

## ESSAIS SOL-PLANTE SUR BANANIERS (\*)

# Dynamique de l'azote dans la croissance et le développement du végétal

par P. MARTIN-PRÉVEL et G. MONTAGUT

Institut Français de Recherches Fruitières Outre-Mer (IFAC)

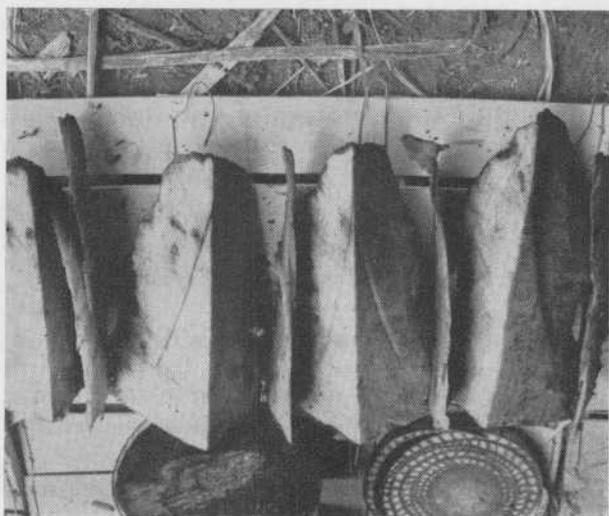


PHOTO 1. — La souche, dont on voit ici le mode d'échantillonnage, n'exerce pas chez le bananier l'effet de volant d'alimentation qu'on tendait a priori à lui attribuer : elle se comporte comme une simple « pompe de circulation ».

ESSAIS SOL-PLANTE SUR BANANIERS.  
DYNAMIQUE DE L'AZOTE DANS LA CROISSANCE  
ET LE DÉVELOPPEMENT DU VÉGÉTAL

par P. MARTIN-PRÉVEL et G. MONTAGUT (I. F. A. C.).

Fruits, vol. 21, n° 6, juin, 1966, p. 283 à 294.

**RÉSUMÉ.** — Méthode d'étude des mouvements des minéraux dans une plante : seul l'examen simultané de l'évolution au cours de la croissance des teneurs des divers organes, de leur masse de matière sèche, et des masses d'éléments qu'ils contiennent, permet une interprétation véritablement dynamique du métabolisme minéral. On indique le schéma du raisonnement et les représentations graphiques qui le facilitent.

Chez le bananier, l'azote absorbé est toujours très rapidement utilisé pour la croissance ; si cette utilisation est bloquée par inhibition hormonale ou par des conditions de milieu défavorables, l'absorption s'arrête. Il n'y a pratiquement pas de stockage possible.

L'azote contribue à accélérer les phases du développement, qui amènent une décroissance progressive des teneurs en azote. En premier cycle on observe une prédominance de synthèse de la souche entre deux phases où prédomine la construction de l'appareil foliaire ; en deuxième cycle ce n'est plus le cas, la souche a pris trop d'avance au stade rejet.

Le régime se constitue à partir d'azote et de métabolites organiques dont une proportion variable provient de leur mobilisation dans l'appareil foliaire. Le parallélisme entre l'importance selon les lieux de l'absorption d'azote après floraison et celle de la photosynthèse post-florale conduit à une explication globale du déclenchement du dégrain.

*Notre étude sur la physiologie de la nutrition minérale à travers les essais sol-plante a suivi jusqu'à présent deux voies distinctes. D'une part, l'examen des teneurs en minéraux des diverses parties de la plante, soit pour elles-mêmes, soit dans leurs interrelations. D'autre part, le calcul du montant des immobilisations et de leur échelonnement : bilan global, comptabilisant seulement à part les exportations du régime, dans un but d'application agronomique immédiate ; bilan détaillé, révélant les principaux organes éventuellement bénéficiaires des excédents ou victimes des déficits enregistrés.*

(\*) Essais Sol-Plante sur bananiers :

P. MARTIN-PRÉVEL, G. MONTAGUT, J. GODEFROY et J.-J. LACÉUILHE. Une méthode d'étude de la fertilité, *Fruits*, avr. 1965, vol. 20, n° 4, p. 157-169. — R. GUILLIERME. Introduction, *Fruits*, juin 1965, vol. 20, n° 6, p. 261-264. — G. MONTAGUT et P. MARTIN-PRÉVEL. Besoins en engrais des bananeraies antillaises, *Fruits*, juin 1965, vol. 20, n° 6, p. 265-273. — J. GODEFROY, G. MONTAGUT et Micheline DORMOY. Les sols, *Fruits*, juin 1965, vol. 20, n° 6, p. 274-281. — G. MONTAGUT, P. MARTIN-PRÉVEL et J.-J. LACÉUILHE. Nutrition minérale comparée dans six essais, *Fruits*, sept. 1965, vol. 20, n° 8, p. 398-410. — P. LOSOIS. Le mécanisme des essais sol-plante, *Fruits*, déc. 1965, vol. 20, n° 11, p. 634-645. — P. MARTIN-PRÉVEL et G. MONTAGUT. Les interactions dans la nutrition minérale du bananier, *Fruits*, janv. 1966, vol. 21, n° 1, p. 19-36.

**ERRATUM.** — Dans l'article de janvier 1966, p. 27, colonne de droite, dernière ligne, au lieu de : relèvement du rapport K/Mg, lire : abaissement du rapport K/Mg.

*L'article sur la « Nutrition minérale comparée dans les six essais » mettait déjà en évidence, par exemple, l'épuisement des organes végétatifs au profit du régime. Il amorçait donc entre les deux voies suivies la jonction qu'il nous faut maintenant parachever, en cherchant à mieux pénétrer la nature des relations entre les divers organes du bananier.*

*Étant donné l'abondance des matières, ce travail sera réparti en deux articles. Celui-ci repose sur un examen des bilans comparés de l'azote et de la matière sèche, le deuxième traitera des autres éléments majeurs.*

## MISE EN ÉVIDENCE ET SIGNIFICATION DES MOUVEMENTS DES MINÉRAUX A L'INTÉRIEUR DE LA PLANTE

L'intérêt essentiel de la méthode mise en œuvre dans nos essais pour l'analyse de la plante réside dans la succession des mesures de masses et de teneurs effectuées simultanément sur chaque organe à intervalles réguliers. C'est le seul procédé « naturel » pour obtenir une vue réellement *dynamique* des phénomènes d'absorption, d'accumulation et de redistribution des éléments minéraux.

### Relations entre nutrition minérale et croissance.

Ces phénomènes sont étroitement et réciproquement imbriqués avec ceux de la croissance et du développement de la plante. D'où les erreurs trop facilement commises lorsqu'on veut étudier les mouvements des minéraux d'après l'évolution des seules teneurs.

Si le taux de potassium par exemple diminue dans un organe donné, ce peut être par suite d'un départ vers d'autres parties de la plante ; mais ce peut être aussi bien parce que l'organe en question subit une poussée de croissance qui dilue une masse en réalité accrue de potassium dans un volume plus grand de matière vivante. Mieux, cette absorption accrue est parfois elle-même responsable de la poussée de croissance et de la chute de teneur qui en découle à terme : nous l'avons démontré dans le cas de l'azote chez l'ananas (7) et nous verrons qu'il en va de même chez le bananier. Cela correspond aussi au début de la courbe du rendement en fonction de la teneur foliaire telle qu'elle a été établie sur diverses plantes (9).

