

ESSAIS SOL-PLANTE SUR BANANIER (*)

Fonctions des divers organes dans l'assimilation de P, K, Ca, Mg.

par P. MARTIN-PRÉVEL et G. MONTAGUT

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



PHOTO 1. — Racines de bananier (Simon). La pénétration des éléments minéraux dans la racine n'est que la première d'une longue série d'étapes préparant toutes l'élaboration du régime.

ESSAIS SOL-PLANTE SUR BANANIER
FONCTIONS DES DIVERS ORGANES
DANS L'ASSIMILATION DE P, K, Ca, Mg.

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

Fruits, vol. 21, n° 8, sept. 1966, p. 395 à 416

RÉSUMÉ. — Étude successive de ces quatre éléments dans la vie du bananier, selon les principes exposés précédemment (*Fruits*, juin 1966 : dynamique de l'azote dans la croissance et le développement du végétal).

L'article décrit les mécanismes ainsi mis en évidence dans les relations entre les organes de la plante concernant l'absorption, le transport, le stockage, l'utilisation, puis la réutilisation éventuelle de chaque élément ; cela en fonction des conditions de milieu et du déroulement de la vie de la plante. Une attention particulière est accordée à la période de fructification ; des hypothèses sur les principaux rôles de P, K, Ca, Mg dans la physiologie du bananier sont avancées.

On montre comment l'étude des éléments minéraux, qui permet notamment d'améliorer l'emploi du diagnostic foliaire, doit considérer la plante entière et tenir compte de ces relations entre organes, ainsi que de leur évolution au cours de la vie du végétal.

Pour clore l'étude physiologique de la série des essais sol-plante aux Antilles, il reste à appliquer aux quatre autres éléments majeurs la méthode exposée et mise en œuvre dans notre article précédent, consacré à la dynamique de l'azote.

Les informations tirées de l'étude des interactions seront d'une aide précieuse, pour les cations surtout. Notre propos essentiel sera, ici encore, d'illustrer notre méthode en cherchant à dégager, à partir des différences relevées entre les six essais, des lois générales du comportement physiologique du bananier.

(*) Essais sol-plante sur bananiers :

P. MARTIN-PRÉVEL, G. MONTAGUT, J. GODEFROY et J.-J. LACQUELHE. Une méthode d'étude de la fertilité, *Fruits*, apr. 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. LACQUELHE. Nutrition minérale comparée dans six essais, *Fruits*, sept. 1965, vol. 20, n° 8, p. 398-410. — P. LOSSOIS. 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*, jan. 1966, vol. 21, n° 1, p. 19-36. — P. MARTIN-PRÉVEL et G. MONTAGUT. Dynamique de l'azote dans la croissance et le développement du végétal, *Fruits*, juin 1966, vol. 21, n° 6, p. 283-294.

I. ABSORPTION ET REDISTRIBUTION DU PHOSPHORE

L'importance quantitative du phosphore dans la nutrition du bananier a toujours été reconnue comme faible ; les cas certains de réponse à la fumure phosphatée sont très rares. Dans nos six essais, nous avons relevé (*Fruits*, sept. 1965, p. 404) des différences nettes dans les niveaux de l'alimentation phosphorée, mais il serait hasardeux de les tenir pour responsables des écarts observés dans le rendement ou la végétation.

Pourtant il s'agit d'un constituant fondamental de la matière vivante, et il est intéressant de chercher à comprendre comment le bananier se contente d'une aussi faible ration de cet élément.

Nutrition prioritaire des organes jeunes.

Les figures 1 et 2 donnent les teneurs en phosphore des diverses parties du bananier en fonction de l'âge, dans deux essais caractéristiques :

— Simon, l'un des plus riches en phosphore,

— Toiny, l'un des plus pauvres. Le schéma pluri-rectangulaire du bilan phosphoré de Toiny a déjà été présenté à titre d'exemple (*Fruits*, sept. 1965, p. 402, fig. 3).

Les feuilles immatures et les bananes jusqu'à mi-coupe, seuls groupes d'organes ne comprenant aucune partie adulte, ont à très peu près les mêmes teneurs dans les deux situations.

Si l'on examine les quatre autres essais (1), on aboutit à la même constatation ; les feuilles immatures sont même dans tous les cas un peu plus riches en phosphore qu'au Simon, y compris à Montigny. En revanche on relève des différences importantes dans les organes totalement ou partiellement adultes.

Par conséquent, au sein des masses totales de phosphore immobilisées (fig. 3 et 4), la proportion dévolue aux organes très jeunes varie en raison inverse du niveau général de la nutrition phosphorée : comparer fig. 5 et 6 en ce qui concerne les feuilles immatures, puis l'ensemble bananes + hampe du régime + hampe interne au stade floraison.

Chez le bananier comme chez les autres plantes, en cas de carence phosphorique, les symptômes se développent à partir des feuilles âgées ; il lui faut une très forte carence pour que la croissance foliaire soit affectée (3, 4). Pourtant les besoins phosphorés des organes âgés s'avèrent ici très faibles par rapport à ceux des

organes jeunes, et ce n'est pas non plus une nouveauté ; mais les parties jeunes ont le pouvoir d'accaparer les disponibilités de la plante.

Du reste, en carence alternée, on observe un arrêt de croissance quand on cesse brusquement les apports de phosphore : les réserves emmagasinées dans les organes adultes ne sont donc pas disponibles à tout moment. Le bananier va devoir mobiliser ces réserves, probablement sous l'influence de *facteurs hormonaux du type kinines* qui seraient secrétés par l'apex végétatif quand il commence à manquer de phosphore. Il y faudra un délai de six semaines, mais les disponibilités ainsi libérées seront suffisantes pour assurer une croissance et une fructification quasi normales (3).

Phosphore, croissance et sénescence.

Le phosphore est donc aussi indispensable que l'azote aux processus de croissance. Mais, chez le bananier, la fourniture continue d'azote conditionne la possibilité pour la plante de fabriquer de nouveaux tissus. Elle est le moteur de la croissance ; la nutrition phosphorée apparaît au contraire, si on la considère quant à l'ensemble du végétal, comme « à la remorque » de la croissance. C'est pourquoi les courbes de masses de phosphore (fig. 3 et 4) « suivent » les courbes de masses de matière sèche sans que l'on observe, dans les teneurs des organes adultes, de fluctuations que l'on puisse relier aux à-coups de la croissance, ou à ses différences d'un essai à l'autre.

La différence de teneur entre organes jeunes et organes adultes est beaucoup plus accusée en ce qui concerne le phosphore qu'en ce qui concerne l'azote. Cela tient à deux raisons.

D'une part, le besoin de phosphore est concentré dans les toutes premières phases de la croissance des tissus, alors que le besoin d'azote diffère beaucoup moins depuis la formation de l'ébauche jusqu'au début de sa maturation. En effet, le phosphore est surtout

(1) Rappelons que nous devons nous en tenir à publier uniquement, dans nos articles, quelques exemples de graphiques indispensables à la compréhension du texte. La totalité des chiffres et graphiques concernant les six essais est réunie dans un document I. F. A. C. « Résultats complets des essais sol-plante sur bananiers », disponible sur demande.

abondant dans les constituants primaires du cytoplasme, notamment dans les acides nucléiques, dont la synthèse est la plus précoce ; tandis que l'importance relative des matières protéiques ne varie guère au cours de l'élaboration de la cellule.

D'autre part, les processus de la croissance sont de grands consommateurs d'énergie ; parmi les meilleures sources de celle-ci il y a les liaisons phosphoriques riches, dont l'utilisation aboutira pour une part à la libération de phosphates inorganiques, de « déchets phosphorés » ; l'azote est au contraire toujours un matériau définitif. Lorsque la nutrition phosphorée est déficitaire ou juste suffisante, les phosphates ainsi rendus disponibles pourront être rechargés en énergie grâce à la photosynthèse (1), et réutilisés. Aussi constatons-nous habituellement une chute des teneurs en phosphore au début de la maturation des organes, alors que leur teneur en azote peut ne pas diminuer ou même croître ; les bilans établis ici ne sont pas assez détaillés pour le mettre en évidence, mais la pratique du diagnostic foliaire du bananier montre nettement cette évolution en fonction de l'âge chez le limbe. Lorsque la nutrition phosphorée est excédentaire, les « déchets phosphorés » des processus de la croissance sont emmagasinés apparemment au sein même des organes où ils ont été libérés, sous des formes de réserve. Celles-ci doivent être insolubles, puisqu'en cas de mise en carence un délai important sera nécessaire pour leur remise en circulation.

Ainsi l'extrême jeunesse d'un organe se traduit, à l'égard du phosphore, par le pouvoir de drainer à lui les disponibilités de la plante jusqu'à ce qu'il en soit rassasié. A l'inverse, la sénescence se traduit par la difficulté croissante des tissus à retenir leur phosphore de réserve d'abord, de constitution ensuite, contre les sollicitations de la plante en faveur des organes en voie de croissance. Après la fanaison, la disparition des structures vivantes entraîne d'importantes pertes de phosphore comme d'azote.

Le phosphore au cours de la fructification.

A partir de la floraison, l'appareil végétatif, sa croissance arrêtée, est de même sollicité en faveur du régime ; comme pour l'azote et les matières hydrocarbonées, ce dernier est au moins en partie alimenté en phosphore grâce à une mobilisation de cet élément dans les organes végétatifs. Mais les phénomènes diffèrent selon les essais, certains s'appauvrissent tandis

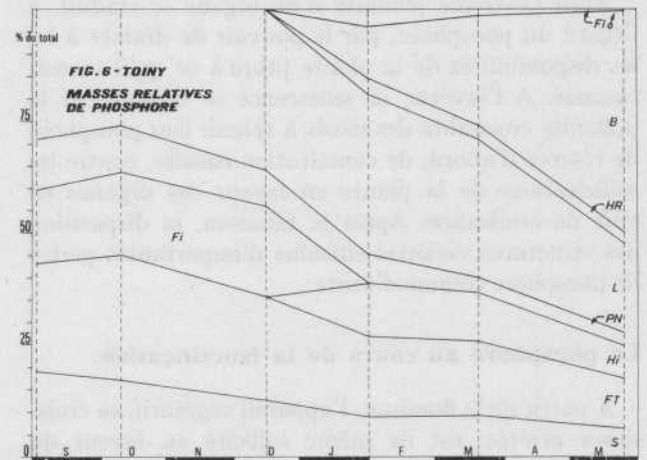
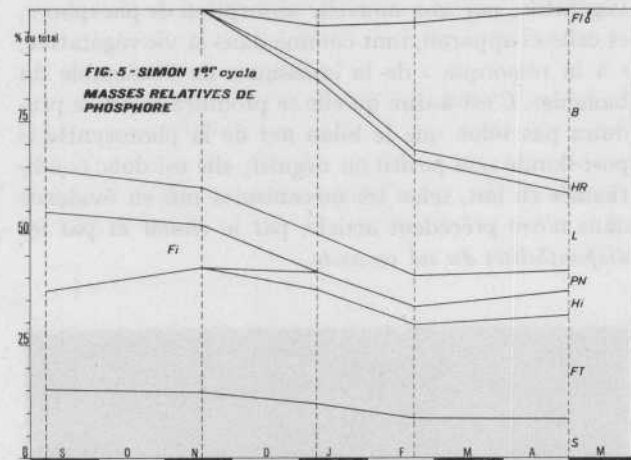
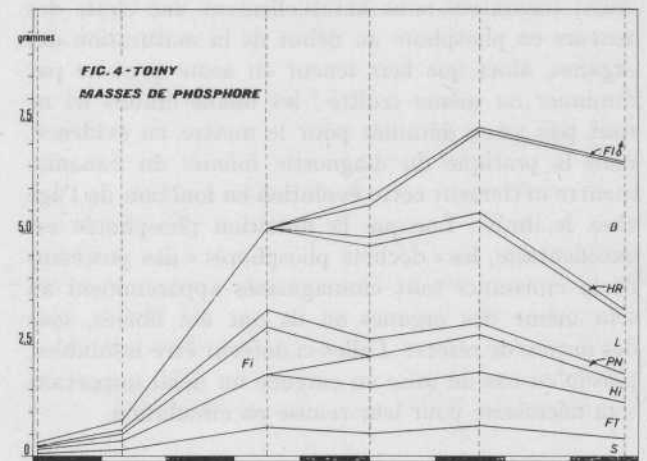
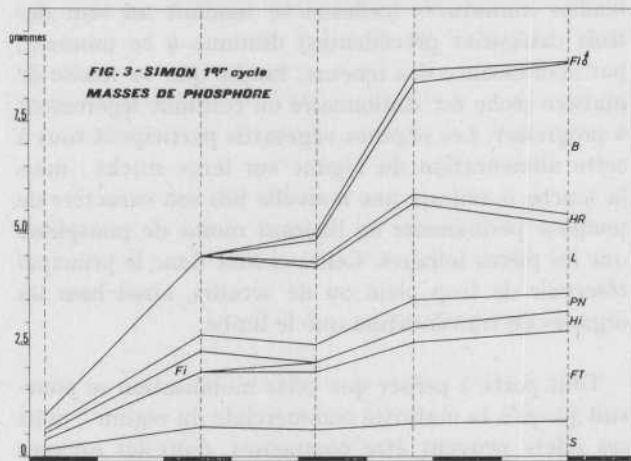
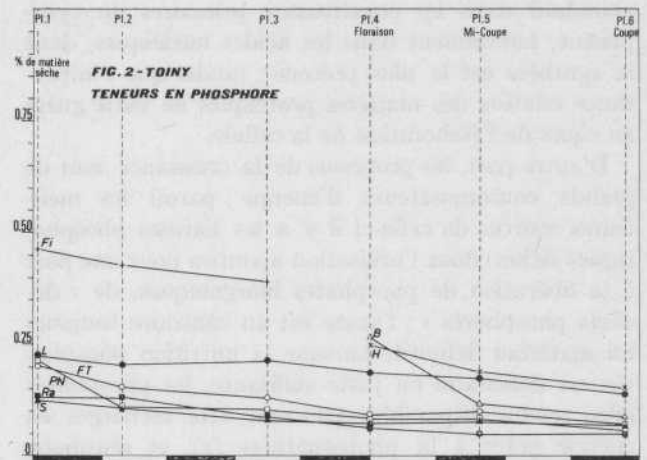
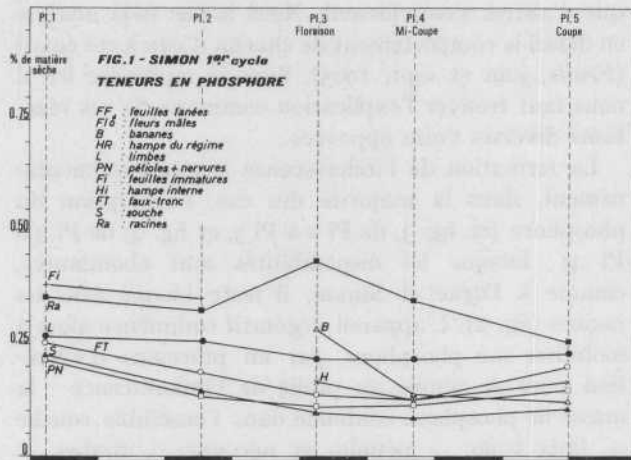
que d'autres s'enrichissent. Nous avons déjà analysé en détail le comportement de chacun d'eux à cet égard (*Fruits*, juin et sept. 1965). Sans le reprendre ici, il nous faut trouver l'explication commune de ces réactions diverses voire opposées.

