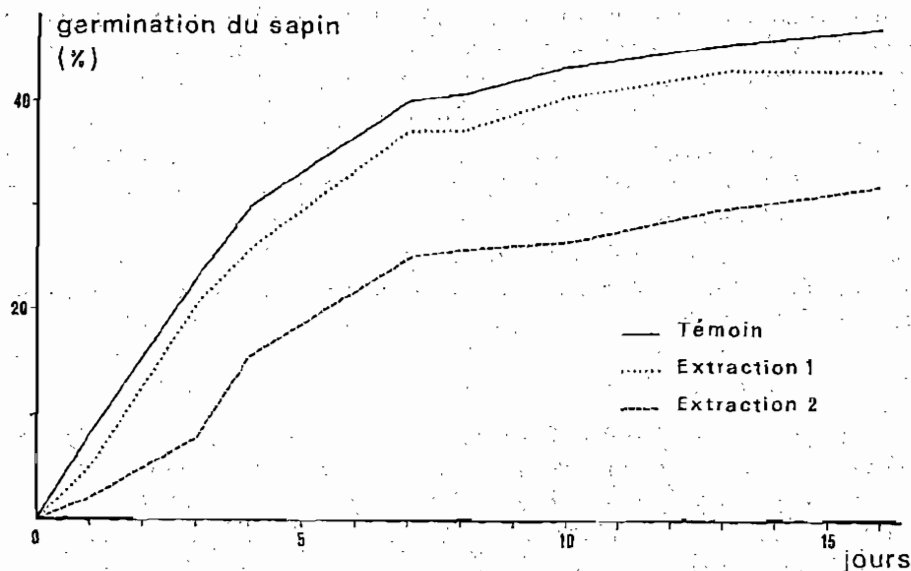


FIG. 1. — Influence des macérations à l'eau d'aiguilles fraîches de sapin sur la germination de ses propres semis. (extraction 1 : aiguilles entières ; extraction 2 : broyats d'aiguilles).

TABLEAU I. — Poids sec des semis de sapin après deux mois d'arrosage avec des macérations d'aiguilles fraîches de sapin (en % par rapport au témoin).

Série humide		Série sèche	
Partie aérienne	Partie racinaire	Partie aérienne	Partie racinaire
90	79	94	67 (*)

(\*) Différence significative au seuil de 1 %.

#### 4.2. TESTS SUR LE CRESSON ALÉNOIS

Les divers tests sur le cresson ont permis de préciser dans l'espace et dans le temps les propriétés phytotoxiques des aiguilles de sapin.

##### *Dans l'espace*

Quelle que soit leur position dans l'arbre (aiguilles d'ombre ou aiguilles de lumière), les aiguilles de sapin inhibent toutes à 100 % la germination du cresson.

Par ailleurs, les propriétés allélopathiques des aiguilles prélevées sur des sapins adultes dans une sapinière acidophile à bonne régénération naturelle sont identiques à celles des aiguilles prélevées dans une sapinière neutro-acidocline à régénération déficiente ; il s'agit donc d'un caractère spécifique, indépendant de la station.

##### *Dans le temps*

— *Selon l'âge des aiguilles.* Quel que soit leur âge (de 1 à 4 ans et plus), celles-ci inhibent également toutes à 100 % la germination du cresson. Ceci est cohérent avec les observations de GOURBIÈRE (1983) qui montrent que la fraction hydrosoluble

