

RESISTANCE VARIETALE du COTONNIER
à la TOXICITE du MANGANESE



COMPORTEMENT de QUATRE VARIETES
en CULTURE sur MILIEUX NUTRITIFS CONTROLES

J. DIDIER de SAINT-AMAND

Septembre 1966

PLAN GENERAL

	pages
I - Introduction	
A - Premiers travaux	1
B - Etudes sur toxicité et carence	2
C - Etudes sur le rôle du Manganèse	3
D - Etudes variétales	7
II - Conditions expérimentales	
A - Principe	8
B - Installation matérielle	9
C - Milieu nutritif	9
D - Conduite de l'expérience	10
E - Variétés étudiées	11
F - Observations en cours de culture	11
III - Etude du Phénomène de Toxicité	
A - Expression physiologique du phénomène de toxicité	15
B - Données d'expérimentation	17
IV - Etude du Bilan Minéral	
A - Les cations	28
B - Les anions	69
V - Conclusion	91
Bibliographie	94

I - I N T R O D U C T I O N

Le rôle de manganèse dans la vie végétale a fait l'objet d'un nombre extrêmement important de recherches. Nous verrons cependant que, si l'exposé d'une évolution de l'étude des problèmes du manganèse, qui nous semble nécessaire pour mieux en montrer l'ampleur, met en lumière l'étendue des travaux réalisés, il fait aussi apparaître que peu de recherches encore ont été faites sous l'angle du comportement variétal des végétaux.

C'est précisément sous ce rapport que nous étudions, dans l'expérience qui va être décrite, la résistance de 4 variétés de cotonnier à la toxicité de cet oligo-élément, dans des conditions de milieu contrôlé.

A - P R E M I E R S T R A V A U X.

Parmi les premières études réalisées sur la présence et l'importance du manganèse dans le règne végétal, il faut citer celles de Gabriel BERTRAND qui, à la fin du siècle dernier, avec sa découverte de la laccase - enzyme isolé de l'arbre à laque - mit en évidence le rôle du manganèse dans l'action oxydante de cet enzyme. Il détermina chez de nombreuses espèces de végétaux la présence de cet oligo-élément, étudia les variations de son taux avec l'âge et définît son importance dans le développement et la croissance des plantes.

Au début de notre siècle, JADIN F. et ASTRUC A. (1912) s'intéressèrent également aux déterminations quantitatives du manganèse dans les plantes.

Vers la même époque, MAC HARGUE J.S. (1914-1926) fait des études du même type aux Etats-Unis, étudiant le rôle du manganèse dans la vie végétale, ses relations avec le fer et définissant les premières notions de l'importance de l'acidité du sol dans le problème de l'assimilabilité de l'oligo-élément.

TOTTINGHAM W.E. (1916) précise, de son côté, l'existence de l'antagonisme fer-manganèse. En Grande-Bretagne, le problème est aussi à cette

époque d'actualité, et MAC COOL M.M. (1913-1915) réalise des expériences sur la toxicité de l'élément et les moyens d'y remédier.

Aux îles Hawaï, KELLEY H.D. (1912-1914), puis JOHNSON M.O. (1917-1924) travaillent eux aussi sur le rôle du manganèse dans la nutrition de l'ananas et définissent les conditions de l'apparition des symptômes de carence sur cette culture.

B - ETUDES DE TOXICITE ET CARENCE.

Dès 1918, FUNCHESS suggérait que le facteur préjudiciable aux plantes qui poussent sur des sols acides pourrait être un excès de manganèse soluble. Une vingtaine d'années plus tard, trois chercheurs anglais, WALLACE, HEWITT et NICHOLAS ont repris la théorie de FUNCHESS pour démontrer expérimentalement que la maladie appelée "field acidity" et caractérisant les fèves et les choux-fleurs croissant dans presque tous les sols acides d'Angleterre, était bien attribuable à l'excès de cet oligo-élément sous sa forme soluble dans le sol.

Dans leurs expériences réalisées sur pommes de terre, BERGER K.C. et GERLOFF G.C. (1947) étudient le "stem streak necrosis" et situent l'apparition de ces symptômes toxiques causés par le manganèse, sur des sols de pH inférieur à 5. Ils indiquent l'effet favorable du calcium sur la diminution ou la correction des phénomènes de toxicité. Travaillant, également, sur des milieux nutritifs synthétiques, ils déterminent l'effet provoqué par des doses allant de 3 à 200 ppm et constatent que, dans les plants gravement endommagés où l'arrêt de croissance est caractérisé, on peut retrouver des quantités de manganèse de l'ordre de 10.000 ppm.

LÖHNIS M.P. (1950) met également en évidence des cas de toxicité sur champ de pommes de terre et constate que la quantité d'oligo-élément retrouvée dans la matière végétale diminue lorsqu'on ajoute au sol du magnésium. Sur milieu nutritif, toutefois, l'antagonisme de ces deux éléments ne peut pas être mis en évidence.

QUELLETTE G.J. (1950), étudiant sur solutions nutritives synthétiques l'antagonisme fer-manganèse, met en lumière que, pour des quantités de

manganèse qui seraient normalement toxiques, l'addition de fer au milieu nutritif en proportions suffisamment élevées, inhibe l'effet de toxicité.

FERGUS I.F. (1954) signale des symptômes de toxicité sur champs de haricots de pH acide (4,4). Dans de telles conditions, il retrouve dans les plants des teneurs de l'ordre de 3.000 ppm de manganèse qui s'accompagnent de dommages importants dans le développement. Il indique des valeurs de l'ordre de 1.000 ppm dans la plante comme limites de toxicité. Des études de même type ont été faites par cet auteur sur ananas et sur arachide.

De très nombreux autres travaux sont réalisés sur ces problèmes de toxicité ou de carence ; citons pour mémoire ceux de BAXTER P. en Australie (1955), de ADAMS E. (1957) qui décrit sur le cotonnier le "crinle leaf" provoqué par un excès de manganèse, de STENUIT et PIOT (1957), etc.

C - ETUDES SUR LE ROLE DU MANGANESE.

Tandis qu'étaient établies ces données sur l'existence du manganèse dans le règne végétal, qu'étaient précisées les notions de toxicité ou de carence, bien d'autres chercheurs s'attachaient à définir pour cet élément la signification de son intervention dans les phénomènes d'assimilation, de métabolisme, de relations avec le milieu extérieur pour la plante.

Dès 1926, BISHOP W.B.S. signale le rôle dynamique du manganèse dans le métabolisme végétal et met en évidence son importance. Depuis, bien des domaines ont été abordés.

a - La photosynthèse.

Avec les travaux de GERRETSEN F.C. (1950) qui précise l'action, dans des suspensions de chloroplastes, du manganèse sur l'assimilation du CO₂.

Les mesures d'intensité de photosynthèse sont déterminées dans les travaux de KESSLER (1955), d'ABUTALYBOV M.G. (1956) en présence de manganèse. Les effets combinés sur la respiration et la photosynthèse sont étudiés par RUCK H.C. (1954), EYSTER C. (1956), OSTROSKAVA L.K. (1957).

Dans les travaux les plus récents, l'action favorable du manganèse sur l'augmentation du taux de chlorophylle, ainsi que sur l'intensité de la photosynthèse, est précisée par le russe JAGODIN B.A. (1963).

b - Le métabolisme.

En 1950, les études de COIC Y. et COPPENET M. mettent en évidence que la disparition des réserves des tubercules de pommes de terre est en relation avec l'évolution de la teneur en manganèse dans la plante. Ces auteurs définissent également l'importance de l'élément dans les problèmes de croissance.

Les chercheurs russes, comme VLASJUCK P.A. (1957), étudient l'action de l'élément sur le métabolisme du soufre et du phosphore, tandis que AUDUNIN N.S. et MILIDOVA E.P. (1957) s'attachent à établir son rôle dans les rapports entre métabolisme, croissance et développement.

Le métabolisme de l'azote est abordé par HEWITT E.J. et BOLLE-JONES E.W. (1959) qui établissent des relations de proportionnalité entre le taux des acides aminés libres chez certaines algues et le niveau de manganèse. Le même problème est repris plus récemment par ROBINSON D.B. (1961) et par STEWARD F.C. et MARGOLIS D. (1962).

L'intervention du manganèse dans le domaine du métabolisme des hydrates de carbone est étudiée par HEWITT E.J. (1959). Elle l'est également, dans l'École russe, par SKOL'NICK C.Ja. (1960) qui définit pour les plantes deux périodes essentielles de besoins en oligo-élément, la première au stade de jeunesse, la deuxième au stade de la floraison-fructification.

Les travaux de SKAZKIN F.D. et FOMINA N.M. (1960) mettent en évidence l'action favorable du manganèse sur la résistance à la sécheresse de l'orge, et son intervention dans les facultés d'assimilation de la plante. Ils définissent, pour cette céréale, deux périodes de réceptivité maxima à un apport de manganèse au sol, confirmant ainsi les données de SKOL'NICK C.Ja. Le manganèse serait susceptible de favoriser l'accroissement du régime hydrique et de la surface d'assimilation chez la plante. En outre, il exercerait une influence sur les processus d'oxydo-réduction, sur le métabolisme azoté et glucidique, améliorant la nutrition des organes reproducteurs et favorisant ainsi le rendement en grains.

Le rôle du manganèse sur la reproduction d'acides organiques est signalé par MARX T. (1952) chez la tomate.

c - Rôle enzymatique.

L'influence de niveaux différents de manganèse, en combinaison avec le fer, sur les activités de la catalase et de la cytochromoxydase a été étudiée en cultures de tissus de tournesol par WEINSTEIN L.H. et ROBBINS W.R. (1955), tandis qu'ANDERSON I. (1956) précisait les rapports de l'activité du manganèse sur celles de la déshydrogénase et de l'enzyme malique.

Plus récemment, l'activation enzymatique de la déshydroribonucléase par le manganèse, ainsi que par le magnésium et le cobalt, a été étudiée par DESREUX V. et HACHA R. (1962) qui définissent l'action synergétique des ions à un pH optimum de 4,6. Le cuivre et le cadmium étant de puissants inhibiteurs. Une participation possible du système AIA oxydase dans la toxicité manganique était suggérée par MORGAN-PAGE W. et HOWARD E. (1962) qui démontrèrent pour le cotonnier un niveau toxique du manganèse pour une teneur de 80 ppm en cet élément dans les solutions nutritives. Les symptômes de toxicité simulants, en particulier par les arrêts de croissance observés, une déficience en auxine, le système oxydasique de l'AIA d'extraits de feuilles d'âges différents fut étudié en présence de divers traitements manganiques auxquels ils furent soumis. Les extraits de feuilles traités par des doses toxiques montrèrent une aptitude beaucoup plus grande à la destruction de l'auxine que ceux soumis à des traitements n'induisant pas de toxicité.

En 1964, BERTRAND D. développe les hypothèses proposées par BERTRAND G. sur le mécanisme d'action des métaux dans les systèmes enzymatiques. Nous avons signalé plus haut que BERTRAND G. mit le premier en évidence, au début du siècle, le rôle du manganèse dans l'action oxydante de la laccase isolée du latex de l'arbre à laque. BERTRAND D. s'attache à définir la spécificité du radical métallique allié à un apo-enzyme donné.

d - Interaction dans la nutrition minérale.

Un très grand nombre d'auteurs se sont penchés sur les problèmes des relations du manganèse avec d'autres éléments dans le domaine de l'absorption minérale.

Citons, parmi de nombreux autres, pour leurs recherches sur l'antagonisme d'absorption du fer et du manganèse : CHAPMAN G.W. (1931), SIDERIS C.P. (1932), SOMERS I.I. et SHIVE J.W. (1942) qui déterminent sur le soja que les symptômes pathologiques produits par un excès de fer sont identiques à ceux

produits par une déficience en manganèse et que les symptômes produits par une toxicité manganique sont identiques à ceux provoqués par une déficience en fer. Le rapport fer-manganèse, dans le milieu nutritif, correspond à une bonne croissance et à un développement satisfaisant des plantes, doit se situer aux environs de 2, compte non tenu de la concentration totale. Une concentration élevée de manganèse dans les tissus correspond à de faibles concentrations de fer et vice-versa. Les auteurs estiment qu'il pourrait alors se produire une oxydation, par le manganèse actif, des ions ferreux en ions ferriques qui entreraient dans des combinaisons organiques complexes.

TWYMAN E.S. (1946), HEWITT E.J. (1948), QUELLETTE G.J. (1950), FISKEL J.G.A. étudient également les phénomènes d'antagonisme ; TAPER C.D. et LEACH (1957) exposent l'effet des variations du taux de calcium dans le milieu nutritif sur l'absorption des deux éléments et GERLOFF G.C. (1958) fait intervenir l'interaction du molybdène.

WILLIAMS E.D. et VLAMIS J. (1958) étudient la toxicité du manganèse chez l'orge au moyen de l'isotope Mn54 et notent un effet très sensible de réduction de cette toxicité par addition de silice dans le milieu nutritif. Il explique l'intervention de la silice sur un freinage dans la distribution du manganèse à travers le tissu foliaire et de son accumulation en zones toxiques. PREVOT P. (1959), reprenant cette idée, explique la possibilité de formation dans les tissus de complexes silico-manganique qui rendraient le manganèse inactif. Il constate que sur le palmier à huile des teneurs de l'ordre de 1 000 ppm, qui représentent un niveau toxique pour d'autres végétaux, sont parfaitement tolérées, car le palmier a une très forte teneur en silice.

Bien d'autres travaux ont mis en lumière les relations du manganèse avec d'autres éléments minéraux : ceux de HERNANDEZ-MEDINA E. (1958) pour le molybdène, de REES W.S. (1961) pour l'aluminium. VOSE P.B. (1963) étudie les interactions calcium-manganèse et leur incidence sur la nodulation et la croissance de variétés de trèfle.

Plus récemment, LARSEN S. (1964) démontre les effets du phosphore sur l'absorption du manganèse. Il expose que l'application du superphosphate en tant que fumure minérale de la betterave sucrière, correspond à une augmentation du taux de manganèse dans la plante et explique ce fait en attribuant au phosphore la faculté de favoriser l'augmentation de l'assimilabilité du manganèse par un jeu de pH.

Bien d'autres sujets associés au manganèse ont été traités en dehors des grands ensembles exposés ci-dessus. Ne citons pour mémoire que les travaux de STRUCKMEYER B.E. et BERGER K.C. (1950) qui signalent le rôle du manganèse sur la structure histologique des feuilles et des tiges de pommes de terre, ceux de BURGER O.J. et HAUGE S.M. (1951) qui étudient l'influence du taux de manganèse sur le contenu en vitamines et en carotène de plusieurs plantes. Les travaux de PEIJVE V.Ja. (1958) sont consacrés à l'étude de l'incidence du manganèse sur la dynamique des ferments et les phénomènes d'oxydo-réduction. Enfin, pour CHEMERISINOV N.A. (1963), le manganèse de même que le bore et le cuivre auraient une action favorable sur le pouvoir de germination des graines de céréales, la formation des épis, donc le rendement des cultures. Ils amélioreraient aussi la résistance à divers champignons pathogènes.

D - ETUDES VARIETALES.

La différence de sensibilité de deux variétés d'avoine, à une carence en manganèse est signalée dans un travail de COIC Y. - COPPENET M. - MAUVISSEAU M.J. (1952). Une étude analogue est réalisée par CHARLANES M. (1959) en présence de manganèse soluble et insoluble.

LOCKARD R.G. (1959) signale, dans une importante étude sur la nutrition minérale du riz, des différences variétales caractéristiques pour le niveau d'absorption du manganèse. Il constate qu'on observe des symptômes de toxicité sur une variété comportant des quantités 5 à 6 fois plus faibles de manganèse dans ses tissus qu'une autre, mais que cette variété apparaît plus résistante lorsque le substrat comporte la plus forte dose de manganèse. Sa notion de résistance était donc basée sur un freinage de l'absorption de l'oligo-élément.

Des réactions variétales à la toxicité du manganèse sont observées chez le cotonnier par POISSON C. (1961) dans la vallée du Niari, en Afrique, sur des zones où l'abondance de manganèse associée à un pH très bas des terres, induit des symptômes de toxicité plus ou moins marqués.

Enfin, plus récemment, MUNNS D.N., JOHNSON C.M., JACOBSON L. (1963) observent des différences de comportement variétal chez deux avoines vis-à-vis du manganèse, plus particulièrement au niveau des tiges et des feuilles,

malgré les variations de saison, du pH du substrat, de la concentration en calcium ou en fer dans le milieu nutritif. Les racines, elles, présentent des différences variétales seulement sous certaines conditions. Si le pH est élevé dans le milieu, si la température est abaissée les différences variétales disparaissent dans les racines et arrivent même à s'inverser. Dans une étude préliminaire effectuée sur plantules de cotonnier (DIDIER de SAINT-AMAND J., ZUCKERMANN L. (1964), des différences variétales sont apparues dès les premiers stades du développement, en ce qui concerne la faculté de résistance à des niveaux toxiques de manganèse. Cette notion ne paraissait pas liée au taux d'absorption de l'élément. L'expérience qui va être exposée est destinée à compléter ces premiers résultats.

II - CONDITIONS EXPERIMENTALES

A - PRINCIPE.

L'expérience est destinée à tester le comportement de quatre variétés de cotonnier, en présence de quantités croissantes de manganèse dans le milieu nutritif choisi, de telle sorte qu'elles fassent apparaître chez les plantes un gradient de symptômes de toxicité, et à apprécier leurs facultés respectives de résistance à cette toxicité, pour un traitement donné.

L'essai, préalablement planifié en vue d'une interprétation statistique des résultats, est un plan entièrement randomisé avec décomposition des degrés de liberté entre traitements en degrés de liberté orthogonaux. Les quatre variétés sont soumises à quatre traitements répétés chacun quatre fois, et qui sont :

: T ₀ :	dose normale de Mn en tant qu'oligo-élément :	:
: :	dans un milieu nutritif :	:
: T ₁ :	25 ppm de manganèse :	:
: T ₂ :	50 ppm de manganèse :	:
: T ₃ :	100 ppm de manganèse :	:
: :	:	:

Le manganèse est apporté sous forme d'une solution de chlorure.

B - INSTALLATION MATERIELLE.

Le matériel utilisé pour les cultures est constitué de pots de polyéthylène de type "Riviera", comportant à la base une réserve liquide qui, après vidange des pots, constitue un volume d'air en contact avec le système racinaire développé au-dessus de cette réserve dans du sable saturé de solution nutritive. Un système d'écoulement est aménagé à la base afin de permettre une vidange complète des pots. Les pots sont remplis de sable quartzueux préalablement lavé à l'HCl, ce sable servant exclusivement de support aux plantes. L'ensemble est disposé dans une serre dont le minimum thermique est d'environ 22-23°, avec un degré hydrométrique moyen de 45-55°. Chaque pot comporte 12 kg de sable et a une réserve liquide de 6 litres de solution nutritive.

C - MILIEU NUTRITIF.

La solution nutritive utilisée a la composition suivante :

- Eléments majeurs (en g. par litre).

$PO_4 H_2 K$	0,162
$SO_4 Mg$	0,324
$NO_3 K$	0,566
$(NO_3)_2 Mg$	0,148
$(NO_3)_2 Ca$	0,912

Soit une concentration totale de 2,1 g par litre environ.

La répartition anionique et cationique est la suivante, exprimée en pourcentage de chaque somme indépendante.

:	NO_3	:	SO_4	:	PO_4	:	K	:	Ca	:	Mg	:
:	67	:	20	:	13	:	27	:	44	:	29	:

La somme Anions + Cations correspond à 50 milliéquivalents.

Le rapport $\frac{\text{Anions}}{\text{Cations}} = 1,1$

Le pH des solutions est ajusté à 4,8.

- Oligo-éléments.

a) dans les solutions-témoins.

1 - en mg par litre

$\text{SO}_4 \text{Zn}$	0,85
$\text{SO}_4 \text{Cu}$	0,18
$\text{BO}_3 \text{H}_3$	0,85
$(\text{NH}_4)_6 \text{MO}_7 \text{O}_{24}$	0,10
$\text{Cl}_2 \text{Mn}$	

2 -

Citrate ferrique ammoniacal

suyvant composition q. s. p. 10 mg/l de fer (Fe^{+++})

b) dans les solutions-traitements.

Les oligo-éléments autres que le manganèse sont constants. Le chlorure de manganèse est ajouté aux milieux nutritifs à raison de :

15 mg de manganèse/l pour le traitement à 25 ppm

20 mg de manganèse/l pour le traitement à 50 ppm

60 mg de manganèse/l pour le traitement à 100 ppm

Le volume total de solution nutritive par pot étant maintenu de façon constante à 6 litres.

Les solutions sont données diluées de moitié pendant les 15 jours suivant le repiquage, puis à la concentration normale durant le cycle d'expérimentation et renouvelées hebdomadairement. Une aération journalière du système racinaire est opérée par descente des solutions durant quelques heures.

D - CONDUITE DE L'EXPERIENCE.

Les graines lèvent sur terrines de sable et sont repiquées après une dizaine de jours, en pots. Les traitements sont appliqués au stade d'apparition des 6e-7e feuilles ; sur chaque pot, sont repiquées 12 plantules afin de permettre des prélèvements échelonnés. Le premier prélèvement est effectué après

15 jours de traitement, le deuxième après un mois et demi de traitement, le troisième après 2 mois et demi de traitement. Ceci permet d'analyser un matériel végétal aux stades de : plantule, préfloraison, capsulaison. Les récoltes sont fractionnées en racines, tiges et feuilles, afin de pouvoir suivre à la fois les niveaux de stockage de l'élément et l'évolution des teneurs dans le temps suivant la nature du tissu végétal.

E - VARIETES ETUDIEES.

Le dispositif a permis, suivant le plan randomisé indiqué plus haut, de tester le comportement de quatre variétés de *G. hirsutum* (L.) sélectionnées dans les stations expérimentales de l'Institut de Recherches sur les Cotons et Textiles.

Variétés en provenance de la République Algérienne :

DELTAPINE 15

108 F

COKER 100

Variété provenant de la station de Bebedjia au Tchad :

P 14 T 129

F - OBSERVATIONS EN COURS DE CULTURE.

Les plantules, repiquées sur pots, reçoivent durant les 5 premiers jours la solution nutritive diluée de moitié, puis par la suite à la concentration normale. Les doses de manganèse, appliquées en deux fois à 2 jours d'intervalle, afin d'éviter des phénomènes d'hypertonie, ne sont apportées que 8 jours après la mise en solution de concentration normale, soit quinze jours après le repiquage. Les plantules sont, à ce moment, au stade 6e-7e feuille. Les premières nécroses se manifestent assez rapidement, après environ 5 à 6 jours, dans les traitements T_3 . Elles se présentent sous l'aspect de petites taches brunes, en creux, de surface très réduite, mais qui s'accroissent très rapidement. Au début, certaines feuilles seulement de la plante sont affectées par ces nécroses. Quelques jours plus tard, on note que des spots bruns apparaissent, puis se développent sur certains pots, soumis au traitement T_2 .

Très vite, des différences se manifestent entre les variétés tant dans le nombre de pots nécrosés que dans la densité des nécroses sur les plantes. Ainsi, à la première récolte, soit après 15 jours de traitement, une des variétés ne présente que quatre plantes atteintes sur l'ensemble des traitements, alors qu'une autre en présente 25. Ces différences sont demeurées sensibles pendant toute la durée de l'expérience. Vers l'époque de la deuxième récolte, soit après un mois et demi de traitement, l'effet de toxicité, toujours traduit par les taches nécrotiques plus ou moins abondantes, s'accompagne d'un recroquevillement des feuilles qui se gaufrent comme si la longueur des nervures paraissait trop faible pour la surface du limbe. C'est la manifestation du "crinkle leaf". Pour deux des variétés, le traitement T_3 a provoqué, sur les plantes en fin d'expérience, un arrêt de croissance par suite de la nécrose du bourgeon terminal ; les deux autres variétés n'ont pas présenté ces symptômes.

Le tableau n° 1 résume ces observations fournies par les données numériques du tableau n° 2.

Tableau n° 1

Stade de croissance plantules		Début floraison	Début capsulaison
Durée traitement 15 jours		1 mois et demi	2 mois et demis
Deltapine 15	T 0	Croissance normale des plantes	
	T 1	légères nécroses Poids récolté amélioré par rapport à T0	nécroses nécroses
	T 2	nécroses Poids récolté sensiblement inférieur à T1	abondantes nécroses
	T 3	nécroses Poids récolté peu différent de T1 et T2	abondantes nécroses arrêt de croissance Poids récolté < T0, T1, T2
108 F	T 0	Croissance normale des plantes	
	T 1	pas de nécroses Poids récolté amélioré par rapport à T0	légères nécroses légères nécroses
	T 2	faibles nécroses Poids récolté peu différent de T1	nécroses récolte améliorée par rapport à T1 et T0
	T 3	légères nécroses Poids récolté peu différent de T0, T1, T2	nécroses nécroses abondantes Poids récolté < T0, T1, T2
P 14 - T 129	T 0	Croissance normale des plantes	
	T 1	pas de nécroses Poids récolté amélioré par rapport à T0	pas de nécroses faibles nécroses
	T 2	pas de nécroses Poids récolté sensiblement comparable à T0 et T1	faibles nécroses faibles nécroses
	T 3	faibles nécroses Poids récolté peu différent de T0, T1, T2	nécroses Poids récolté un peu inférieur
Coker 100	T 0	Croissance normale des plantes	
	T 1	légères nécroses Poids récolté peu différent de T0	nécroses nécroses Poids récolté < T0
	T 2	nécroses Poids récolté peu différent de T0 et T1	abondantes nécroses abondantes nécroses Poids récolté < T0 et T1
	T 3	abondantes nécroses Poids récolté peu différent de T0, T1, T2	très fortes nécroses arrêt de croissance Poids récolté < T0, T1, T2

Tableau n° 2
 Poids frais d'une plante en g. (moyenne de quatre répétitions)
 Chaque répétition correspond à 6 plantes récoltées

	stade	1ère Récolte PLANTULES	2ème Récolte DEBUT FLORAISON	3ème Récolte DEBUT CAPSULAISON
Deltapine 15	T 0	8,225	14,000	137,750
	T 1	10,350	31,250	227,250
	T 2	7,275	14,475	178,500
	T 3	8,300	29,875	25,250
108 F	T 0	14,325	40,500	185,500
	T 1	16,325	24,325	219,250
	T 2	12,375	21,050	237,250
	T 3	12,450	18,875	142,500
P 14 - T 129	T 0	10,975	62,375	287,750
	T 1	12,425	57,975	291,000
	T 2	11,975	63,125	273,500
	T 3	11,450	61,000	219,000
Coker 100	T 0	9,900	24,875	201,250
	T 1	7,800	25,875	154,750
	T 2	9,575	34,125	134,250
	T 3	10,000	24,500	93,750

III - ETUDE DU PHENOMENE DE TOXICITE

A - EXPRESSION PHYSIOLOGIQUE DU PHENOMENE DE TOXICITE.

A partir de quand l'introduction de l'ion Mn dans le milieu interne de la plante affecte-t-il la notion de croissance du végétal ? Tout effet d'un élément sur la vie de la plante dépend de sa concentration dans les cellules mêmes où l'effet se manifeste, cette "activité" interne étant elle-même dépendante de l'activité de l'ion minéral dans le milieu extérieur. On peut arriver à dire que la concentration intérieure d'un élément est fonction de la concentration extérieure, soit suivant la formule d'HOMES M.V. (1961)

$$\underline{C_i = k C_e^a}$$

C_i = concentration intérieure

C_e = - - - - - extérieure

k et a = paramètres caractéristiques de l'élément, de l'espèce végétale étudiée des conditions expérimentales, etc.

Des relations de ce genre ont été établies par divers auteurs dans le domaine de la perméabilité cellulaire. Si l'effet y d'un élément est lié à sa concentration interne et celle-ci, en fonction de la formule ci-dessus à la concentration externe, on peut écrire :

$$\underline{y = k x^a}$$

L'effet physiologique mesuré par y peut évidemment être aussi bien favorable que dommageable.

L'effet exercé par l'élément, sous forme essentiellement ionique dans la cellule, pourrait être toujours, selon HOMES M.V., de trois types :

a - Une action de caractère chimique.

Les ions entrent en réaction chimique et de nouvelles substances sont créées par sa présence. Dans ce cas, l'effet obéit à la loi d'action de masse. En fait, l'élément peut entrer dans un grand nombre de combinaisons simultanées.

L'ensemble des actions chimiques, dans lesquelles intervient l'ion, correspond à la notion d'élément nutritif constructeur.

b - Une action de caractère physique.

Les ions non métabolisés saturent des fonctions acides ou sont adsorbés sur des colloïdes cytoplasmiques. Ils peuvent alors, par exemple, exercer indirectement une action sur les qualités physiques de ces colloïdes. Le cytoplasme végétal est essentiellement thixotropique. Sa perméabilité si le colloïde est un gel, sa viscosité si c'est un sol, sa conductivité dans les deux cas, dépendront des concentrations ioniques internes, libres ou liées, donc finalement des concentrations extérieures de l'élément dans le milieu nutritif.

L'action physique correspondrait donc à la notion d'élément nutritif catalyseur.

c - Une action osmotique.

C'est une action commune à tous les ions, mais plus particulièrement à ceux qui ne sont pas rapidement métabolisés. Ils participent alors à l'établissement de la concentration interne et de la force de succion qui en résulte. Celle-ci provoque l'appel d'eau qui est indispensable à la croissance de la plante. Cet appel ne peut se produire en milieu hypertonique.