La formation de l'inflorescence suspend momentanément, dans la majorité des cas, l'absorption du phosphore (cf. fig. 3, de Pl 2 à Pl 3, et fig. 4, de Pl 3 à Pl 4) ; lorsque les disponibilités sont abondantes, comme à Digue et Simon, il reste bloqué dans les racines (fig. 1). L'appareil végétatif commence alors à mobiliser son phosphore, par un processus d'excrétion pure et simple au profit de l'inflorescence : la masse de phosphore contenue dans l'ensemble souche + faux tronc + pétioles et nervures + limbes + feuilles immatures (celles-ci se fondant au sein des trois catégories précédentes) diminue à ce moment, par décroissance des teneurs, tandis que sa masse de matière sèche est stationnaire ou continue légèrement à progresser. Les organes végétatifs participent tous à cette alimentation du régime sur leurs stocks ; mais la souche manifeste une nouvelle fois son caractère de jeunesse permanente en libérant moins de phosphore que les pièces foliaires. Celles-ci sont donc le principal réservoir de trop plein ou de secours, aussi bien les organes de translocation que le limbe.

Tout porte à penser que cette mobilisation se poursuit jusqu'à la maturité commerciale du régime ; mais ses effets peuvent être compensés, dans les organes végétatifs, par une nouvelle absorption de phosphore, et celle-ci apparaît, tout comme dans la vie végétative, « à la remorque » de la croissance de l'ensemble du bananier. C'est-à-dire qu'elle se produira ou ne se produira pas selon que le bilan net de la photosynthèse post-florale sera positif ou négatif ; elle est donc conditionnée en fait, selon les mécanismes mis en évidence dans notre précédent article, par le *climat* et par les *disponibilités du sol en azote*.



PHOTO 2. — Un autre aspect des racines d'un bananier au Simon.



Nous pourrions ainsi reprendre exactement, en ce qui concerne l'absorption post-florale de phosphore, la liste des cas énumérés à propos de l'absorption post-florale d'azote. Mais à ce processus d'absorption se superpose celui de mobilisation, et aussi l'état anté-

rieur de l'alimentation phosphorée, rendant possibles diverses combinaisons :

Simon : forte absorption pénétrant dans une plante déjà riche en phosphore, d'où excédents s'accumulant

dans les organes végétatifs (cf. fig. 3, seuls les limbes perdent du phosphore, par suite des fanaisons).

Digue : aucune absorption, d'où perte d'une partie du phosphore mobilisé dans une plante aux réserves abondantes. En plus des pertes dues aux fanaisons, etc., il semble se produire un reflux vers la souche et les racines, puis une véritable excrétion par celles-ci, en raison de la faiblesse du courant de sève ascendante.

Toiny : légère absorption, le régime prélève environ la moitié du phosphore dont il a besoin dans l'appareil végétatif (fig. 4). Cependant, les teneurs ne chutent pas exagérément dans ce dernier, par rapport aux niveaux atteints au moment de la floraison (fig. 2), car il fournit aussi une part de l'azote et de la matière sèche du régime.

Montigny : forte absorption, compensant entièrement les besoins du régime ; le bilan net des organes végétatifs n'est pratiquement pas affecté. Situation analogue à Roseau. Dans ces deux essais, l'augmentation de matière sèche ne ralentit pas au moment de la formation de l'inflorescence, et la reprise de l'absorption du phosphore est alors anticipée au point de masquer totalement la mobilisation au profit du régime.

Facteurs gouvernant la nutrition phosphorée du bananier.

Si l'on examine les sols, on ne trouve aucune relation entre leurs teneurs en phosphore assimilable ⁽¹⁾ et la nutrition des bananiers ; le sol le moins pourvu est celui de la Digue, le plus riche est celui de Toiny, Montigny n'est pas le plus défavorisé. Ou bien les plus faibles niveaux de phosphore assimilable rencontrés ici sont amplement suffisants pour le bananier (ses immobilisations totales équivalent à environ 0,02 % de P₂O₅ dans le sol) ou bien le critère conventionnel d'assimilabilité ne convient pas et d'autres formes du phosphore sont accessibles au bananier.

En tout état de cause, nous pouvons maintenant trancher l'alternative posée précédemment (*Fruits*,

janv. 1966, p. 35) : ce n'est pas la nutrition phosphorée qui agit sur la nutrition magnésienne, mais bien l'inverse. Les teneurs en magnésium de nos bananiers correspondent en effet, elles, aux données de l'analyse des sols, compte tenu des interactions entre cations maintenant bien établies. Les *niveaux* du phosphore dans le bananier, lorsqu'il n'est pas en milieu carenciel, s'avèrent ne dépendre guère que de la *nutrition magnésienne* de la plante ; le magnésium agit dès la pénétration des ions phosphates dans la racine, puis au niveau de tous les organes. On sait d'ailleurs que l'ion Mg est nécessaire comme co-facteur dans les réactions comportant des transferts de groupements phosphorylés.

Indépendamment du débit assigné par la nutrition magnésienne à l'absorption du phosphore, son *rythme* est indirectement réglé par la *nutrition azotée*, agissant par l'intermédiaire de la réaction azote-croissance, tant en période végétative qu'au cours de la fructification. L'étude des bilans révèle ainsi une très forte interaction positive de l'azote sur le phosphore, que l'étude formelle des interrelations entre teneurs n'avait pu mettre en évidence : l'assez bonne constance du rapport N/P pour un même organe en un même lieu dénotait un parallélisme entre l'absorption des deux éléments, mais ne donnait aucune indication sur ses causes. Nous pouvons maintenant revenir sur un autre point laissé en suspens lors de l'étude du rapport N/P (*Fruits*, janv. 1966, p. 34-35).

A cause de cette interaction positive, et du caractère fondamental de l'azote et du phosphore dans la constitution de la cellule vivante, c'est le rapport N/P qui traduit le mieux les effets du magnésium sur la nutrition phosphorée du bananier. Ainsi mesurée, l'influence de la déficience magnésienne atteint son maximum dans les pétioles et nervures et lorsqu'elle y provoque le « bleu ». Une anomalie survenant dans l'équilibre entre les diverses protéines et les acides nucléiques dans les cellules de ces organes pourrait elle aussi contribuer à expliquer les taches de pourriture physiologique responsable de cette manifestation.

II. ABSORPTION ET REDISTRIBUTION DU POTASSIUM

Nous avons eu, dans nos articles précédents, l'occasion d'insister plus souvent sur la nutrition en cations que sur l'azote et le phosphore. Potassium, calcium et magnésium sont moins directement impliqués que ces deux éléments

⁽¹⁾ Teneurs des sols en phosphore assimilable. — 1) Pour Neufchâteau et Roseau : voir courbes dans « *Fruits* », juin 1965, p. 280 — 2) Pour les autres essais : indications sommaires dans le même numéro de « *Fruits* » — résultats complets dans le document signalé en note au bas de la page 3. Voir aussi Doc 81 du Rapport Annuel IFAC 1964.

dans la constitution des structures vivantes. Il serait très exagéré de dire qu'ils n'ont aucune part dans les processus de la croissance ; mais leurs mouvements dans la plante apparaissent surtout comme surimposées à l'élaboration de la matière végétale. C'est pourquoi il était possible de réaliser une part importante de leur étude avant de faire intervenir la notion de dynamique des éléments dans la plante, en examinant simplement leurs teneurs, leurs interactions et la cinétique de leur absorption.

Aux résultats et graphiques présentés auparavant (*Fruits*, avril, juin et septembre 1965, janv. 1966), il restera ainsi peu de matériaux à ajouter pour parfaire l'analyse avant de passer à la *synthèse* des données obtenues.

L'étroite dépendance réciproque, chez le bananier, des nutriments en K, Ca et Mg pourrait logiquement conduire à considérer les relations entre organes d'abord quant à la somme des cations, pour revenir ensuite sur sa répartition. En réalité, au sein de la plante prise dans son ensemble les interactions entre cations représentent seulement une *coordination partielle de leurs trois métabolismes individuels*, qui obéissent aussi chacun, pour une autre part, à des lois indépendantes. L'interaction ne peut jouer un rôle fondamental que dans certaines étapes du métabolisme, où les phénomènes d'échange prennent le pas sur les réactions spécifiques. Nous avons observé au contraire une absence totale de coordination dans le pseudo-tronc et dans la hampe.

C'est pourquoi nous étudierons les nutriments potassique, calcique et magnésienne l'une après l'autre, sans pour autant perdre de vue l'importance des interactions telles qu'elles ont été mises en évidence au niveau de chaque organe.

Fourniture et assimilation du potassium.

L'intensité générale de la nutrition potassique, nous l'avons vu, est gouvernée par les disponibilités effectives du terrain en potassium, c'est-à-dire par le résultat, au niveau du contact sol-racines, de l'antagonisme compétitif entre cations échangeables (sur l'activité desquels l'hydratation intervient également : cf. Roseau).

Le rythme de l'absorption apparaît gouverné surtout par la vitesse de croissance de la plante, comme dans le cas du phosphore. Les courbes de masses de potassium (exemples : fig. 7 et 8) « suivent » elles aussi les courbes de masses de matière sèche, sans que celles-ci ne se montrent influencées par les irrégularités ou les différences d'intensité de la nutrition potassique. Les similitudes entre la dynamique du phosphore et celle du potassium sont d'ailleurs nombreuses et nous en rencontrerons d'autres exemples.

Les courbes d'absorption du potassium se déduisent des courbes de matière sèche par une amplification (Toiny) ou une réduction (Simon) proportionnelle aux disponibilités potassiques du milieu, mais dépendant également de l'âge de la plante. La capacité d'absorption des racines, et le besoin relatif en potassium des autres organes, *diminuent au fur et à mesure du développement* de la plante, encore plus nettement que dans le cas du phosphore. C'est pourquoi l'absorption est en général maximale en phase de pré-différenciation, quand le rythme d'accroissement de la matière sèche est le plus élevé avec des teneurs en potassium encore importantes. Mais en fait il y a de grandes variations

entre essais à cet égard, car les disponibilités du milieu en potassium, contrairement à ce qui se passe pour le phosphore, *peuvent se modifier* profondément en cours d'année : cf. analyses du potassium échangeable dans les sols ⁽¹⁾ ; le taux d'amplification n'est pas constant au cours du temps.