Sous cet angle, la nutrition minérale est donc liée à la biométrie, dont les résultats seront prochainement exposés par P. LOSOIS et M. MENTION : il était nécessaire de présenter séparément les deux séries de données complémentaires, pour clarifier un ensemble extrêmement complexe. Mais le présent article ne se conçoit qu'éclairé par celui de P. LOSOIS et M. MEN-

TION, et doit jeter en retour un jour supplémentaire sur ce dernier.

D'ailleurs, sans anticiper sur les données proprement biométriques, nous ne pouvons dissocier le bilan minéral du bilan organique considéré dans son ensemble, c'est-à-dire de la répartition et des changements de la masse de matière sèche de chaque organe : si l'élongation est l'aspect physique de la croissance, la synthèse de matière vivante en est l'aspect chimique, dépendant étroitement de la nutrition minérale.

### Interprétation des données du bilan.

L'essentiel de notre raisonnement réside en effet dans l'examen simultané de l'évolution, pour chaque élément dans chaque organe, de trois grandeurs :

- la *teneur* (= quantité d'élément présente dans une masse donnée de matière sèche : 100 g),
- la *masse totale de matière sèche*,
- le produit des deux précédents, que nous appelons *masse d'élément* contenue dans l'organe envisagé.

C'est là la notion-clef : seule l'évolution de la « masse d'élément » d'un organe permet de savoir si cet organe est le siège d'une accumulation ou d'un départ de l'élément considéré. Mais il faut revenir aux deux termes de ce produit pour savoir de quels processus relèvent les mouvements décelés.

Une accumulation s'accompagnant de hausse de teneur alors que la masse de matière sèche n'augmente pas est un *stockage*, une constitution de réserves ou d'excédents : les tissus sont entièrement formés et s'enrichissent en l'élément considéré. La masse de matière sèche peut même diminuer pendant que le stock d'élément augmente : c'est le cas du calcium au cours de la sénescence des organes. Une accumulation s'accompagnant de stabilité ou de décroissance de la teneur, et due par conséquent à un accroissement de

la masse de matière sèche plus fort que la chute éventuelle de teneur, correspond à l'utilisation de l'élément à l'intérieur même de l'organe envisagé, qui forme de nouveaux tissus dont cet élément est constitutif.

A l'inverse, la diminution de la masse d'éléments présente dans un organe, lorsqu'elle est due à une baisse de teneur tandis que la masse de matière sèche est stable ou continue à augmenter, signifie un départ par *excrétion* : c'est le cas du phosphore dans les feuilles parvenant à l'état adulte, du potassium à l'apparition des symptômes de carence potassique. Lorsqu'elle est due principalement non à une baisse de teneur, mais à une perte en matière sèche (la teneur pouvant augmenter légèrement), la diminution de la masse d'élément résulte d'une *destruction* partielle des tissus, ou de leurs stocks organo-minéraux, dont cet élément est constitutif ; ainsi en advient-il notamment de l'azote au cours de la sénescence.

Le tableau ci-dessous énumère toutes les combinaisons théoriquement envisageables entre les *sens d'évolution* <sup>(1)</sup> des teneurs (t%), de la masse de matière sèche (MS) et des masses d'éléments (ME) ; il indique *très schématiquement* les conclusions que l'on peut tirer dans chaque cas.

ME MS t%

1. ↗ = ↗ Accumulation par stockage.
2. ↗ ↘ ↗ Stockage, accompagnant destruction de réserves organiques ou de parties des tissus.
3. ↗ ↗ = Accumulation par constitution de nouveaux tissus.
4. ↗ ↗ ↘ Id., avec formation de réserves organiques additionnelles (maturation des tissus).
5. ↗ ↗ ↗ Superposition de (1) et (3).
6. ↘ = ↘ Excrétion pure et simple.
7. ↘ ↗ ↘ Excrétion, accompagnant formation de réserves organiques (maturation des tissus).
8. ↘ ↘ = Départ par destruction de tissus.
9. ↘ ↘ ↗ Id., avec destruction supplémentaire de réserves organiques.
10. ↘ ↘ ↘ Superposition de (6) et (8).
11. = ↘ ↗ Cas limite entre (2) et (8) : stockage compensant la perte par destruction de tissus.
12. = ↗ ↘ Cas limite entre (3) et (7) : constitution

(1) ↗ : augmente, = : reste stable, ↘ : diminue.

de nouveaux tissus exclusivement à partir du stock d'élément de l'organe.

13. = = = Stabilité, c'est-à-dire en fait équilibre entre arrivées et départs tant minéraux qu'organiques (type turn-over).

#### Nature des bilans étudiés.

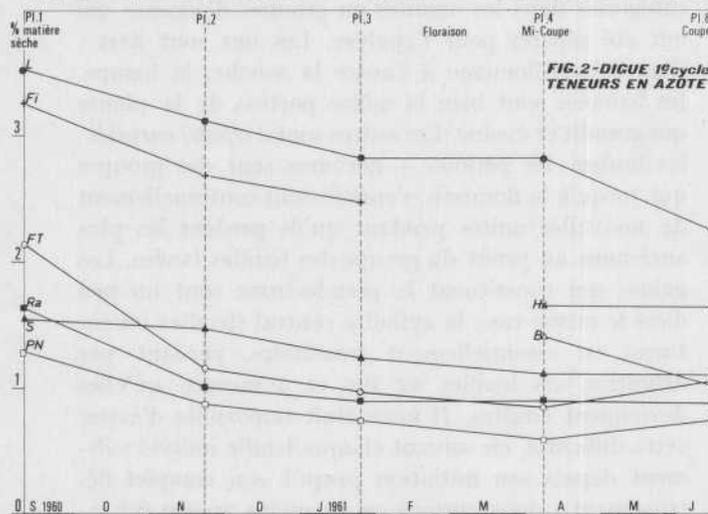
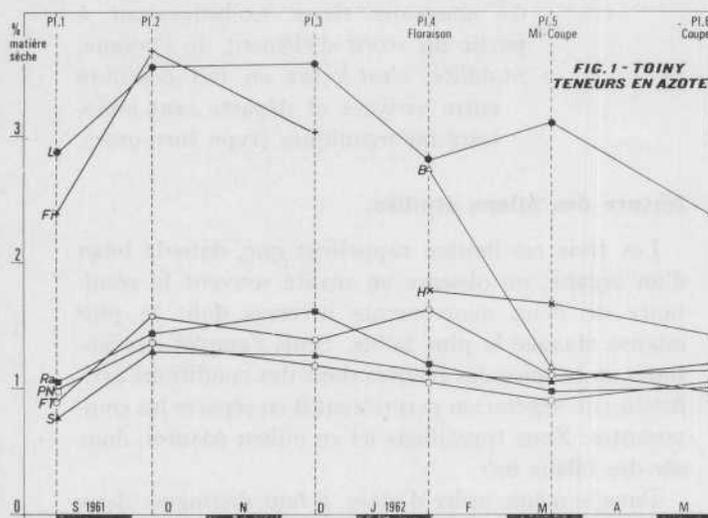
Les trois cas-limites rappellent que, dans le bilan d'un organe, on observe en réalité souvent la résultante de deux mouvements inverses dont le plus intense masque le plus faible. Seuls l'emploi des isotopes ou la mise des plantes dans des conditions artificielles de végétation permettent d'en séparer les composantes. Nous travaillons ici en milieu naturel, donc sur des bilans *nets*.