Lorsque les éléments nutritifs entrent dans les réactions de synthèse organiques - éléments constitutifs des enzymes par exemple, pour le manganèse - ils échangent leur état d'ion contre celui d'atomes constitutifs de substances organiques. S'ils demeurent à l'état d'ion, ils exercent leurs effets physiques. Le nombre des ions présents dans une cellule ne peut évidemment pas être quelconque, les "sites" qu'ils occupent étant limités. Lorsque plusieurs ions sont en présence, comme c'est le cas normal, l'effet qui résulte de leurs présences simultanées est une compétition. Par l'effet des concentrations variables à l'extérieur, il devrait donc résulter des substitutions ioniques. L'effet physiologique global résulte d'une somme d'effets individuels plus ou moins importants, suivant que la substitution a favorisé tel ou tel ion. Si la substitution est exagérée, elle devient nocive. L'action physique des ions dans le milieu interne de la plante est donc bien en rapport avec le phénomène de toxicité. La rupture de l'équilibre alimentaire par l'augmentation de la concentra-

tion extérieure d'un élément entraîne ainsi une toxicité en relation avec l'antagonisme des ions. Elle apparaît bien liée à la notion de leurs proportions respectives dans le même milieu extérieur.

B - DONNEES D'EXPERIMENTATION.

1 - Méthode utilisée pour l'analyse des données.

Une première analyse des résultats, destinée à tester l'hypothèse de la décroissance monotone de la caractéristique mesurée dans tout l'intervalle étudié, a dû être abandonnée. Il s'agissait d'une analyse de variance à une dimension, avec décomposition des degrés de liberté entre traitements en degrés de liberté orthogonaux, ces degrés de liberté testant de façon séquentielle l'homogénéité des moyennes successives à partir de la moyenne du traitement 0. Or, il s'est avéré, au cours de l'expérience, que la décroissance monotone attendue n'a été observée que pour une variété.

La méthode d'analyse finalement choisie pour l'interprétation des résultats est celle de Wilcoxon ou test de la somme des rangs pour échantillons indépendants. Ce choix repose sur le fait qu'il s'agit d'une technique d'analyse non paramétrique qui permet d'utiliser au maximum l'information contenue dans les données.

Le choix du seuil de signification à 5 %, d'abord adopté, a été abandonné pour le seuil à 10 %, car plusieurs éléments de variabilité ne doivent pas être négligés. L'expérience est réalisée en pots, d'où obligation de prélever un nombre de plantes différent à chaque récolte, davantage dans les premiers stades de la croissance qu'au stade adulte par exemple, réduction du nombre des répétitions, etc.

Si l'on considère qu'un écart relatif minimum à mettre en évidence doit être au moins 4, le tableau ci-après fait apparaître les valeurs suivantes :

Ecarts relatifs mis en évidence	Seuil du Test	
$\frac{M1 - M2}{\sigma}$	5 %	10 %
1	0,91	0,85
2	0,83	0,74
3	0,68	0,56
4	0,48	0,36
5	0,24	0,20
6	0,15	0,09

Pour l'écart relatif minimum indiqué, le risque de 2ème espèce est de 0,5 environ, alors qu'il s'abaisse à 0,35 au seuil de 10 %. Cette augmentation de puissance apparaît justifier l'adoption de ce seuil pour les tests.

2 - Analyse des récoltes.

L'analyse statistique n'a été faite qu'à la 3ème récolte, les deux stades de croissance précédents ne présentant qu'un intérêt relatif sous l'angle de la notion de développement lié à la toxicité. Le tableau n° 2 a permis de constater aussi qu'aux 1ère et 2ème récoltes, il apparaissait très peu de différences de poids entre les divers traitements.

VARIETES	T ₀ T ₁	T ₀ T ₂	T ₀ T ₃	T ₁ T ₂	T ₁ T ₃	T ₂ T ₃
Deltapine 15	N S	N S	N S	N S	T ₃ < T ₁	T ₃ < T ₂
108 F	N S	N S	N S	N S	N S	T ₃ < T ₂
P 14	N S	N S	N S	N S	N S	N S
Coker 100	N S	N S	T ₃ / T ₀	N S	N S	N S

Tableau n° 3

Effet des traitements sur le poids frais total récolté (moyenne ramenée à une plante entière). Seuil de probabilité : 10 %

Le tableau n° 3 fait nettement apparaître que, pour la variété P 14, aucun effet de traitement n'est significatif sur les quantités de matière végétale récoltée.

L'examen des graphiques 1 et 2 met bien en évidence un effet favorable du traitement T_1 par rapport à T_0 pour trois des variétés. Coker 100 fait exception et c'est la seule des quatre cultures chez laquelle s'observe la décroissance de poids préalablement envisagée pour les traitements. On voit sur les graphiques que la dose de 25 ppm de manganèse, dans le milieu nutritif, a favorisé de façon non négligeable, quoique non significative, l'élaboration de matière végétale, donc la croissance du cotonnier, dans la majorité des cultures.

- Variété DELTAPINE.

Les graphiques 1 et 2 figurant les poids frais et secs des plantes indiquent bien pour les 3 récoltes, mais de façon plus marquée pour la 3ème, l'effet favorable du traitement T_1 sur les poids récoltés. La toxicité se traduit par une chute de poids importante au 3ème prélèvement, pour les traitements T_2 et T_3 .

Le traitement T_3 abaisse significativement le poids des plantes par rapport à T_2 et T_1 .

- Variété 108 F.

Les courbes des graphiques 1 et 2 mettent en évidence un effet favorable sur le rendement pondéral, non seulement du traitement T_1 , mais aussi du traitement T_2 , à la 3ème récolte. La chute de poids apparaît au-delà de la dose de 50 ppm, ce qui représente pour cette variété, un seuil toxique de l'oligo-élément plus éloigné que pour la précédente. Ceci se confirme par l'analyse biométrique qui indique un effet dépressif du traitement T_3 par rapport au traitement T_2 , sur le poids de récolte.

Cette variété est dans l'ensemble moins affectée par l'effet des traitements que la variété Deltapine. Ceci implique que l'effet du seuil présente une importance supérieure à l'effet de dose dans le problème de la toxicité.

- Variété P 14.

On observe sur les graphiques 1 et 2 une chute anormale du poids de récolte pour le 2ème prélèvement. Il semble qu'il convient de la négliger, car

elle est essentiellement accidentelle : en effet, certains des pots soumis au traitement T_1 ont fourni à ce stade quelques plantes en mauvais état qui ont apporté des perturbations aux valeurs des moyennes générales. Mais, comme un nombre uniformément constant de plantes devait être récolté à une date déterminée, ces plantes mal venues ont été prélevées à cette époque afin de conserver pour la dernière récolte les plantes les mieux constituées.

A la 3ème récolte, on note, comme pour les variétés Deltapine et 108 F, l'effet favorable du traitement T_1 qui se traduit par une amélioration du rendement pondéral par rapport aux cultures témoins. Les différences entre les poids de récoltes pour les traitements T_0 , T_1 et T_2 sont réduites ; seul, le traitement T_3 correspond à une diminution qui n'est toutefois pas significative. La variété P 14 est celle présentant la meilleure résistance à la toxicité, des quatre variétés étudiées.

- Variété Coker 100.

Elle se différencie des trois autres essentiellement par la décroissance de poids de matière végétale récoltée pour les cultures correspondant à chacun des traitements par rapport aux témoins. L'effet favorable du traitement T_1 n'apparaît pas.

Le traitement T_3 abaisse significativement le poids récolté par rapport au traitement T_0 . La chute de poids observée dépasse 50 %. Le seuil toxique du manganèse se situerait donc pour cette variété "avant" la quantité apportée par le traitement T_1 , c'est-à-dire pour moins de 25 ppm de manganèse dans le milieu nutritif.

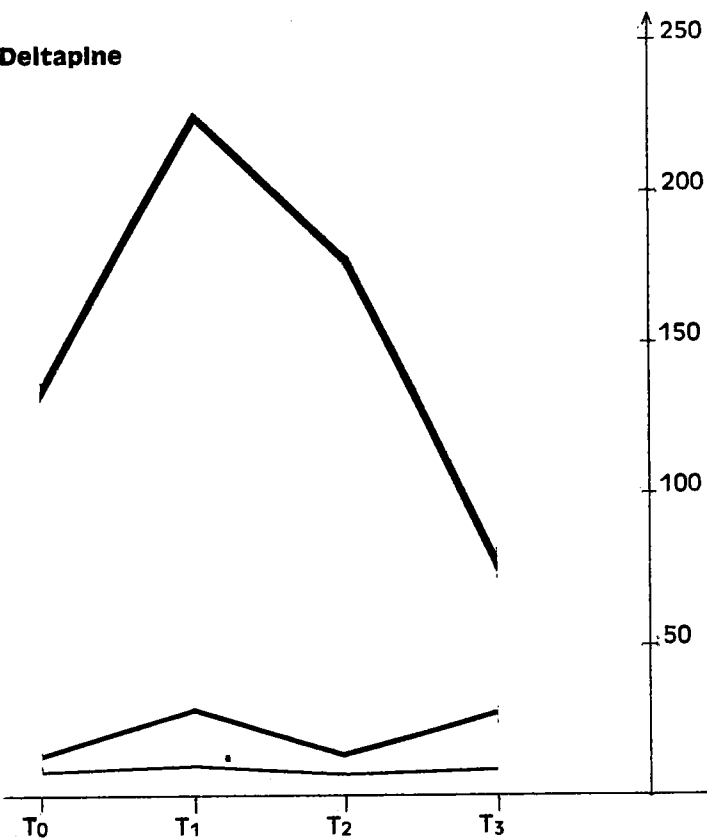
Il semble donc, puisque la variété Coker 100 est celle qui a le moins bien toléré les divers traitements, que la notion de résistance soit liée à celle de sensibilité à la concentration de l'élément dans le milieu extérieur.

On peut ainsi résumer l'ensemble de ces observations :

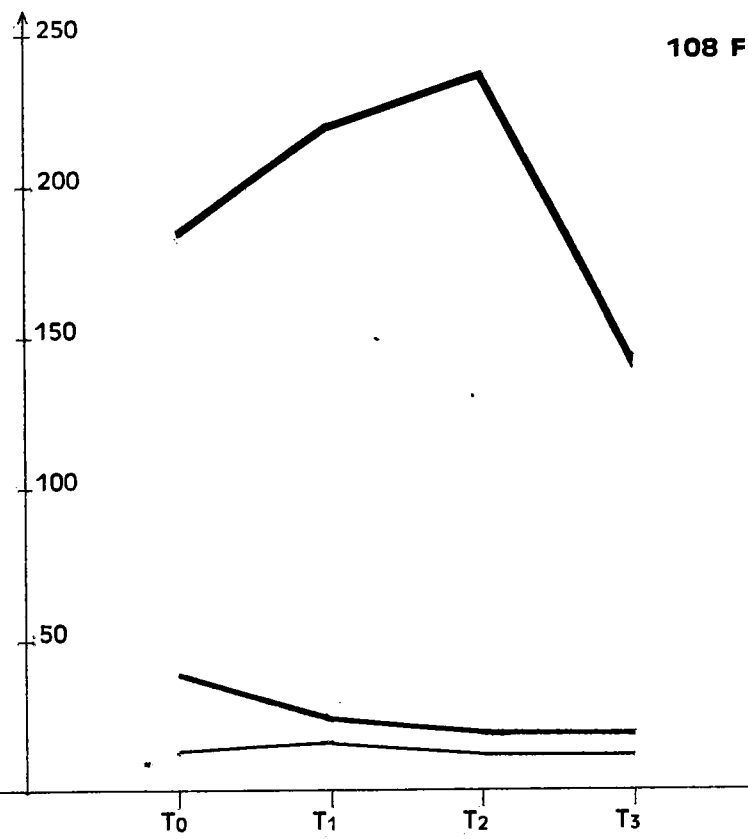
- Des différences très nettes apparaissent dans le comportement des quatre variétés étudiées, vis-à-vis des traitements manganiques auxquels elles sont soumises.

- Elles peuvent se classer de la façon suivante par ordre de résistance décroissante à la toxicité de l'oligo-élément :

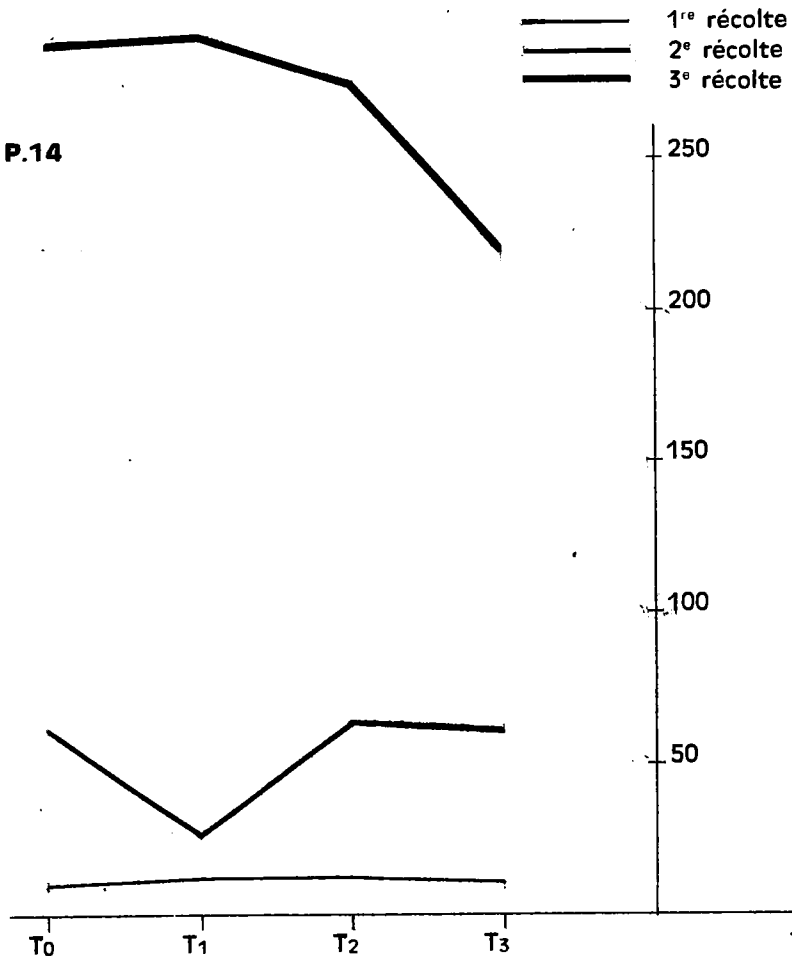
Deltapine



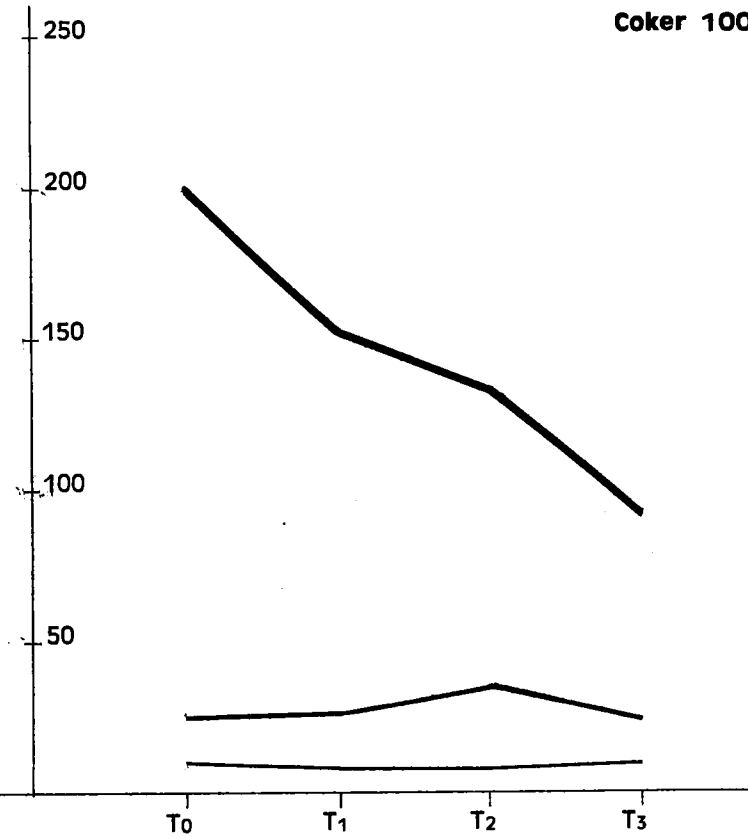
108 F



P.14



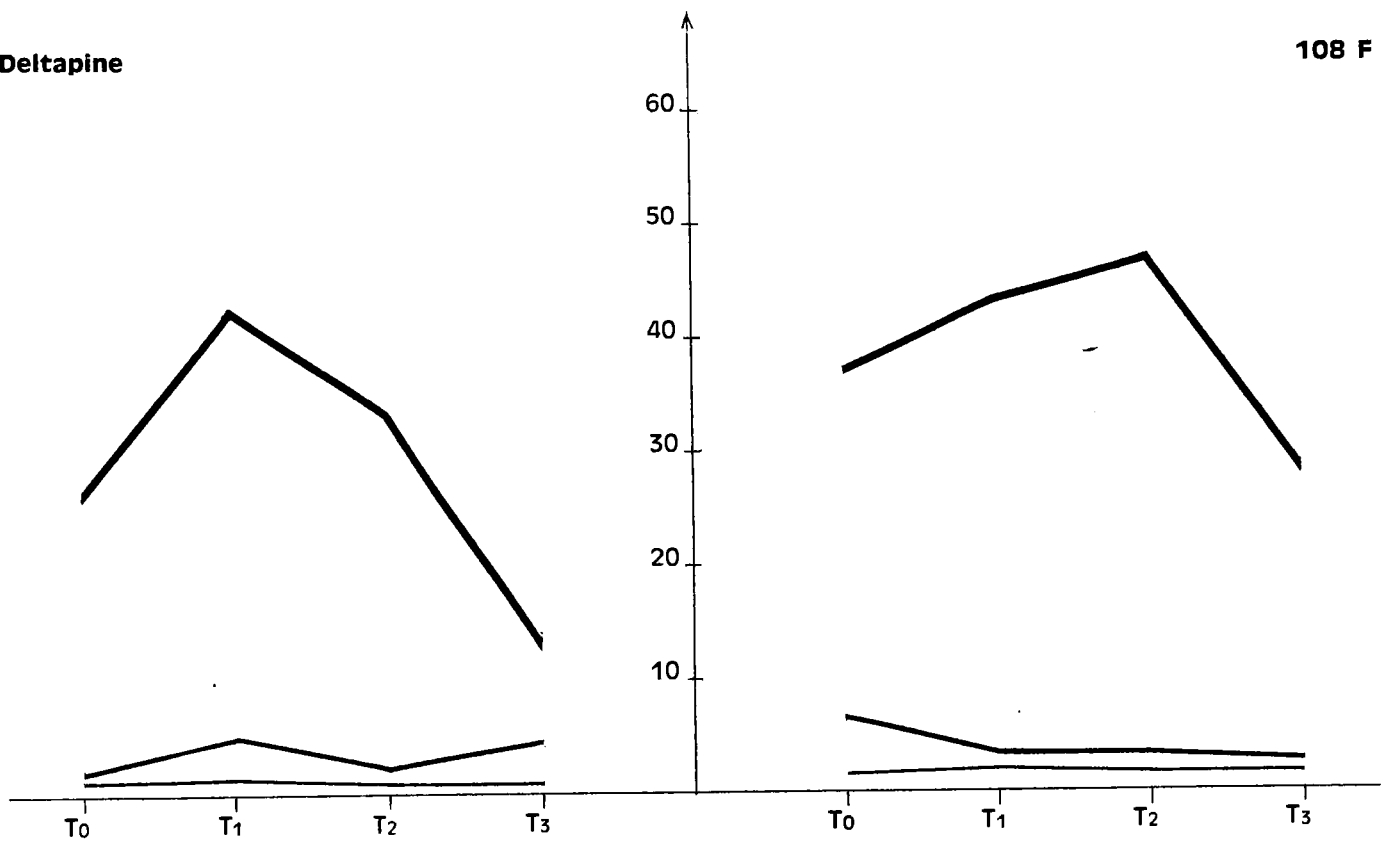
Coker 100



Graphique 1 Poids frais moyen d'une Plante (en g.)

Deltapine

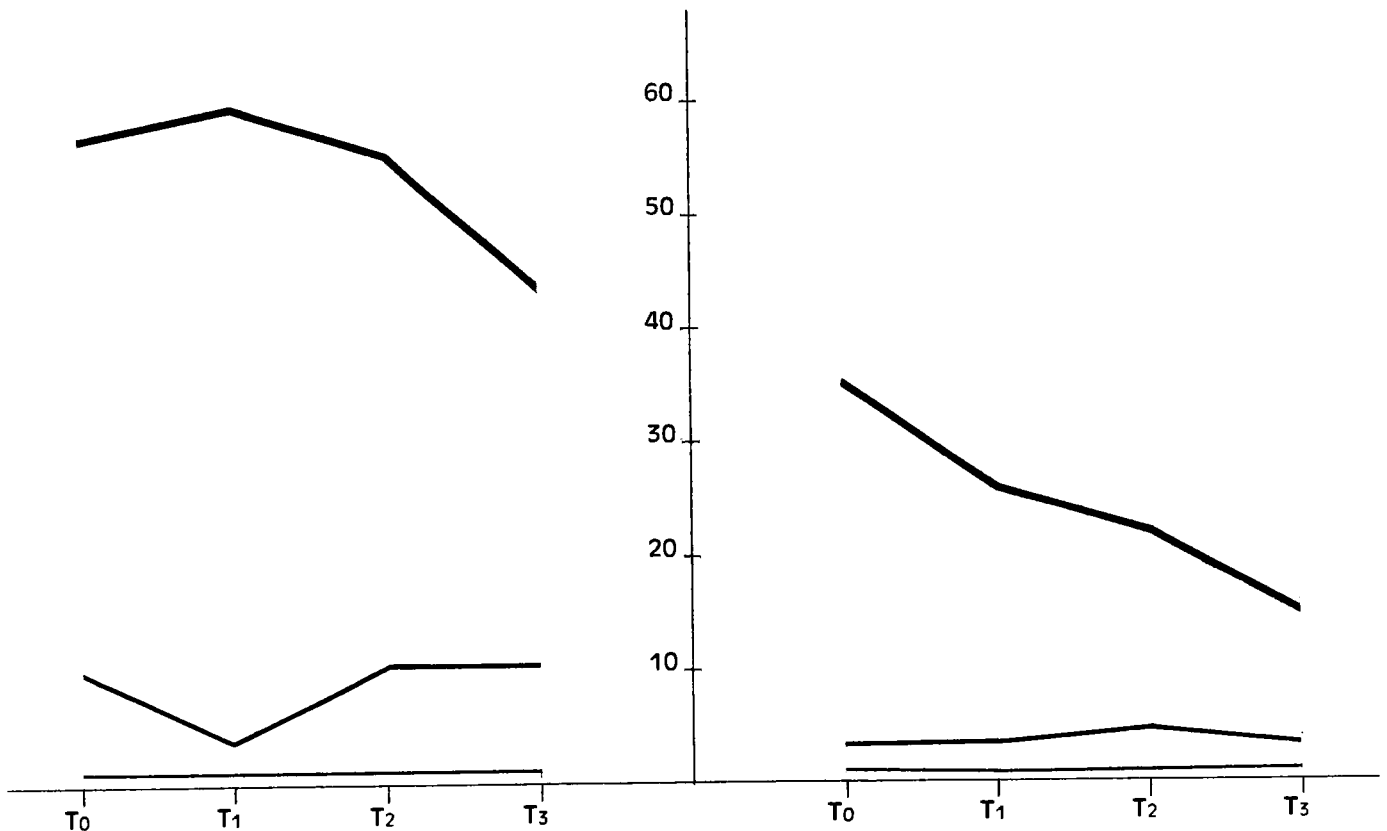
108 F



P.14

Coker 100

— 1^{re} récolte
— 2^e récolte
— 3^e récolte



Graphique 2 Poids sec moyen d'une Plante (en g.)

- P 14 T 129
- 108 F
- Deltapine 15
- Coker 100

- Les trois premières de ces variétés ont un rendement pondéral amélioré par l'effet favorable sur leur croissance du traitement apportant 25 ppm de manganèse.

- La variété 108 F est celle pour laquelle le seuil de toxicité de l'oligo-élément est le plus élevé, la variété Coker 100 celle pour laquelle il est le plus faible.

- Aucun de ces traitements n'a eu d'effet significatif sur la variété P 14.

3 - Toxicité et croissance des plantes.

Les graphiques 3 et 4 représentent l'évolution des poids frais et sec des plantes au fur et à mesure de la croissance et pour un traitement donné.

Ils indiquent qu'entre la 1ère et la 2ème récolte, soit entre 15 jours et 1 mois et demi d'application des traitements, quels que soient le traitement et la variété, les différences de poids récoltés sont peu perceptibles, alors qu'elles s'accroissent de façon sensible entre la 2ème et la 3ème récolte, soit entre 2 mois et demi et 3 mois et demi de traitement.

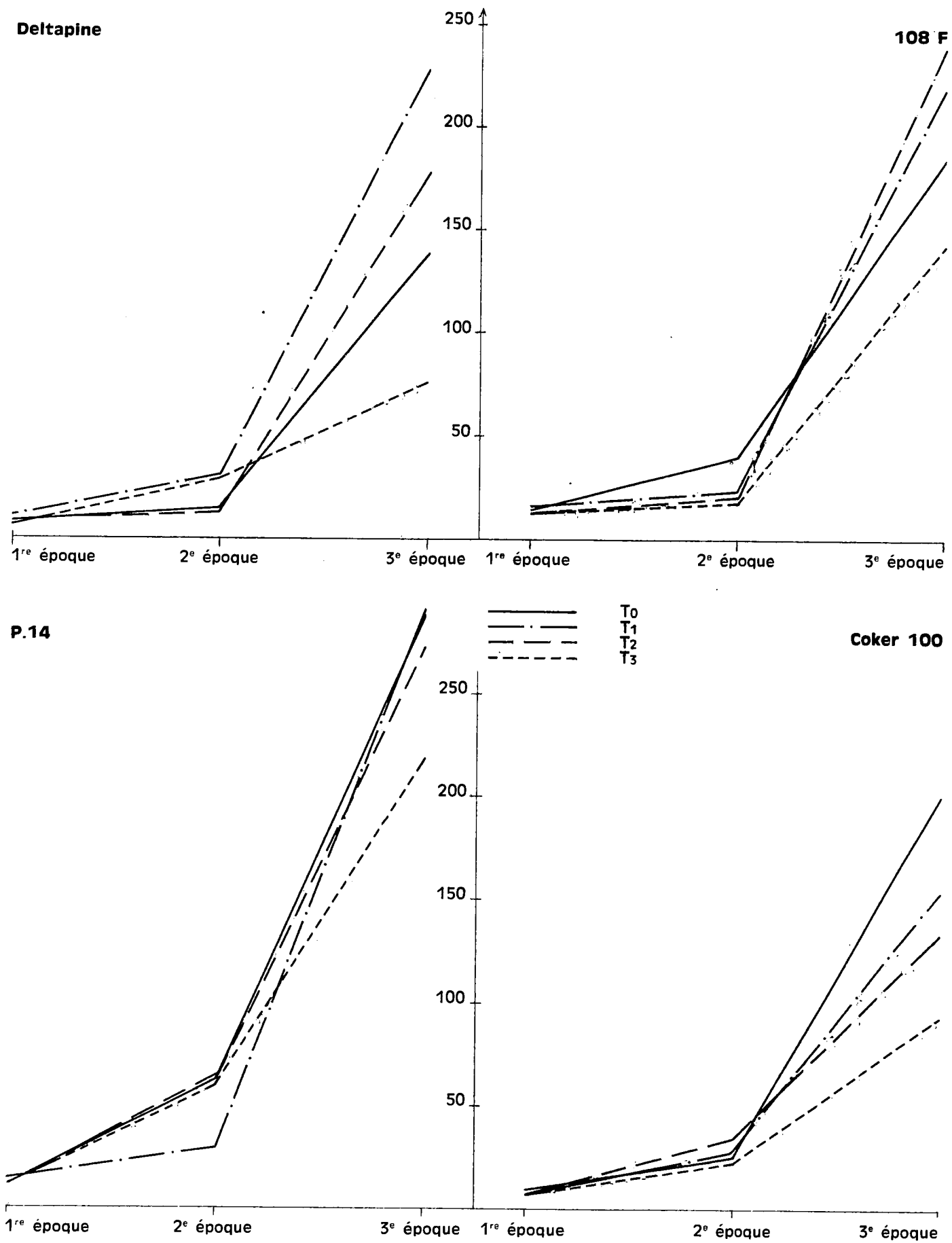
Chaque point figurant sur les courbes a la correspondance suivante :

1ère Epogue : moyenne sur 24 plantes, soit 6 plantes pour chacune des 4 répétitions de traitement.

2ème Epogue : moyenne sur 16 plantes, soit 4 plantes pour chacune des 4 répétitions de traitement.

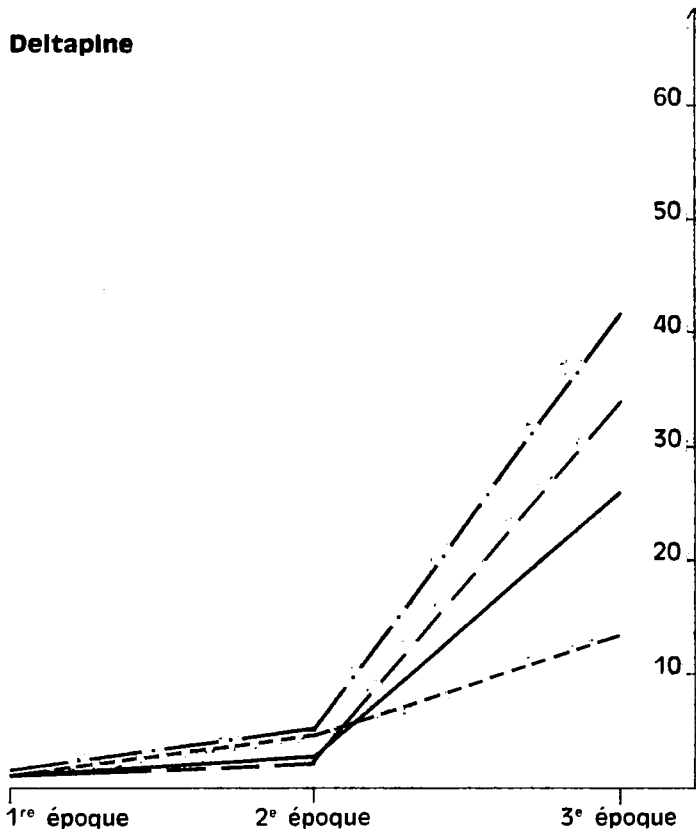
3ème Epogue : moyenne sur 8 plantes, soit 2 plantes pour chacune des répétitions de traitement.