Après la différenciation, on observe souvent un ralentissement de l'absorption jusqu'à la sortie de l'inflorescence, plus accentué que dans le cas de l'azote, mais nettement moins important que dans le cas du phosphore ⁽²⁾.

L'importance de l'absorption post-florale du potassium diffère ensuite selon les essais, étant comme celle du phosphore « à la remorque » de la synthèse de matière sèche et de l'absorption d'azote après la floraison, avec des modifications dues aux fluctuations possibles du potassium échangeable.

Simon et Montigny : absorption proportionnée à la synthèse post-florale de matière sèche et aux disponibilités des sols respectifs.

Toiny : absorption proportionnellement plus faible, car le potassium échangeable diminue (il diminue tout autant à Montigny, mais sa disponibilité réelle est

(1) Potassium échangeable : 1) Simon et Digue : courbes dans *Fruits*, apr. 1965, p. 160-2) Toiny et Montigny : courbes dans *Fruits*, apr. 1965, p. 161, ou juin 1965, p. 279. — 3) Neufchâteau et Roseau : v. Document contenant les résultats complets des essais sol-plante, disponible sur demande.

(2) Sur la fig. 7 le fléchissement de Simon entre PI 2 et PI 3 est exagéré par suite d'irrégularités malencontreuses dans les masses et teneurs en potassium des bananiers retenus, d'après les critères biométriques, pour les calculs définitifs. Rappelons qu'à l'inverse les bananiers de PI 4 étaient plus gros qu'ils n'auraient dû.

peu affectée car il n'y a pratiquement pas d'alcalino-terreux échangeable).

Digue : pertes très nettes, comme dans le cas du phosphore, sans doute par suite de la trop grande solubilité du potassium mobilisé au moment du remplissage du fruit (légère remontée finale de teneur en K dans la racine).

Roseau : forte absorption grâce à la synthèse post-florale et aux apports tardifs de potasse.

Nutrition prioritaire des organes jeunes.

Elle est aussi nette pour le potassium que pour le phosphore. Les *feuilles immatures* ont le pouvoir d'attirer à elles une quantité importante de potassium ; cependant leurs teneurs varient dans des limites appréciables selon le niveau de nutrition potassique du bananier : par exemple entre 6,5 % (Simon) et 9,5 % (Neufchâteau) pour un même stade végétatif, alors que la régulation vis-à-vis du phosphore est beaucoup plus stricte. Il ne s'agit donc plus ici de priorité absolue, mais d'un simple courant préférentiel. Son effet n'en est pas moins saisissant dès Pl 1 sur les graphiques de masses relatives (fig. 9 et 10).

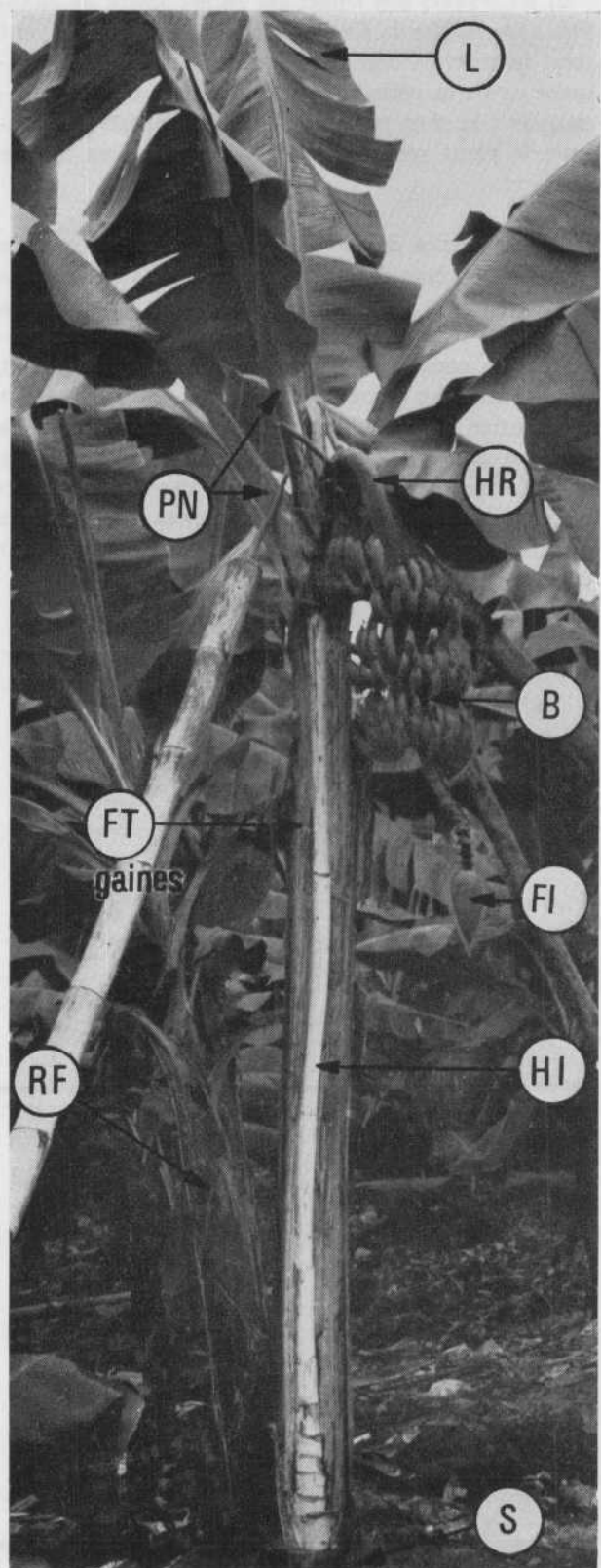
Les bananes bénéficient de la priorité absolue et d'un taux de potassium quasi invariable, comme pour le phosphore ; mais la hampe prend une importance beaucoup plus grande que dans le cas de cet élément, et l'appareil floral entier accaparera la plus grande part du potassium de la plante : 43 % à Montigny, près de 50 % habituellement, 80 % au Simon (voir l'ensemble bananes + hampe du régime + hampe intérieure sur les fig. 9 et 10).

Comme dans le cas du phosphore, le potassium des *vieilles feuilles est mobilisé* au profit des plus jeunes lorsqu'il y a carence (ou au profit du régime après la fructification, qu'il y ait déficience ou non), très certainement sous l'effet de corrélations hormonales ; c'est en effet à partir des feuilles les plus âgées que les symptômes s'installent et progressent (3, 4). Mais :

1) les disponibilités potassiques sont plus solubles, d'où, en cas de carence alternée, arrêt de croissance moins immédiat, moins accentué, de moins longue durée que chez la carence phosphorique.

PHOTO 3. — Lors des redistributions au profit du régime, les matières partant des limbes (L) doivent transiter par les nervures et pétioles (PN) pour atteindre la souche (S) et de là, remonter par la hampe interne (HI) et la hampe du régime (HR) jusqu'aux bananes (B) et à la fleur mâle (FI)*. Des migrations de ou vers les rejets, et notamment le rejet fils (RF), demanderont une étude particulière.

* **Erratum** : Sur la photo ci-contre, au lieu de FI lire FL ♂



2) les organes non jeunes ont encore besoin de quantités appréciables de potassium, même s'ils s'en privent pour nourrir les organes jeunes ; la reprise de croissance après la période d'arrêt est donc timide et incomplète, et si on ne reprend pas les apports de potassium le plant restera retardé et produira un régime déficient.

La sénescence des feuilles a pour conséquence un pouvoir de rétention du potassium de plus en plus faible contre les sollicitations des organes jeunes ; mais elle-même peut être accélérée par l'épuisement prématuré en potassium lorsque ces sollicitations se font plus fortes. L'un des rôles reconnus du potassium étant la rétention d'eau et le maintien de la turgescence, la fanaison est alors anticipée : fanaison-éclair décrite en (3) et (4), abondance croissante des feuilles fanées quand on passe des essais riches en potassium à Digue et Roseau, puis à Simon. Mais il faut un appel puissant pour que le limbe en arrive là.

Relations entre les organes pendant la vie végétative.

Après les feuilles immatures, les limbes adultes ont en effet le pouvoir d'attirer à eux fortement le potassium disponible, comme aussi celui d'en refuser les excédents éventuels : nous avons remarqué (*Fruits*, sept. 1965, p. 405) leurs teneurs moins variables que celles des autres organes végétatifs ; au Simon, dès Pl 2, ils ont une teneur supérieure à celle des pétioles et nervures.

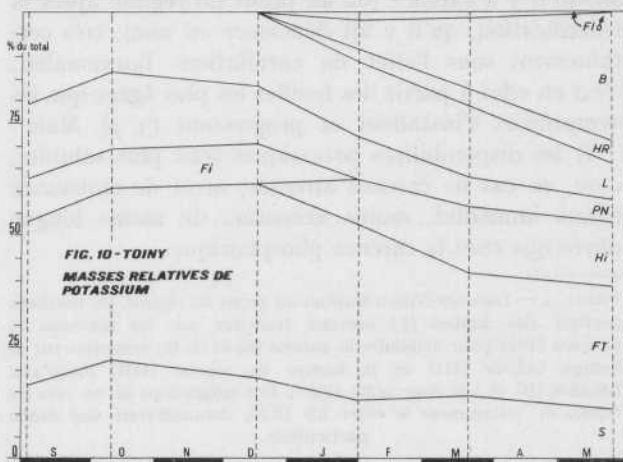
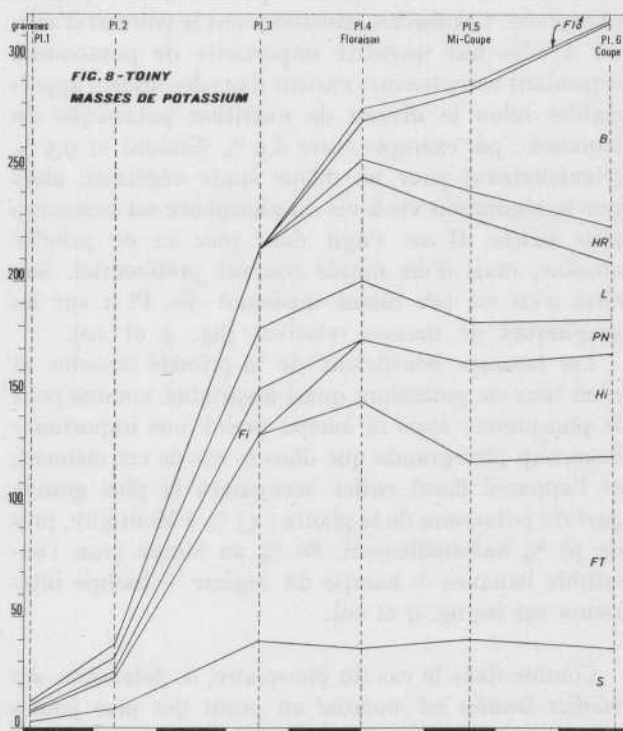
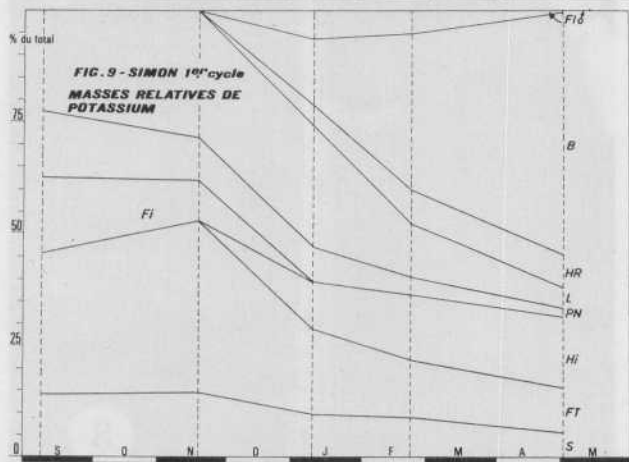
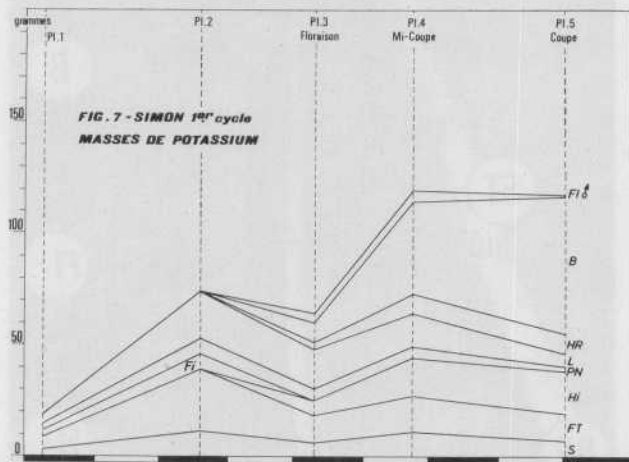