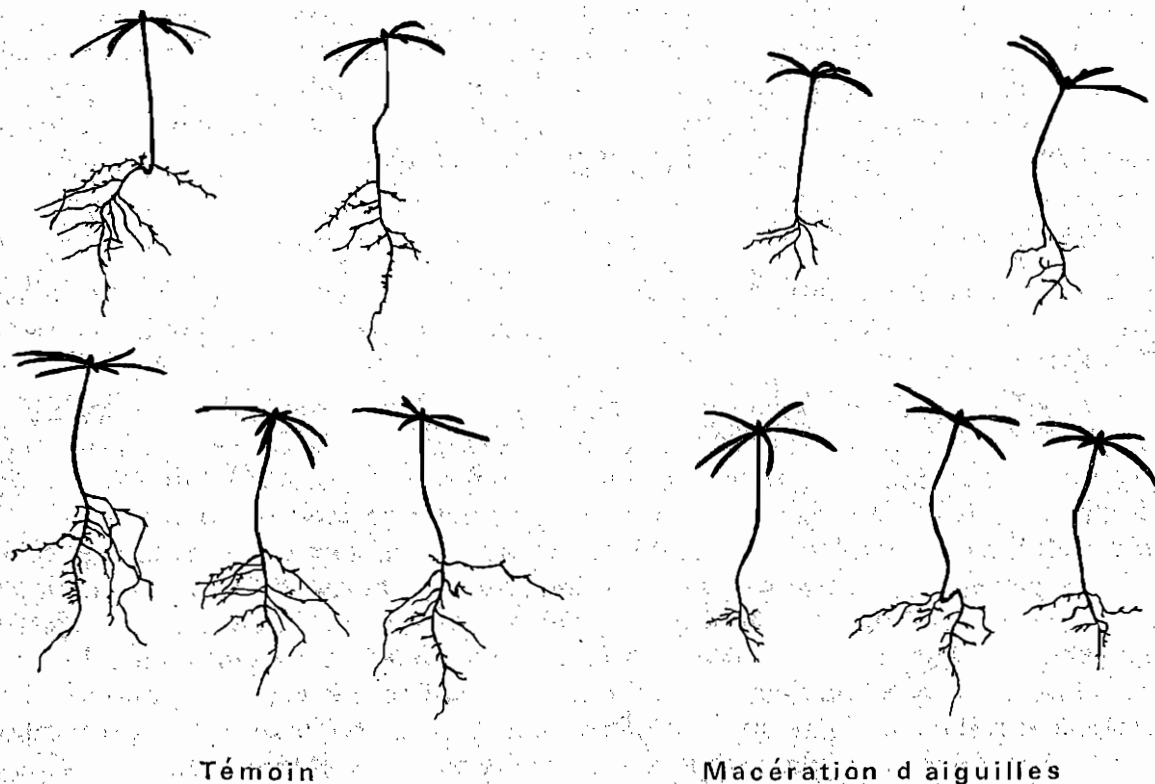


FIG. 2. — Effet des macérations d'aiguilles fraîches de sapin sur le développement de semis de deux mois (d'après photographie).

des aiguilles du sapin chute rapidement au cours de la première saison de végétation et reste relativement stable tout au long de leur vie sur l'arbre. Ces propriétés phytotoxiques se retrouvent encore dans les aiguilles sénescents tombant en avril et en août (récoltées dans des pièges placés sous les arbres), mais disparaissent rapidement dans la litière.

— *Au cours d'une saison de végétation.* Les macérations d'aiguilles fraîches prélevées à différentes époques présentent toutes des propriétés phytotoxiques. On note cependant des variations importantes du pouvoir inhibiteur selon les récoltes (tableau II). En fait, ces variations apparaissent étroitement liées à la concentration en carbone organique des solutions extraites, et donc très vraisemblablement à celle des composés inhibiteurs. Si l'on dilue les macérations d'aiguilles prélevées en janvier, avril et août de façon à abaisser leur teneur en carbone à environ 600 ppm, on s'aperçoit que leur pouvoir inhibiteur diminue fortement (taux de germination : environ 80 %); de même, la macération de juin, concentrée 5 fois, inhibe la germination du

TABLEAU II. — Variation du potentiel allélopathique des aiguilles de sapin selon la date de prélèvement et la teneur en carbone des macérations.

Mois de prélèvement	Janvier	Mars	Avril	Juin	Juillet	Août
Teneur en carbone (ppm)	1 900	390	2 330	565	970	2 160
Taux de germination du cresson (%)	0	52	0	93	70	0



cresson (60 %). Cette variabilité pourrait *a priori* correspondre à des différences physiologiques saisonnières de l'arbre; toutefois elle ne semble pas obéir à une périodicité bien précise, et son caractère plutôt aléatoire laisse plutôt penser qu'elle est la conséquence des conditions météorologiques (en particulier la pluviosité) ayant précédé les récoltes, conditions qui n'ont pu être relevées.

#### 4.3. APPROCHE BIOCHIMIQUE

L'étude chromatographique a apporté un certain nombre d'indications sur la nature chimique des substances phytotoxiques contenues dans les macérations d'aiguilles de sapin.

Ces substances sont formées de petites molécules, d'encombrement inférieur à celui de peptides de poids moléculaire égal à 700. Elles sont chargées négativement et se retrouvent dans la fraction anionique comportant les acides aliphatiques et alicycliques (éluat 2; fig. 3). La fraction comportant les acides phénoliques (éluat 3) n'a pas de propriétés phytotoxiques. Dans la fraction toxique, la chromatographie H. P. L. C. a permis d'identifier, par concentration décroissante, les acides quinique, shikimique et fumarique; la présence d'acide oxalique, difficilement identifiable, est incertaine. Aux concentrations observées, seul l'acide quinique a un très léger effet inhibiteur sur la germination du cresson. Ces acides ne semblent donc pas être directement responsables de la toxicité des macérations. Par ailleurs, les autres composés ne correspondent à aucun des autres acides témoins étudiés (acides malique, succinique, tartrique et malonique).