Pour toutes les variétés, le traitement T_3 correspond à la ligne inférieure de l'éventail traduisant les variations de rendement pondéral entre la 2ème et la 3ème récolte, alors qu'entre les deux premières récoltes, le traitement T_3 ne différencie pas des récoltes de poids inférieur à celles faites sur les cultures soumises aux traitements T_0 , T_1 ou T_2 . Les différences des poids de récolte sont donc essentiellement accentuées au cours de la partie du cycle végétatif comprise entre la préfloraison et le début de la capsulaison.

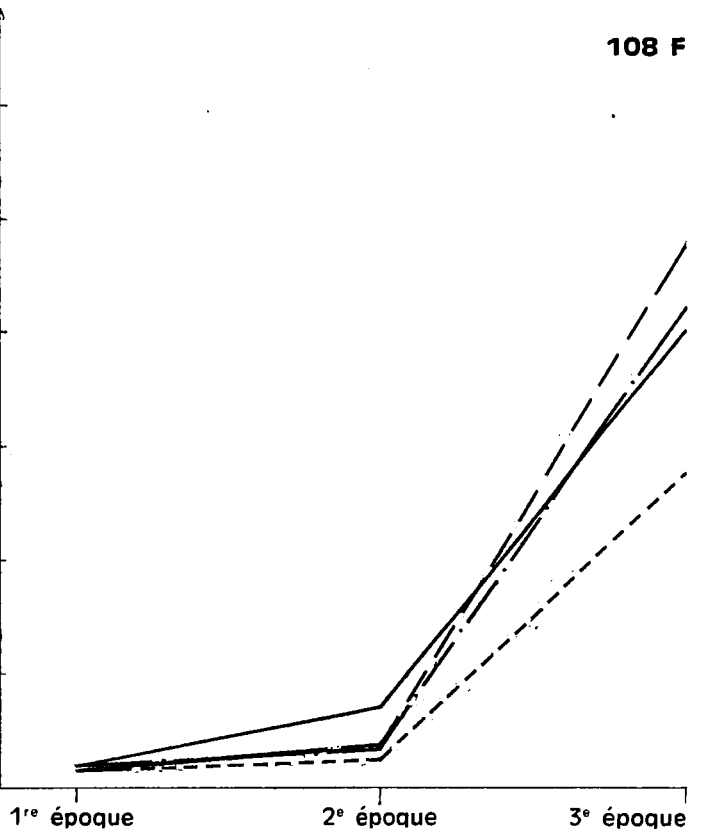


Graphique 3 Evolution du Poids frais moyen d'une Plante (en g.)

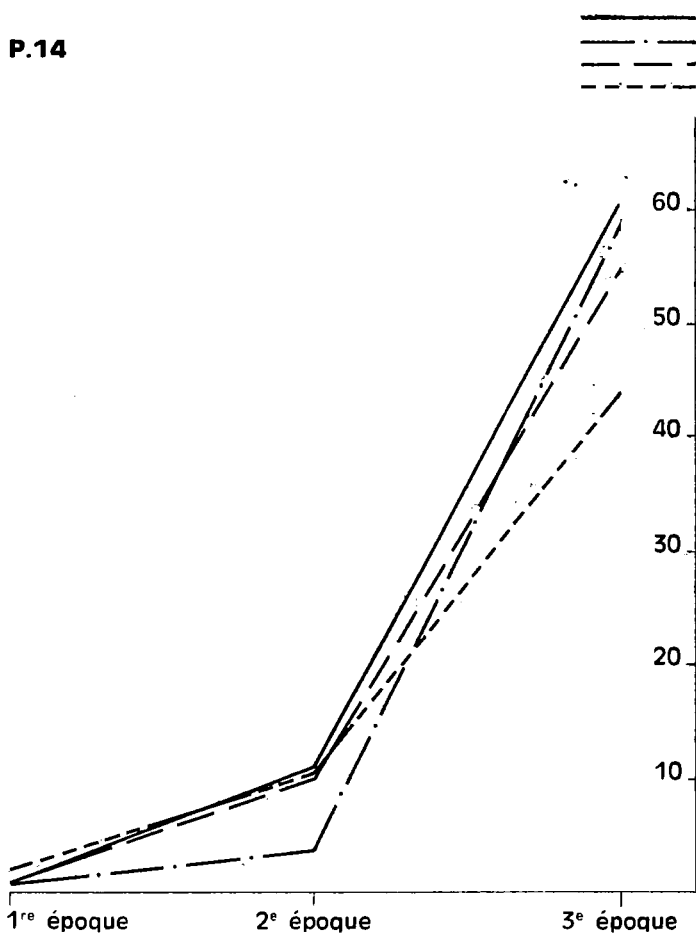
Deltapine



108 F

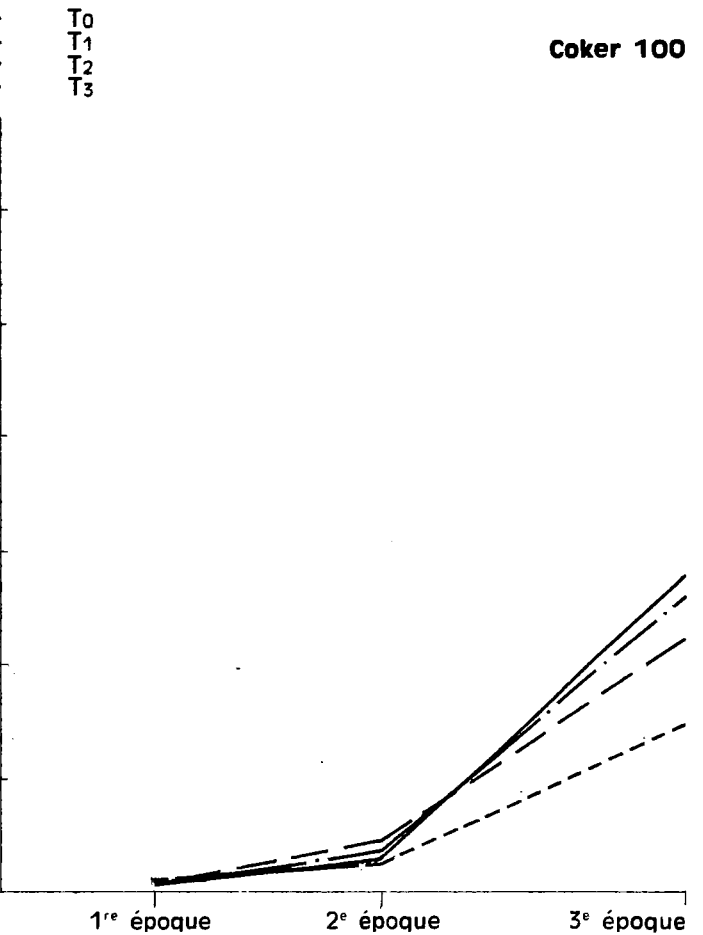


P.14



T₀
T₁
T₂
T₃

Coker 100



Graphique 4 Evolution du Poids sec moyen d'une Plante (en g.)

- Variété P 14.

La faible ouverture de l'éventail qui apparaît sur les graphiques 3 et 4 est bien représentative de la faculté de résistance de cette variété. Les courbes correspondant à T_0 , T_1 et T_2 entre la 2ème et la 3ème récolte sont presque confondues. Les différences observées n'excèdent pas 23 % entre les points correspondant aux traitements extrêmes.

- Variété 108 F.

L'évolution des courbes de poids indique, entre la 1ère et la 2ème récolte, une supériorité pour les cultures témoins ; celle-ci s'atténue entre les 2ème et 3ème récoltes où l'effet favorable des traitements T_1 et T_2 apparaît. L'ouverture de l'éventail des courbes de poids récolté représente une différence de l'ordre de 25 % entre les traitements extrêmes.

- Variété Deltapine.

L'effet des traitements se manifeste comme pour les deux autres variétés à l'époque préfloraison-début de capsulaison. Le graphique 3 fait apparaître des différences de l'ordre de 75 % entre le traitement T_1 ayant eu un effet favorable par rapport au traitement T_0 et le traitement T_3 .

- Coker 100.

Les différences de poids sont toujours marquées aux mêmes époques et la variation du poids de récolte entre les traitements extrêmes T_0 et T_3 atteint 50 %.

Une remarque s'impose en ce qui concerne la notion de développement végétatif propre à la variété. Il est évident que, sous cet angle, la variété P 14 a présenté des caractéristiques de développement propre, plus importantes par exemple que celles de la variété Coker 100.

Toutefois, la variété 108 F a fourni des récoltes sensiblement analogues à celles de Coker, dans les cultures témoins, alors que leurs comportements respectifs vis-à-vis des traitements s'est avéré très différent. On ne peut établir une relation valable, d'emblée, entre faculté de résistance et faculté de développement propre à la plante.

La remarque qui vient d'être énoncée amène à quelques considérations sur la notion de floraison qui est en rapport direct avec le stade de développement du végétal. Or, il est apparu que les variétés s'étant différenciées par

leur meilleure aptitude à végéter en présence de quantités de manganèse importantes, sont celles dont l'époque de floraison a été la plus tardive. Ceci est marqué pour la variété P 14 dont la floraison a été très étalée. C'est également valable, mais de façon moins sensible, pour la variété 108 F.

4 - Toxicité et proportion du poids radiculaire.

Il convient de noter que l'étude du poids du réseau radiculaire exprimé en pourcentage du poids frais total récolté a fourni un élément de connaissance qui paraît intéressant. Il semble qu'il y aurait une relation inversement proportionnelle entre développement du réseau radiculaire et faculté de résistance. Il a été ainsi observé pour les cultures témoins et pour les cultures soumises aux divers traitements les résultats consignés dans le tableau ci-dessous, qui ne concernent que la 3ème récolte :

: Variétés :	T ₀	T ₁	T ₂	T ₃	:
: P 14 :	8,8 %	7,9 %	7,6 %	7,5 %	:
: 108 F :	8,5 %	10,2 %	7,8 %	9,0 %	:
: Deltapine :	7,3 %	11,0 %	10,0 %	12,8 %	:
: Coker 100 :	8,1 %	10,6 %	10,6 %	13,7 %	:

Tableau n° 4
Pourcentage du poids des racines par rapport au poids total ;
moyenne pour une plante

Les chiffres indiquent que les différences variétales, inexistantes chez les plantes-témoins, s'accroissent chez les plantes soumises aux traitements toxiques en accroissant la proportion des racines par rapport au poids total, surtout chez les deux variétés les plus sensibles, Deltapine et Coker.

Cette constatation demande évidemment d'être vérifiée par d'autres expériences.

IV - ETUDE DU BILAN MINERAL-
REPARTITION ET EVOLUTION DES ELEMENTS MINERAUX

A - LES CATIONS.

1 . Le MANGANESE.

a - Dans les racines.

Les graphiques 5 et 6 expriment respectivement les teneurs en manganèse au niveau des racines en fonction des traitements, et l'évolution de ces teneurs en fonction de l'époque du prélèvement.

Les valeurs extrêmes, sans compter les cultures témoins, varient de 300 ppm environ à la 1ère récolte, pour le traitement T₁, à plus de 3800 ppm environ à la 3ème récolte pour le traitement T₃. Les différences variétales entre les teneurs sont peu apparentes au niveau de cet organe.

Le test de la somme des rangs indique, pour la 3ème récolte, que tous les résultats sont significatifs en ce qui concerne l'augmentation des teneurs suivant les traitements. Les proportions de l'accroissement des taux de manganèse entre les époques successives des prélèvements sont très analogues pour toutes les variétés.

La variété Coker 100 est celle qui présente le plus de manganèse, des quatre, au niveau des racines, mais la variété P 14 en comporte plus que Deltapine, ce qui revient à dire qu'il n'y a pas de relation absolue entre quantité de manganèse retrouvée dans les racines et la moindre résistance à la toxicité.

En ce qui concerne l'évolution des teneurs dans le cas particulier de chaque traitement, on peut différencier, d'une part, les cultures soumises aux traitements T₁ et T₂ chez lesquelles l'enrichissement en manganèse apparaît progressif et continu et assez sensiblement analogue pour les quatre variétés, d'autre part, les cultures soumises au traitement T₃ chez lesquelles se distinguent une 1ère phase d'augmentation importante des teneurs entre la 1ère et la 2ème époque de prélèvement et une 2ème phase qui se rapproche d'un palier pour 3 des variétés du moins. Coker fait exception et présente entre la 2ème et la 3ème époque de prélèvement une augmentation continue de son taux de manga-

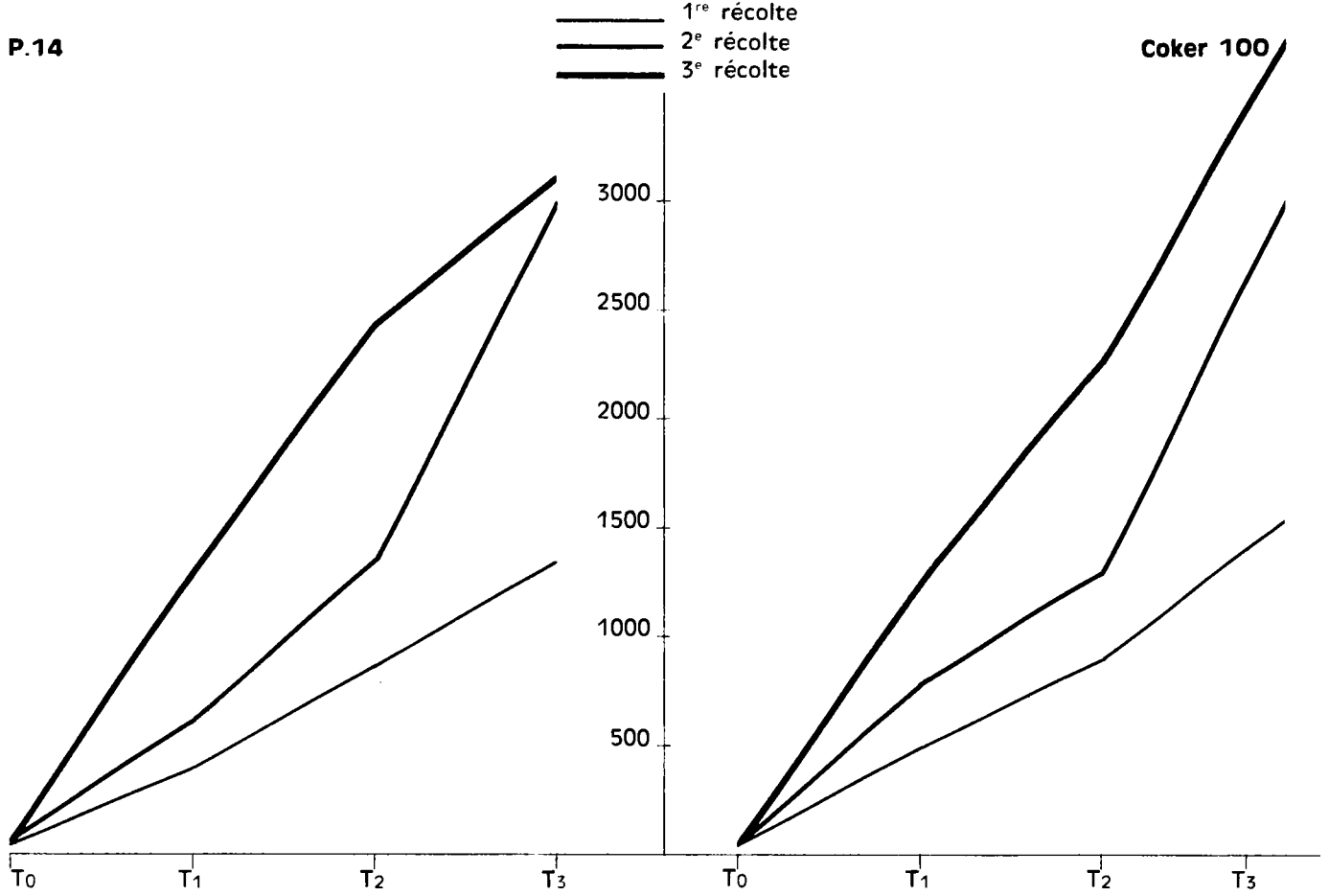
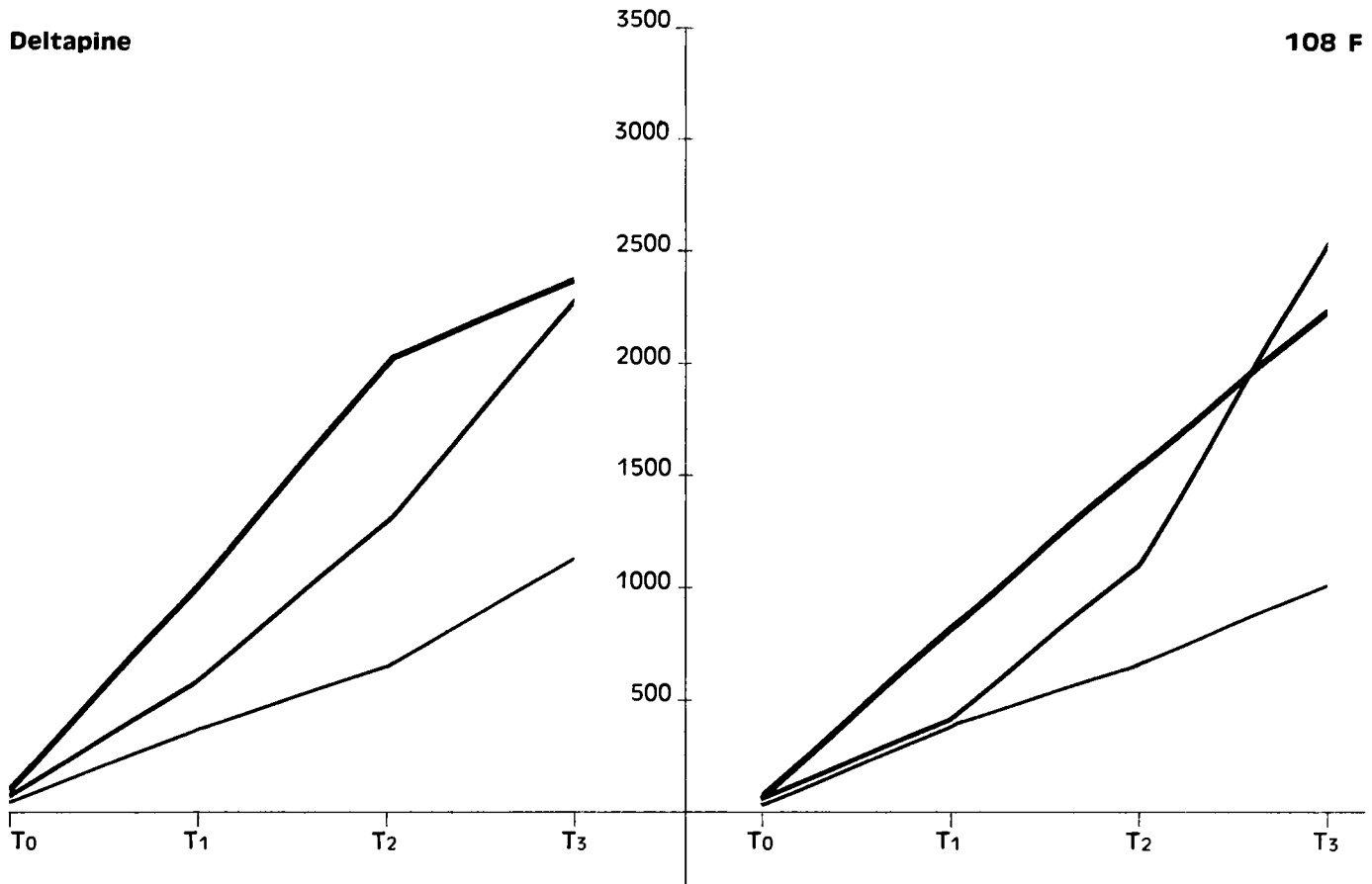
nèse radriculaire. On peut estimer qu'il s'est produit de la part de cette variété une inaptitude à contrôler l'absorption du manganèse, alors que les 3 autres variétés paraissent susceptibles, après une augmentation des teneurs, de contrôler l'absorption de l'oligo-élément, dans le cas de concentration toxiques dans le milieu nutritif.

b - Dans les tiges.

Au niveau des tiges, les teneurs présentent des valeurs moins élevées qu'au niveau des racines. Les taux maxima retrouvés n'excèdent pas 2 000 ppm. L'augmentation des teneurs avec la croissance est plus atténuée que dans les racines. Les tiges représentent des zones de passage, de transition, de l'oligo-élément.

Tous les traitements, à la 3ème récolte, ont, en comparaison individuelle, un effet significatif sur l'augmentation des teneurs en manganèse par rapport aux témoins.

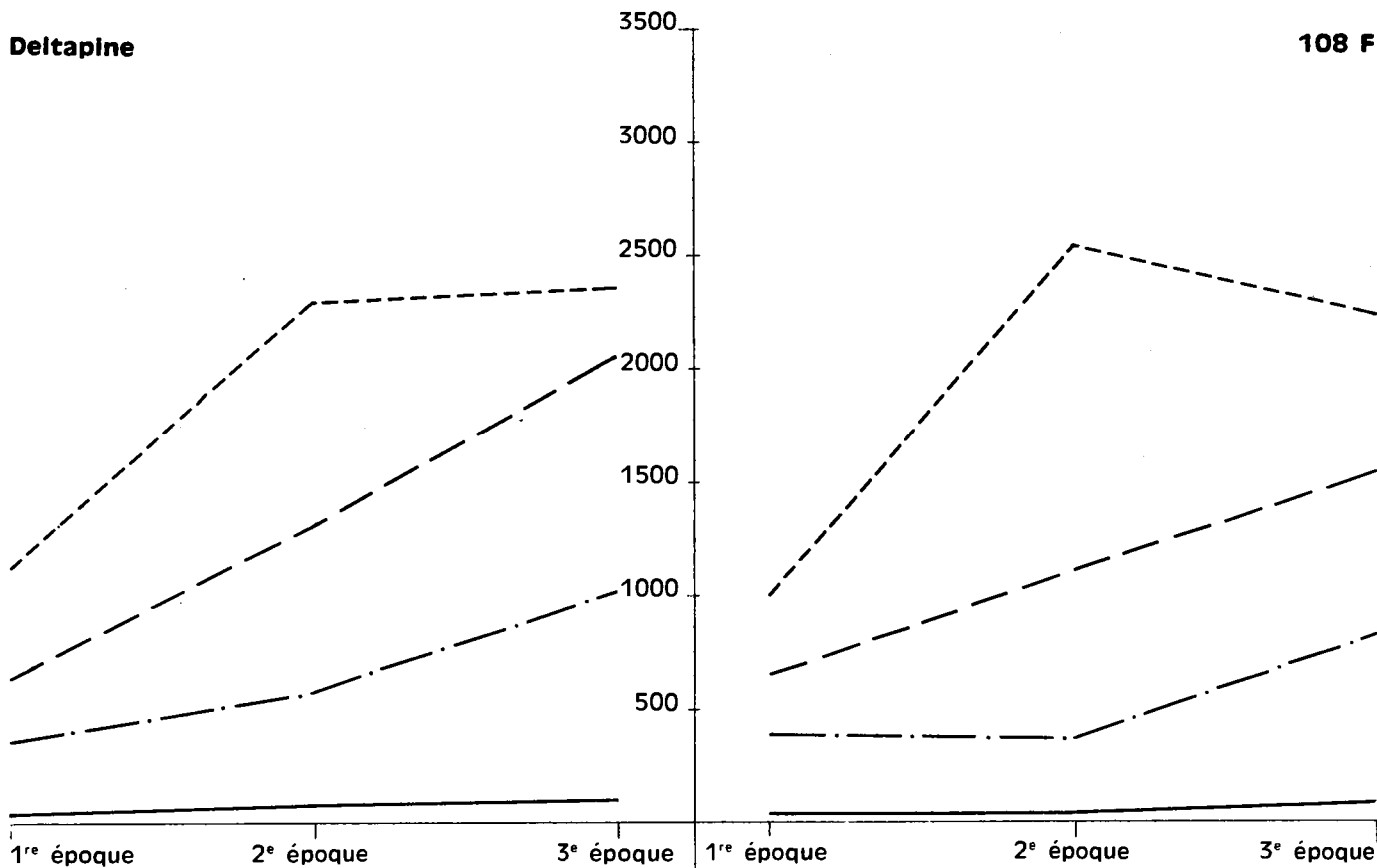
Le graphique 7 met en évidence des différences de teneurs, sensibles entre les variétés P 14 et Coker 100, tandis que les variétés 108 F et Deltapine présentent des analogies au point de vue des concentrations en manganèse. On peut observer également que la proportion relative des teneurs entre 1ère et 2ème récolte et entre 2ème et 3ème récolte demeure très comparable pour les deux variétés sensibles d'une part, et pour les deux variétés résistantes d'autre part, l'éventail des courbes figuré par les traitements extrêmes apparaissant beaucoup plus largement ouvert dans le cas des premières que dans le cas des secondes. En ce qui concerne l'évolution des taux de manganèse au niveau des tiges, le graphique 7 fait apparaître quelques différences dans l'allure des courbes avec les racines. La variété Deltapine qui présentait un palier au niveau des racines, ne le présente plus au niveau des tiges. L'augmentation des quantités de manganèse est importante entre la 2ème et la 3ème époque dans les tiges et se fait ainsi au détriment de celles des racines. Il en est de même pour 108 F et pour Coker 100 chez lesquelles l'accroissement est plus net. Pour la variété P 14, seulement, l'allure des courbes d'évolution des teneurs reste sensiblement analogue dans les tiges et dans les racines. Il est nécessaire de souligner qu'aux concentrations trouvées dans les tiges ne correspond aucun symptôme visuel toxique, à part l'arrêt de croissance des bourgeons terminaux dans le cas du traitement T₃.