FIG. 11 - SCHEMA DES RELATIONS ENTRE ORGANES VEGETATIFS ADULTES POUR L'ABSORPTION ET L'ASSIMILATION DU POTASSIUM

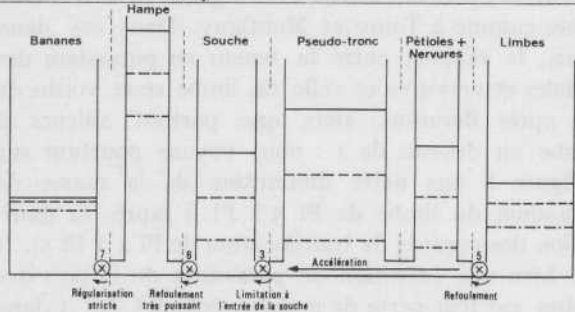
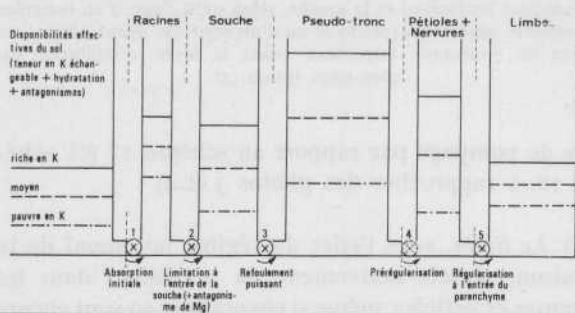
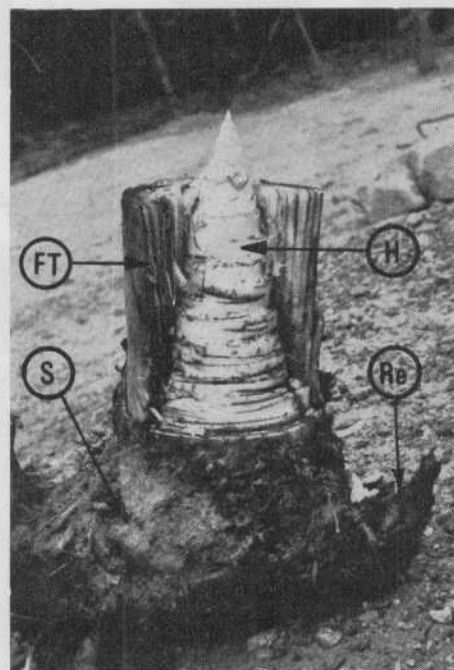


FIG. 12 - SCHEMA DES RELATIONS ENTRE LES ORGANES VEGETATIFS ET LE REGIME POUR LA REDISTRIBUTION DU POTASSIUM

A la souche également nous avons reconnu un rôle actif dans la nutrition en cations (Fruits, janv. 1966). Sa teneur en potassium est toujours un peu plus faible que celle des racines, avec un écart d'autant plus accentué que la racine est déjà plus pauvre (un enrichissement en magnésium compense alors en grande partie ce déficit); c'est dire qu'elle expédie très activement vers les organes aériens le potassium prélevé par elle sur les racines. Comme dans les mouvements de l'azote et du phosphore, la souche agit en *pompe de circulation*; sur le flot qui la traverse elle prélève du potassium pour la constitution de ses tissus, et ce en relation directe (quoique non proportionnelle) avec le niveau de l'alimentation potassique fournie par la racine; mais les accumulations se produisent au-delà. Elle contient d'ailleurs rarement plus de 15-17 % du potassium total du bananier (proportion tombant à 5-12 % au stade coupe).

Nous pouvons assimiler les organes végétatifs du bananier à une suite de vases communiquant les uns avec les autres, soit librement, soit par des « pompes métaboliques ». Celles-ci, sur le schéma 11, sont figurées à l'entrée ou à la sortie des organes auxquels elles appartiennent afin de faciliter la compréhension; mais en réalité c'est toute la masse cytoplasmique de la souche ou du limbe qui tient ces rôles.

PHOTO 4. — Inflorescence de bananier différenciée depuis trois à quatre semaines (extrémité de la pointe blanche): elle mesure moins de 1 cm., mais les mobilisations dans la plante pour la nourrir sont déjà déclenchées et la hampe (H) commence à se former par croissance en hauteur de la partie sommitale de la souche (S), à l'intérieur des gaines foliaires constituant le faux tronc (FT). RE = un rejet.



Nous y avons représenté trois niveaux typiques de la nutrition potassique: normal, excédentaire (Montigny), déficitaire (Simon). Précisons que, au cours du temps, il faudrait modifier petit à petit ce schéma en faisant décroître les niveaux à partir des racines, celles-ci absorbant de moins en moins de potassium à partir d'un même sol en fonction de la régulation hormonale liée aux phases du développement. A Roseau, la sécheresse entrave le fonctionnement des « pompes », surtout de celle du limbe.

Entre la pompe aspirante et foulante de la souche et la *pompe régulatrice* du limbe, les organes de translocation, dont nous avons constaté la passivité, constituent le *réservoir-tampon*: la plante y accumule ses excédents, ou bien elle le vide en premier en cas de déficit. Ainsi à Montigny la forte absorption de potassium à Pl 2 ne parvient pas à hausser sensiblement la teneur des limbes; à Simon ces derniers sont encore assez bien pourvus en potassium à Pl 2, alors que la faiblesse de l'absorption potassique a déjà fait chuter considérablement les teneurs des gaines, pétioles et nervures.

Il en résulte des variations opposées de l'importance relative de ces deux groupes d'organes et de celle du limbe quand on passe de la déficience (Simon, fig. 9) à l'abondance (Toiny, fig. 10).

Les *pétioles et nervures* sont normalement un peu



moins riches que le *faux-tronc*, comme par l'effet d'une perte de charge le long des vaisseaux du xylème. Nous avons vu qu'en fait ils amorcent déjà la régulation qui sera achevée par le limbe (pompe additionnelle, figurée en pointillé sur le schéma car son efficacité est partielle). Cet effet est surtout sensible dans les cas de déficience prononcée : ainsi au Simon la teneur en potassium des pétioles et nervures arrive presque à égaler celle du faux-tronc.

Le potassium au cours de la fructification.

La mobilisation du potassium en faveur du régime ne correspond pas à une ponction opérée par ce dernier et dont les effets se répercuteraient de proche en proche. Seule la hampe n'y prend pas une part active, mais ses teneurs sont, justement, de loin les plus élevées. A l'autre extrémité du circuit les limbes voient toujours leurs teneurs baisser avant que les réserves du faux-tronc n'aient été fortement entamées, voire pendant qu'elles croissent encore. Il y a donc inversion du

PHOTO 6. — Importance du système foliaire par rapport à la souche chez le jeune bananier de première génération.

PHOTO 5. — Différence de proportions entre l'appareil aérien (notamment les limbes) et la souche, selon qu'il s'agit d'un bananier de première génération (photo 6) ou d'un rejet-fils ayant atteint un niveau de croissance important avant la levée d'inhibition du pied-mère (photo 5).

sens de pompage par rapport au schéma 11 (cf. schéma 12, à rapprocher des photos 3 et 4) :

1) *Le limbe*, sous l'effet du régime hormonal de la floraison, sécrète activement du potassium dans les nervures et pétioles, même si ces organes en sont encore riches comme à Toiny et Montigny. Dans ces deux essais, le rapport entre la teneur en potassium des pétioles et nervures et celle du limbe reste voisin de 1,5 après floraison, alors que partout ailleurs il tombe au dessous de 1 : nous voyons pourtant sur la figure 8 une nette diminution de la masse de potassium du limbe de Pl 5 à Pl 6 (après la diminution des organes de translocation de Pl 4 à Pl 5). Il y a bien une excrétion de potassium de la part des limbes, car leur perte de matière sèche (cf. fig. 3 dans *Fruits* de juin 1966) est accompagnée d'une baisse de teneur (cf. fig. 7 dans *Fruits* de sept. 1965). Cependant cette excrétion est d'autant plus active qu'elle se heurte à un gradient de concentration moins élevé.



2) *La souche* puise maintenant dans les gaines, mais avec un débit limité car sa capacité de transport est toujours une conséquence de l'activité du cytoplasme : aussi n'absorbe-t-elle qu'une partie du potassium proposé lorsque le faux-tronc est riche. De l'autre côté, elle refoule dans *la hampe* des quantités énormes de potassium, même quand la plante est pauvre en cet élément : la teneur en K est déjà de 6 à 7 % au Simon, et peut atteindre 15 % (Toiny Coupe).

3) *Les nervures, pétioles et gaines* ne semblent pas se contenter d'être traversés passivement par le flot de potassium, car dans ce cas le faux-tronc devrait être moins riche que ses prolongements nervo-pétiolaires. Dans une étude sur 'Gros Michel' au Cameroun (7) nous avons même relevé un gradient positif très net entre les parties supérieure, médiane et inférieure du pseudo-tronc. Certes, l'absorption du potassium n'étant pas suspendue après floraison, nous observons sur le schéma 12 la superposition d'un mouvement ascendant (celui du schéma 11) et d'un mouvement descendant ; cependant les différences subsistent quand le second domine largement le premier, comme à la Digue. Nous devons donc admettre que le phloème, logiquement intéressé au premier chef dans ce transit basipète, y prend une part active et se comporte en accélérateur.

4) *les bananes*, à l'extrémité de la hampe, régularisent très étroitement la pénétration du potassium dans leurs tissus. Elles ont d'ailleurs seulement besoin de prélever leur quota de cet élément parmi les quantités surabondantes que la hampe leur présente, et offrent une grande résistance à l'antagonisme de compétition entre les cations proposés par cet organe.

Il y a naturellement diverses variantes de ce comportement typique, selon les conditions locales : nous les avons examinées antérieurement (*Fruits*, sept. 1965). Vers la fin de la vie du bananier, entre mi-coupe et coupe, la souche voit son activité diminuer quelque peu. Cela va souvent de pair avec une autodestruction partielle : nous l'avons vu à propos de l'azote ; dans ce

cas (Toiny, Simon, etc.) la souche perd une partie de son propre potassium, comme de son azote et de son phosphore, au profit du régime, et son débit en tant que pompe de circulation est ralenti. Mais sa teneur en potassium ne diminue que si les réserves de l'appareil végétatif sont très entamées. Elle peut même augmenter à la fin, autre manifestation du ralentissement d'activité de cet organe, lorsqu'il demeure une surabondance de potassium dans les racines et le pseudo-tronc : c'est le cas à Toiny, où le bilan potassique de la souche est cependant négatif, la destruction de tissus prévalant sur leur invasion par le potassium ; et à Montigny, où du fait de la forte activité de synthèse post-florale le poids de matière sèche de la souche ne diminue pas et conduit à un bilan potassique positif de cet organe.

Conséquences de ces mécanismes.

Sur le plan pratique, la possibilité d'un stockage important du potassium dans le pseudo-tronc, les pétioles et les nervures autorise une certaine latitude dans la fourniture de cet élément au bananier. On pourra anticiper quelque peu sur le calendrier défini d'après le rythme de l'absorption, surtout quand le sol n'est pas trop sujet au lessivage. Mais il faudra alors prendre encore plus garde aux équilibres entre cations.

Sur le plan scientifique, les concentrations très élevées du potassium le long des voies de translocation entre le parenchyme foliaire et le fruit donnent à penser que cet élément joue un rôle d'extrême importance dans le transport des métabolites, et plus particulièrement des glucides puisque ceux-ci constituent la majeure partie de la matière sèche de la banane. Il est d'ailleurs classique d'invoquer le rôle du potassium dans les translocations et plus généralement le métabolisme des hydrates de carbone ; et l'on sait les effets déterminants du potassium sur le rendement en poids et en qualité chez le bananier. Des expériences ont été entreprises pour préciser ces modes d'action.

III. ABSORPTION ET RÉPARTITION DU CALCIUM

Encore plus que le potassium et le phosphore, le calcium est « à la remorque » de la croissance. Dans sa dynamique, la passivité domine : il se contente toujours de suivre le courant de la sève ascendante ; dans les interactions avec les autres cations il subit plus souvent qu'il n'exerce. Son abondance est en général un signe de sénescence, donc de ralentissement d'activité.

Pourtant, une nutrition calcique élevée est favorable au bananier.

Mécanismes de l'accumulation du calcium.

L'évolution normale de chaque organe est en effet un enrichissement progressif et *irréversible* en calcium. La jeunesse apparaît au contraire comme la possibilité de refuser au calcium une place croissante parmi les cations.