Dans le même ordre d'idées, il faut distinguer deux catégories dans les organes ou groupes d'organes qui ont été séparés pour l'analyse. Les uns sont *fixes* : d'un échantillonnage à l'autre la souche, la hampe, les bananes sont bien la même portion de la plante qui grandit et évolue. Les autres sont à *effectif variable* : les limbes, les pétioles + nervures sont des groupes qui, jusqu'à la floraison, s'enrichissent continuellement de nouvelles unités pendant qu'ils perdent les plus anciennes au profit du groupe des feuilles fanées. Les gaines qui constituent le pseudo-tronc sont un peu dans le même cas ; le cylindre central (feuilles immatures) est essentiellement transitoire, perdant par définition ses feuilles au fur et à mesure qu'elles deviennent adultes. Il nous était impossible d'éviter cette difficulté, en suivant chaque feuille individuellement depuis son initiation jusqu'à son complet flétrissement : nous aurions eu au moins 20 000 échantillons à analyser.

En fait, il n'y a pas là un obstacle important au raisonnement ; il suffit de tenir compte de la définition adoptée pour chaque groupe d'organes, et de considérer que, dans certains des organes « fixes », telle la souche, le même problème se pose si on les considère à l'échelle cellulaire : certains tissus se forment, d'autres vieillissent et se nécrosent. Seul le cylindre central demeure un cas particulier. Ce cas disparaît d'ailleurs à partir de la floraison, simplifiant du même coup celui des feuilles : il n'y a plus à considérer que le passage de la catégorie feuilles vivantes à la catégorie feuilles fanées, or le bilan de ces dernières est presque toujours négligeable à côté de celui des feuilles vivantes

#### Représentation graphique.

Les schémas *pluri-rectangulaires* dont nous avons donné des exemples à deux reprises (Fruits, avril 1965



p. 162-163 et septembre 1965 p. 401-403) constituent la représentation fondamentale, rendant compte à la fois des teneurs, masses de matière sèche et masses d'éléments. Cependant ces dernières y figurent sous l'aspect de surfaces, que l'œil ne compare pas les unes aux autres aussi facilement que des dimensions linéaires. Il est donc utile de compléter ces schémas

pluri-rectangulaires par des graphiques plus simples, sur lesquels on ne lit qu'une seule donnée à la fois : d'une part les graphiques classiques de teneurs ; d'autre part les graphiques représentant l'évolution dans un même essai des masses de matière sèche et des masses d'éléments, cumulant le contenu des divers organes (exemples : fig. 3, 5, 7, 9, ci-après).

Enfin, l'étude des rapports entre organes est souvent facilitée par l'emploi de graphiques représentant leurs masses d'éléments exprimées en % du contenu total du bananier à la même date (désignation abrégée : masses relatives ou masses % ; cf. fig. 4, 6, 8, 10). Ces graphiques mettent beaucoup mieux en évidence certaines anomalies du développement ou de la nutrition (importance relative anormale d'un organe dans le bilan). Ils permettent aussi de déceler plus facilement les mouvements de minéraux d'un organe à l'autre ; mais pour confirmer ceux-ci il faut impérativement revenir à l'examen des masses absolues.

Dans la pratique, toutes ces catégories de graphiques sont réalisées à grande échelle sur papier calque afin de pouvoir, en les superposant, comparer l'évolution des divers essais pour un même élément, ou du même essai pour divers éléments ; P. LOSSOIS et M. MENTION ont procédé identiquement pour la comparaison des caractères biométriques de bananier à bananier. Il n'est pas question de publier ici les centaines de graphiques qui nous ont servi ; établir ceux de la moyenne des six essais ne correspondrait à rien étant donné les profondes divergences de croissance et de nutrition qu'ils présentent les uns par rapport aux autres. Nous n'en présenterons qu'un certain nombre d'exemples (1), en indiquant les conclusions tirées de l'examen comparatif des bilans des six essais, y compris ceux des deuxièmes cycles lorsque c'est utile.

(1) Un ensemble plus complet de graphiques sera joint au recueil devant réunir ultérieurement tous les articles concernant les Essais Sol-Plante. Par ailleurs la totalité des chiffres et des graphiques de teneurs, masses, masses % et bilans pluri-rectangulaires figure dans le document I. F. A. C. « Résultats complets des essais sol-plante sur bananier » ; ces archives détaillées des essais sont actuellement disponibles sur demande.

\*  
\*  
\*

Au premier examen de la nutrition azotée (*Fruits*, sept. 1965, p. 401-402) nous indiquions que les six essais différaient assez peu les uns des autres, comparativement à ce que l'on constate pour les cations. Nous avons étudié l'exemple de Toiny, avec le schéma de son bilan détaillé en azote, puis signalé les particularités de chacun des six essais. L'application à ces légères divergences du mode de raisonnement ci-dessus exposé nous permettra de mieux saisir la dynamique normale de l'azote dans le bananier et de fournir une explication globale de son rôle dans le déclenchement du dégrain.

## L'AZOTE DANS LA VIE VÉGÉTATIVE

### La réaction azote-croissance et sa réciproque.

#### *Allure sigmoïde des courbes de masses.*

Toiny est l'essai le mieux alimenté en azote, malgré un net retard dans l'absorption de cet élément et dans l'élaboration de la matière sèche jusqu'à Pl 2 (fig. 3 et 5). La Digue est un cas opposé : synthèse de matière végétale et absorption d'azote relativement rapides au début, mais nutrition azotée assez faible dans l'ensemble (fig. 7 et 9). Cet essai représente à peu près l'évolution normale de la nutrition azotée chez le bananier, mais affectée d'un coefficient uniforme de rabais.

L'allure des courbes de Toiny (fig. 3 et 5) reflète bien la loi générale de la croissance végétale ou loi des courbes en S (sigmoïdes). Montigny en diffère peu. Si cette allure n'apparaît pas sur les graphiques des quatre autres essais, dont la Digue, c'est simplement faute d'échantillonnages antérieurs à Pl 1. La Digue a été plantée 73 jours avant ce premier prélèvement : en prolongeant vers la gauche l'axe des abscisses des graphiques 7 et 9 d'une longueur correspondant à 73 jours, on a le point de départ des courbes, qui prennent alors l'allure normale en S.

#### *Rôle de l'inhibition du rejet.*

Sur les courbes de masses obtenues au deuxième cycle, dans les deux essais Digue et Simon, la forme sigmoïde est encore plus nette, car l'individualisation du bananier de 2<sup>e</sup> cycle était faite dès avant Pl 4 en tant que « rejet-fils » : cf. fig. 12, encore incomplète puisqu'elle ne commence qu'à Pl 5. *L'inhibition hormonale exercée par le pied-mère* (3) étire alors la partie initiale, à faible pente, des courbes en S.

La même inhibition est exercée sur le jeune rejet, au moment de la plantation, par la souche-mère mise en terre avec lui ; mais sa durée est plus courte et d'ailleurs variable avec la nature du matériel planté. (Lorsqu'on plante un œilleton sans souche-mère, il n'y a plus d'inhibition ; cependant la branche initiale de la courbe, à faible pente, ne doit pas disparaître complètement car il s'écoule un délai avant l'apparition de racines capables d'absorber et de feuilles capables de photosynthétiser). L'établissement de bilans à intervalles très rapprochés mettrait certainement en évidence un brusque accroissement de pente au voisinage de l'émission de la *feuille-origine* (4), correspondant sensiblement à Pl 1 chez Digue.

Toiny aurait-il subi jusqu'à Pl 2 une inhibition de cette nature, due à une particularité des souches utilisées pour sa plantation ? On retrouve le même retard dans les courbes de Montigny, planté avec le même lot de matériel ; mais l'étude biométrique de ces deux essais (P. LOSOIS et M. MENTION, à paraître dans *Fruits*) n'y a décelé aucune particularité d'indice foliaire ou autre, pouvant révéler une inhibition de nature hormonale : simplement une croissance plus lente. D'autre part, lors de l'inhibition hormonale du rejet-fils les *teneurs en azote* ne sont pas sensiblement inférieures, et sont même plutôt supérieures, à celles que l'on relève ensuite chez le bananier sevré en phase préflorale (fig. 11). Au contraire chez Toiny et Montigny nous observons des teneurs anormalement faibles à Pl 1 (comparer fig. 1 et 2).

