

ESSAIS SOL-PLANTE (*)

Les interactions dans la nutrition minérale du bananier

par P. MARTIN-PREVEL et G. MONTAGUT

Institut Français de Recherches Fruitières Outre-Mer (I. F. A. C.).

ESSAIS SOL-PLANTE

LES INTERACTIONS

DANS LA NUTRITION MINÉRALE DU BANANIER

par P. MARTIN-PREVEL et G. MONTAGUT

Fruits, vol. 21, n° 1, janv. 1966, p. 19 à 36.

RÉSUMÉ. — Objet et méthode d'étude des interactions dans de tels essais. L'examen des sommes et proportions de K, Ca et Mg dans le limbe révèle une fonction régulatrice étroite; le limbe s'assure toujours un minimum de magnésium, et en accepte d'avant selon les conditions locales; son vieillissement voit le calcium remplacer progressivement le potassium sans modification de la proportion de magnésium.

Le pétiole et la nervure centrale ne sont que pour une part des organes de translocation passive des cations; ils amorcent déjà la régulation qui sera achevée par le limbe. Importance des rapports entre K, Ca et Mg dans ces organes pour le « bleu ».

Les gaines foliaires sont des organes de translocation et d'accumulation entièrement passives des cations.

La souche a sa teneur en cations liée à son activité métabolique; elle s'assure toujours un niveau suffisant de magnésium, mais rejette le calcium en excédent.

La hampe florale se comporte comme les gaines foliaires, tandis que les bananes exercent une régulation encore plus stricte que la souche et le limbe sur sa composition cationique.

Le rapport K/N pourrait être impliqué dans le dégrain, tandis que le rapport N/P serait impliqué dans l'apparition du « bleu ».

L'étude des interactions entre cations s'avère profondément révélatrice de la physiologie des divers organes.



FIGURE 1. — Essais sol-plante : échantillonnage de la souche, des gaines foliaires et de la hampe.

L'absorption d'un élément, sa redistribution dans la plante, et enfin son efficacité physiologique, ne sont jamais indépendantes de ce qu'il advient des autres minéraux dans le sol et le végétal pendant le même temps. On appelle « interactions » les phénomènes régissant cette dépendance réciproque partielle.

Dans notre étude du métabolisme minéral du bananier à l'aide de bilans détaillés, il nous a toujours fallu envisager simultanément actions simples et interactions, ainsi que leurs implications dans les rapports entre organes à l'intérieur de la plante. Mais force nous est de dissocier au maximum ces trois aspects pour la clarté de l'exposé.

Ainsi donc, après avoir précédemment passé en revue la nutrition en N, P, K, Ca, Mg, pris un par un dans les six situations étudiées (Fruits, septembre 1965, p. 398-410), nous insistons cette fois davantage sur l'apport des Essais Sol-Plante à la connaissance des interrelations entre ces cinq éléments fondamentaux chez le bananier. Nous devons pour cela considérer tour à tour ses divers organes, mais nous réservons pour un dernier article l'examen propre des relations entre ceux-ci, lorsque nous étudierons les mouvements des minéraux à l'intérieur de la plante.

(*) Essais Sol-Plante sur bananier. — Voir les articles précédents dans *Fruits*, vol. 20, n°s 4, 6, 8, 11 (avril, juin, septembre et décembre 1965).

Erratum. Dans l'article de septembre 1965, une interversion s'est glissée dans les légendes des figures 7 et 8 (p. 407-408) : les carrés noirs correspondent en réalité à NEUFCHATEAU et les carrés blancs à ROSEAU.

OBJET ET MÉTHODE D'ÉTUDE

L'étude des interactions entre plusieurs éléments nutritifs ne peut être abordée avec certitude qu'à l'aide d'essais faisant varier la fourniture combinée de ces éléments, indépendamment des autres facteurs susceptibles d'agir sur la végétation. Les essais Sol-Plante, n'ayant pas été entrepris dans ce but précis, ne remplissent pas les conditions énoncées : ils correspondent à six situations différant par leurs types de sol, leurs climats, etc., plus encore que par les fumures, lesquelles variaient en bloc et non pas élément par élément. Cependant, la masse considérable des données analytiques recueillies recèle dans sa complexité de multiples effets imputables aux interactions ; il serait dommage de ne pas essayer de les démêler, car il y a là des indications précieuses pour la compréhension des relations entre les divers organes du bananier et des réactions globales de la plante dans les situations étudiées.

Nous nous sommes donc livrés à une exploration méthodique des *interrelations* entre les résultats obtenus pour N, P, K, Ca et Mg. Chaque fois que cet examen met en évidence la présence ou l'absence d'un lien entre plusieurs éléments, il révèle l'existence ou l'inexistence d'une *interaction* dans les conditions où se trouvaient placées les plantes. Nous approfondirons ici les seuls cas où cette recherche a apporté des lumières supplémentaires ou la matière de nouvelles hypothèses sur la physiologie du bananier.

Ces liens peuvent concerner deux domaines différents, tous deux intéressants tant par leur aspect théorique que par leurs conséquences pratiques. Notons d'ailleurs que, du point de vue pratique comme du point de vue théorique, l'inexistence d'une interaction, lorsqu'elle peut être démontrée, est aussi importante à découvrir que son existence éventuelle.

Interactions dans l'alimentation proprement dite.

Le premier domaine est celui des interactions au niveau des processus mêmes de l'alimentation minérale : la nutrition en un élément peut agir sur l'absorption, le transport ou le métabolisme d'autres minéraux. Nous en avons résumé la théorie et analysé les types principaux à l'occasion d'une étude sur l'ananas parue en 1962 (réf. (7), p. 221-223).

Bien entendu, les effets des éléments minéraux dans un tissu végétal sont conditionnés exclusivement par les concentrations qu'ils y atteignent, quelles que

soient les actions et interactions qui aient permis d'y aboutir. Connaître ces *voies d'aboutissement* est cependant indispensable pour comprendre la physiologie de la plante, et donc pour agir à bon escient en vue de corriger les anomalies : il n'est pas indifférent, si l'on veut tenter de redresser la nutrition potassique du Simon, de savoir que sa faiblesse provient d'une interaction abusive de la part du magnésium, et non d'un déficit absolu dans les disponibilités en potassium.

Interactions sur le comportement du végétal.

Les effets des niveaux atteints dans la plante par les divers éléments nutritifs, sur les autres fonctions physiologiques et sur la morphologie du végétal, ne sont pas non plus toujours indépendants les uns des autres. Par exemple, dans le cas de la pulpe jaune chez le bananier, le diagnostic foliaire a mis en évidence la responsabilité d'un déséquilibre simultané potassium/azote et potassium/magnésium (2) ; le résultat ne se ramène aucunement à la superposition des effets isolés d'un léger excès de potassium et de légères déficiences en azote et magnésium. On concevra sans peine qu'une déviation du métabolisme, induite par une première anomalie de nutrition, puisse faire aboutir une seconde anomalie à des manifestations différentes dans leur nature de celles qu'elle produirait seule. Cela reste vrai dans les limites de la nutrition « normale », tout comme la réaction d'une automobile à la pression du pied sur l'accélérateur diffère selon le jeu de l'embrayage et la position du levier de vitesses : on aboutit à un résultat plus ou moins heureux, pouvant même se montrer désastreux s'il y a désaccord entre des manœuvres non mauvaises en elles-mêmes. C'est pourquoi la notion des *équilibres entre éléments dans la plante* mérite une attention aussi vive que celle de leurs niveaux individuels, même si certains rapports apparaissent indifférents après cet examen.

Intervention des facteurs extérieurs.

L'étude de la deuxième catégorie d'interactions est sujette à des difficultés plus insidieuses que celle de la première catégorie, car les facteurs non nutritionnels y interfèrent davantage : les réactions de l'automobile dépendent aussi de la pente, de la charge, de la qualité du carburant, etc. Et les conditions opti-

males de conduite diffèrent selon ces conditions : les rapports optima entre éléments — tout comme les niveaux optima d'ailleurs — *peuvent* varier, notamment en fonction du climat. Ce fait est bien connu de tous ceux qui pratiquent le diagnostic foliaire, et nous l'avons constaté chez le bananier (3, 9). Le nombre restreint de cas étudiés ne nous permettra pas toujours de décider si les différences relevées correspondent à *une bonne ou une mauvaise adaptation* de la plante à ses conditions de végétation.

Celles-ci interviennent également dans les interac-

tions entre éléments au cours de leur assimilation par la plante, car elles modifient le degré réel de disponibilité de chacun d'eux dans le sol, l'affinité des divers organes à son égard, etc. Mais quand on parvient à établir la part de leurs divers effets, ces perturbations permettent au contraire, grâce à la diversification des données, de révéler l'existence et le plus ou moins bon fonctionnement des *mécanismes de régulation de la nutrition* dans la plante, qui sont le fondement des processus d'interaction au niveau du métabolisme minéral.

INTERACTIONS ENTRE LES CATIONS

Parmi les cinq éléments majeurs, le *potassium*, le *calcium* et le *magnésium* constituent la famille chimique homogène des alcalins et alcalino-terreux. Très proches les uns des autres dans la classification périodique des corps simples, ils demeurent dans les végétaux en majeure partie à l'état d'ions même quand ils sont accouplés à des radicaux organiques (comme le calcium lorsqu'il est à l'état de pectate) ; de ce fait, ils sont *susceptibles de se substituer les uns aux autres dans leur métabolisme, dans la mesure où les différences d'affinités chimiques le permettent, et avec les conséquences favorables ou défavorables que cela entraîne pour la plante*. Par contre l'azote et le phosphore, intégrés davantage quoique à des degrés divers dans le corps des molécules organiques, perdent très rapidement l'état ionique (d'ailleurs multiforme) sous lequel ils se présentent au moment de l'absorption, et donc la faculté de se substituer l'un à l'autre dans les réactions biochimiques.

Pour cette raison, il est légitime d'additionner les teneurs en K, Ca et Mg dans un même organe, à condition de les exprimer toutes trois non en grammes mais *en unités chimiques*. (Il faudrait y ajouter également le sodium, s'il n'était, chez le bananier, à l'état d'élément-trace comme tous les métaux autres que les trois étudiés dans ce chapitre.) En effet, la plante ne règle pas le rythme de son alimentation en minéraux en les pesant sur une balance, mais en les faisant entrer dans des réactions chimiques, qui dans le cas présent se jouent entre ions et comptent donc par *valences actives*. L'unité la plus maniable est le milliéquivalent-gramme pour cent grammes de matière sèche (1 méq = 39,1 mg de K = 20 mg de Ca = 12,16 mg de Mg).