Le niveau calcique de la plante dans son ensemble croît donc continuellement, excepté dans les premiers mois, sur lesquels nous reviendrons plus loin. Mais, pour autant que nous puissions nous fier aux analyses effectuées sur les *racines*, celles-ci ne portent aucune responsabilité dans l'évolution constatée car leur teneur en Ca ne varie guère avec l'âge de la plante (cf. fig. 13 et 14) ; il n'y a pas de contrepartie importante à la baisse progressive de leurs teneurs en potassium. Le calcium est seulement influencé par ricochet dans certains cas, selon un mécanisme identique à celui que nous avons détecté dans les bananes (*Fruits*, janv. 1966, p. 33) : à Montigny, où il n'y a pas assez de magnésium pour occuper la place, les racines finissent par s'enrichir relativement en calcium, alors que le sol est pauvre en cet élément ; effet inverse au Simon par excès de magnésium.

Les *disponibilités du sol* dépendent, comme pour tous les cations, des rapports entre éléments échangeables. La Digue a les racines les plus pauvres : 0,2 à 0,4 %, par suite d'un équilibre défavorable au calcium (Ca/Mg à peine supérieur à 1, avec un niveau acceptable de K). Mais les autres essais diffèrent assez peu

les uns des autres pour la teneur en calcium de leurs racines ; Montigny n'est pas très défavorisé par rapport à Simon et Roseau ; Toiny et Neufchateau les dépassent à peine. Cet ordre et cet étagement entre les six situations étudiées ne sont pas tout-à-fait ceux des niveaux de nutrition calcique globaux du bananier, qui pourtant correspondent assez bien aux disponibilités du sol telles qu'elles ressortent des équilibres entre cations échangeables. C'est donc que le calcium traverse les racines en quantité proportionnelle aux disponibilités, mais sans guère s'y arrêter : leur débit est une question de vitesse plus que de niveau. Au fur et à mesure que les antagonismes de K et Mg laissent la racine fixer des ions Ca, elle en rejette d'autres vers l'intérieur de la plante, et ceci d'autant plus facilement que la souche a toujours une teneur en calcium inférieure à celle de la racine.

La *souche*, en effet, surtout lorsque le magnésium y abonde, garde toujours très peu de calcium ; elle en conserve davantage cependant en cas de déficience magnésienne (teneur en Ca un peu plus élevée à Montigny qu'à Simon, nettement plus forte cependant à Neufchateau et Toiny dont les sols sont mieux pourvus en calcium), selon les lois d'interaction vues précédemment ; de même lorsque la sécheresse sévit (Roseau). La souche prend ainsi une faible part dans les immobilisations calciques du bananier ; elle ne s'enrichit quelque peu en calcium que tout à la fin, lorsque son activité se ralentit, et encore pas toujours (cf. Simon). Le calcium est donc rejeté en grandes quantités

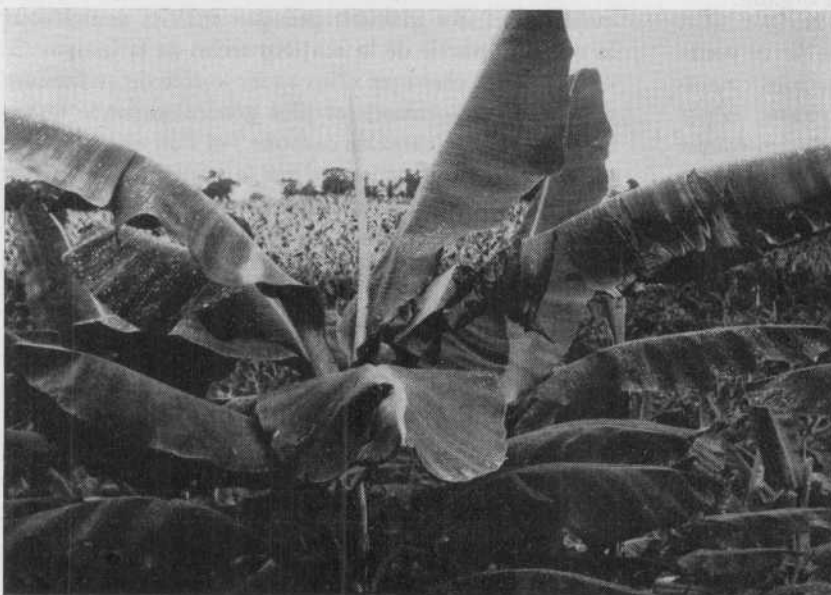
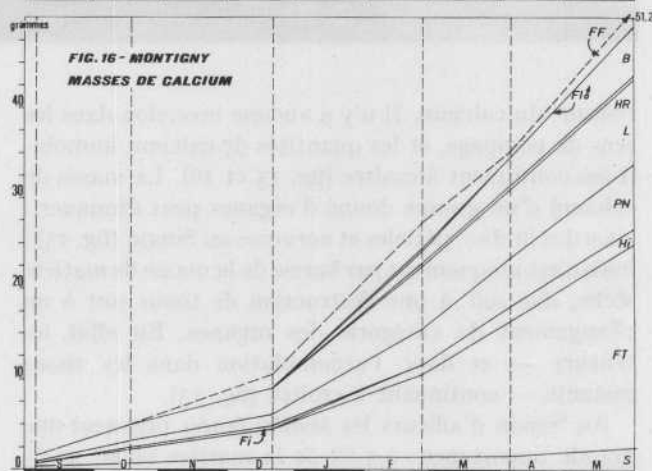
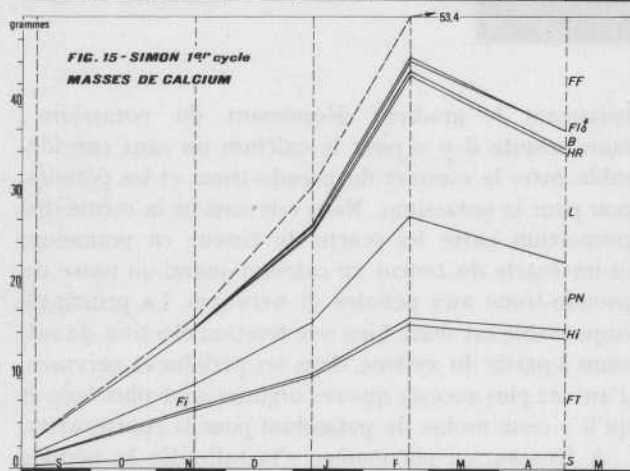
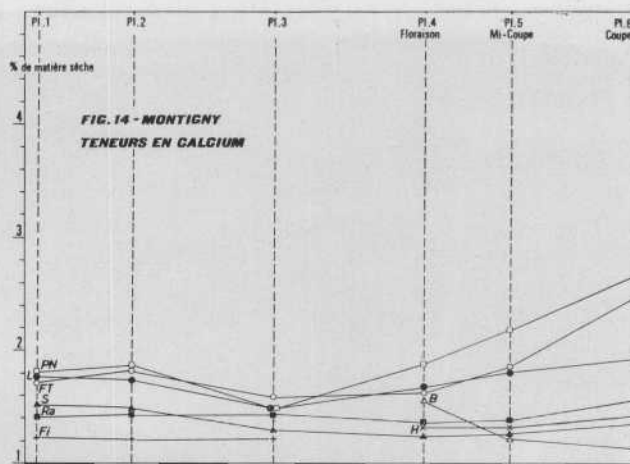
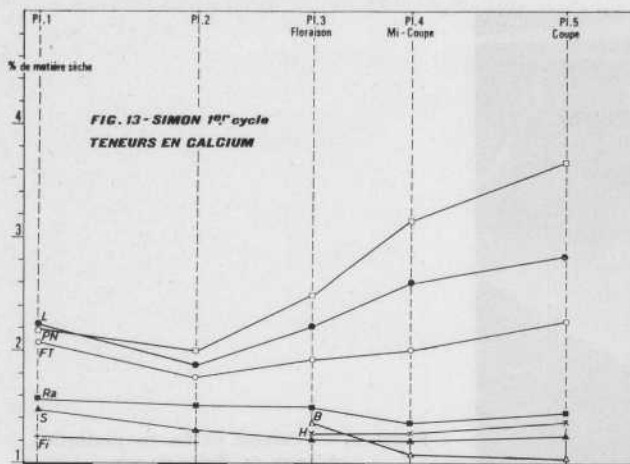


PHOTO 7. — Carence en Ca en plantation, sur bananiers de première génération âgés de 4 mois 1/2. Les photos 7 à 10 ont été prises dans le même carré.



par la souche dans le *faux-tronc*, dont les teneurs sont à peu près égales par celles des *pétioles et nervures* et des *limbes* pendant la période végétative. Si nous voulions établir pour le calcium un schéma analogue à la figure 11, nous aurions :

— En 1 une pompe d'accumulation sujette aux antagonismes ternaires K — Ca — Mg.

— En 3 une pompe foulante très puissante : d'où niveau de Ca dans la souche inférieur à celui de la racine et aspiration du calcium de celle-ci vers la souche. Cette pompe est sujette à l'antagonisme dominant K — Ca quand Mg est faible, Mg — Ca quand il y a beaucoup de Mg.

— En 4 et 5, des pompes qui, pour le moment, égalisent à peu près tous les niveaux dans les trois organes concernés.

La dominance de l'antagonisme K-Ca dans la souche quand la nutrition magnésienne est insuffisante explique comment le calcium est capable d'empêcher l'apparition du « bleu » en cas de déficience magné-

sienne. Une nutrition calcique abondante empêche le niveau potassique de trop s'élever dans la souche et par là dans tout le bananier. Le rapport K/Mg est donc maintenu plus bas qu'avec nutrition calcique insuffisante ; d'où la forme incurvée de la zone des antagonismes K-Ca-Mg dans les pétioles et nervures (*Fruits*, Jan. 1966, p. 26-27).

Nous avons là un exemple des rôles antitoxiques que l'on attribue classiquement au calcium dans les plantes et sur lesquels nous reviendrons plus loin à propos de toxicité organique. Le calcium ramène les niveaux du potassium et du magnésium à des valeurs moins élevées et empêche l'antagonisme binaire de ces deux cations de devenir trop violent dans l'un ou l'autre sens.

Poursuite de cette accumulation après floraison.

A l'inverse de ce que nous avons établi pour le potassium, le régime hormonal de la fructification ne modifie pas les relations entre organes quant au méta-

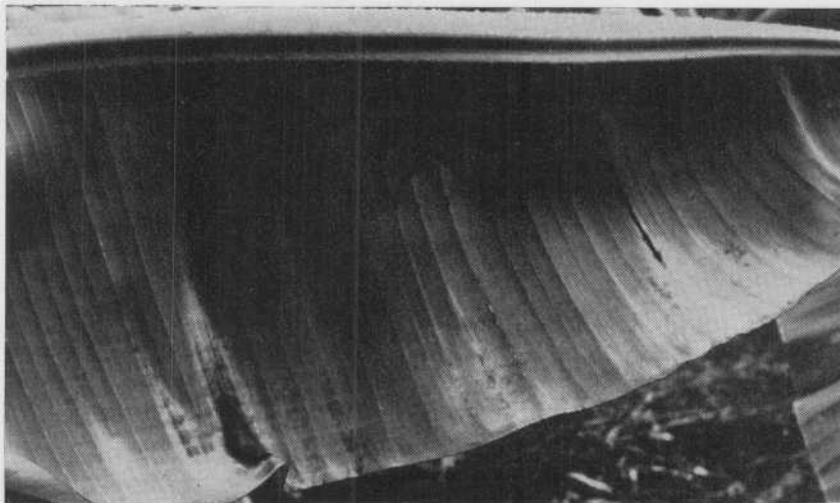


PHOTO 8. — Carence en Ca en plantation : chlorose en dents de scie.

bolisme du calcium. Il n'y a aucune inversion dans les sens de pompage, et les quantités de calcium immobilisées continuent à croître (fig. 15 et 16). La masse de calcium d'un groupe donné d'organes peut diminuer : ainsi des limbes, pétioles et nervures au Simon (fig. 15) ; mais c'est uniquement par baisse de la masse de matière sèche, due soit à une destruction de tissus soit à un changement de catégorie des organes. En effet, les teneurs — et donc l'accumulation dans les tissus restants — continuent à croître (fig. 13).

Au Simon d'ailleurs les *feuilles fanées* prennent une grande importance : 9,5 % de la matière sèche, 31 % du calcium, au stade coupe ; nous y retrouvons le calcium qui n'est plus comptabilisé dans les feuilles vivantes. Les feuilles fanées finissent toutefois par pourrir et sortent par là du bilan. Il s'en suit, à la Digue, une légère perte nette en calcium total par suite du ralentissement de l'absorption après la fructification ; la même explication vaut pour la légère baisse de la masse de calcium du faux tronc au Simon de mi-coupe à coupe : quelques gaines fanent et pourrissent.