L'inhibition *empêche le rejet d'utiliser* pleinement son azote pour la croissance ; tandis qu'à Toiny c'est un manque d'azote qui freine la croissance.

#### *Décalage entre les hausses de teneurs en azote et la poussée de croissance.*

Dans cet essai les teneurs en azote s'élèvent brusquement dans tous les organes à Pl 2 (fig. 1), consécutivement à la *hausse de l'azote minéral dans le sol* par suite des apports d'engrais (cf. *Fruits*, juin 1965, p. 278) (1). Une faute agronomique : l'apport d'engrais trop tardivement à Toiny et Montigny, (cf. *Fruits*, juin 1965, p. 267, fig. 7), permet ainsi de déceler l'enchaînement de la réaction azote-croissance.

L'engrais, appliqué vers Pl 1, est *encore quantitativement peu absorbé à Pl 2* (fig. 5). A ce moment les limbes profitent moins de cette absorption que d'autres parties de la plante (fig. 6), à la fois par une moins grande progression de leur matière sèche (fig. 4) et par une augmentation de teneur proportionnellement moins importante (fig. 1) (la teneur du limbe passe de 2,9 à 3,5 %, celle de la souche de 0,7 à 1,3 % : même accroissement absolu, mais la souche double presque, le limbe n'augmente que de 1/5). La souche et les organes de conduction : gaines du faux-tronc, pétioles et nervures, se « gonflent » davantage d'azote, suivis des feuilles immatures.

(1) Courbes d'azote minéral dans le sol : 1) Pour Digue et Simon : voir *Fruits*, juin 1965, p. 276-277. 2) Pour les autres essais, voir note n° 1, page 286. On les trouvera également dans le document 81 du Rapport Annuel, I. F. A. C. 1964, par J. GODEFROY, G. MONTAGUT et M. DORMOY.

A Pl 3, alors que dans l'intervalle les plants ont encore reçu deux doses d'engrais, *les teneurs ont tendance à décroître* dans tous les organes (fig. 1). Pourtant la période de Pl 2 à Pl 3 a vu la plus forte absorption quantitative d'azote (fig. 5) : mais celle-ci a provoqué une croissance encore plus forte.

La baisse de teneur est surtout sensible dans les feuilles immatures, cette catégorie transitoire reflétant en quelque sorte la vitesse instantanée d'absorption de l'azote. Elle est différée dans les limbes, qui renferment maintenant près de la moitié du contenu en azote du bananier (fig. 6), comme il est de règle en tout temps dans les essais à nutrition azotée régulière (fig. 10). En revanche la teneur et la masse relative des organes de conduction diminuent nettement. On observe une nouvelle petite accumulation temporaire dans le faux-tronc à Pl 4, par suite d'un deuxième pic de l'azote minéral dans le sol, et de l'arrêt de la croissance végétative.

Il y a donc eu, à la suite de l'apport d'engrais puis de l'augmentation de l'azote soluble dans le sol :

1) Début de l'absorption d'azote, dirigé en priorité vers les organes susceptibles de croissance : souche, feuilles immatures, avec probablement une accumulation (momentanée et de faible importance en valeur absolue) dans les organes de conduction.

2) Prolifération de feuilles et développement de la souche, en même temps que l'absorption se poursuit à grande vitesse.

3) Diminution des teneurs par suite de cette croissance, dont le rythme se ralentit moins vite que celui de l'absorption ; chute plus rapide dans les parties conductrices, en raison de l'accumulation temporaire qui s'y était produite et sans doute aussi par « maturation » plus rapide de leurs tissus que de ceux du limbe.

Seules *les racines* voient leurs teneurs croître encore de Pl 2 à Pl 3, parallèlement aux niveaux de l'azote minéral *dans le sol*, et précédant la hausse du faux-tronc à Pl 4. A Montigny, où la cinétique est un peu différente dans le sol comme dans la plante, on retrouve un parallélisme analogue entre sol et racines ; il y a en outre une accumulation temporaire plus importante dans le faux-tronc, *l'utilisation de l'azote étant sans doute entravée par la déficience magnésienne et les faibles niveaux de phosphore qui lui sont liés.*

A Roseau enfin, l'absence d'engrais pendant les cinq premiers mois aboutit à un décalage de même type qu'à Toiny. Mais l'absorption d'azote et la réaction de croissance y sont lentes et atténuées par suite de la sécheresse prolongée.