Pour plus de détails sur cette étude biochimique, on se reportera à DRAPIER (1983).

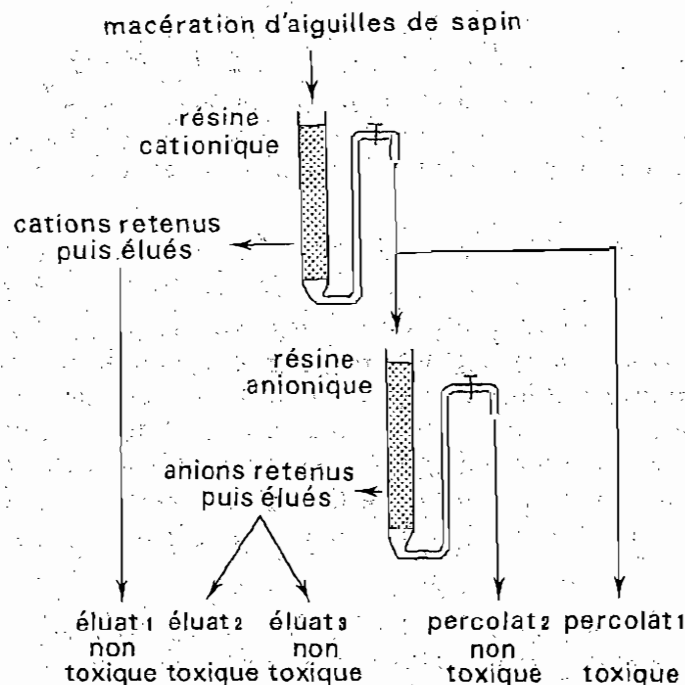


FIG. 3. — Séparation des composés phytotoxiques sur résines échangeuses d'ions. L'éluat progressive des anions permet de séparer successivement l'éluat 2 (acides aliphatiques et alicycliques) et l'éluat 3 (acides phénoliques). L'activité des diverses fractions est testée sur la germination du cresson.

## 5. — CONCLUSION PARTIELLE

Les aiguilles du sapin renferment des substances capables d'inhiber plus ou moins fortement la germination et la croissance de ses propres semis. La principale manifestation de ces propriétés allélopathiques mises en évidence au laboratoire est la réduction du système racinaire, ce qui correspond au symptôme d'intoxication des jeunes semis de sapin observé *in situ* dans les sapinières à régénération difficile (stations acidoclines et neutro-acidoclines à humus de type mull acide).

Ce phénomène d'auto-intoxication pourrait donc contribuer à l'explication des difficultés de régénération naturelle de ces sapinières, et être même à l'origine des alternances d'essences (sapin-hêtre ou sapin-épicéa) que l'on observe classiquement (FRANCOIS, 1942; ROUSSEL, 1956), en particulier dans les Vosges et dans le Jura; ce point sera développé ultérieurement.

Toutefois, l'expérimentation en laboratoire montre que toutes les aiguilles de sapin, quelle que soit leur provenance (sapinières acidophiles ou sapinières neutro-acidoclines), étaient dotées de ces propriétés phytotoxiques. Pour confirmer la réalité écologique de l'auto-intoxication du sapin, il convient d'expliquer pourquoi les semis des stations acidophiles parviennent à s'installer et à se développer normalement sous des sapinières pures. On peut imaginer que les composés phytotoxiques libérés par les aiguilles peuvent dans certaines conditions être entraînés par un lessivage rapide, et/ou être transformés en d'autres composés non phytotoxiques au sein même de l'humus des sapinières acidophiles (moder à mor). Il est en effet fort probable que l'évolution des substances allélopathiques (conservation, concentration, lessivage, transformation) varie selon les propriétés de ce milieu complexe qu'est l'humus.

Il convient aussi d'être bien conscient que les techniques utilisées, si elles prouvent de façon indéniable l'existence des propriétés phytotoxiques des aiguilles de sapin au laboratoire, sont impuissantes pour apprécier leur portée écologique réelle en conditions naturelles. En effet, les solutions obtenues par macération d'aiguilles doivent différer très sensiblement des solutions libérées *in situ*, tant par la quantité des composés organiques qu'elles contiennent que, probablement, par leur nature. Ainsi les macérations d'aiguilles testées avaient une concentration en carbone organique comprise entre 300 et 2 000 ppm, alors que celle des pluviolessivats ou des lessivats d'humus des sapinières — nous le verrons ultérieurement — est de l'ordre de 10 à 100 ppm; des effets cumulatifs sont toutefois tout à fait possibles.