Pendant cette période les *pétioles et nervures* arrivent à des teneurs nettement supérieures à celles du pseudo-tronc, nouvelle confirmation de leur rôle actif dans la nutrition en cations : la pompe 4 devient fortement aspirante pour le calcium. On pourrait penser qu'il s'agit là d'une simple conséquence du mouvement d'accélération de la descente du potassium dans le phloème, par un jeu de compensation ionique. Dans le bilan sur 'Gros Michel' auquel nous nous référons ci-dessus, on constate bien un gradient de calcium croissant de la base au sommet du pseudo-tronc, et contre-

balançant le gradient décroissant du potassium ; mais ensuite il y a pour le calcium un saut considérable entre le sommet du pseudo-tronc et les pétioles, non pour le potassium. Nous relevons ici la même disproportion entre les écarts de teneur en potassium et les écarts du teneur en calcium quand on passe du pseudo-tronc aux pétioles et nervures. La principale responsable est donc bien une fixation élective de calcium à partir du xylème, dans les pétioles et nervures, d'autant plus accusée que ces organes sont plus âgés et qu'il y reste moins de potassium pour la contrecarrer.

A Roseau, ce phénomène s'installe dès la période végétative par suite des effets de la sécheresse sur l'absorption du potassium ; même chose à Simon à cause du déficit potassique. Mais dans ces deux cas la somme des cations dans les pétioles et nervures est plutôt faible (cf. *Fruits*, janv. 1966, p. 26), le calcium parvient donc à peine à compenser le manque de potassium. Tandis que dans l'évolution normale après floraison où les pétioles et nervures vieillissent sans recevoir le renfort d'organes fraîchement devenus adultes, le calcium prend au contraire plus que la place laissée vacante, et le total des cations augmente avec lui. Bien que le même phénomène apparaisse moins net dans les autres organes, nous pouvons admettre qu'avec la sénescence le calcium ne se contente pas de se substituer au potassium sur les structures cellulaires liées à la vie : il y a une accumulation supplémentaire, sans doute par formation de sels insolubles.

Grâce à l'accumulation préférentielle dans les pétioles et nervures, il y a, après la sortie de l'inflorescence, moins de différences qu'on pouvait en attendre entre les teneurs en calcium des *faux-troncs* des divers essais.

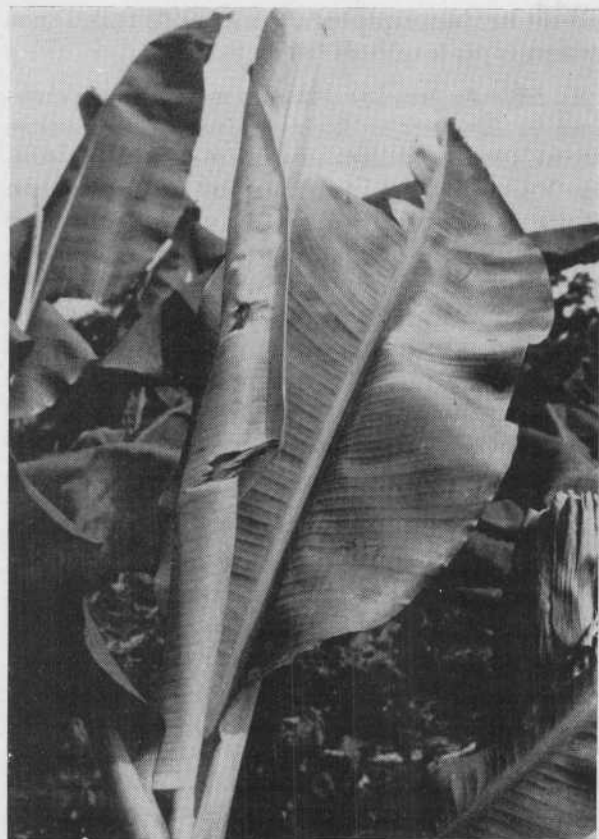


PHOTO 9. — Carence en Ca en plantation : décoloration et déchirures « en boutonnières » du cigare et le gaufrage de la feuille.

Ce mécanisme de trop plein semble en partie entravé à Montigny, d'où le déficit relatif des pétioles et nervures que nous avons vu y être lié à l'apparition du « bleu » ; il est fort plausible que les perturbations cellulaires liées au déséquilibre N/P de ces organes aient pour effet de diminuer leur pouvoir fixateur de calcium.

Tant qu'ils sont en vie, les *limbes*, terminus du trajet du calcium, continuent à se défendre plus ou moins bien contre l'invasion par cet élément. Leurs teneurs restent toujours inférieures à celles des pétioles et nervures, mais elles sont d'autant plus élevées que le potassium devient moins abondant corrélativement au vieillissement du parenchyme et au degré de déficience potassique. Aussi sont-ils selon les cas plus riches (Simon) ou plus pauvres (Montigny) en calcium que le faux tronc.

La nutrition calcique du régime semblerait plutôt greffée en dérivation sur le courant d'absorption, au niveau de la souche, que due à une redistribution. Si celle-ci a lieu, ses effets ne sont pas décelables ici sur



PHOTO 10. — Carence en Ca en plantation : gaufrage des feuilles, épaissement de nervures avec excoriations.

le contenu des organes végétatifs, car le régime contient une trop faible part du calcium total du bananier. Lorsque celui-ci est déficitaire, la part du régime est plus importante, non seulement en proportion mais parfois en valeur absolue (cf. fig. 16) comme nous l'avons remarqué et expliqué à propos des interactions.

La *hampe*, un peu plus riche que la souche, est alimentée grâce au refoulement du calcium par cet organe mais beaucoup moins intensément que les gaines foliaires (cf. fig. 13 et 14). Tout au début, les *bananes* ont toujours une teneur supérieure à celle de la hampe. Ce cas d'un organe très jeune absorbant activement du calcium nous incite à revenir sur le problème général du calcium dans les organes jeunes.

Utilisations du calcium dans le bananier.

Dans nos études sur milieu artificiel (3, 4), la carence en calcium était l'antithèse de la carence en potassium ; l'absence de l'élément intéressant surtout

les organes jeunes se manifestait par des symptômes sur feuilles âgées, l'absence de l'élément intéressant surtout les organes âgés se manifestait par des symptômes sur les feuilles immatures, aux teneurs déjà normalement très basses (cf. fig. 13 et 14). Donc *les organes en voie de croissance ont des besoins en calcium qui, pour être faibles, n'en sont pas moins continus et très stricts.*

L'un des rôles principaux du calcium : l'estérification des acides pectiques, assurant la rigidité des parois cellulaires, explique bien les boursouffures, excoriations et déchirures des limbes formés en période de carence calcique (photo 10). Les délais s'écoulant, en carence alternée, entre l'arrêt de la fourniture de calcium et l'apparition des symptômes (5-6 semaines), puis entre le retour à l'alimentation complète et le déroulement de feuilles saines (deux feuilles encore atteintes), viennent sans doute de ce que ces dégâts se produisent pendant que la feuille est encore enroulée à l'intérieur du pseudo-tronc, plusieurs semaines avant son émission (photo 9). En effet, les influences sur l'élongation foliaire sont immédiates à la mise en carence comme au retour en nutrition complète. L'alimentation calcique des ébauches semble donc assurée directement par la souche, « en dérivation » sur le courant de calcium provenant des racines, plutôt que par l'intermédiaire de la sève provenant des organes adultes. Pourtant dans l'économie de la plante, l'alimentation des organes immatures est assurée essentiellement par cette sève, en ce qui concerne les matériaux organiques ; mais la rapidité de réaction aux diverses carences prouve que les minéraux n'empruntent pas le même trajet, en tout cas pas en totalité.

Le calcium n'est pas mobilisé dans les organes âgés au profit des organes jeunes. Il n'est mobile que dans les combinaisons contenues dans la sève ascendante ; l'irréversibilité classique de son accumulation tient en partie au grand nombre des *combinaisons insolubles* qu'il forme avec les corps organiques. C'est là le processus de son assimilation ; en plus de la solidification des parois pectiques, le calcium joue ainsi un autre rôle « utile » dans la plante en mettant hors circuit des corps toxiques, comme l'acide oxalique, déchets du métabolisme des organes en pleine activité. On conçoit que la masse de ces déchets s'accroisse avec l'âge, d'où le rôle croissant du calcium. Dans les tissus en formation, dont la construction est un peu l'assemblage de matériaux adéquats fournis par la plante grâce à la régulation hormonale, cette utilité du calcium est moindre mais elle ne saurait être nulle : les chloroses marginales en dents de scie

peuvent fort bien représenter des effets de toxicité non neutralisés par le calcium (photo 8).

Au début des premiers cycles, au moment où la croissance va démarrer en flèche, les teneurs en calcium suivent alors les teneurs en azote. Cette *liaison positive N-Ca* s'observe assez souvent dans l'analyse foliaire du bananier (6) ; elle est encore plus nette à Toiny, où les disponibilités en calcium étant meilleures, l'appel exercé par l'azote est davantage suivi d'effet. Ensuite les teneurs décroissent non par départ de calcium, car les masses d'élément continuent à croître (fig. 15 et 16), mais parce que les organes formés à partir de la seconde sous-phase mise en évidence dans l'étude de la dynamique de l'azote ont *des besoins en calcium inférieurs* à ceux de la première sous-phase. La pratique de l'analyse foliaire du bananier le confirme (divers essais non publiés). En deuxième cycle où cette première sous-phase est sautée (photo 5), nous constatons des teneurs en calcium encore plus faibles au début que par la suite.

Il s'agit bien d'un besoin en calcium accru lors de la première sous-phase, c'est-à-dire en période où le rapport souche/appareil aérien est le plus faible (photo 6), et non de la simple constatation d'un état de fait. En effet, en Côte d'Ivoire J.-M. CHARPENTIER a pu observer avec nous, sur des terrains peu riches en calcium et recevant une forte fumure potassique, des symptômes foliaires assez semblables à ceux de la carence calcique, souvent accompagnés en outre de déformations graves (cf. photos 7 à 10 prises par J.-M. CHARPENTIER) ; J.-J. LACÉUILHE a confirmé la déficience calcique en comparant l'analyse des feuilles avec et sans symptômes, sans trouver pour autant des teneurs en calcium très faibles. Or ces symptômes n'apparaissent plus sur les feuilles quand le bananier grandit, et on ne les a jamais observés en cycle ultérieur, *même avec des teneurs foliaires en calcium beaucoup plus faibles* que celles des feuilles avec symptômes (2).

Les besoins calciques plus élevés du bananier en début de premier cycle ne peuvent être dus qu'à l'allure différente de la nutrition organique lorsque l'appareil aérien se développe sans le secours d'une souche ayant déjà accumulé d'importantes réserves. Dans ce domaine seul, la souche serait capable d'exercer une sorte d'effet tampon. Les matériaux fournis par la photosynthèse des feuilles adultes parviennent aux feuilles immatures par l'intermédiaire de la souche ; celle-ci commence par couvrir ses propres besoins et, lorsque son développement est en retard sur celui de l'appareil aérien, elle ne laisse

pas transiter vers le «cigare» la même qualité de métabolites que lorsque son développement est en avance. Le calcium pourrait alors être nécessaire en plus grande quantité pour les réactions d'utilisation

de ces métabolites — on sait encore très peu de chose des rôles catalytiques du calcium — ou tout simplement pour neutraliser des déchets toxiques plus abondants.

IV. ABSORPTION ET RÉPARTITION DU MAGNÉSIUM

Les propriétés chimiques du magnésium confèrent à cet élément un comportement dans la plante intermédiaire entre ceux du potassium et du calcium, plutôt proche de ce dernier. Mais ses rôles biologiques très particuliers sont parfois desservis par cette assez faible mobilité.

Mécanismes de l'accumulation du magnésium.

Les graphiques de teneurs en Mg des principaux organes du bananier ont été présentés dans *Fruits* de septembre 1965, en même temps que les caractéristiques des six essais quant à leur nutrition magnésienne.

Ajoutons que les racines ont des teneurs légèrement supérieures à celles de la souche dans tous les essais, excepté lorsque la plante accumule du magnésium : c'est-à-dire en fin de cycle à Digue, en tout temps à Roseau et Simon. Dans ce cas les teneurs de la souche augmentent mais celles des racines varient peu. Elles sont donc assez stables en cours de cycle (seulement une légère baisse initiale et légère hausse finale dans les plantations à fort niveau magnésien), et directement liées aux disponibilités réelles du sol, compte tenu des antagonismes entre cations échangeables. Il n'y a pratiquement pas de compensation par Mg ni par Ca de la baisse régulière du potassium racinaire.