Graphique 5 Teneur en Mn des Racines (en ppm)

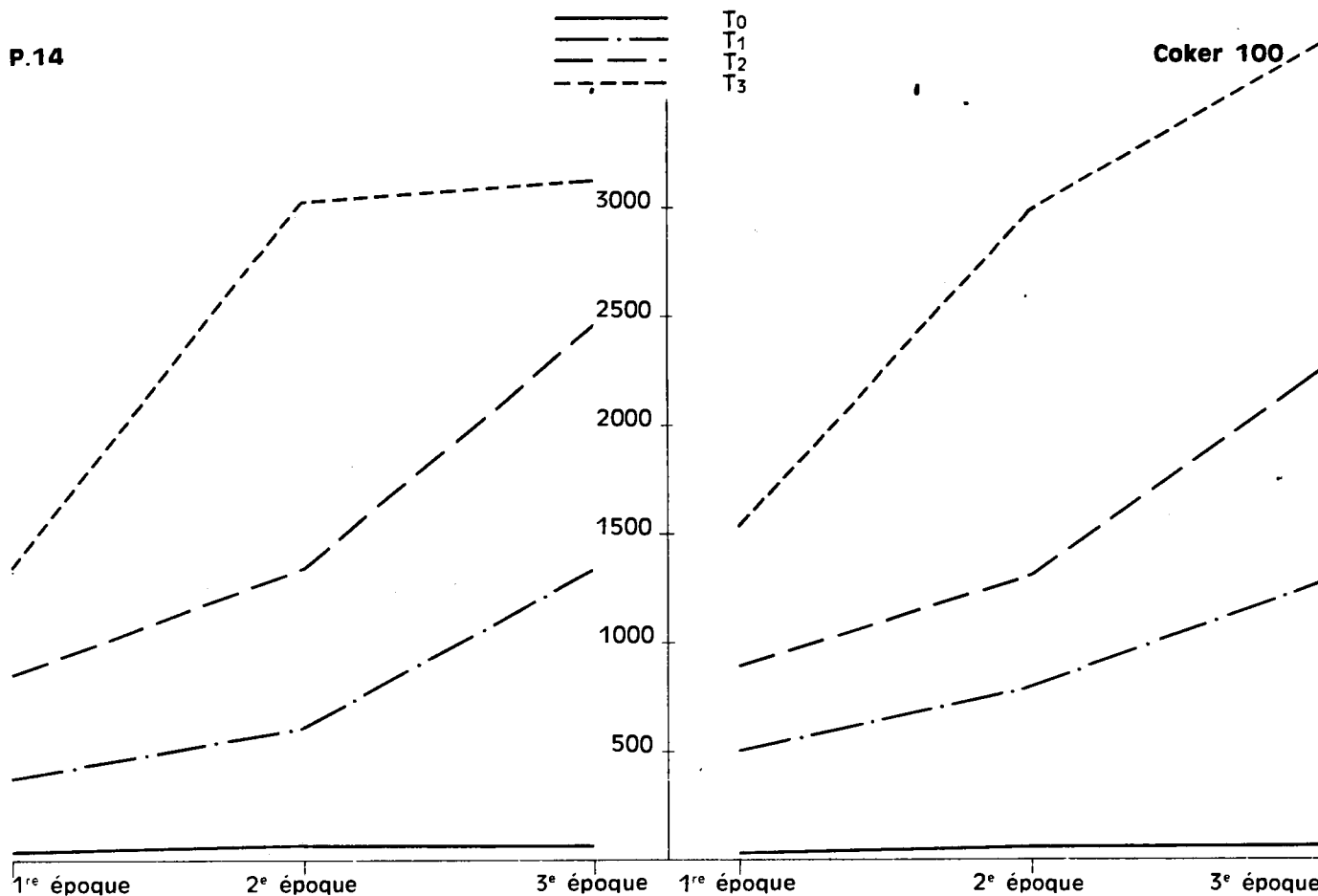
Deltapine

108 F



P.14

Coker 100

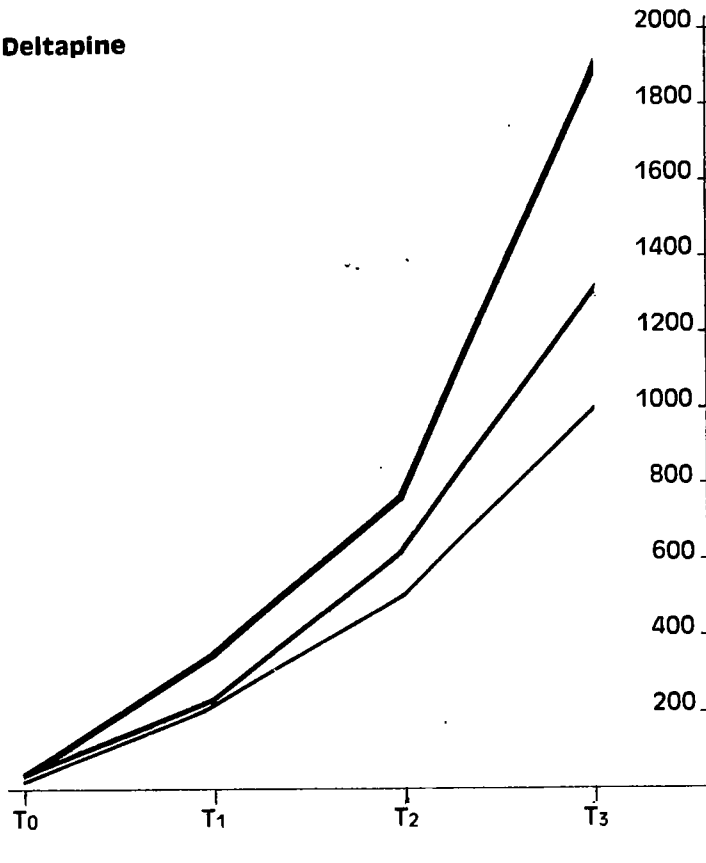


Graphique 6 Évolution de la teneur en Mn des Racines (en ppm)

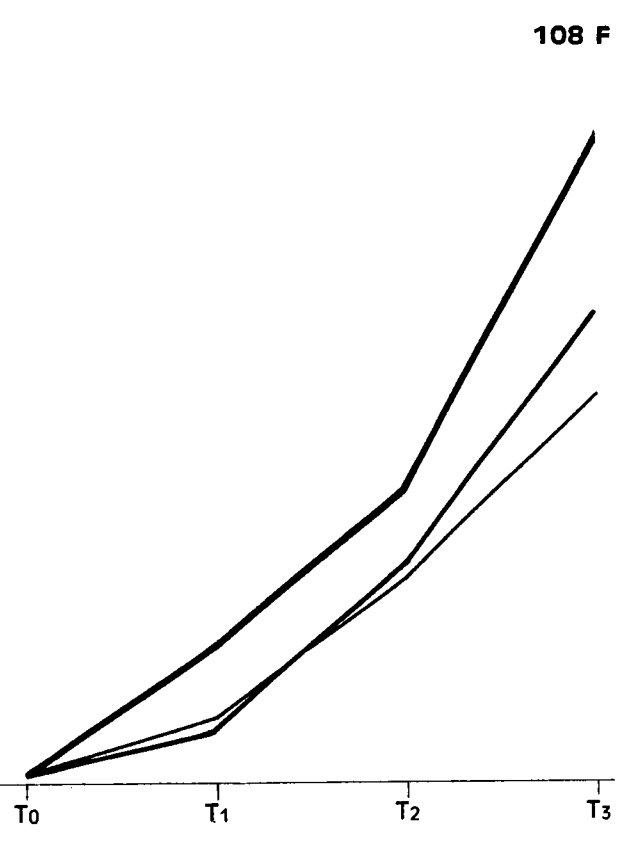
Tableau n° 5
Teneurs en MANGANESE des feuilles, tiges et racines
(moyenne de 4 répétitions par traitement)
(teneurs exprimées en ppm)

		FEUILLES			TIGES			RACINES		
		1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte	1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte	1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte
Deltapine	T 0	50	30	22	10	47	12	30	65	100
	T 1	1330	1582	1972	225	220	345	365	597	1020
	T 2	2615	3117	5252	525	617	782	640	1305	2050
	T 3	4015	6272	10685	1022	1325	2055	1130	2295	2335
108 F	T 0	32	30	17	12	10	10	30	30	75
	T 1	1210	1210	1655	182	162	375	390	382	835
	T 2	2172	2845	4627	537	580	775	655	1107	1545
	T 3	3892	5232	10122	1017	1240	1697	1020	2543	2240
P 14	T 0	40	27	52	12	10	12	35	65	70
	T 1	1285	1225	2367	252	295	452	380	610	1317
	T 2	2410	2712	4682	537	785	907	860	1350	2457
	T 3	4995	5722	9647	1142	1497	1547	1345	3013	3110
Coker 100	T 0	40	32	33	17	12	10	35	45	75
	T 1	1385	1460	2415	220	285	477	500	790	1285
	T 2	2717	3312	6672	352	787	1025	880	1306	2260
	T 3	5097	610	13730	1070	1462	2160	1535	2980	3750

Deltapine

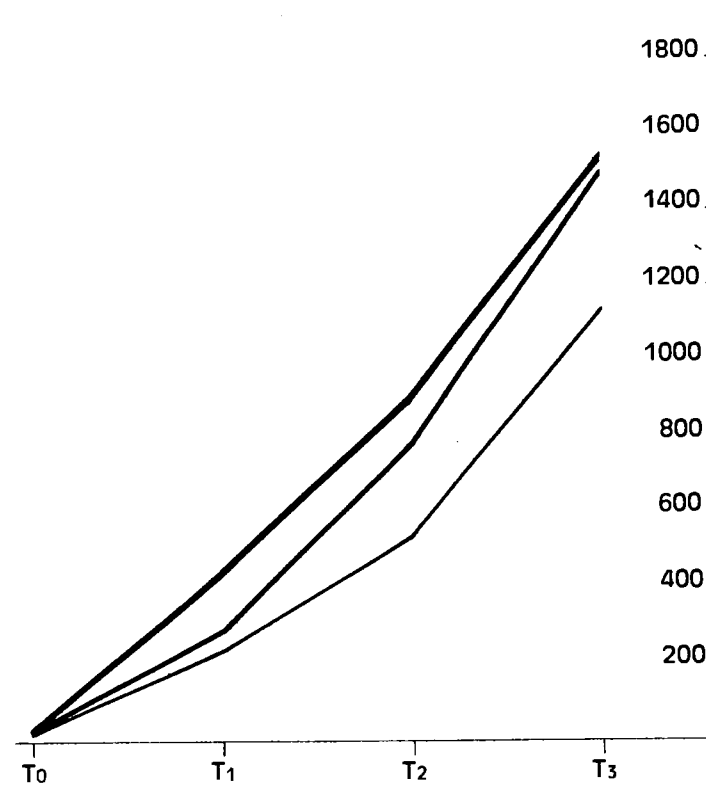


108 F

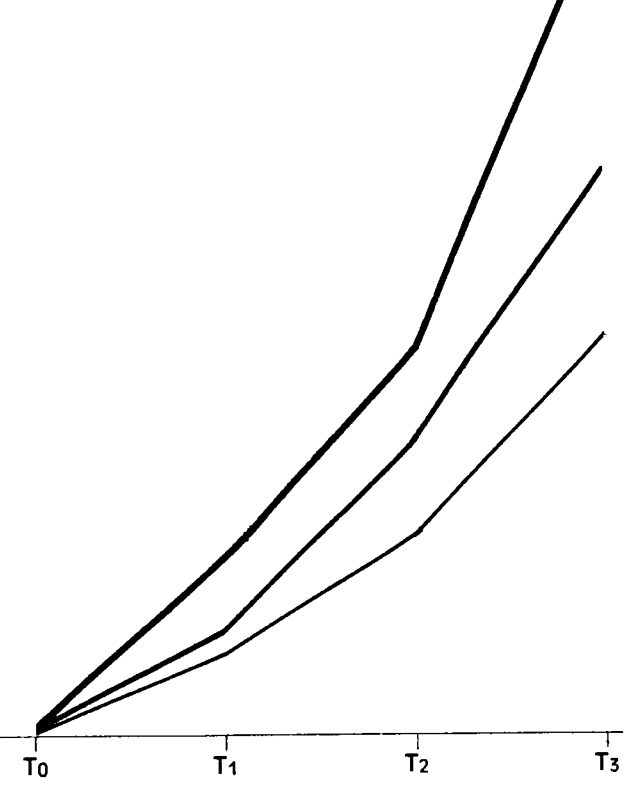


P.14

— 1^{re} récolte
— 2^e récolte
— 3^e récolte



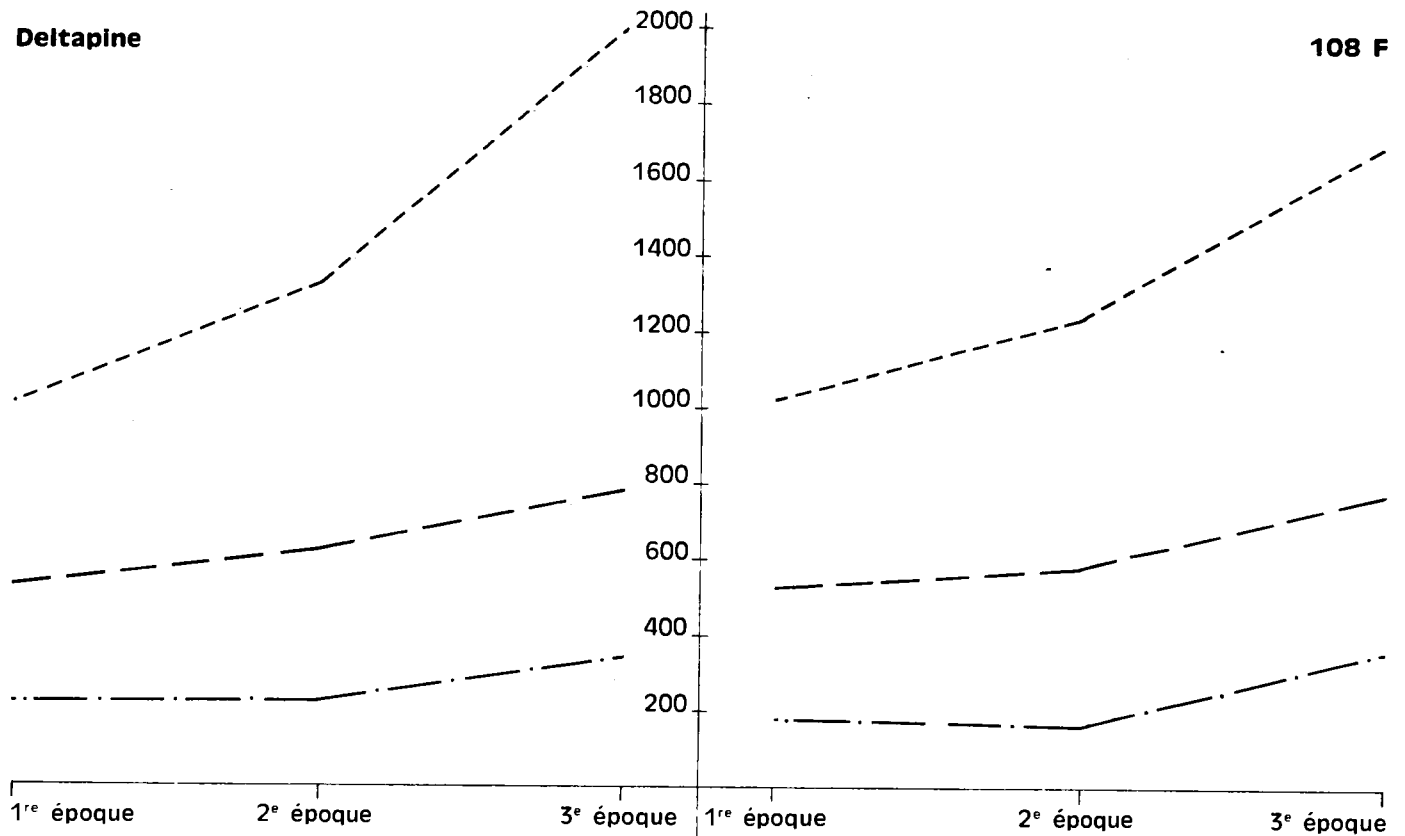
Coker 100



Graphique 7 Teneur en Mn des Tiges (en ppm)

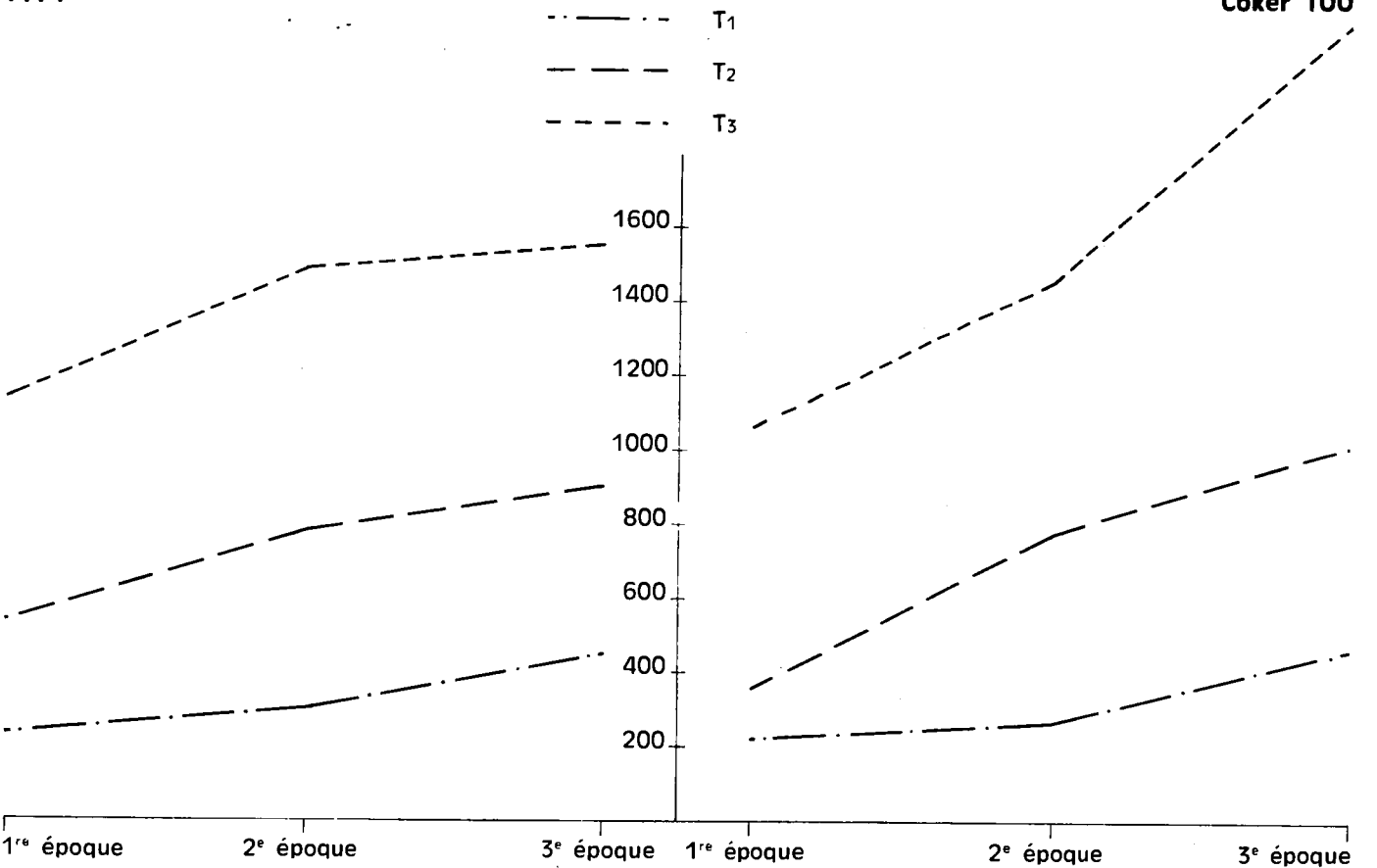
Deltapine

108 F



P.14

Coker 100



Graphique 8 Evolution de la teneur en Mn des Tiges (en ppm) (Témoins exceptés)

c - Dans les feuilles.

C'est au niveau des feuilles que l'on retrouve les plus fortes teneurs en manganèse.

A la 1ère époque, les quatre variétés ne présentent pas de différences essentielles. Les jeunes plantules ont un comportement assez analogue. A ce premier prélèvement, on observe même des teneurs plus élevées en manganèse chez la variété P 14 que chez la variété Deltapine, dans le cas du traitement T₃ par exemple.

Les différences s'accroissent essentiellement entre l'époque de la floraison et celle de la précapsulaison. On constate à ce moment que les variétés résistantes contrôlent mieux la concentration en manganèse, que ce soit au niveau des racines, des tiges ou des feuilles, que les variétés sensibles.

Les courbes représentées sur le graphique 9 indiquent bien cette notion. La variété Coker 100 atteint des teneurs de l'ordre de 14.000 ppm de manganèse, ce qui correspond pour la plante non plus à une teneur en oligo-élément, mais bien à une teneur en un élément majeur. Il faut rappeler que, dans ces conditions d'ailleurs, la croissance de la plante est considérablement affectée, parfois complètement arrêtée, et que l'ensemble des symptômes de toxicité précédemment décrit est très grave, et essentiellement situé au niveau du feuillage. Il apparaît donc que, en dépit des préjudices qu'il cause, le manganèse poursuit son ascension à travers la plante et continue à migrer vers le feuillage qui représente la zone d'accumulation. Les quantités retrouvées dans la variété Coker 100 montrent bien que la plante n'a plus le contrôle de l'absorption de l'élément, mais qu'au contraire sa perméabilité cellulaire au niveau des racines paraît accrue. Il est possible ici de mettre peut-être en cause le volume du réseau racinaire. Cependant, même dans les conditions de forte toxicité, les conditions générales observées pour les deux autres variétés se retrouvent chez les deux variétés sensibles, c'est-à-dire que le manganèse n'est pas stocké plus ou moins au niveau des racines, qu'il ne l'est pas non plus au niveau de la tige qui demeure, quelle que soit la gravité de l'état de la plante, une zone de translocation de l'oligo-élément vers les éléments foliacés, et que c'est toujours au niveau de la feuille que l'on retrouve les concentrations les plus élevées. Quoi qu'il en soit, comme cela a déjà été observé pour les racines, il n'est pas possible de relier avec précision un manque de con-

trôle de la pénétration du manganèse de la part des variétés sensibles car, bien que ce fait soit évident chez Coker 100, il ne l'est pas pour la variété Deltapine qui en fait est aussi sensible que Coker 100. Deltapine, on peut le voir sur le graphique 9, présente des courbes de teneurs sensiblement comparables à celles de 108 F et de P 14. Ce même graphique met bien en évidence l'analogie de comportement des quatre variétés pour tous les traitements pendant les premiers stades du développement de la plante. Ce n'est qu'à la 3ème époque de prélèvement, c'est-à-dire à un stade de maturité plus avancé, que les traitements apportent 50, puis 100 ppm de manganèse, induisant des différences variétales plus ou moins accusées liées aux manifestations des symptômes toxiques.

2 . Le POTASSIUM.

a - Dans les racines.

Il n'apparaît pas dans les cultures-témoins de différences importantes dans les teneurs qui varient de 3 à 4 % de matière sèche, suivant les variétés. Ces teneurs paraissent modifiées dans les cultures intoxiquées, dans le sens d'une augmentation.

Elles s'élèvent significativement chez :

Deltapins 15 où on a : $T_3 > T_1$ seuil de probabilité = 10 %
Coker 100 où on a : $T_3 > T_0$

Chez la variété P 14, aucun effet de traitement n'est significatif sur les teneurs en potassium qui demeurent assez sensiblement parallèles, quel que soit le traitement pour les 3 époques de prélèvement.

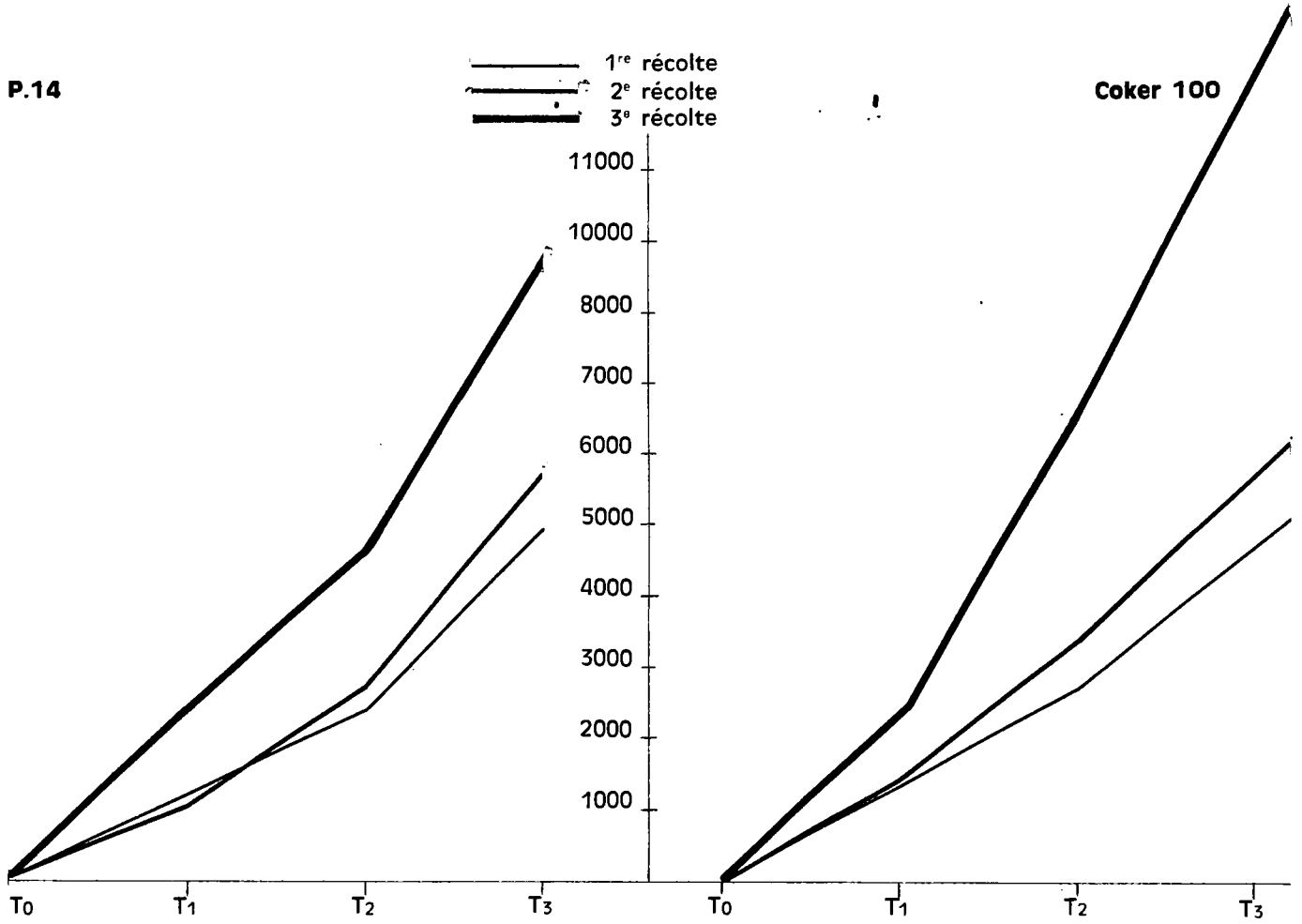
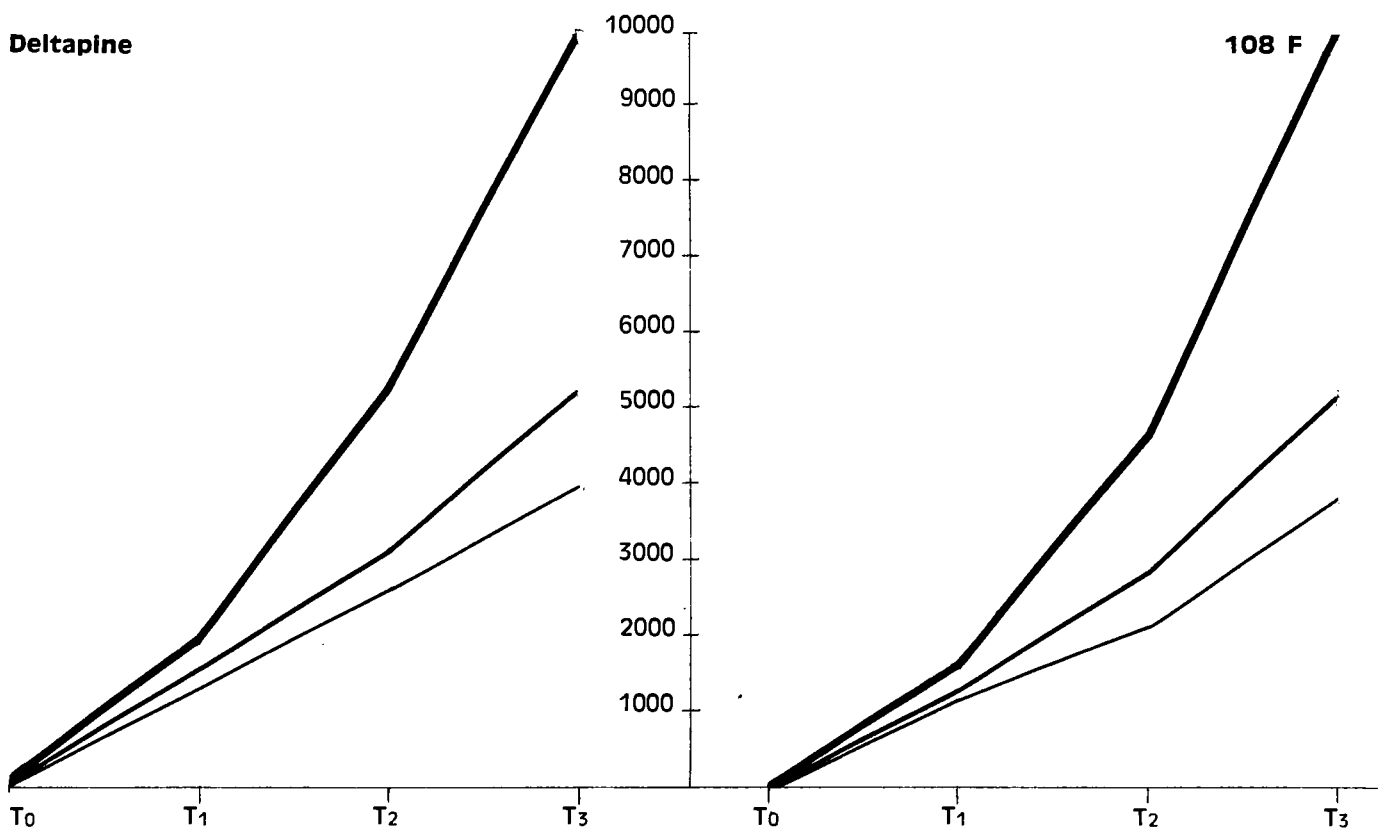
Le graphique 11 montre que, pour 3 des variétés, les traitements paraissent bien perturber l'introduction du potassium dans le système racinaire, et que P 14 seul ne subit pas l'influence des traitements.

On peut observer, sur le même graphique, qu'à la 3ème époque de prélèvement, c'est-à-dire au stade du début de la formation des capsules, il se produit pour 3 des variétés une augmentation des teneurs en potassium au niveau des racines.