Représentation des proportions entre les trois cations.

La somme $K + Ca + Mg$ exprime l'intensité de la nutrition cationique globale. Étant donné les rôles physiologiques distincts des trois cations, il est indispensable d'étudier en même temps la qualité de cette nutrition, c'est-à-dire les proportions entre les trois constituants de la somme. Au lieu d'étudier successivement les rapports K/Ca , Ca/Mg , Mg/K , $K/Ca + Mg$, $Ca/Mg + K$ et $Mg/K + Ca$ (ou leurs inverses), nous utiliserons la toute classique représentation triangulaire qui rend seule compte de *ces six relations en une même figure*.

Nous avons exposé le principe de ce graphisme (réf. (5), p. 52) et débattu son applicabilité (réf. (6), p. 555) à l'occasion de notre travail déjà cité sur la nutrition de l'ananas. Rappelons simplement ici les traits essentiels de son emploi.

1. Il utilise une propriété du triangle équilatéral (la somme des distances d'un point quelconque de sa surface aux trois côtés est égale à la hauteur du triangle) pour représenter trois grandeurs dont la somme est constante, à savoir dans notre cas : $K\%$ de $K + Ca + Mg$, $Ca\%$ de $K + Ca + Mg$, $Mg\%$ de $K + Ca + Mg$.

Ceci n'implique pas la constance de la somme des cations : si elle varie, le graphique n'en représente pas moins *les rapports entre les niveaux* de chacun des trois cations ; il suffit de ne pas vouloir y lire ces niveaux eux-mêmes, qu'il n'est pas destiné à représenter (nous les avons déjà étudiés dans nos précédents articles). Les relations entre un élément et la

somme des deux autres γ sont visibles immédiatement ($K = 40 \%$, exprime la même notion que $K/Ca + Mg = 40/60$ ou $0,67$). Pour γ lire les relations entre deux éléments, il suffit de remarquer que le lieu géométrique des points ayant le même rapport K/Mg , par exemple, est une droite passant par le sommet Ca ; si cette droite, appelée cévienne, coupe le côté K Mg du triangle au point marqué 20% de Mg, elle correspond à $K/Mg = 80/20 = 4$; etc.

2. Quand, par chance, la somme $K + Ca + Mg$ est sensiblement constante entre les diverses analyses mises en comparaison, elle révèle en général l'existence d'un mécanisme de régulation. Le graphique triangulaire devient alors encore plus intéressant car il représente à un facteur près les niveaux réels, en plus des rapports de niveaux : il visualise d'une manière absolue les *antagonismes entre cations* ; toute diminution de la proportion de l'un, compensée par augmentation de la proportion de l'autre, a de grandes chances de signifier la substitution de l'un par l'autre sur un même accepteur de cations. Quand la somme des cations n'est pas constante, l'examen du graphique conduit seulement à présumer l'existence des antagonismes ; il faut alors revenir à la somme et aux teneurs individuelles pour statuer sur la probabilité de leur existence réelle.

1) DANS LES LIMBES

a) Évolution au cours de la vie du bananier.

Pendant les quatre à six premiers mois de végétation, soit jusqu'à Pl 2 ou Pl 3 selon les essais, la somme des cations diminue dans les limbes (fig. 1). L'évolution des teneurs en K et Mg (cf. *Fruits*, septembre 1965, p. 407-408) et en Ca (*) prouve que cette chute est normalement partagée par chacun des constituants de la somme, Neufchâteau et Toiny faisant seuls exception. Mais le graphique des proportions (fig. 2) montre clairement que le plus affecté est le calcium chez Digue et Simon (où le potassium est le moins diminué), le calcium et le magnésium à égalité chez Montigny ; Roseau est le seul à conserver sensiblement les mêmes proportions entre ses trois cations.

(*) Rappelons que, pour ne pas surcharger les pages de cette revue, nous avons dû renoncer à y publier l'intégralité des graphiques sur lesquels s'appuie notre raisonnement. Les lecteurs désireux d'étudier notre travail plus en profondeur ont cependant la faculté de les demander à l'I. F. A. C. Voir deux notes à ce sujet au bas de la page 399 dans *FRUITS* de septembre 1965.

Neufchâteau voit au contraire K et Mg diminuer seuls, et K plus que Mg, tandis que les teneurs en Ca restent stationnaires (d'où proportions : accrue de cet élément, inchangée de Mg, diminuée de K). A Toiny, la chute de $K + Ca + Mg$ est ralentie car la teneur en Ca augmente dès Pl 2 et la teneur en Mg est stationnaire.

Il s'agit là de la période pendant laquelle le bananier développe rapidement sa masse foliaire. Les feuilles successives étant de plus en plus grandes, l'âge moyen de la masse des limbes tend à rester stable si ce n'est à rajeunir : d'où l'importance relative encore prépondérante et même habituellement croissante du potassium. Mais la quantité d'accepteurs de cations dans le limbe de chaque nouvelle feuille est *plus faible que dans la feuille précédente* ; nous l'avons d'ailleurs constaté maintes fois dans la pratique de l'analyse foliaire sur les essais agronomiques (résultats divers non publiés). A cause de cet aspect évolutif, il est difficile de déceler la part des interactions véritables dans les modifications de composition du limbe d'un même essai pendant cette première période.

Pendant les phases de préfloraison et de croissance du régime, soit selon les cas de Pl 2 ou de Pl 3 à la coupe, les teneurs en Mg varient peu, Ca augmente et K diminue. Mais la somme des cations devient constante dans chaque essai (fig. 1), excepté chez Toiny où la chute initiale est retardée, retard à rapprocher du décalage dans la production de matière sèche relevé précédemment (p. 400 dans *Fruits* de septembre 1965).

Dans les cinq autres essais, les feuilles émises pendant cette période constituent donc une série homogène : elles ont toutes sensiblement la même capacité spécifique de fixation des cations, capacité qui reste pratiquement inchangée quand ces feuilles vieillissent puisque $K + Ca + Mg$ reste constant jusqu'à la coupe. Le graphique 2 montre de manière saisissante la *substitution progressive du calcium au potassium* sur ces accepteurs, sans modification sensible du magnésium : le point représentatif de chaque essai se déplace parallèlement au côté K Ca du triangle et ce mouvement va s'accéléralant après la floraison quand il n'y a plus d'émission de nouvelles feuilles.

Dans ce processus de sénescence du limbe, est-ce un afflux de calcium qui provoque le départ du potassium (effet d'antagonisme) ou est-ce une excréation active du potassium par le parenchyme qui permet au calcium de prendre la place laissée libre ? Il y a sans doute une part de vérité dans les deux hypothèses

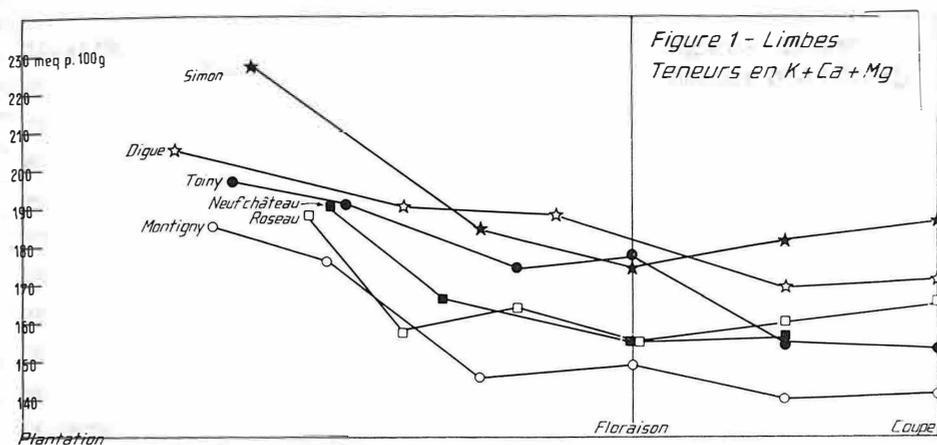
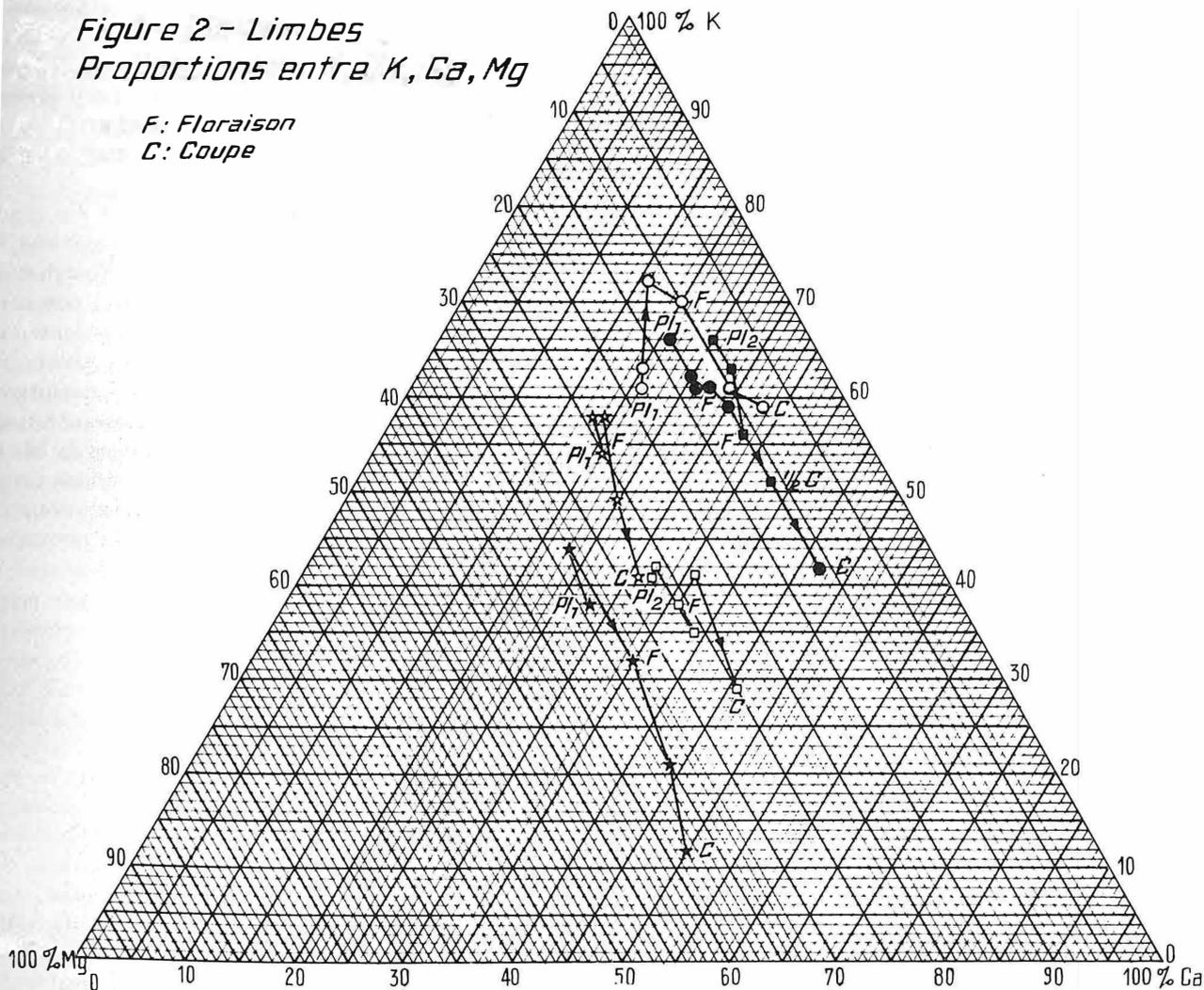