Nous avons vu en étudiant les interactions que la souche possède la faculté, lorsque les disponibilités magnésiennes sont faibles, d'assurer sa propre subsistance avant de redistribuer le magnésium dans le bananier (*Fruits*, janv. 1966, p. 32). Si nous essayons d'adapter le schéma n° 11 au cas du magnésium, nous devons donc y apporter les modifications suivantes :

a) La pompe foulante 3 s'arrête de fonctionner quand le niveau de Mg tombe au « minimum vital » (7 % de la somme des cations, soit Mg = 0,2 à 0,1 % de matière sèche selon l'âge du bananier et l'activité relative de la souche).

b) Lorsque la nutrition magnésienne est abondante, les niveaux augmentent dans la souche avec le temps, alors qu'ils ne changent pas dans la racine (ceci bien entendu, en supposant les conditions de milieu inva-

riables : ce n'est pas le cas de Roseau par exemple) Il y a donc au sortir de la racine un refoulement croissant de magnésium, dû à la réversibilité de l'antagonisme K — Mg à l'entrée de la souche : celle-ci déverse son potassium dans les pseudo-troncs pour répondre aux appels de la plante, la racine ne peut lui en fournir assez pour remplacer ce départ et le magnésium pénètre ainsi dans la souche contre son propre gradient de concentration, par suite d'un gradient décroissant de la somme des cations.

c) La suite du schéma reste valable, à ceci près que les niveaux dans les organes de translocation, en période végétative, sont comparativement beaucoup moins élevés que dans le cas du potassium. Normalement les limbes ont alors les plus fortes teneurs, grâce à leur pouvoir d'« aspiration » du magnésium jusqu'à un niveau d'équilibre déterminé par les conditions du milieu, — c'est-à-dire par l'antagonisme entre Mg d'une part, K + Ca d'autre part.

Si la nutrition magnésienne est suffisante, le faux-tronc est à ce moment plus riche que les pétioles et nervures, avec un écart d'autant plus accentué que le magnésium est plus abondant. Il faut le déséquilibre prononcé de Roseau ou Simon pour que les pétioles et nervures se rapprochent du niveau du limbe, avec un faux-tronc extrêmement riche ; dans les autres essais, même à la Digue, le faux-tronc lui-même reste nettement inférieur au limbe. A Montigny, quand la déficience accentuée s'installe entre Pl 2 et Pl 3, la pompe 4 manifeste son activité en haussant la teneur en magnésium des pétioles et nervures au-dessus de celle du pseudo-tronc.

La répartition entre organes du magnésium assimilé diffère donc profondément selon les lieux (cf. fig. 20 et 21). La part de la souche n'est pas très variable : 15 à 25 % en période végétative, en fonction

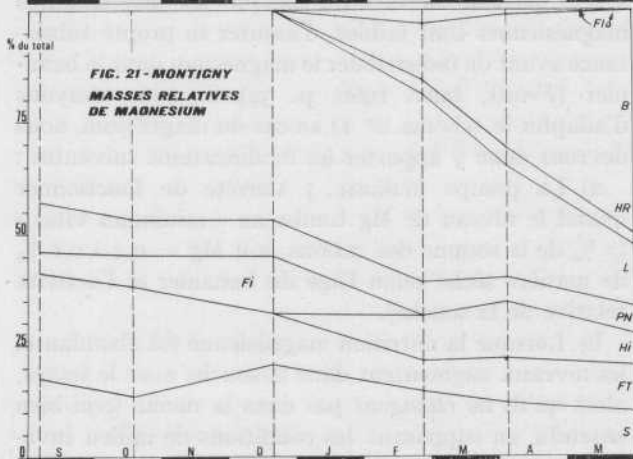
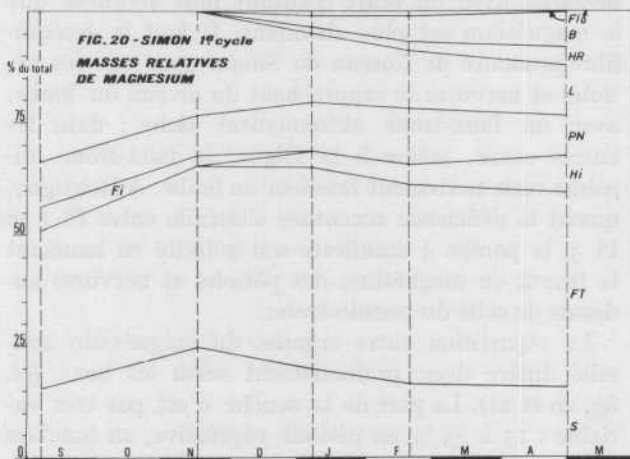
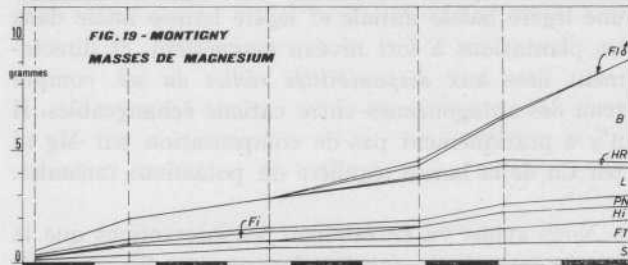
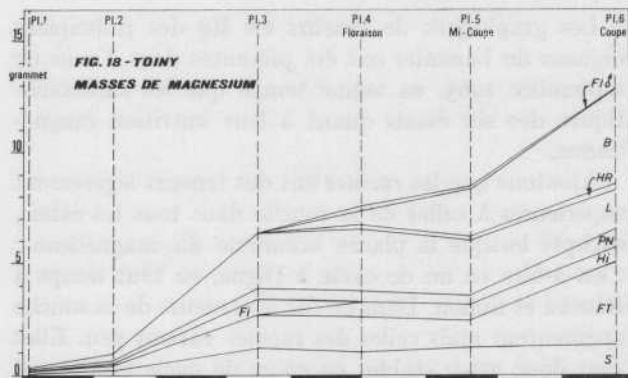
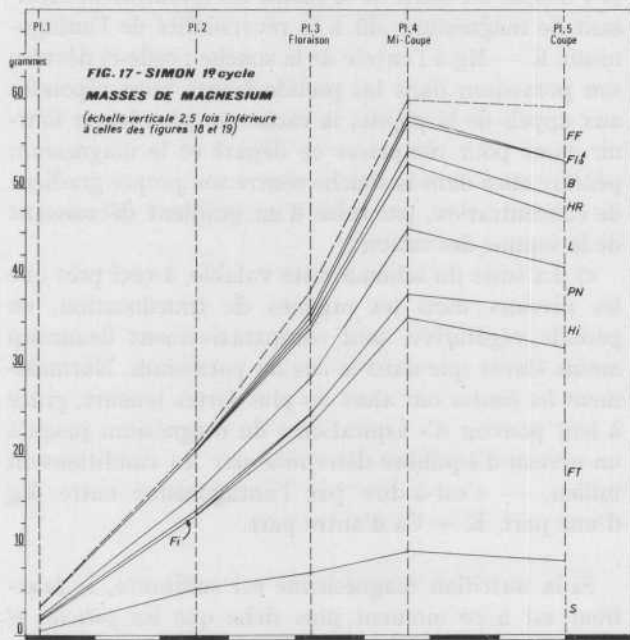
d'une part du niveau magnésien général, d'autre part des sous-phases du développement. Mais les limbes en accaparent près de 50 % à Montigny, contre 20 % pour l'ensemble gaines + pétioles + nervures ; tandis qu'au Simon ce rapport est plus qu'inversé. Comme dans le cas du potassium, les organes de translocation, placés entre deux puissants organes régulateurs, constituent le *réservoir-tampon*.

Le magnésium au cours de la fructification.

L'absorption du magnésium, qui elle aussi « suit » toujours bien la synthèse globale de matière vivante, *n'est pas interrompue par la floraison* ; et, comme pour le calcium, le mécanisme ci-dessus continue son accu-

mulation. Quand la nutrition magnésienne est très élevée, les niveaux et masses de magnésium des organes de translocation deviennent énormes et débordent quelque peu sur les limbes et la souche.

Mais les besoins du régime sont très appréciables, et stricts quant à leur minimum. S'il est capable d'absorber un léger excès de magnésium en cas de pléthore, le régime ne se constitue jamais avec moins de 0,22 g de Mg par kg de fruit frais (*Fruits*, juin 1965, tableau II p. 268). Ainsi le régime et la hampe interne contiendront, au stade coupe, 60 % du magnésium total du bananier à Montigny contre 20 % au Simon (cf. fig. 20 et 21). La part de la souche tombe alors à 10-15 %, celle du limbe à 12 % (Montigny) voire 7 % (Simon).



Cet accaparement en cas de nutrition magnésienne insuffisante est rendu possible par une *mobilisation — très partielle — dans l'appareil végétatif*. Il y a excrétion véritable de la part des limbes, par exemple à Toiny entre Pl 4 et Pl 5 : leur masse de Mg décroît alors que leur masse de matière sèche n'a pas encore atteint son maximum (fig. 18). Dans cette plantation les gaines, pétioles et nervures participent aussi, à ce moment, à la fourniture de magnésium pour le régime ; mais ensuite l'accumulation y reprendra tandis que les limbes continueront à s'appauvrir. A Montigny (fig. 19) les organes de translocation sont déjà trop démunis de magnésium pour pouvoir en céder, et le limbe sera seul affecté ; cependant les quantités nécessaires au régime seront puisées dans le sol car, fort heureusement pour la santé de ces bananiers, l'absorption s'accroît nettement après la floraison (entraînant dans son sillage l'absorption du phosphore nécessaire au régime). Le magnésium échangeable du sol remonte en effet à Montigny autour de Pl 4, tandis que le potassium échangeable redescend (cf. *Fruits*, juin 1965, graphiques p. 278-279), juste au moment où la synthèse de matière sèche devient très rapide par suite des hauts niveaux d'azote minéral.

La première étape de la nutrition du régime est le rejet par la souche de magnésium qui s'emmagasine dans la *hampe*, avec une teneur qui est fonction de son abondance dans le bananier, selon un comportement assez semblable à celui du potassium. Mais l'éventail relatif des valeurs est plus ouvert que dans le cas de cet élément, surtout vers le bas, et la régulation au niveau de l'entrée dans les bananes ne fonctionne pas cette fois à sens unique.

A Toiny, Montigny et Neufchâteau la teneur en Mg des *bananes*, au moment de la « jetée » de l'inflorescence, est supérieure à celle de la hampe ; le magnésium comme le calcium doit donc y pénétrer contre son gradient de concentration, grâce à la sélectivité déjà mise en évidence par l'étude des interactions. A Digue et Roseau elles se défendent bien contre l'invasion par le magnésium, mais à Simon elles n'y parviennent qu'en partie au début, et le taux de calcium s'en trouve diminué comme nous l'avons vu.

Utilisation et réutilisation du magnésium.

Lorsque le bananier manque de magnésium, la proportion de cet élément dévolue aux feuilles immatures peut arriver à dépasser celle du pseudo-tronc (Pl 3 à Montigny : cf. fig. 21). Il s'agit d'un courant

préférentiel, plus absolu que dans le cas du potassium. Les feuilles en formation reçoivent en priorité leur quota de magnésium, si bien qu'en cas de brusque mise en carence la croissance des nouvelles feuilles se poursuit normalement pendant deux mois (3). Dans les essais déficients en magnésium, les teneurs en Mg des feuilles immatures sont du même ordre de grandeur que celles des limbes : 0,25 à 0,30 %, donc parmi les plus élevées de la plante. Dans les essais excédentaires elles varient entre 0,4 et 0,6 %, se rapprochant des pétioles et nervures ou des faux-troncs, et parmi les plus faibles de la plante (de loin les plus faibles au Simon). Il est évident que les feuilles immatures peuvent absorber un peu plus de magnésium qu'elles n'en nécessitent, mais que *leurs besoins essentiels sont égaux à ceux des feuilles adultes*.

Après la mise en carence ces besoins sont temporairement couverts en ce qui concerne la formation du limbe, mais non celle de la gaine, car on observera bientôt un étranglement du bananier avec éclatement du pseudo-tronc (3, 4). La plante commence sans doute par employer le magnésium disponible dans la souche, puis mobilise partiellement le magnésium des autres organes : c'est tout à fait probable pour les gaines, pétioles et nervures, certain pour le limbe.

Comme dans le cas de carence potassique, le limbe des feuilles les plus âgées est alors touché en premier : nous le savons par l'observation des décolorations comme par l'analyse foliaire (5). Mais dans la carence alternée *le magnésium intégré dans la chlorophylle* n'est pas mobilisé dans les feuilles émises antérieurement à l'instauration de la déficience magnésienne : la décoloration n'affecte que les limbes déroulés au moins 15 jours après la cessation des apports magnésiens. Tout se passe comme si la part du magnésium intégrée dans la chlorophylle était protégée contre les appels ultérieurs lorsque cette synthèse, au moment de la formation des limbes, s'effectue en milieu riche en magnésium et dans ce cas seulement.

Il en va probablement de même de la part la plus abondante du magnésium, celle qui n'est pas intégrée dans la chlorophylle, car elle doit être plus ou moins en équilibre avec la précédente ; nous ne pourrions en être certains qu'en réalisant des analyses appropriées. *Les rôles catalytiques* du magnésium ne sont pas tous connus avec précision, et celui qui touche aux transferts de groupements phosphorylés mène déjà par lui seul à des répercussions multiples ; aussi des tissus qui se forment en présence de quantités abondantes de magnésium peuvent-ils avoir une constitution quelque peu différente de celle des tissus se formant avec seu-

lement leur minimum vital, le magnésium utilisé se trouvant finalement engagé, dans le premier cas, dans des combinaisons moins réversibles dont l'abondance assure la permanence d'un volant de magnésium protégeant celui de la chlorophylle.