Afin d'apprécier la responsabilité écologique réelle des phénomènes allélopathiques dans les difficultés de régénération naturelle de certaines sapinières, il était donc nécessaire de compléter les études de laboratoire par des expérimentations en forêt même. Celles-ci portent sur les propriétés biologiques, d'une part des pluviolessivats recueillis sous les houppiers de sapin, d'autre part des lessivats de litières et d'humus. Les résultats de cette étude, menée simultanément dans deux sapinières, l'une à régénération naturelle satisfaisante, l'autre à régénération très déficiente, sont exposés dans un article ultérieur.

## BIBLIOGRAPHIE

- BECKER M., BENNETT P., 1980. — Propriétés allélopathiques d'une graminée, forestière : la grande fétuque (*Festuca silvatica* Vill.). C. R. 6<sup>e</sup> Coll. intern. Ecol. Biol. Systém. Mouv. Herbes, COLUMA-EWRS, Montpellier, tome 2, 451-460.

- BRINAR M., 1971. — The effect of « kolins » on seed germination, in connexion with the alternation of certain forest tree species. *Gozd. Vestn.*, 29, 23, 65-83 (en serbe).
- CLÉMENT A., LOUBINOUX B., 1983. — Separation of organic acids in plant tissue by H. P. L. C. with a twin phase, Ion exchange and Reverse Phase column. *J. liquid Chromatography*, 6, 9, 1705-1716.
- DANIEL T. W., SCHMIDT J., 1972. — Lethal and nonlethal effects of the organic horizons of forested soils on the germination of seeds from several associated conifer species of the Rocky Mountains. *Can. J. forest. Res.*, 2, 179-184.
- DRAPIER J., 1980. — *Influence de l'humus et de la végétation sur la régénération du sapin (Abies alba Mill). Hypothèse allélopathique. Mémoire D. E. A. Univ. Nancy 1. Doc. Lab. Phyto-écol. forest.*, INRA, 44 p.
- DRAPIER J., 1983. — *Les difficultés de régénération des sapinières vosgiennes. Importance de l'humus et rôle de l'allélopathie. Thèse 3<sup>e</sup> cycle Univ. Nancy 1. Doc. Lab. Phyto-écol. forest.*, INRA, 133 p.
- FISHER R. F., 1980. — Allelopathy: a potential cause of regeneration failure *J. For.*, 6, 346-350.
- FRANÇOIS T., 1942. — A propos d'un phénomène d'alternance. *Bull. Soc. forest. Franche-Comté*, 23, 853-860.
- GIANNINI R., 1969. — Studies on the influence of some seedbeds on the germination and early development of seedlings of *Abies alba*. *Ann. Accad. Ital. Sci. For.*, 18, 77-96 (en italien).
- GOURBIÈRE F., 1983. — Vie, sénescence et décomposition des aiguilles de sapin (*Abies alba* Mill.). 3. Évolution des composés hydrosolubles. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 4, 3, 289-297.
- LEIBUNDGUT H., 1976. — Beitrag zur Erscheinung der Allelopathie. *Schweiz. Z. Forstw.*, 127, 9, 621-635.
- MALICKI J., 1971. — Effect of falling leaves on bacterial relations in forest soils. *Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, C* 26, 5, 73-95.
- RICE E. L., 1974. — *Allelopathy*. Academic Press, New York, 353 p.
- ROUSSEAU L. Z., 1960. — De l'influence du type d'humus sur le développement des plantules de sapins dans les Vosges. *Ann. Ec. nat. Eaux et Forêts*, 17, 17-115.
- ROUSSEL L., 1956. — A propos d'une nouvelle étude sur le phénomène d'alternance. *Bull. Soc. forest. Franche-Comté*, 27, 217-222.
- THIBAUT J. R., FORTIN J. A., SMIRNOFF W. A. — *In vitro* allelopathic inhibition of nitrification by balsam poplar and balsam fir. *Amer. J. Bot.* (sous presse).
- VALLÉE G., 1967. — *Nouvelles contributions à l'étude du rôle du manganèse dans la régénération de la sapinière vosgienne. Thèse Doct. Ing., Univ. Nancy*, 161 p.