Figure 2 - Limbes
Proportions entre K, Ca, Mg

F: Floraison
C: Coupe



et nous tenterons d'en expliquer le mécanisme quand nous étudierons les relations entre organes.

b) Variations d'un essai à l'autre, au même stade.

Somme des cations.

Elle varie, selon le stade, de 30 à 50 meq pour 100 g entre extrêmes (cf. graphique 1) ; on constate alors que *le classement des essais suit l'ordre des teneurs en Ca et Mg* beaucoup plus que celui des teneurs en K. Dans la pratique du diagnostic foliaire, nous faisons en général la constatation inverse : mais nous nous adressons au limbe d'une seule feuille, en pleine activité, tandis qu'ici nous avons affaire à une masse constituée en grande partie de feuilles déjà sur le déclin. Le classement observé tendrait donc à attribuer une part déterminante à l'afflux de calcium dans le processus de sénescence du limbe (antagonisme calcium sur potassium).

Mais si les teneurs de chacun des cations varient du simple au triple entre les divers essais, à un même stade, les teneurs en K + Ca + Mg ne s'y échelonnent, elles, que dans un intervalle de 10 à 15 % de part et d'autre de la moyenne. C'est donc que le parenchyme foliaire exerce une régulation efficace ; nous verrons qu'il n'en va pas de même dans les organes de translocation : entre ceux-ci et le limbe il y a une « barrière métabolique », constituée par la quantité limitée d'accepteurs de cations dans le tissu assimilateur.

Notons d'ailleurs que le « limbe » échantillonné comprend les nervures secondaires de la feuille, qui, anatomiquement et physiologiquement, sont des prolongements des tissus conducteurs de la nervure centrale, du pétiole et de la gaine foliaire. Il est donc probable que dans le limbe *sensu stricto* la somme des cations est en réalité beaucoup plus stable à un même stade.

Répartition de cette somme.

Sur le graphique 2 les essais se groupent en trois zones, chacune caractérisée par une certaine proportion, pratiquement invariable, de Mg : 10 % dans les trois essais reconnus par la symptomatologie et par l'analyse comme déficients en magnésium ; 25 % à Digue et Roseau ; 35 % au Simon. Si l'évolution au cours du temps est à peu près identique dans les six essais (remplacement de Ca par K avec Mg constant, pour la plus grande partie du cycle), le point de départ et les points de passage à chaque stade

défini de cette évolution sont *très variables et déterminés par les conditions de milieu.*

Parmi celles-ci, les disponibilités du sol en cations échangeables exercent un rôle primordial *par le jeu des antagonismes au niveau de la racine* : car les rapports entre éléments échangeables du sol apparaissent seuls en cause, non les niveaux. Elles évoluent profondément à Montigny de Pl 1 à Pl 3, d'où « changement d'orbite » du point représentatif : K augmente aux dépens de Mg (et de Ca presque autant que de Mg).

Les 10 % de magnésium par rapport à la somme des cations se montrent un *minimum vital* au-dessous duquel l'ensemble des limbes ne peut pas descendre (sauf à la coupe mais alors leur âge global est un peu plus élevé qu'aux stades précédents). Le bananier stabilise-t-il leur teneur en Mg en limitant sa croissance, ou la laisse-t-il tomber en-dessous dans les basses feuilles qui vont alors se nécroser ? Les observations faites dans nos études de carences sur milieu artificiel (1, 8) penchent en faveur de la seconde hypothèse, car le bananier privé de magnésium y produit de nouvelles feuilles (de dimensions moindres, il est vrai) à un rythme rapide et désordonné avec mort accélérée des feuilles plus âgées.

Roseau jette un jour différent sur l'effet des conditions du milieu. Notons d'abord que le matériel de plantation était identique à celui de Neufchâteau (souches provenant d'un même champ) : dès deux mois après la plantation, l'effet des réserves contenues dans ce matériel est épuisé, puisque les points représentatifs ont trouvé leurs « orbites » définitives, très distinctes. La « trajectoire » de Roseau est, au début, décalée par rapport aux autres vers le bas et la droite du graphique : pendant cette période l'essai a souffert d'une sécheresse qui, nous l'avions constaté précédemment, a diminué l'absorption du potassium et augmenté celle du calcium. Autour de l'époque de floraison, la réhydratation ajoute son effet aux épandages tardifs d'engrais pour provoquer un retour en arrière et un crochet sur la trajectoire.

« Plasticité » du bananier.

Chez certaines plantes, telles l'arachide et le palmier (travaux de P. PREVOT et coll.), le caféier, le cacaoyer et le maïs (travaux de A. LOUÉ), les études de diagnostic foliaire montrent des fluctuations des proportions entre K, Ca et Mg dans la feuille s'inscrivant, pour un même stade physiologique, dans une zone restreinte du triangle représentatif. Cette zone, en général étroite et allongée, indique une régulation

partielle mais très stricte des rapports entre éléments. Nous pouvons remarquer ici, bien qu'il ne s'agisse pas à proprement parler de diagnostic foliaire, ce qui limite la validité de la comparaison, qu'à un même stade les six exemples étudiés se répartissent dans une zone ne recouvrant certes pas la majeure partie du triangle, mais de forme très vague : les antagonismes dus aux conditions de milieu (engrais, sol et climat) s'y manifestent dans tous les sens possibles et entre des limites assez larges : 10 à 60 % de K, 30 à 50 % de Ca, 8 à 40 % de Mg au stade coupe. Le bananier manifeste donc une grande plasticité à l'égard des cations : entendons par là que s'il est capable de vivre dans une gamme variée de conditions d'alimentation en potassium, calcium et magnésium, ce n'est pas en régularisant sa nutrition en chacun de ces éléments. Mais cela ne veut pas dire que ces conditions lui soient indifférentes : sinon il ne manifesterait ni « bleu » ni dégrain.

2) DANS LES PÉTIOLLES ET NERVURES CENTRALES

a) Évolution au cours du cycle.

Deux étapes nettement tranchées ressortent de la figure 3 : la somme des cations dans les pétioles et nervures diminue d'un tiers de Pl 1 à la floraison, puis augmente à nouveau mais sans retrouver les valeurs initiales. La décroissance continue pendant la phase végétative est simplement le reflet de la chute des teneurs en potassium (cf. p. 407 dans *Fruits* de septembre 1965), car Ca et Mg sont pratiquement stables pendant tout ce temps. L'accroissement après la floraison est le résultat d'une augmentation des deux alcalino-terreux à partir de ce stade (parfois amorcée dès le prélèvement précédent), tandis que le potassium continue à diminuer mais peu intensément.

Aucune régulation véritable, active, de la somme $K + Ca + Mg$ ne se manifeste donc à première vue au niveau des pétioles et nervures : ici les cations apparaissent *extrêmement mobiles*, circulant pour leur part essentielle avec la sève, au lieu d'être, comme dans le limbe, fixés en majeure partie sur des accepteurs liés aux structures vivantes, en quantité définie et limitée. L'amplitude des variations n'est pas illimitée, par suite d'une sorte de *régulation de type passif*, conséquence de l'activité des autres organes : ils se trouvent que des cations sont toujours déversés dans les pétioles et nervures par l'effet du métabo-

lisme de certaines parties de la plante, en quantité décroissante par rapport à la masse croissante de ces organes, mais dans un ordre de grandeur pas trop différent de celui des ponctions opérées par d'autres organes. Nous verrons mieux ces relations dans notre prochain article : en réalité ce sont plutôt les prélèvements opérés à partir des cations circulant dans le pétiole et la nervure qui ne peuvent être sans rapport avec les quantités offertes.

Cette passivité ressort également de l'examen des « trajectoires » sur la figure 4 : la chute continue du rapport $K/Ca + Mg$, simple conséquence du vieillissement général de la plante, prend l'aspect d'une fuite du point figuratif par rapport au sommet K : le rapport Ca/Mg demeure sensiblement constant, les pétioles et nervures n'exercent apparemment aucune sélectivité en fonction de leur âge.

b) Différences entre essais.

Pourtant, la somme des cations dans les pétioles et nervures varie relativement peu d'un essai à l'autre pour un même stade. L'âge physiologique du bananier suffit donc à assigner un certain niveau d'équilibre entre les quantités de cations déversées et les quantités prélevées dans ces organes de translocation. Il peut s'agir là d'un simple effet de compensation mathématique entre les masses absorbées par les racines et la croissance du végétal ; les cas anormaux militent en ce sens : à Montigny, la somme des cations augmente de Pl 1 à Pl 2 par suite de l'accroissement des teneurs en potassium ; au Simon, elle diminue plus rapidement qu'ailleurs, par suite de la faiblesse du potassium, mais recommence à croître dès avant la floraison car la hausse des alcalino-terreux est anticipée. Dans les deux cas, les modifications anormales de K sont suivies d'un mouvement inverse de Ca et Mg, mais décalé dans le temps, donc non imputable à un vrai antagonisme au niveau des pétioles et nervures.