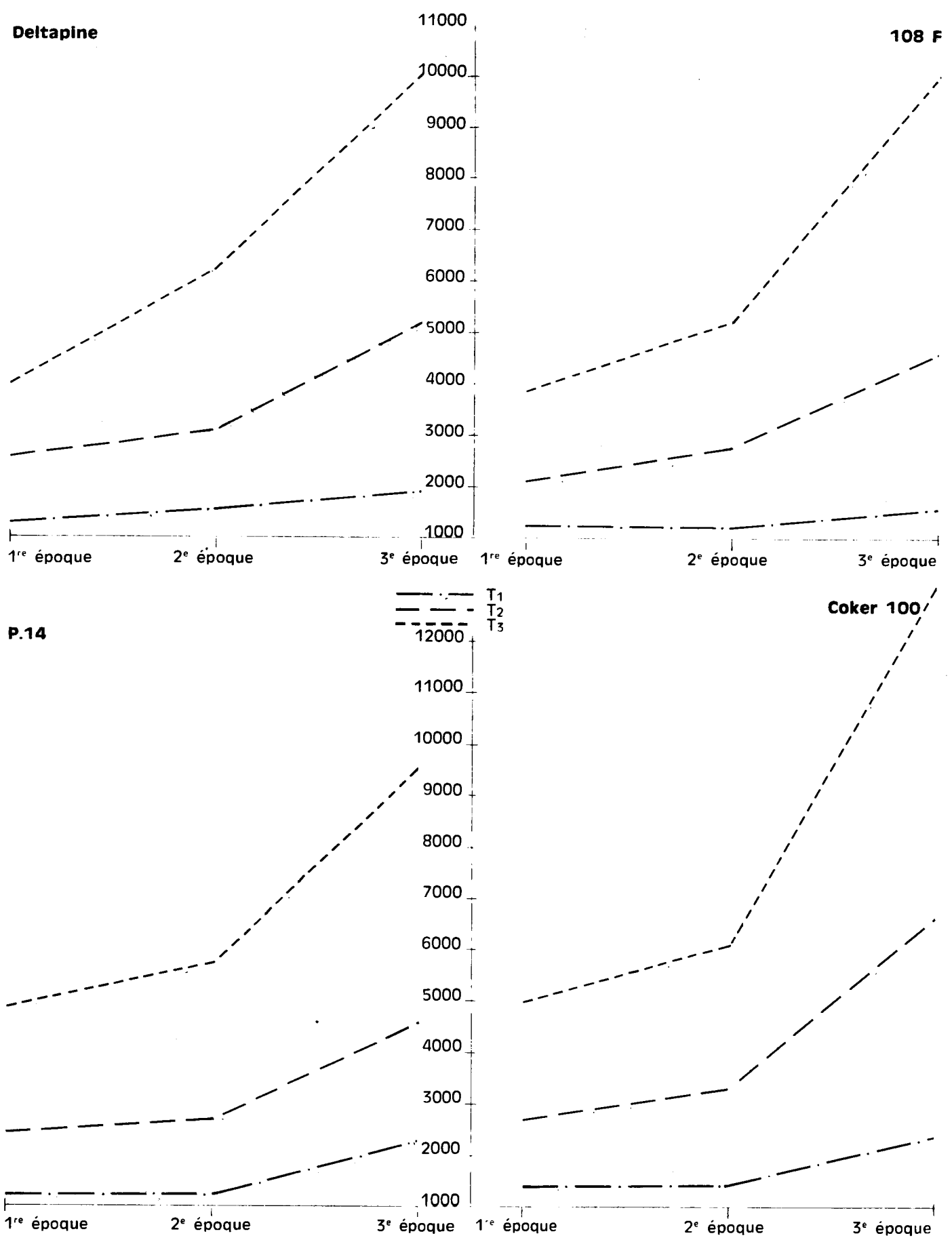
Les teneurs en potassium diminuent au niveau des racines, en valeur absolue entre les deux premières et la 3ème récolte.

b - Dans les tiges.

Les teneurs en potassium des tiges sont très élevées à la 1ère récolte



Graphique 9 Teneur en Mn des Feuilles (en ppm)



Graphique 10 Évolution de la teneur en Mn des Feuilles (en ppm) (Témoins exceptés)

(tableau 6). L'élévation des taux est de l'ordre de 40 à 45 % par rapport aux racines à ce stade de croissance. Il y a donc une migration rapide du potassium pendant la 1ère phase du développement, qui semble opposée à la migration du manganèse, stocké, lui, pendant cette période au niveau des racines. Les plantes soumises aux traitements se comportent de la même manière que les plantes témoins, cette élévation est donc caractéristique des 2 variétés sensibles. Le manque de possibilité de contrôler l'entrée des ions au niveau radiculaire paraît ainsi s'étendre à K^+ .

Pour Deltapine :

$$\begin{array}{l} T_0 < T_2 \\ T_1 < T_3 \\ T_2 < T_3 \end{array}$$

Pour 108 F :

$$\begin{array}{l} T_0 < T_1 \\ T_0 < T_2 \\ T_0 < T_3 \\ T_1 < T_3 \end{array}$$

Pour les deux autres variétés, les effets-traitements ne sont pas significatifs.

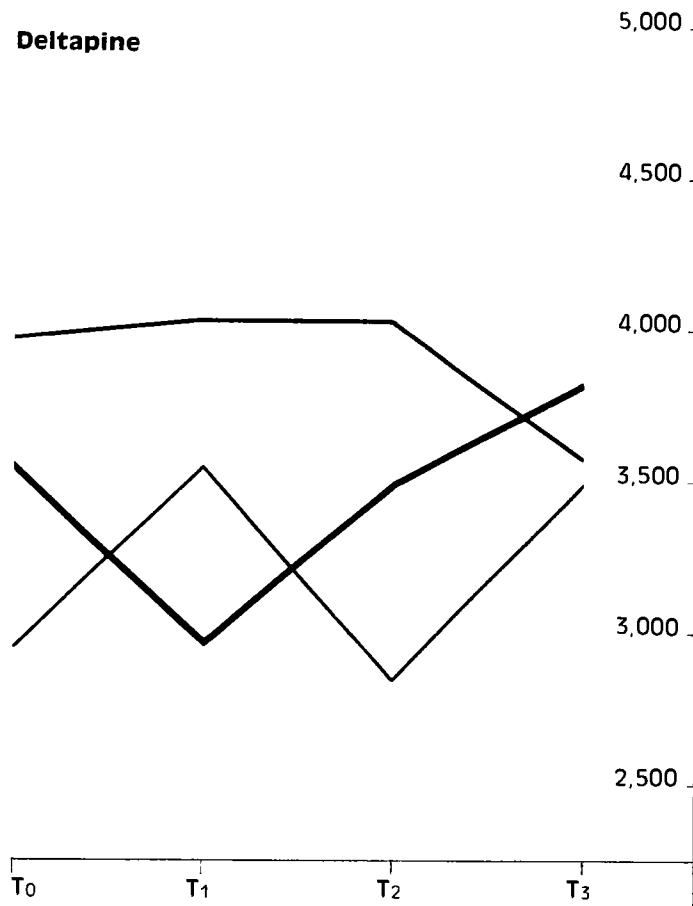
Pour toutes les variétés, la 1ère époque comporte les valeurs les plus élevées tandis que les taux les plus faibles se retrouvent, à l'exception de P 14, à la 2ème époque de prélèvement. Les courbes d'évolution indiquées sur le graphique 12 ont une allure en V plus ou moins largement ouvert. Pour la variété P 14, cependant, les teneurs s'abaissent entre la 2ème et la 3ème époque comme entre la 1ère et la 2ème époque des prélèvements. Cette variété paraît, à l'inverse des 3 autres, être en mesure de limiter l'introduction des ions K^+ dans le milieu interne pour éviter probablement qu'il n'y ait une trop grande quantité d'ions pénétrant dans la plante, lorsque le milieu comporte des quantités toxiques de manganèse.

Il y a, d'une manière générale, un abaissement du taux de potassium dans les tiges avant le début de la floraison. Le potassium paraît migrer en partie à cette époque vers les racines.

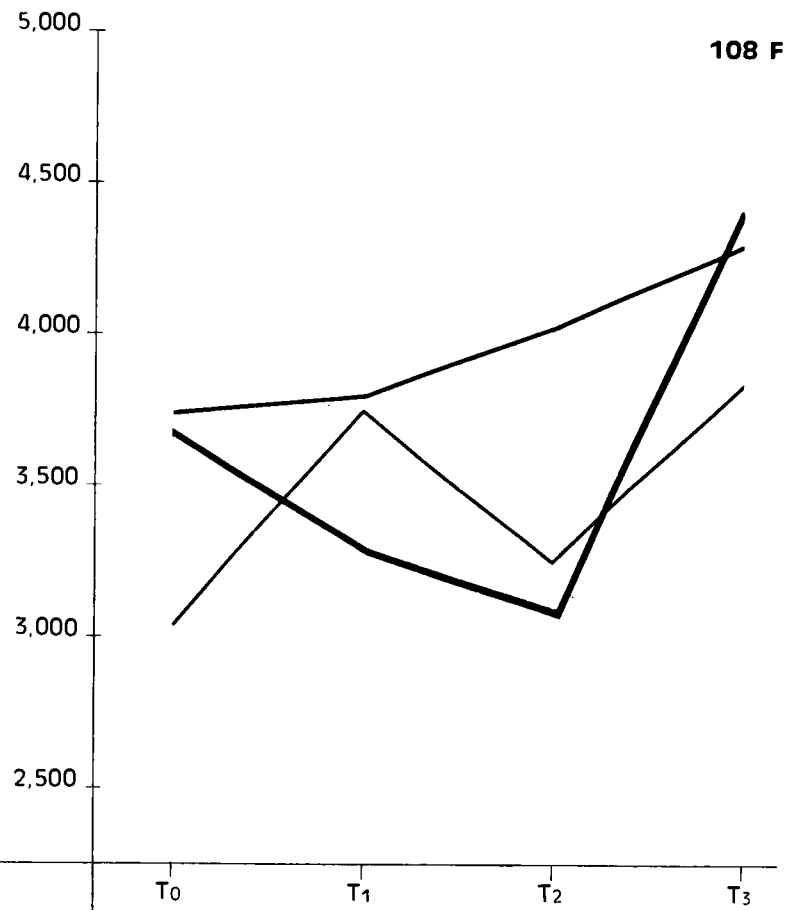
Tableau n° 6
Teneurs en POTASSIUM des feuilles, tiges et racines
(moyennes de 4 répétitions par traitement)

		FEUILLES			TIGES			RACINES		
		1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte	1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte	1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte
Deltapine	T 0	3.200	3.347	3.687	5.367	2.635	3.750	2.945	3.983	3.585
	T 1	3.037	3.077	3.570	5.337	2.742	3.712	3.555	4.023	3.005
	T 2	2.785	2.962	3.677	5.130	3.320	4.610	2.850	4.026	3.540
	T 3	2.882	3.042	4.337	5.342	3.742	4.052	3.505	3.586	3.840
108 F	T 0	2.957	3.220	3.520	4.560	3.040	3.462	3.055	3.733	3.707
	T 1	2.760	2.965	3.095	5.127	3.090	3.917	3.765	3.796	3.320
	T 2	2.727	3.040	3.040	5.390	3.755	4.350	3.270	4.050	3.230
	T 3	2.467	3.025	3.557	5.682	3.892	4.092	3.840	4.280	4.475
P 14	T 0	3.445	3.362	3.007	5.440	3.710	2.862	3.535	3.656	2.735
	T 1	3.155	3.262	2.935	5.750	3.685	3.060	3.605	3.253	2.657
	T 2	3.070	3.160	2.740	5.735	3.852	3.290	3.905	3.376	2.807
	T 3	3.090	3.245	3.197	6.235	4.307	3.705	3.840	3.546	2.915
Coker 100	T 0	3.537	3.632	3.432	5.690	3.247	4.042	4.060	3.833	3.560
	T 1	3.125	3.280	3.175	5.602	3.945	3.957	3.920	4.283	2.840
	T 2	3.247	3.375	3.432	6.090	4.033	4.522	4.460	3.966	3.790
	T 3	3.930	3.680	3.850	6.377	4.640	4.700	4.620	3.955	4.500

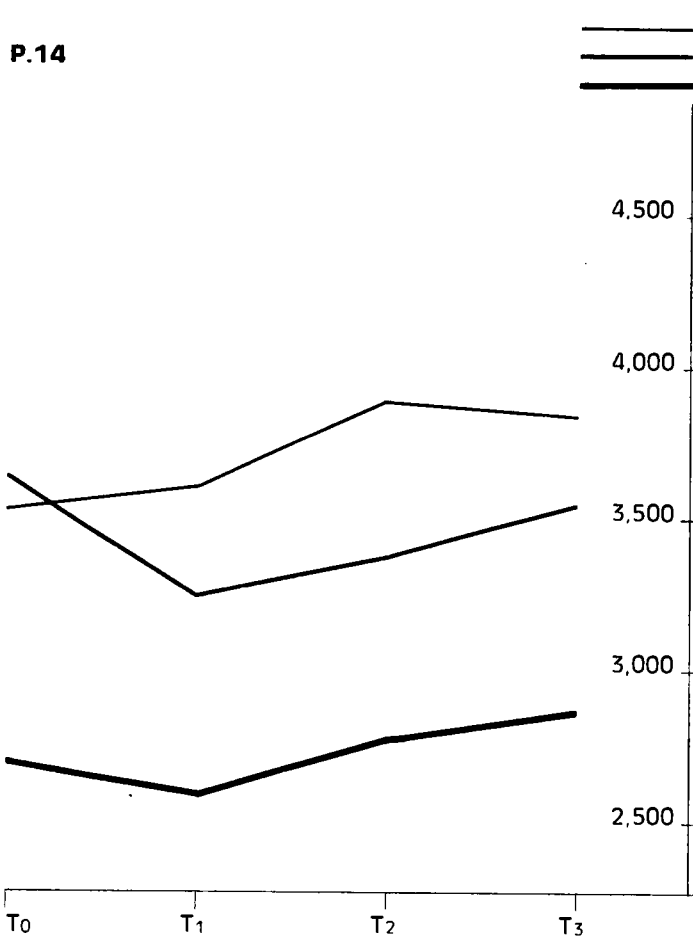
Deltapine



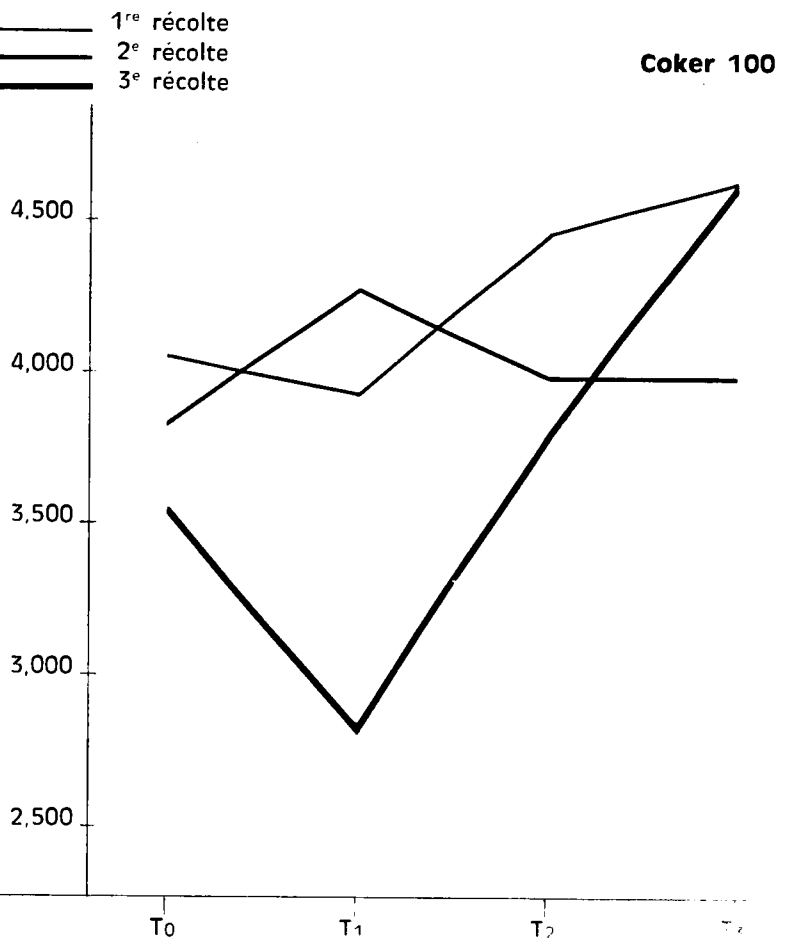
108 F



P.14



Coker 100



Graphique 11 Teneur en K des Racines (en g. / 100 g. de racines)

c - Dans les feuilles.

Au niveau des feuilles, les courbes qui correspondent aux teneurs en fonction des traitements font apparaître, sur le graphique 15, une bonne analogie entre la 1ère et la 2ème époque des prélèvements. Durant cette période de développement, les taux de potassium présent au niveau des feuilles paraissent assez stables quel que soit le traitement appliqué. Les niveaux toxiques de manganèse semblent élever légèrement les teneurs pour 3 des variétés et les élèvent de façon importante chez COKER 100.

A la 3ème récolte, le test de la somme des rangs fait apparaître les effets de traitements suivants :

Variétés	T ₀ / T ₁	T ₀ / T ₂	T ₀ / T ₃	T ₁ / T ₂	T ₁ / T ₃	T ₂ / T ₃
Deltapine	N S	N S	T ₀ < T ₃	N S	N S	T ₂ < T ₃
108 F	T ₁ < T ₀	T ₁ < T ₀	N S	N S	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃
P 14	N S	N S	N S	N S	T ₁ < T ₃	N S
Coker	N S	N S	T ₀ < T ₃	N S	N S	N S

Tableau n° 7 - Seuil de probabilité : 10 %

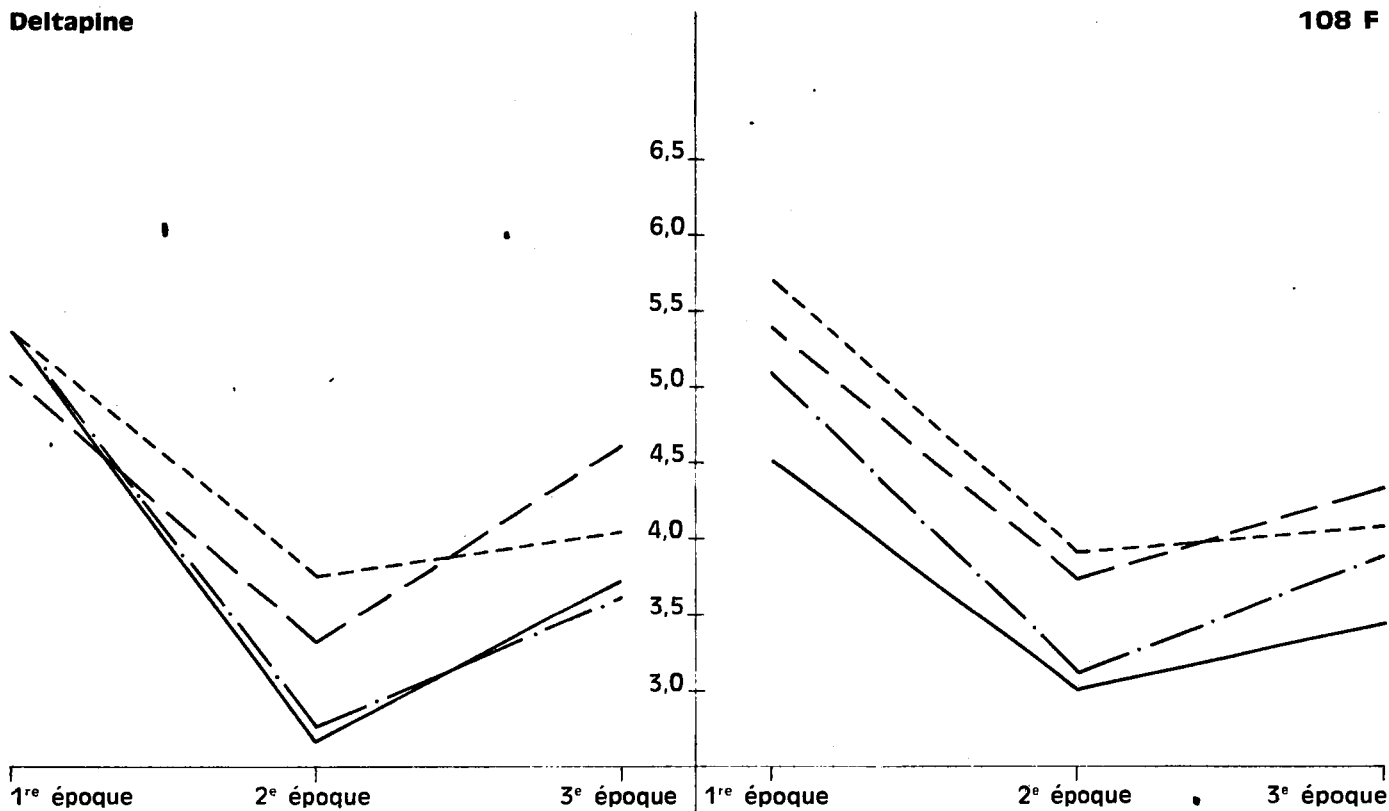
Pour toutes les variétés, le traitement T 3 élève donc significativement les teneurs en potassium au niveau des feuilles. Cette tendance s'observait également dans les racines pour les deux variétés sensibles Coker et Deltapine, et dans les tiges pour Coker également (graphique 13).

L'accroissement des teneurs en potassium peut donc être envisagé comme une conséquence directe de la toxicité. Il se produit, suivant la sensibilité de la plante, soit au niveau du feuillage seulement, soit au niveau de celui-ci et des tiges, soit dans l'ensemble des trois tissus analysés

Sur le graphique 14 qui concerne l'évolution des teneurs en potassium avec l'âge de la plante, on peut observer que c'est pour la variété Coker seulement que les teneurs se situent à des valeurs beaucoup plus fortes pour

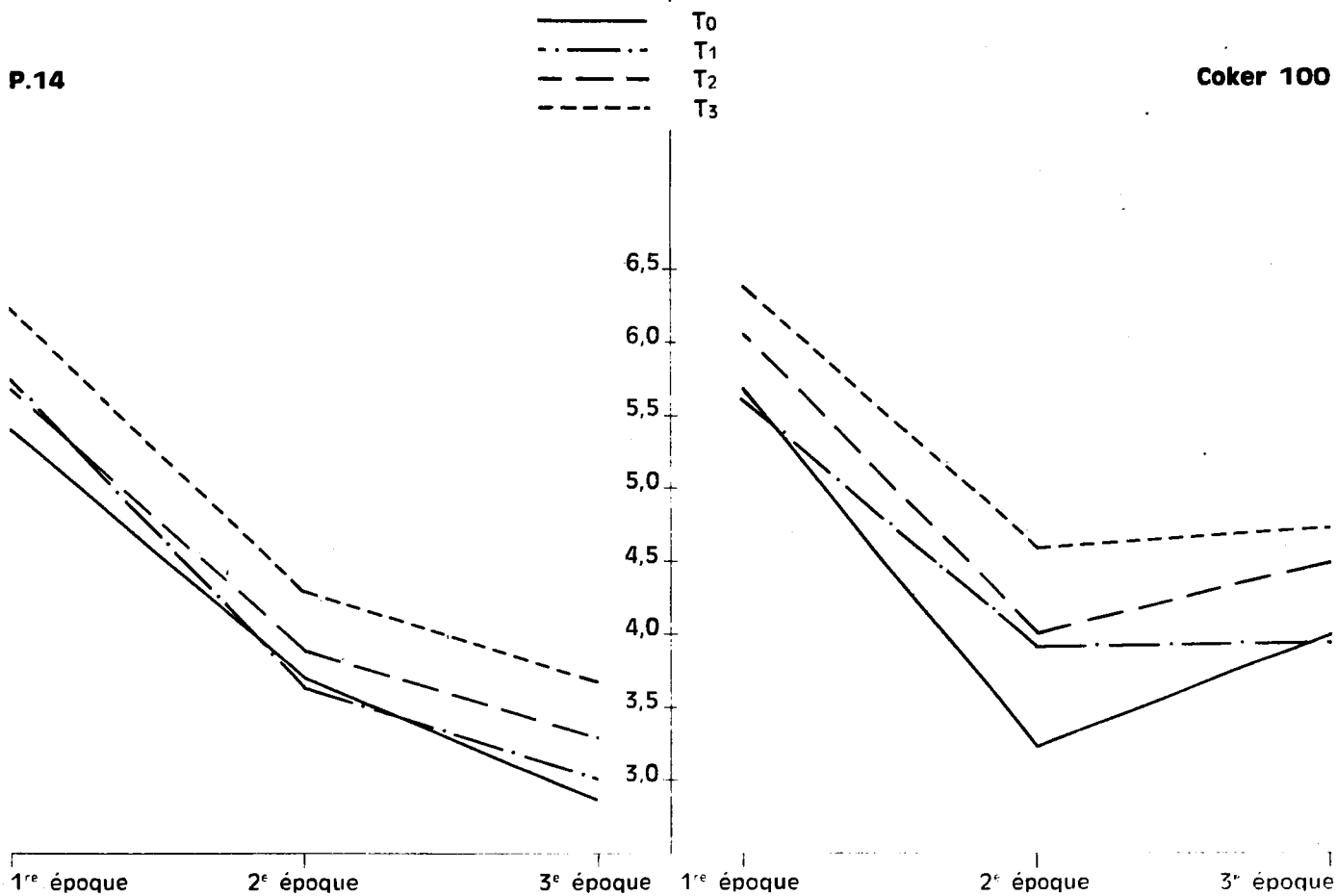
Deltapine

108 F



P.14

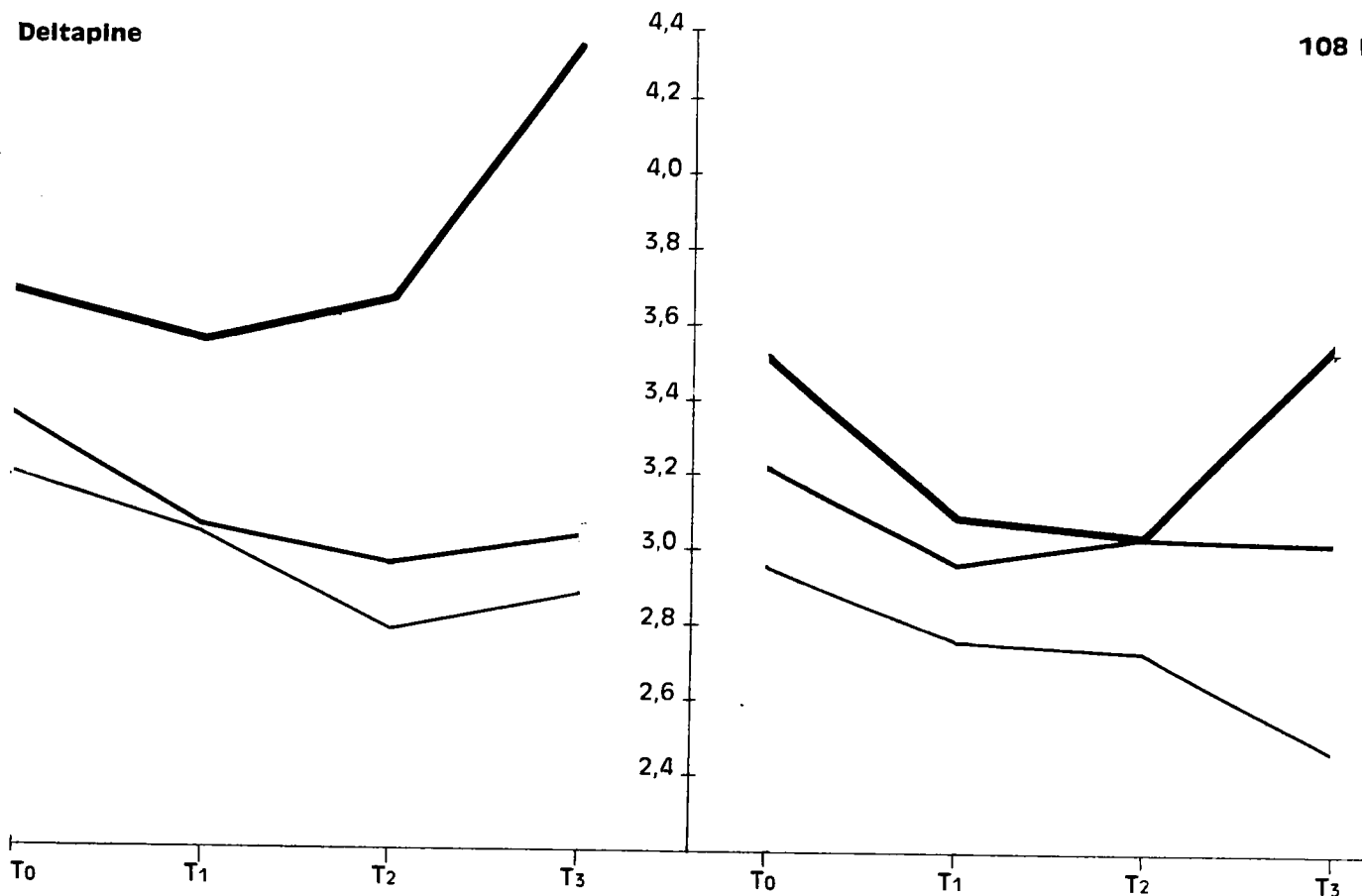
Coker 100



Graphique 12 Evolution de la teneur en K des Tiges (en g / kg de poids sec)