## L'azote et les phases du développement.

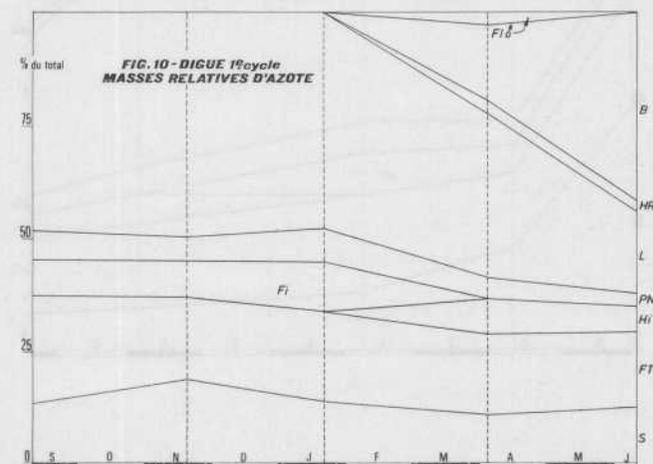
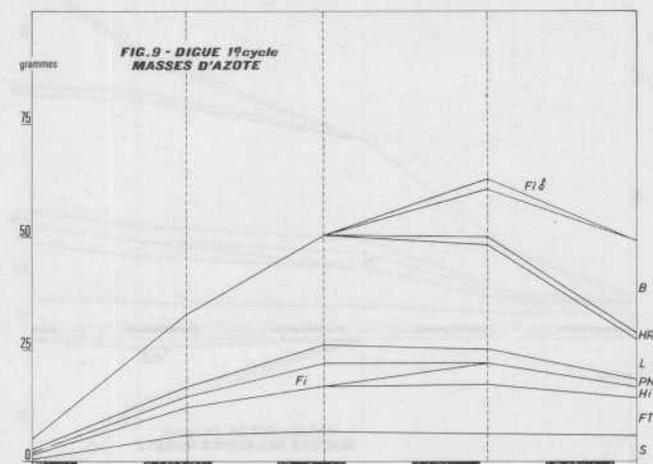
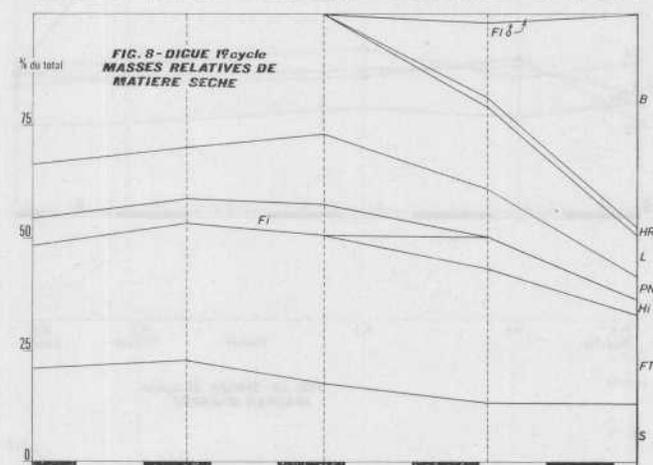
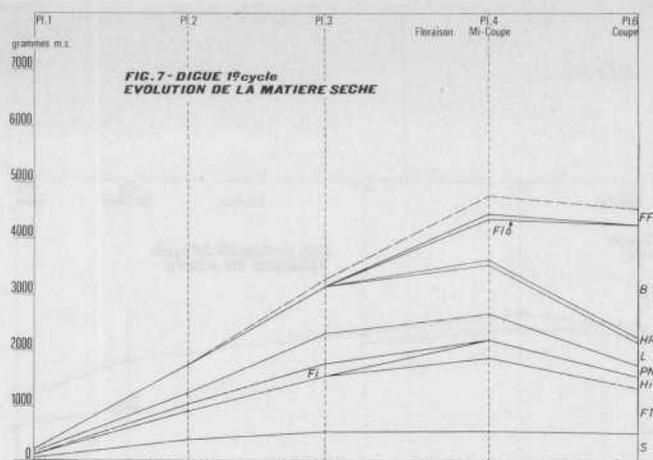
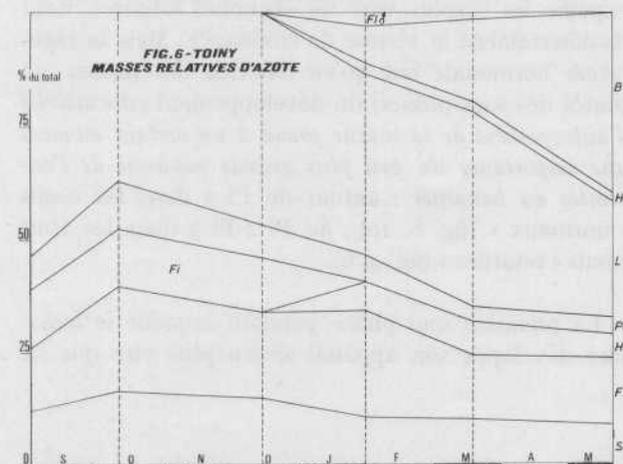
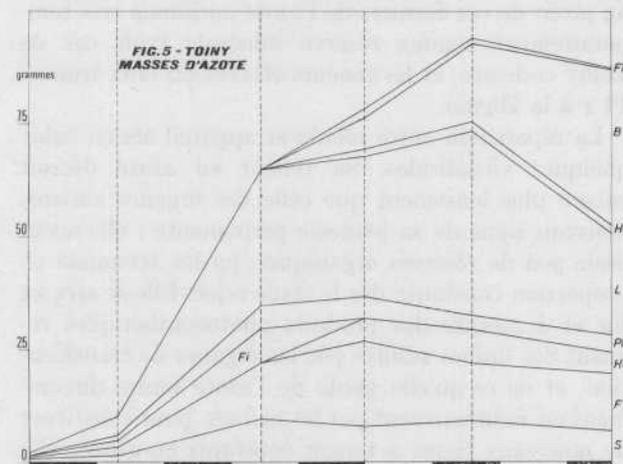
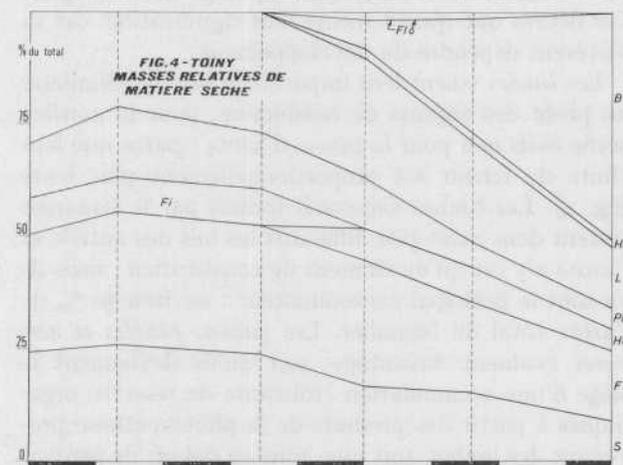
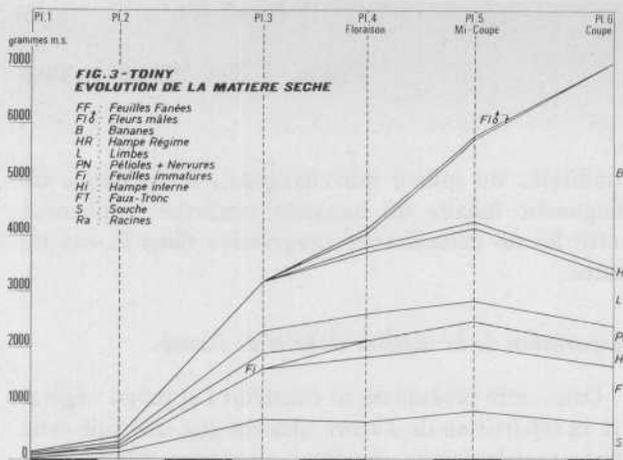
### *L'azote, moteur de la croissance.*

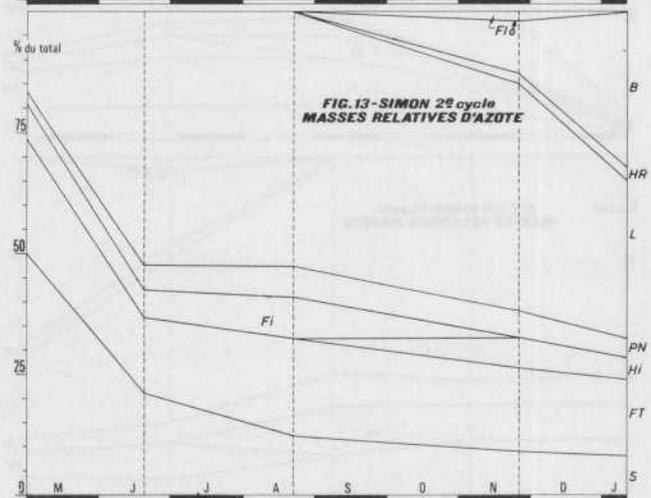
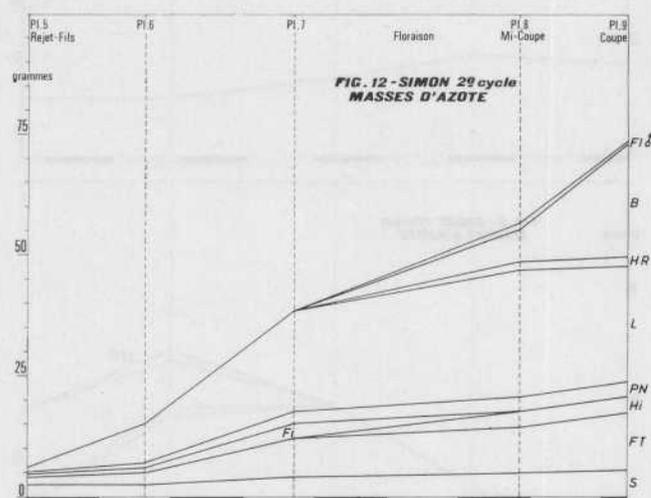
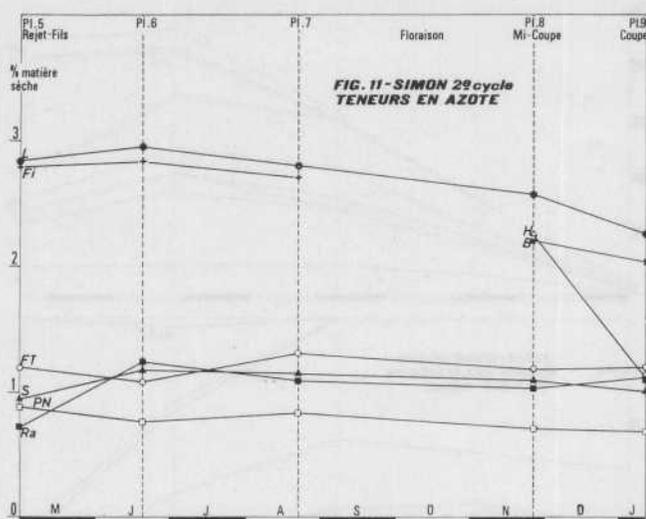
Dans les trois autres essais, des épandages d'engrais mieux échelonnés — quoiqu'insuffisants à la Digue et au Simon — masquent cet enchaînement : l'absorption d'azote apparaît continue, la réaction de croissance aussi. (Du moins avec le rythme de prélèvements adopté : des analyses de plante effectuées toutes les semaines auraient peut-être décelé une alternance des deux phénomènes, liée aux fluctuations observées dans l'azote minéral du sol). Cela confirme la loi de *l'utilisation obligatoirement rapide de l'azote absorbé*, mise en évidence par les essais à démarrage lent et aussi par le cas de l'inhibition du rejet-fils (l'impossibilité d'utiliser l'azote pour la croissance bloque toute nouvelle absorption).