Cependant, une régulation entièrement passive pourrait difficilement être aussi étroite ($\pm 15\%$ de la moyenne, comme dans le limbe). Nous devons ici anticiper quelque peu sur l'examen des relations entre organes et comparer le cas des pétioles et nervures avec celui des gaines foliaires décrit ci-après (faux tronc). Il n'y a aucune solution de continuité, aucune différence anatomique fondamentale entre ces deux groupes d'organes, comme entre la souche et la gaine ou entre la nervure et le limbe. Les variations de la somme des cations devraient donc y être très paral-

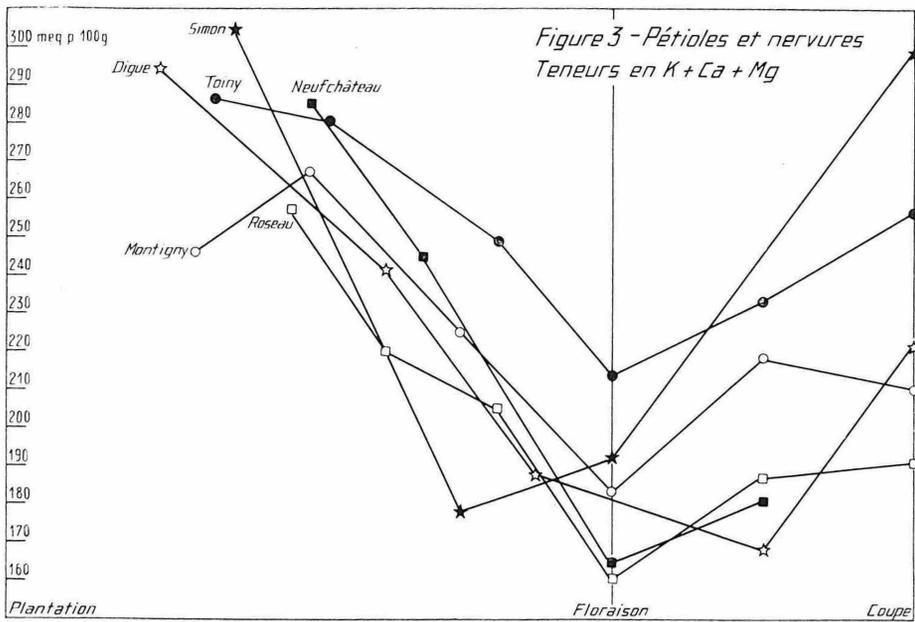
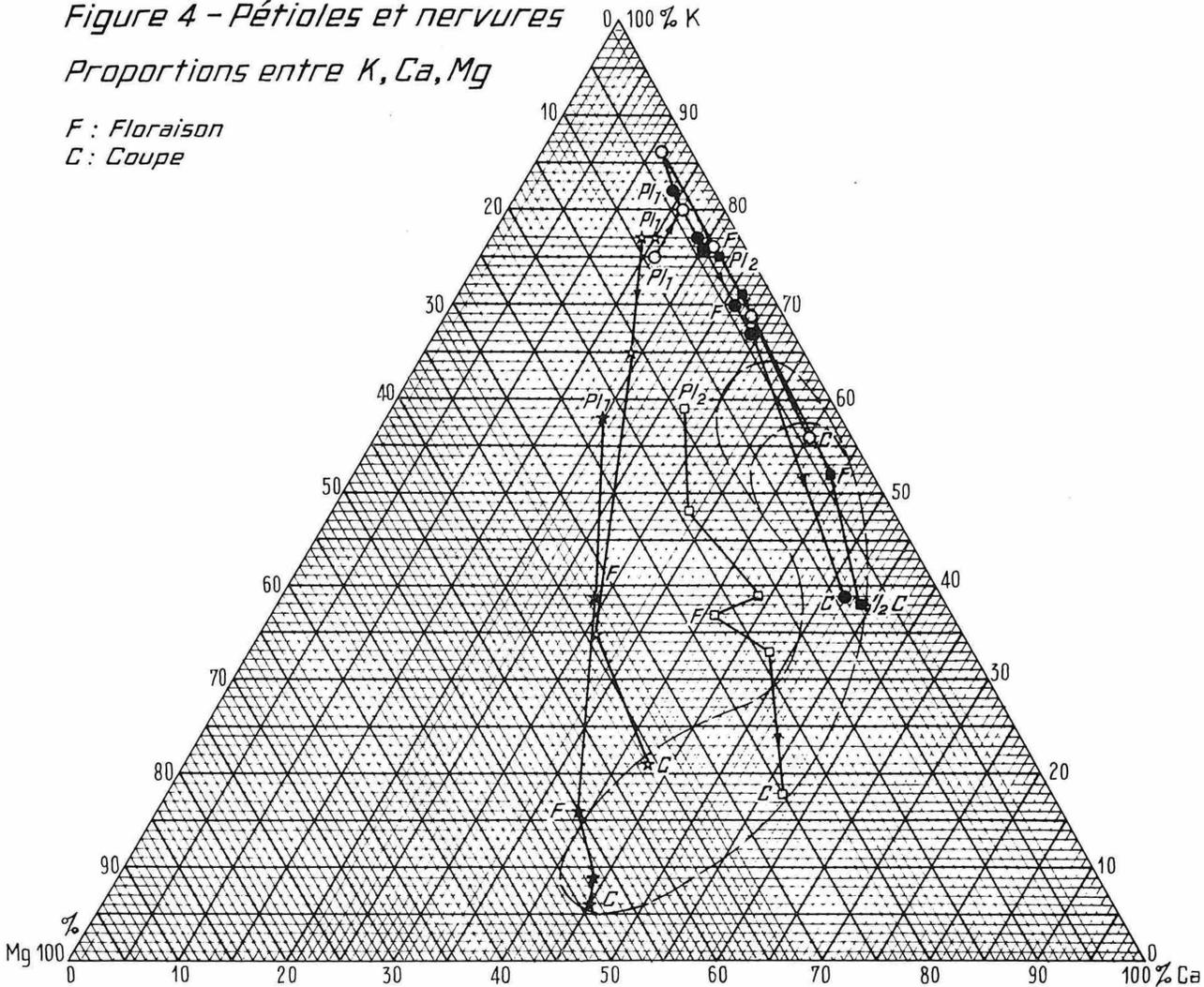


Figure 4 - Pétioles et nervures
Proportions entre K, Ca, Mg

F : Floraison
C : Coupe



lèles ; ce n'est pas le cas, elles sont beaucoup plus désordonnées dans le faux tronc. De plus, les proportions entre K, Ca et Mg dans les pétioles et nervures diffèrent de celles du faux tronc ; si cette différence était passive, c'est-à-dire due à la ponction opérée par les limbes, ces proportions devraient marquer, pendant la période où ceux-ci absorbent activement des cations (c'est-à-dire au moins jusqu'à la floraison), par rapport à celles observées dans le pseudo-tronc, le contre coup de la sélectivité manifestée par le limbe : elles présenteraient en quelque sorte, par rapport aux proportions observées dans le faux tronc, l'image négative des proportions du limbe. La comparaison des graphiques 2, 4 et 6 montre que les pétioles et nervures ont au contraire plutôt tendance à présenter des proportions intermédiaires entre celles du pseudo-tronc et celles du limbe. Ils ne sont donc pas un simple tuyau d'alimentation menant à ce dernier, mais *ils participent activement au transit des éléments*, aspirant en quelque sorte ceux que le limbe va absorber en plus grande quantité ; en particulier le magnésium dans les cas de carence. Le pétiole et la nervure centrale sont d'ailleurs chlorophylliens en surface.

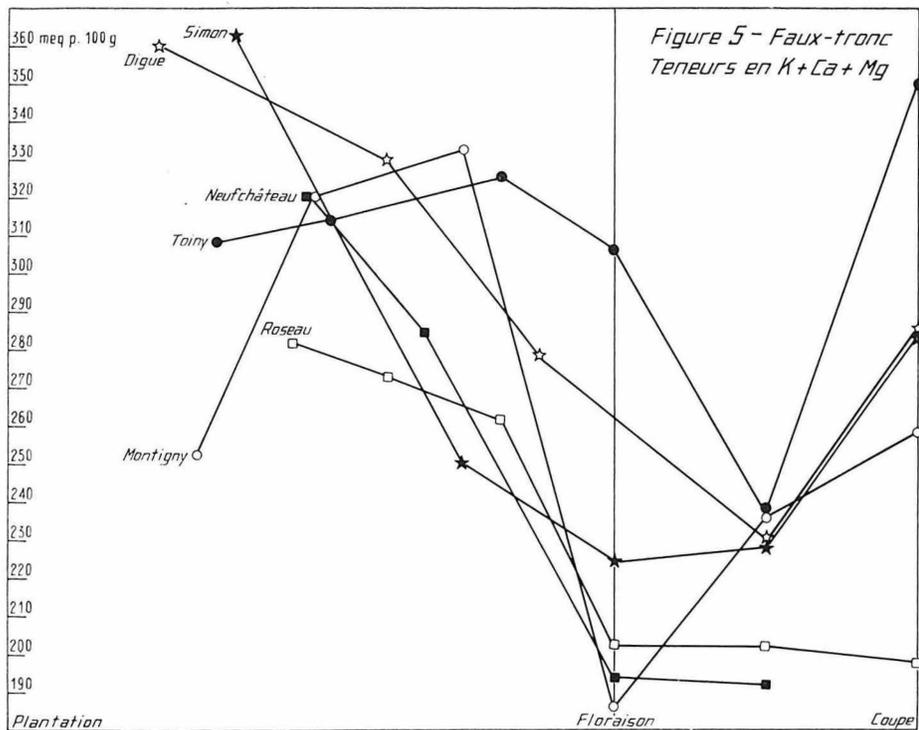
Des études récentes sur le pétiole de dicotylédones (vigne et arbres fruitiers) concluent à un rôle régulateur de cet organe, mais plutôt comme une réserve d'accumulation d'éléments non utilisés par le limbe (cf. travaux de J. CARLES sur la vigne). Chez le bananier, la part de régulation active que nous venons d'y mettre en évidence tient sans doute à ce qu'une fraction des cations doit y être liée à la matière vivante, beaucoup plus importante chez les monocotylédones où cet organe est peu lignifié. La fraction mobile est alors susceptible de subir le contre-coup de la régulation exercée sur la fraction liée, par équilibre d'échange : car la sève ne circule pas sans contact intime avec la matière vivante. Après la floraison, la régulation devient seulement qualitative car la sénescence des limbes fait refluer des éléments depuis ceux-ci dans la nervure et le pétiole (cf. bilans étudiés précédemment) ; d'où la remontée diversement accusée des teneurs en $K + Ca + Mg$ jusqu'à la coupe.