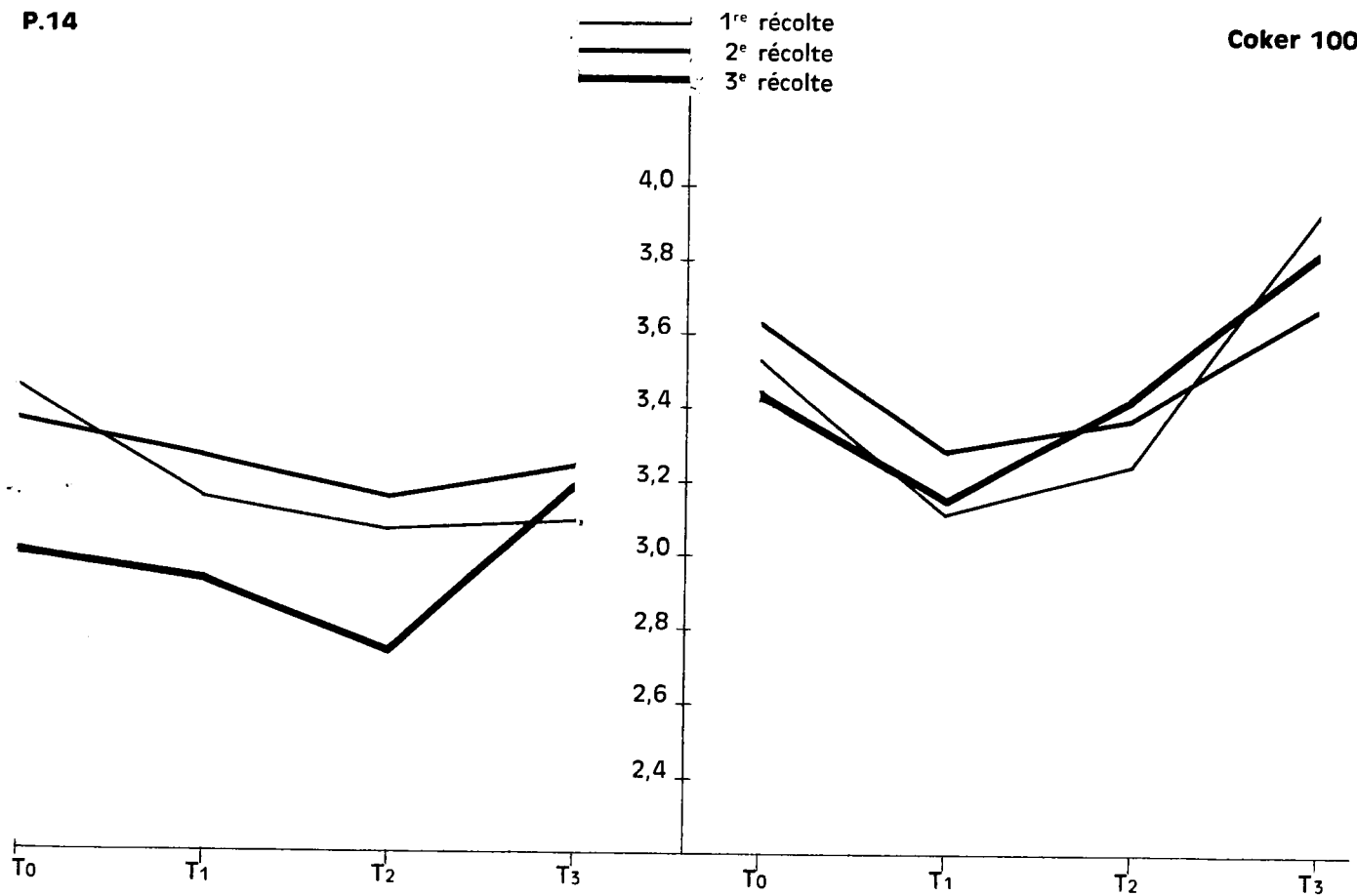
Deltapine

108 F



P.14

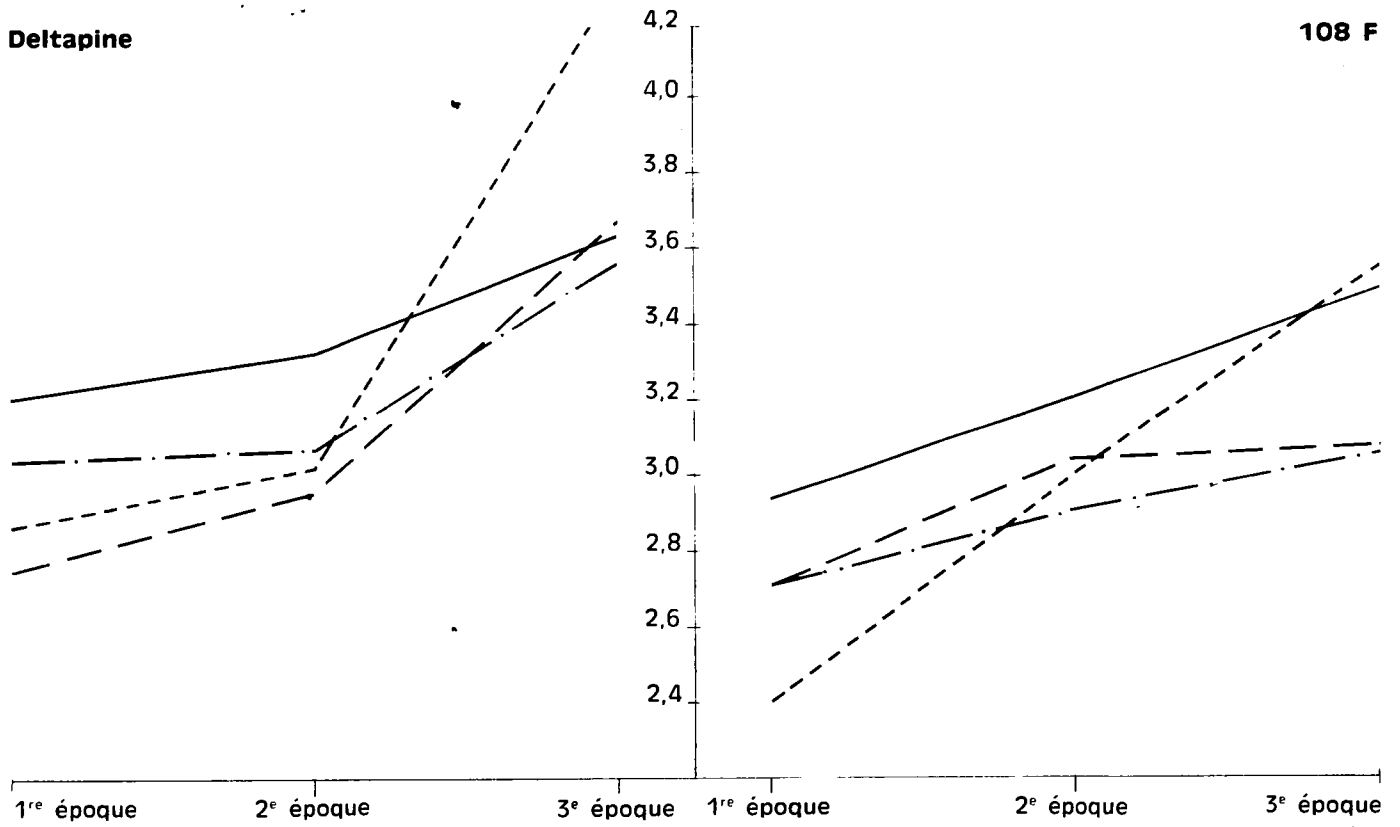
Coker 100



Graphique 13 Teneur en K des Feuilles (en g. % de poids sec)

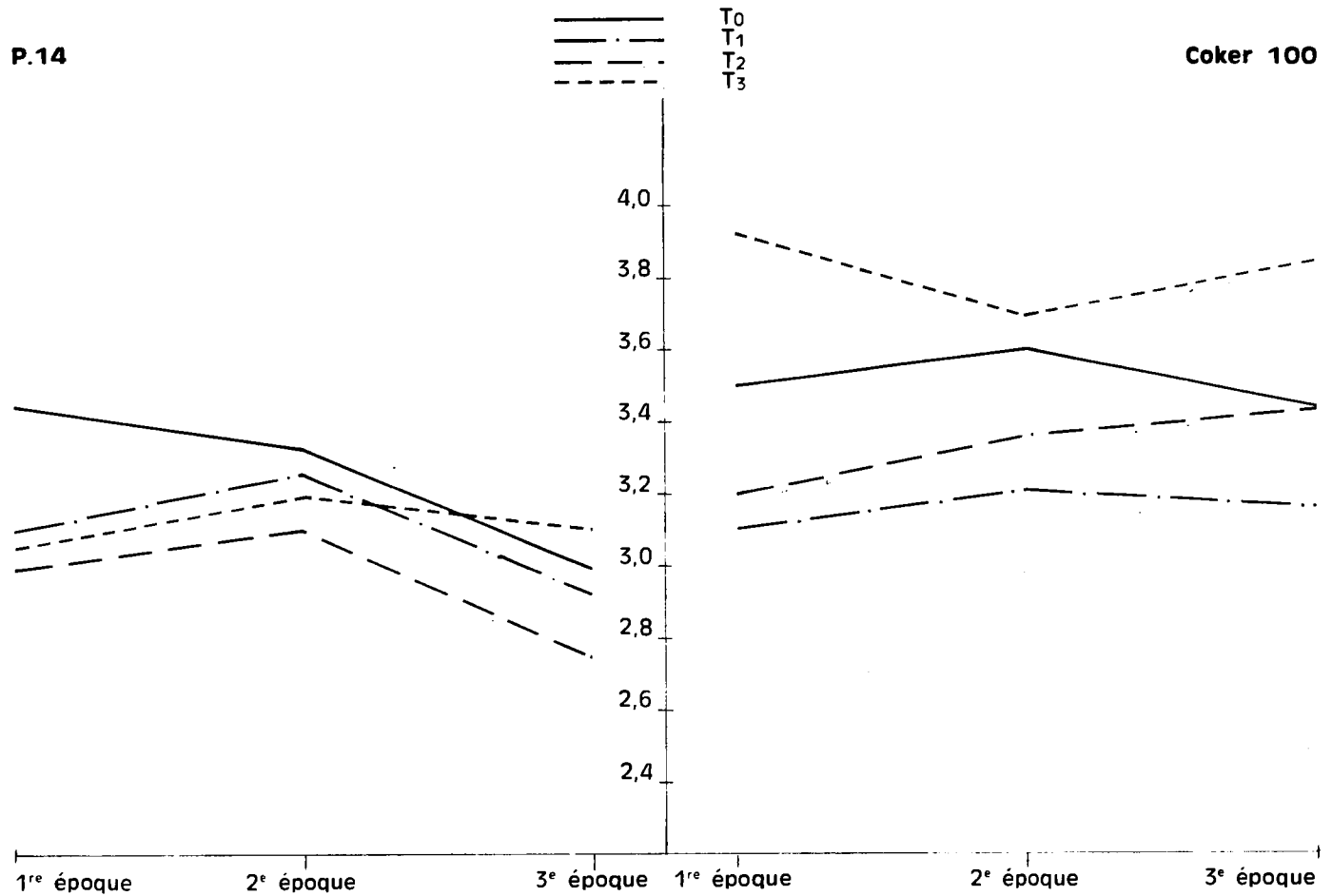
Deltapine

108 F



P.14

Coker 100



Graphique 14 Evolution de la teneur en K des Feuilles (en g. % de poids sec)

les plantes soumises au traitement T 3, quel que soit l'âge de la plante. Cette observation confirme bien la conséquence directe de l'effet toxique du manganèse sur l'élévation du potassium.

Pour les trois autres variétés, on constate que c'est entre la 2ème et la 3ème époque de prélèvement, essentiellement, que se situent les accroissements des teneurs par rapport à celles observées pour les trois autres traitements, alors qu'entre la 1ère et la 2ème époque, c'est-à-dire pendant le stade du jeune développement des cotonniers, les plantes-témoins sont les mieux pourvues en potassium.

L'introduction de K^{++} dans les cultures intoxiquées a donc une voie parallèle à celle de Mn.

3 . Le CALCIUM.

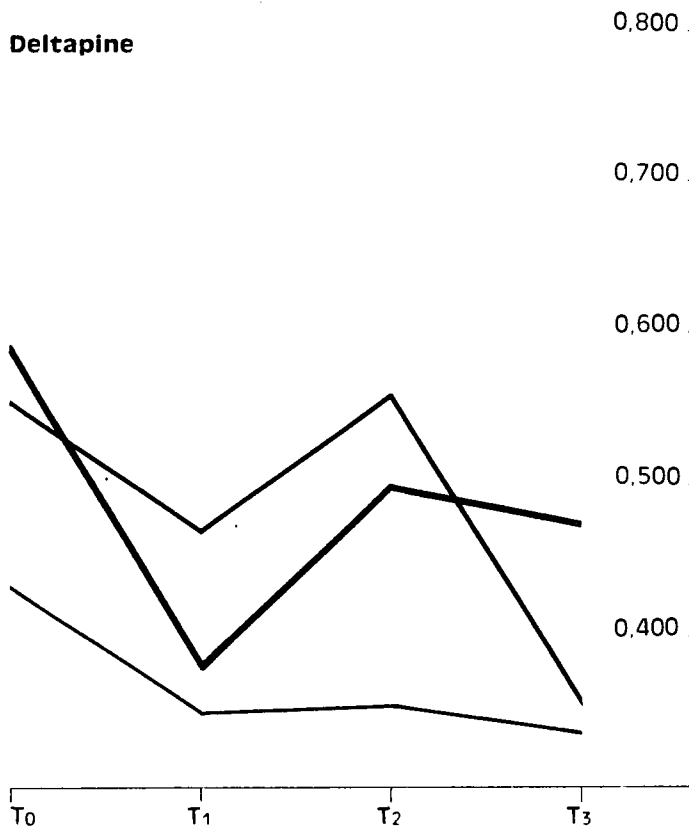
Les chiffres donnés par les analyses font apparaître de très grandes différences de teneurs entre les divers éléments anatomiques étudiés. Les racines en renferment des quantités relativement faibles. Les quantités doublent à peu près dans les tiges et sont 6 à 8 fois plus élevées au niveau des feuilles.

a - Dans les racines.

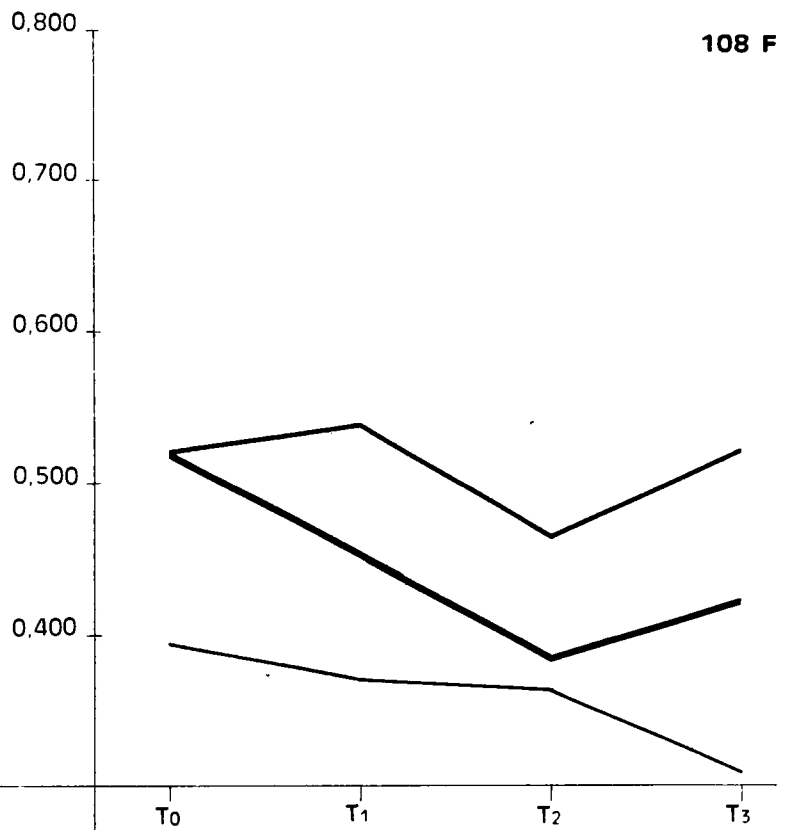
Les teneurs indiquées dans le tableau 8 ne présentent aucune caractéristique particulière. On constate une tendance à la diminution des teneurs entre les traitements T 0 et T 3, essentiellement au stade le plus avancé des prélèvements. Les traitements intermédiaires correspondent à des teneurs assez disparates et l'une d'elles est très aberrante sur la variété Coker, dans le cas du traitement T 1 où une élévation anormale des taux apparaît. Pendant les premières semaines du développement, les quantités de calcium sont assez analogues pour toutes les variétés et relativement uniformes quel que soit le traitement. Elles oscillent entre les chiffres extrêmes de 0,3 à 0,4 % de matière sèche. Il n'y a pas d'effet-traitement significatif sur les teneurs. Les différences s'accroissent sensiblement à l'époque du développement des bourgeons floraux où les quantités sont de l'ordre de 0,5 à 0,7 %.

L'absorption est maximum à l'époque de la préfloraison. Puis, au moment de la formation des capsules, se produit une forte migration du calcium vers ces organes, il y a alors une diminution des teneurs au niveau du système racinaire.

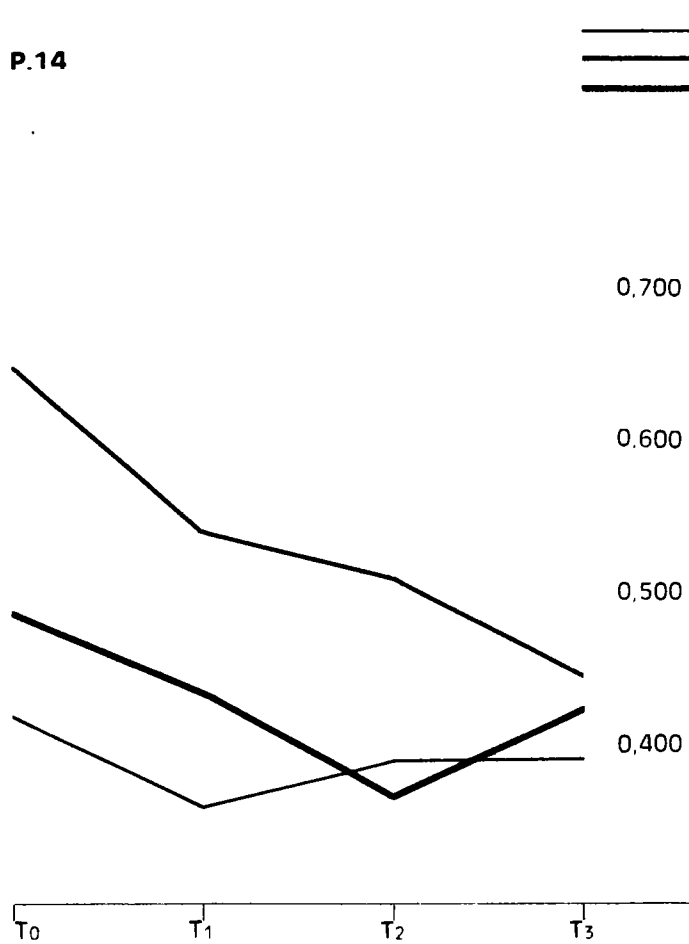
Deltapine



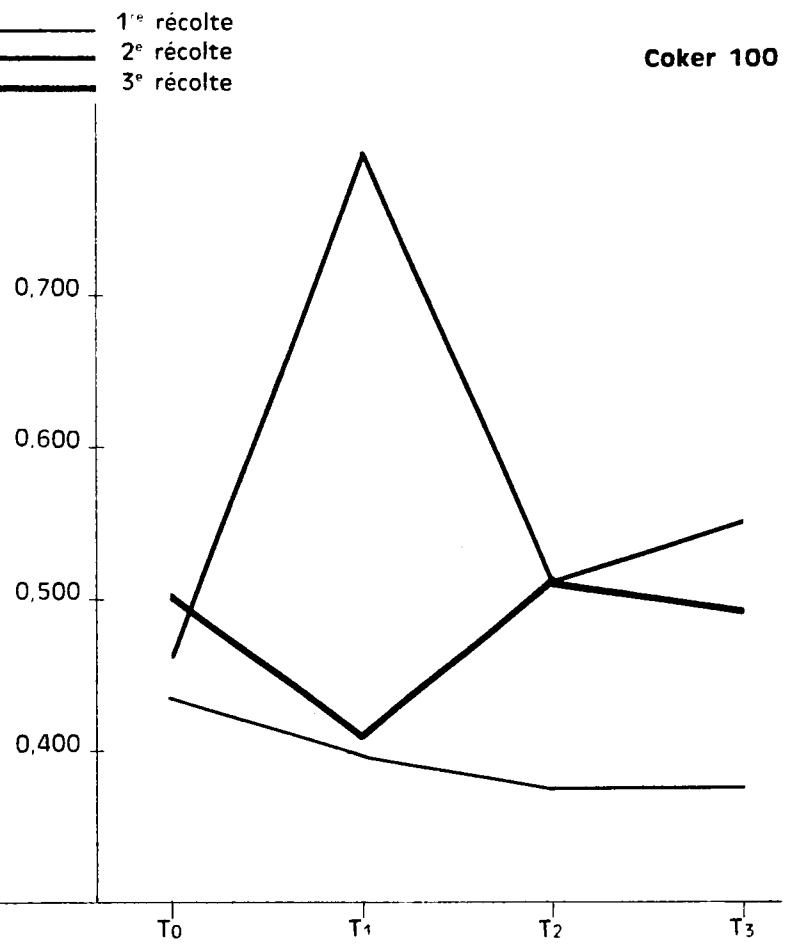
108 F



P.14



Coker 100



Graphique 15 Teneur en Ca des Racines (en g. % de poids sec)

Tableau n° 8
Teneurs en CALCIUM des feuilles, tiges et racines
(moyenne de 4 répétitions par traitement)

		FEUILLES			TIGES			RACINES		
		1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte	1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte	1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte
DeLtapine	T 0	3.165	2.385	3.202	0.855	0.712	0.842	0.435	0.556	0.590
	T 1	3.112	2.737	3.202	0.790	0.640	0.715	0.350	0.470	0.380
	T 2	2.775	2.357	3.297	0.662	0.650	0.725	0.355	0.560	0.500
	T 3	2.900	2.517	3.852	0.647	0.607	0.872	0.335	0.356	0.480
108 F	T 0	2.930	2.620	3.165	0.730	0.700	0.752	0.395	0.523	0.525
	T 1	3.117	2.600	3.157	0.775	0.652	0.772	0.370	0.540	0.455
	T 2	3.042	2.350	3.165	0.747	0.647	0.730	0.365	0.466	0.390
	T 3	2.962	2.475	3.762	0.660	0.612	0.747	0.310	0.520	0.425
P 14	T 0	3.050	2.887	3.037	0.832	0.760	0.590	0.425	0.656	0.497
	T 1	3.047	2.700	3.097	0.800	0.705	0.530	0.365	0.546	0.447
	T 2	2.865	2.542	2.827	0.737	0.755	0.537	0.395	0.516	0.377
	T 3	3.075	2.872	3.027	0.777	0.662	0.567	0.395	0.450	0.430
Coker 100	T 0	3.202	2.517	3.535	0.937	0.727	0.827	0.435	0.466	0.510
	T 1	2.790	2.607	2.717	0.827	0.777	0.610	0.395	0.793	0.415
	T 2	2.947	2.617	3.137	0.817	0.700	0.805	0.375	0.510	0.515
	T 3	3.085	2.690	3.717	0.827	0.742	0.750	0.375	0.550	0.495

L'évolution des teneurs en Calcium, au cours du cycle végétatif des plantes, ne fait pas apparaître au niveau radiculaire un antagonisme Potassium-Calcium, antagonisme qui cependant s'observe assez généralement dans les bilans de nutrition. Si l'on compare les graphiques 11 et 16, on voit en particulier pour l'époque correspondant à la capsulaison que les courbes qui traduisent les taux de Calcium en fonction des traitements sont assez comparables à celles qui illustrent les teneurs en K dans les mêmes conditions.

b - Dans les tiges.

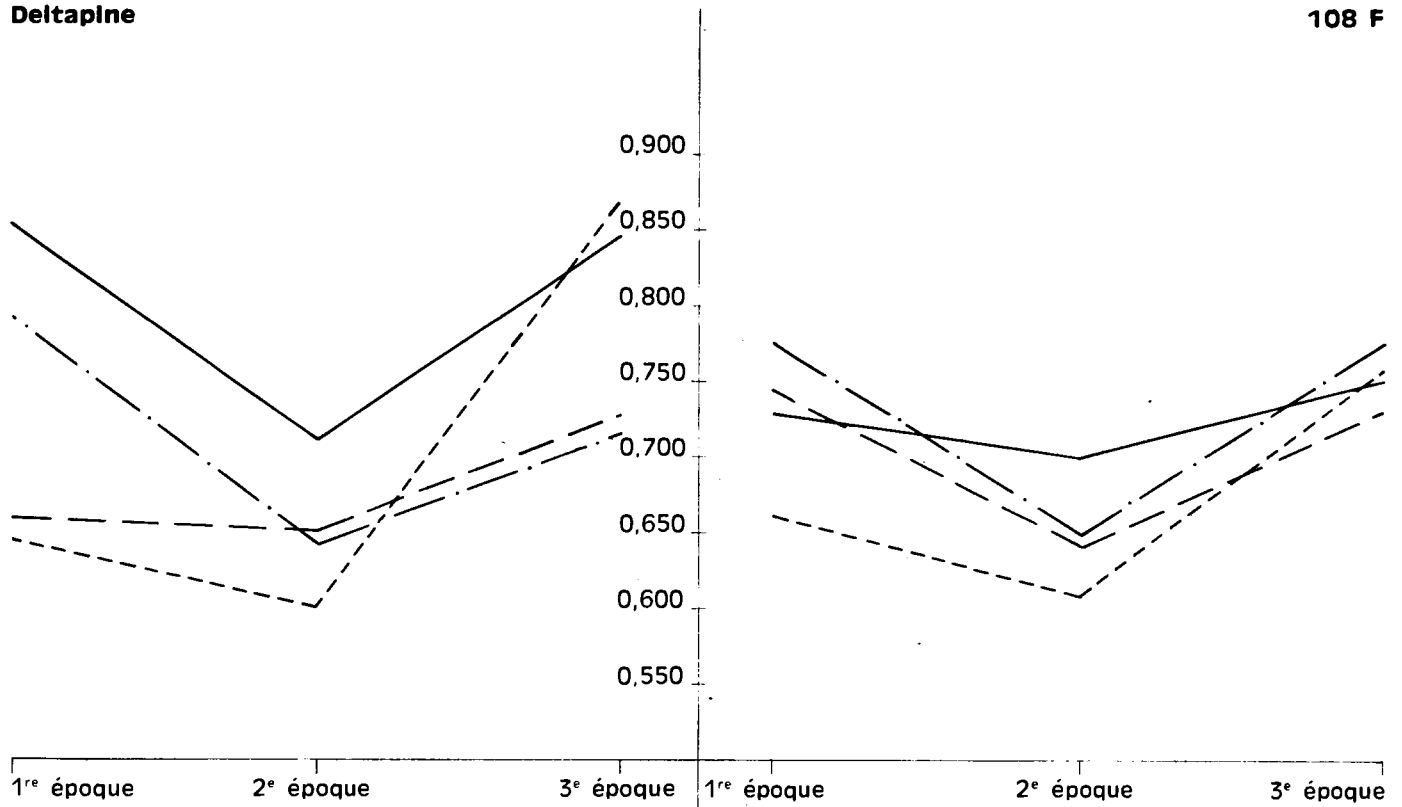
On observe pour la première partie du cycle végétatif un effet généralement dépressif des traitements sur les teneurs en Calcium (Tableau 8).

A la deuxième récolte, c'est-à-dire vers l'époque du début de la floraison, cette tendance paraît se confirmer avec cependant quelques exceptions. Entre les deux stades de croissance, toutefois, les valeurs absolues des teneurs diminuent, à l'opposé de ce qui était observé dans le cas des racines. On peut donc relier les dissemblances de ces variations à des échanges de l'ion calcium, entre racines et tiges, pendant les premiers stades du développement des cotonniers.

A la 3ème récolte, aucun effet significatif des traitements n'apparaît. La variété P 14 présente des teneurs très basses à ce stade, pour tous les traitements, à l'inverse des trois autres variétés. La variété Coker 100 paraît avoir été très affectée dans sa nutrition calcique, sous l'effet des traitements toxiques, après le stade plantule. D'une manière plus générale, cette remarque paraît adaptée aux deux variétés sensibles. Sur le graphique 15, on peut remarquer qu'avec la croissance, l'évolution des teneurs en calcium est très différente pour chacune des variétés. Chez P 14, l'appauvrissement en valeur absolue est continu au cours des divers prélèvements et ceci pour tous les traitements. Chez 108 F, les courbes ont une forme de V, très largement ouvert chez les cultures-témoins, et un peu plus aiguë pour les cultures intoxiquées. Chez les deux autres variétés, les valeurs correspondant aux cultures traitées diffèrent sensiblement de celles observées chez les témoins et les courbes d'évolution ont un aspect plus désordonné, indiquant bien cette perturbation dans l'absorption des ions Ca que l'on peut attribuer à l'intoxication par le manganèse.

Deltapine

108 F

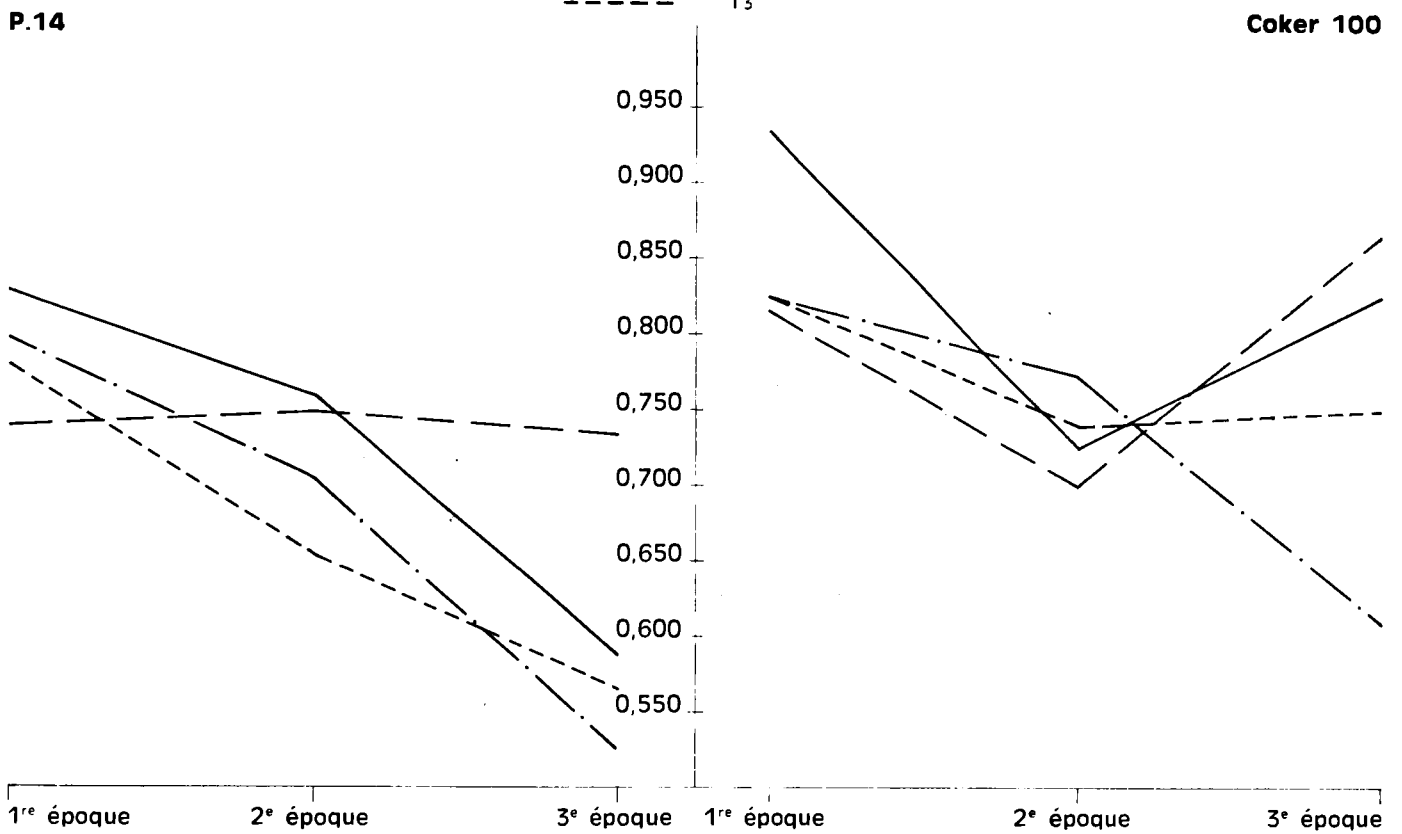


1^{re} époque 2^e époque 3^e époque 1^{re} époque 2^e époque 3^e époque

— T0
- · - T1
- - - T2
- - - T3

P.14

Coker 100



Graphique 16 Évolution de la teneur en Ca des Tiges (en g. % de poids sec)

c - Dans les feuilles.