Nous savons également, par l'observation et l'analyse, que la mobilisation touche en premier lieu la partie submarginale du limbe et gagne ensuite peu à peu vers la nervure centrale.

Quand la fourniture magnésienne minimale nécessaire aux ébauches n'est même plus assurée, on assiste à un dérèglement de la croissance et du développement, confirmant l'importance du magnésium dans l'élongation et prouvant son action sur les synthèses hormo-

nales (3, 4). A Montigny ce stade n'était pas atteint, mais on peut quand même tenir l'affaiblissement en magnésium entre Pl 2 et Pl 3 pour *responsable du retard de croissance* qui y sévit alors.

L'action reconnue de la déficience magnésienne sur la *qualité du fruit* s'exerce sans doute pour une part à travers les concentrations légèrement plus faibles que l'on relève alors dans la banane : la condensation des sucres en amidon par la phosphorylase exige le magnésium comme co-facteur. Elle peut aussi provenir de différences qualitatives dans les métabolites fournis par les organes végétatifs appauvris en magnésium.

CONCLUSION

Aspects des relations entre les organes de la plante.

Spécialisation.

L'assimilation par la plante des éléments minéraux du sol consiste en une suite d'étapes : absorption, transport, stockage éventuel, utilisation. Cette dernière n'est pas toujours définitive et peut être suivie à nouveau d'une translocation, permettant une réutilisation..... ou une perte.

Chaque organe de la plante remplit peu ou prou toutes ces fonctions : ainsi la racine ne se contente pas d'absorber, elle transporte les éléments jusqu'à la souche, et en utilise une partie pour sa propre constitution. Mais il est plus spécialisé dans certaines d'entre elles ; ce sont surtout ces aspects que nous avons soulignés dans notre texte. Les spécialisations dépendent de la *différenciation* cytologique et anatomique, et peuvent varier selon l'élément envisagé : par exemple les parties de la feuille que leur *position* par rapport aux autres organes vouent à la translocation assurent en outre un rôle de stockage, mais seulement pour les cations lorsque la plante est en bonnes conditions. Il s'agit là simplement d'une conséquence des spécialisations de la souche et du limbe (ou des bananes), rendue possible par la structure tissulaire des gaines, pétioles, nervures et hampe.

Relations énergétiques.

Mais il faut aussi que les organes, différenciés et placés convenablement les uns par rapport aux autres, disposent de la puissance nécessaire aux mouvements des minéraux. Sans chercher à établir un bilan énergétique qui nous entraînerait fort loin, il est trop évident que la seule concentration des éléments majeurs quand ils passent du sol (teneurs chiffrées en p. p. m.) à la plante (teneurs chiffrées en pour mille ou pour cent) réclame déjà de l'énergie. Il est bon de revenir sur les rapports entre organes en les envisageant brièvement sous cet angle.

Toute l'énergie utilisable par la plante provient du soleil, avant tout par la photosynthèse, accessoirement par l'effet du courant de transpiration (qui peut contribuer au transport des éléments minéraux, lorsqu'ils suivent la sève ascendante). Ce sont donc à peu près uniquement les *limbes* qui la mettent à la disposition des autres organes, sous forme d'énergie chimique contenue dans les métabolites.

Les *racines*, première étape sur le trajet des minéraux, assurent la plus grosse part du travail de concentration en amenant leurs teneurs à des niveaux voisins de ceux du reste de la plante. Elles utilisent pour cela l'énergie chimique selon des voies complexes qu'il serait inopportun de développer ici. Regrettons que les conditions matérielles de nos essais, réalisés hors stations, ne nous aient pas permis une étude plus serrée de ces organes, dont l'importance est primordiale malgré leur faible poids relatif.

La *souche* tient un rôle-clef dans les mécanismes de la nutrition du bananier, tant minérale qu'organique ; ce n'est pas par un effet de volant, comme on était parfois tenté de le supposer. (L'effet de volant est dévolu aux organes

de translocation, parfois aux limbes, et en outre il n'y en a pas vis-à-vis de l'azote). Les masses de matière sèche ou d'éléments minéraux de la souche n'excèdent jamais 10 à 25 % du total ; mais elles sont en équilibre avec le reste de la plante.

En premier lieu, la masse relative de la souche doit rester comprise entre certaines limites, variables selon le stade du développement, pour correspondre à une croissance et une alimentation correctes. L'infantilisme de Roseau quand il est retardé par la sécheresse se mesure à l'importance trop faible de la souche et excessive des limbes, situation opposée à celle du rejet inhibé par sa plante-mère et prêt pour un développement plus rapide que celui d'un premier cycle. En deuxième lieu, c'est la souche qui donne aux matériaux minéraux et organiques passant en elle une impulsion décisive pour la suite de leur utilisation ; elle est la centrale de distribution, et dépense à ce titre une énergie importante*.

Les *mouvements dans les parties aériennes* de l'azote et du phosphore exigeront encore de l'énergie, même pour leur première assimilation, car leurs concentrations dans le limbe ou le jeune fruit seront plus élevés que dans les organes de translocation. Cette énergie sera mise en œuvre lors de leur incorporation dans les molécules organiques complexes, qui, en les insolubilisant, permettra le mouvement de leurs formes solubles contre leur gradient total de concentration.

Mais les mouvements des cations pour leur première assimilation peuvent être en plus grande part mis sur le compte de l'énergie dépensée par la souche, car la concentration totale en $K + Ca + Mg$ est très élevée au sortir de celle-ci et décroît progressivement jusqu'à l'organe utilisateur, limbes ou bananes. Le déplacement de l'un des trois éléments peut donc s'effectuer plus facilement contre son propre gradient de concentration, grâce aux équilibres d'échange, comme nous l'avons expliqué pour la pénétration du magnésium dans la souche.

Il n'en reste pas moins que, lors des *redistributions* motivées par une carence ou par les besoins du régime, le limbe et même les portions conductrices de la feuille devront libérer un supplément d'énergie pour excréter les éléments ou assurer leur déplacement, qui se heurte cette fois à tous les gradients de concentration.

Corrélations de type hormonal.

Mais ces cas d'inversion du sens de déplacement nous ramènent à un aspect auquel nous avons fait allusion chaque fois que l'occasion s'en présentait. Il ne suffit pas que les organes aient à leur disposition les ressources énergétiques leur permettant de remplir leurs fonctions : leurs possibilités de fonctionnement sont trop diverses, et contradictoires ; il faut une *régulation*, et celle-ci est l'affaire des hormones au sens le plus large du mot.

Seulement, la production des corps hormonaux, qui agit sur la différenciation et le fonctionnement des organes, est elle-même soumise aux conséquences de cette différenciation et de ce fonctionnement. Le cercle se referme sur lui-même ; mais on sait bien peu de chose sur ces relations réciproques entre nutrition et régime hormonal, et il y a là un immense domaine de recherches à fouiller.

Vers un meilleur emploi du diagnostic foliaire.

Diagnostiquer l'état de nutrition d'une plante d'après l'analyse d'un seul de ses organes est le but recherché par l'agro-physiologiste au service des producteurs. De patientes mises au point permettent de relier petit à petit la composition de l'échantillon de référence avec les conditions de tous ordres influant sur la végétation, selon des méthodes d'approche qui ont leurs mérites mais aussi leurs limites. Si l'on veut comprendre les relations établies par voie empirique, il est indispensable de *situer l'organe de référence choisi dans l'ensemble de la physiologie de la nutrition*, et ce fut l'un de nos objectifs dans la conception de la partie « échantillonnage » des essais sol-plante.

Nous serons désormais beaucoup mieux en mesure de percevoir la signification profonde des variations enregistrées dans la composition des feuilles, après avoir étudié la chaîne des mécanismes qui leur apportent ou leur retirent les éléments minéraux. Ce travail nous permet également de préciser divers points touchant à l'échantillonnage du bananier aux fins de diagnostic :

— le limbe est en général le moins sensible des organes ; en revanche, il risque d'être le plus fidèle (avec la souche, mais celle-ci ne peut être prélevée dans la pratique).

* Il est un autre domaine touchant la souche, c'est celui des rejets et plus particulièrement du rejet-successeur ou rejet-fils. Nous avons dû renoncer à l'étudier pour cette fois ; les chiffres obtenus n'étaient pas assez représentatifs, du fait que la sélection des bananiers à échantillonner reposait uniquement sur des critères concernant la plante-mère.

— pour l'azote il n'y a guère de diagnostic possible en période de croissance si l'on ne tient pas compte du rythme de cette dernière, hormis certains cas aigus.

— pour le phosphore le limbe est malgré tout le meilleur index, à condition de faire très attention à son âge si l'on s'adresse à une jeune feuille.

— pour les cations les organes de translocation sont plus intéressants, et nous avons d'ores et déjà commencé à utiliser le pétiole et la nervure conjointement avec le limbe.

Connaître les rôles des éléments minéraux dans toute la plante.

La physiologie des éléments minéraux repose fondamentalement sur leurs *propriétés physico-chimiques* : en dernier ressort celles-ci doivent permettre d'expliquer la totalité de leur comportement. Toutefois, ces propriétés s'exercent à l'égard de milieux définis et complexes, qui sont les milieux biochimiques naturels ; ceux-ci résultent des activités multiples de la matière vivante. S'il est nécessaire d'étudier *in vitro* les réactions entre les minéraux et des composés biochimiques déterminés, l'étape suivante obligatoire se situe à l'échelle *sub-cellulaire* (mise en évidence de rôles précis au niveau des organites) et *cellulaire*. Actuellement, la bibliographie renferme des informations nombreuses, encore que très fragmentaires, sur les rôles des éléments minéraux dans la physiologie de la cellule vivante ; pour la compréhension de leurs effets sur la vie végétale, ces connaissances sont inestimables.

Mais une plante supérieure n'est pas une colonie de cellules toutes semblables baignant dans un milieu interne homogène. Au niveau des *organes* individualisés, déjà, les réactions que l'on a pu étudier *in vitro* ou au niveau cellulaire sont diversifiées dans chaque tissu, en fonction des substrats et des conditions de milieu liés à la différenciation des cellules ; elles varient aussi avec l'état physiologique : nous avons souvent fait allusion aux effets de la jeunesse ou de la sénescence. A cette échelle, et plus encore à celle de la *plante entière*, les rôles des éléments minéraux sont en outre influencés par leurs propres gradients, conséquences de *l'activité coordonnée des tissus au sein des organes, des organes au sein de la plante*.

Aussi les fonctions physiologiques d'un élément minéral dans la nutrition du végétal ne sauraient-elles se ramener à la simple extrapolation de ses caractères biochimiques et de son comportement dans la cellule ; pourtant les données bibliographiques sont beaucoup moins fournies dès qu'on passe au niveau de la plante entière. Nous avons cherché modestement à œuvrer dans ce sens, sans pousser à fond car notre but premier n'était pas l'étude des rôles des éléments minéraux : nous avons plutôt posé des jalons, pour poursuivre cette étude par la suite si la possibilité nous en est donnée, en élaborant à l'occasion d'un travail entrepris sur des problèmes agronomiques une méthode de recherche et de raisonnement en physiologie.

D'autres voies peuvent mener au même but. Il nous paraît essentiel en tout cas :

1) De tenir compte de l'aspect *dynamique* de la nutrition minérale ; c'est-à-dire non seulement des changements qu'elle présente, dans les divers organes, au fur et à mesure que se déroule la vie de la plante (aspect seulement *cinétique*), mais aussi des actions exercées par la nutrition sur ce déroulement. Pour cela, il est nécessaire d'envisager le bilan quantitatif des divers organes de la plante, et aussi :

2) De ne pas dissocier, au moins en esprit, la nutrition minérale des autres fonctions physiologiques sur lesquelles elle agit ou qui interfèrent sur elle.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) BOVÉ, J. M. et GOFFEAU, A. — Quelques aspects anciens et modernes de la photosynthèse. Deuxième partie : la formation de l'ATP et du TPNH₂. *Fruits*, vol. 16, n° 10, p. 479-511, 1961.
- (2) CHARPENTIER, J.-M., LACQUEUILHE, J.-J. et MARTIN-PRÉVEL, P. Documents non publiés.
- (3) 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.
- (4) 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 ; et : *Fertilité*, n° 22.
- (5) MARTIN-PRÉVEL, P. — Application du diagnostic foliaire dans les plantations aux Antilles 1962-1963. *Rapport Annuel IFAC*, 1964, Doc. n° 85.
- (6) 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.
- (7) MARTIN-PRÉVEL, P. — Les éléments minéraux dans le bananier Gros-Michel au Cameroun. A paraître prochainement dans *Fruits*.