Conditions d'apparition du « bleu ».

Ces hypothèses demanderaient à être vérifiées par une expérimentation appropriée. Les constatations sur lesquelles elles s'appuient nous permettent déjà de relier les proportions entre cations dans cet organe avec l'apparition du « bleu ». Malgré le caractère incomplet de la régulation, la plasticité du pétiole

et de la nervure s'avère en effet, pour un stade donné, inférieure à celle du limbe : en fonction des conditions locales, les proportions de K, Ca et Mg y varient dans une gamme relativement restreinte. Au stade coupe en particulier, les variations s'inscrivent dans une zone étroite en forme de boomerang, non sans analogie avec celles auxquelles nous faisons allusion plus haut à propos du limbe d'autres plantes. Les premiers résultats du diagnostic nervo-pétioleaire du bananier au stade coupe (Côte d'Ivoire, 1965, non publié), que nous pourrions également reporter sur la fig. 4 *s'inscriraient également tous dans cette zone*, entre le point figuratif de Roseau et l'extrémité supérieure, ou dans la portion additionnelle tracée au-dessus de Toiny coupe. Le plus pauvre en magnésium des carrés étudiés en Côte d'Ivoire, qui ne manifestait toutefois pas de « bleu », se situerait à la limite supérieure de cette zone, entre les trajets suivis par Toiny et Neufchateau. Mais il s'agit là seulement de l'avant-dernière feuille du bananier, moins âgée au stade coupe que la moyenne des feuilles restantes. Si nous avons analysé la totalité des pétioles et nervures de ces bananiers, les points correspondants seraient certainement plus éloignés du sommet K et tous seraient rentrés dans la zone principale, celui auquel nous faisons allusion restant toujours entre les trajectoires de Toiny et Neufchateau.

Le « bleu » apparaît donc bien lié, comme on l'avait toujours pensé, à un *déséquilibre entre K et Mg*, dont il est possible de chiffrer les limites dans les pétioles et nervures. A Montigny, le rapport K/Mg (en milli-équivalents) passe de 9 (Pl 1) à 15 (Pl 2), puis à 29 (Pl 3) ; tandis qu'à Neufchateau et Toiny, s'il dépasse 15 à Pl 2, il redescend ensuite. Cependant, comme nous l'avons signalé dans nos trois premiers articles, le calcium intervient également. A partir de conditions de sol très voisines de celles de Toiny et de Neufchateau quant au potassium et au magnésium échangeables, Montigny est le seul à souffrir du « bleu », le seul également où le calcium échangeable tombe très bas au moment de l'élévation du rapport K/Mg dans le sol. Ce manque de calcium se traduit, dans le pétiole, par un décalage du déplacement du point figuratif : le trajet suivi est confondu avec celui de Neufchateau, mais avec un retard de quatre mois. Il ne s'agit pas à proprement parler d'effet compensateur du calcium ; mais, *par conséquence des mécanismes d'interaction qui donnent sa forme incurvée à la zone tracée sur la fig. 4, l'augmentation du calcium se traduit automatiquement par un relèvement du rapport K/Mg dans les pétioles*. Ce rôle



*Figure 6 - Faux-tronc
Proportions entre K, Ca, Mg*

*F: Floraison
C: Coupe*

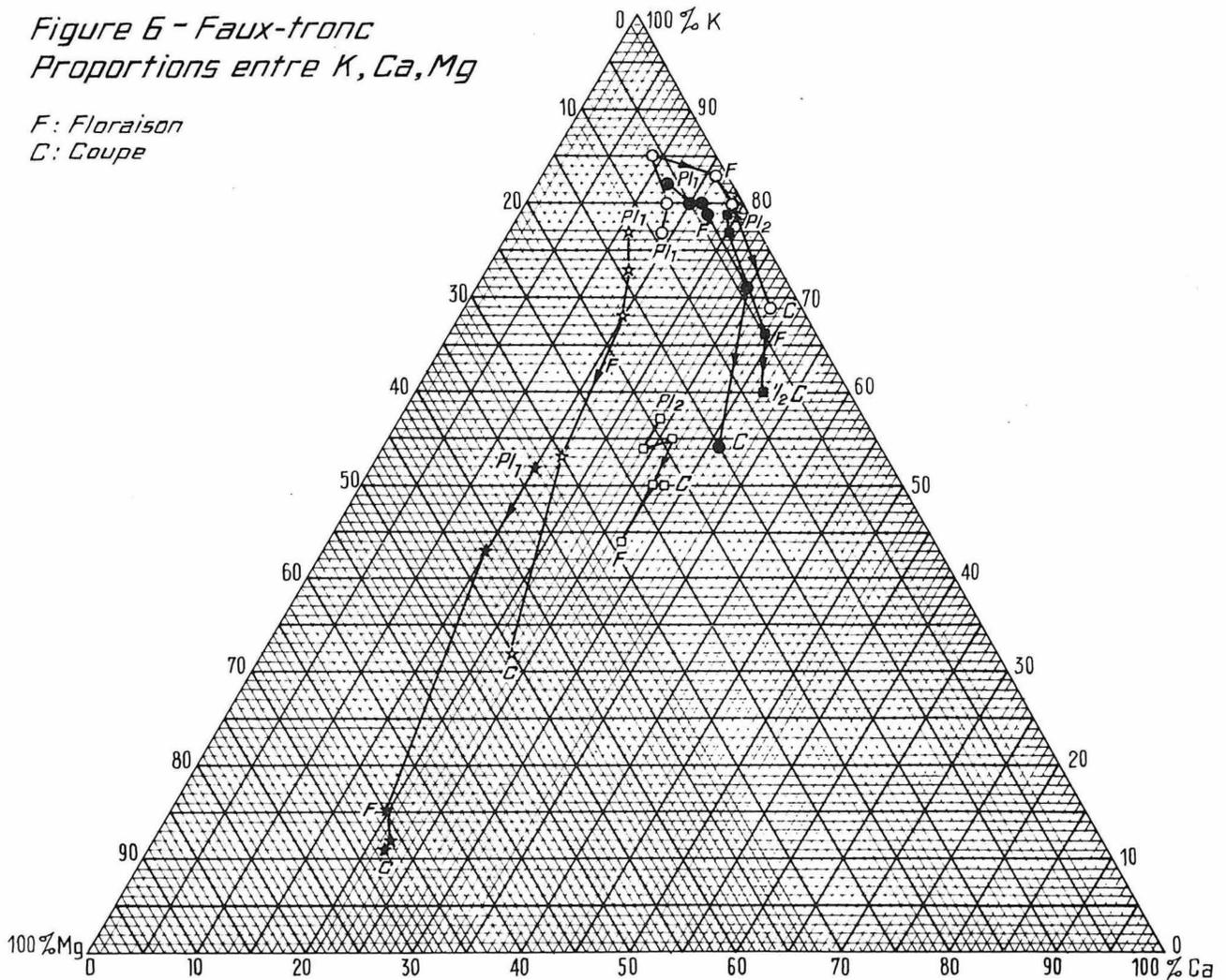


PHOTO 2. — « Bleu » pétiolaire à Montigny.

du calcium est à rapprocher de la remarque émise ci-dessus quant à la faible lignification du pétiole chez le bananier : la rigidité de cet organe dépend, plus que chez d'autres plantes, de la cohésion entre cellules, laquelle nécessite une quantité suffisante de calcium dans la paroi pecto-cellulosique. L'aspect « bleu » (photo 2) est dû à des taches de pourriture physiologique à l'intérieur du pétiole (photo 3) ; vues par transparence à travers les tissus externes, elles ressemblent à des marbrures violacées. Ces lésions et l'affaissement prématuré du pétiole qui s'ensuit pourraient représenter les effets, entre autres, d'un manque de cohésion cellulaire dû à l'insuffisance du calcium lorsqu'elle s'accompagne d'une insuffisance de magnésium (car dans les cas de carence en calcium sur milieu artificiel, avec nutrition magnésienne élevée, on n'observe aucun effet sur les pétioles).

L'examen des proportions entre cations dans le limbe (fig. 2) tend à confirmer cet effet du calcium : de Pl 3 à mi-coupe Montigny est simplement en retard sur Toiny et Neufchateau (cependant, au stade coupe, la proportion de Mg baisse encore). Les résultats d'analyse foliaire obtenus en 1962-63 aux Antilles (10) et en Côte d'Ivoire (9) le confirment encore plus nettement : dans les deux séries d'analyses, on rencontre des plantations où le rapport K/Mg dans le limbe au stade coupe est plus élevé que chez les plantations atteintes de « bleu », mais alors la proportion de calcium y est supérieure.

3) DANS LES GAINES FOLIAIRES (PSEUDO-TRONC)

a) Somme des cations.

Avec des valeurs absolues plus élevées que dans le groupe d'organes précédent, la somme des cations dans le faux tronc varie à peu près de la même manière et avec la même amplitude relative (fig. 5). Mais le faisceau des courbes représentant les six essais est beaucoup moins cohérent.

D'une part, *en fonction de l'âge*, le sens dans lequel évolue la teneur en $K + Ca + Mg$ entre deux stades successifs diffère ici fréquemment selon le lieu. Au



PHOTO 3. — Taches de pourriture physiologique à l'intérieur des pétioles dans une plantation martiniquaise atteinte de « bleu ».

début de la période végétative (Pl 1 à Pl 3) elle augmente chez Toiny et Montigny alors qu'elle diminue ailleurs ; de floraison à mi-coupe elle diminue chez Toiny et sans doute chez Digue (l'échantillonnage à la floraison manque dans cet essai), augmente chez Montigny, et stagne chez les trois autres ; ensuite elle augmente partout sauf chez Roseau. De telles oppositions sont tout à fait exceptionnelles dans les limbes, pétioles et nervures (cf. fig. 1 et 3).

D'autre part, par suite de cette évolution désordonnée, les *différences entre essais à un même stade* sont beaucoup plus accentuées (25 % de part et d'autre de la moyenne aux stades floraison et coupe) et beaucoup moins régulières que dans les organes précédemment examinés.