Les teneurs avoisinent, pour les quatre variétés, 3 % de la matière sèche.

Dans les premières semaines de développement, l'effet des traitements correspond à une légère diminution ou à une stabilisation des taux de calcium, pour les deux variétés les plus résistantes ; chez les deux autres variétés, les niveaux s'élèvent chez les cultures soumises aux traitements T 2 et T 3. Cette tendance s'accroît à l'époque du début de la floraison, et au 3ème prélèvement, l'élévation du taux de calcium devient significative pour les variétés 108 F, Deltapine et Coker 100, dans le cas du traitement T 3. Pour la variété P 14 seulement, aucun effet traitement n'est significatif

Variétés	T ₀	T ₀	T ₀	T ₁	T ₁	T ₂
	T ₁	T ₂	T ₃	T ₂	T ₃	T ₃
Deltapine	N S	N S	T ₀ < T ₃	N S	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃
108 F	N S	N S	T ₀ < T ₃	N S	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃
P 14	N S	N S	N S	N S	N S	N S
Coker 100	N S	N S	N S	T ₁ < T ₂	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃

Tableau n° 9 - Seuil de probabilité : 10 %

Au niveau des feuilles, la toxicité se traduit donc par une élévation des teneurs en calcium, tandis que la résistance à la toxicité paraît correspondre, de la part de la variété en cause, à une meilleure faculté de stabilisation dans l'absorption de ce cation. Le graphique 16 met en évidence cette notion : les courbes d'évolution des teneurs avec la croissance de la plante présentent une allure en V qui a beaucoup d'analogie pour trois des variétés, alors que le V est très ouvert pour la variété P 14, indiquant bien les faibles variations de cet élément suivant l'âge de la plante et pour les différents traitements appliqués.

4 . Le MAGNESIUM.

Les teneurs en magnésium sont assez sensiblement analogues au niveau des racines et des tiges. Elles s'élèvent un peu dans les feuilles.

Chez les quatre variétés, aucune différence de taux n'apparaît dans les cultures-témoins. L'effet des traitements a été uniformément une élévation significative des teneurs, quel que soit l'organe analysé ou la variété. L'élévation des pourcentages de magnésium dans les plantes est parallèle à celle du manganèse (tableau 11).

a - Dans les racines.

La variété Deltapine offre aux trois stades de développement analysés des réactions assez analogues aux différents traitements. Tous correspondent à un accroissement des teneurs plus ou moins important par rapport aux valeurs trouvées pour les plantes témoins. C'est à la 2ème époque, soit au début de la floraison, que les pourcentages sont les plus élevés au niveau des racines.

Pour 108 F, l'élévation des teneurs est plus atténuée. La 2ème époque de prélèvement correspond aussi aux plus fortes valeurs.

Chez P 14, l'effet des traitements T 2 et T 3 est significatif par rapport au traitement T 0, au stade de la capsulaison.

NOTE : Les analyses correspondant à la variété Coker n'ont pas pu être faites à la 3ème récolte, par suite d'un accident d'échantillonnage. Les deux premières récoltes cependant montrent bien l'effet du traitement sur l'augmentation du magnésium.

b - Dans les tiges.

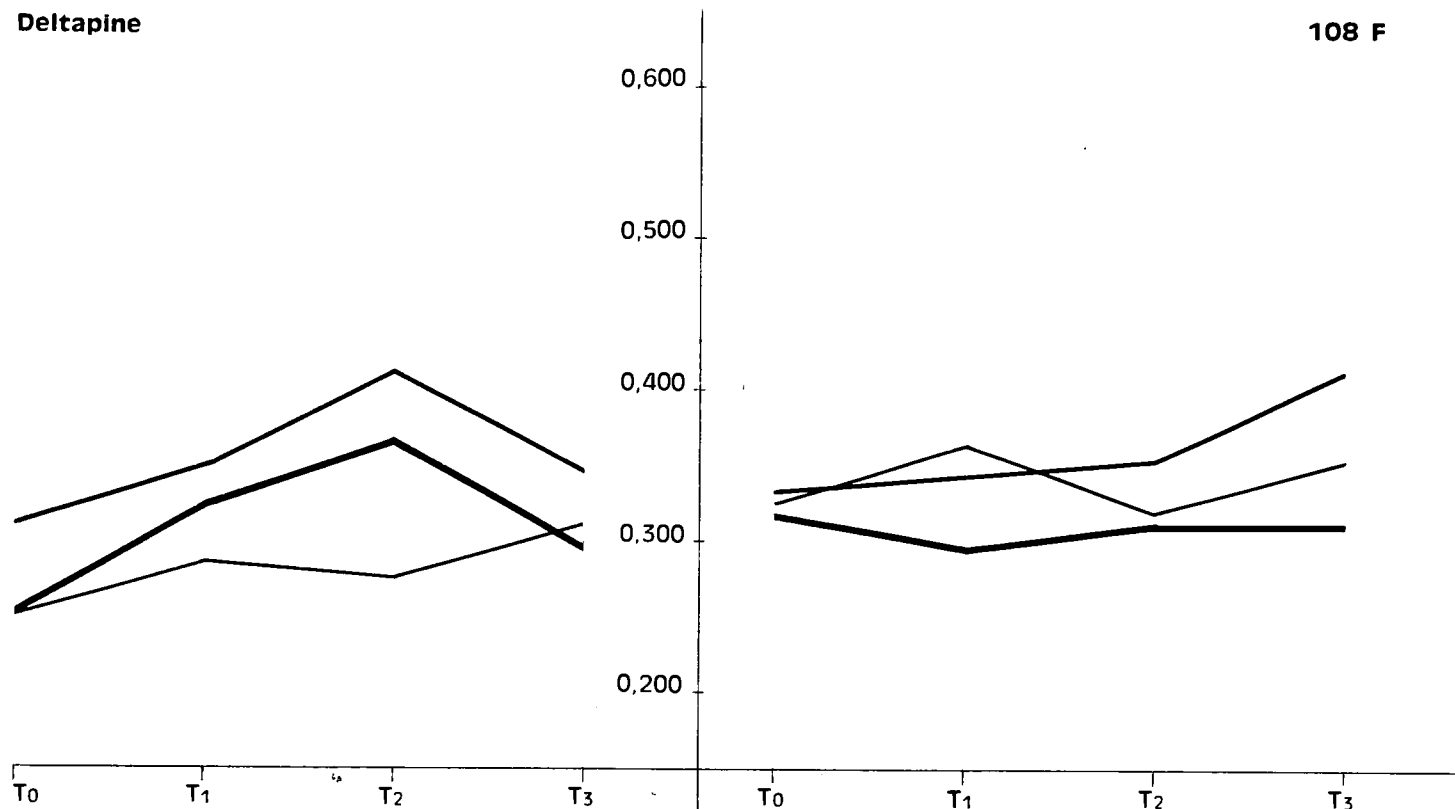
Au niveau des tiges, l'élévation des teneurs en magnésium est presque toujours observée. Le test de la somme des rangs donne les comparaisons individuelles suivantes pour les données de la 3ème récolte :

Variétés	T ₀ / T ₁	T ₀ / T ₂	T ₀ / T ₃	T ₁ / T ₂	T ₁ / T ₃	T ₂ / T ₃
Deltapine	N S	N S	T ₀ < T ₃	N S	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃
108 F	N S	T ₀ < T ₂	T ₀ < T ₃	T ₁ < T ₂	T ₁ < T ₃	N S
P 14	N S	N S	N S	N S	T ₁ / T ₃	N S
Coker	N S	T ₀ < T ₂	T ₀ < T ₃	T ₁ < T ₂	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃

Tableau n° 10 - Seuil de probabilité : 10 %

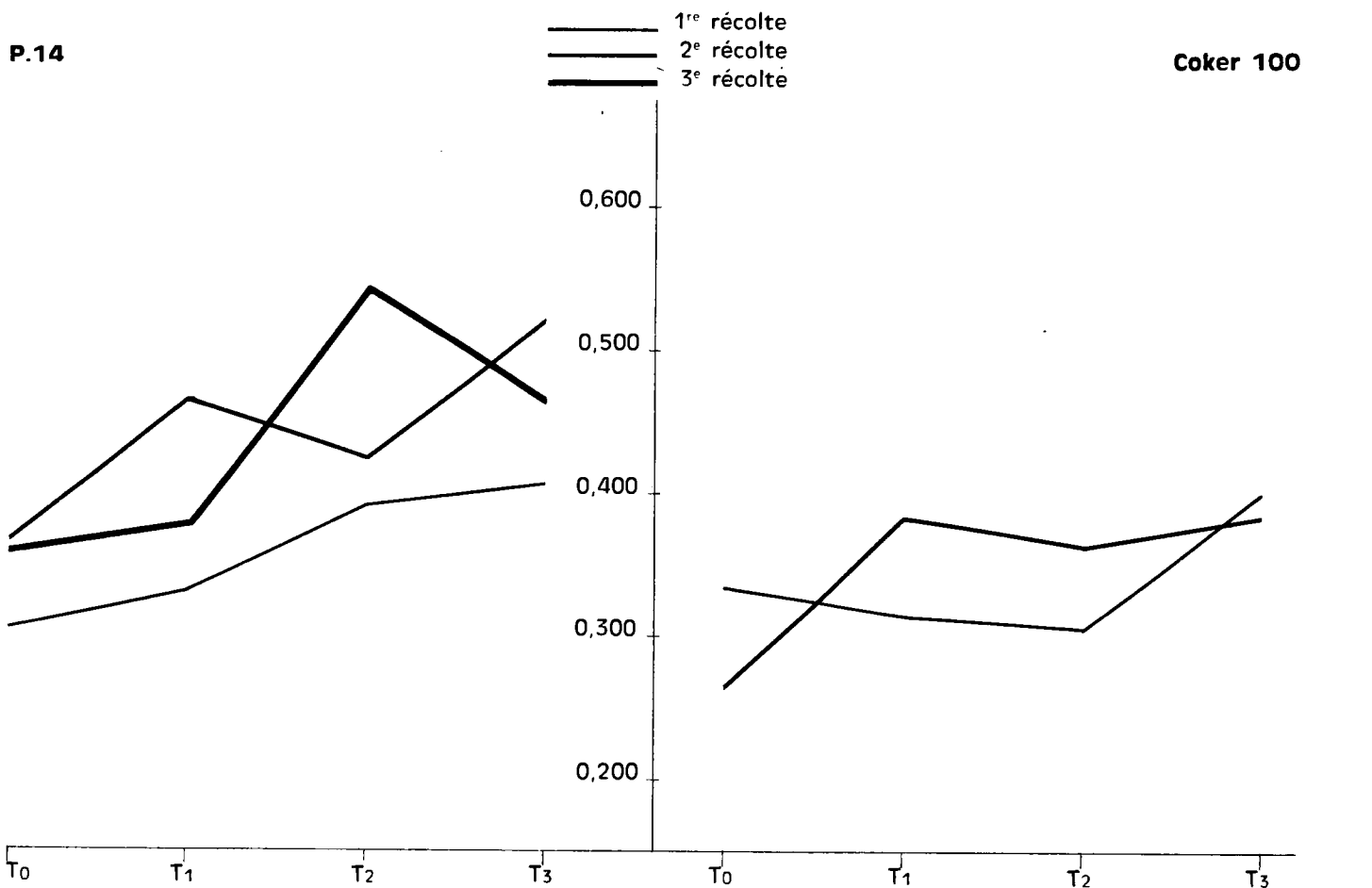
Deltapine

108 F



P.14

Coker 100



Graphique 17 Teneur en Mg des Racines (en g. % de poids sec)

Tableau n° 11
Teneurs en MAGNESIUM des feuilles, tiges et racines
(moyenne de 4 répétitions par traitement)

		FEUILLES			TIGES			RACINES		
		1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte	1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte	1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte
Deltapine	T 0	0.622	0.447	0.500	0.325	0.170	0.192	0.250	0.313	0.255
	T 1	0.617	0.485	0.495	0.300	0.180	0.192	0.285	0.350	0.327
	T 2	0.612	0.510	0.530	0.282	0.195	0.195	0.275	0.413	0.365
	T 3	0.687	0.535	0.775	0.290	0.205	0.347	0.310	0.346	0.300
108 F	T 0	0.547	0.470	0.452	0.272	0.217	0.190	0.323	0.333	0.320
	T 1	0.520	0.485	0.437	0.270	0.192	0.187	0.365	0.343	0.300
	T 2	0.625	0.535	0.497	0.327	0.202	0.215	0.320	0.353	0.315
	T 3	0.672	0.590	0.647	0.310	0.230	0.257	0.355	0.413	0.315
P 14	T 0	0.535	0.505	0.442	0.302	0.242	0.255	0.305	0.366	0.362
	T 1	0.595	0.445	0.435	0.332	0.255	0.205	0.330	0.463	0.380
	T 2	0.612	0.505	0.462	0.297	0.240	0.207	0.390	0.423	0.550
	T 3	0.650	0.592	0.585	0.327	0.240	0.245	0.405	0.520	0.470
Coker 100	T 0	0.565	0.482	0.405	0.350	0.210	0.230	0.335	0.266	
	T 1	0.595	0.472	0.435	0.337	0.222	0.192	0.315	0.383	
	T 2	0.567	0.482	0.492	0.345	0.223	0.260	0.365	0.363	
	T 3	0.712	0.572	0.755	0.380	0.255	0.307	0.400	0.385	

Au niveau des tiges, les différences des taux de magnésium entre chaque stade de croissance sont plus grandes que dans les racines.

Les teneurs sont groupées aux 2ème et 3ème époques de prélèvements, tandis qu'elles se différencient nettement par leurs valeurs élevées à la 1ère récolte. Il semble donc qu'il y ait migration rapide du magnésium de la racine vers la tige, dès les premières semaines du développement. Absorption et migration du magnésium et du manganèse présentent donc beaucoup d'analogie (graphique 18).

Le graphique 19, qui traduit l'évolution des teneurs avec l'âge du végétal, montre que, d'une manière générale, l'allure des courbes correspondant aux cultures soumises aux traitements se rapproche beaucoup de celle des cultures-témoins. Pour trois des variétés cependant, l'augmentation des teneurs en magnésium entre la 2ème et la 3ème époque est importante, tandis que pour la variété P 14, tous les traitements, à la 3ème époque de prélèvement, sont figurés par des courbes toutes inférieures à celles des témoins. Il apparaît donc chez cette variété une meilleure faculté de sélection ou de contrôle dans l'absorption de l'ion magnésium. Les variétés Deltapine et Coker, chez lesquelles les teneurs en magnésium s'élèvent le plus fortement dans le cas du traitement T 3, semblent en quelque sorte subir une intoxication secondaire par le magnésium, parallèle à l'intoxication par le manganèse.

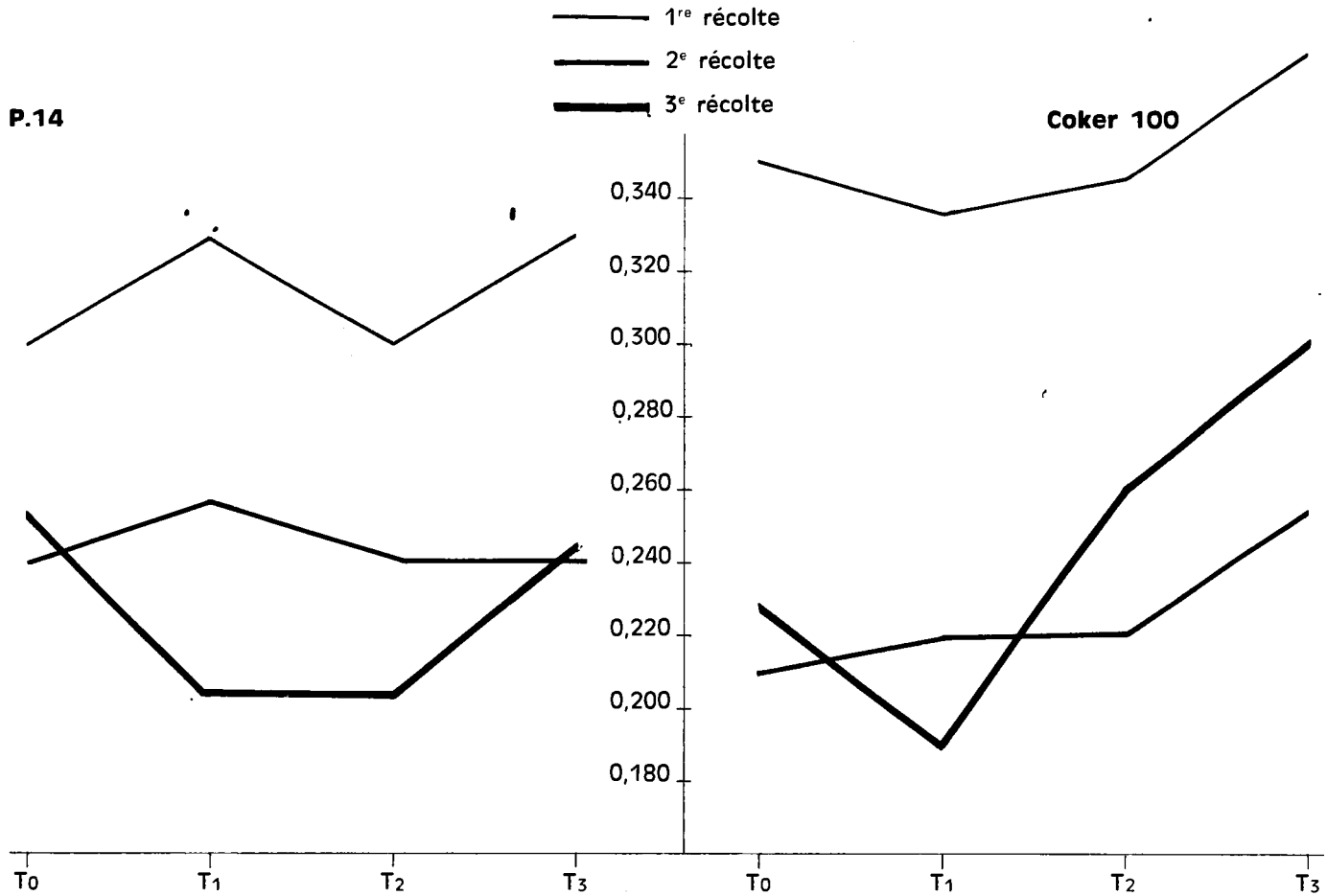
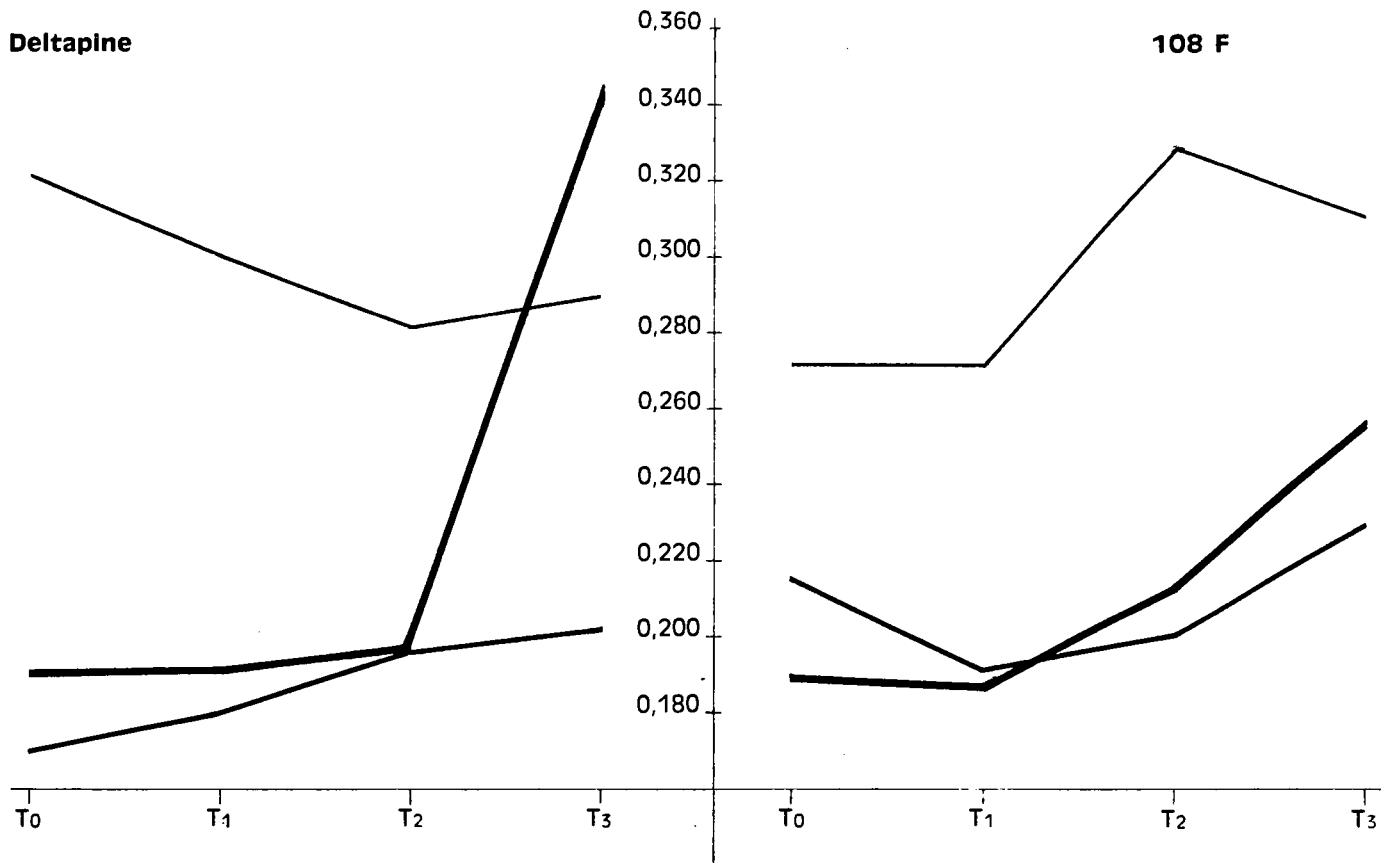
c - Dans les feuilles.

Les courbes correspondant aux teneurs dans les feuilles présentent beaucoup de similitude avec celles relatives aux tiges. Les traitements élèvent ici également les taux de magnésium de façon significative.

On observe pour la 3ème récolte, dans le test de la somme des rangs :

Variétés	T ₀	T ₀	T ₀	T ₁	T ₁	T ₂
	T ₁	T ₂	T ₃	T ₂	T ₃	T ₃
Deltapine	N S	T ₀ < T ₂	T ₀ < T ₃	N S	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃
108 F	N S	T ₀ < T ₂	T ₀ < T ₃	T ₁ < T ₂	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃
P 14	N S	N S	T ₀ < T ₃	N S	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃
Coker	N S	T ₀ < T ₂	T ₀ < T ₃	T ₁ < T ₂	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃

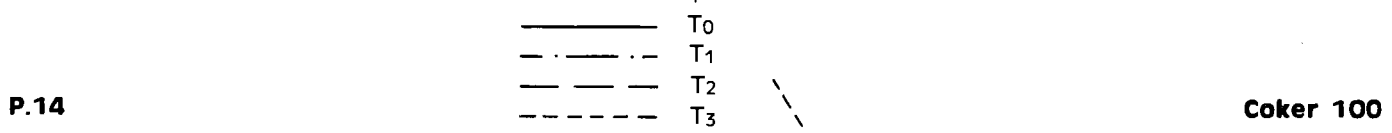
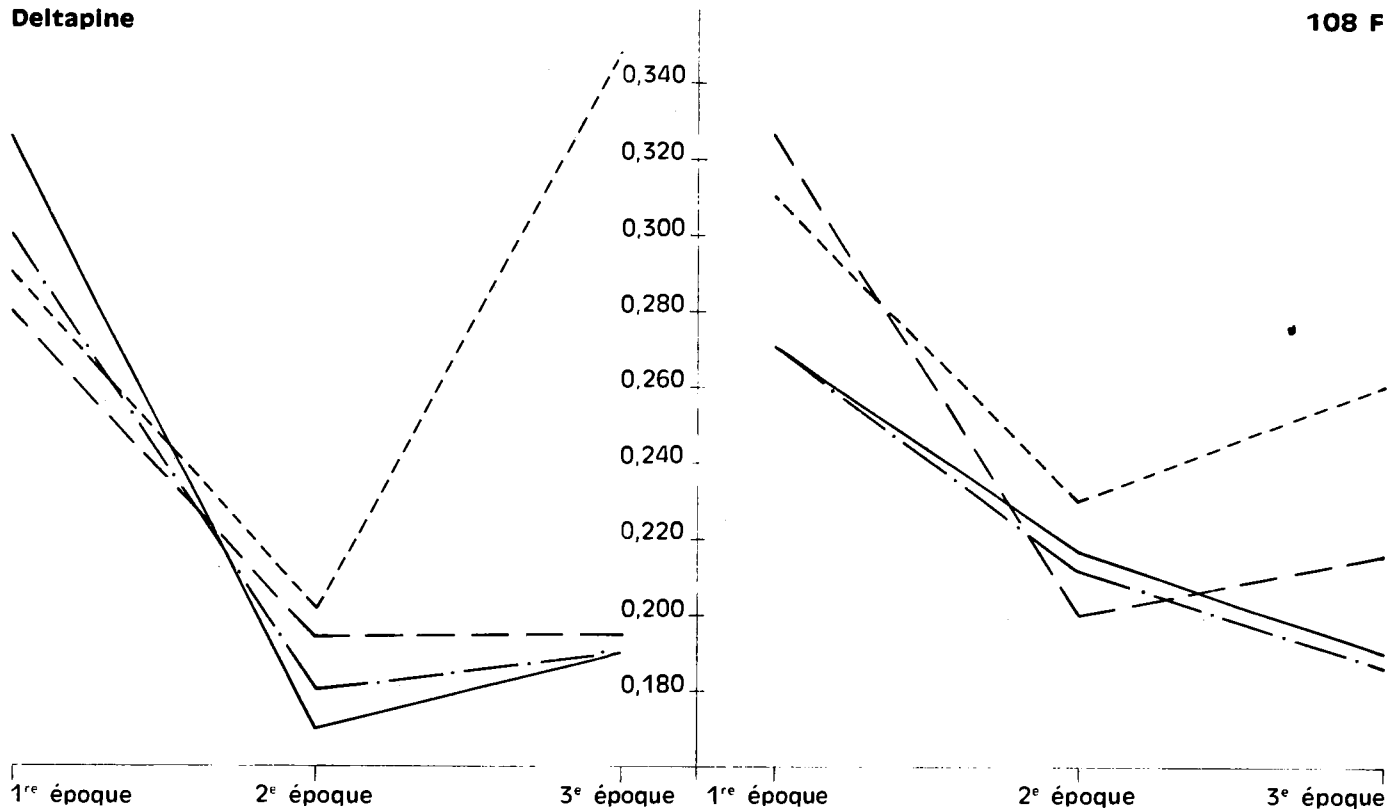
Tableau h° 12 - Seuil de probabilité : 10 %



Graphique 18 Teneur en Mg des Tiges (en g. %, de poids sec)