### *Décroissance progressive des teneurs en azote.*

D'où vient alors, dans les trois essais à démarrage normal et dans les deuxièmes cycles, la chute générale des teneurs en azote, continue elle aussi tout au long de la vie végétative (fig. 2 et 11) ? Sans aucun doute, de l'évolution du caractère même de la plante, c'est-à-dire des modifications progressives de son *régime hormonal*. Celles-ci sont à la fois la cause et les conséquences des phases du *développement* de la plante, lui-même conditionné en partie par les niveaux de croissance atteints, donc, en vertu de la loi précédente, par *l'absorption antérieure d'azote*.

Chaque organe voit sa teneur en azote diminuer au cours de sa croissance et de sa maturation. Mais la baisse générale des teneurs au cours de la maturation de la plante ne vient pas seulement de la diminution progressive d'importance des parties jeunes par rapport aux parties âgées, soulignée précédemment (*Fruits* juin 1965, p. 401). D'ailleurs, pendant la croissance exponentielle, la proportion de parties jeunes reste constante, comme en atteste la constance des masses relatives de matière sèche des feuilles immatures (fig. 4 et 10) ; et si cette proportion vient à diminuer, c'est bien par suite d'un changement du régime hormonal de la plante. Un autre phénomène s'y ajoute, conséquence de cette évolution hormonale : dans toutes les parties de la plante, chaque nouvel organe ou nouveau tissu formé est un peu moins riche en azote que les précédents, — tout en se situant plus ou moins haut par rapport au même organe dans un bananier de même âge physiologique mais placé dans d'autres conditions de milieu. (Chez les trois essais « retardés » ce sont les





conditions du milieu qui changent). La pratique du diagnostic foliaire du bananier confirme amplement cette loi de décroissance progressive dans le cas du limbe.

#### Répartition de la matière sèche et de l'azote.

Dans cette période où se construit l'appareil végétatif, la répartition de l'azote absorbé (fig. 10) suit celle de la matière sèche (fig. 8), à quelques détails près. Ces détails ont quand même leur signification, car ils s'avèrent dépendre du développement.

Les *limbes* voient leur importance relative diminuer au profit des organes de conduction, pour la matière sèche mais non pour la masse d'azote : parce que leur chute de teneur est proportionnellement plus lente (fig. 2). Les limbes successifs formés par le bananier restent donc assez peu différents les uns des autres, et l'azote n'y est qu'un élément de constitution ; mais ils en sont le principal consommateur : environ 50 % de l'azote total du bananier. Les *gainés, pétioles et nervures* évoluent davantage, soit qu'ils deviennent le siège d'une accumulation croissante de réserves organiques à partir des produits de la photosynthèse provenant des limbes, soit que, tout au début, ils perdent au profit de ces derniers de l'azote accumulé très temporairement comme réserve minérale (voir cas de Toiny ci-dessus, et les teneurs élevées du faux-tronc à Pl 1 à la Digue).

La répartition entre *souche* et appareil aérien subit quelques vicissitudes. Sa teneur en azote décroît encore plus lentement que celle des organes aériens, nouveau signe de sa jeunesse permanente : elle accumule peu de réserves organiques, ou les accumule en proportion constante dès le stade rejet. Elle se sert au fur et à mesure des produits photosynthétiques refluant des limbes adultes par les organes de translocation, et de ce qu'elle garde de l'azote fourni directement ou indirectement par les racines, pour constituer de nouveaux tissus à teneur constante en azote ; elle expédie les surplus vers les ébauches foliaires, dont ils déterminent la vitesse de croissance. Mais la régulation hormonale fait qu'en fonction des phases (ou plutôt des sous-phases) du développement cette activité d'autosynthèse de la souche prend à un certain moment une importance un peu plus grande vis-à-vis de l'ensemble du bananier : autour de Pl 2 dans les essais « normaux » (fig. 8, 10) ; de Pl 2-Pl 3 dans les trois essais « retardés » (fig. 4, 6).

La première sous-phase, pendant laquelle le bananier développe son appareil aérien plus vite que sa

souche, correspond à la branche à faible pente de la courbe en S, pour sa partie faisant suite à la phase d'inhibition. Puis le bananier développe sa souche plus vite que son appareil aérien, dans la branche à pente maximum de la sigmoïde. Au cours de la troisième sous-phase, dont le début correspond sans doute à peu près à la différenciation de l'inflorescence, l'ensemble de la croissance se ralentit, mais surtout celle de la souche : elle n'augmente presque plus en masses de matière sèche ni d'azote jusqu'à la fructification (fig. 3, 5, 7, 9).

Dans les deuxièmes cycles, la durée prolongée de la phase d'inhibition avec prépondérance très forte de la souche modifie totalement ce comportement. Si le bananier a atteint un niveau de croissance suffisant avant son sevrage, la souche devra constamment décroître en importance relative au cours du développement du bananier : les deux premières sous-phases sont sautées (cf. fig. 13 ; l'évolution est sensiblement la

même à la Digue et au Simon, pour les masses relatives de matière sèche et pour celles d'azote). Ainsi s'explique la plus faible teneur en azote des souches tout au long des seconds cycles (fig. 11) : la portion en voie de croissance y est moins importante qu'en premier cycle. D'autre part on rejoint ici le concept développé par G. DUVERNEUIL (5) à propos du « potentiel » du matériel de plantation : selon la durée de l'inhibition le bananier rejoint plus ou moins tard, et plus ou moins haut, sa « courbe normale » de croissance.

La souche ne contient jamais plus de 15 % de l'azote total du bananier, sauf tout au début des seconds cycles ; à aucun moment de la vie végétative elle ne joue le rôle d'une réserve d'azote dans laquelle s'accumuleraient les excédents et où les organes aériens puiseraient par la suite. (Lorsqu'on constate une brève accumulation, elle se compare à un embouteillage et non à un parking !).