En définitive, la somme $K + Ca + Mg$ dans le pseudo-tronc varie d'une manière passablement anarchique, son ordre de grandeur n'étant fixé que grossièrement en fonction du stade grâce à un *équilibre, instable car purement passif* cette fois, entre les quantités de cations pénétrant dans cet organe et les quantités le quittant. L'étude de leur somme ne nous apprend alors guère plus que celle de leurs teneurs individuelles ; son désordre révèle simplement l'absence de coordination entre les fluctuations propres du potassium, du calcium et du magnésium. Puisque ces éléments varient chacun d'une manière moins incohérente que leur somme, c'est qu'aucune régulation du type antagonisme n'intervient entre eux dans le faux tronc. Celui-ci se comporte comme un simple tuyau de transit et d'accumulation passive, où les cations sont en quasi-totalité mobiles avec la sève.

b) Proportions entre K, Ca et Mg.

L'évolution *au cours du temps* des rapports entre cations traduit la même passivité. Le processus de vieillissement de l'ensemble du bananier se traduit, en gros, par une proportion sans cesse décroissante du potassium, le point représentatif se déplaçant dans la direction opposée au sommet K du triangle (fig. 6).

Mais son trajet est *influencé par les conditions du milieu* beaucoup plus fortement que dans le cas des pétioles et nervures. Le crochet de Montigny, au moment où dans le sol le potassium échangeable croît subitement avec diminution du calcium et chute accentuée du magnésium, devient très ample ; on ne trouve plus ensuite qu'une proportion infime de Mg par rapport à K et Ca dans le pseudo-tronc. A Roseau, la sécheresse initiale se traduit par l'absorption accrue

de calcium que nous avons signalée précédemment ; le point figuratif est alors « en avance », et il rebrousse chemin après la floraison, quand le retour des pluies et l'apport tardif d'engrais auront augmenté les disponibilités potassiques réelles du sol.

Hormis ce dernier cas, les différences dans les conditions du milieu agissent beaucoup plus sur les proportions de K et Mg que sur celles de Ca : au stade floraison les valeurs s'échelonnent selon les essais entre 1 et 65 % de Mg, 15 et 83 % de K, 16 et 29 % de Ca.

4) DANS LA SOUCHE

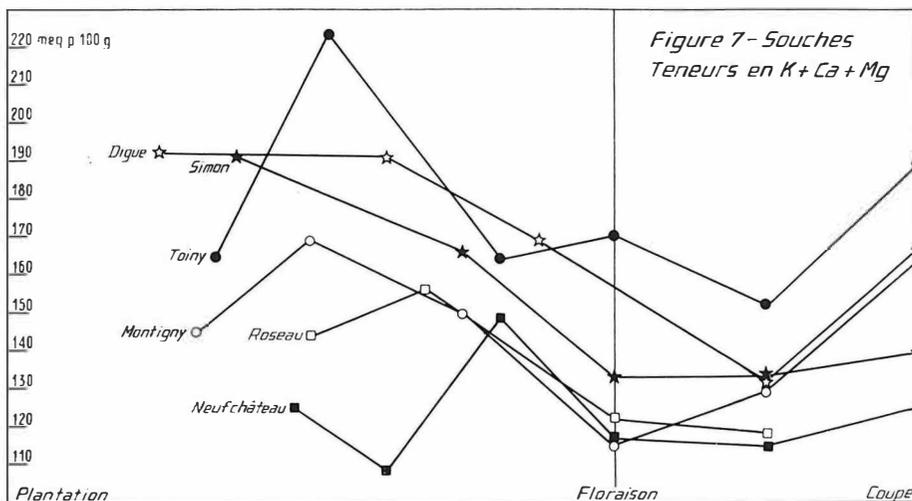
a) Somme des cations.

La nutrition potassique et magnésienne de la souche s'est montrée plus variable que celle du limbe, mais infiniment moins fluctuante que celle des organes de translocation : les écarts entre plantations à une même date, et les différences selon l'âge en un même lieu, y sont en général moins accentués que dans les gaines, pétioles et nervures, tout en étant plus prononcés que dans le limbe (cf. *Fruits*, septembre 1965).

En revanche la souche est l'organe végétatif le plus constant, et de loin le plus pauvre, pour sa teneur en calcium : la totalité des valeurs obtenues s'échelonne entre 0,2 et 0,5 %, sauf chez Toiny à Pl 2 (0,76 %) et Neufchâteau à Pl 3 (0,64 %). A part ces deux cas anormaux, la teneur de la souche en calcium décroît doucement de Pl 1 (0,4-0,5 %) jusqu'à la floraison ou la mi-croissance du régime (0,2-0,4 %), puis se relève légèrement à la coupe.

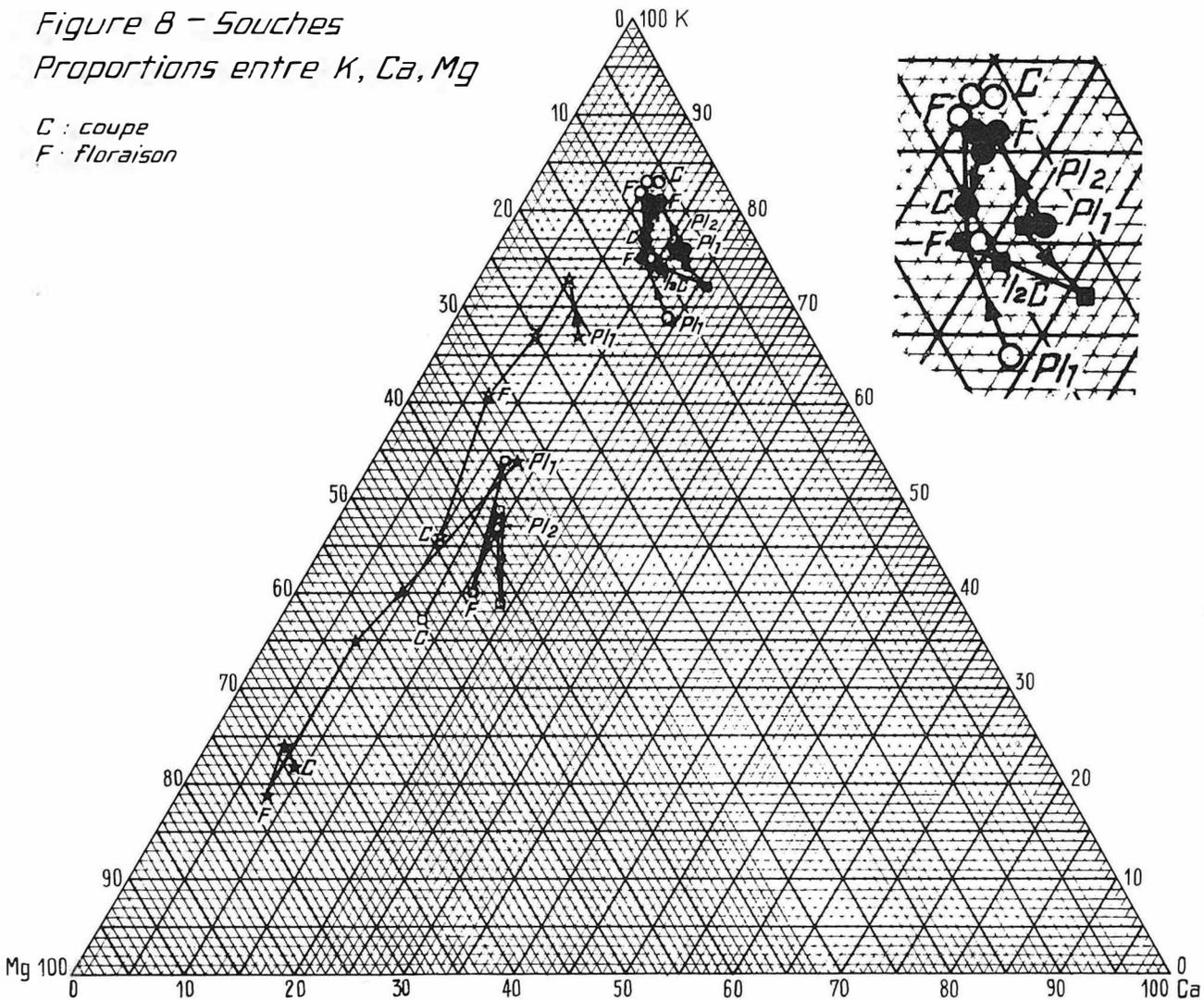
Les variations de la somme des cations (fig. 7) *reflètent donc surtout celles de K et Mg*, principalement celles du potassium puisqu'il est le plus variable. L'évolution au cours du temps rappelle celle du calcium : décroissance progressive jusqu'à floraison ou mi-coupe, remontée finale. Dans les trois plantations pauvres en magnésium on relève en outre un dos d'âne entre Pl 1 et Pl 3 (Toiny, Montigny) ou entre Pl 2 et Pl 4 (Neufchâteau) ; il est dû aux trois cations à la fois chez Toiny, à K et Ca seuls chez Neufchâteau, au potassium exclusivement chez Montigny. Nous l'expliquerons quelques lignes plus loin.

Si l'on ajoute Digue et Simon à ces trois essais, le parallélisme net mais imparfait des cinq courbes, leurs écarts supérieurs à ceux du limbe mais peu accusés malgré tout, révèlent *un mécanisme de régulation incomplète* du montant total des cations dans la souche. La matière vivante de cet organe consti-



*Figure 8 - Souches
Proportions entre K, Ca, Mg*

C : coupe
F : floraison



tue une barrière métabolique, un peu comme celle du limbe : pour autant qu'on puisse se fier aux analyses faites sur les racines (les prélèvements opérés n'étant guère représentatifs), on y constate presque toujours des teneurs en cations plus fortes que dans la souche. Mais cette barrière détermine l'ordre de grandeur de la teneur en $K + Ca + Mg$ d'une manière plus approximative que celle du limbe, car au lieu d'être en quelque sorte une constante caractérisant la nature de la matière vivante, la capacité pour les cations apparaît ici *conditionnée davantage par l'activité* momentanée de l'organe. Les cations, qui semblent liés en grande partie aux structures protoplasmiques dans le limbe, seraient davantage liés aux produits du métabolisme dans la souche.

Ainsi, à Toiny, la souche se montre capable à Pl 2 d'absorber davantage de calcium et de magnésium pour équilibrer l'absorption accrue du potassium par suite de la hausse de cet élément à l'état échangeable dans le sol. Nous avons déjà constaté (*Fruits*, sept. 1965, p. 400) que les bananiers de Toiny formaient leur souche presque entièrement avant Pl 3, ce qui correspond à une forte activité de croissance de cet organe vers Pl 2. De plus, à ce moment-là les teneurs en Ca et Mg des racines sont en baisse par rapport à Pl 1 et deviennent inférieures à celles de la souche ; la situation se rétablira à Pl 3. C'est donc bien la souche qui, à Pl 2, prélève activement du calcium et du magnésium dans les racines. A Montigny, où l'activité de croissance de la souche est au contraire ralentie à ce moment après avoir été plus forte à Pl 1, cette compensation ne parvient pas à jouer : la teneur en K augmente seule sous l'effet des disponibilités accrues en cet élément, et à partir de Pl 3 on observera un grave déséquilibre K/Mg dans tout le bananier.

La courbe de Roseau sur la figure 7 est très en-dessous du groupe des cinq autres jusqu'à Pl 4. C'est l'époque où la sécheresse bloque l'activité de la souche. Sa croissance y est d'ailleurs tellement perturbée, sur cette terre lourde durcie par la dessiccation, qu'elle restera de taille réduite, aplatie verticalement et comme posée à la surface du sol ; l'essai de Roseau aura de nombreux bananiers déracinés par les coups de vent.

La souche est un *organe perpétuellement jeune*, bien que son activité de croissance tende à se réduire peu à peu par rapport à sa masse, comme sa teneur en cations totaux : c'est sur ses méristèmes et assises génératrices que se différencient les rejets, les racines, les feuilles, puis l'inflorescence. Dans la période de

croissance du régime, la hausse finale de teneur en $K + Ca + Mg$ que l'on observe dans la moitié des cas correspond toutefois sans doute moins à un regain de bourgeonnement (rejets) qu'à un flux de cations liés aux métabolites transitant par la souche de l'appareil végétatif à l'appareil floral.

b) Proportions entre K, Ca et Mg.

Ce transit est d'ailleurs certainement une autre fonction active de la souche, car sur la figure 8 les points représentant le stade coupe s'inscrivent dans le prolongement de l'évolution antérieure de chaque essai.

La jeunesse perpétuelle de la souche se manifeste ici comme un refus de conserver une proportion importante de calcium par rapport aux deux autres cations.

A *Simon* et *Digue*, cette proportion diminue même entre Pl 1 et Pl 2, passant de 12-13 % à moins de 10 % et y demeurant ensuite. Cette diminution profite d'abord au potassium à *Digue*, mais à *Simon*, trop pauvre en cet élément, elle ne profite qu'au magnésium. Puis, avec l'âge, le magnésium va prendre progressivement la place du potassium, au fur et à mesure que les racines prélèveront dans le sol davantage du premier et moins du second. (Telle est en effet l'évolution des teneurs des racines en K et Mg dans ces deux plantations, à partir d'une origine déjà différente du fait des proportions entre cations échangeables dans les deux sols.)

A *Neufchateau*, *Toiny* et *Montigny*, la compétition se joue au contraire entre K et Ca principalement. Tout se passe comme si la souche s'assurait quoi qu'il advienne une teneur minimum en magnésium correspondant à au moins 7 % du total $K + Ca + Mg$, ne laissant donc les phénomènes d'antagonisme se manifester qu'entre les deux autres cations lorsque les disponibilités en magnésium sont faibles. Nous retrouvons la même notion de « minimum vital » que dans les limbes, autre organe actif. Elle s'applique probablement aussi au potassium dans le cas du *Simon* : à partir de la floraison la souche ne « peut » pas conserver moins de 20 % de potassium par rapport à la somme $K + Ca + Mg$, et c'est peut-être ce qui empêche cette somme d'augmenter *in extremis* comme dans les autres essais malgré la pléthore de magnésium présente dans le feuillage et dans la hampe.

Roseau enfin montre des variations quelque peu désordonnées, à partir d'un point origine anormal (la souche ne semble pas non plus pouvoir contenir

TABLEAU I.
Teneurs des bananes des ESP au stade coupe.

Essais	N %	P %	K meq %	Ca meq %	Mg meq %	K + Ca + Mg meq %	K - Ca - Mg % de K + Ca + Mg
Simon Ier cycle	0,79	0,121	58,1	3,4	12,5	74,0	78,5 - 4,5 - 17
IIe cycle	1,18	0,142	63,7	3,7	13,3	80,7	79 - 4,5 - 16,5
Digue Ier cycle	1,00	0,098	62,7	3,0	14,2	79,9	78 - 4 - 18
IIe cycle	1,01	0,112	62,7	2,7	11,7	77,1	81,5 - 3,5 - 15
Toiny Ier cycle	0,98	0,091	65,0	4,5	10,0	79,5	82 - 5,5 - 12,5
Montigny Ier cycle	1,10	0,102	65,0	7,8	11,3	84,1	77 - 9,5 - 13,5
Roseau Ier cycle	1,04	0,097	59,9	6,5	11,7	78,1	76,5 - 8,5 - 15
Roseau IIe cycle	1,00	0,090	48,7	1,0	11,2	60,9	80 - 1,5 - 18,5
Neufchateau IIe cycle	1,18	0,086	49,3	1,8	6,8	57,9	85 - 3 - 12

plus de 20 % de calcium par rapport à la somme des cations, d'où limitation de celle-ci malgré la tendance envahissante du calcium à ce moment) ; il rejoint la zone Digue-Simon par une série de zigzags. Toutes ces anomalies reflètent des perturbations physiologiques graves dues à la sécheresse.

5) DANS LES ORGANES FLORAUX

a) Hampe.

La somme des cations y augmente régulièrement pendant toute la croissance de l'inflorescence, passant d'environ 200 à 250 puis à 300 meq. pour 100 g de matière sèche. Dans les trois essais déficitaires en magnésium cette augmentation est due essentiellement au potassium ; dans les trois autres elle est également le fait de Ca et Mg, surtout pendant le dernier mois avant la coupe où ces deux éléments augmentent plus que le potassium. A Toiny elle est extrêmement élevée mais ne croît que dans la phase finale : 286, 290, puis 416 meq. pour 100 g.

Nous nous trouvons donc devant une situation analogue à celle du pseudo-tronc : la hampe est un organe d'accumulation passive des cations, qui en emmagasine de grandes quantités en provenance de la souche mais n'exerce sur eux aucune régulation décelable. Dans ces conditions il serait sans intérêt d'y étudier les proportions entre cations.

b) Bananes.

Tout à l'opposé, les bananes soumettent l'entrée des cations dans leur substance à une régulation serrée, à l'instar du limbe. Comme la peau est beaucoup plus riche que la pulpe, la teneur en K + Ca + Mg

de l'ensemble du fruit diminue constamment de la floraison (environ 200 meq. pour 100 g) à la coupe. On voit sur le tableau I qu'à ce stade final elle varie peu en fonction des conditions locales : l'écart relatif maximum est de ± 6 % de la moyenne si l'on ne tient pas compte de Neufchateau et Roseau II^e cycle, dont les analyses ne sont en fait pas strictement comparables aux autres du point de vue méthodes chimiques.

Dans sa proportion au sein de cette somme comme en valeur absolue, le potassium est le moins variable il semble que le fruit en puise dans la hampe la quantité qui lui est juste nécessaire. Comme il complète en même temps sa somme de cations à environ 80 meq. pour 100 g, l'antagonisme s'exerce principalement entre le calcium et le magnésium. Mais il y a en outre pour ce dernier un « minimum vital », comme dans les organes végétatifs régulateurs ; il est d'environ 13 % par rapport à la somme des trois cations et doit correspondre à une absorption sélective du magnésium par le fruit.

Ainsi s'expliqueraient deux faits surprenants à première vue : les bananes de Montigny, plantation la moins bien nourrie en calcium avec la Digue, sont les plus riches en cet élément ; tandis que celles de Simon, plantation la plus riche en calcium, en contiennent moins que les bananes de Roseau (I^{er} cycle) et de Toiny. Dans le premier cas, le fruit stoppe l'afflux de potassium pour laisser pénétrer son « minimum » de magnésium ; mais comme celui-ci fait encore plus défaut que le calcium, ce dernier, toujours « passif », l'accompagne en quantité supérieure à la normale. Dans le second cas, le fruit puise à grand peine son quota de potassium dans la hampe, ralentit pour cela l'absorption des alcalinoterreux, et comme le magnésium est encore plus pléthorique que le calcium il réduit la place de ce dernier.

AUTRES INTERRELATIONS

Dès que l'on quitte le domaine exclusif des relations entre l'ensemble des cations, on ne dispose d'aucune méthode telle que celle des sommes et proportions pour démêler, dans des essais non conçus dans le but d'étudier les interactions, celles qui se manifestent au niveau des processus de l'alimentation minérale des organes. Les fluctuations des divers éléments dans le sol auraient pu de leur côté nous fournir des indices, mais ce n'est pas le cas. La méthode qui s'est avérée si fructueuse au chapitre précédent pourrait à la rigueur être mise en œuvre dans le domaine des interactions entre l'ensemble des anions au cours de la première étape de leur absorption par la racine ; mais justement nous ne disposons pas d'analyses vraiment représentatives des racines.

Nous devons donc nous contenter d'examiner les rapports de teneurs entre éléments pris deux à deux ; ils nous éclairent peu sur la physiologie de la nutrition mais, dans le cas présent, un peu plus sur le comportement extérieur de la plante. Deux rapports se sont seuls montrés dignes d'intérêt.

1° RAPPORT K/N.

L'étude des teneurs en azote et potassium (*Fruits*, sept. 1965) répartissait les six essais en deux groupes : l'un, soit Toiny, Montigny et Neufchateau, largement nourri en azote et en potassium ; l'autre, Roseau, Digue et surtout Simon, plus ou moins déficient en l'un et l'autre éléments. L'examen du rapport K/N permet de discerner facilement lequel des deux est le plus tangent dans chaque cas.