## L'AZOTE AU COURS DE LA FRUCTIFICATION. LE DEGRAIN

### Mobilisations au profit du régime.

Après la floraison l'absorption d'azote se ralentit toujours (fig. 5), avec souvent des pertes appréciables vers la fin (fig. 9), tandis que le poids total de matière sèche continue normalement à croître (fig. 3) et ne régresse en tout cas jamais (fig. 7). Mais, sauf exceptions que nous verrons ci-après, les masses de matière sèche et d'azote des organes végétatifs régressent au moins dans la période terminale (mi-coupe à coupe) pendant que celles du régime avec la hampe interne ne font qu'augmenter. Tout ceci a déjà été exposé en détail dans l'étude de la nutrition comparée des six essais (*Fruits*, sept. 1965). Il y a donc mobilisation à la fois d'azote et de matières hydrocarbonées ; le régime n'est normalement pas nourri par la seule activité photosynthétique des feuilles après floraison, et pour l'azote il dépend encore plus des « provisions » amassées auparavant dans l'appareil végétatif.

L'étude des masses et des teneurs montre encore une fois qu'il ne s'agit pas là d'une mobilisation à partir de stocks de réserves, sauf pour une petite part dans le faux-tronc à Toiny, mais d'une sorte d'autodestruction des tissus : les teneurs diminuent peu, sauf dans les limbes (mais la maturation de ceux-ci n'était pas achevée à la floraison). Elles tendent même sou-

vent à augmenter in extremis dans les organes de conduction (fig. 1, 2, 11), prouvant que chez ceux-ci la mobilisation de réserves hydrocarbonées prédomine alors sur l'auto-destruction de la matière vivante, tandis que l'inverse sévit dans les limbes tendant vers la fanaison.

La souche participe peu, de sa propre substance, à l'alimentation du régime en azote et métabolites organiques. Bien que ne s'accroissant plus, elle reste jeune par son activité de bourgeonnement (rejets, racines). Elle se contente, de par sa situation dans l'anatomie de la plante et grâce à son maintien en état d'activité, de faire transiter vers le régime les matériaux qui proviennent donc exclusivement des feuilles : gaines, pétioles, nervures, limbe. (Du moins en considérant le bilan net : la souche pourrait constituer une sorte de relais, libérant des corps solubles à partir de ses tissus au fur et à mesure qu'elle en reçoit d'autres venant des feuilles ; mais ce relais fonctionnerait avec une automaticité parfaite). Cependant, tout à la fin, elle tend à subir elle aussi une part d'autodestruction au profit du régime. Cela est sans doute lié à une diminution de sa partie active, donc du pouvoir bourgeonnant et du débit de la pompe de circulation dont elle joue le rôle dans le métabolisme de l'azote (et, nous le verrons prochainement, dans celui des cations).

### Absorption d'azote et photosynthèse post-florales.

Cependant la formation du régime n'est jamais assurée entièrement par cette mobilisation : même à la Digue, le moins favorisé des six essais à cet égard, il y a gain de matière sèche pour l'ensemble du bananier jusqu'à mi-coupe. Selon les essais, le régime est ou n'est pas formé principalement, voire exclusivement, à partir des produits photosynthétisés après l'émission florale (en considérant toujours le bilan net). On ne peut mettre la faiblesse du gain de matière sèche à la Digue sur le seul compte du manque de luminosité, car les autres essais d'altitude devraient présenter le même défaut ; ni l'imputer aux fanaisons de feuilles, car Simon présente à la fois les plus fortes fanaisons par suite de sa carence potassique et la plus forte synthèse post-florale de matière sèche.

Mais il faut remarquer la stricte relation entre les nutriments azotés et hydrocarbonés du régime par rapport à l'ensemble de la plante. Dans les six essais le régime au terme de sa croissance contient à très peu de chose près 50 % de la matière sèche et 40 % de l'azote du bananier entier, quelles qu'en soient les proportions provenant d'avant floraison. Nous retrouvons donc dans la phase de fructification la loi d'utilisation immédiate obligatoire de l'azote, avec un coefficient d'utilisation plus favorable dû aux besoins azotés plus faibles de l'appareil floral adulte :

1) C'est l'absorption d'azote après la floraison qui détermine la possibilité de photosynthétiser tout ou partie des matériaux nécessaires à l'élaboration du régime.

2) Mais réciproquement l'absorption ne peut avoir lieu que si les conditions climatiques sont favorables à l'utilisation de l'azote, c'est-à-dire en définitive à la photosynthèse.

En comparant pour chaque essai les courbes d'absorption d'azote et d'évolution de la matière sèche d'une part (cf. *Fruits*, juin 1965, p. 266-7, fig. 1 et 6), les courbes d'azote minéral dans le sol d'autre part (1), et en tenant compte des climats locaux, chaque cas s'explique fort bien par la loi que nous venons d'énoncer.

Digue : luminosité modérée, bilan thermique peu favorable, etc. ; faibles niveaux d'azote minéral dans le sol de Pl 2 à la coupe, malgré les apports d'engrais. Photosynthèse et absorption suspendues peu après floraison (cf. fig. 7 et 9 ; il y a en fait non un arrêt, mais une compensation insuffisante des pertes par fanaison et autres). En deuxième cycle, niveaux d'azote miné-

ral plus élevés juste avant floraison : un peu plus de photosynthèse après floraison, un peu moins de pertes en azote.

Toiny : climat assez semblable à celui de la Digue ; niveaux de l'azote minéral assez élevés après floraison. Léger gain d'azote et appréciable photosynthèse additionnelle (cf. fig. 3 et 5).

Montigny : climat encore moins favorable, mais niveaux de l'azote dans le sol très élevés après floraison. Net gain d'azote et forte synthèse additionnelle, couvrant l'un et l'autre les besoins du régime.

Neufchâteau : les données terminales manquent par suite du cyclone et nous ne pouvons ici nous baser sur des estimations.

Roseau : climat favorable à la photosynthèse, mais freinage dû à la sécheresse ; niveaux d'azote minéral très élevés juste avant floraison puis à mi-coupe. Résultats analogues à ceux de Montigny.

Simon : niveaux de l'azote minéral dans le sol moyennement élevés juste avant floraison (dernier apport d'engrais 20 jours avant, contre 75 à la Digue, Toiny et Montigny) mais bien exploités grâce aux conditions de lumière, température et humidité. Forte absorption d'azote et très forte photosynthèse dans les premières semaines de croissance du régime, affectant non seulement celui-ci mais même les organes végétatifs.

### Azote, climat et dégrain.

Et nous arrivons ici sans doute au nœud du problème du dégrain : une « trop bonne utilisation » de l'azote lorsque la fourniture de celui-ci oscille brutalement.

En premier lieu, nous avons déjà souligné le caractère prématuré de la floraison au Simon, et la faiblesse générale des teneurs en azote dans cet essai, sensible même par rapport à la Digue. Des conditions climatiques favorisant trop bien la synthèse organique donnent à ces bananiers le caractère de plants plus âgés qu'ils ne sont ; leur développement, leur régime hormonal sont toujours en avance d'une étape : d'où la floraison précoce, suivie d'un « rattrapage » comme nous venons de le voir.

Cette avance à la floraison ne suffit pas à expliquer le dégrain : les régimes de premier cycle du Simon ont été récoltés hors de la période dangereuse ; au deuxième cycle, cet accident ne s'est guère manifesté malgré la floraison à nouveau prématurée et suivie d'une absorption d'azote (fig. 12) et d'une photosynthèse supérieures aux besoins du régime. Mais elle doit contribuer à sensibiliser la plante : très certainement le feuillage, obligé de continuer à élaborer sa

(1) Voir note au bas de la page 287.

propre substance tout en synthétisant ou mobilisant la matière nécessaire au régime, ne peut fournir à ce dernier la même « qualité » de métabolites que lorsqu'il travaille à vitesse normale ; il appartiendra surtout aux biochimistes de préciser ces écarts qualitatifs. La déficience potassique est en outre susceptible de les aggraver (1).