Le classement des essais aux divers stades ne diffère pas beaucoup selon l'organe où l'on étudie ce rapport ; il est le plus net dans la souche (fig. 9). Toiny dès le début, Montigny ensuite, sont plus excédentaires en potassium qu'en azote ; la simple étude des teneurs nous l'avait déjà montré. Il est intéressant d'observer la similitude de Neufchateau et Digue : tous deux semblent bien équilibrés, l'un également bien nourri, l'autre également déficient, en azote et potassium. Simon apparaît beaucoup plus carencé en potassium qu'en azote ; Roseau est dans le même cas avant Pl 4 mais tend à se normaliser par la suite, sans toutefois y parvenir.

Dans les trois autres organes végétatifs on retrouve la même similitude entre Neufchateau et Digue, et

les mêmes comportements de Simon et de Roseau. Mais le rapport K/N trop élevé à Toiny et Montigny n'est sensible qu'après la floraison dans les organes de translocation ; et il n'est jamais net dans le limbe. *L'analyse foliaire* proprement dite ne doit donc renseigner efficacement sur les excès de potassium par rapport à l'azote que dans les cas très prononcés. D'autre part ce rapport ne semble *pas directement impliqué dans l'apparition du « bleu » pétiolaire*.

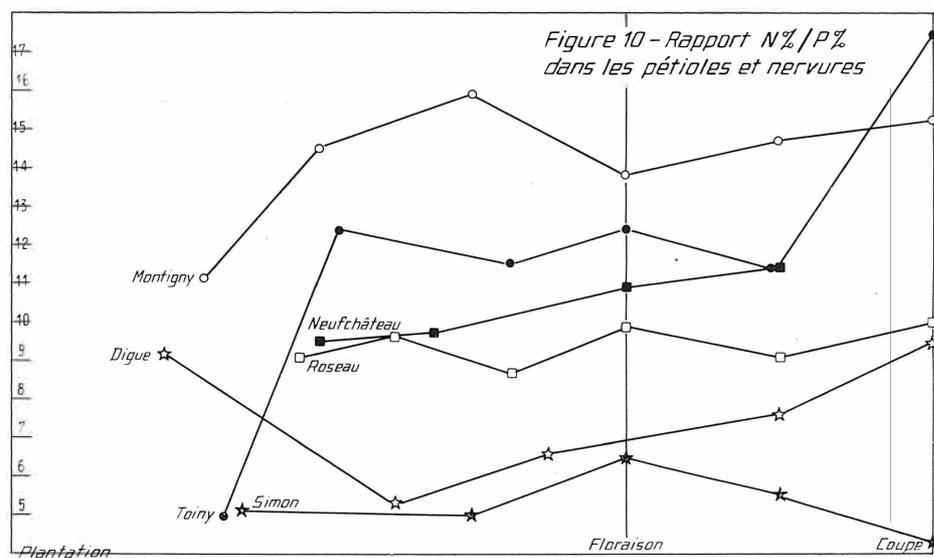
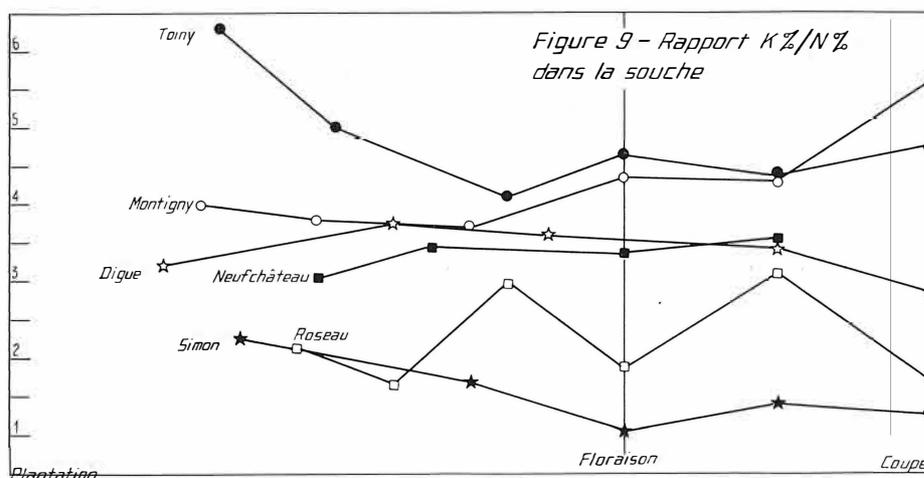
En revanche, le cas de Simon et Roseau tend à confirmer nos conclusions quant à la préexistence d'une déficience potassique principale dans le cas des *plantations sujettes au dégrain* : voir *Fruits*, juin 1965, et référence (10). (Roseau souffre habituellement de cette baisse saisonnière de qualité mais a été peu touché l'année de l'essai, comme toute la zone à dégrain de Guadeloupe.) Il éclaire les conclusions des travaux de J. GUILLEMOT (4) : sur des bananiers souffrant déjà d'un fort déséquilibre entre leurs deux éléments minéraux principaux il est normal que des à-coups accentués de nutrition azotée exercent une influence désastreuse.

2° RAPPORT N/P.

Ici le classement des six essais diffère en général assez peu selon le stade, mais beaucoup plus selon les organes.

Dans le limbe, on trouve deux groupes distincts : le rapport N/P avoisine 10 à Simon et Digue, déjà signalés tous deux comme riches en phosphore et pauvres en azote, contre 15 à 20 dans les quatre autres essais. Dans la souche, même classement, Roseau venant toutefois en position intermédiaire entre les deux groupes. Dans le faux tronc, Digue d'une part, Neufchateau d'autre part, tendent à rejoindre Roseau dans sa position intermédiaire ; mais les oscillations des courbes sont accusées et on a en fait, en moins net, la même situation que dans les pétioles et nervures centrales, présentée par la figure 10.

Or, nous avons observé précédemment que Toiny et Montigny avaient tous deux une nutrition phosphorée plutôt faible, relevant le *parallélisme entre l'absorption du phosphore et celle du magnésium* dans les diverses situations étudiées (*Fruits*, juin 1965, p. 269). Il semble bien qu'en outre le rapport N/P soit impliqué dans l'apparition du « bleu » parmi les



plantations déficientes en magnésium : dans les pétioles et nervures centrales, siège de cette anomalie, et là seulement, Montigny qui est le seul à souffrir de « bleu » caractérisé se détache nettement des deux autres essais déficients en magnésium par un rapport N/P plus élevé.

Il nous est toutefois impossible de savoir si c'est le déficit de phosphore par rapport à l'azote qui freine l'absorption du magnésium, particulièrement au niveau des pétioles et nervures ; ou bien si c'est le manque de magnésium qui entrave la nutrition phosphorée.

CONCLUSION

L'analyse du rapport potassium/azote et celle des relations entre azote, phosphore et magnésium soulèvent deux hypothèses concernant l'une le dégrain, l'autre le « bleu », qu'il sera intéressant d'approfondir par la suite. Mais l'étude des interactions entre cations apporte des informations beaucoup plus profondes sur la physiologie des principaux organes du bananier. Limbe, souche et bananes sont le siège d'une régulation métabolique active, possédant un trait commun : le pouvoir d'absorber sélectivement le magnésium contre les autres cations jusqu'à

un certain niveau ; cette régulation, plus ou moins étroite selon l'organe, est la conséquence de mécanismes différents, et aboutit selon les cas à la prédominance d'un des trois antagonismes binaires K-Ca, K-Mg, Ca-Mg. Gains foliaires et hampe florale sont des organes de transit et d'accumulation passive, comme de simples tuyaux. Mais le pétiole et la nervure centrale ne sont pas le simple prolongement de la gaine : ils participent déjà aux fonctions régulatrices du limbe, montrant une physiologie intermédiaire entre celle des organes de translocation pure et celle du parenchyme assimilateur.

Nous serons maintenant mieux en mesure de présenter, pour terminer l'étude de cette série d'essais en ce qui concerne l'alimentation minérale de la plante, une esquisse des mécanismes de fonctionnement des parties essentielles du bananier en conjonction les unes avec les autres dans l'absorption, l'accumulation et la redistribution de chaque élément nutritif.

(A suivre.)

BIBLIOGRAPHIE

- (1) CHARPENTIER, J.-M., et MARTIN-PRÉVEL, P. — Carences atténuées ou temporaires en éléments majeurs, carences en oligo-éléments chez le bananier. *Fruits*, vol. 20, n° 10, p. 521-557, 1965.
- (2) DUMAS, J., et MARTIN-PRÉVEL, P. — Contrôle de nutrition des bananeraies en Guinée (Premiers résultats). *Fruits*, vol. 13, n° 9-10, p. 375-386, 1958.
- (3) DUMAS, J. — Contrôle de nutrition de quelques bananeraies dans trois territoires africains. *Fruits*, vol. 15, n° 6, p. 277-290, 1960.
- (4) GUILLEMOT, J. — Les variations de l'azote minéral dans le sol et la morphologie des bananiers, *Fruits*, vol. 20, n° 9, p. 483-504, 1965.
- (5) MARTIN-PRÉVEL, P. — Potassium, calcium et magnésium dans la nutrition de l'ananas en Guinée. I. Plan et déroulement de l'étude. *Fruits*, vol. 16, n° 2, p. 49-56, 1962.
- (6) MARTIN-PRÉVEL, P. — Potassium, calcium, magnésium dans la nutrition de l'ananas en Guinée. V. Données de l'analyse foliaire. *Fruits*, vol. 16, n° 11, p. 539-557, 1961.
- (7) MARTIN-PRÉVEL, P. et DUGAIN F. — Potassium, calcium, magnésium dans la nutrition de l'ananas en Guinée. VI. Le sol et l'alimentation de la plante. *Fruits*, vol. 17, n° 5, p. 211-227, 1962.
- (8) MARTIN-PRÉVEL, P., et CHARPENTIER, J. M. — Symptômes de carences en six éléments minéraux chez le bananier. *Fruits*, vol. 18, n° 5, p. 221-247, 1963.
- (9) MARTIN-PRÉVEL, P. — Application du diagnostic foliaire pour les plantations de Côte d'Ivoire 1962-1964. *Rapport Annuel I. F. A. C.* 1964, Doc. n° 79.
- (10) MARTIN-PRÉVEL, P. — Application du diagnostic foliaire dans les plantations aux Antilles 1962-1963. *Rapport Annuel I. F. A. C.* 1964, Doc. n° 85.



CONTRE LA MOISSURE
DES AGRUMES

SUPER-PENTABOR N

S. A. BORAX FRANÇAIS

8, rue de Lorraine, SAINT-GERMAIN-EN-LAYE (S-et-O.)

ET DROGUERIES D'AFRIQUE DU NORD