Nous retrouvons ainsi la notion de « sensibilité potentielle » au dégrain, mise en évidence par l'étude publiée dernièrement des fruits d'autres essais (8) ; mais nous n'observons pas ici de teneurs anormales des fruits en azote, travaillant dans une gamme plus grossière.

Pour approcher davantage les causes immédiates du dégrain, il faut maintenant interpoler les effets de la loi d'utilisation obligatoire de l'azote, en partant des observations décisives de J. GUILLEMOT (6).

La construction de l'appareil végétatif se fait feuille après feuille, ou par progression continue dans le cas de la souche : les irrégularités de nutrition azotée la perturbent peu qualitativement, car il y a à la fois sur un même bananier des feuilles, et des tissus de la souche, à tous les stades de croissance ; de plus quand celle-ci est stimulée le méristème différencie des ébauches à un rythme accéléré. Mais la croissance du régime ne consiste pas en l'apparition et la maturation successive des bananes sur une hampe qui s'accroît progressivement : toutes les pièces sont diffé-

renciées bien avant l'apparition de l'inflorescence, puis leur croissance et leur développement se déroulent selon un programme bien défini. Les seules réactions possibles à une stimulation sont donc l'intensification ou l'accélération de la tranche du programme en cours de réalisation.

S'il y a une hausse progressive de l'absorption d'azote, par suite de variations continues dans le sol, ou bien de variations brutales mais atténuées au stade de l'absorption par suite d'une capacité de photosynthèse réduite, le programme pourra s'intensifier sans dommage : cas de Montigny, et peut-être aussi de Blondinière dans l'étude de J. GUILLEMOT. Mais si, *par suite de conditions climatiques trop favorables à la photosynthèse, la plante est incapable de tamponner les variations brutales de l'azote dans le sol*, il y aura dans les parties du régime en voie de formation un grand afflux de métabolites, dont la composition peut être au surplus perturbée par leur élaboration trop rapide et éventuellement par la fixation intempestive d'azote sur le courant de sève transitant des feuilles vers le régime par la souche (l'anatomie de celle-ci est très confuse). La phase de croissance en cours ne pourra alors se dérouler normalement et le résultat sera une anomalie de constitution des tissus, conduisant au dégrain.

Sur les régimes dont le pédicelle se trouve en voie de croissance, cet organe sera affecté d'un coefficient d'allongement : d'où l'intérêt, plus encore pour ses variations que pour ses valeurs absolues, de l'indice de fragilité établi par J. GUILLEMOT. Mais les régimes ayant quelque peu dépassé ce stade, subiront des perturbations plus graves dans le développement du fruit lui-même ; c'est pourquoi J. GUILLEMOT relève des  $1/d$  maxima en fin d'année, au moment où le dégrain effectif commence à s'atténuer.

(1) Les analyses des essais « Excès d'éléments » (8) n'ont pas montré de déficience potassique dans les fruits d'une autre plantation sujette au dégrain. Mais il faut une très forte carence potassique pour que la teneur des fruits en soit affectée : ici les fruits du Simon sont à peine inférieurs à ceux des autres essais (2,25 % au lieu de 2,5 %) et ceux de Roseau sont normaux malgré la sensible déficience de cette plantation.

## CONCLUSION

Ces vues sur les causes du dégrain sont encore très partielles ; le « boom » de croissance et d'absorption d'azote qui en porte la responsabilité est trop rapide pour le rythme de prélèvement que nous avons dû adopter dans nos essais. Elles fournissent cependant un fil conducteur pour les études à venir et un lien cohérent avec les observations agronomiques. Elles permettent déjà d'envisager, à côté des essais tendant à régulariser la nutrition azotée, annoncés par J. GUILLEMOT, la possibilité d'autres méthodes de prévention du dégrain : on peut chercher à ralentir l'activité de la photosynthèse, ou celle de l'absorption. S'il est difficilement concevable de provoquer la sécheresse ou de refroidir les bananeraies, on réalisera plus facilement des essais *d'ombrage* (préconisés depuis longtemps par J. CHAMPION), de pulvérisation de produits *opacifiants* sur le feuillage, voire d'inhibition temporaire du système racinaire.

Le rôle présumé de la déficience potassique dans le dégrain devra également être précisé.

D'une portée plus générale est la mise en évidence de l'impossibilité pour le bananier de stocker l'azote autrement qu'en l'utilisant pour sa croissance. Deux conséquences pratiques en découlent immédiatement :

1) La fourniture d'azote au bananier doit être d'autant mieux échelonnée et adaptée à son rythme d'absorption que le sol est moins capable d'exercer un effet tampon ; elle devrait tenir le plus grand compte des époques de libération d'azote assimilable dans le sol.

2) L'apport d'azote soluble aux époques où la photosynthèse est ralentie est incapable de stimuler la croissance : il est donc effectué en pure perte, à moins que le sol ne soit, par extraordinaire, capable de l'emmagasiner.

Ce comportement physiologique du bananier à l'égard de l'azote est-il anormal ? Sur des arbres fruitiers, les chercheurs de Long Ashton ont pu démontrer un stockage important d'azote, absorbé à l'automne pour n'être utilisé qu'au printemps suivant (1). Mais il s'agit là de dicotylédones, pérennes, aux structures tissulaires très différenciées. Une monotylédone herbacée à développement annuel ne peut avoir les mêmes possibilités ; le bananier pousse donc seulement au voisinage de sa limite un type de comportement déjà mis en évidence chez le blé, par exemple, à certains stades de son développement (2).

#### BIBLIOGRAPHIE

- (1) BOULD, C. — Nutrition azotée du pommier, in : Le contrôle de la nutrition minérale et de la fertilisation, premier Colloque européen, Montpellier, sept.-oct. 1964 (voir aussi *Fruits*, vol. 20, n° 5, p. 225, 1965).
- (2) Coïc, Y. — Contribution à l'étude de la physiologie du blé : la nutrition azotée du blé. *Ann. de l'I. N. R. A., série A : Ann. Agron.*, 1<sup>re</sup> année, n° 2, p. 195-203, 1950.
- (3) DUMAS, J. — Contribution à l'étude du développement du bananier nain. *Fruits*, vol. 10, n° 8, p. 301-326, 1955.
- (4) DUMAS, J. — Détermination d'une feuille-origine pour l'étude des bananiers cultivés. *Fruits*, vol. 13, n° 5, p. 211-224, 1958.
- (5) DUVERNEUIL, G. — Essai potasse-amendements : note sur la croissance. *Rapport annuel I. F. A. C.*, 1961, Doc. n° 99.
- (6) GUILLEMOT, J. — Les variations de l'azote minéral dans le sol et la morphologie des bananes. *Fruits*, vol. 20, n° 9, p. 483-504, 1965.
- (7) MARTIN-PRÉVEL, P. — Aperçu sur les relations croissance-nutrition minérale chez l'ananas. *Fruits*, vol. 14, n° 3, p. 101-122, 1959.
- (8) MARTIN-PRÉVEL, P. — Influence de doses massives d'engrais sur la composition minérale du régime de bananes. *Fruits*, vol. 21, n° 4, p. 175-185, 1966.
- (9) PRÉVOT, P. et OLLAGNIER, M. — Relations entre rendement, croissance et pourcentage des éléments minéraux dans les tissus végétaux. Les niveaux critiques. *Bull. Soc. Franc. Phys. Végét.*, vol. 1, n° 3, p. 47-52, 1955.