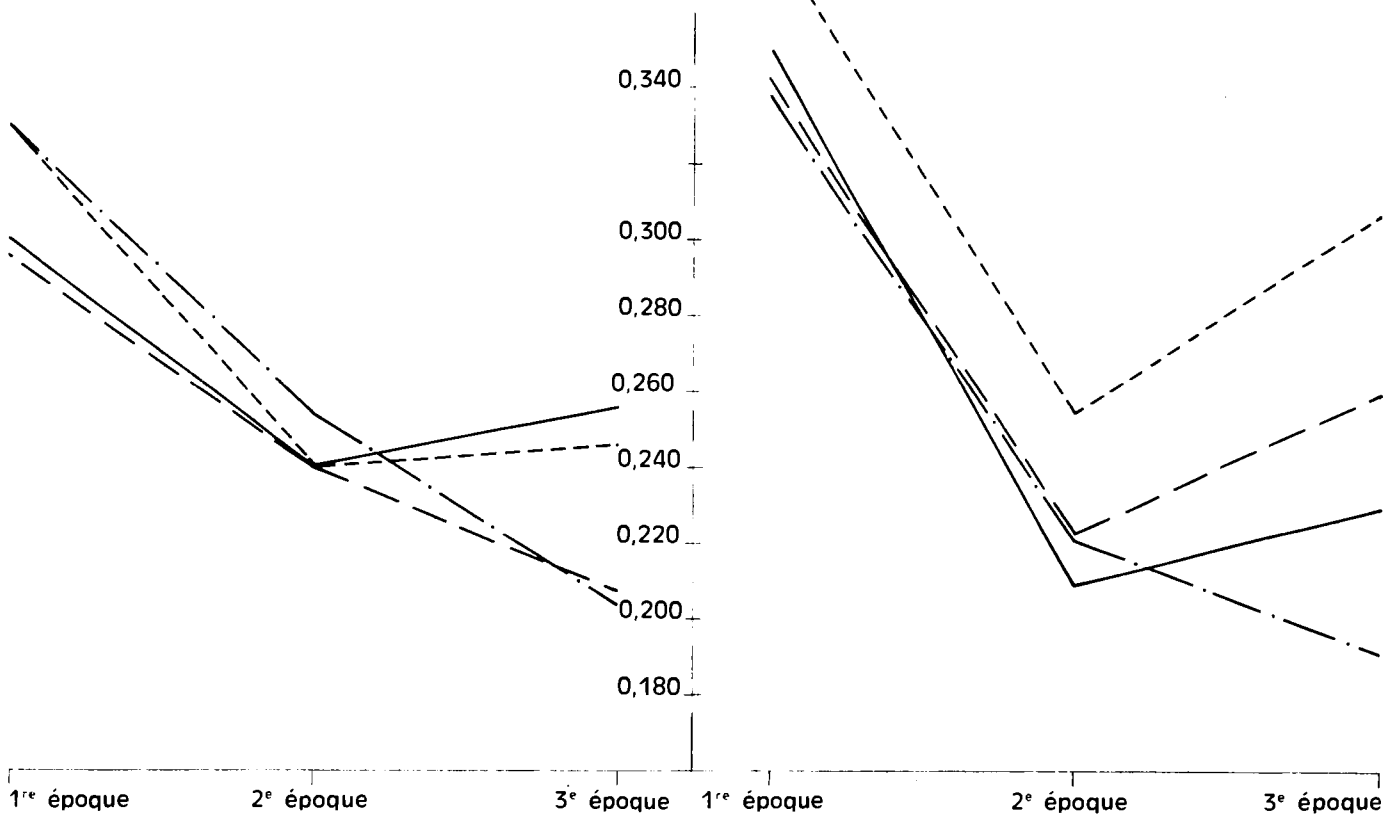
Deltapine

108 F



P.14

Coker 100



Graphique 19 Evolution de la teneur en Mg des Tiges (en g. 100 de poids sec)

Les variations des taux sont différentes pour chacune des quatre variétés entre les traitements extrêmes T 0 et T 3, elles représentent, par rapport au traitement témoin les augmentations suivantes :

Augmentations	Variétés
20 %	P 14
30 %	108 F
40 %	Deltapine
50 %	Coker 100

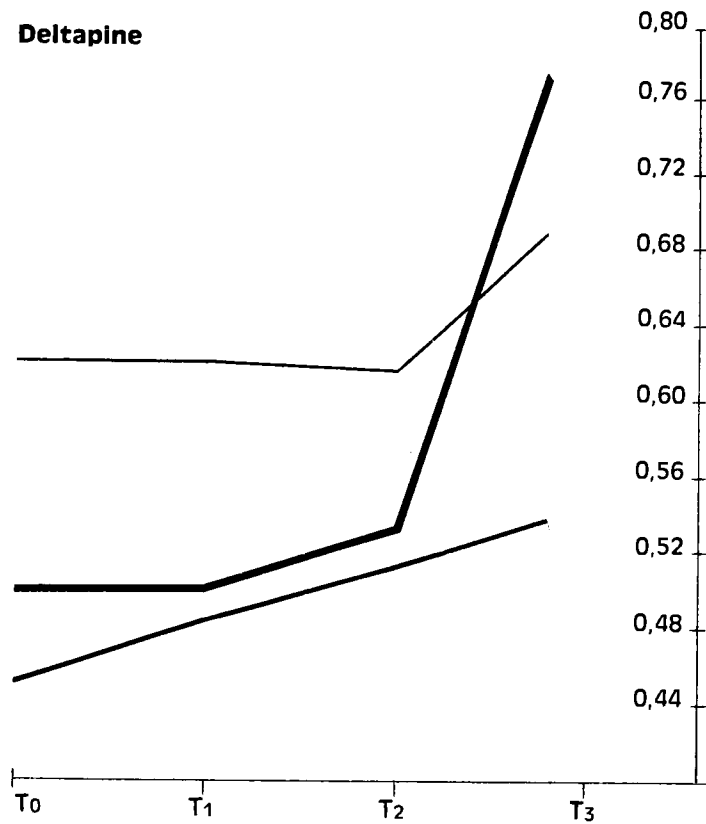
Il est donc permis de penser que la toxicité manganique induit en quelque sorte une "toxicité secondaire" par le magnésium, par suite d'une absorption mal contrôlée de cet ion lorsque la plante est soumise à un traitement toxique. Les variétés susceptibles d'une meilleure résistance à cette toxicité semblent aussi capables d'un contrôle d'absorption plus efficace de ce cation.

Le graphique 19 montre que le traitement T3 correspond pour toutes les variétés aux courbes supérieures par rapport aux courbes exprimant les données des plantes témoins. La variété P 14 ne fait pas exception, ce qui prouve que, même dans les conditions de grave toxicité, la migration du magnésium vers les feuilles n'est pas limitée

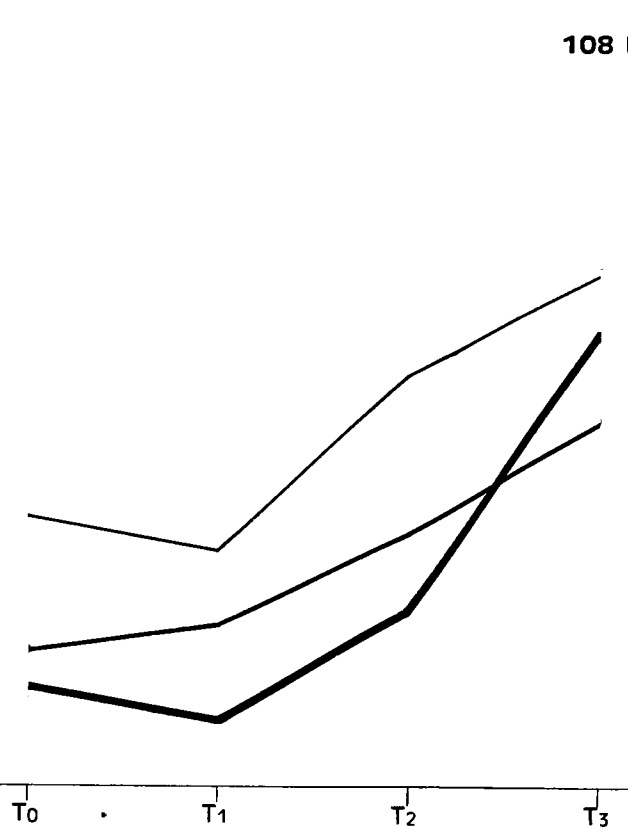
5 . Le FER.

Les dosages de fer ont été faits seulement dans les feuilles. Les résultats, présentés dans le tableau ci-dessous, font apparaître l'antagonisme d'absorption avec le manganèse entre les cultures-témoins et les cultures intoxiquées. D'une manière générale, les quantités présentes sont faibles pour tous les traitements comparativement à celles trouvées pour le manganèse, mais ceci semble normal compte tenu des quantités introduites dans les milieux nutritifs témoins (10 ppm. Fe⁺⁺⁺).

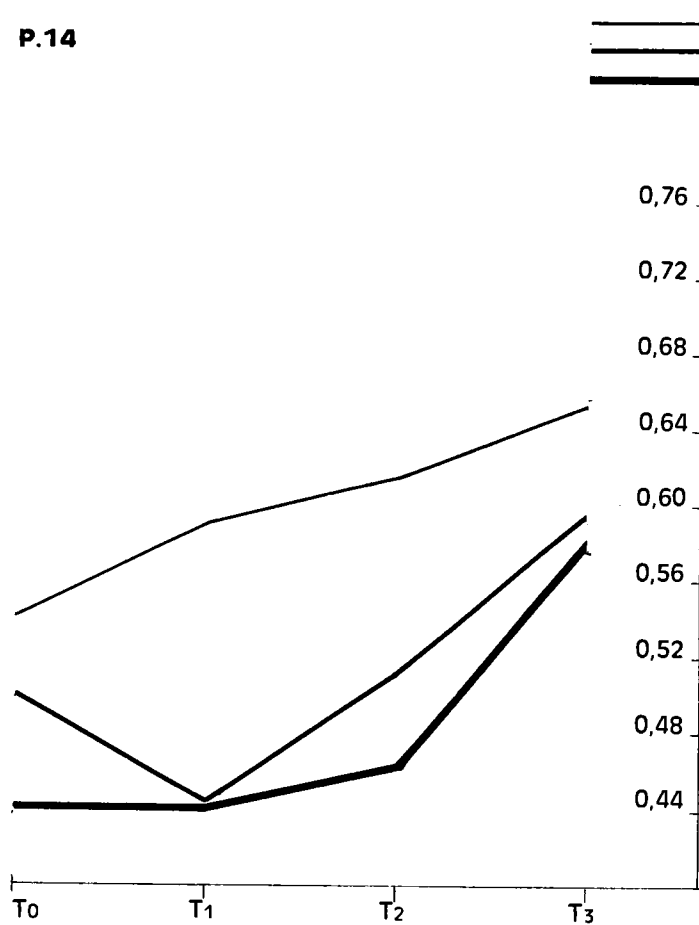
Deltapine



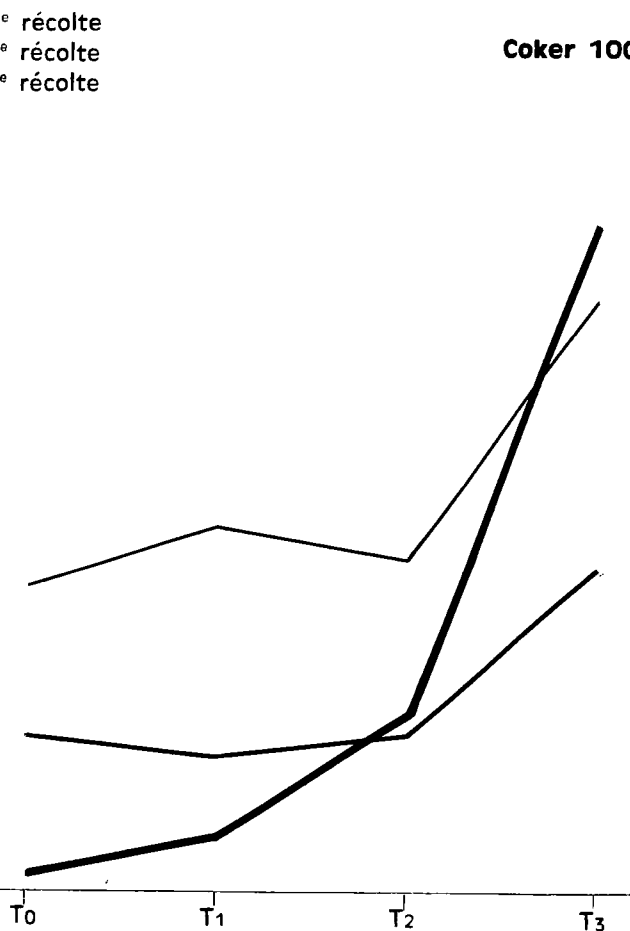
108 F



P.14



Coker 100



Graphique 20 Teneur en Mg des Feuilles (en g. 100 de poids sec)

Variétés	1ère Récolte		2ème Récolte	3ème Récolte
Deltapine	T 0	200	252	312
	T 1	97	243	220
	T 2	122	273	256
	T 3	89	222	133
108 F	T 0	165	173	329
	T 1	103	177	152
	T 2	106	205	138
	T 3	73	146	131
P 14	T 0	226	283	211
	T 1	119	179	149
	T 2	198	176	171
	T 3	127	167	106
Coker	T 0	226	266	321
	T 1	197	196	179
	T 2	190	124	152
	T 3	123	112	127

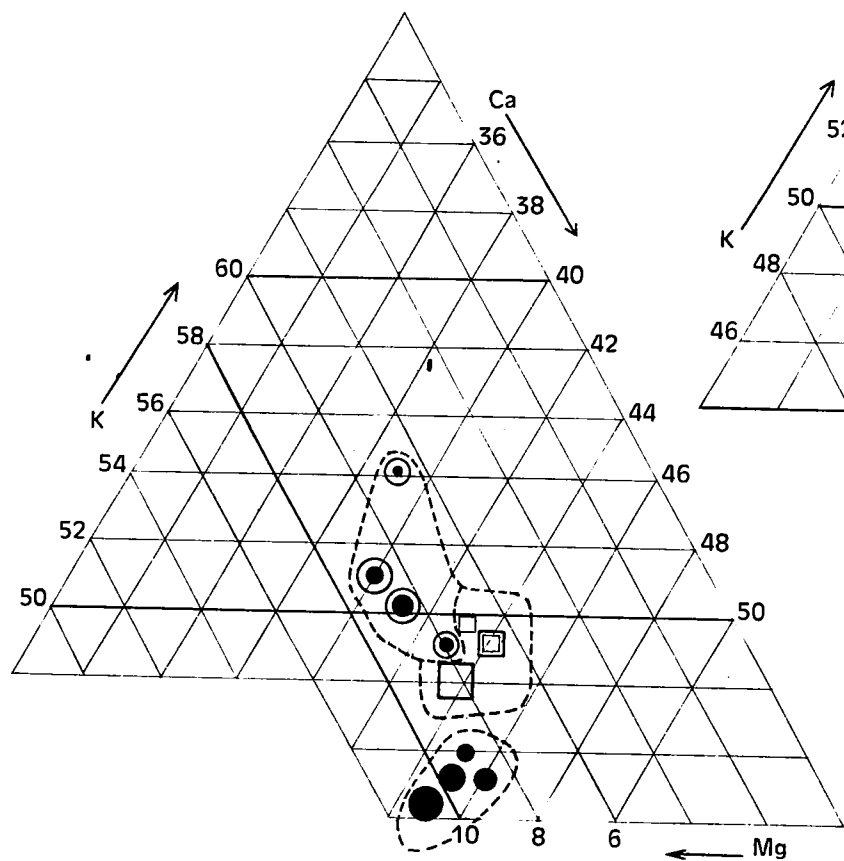
Tableau n° 13 - Teneurs en fer observées dans les feuilles (en ppm)

6 . BILAN GENERAL DES CATIONS, DANS LES FEUILLES.

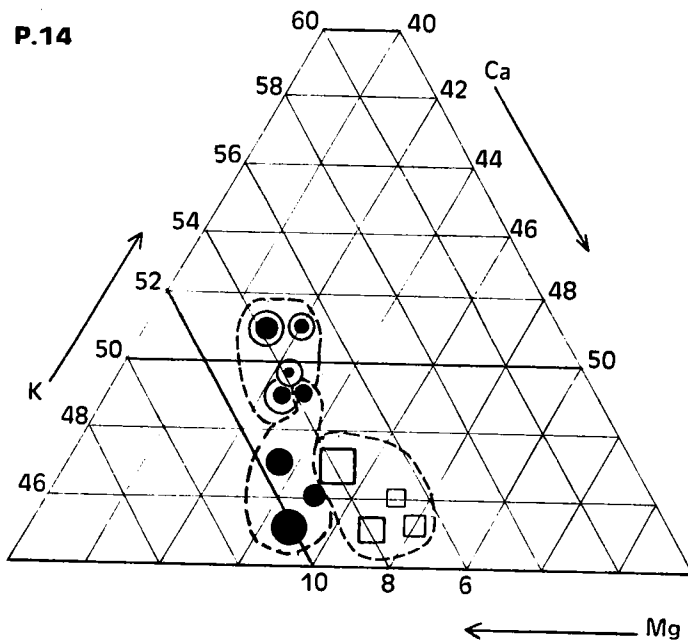
a - Le graphique 21 montre, suivant une disposition trilinéaire, des coordonnées, la répartition des points correspondant aux traitements, pour les 3 époques successives de prélèvements.

. A la 1ère récolte, on observe quelques différences de disposition pour les 4 variétés. D'une manière générale, le traitement T 3 déplace l'équilibre des cations dans le sens de l'augmentation du pourcentage de magnésium, la somme K + Ca + Mg étant rapportée à 100, tandis que les variations relatives du potassium et du calcium sont différentes pour Coker essentiellement. On voit, en effet, sur le graphique que le pourcentage de potassium dans la somme totale des cations passe de :

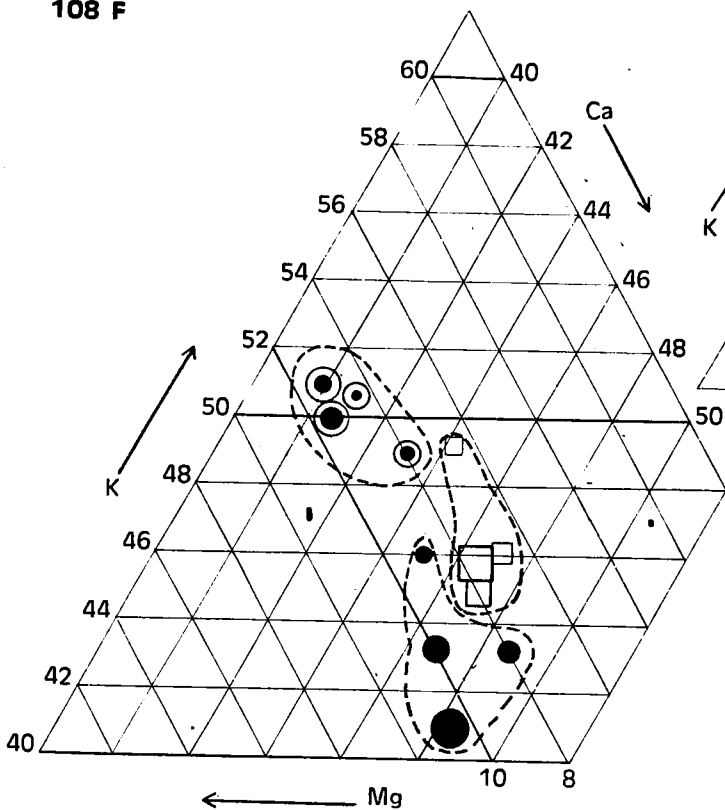
Deltapine



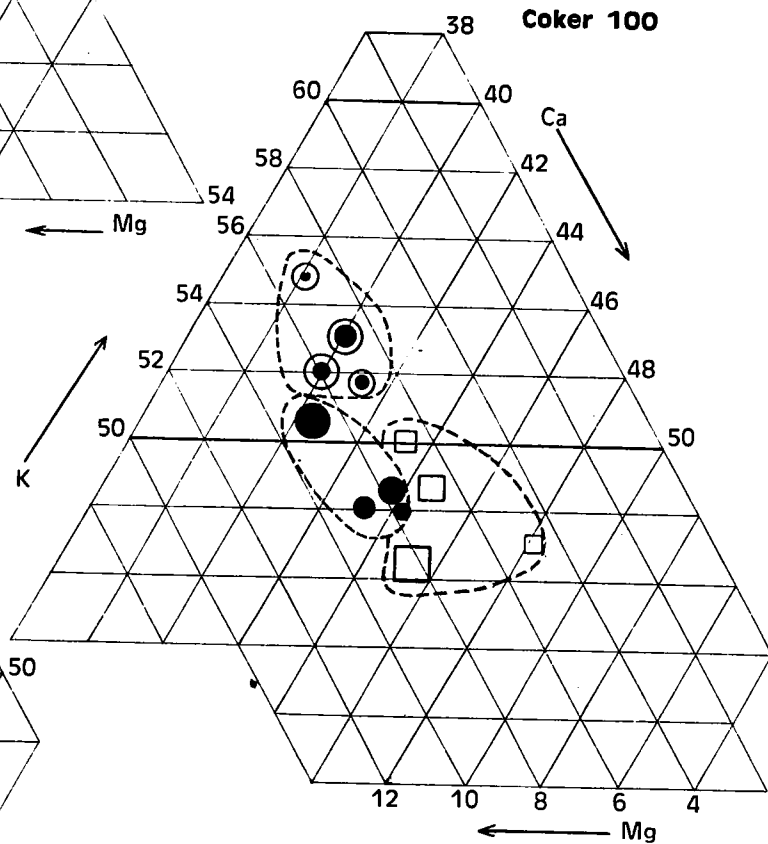
P.14



108 F



Coker 100



	T ₀	T ₁	T ₂	T ₃
1 ^{re} récolte	●	●	●	●
2 ^e récolte	⊙	⊙	⊙	⊙
3 ^e récolte	□	□	□	□

Graphique 21

Variation de l'Équilibre des Cations Rapport des pourcentages respectifs des Cations à leur somme (Feuilles 3^e Récolte)

46 à 44 % entre T0 et T3 pour Deltapine

46 à 40 % entre T0 et T3 pour 108 F

49 à 45 % entre T0 et T3 pour P 14

48 à 51 % entre T0 et T3 pour Coker 100

Trois des variétés offrent donc, dans le jeu de leur équilibre cationique, une tendance à limiter le taux de K lorsque la teneur en manganèse est élevée ; Coker fait exception.

Les variations des pourcentages relatifs en calcium sont en sens inverse ou sans changement :

45 % entre T0 et T3 pour Deltapine

45 à 49 % entre T0 et T3 pour 108 F

43 à 45 % entre T0 et T3 pour P 14

44 à 40 % entre T0 et T3 pour Coker 100

Le magnésium varie aussi dans le sens d'une augmentation entre les traitements extrêmes, et ceci pour les quatre variétés :

9 à 11 % entre T0 et T3 pour Deltapine

9 à 11 % entre T0 et T3 pour 108 F

7,5 à 9,5 % entre T0 et T3 pour P 14

8 à 9 % entre T0 et T3 pour Coker 100.

. A la 2ème récolte, le déplacement de l'ensemble des points correspondant à ce stade de croissance va dans le sens de l'augmentation du pourcentage relatif de potassium et de la diminution de celui du calcium. Cette variation joue pour tous les traitements, ce qui implique que les traitements toxiques n'empêchent pas l'évolution des teneurs en K et Ca, en ce qui concerne leur migration et leur répartition au niveau des feuilles. Les variétés Coker et Deltapine se différencient des deux variétés résistantes à ce stade de croissance, par un niveau plus élevé de potassium et un niveau moins élevé de calcium. Pour P 14 et 108 F, le maintien d'un taux de calcium suffisant au niveau de la feuille constitue probablement un élément de résistance à la toxicité.

. A la 3ème récolte, le graphique 29 indique un nouveau déplacement de l'équilibre K-Ca-Mg dans le sens d'une régression du potassium, accompagnée d'une augmentation du calcium. En même temps, les pourcentages relatifs du magnésium diminuent à ce stade de la précapsulaison. Les cultures-témoins suivent

les mêmes tendances, ce qui implique que les effets des traitements ne jouent pas sur les répartitions et les mouvements des éléments minéraux au niveau des feuilles, même dans le cas où la plante est gravement perturbée par l'oligo-élément toxique. On peut observer sur le graphique que "l'élasticité" figurée des équilibres des cations paraît plus grande pour P 14 et pour 108 F que pour les deux variétés sensibles.

A ce stade de croissance, et pour ce nouvel équilibre K-Ca-Mg, les tendances observées entre les traitements extrêmes sont dans le sens d'une régression des valeurs du potassium pour Deltapine, Coker et 108 F, tandis qu'elles demeurent analogues, sensiblement, chez P 14.

b - Afin de mieux comprendre l'influence du traitement toxique sur le bilan général des cations, l'expression graphique de coordonnées trilineaires peut être complétée par celle des rapports des pourcentages respectifs des cations K, Ca, Mg et Mn dont il faut évidemment tenir compte dans le bilan, en raison des taux élevés qu'il présente, à leur somme globale, expression figurée sur les graphiques 22-23-24 et 25 intéressant la 3ème récolte. L'échelle des abscisses représente la valeur absolue de la somme, celle des ordonnées, logarithmique, correspond aux pourcentages respectifs de chacun des cations.

Ces graphiques mettent bien en évidence une relation entre l'étalement de la somme correspondant aux traitements extrêmes et la résistance de la variété étudiée, à la toxicité, alors que les proportions relatives de chacun des deux groupes de cations magnésium-manganèse d'une part, potassium-calcium d'autre part, restent sensiblement analogues pour les quatre variétés.

- Chez Coker 100.

Les traitements T1 correspondent au minimum de la valeur de la somme des cations, les traitements T3 au maximum. L'amplitude entre ces deux valeurs extrêmes est la plus grande de celles observées pour les 4 variétés.

Les deux groupes de cations sont bien différenciés. Dès le traitement T2, la proportion de manganèse devient plus grande que celle de magnésium ; elle atteint une valeur d'environ 14 % de la somme $K + Ca + Mg + Mn$. C'est la variété qui comporte la proportion la plus élevée de l'oligo-élément.

Les proportions relatives de calcium et potassium diminuent entre les plantes témoins et les plantes soumises au traitement T3.

- Chez Deltapine.

L'augmentation de la valeur de la somme totale des cations entre traitements extrêmes est du même ordre que celle observée chez Coker.

La proportion de manganèse atteint à peu près celle de magnésium à partir du traitement T2, et devient plus élevée au traitement T3.

Comme chez Coker, les proportions relatives de calcium et potassium diminuent entre les plantes témoins et les plantes malades.

- Chez 108 F.

La valeur de la somme totale des cations est inférieure à celle correspondant aux deux premières variétés, ainsi que l'indique le graphique 24.

La proportion de manganèse est supérieure à celle de magnésium pour les plantes soumises au traitement T3. Comme pour les deux précédentes variétés, les proportions relatives du calcium et du potassium diminuent entre T0 et T3.

L'amplitude des courbes est ici beaucoup plus réduite.

- Chez P 14.

Les variations maxima de la valeur de la somme des cations sont encore plus limitées.

Ici aussi, la proportion de manganèse s'accroît par rapport à celle de magnésium pour le traitement T2.

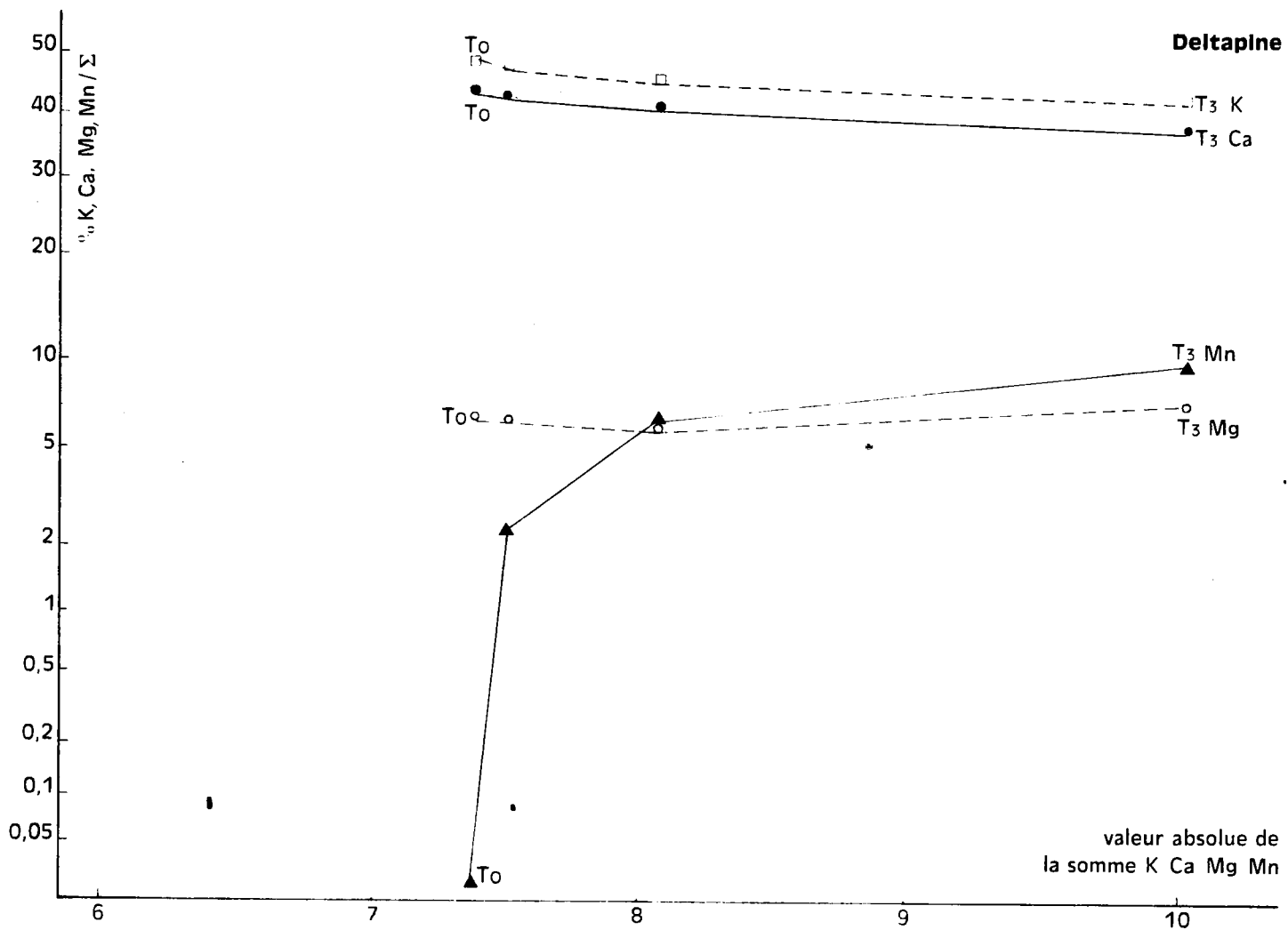
Potassium et calcium sont en proportions moindres chez les plantes soumises au traitement T3 que chez les plantes-témoins.

L'ensemble de ces observations se résume dans le tableau ci-dessous :

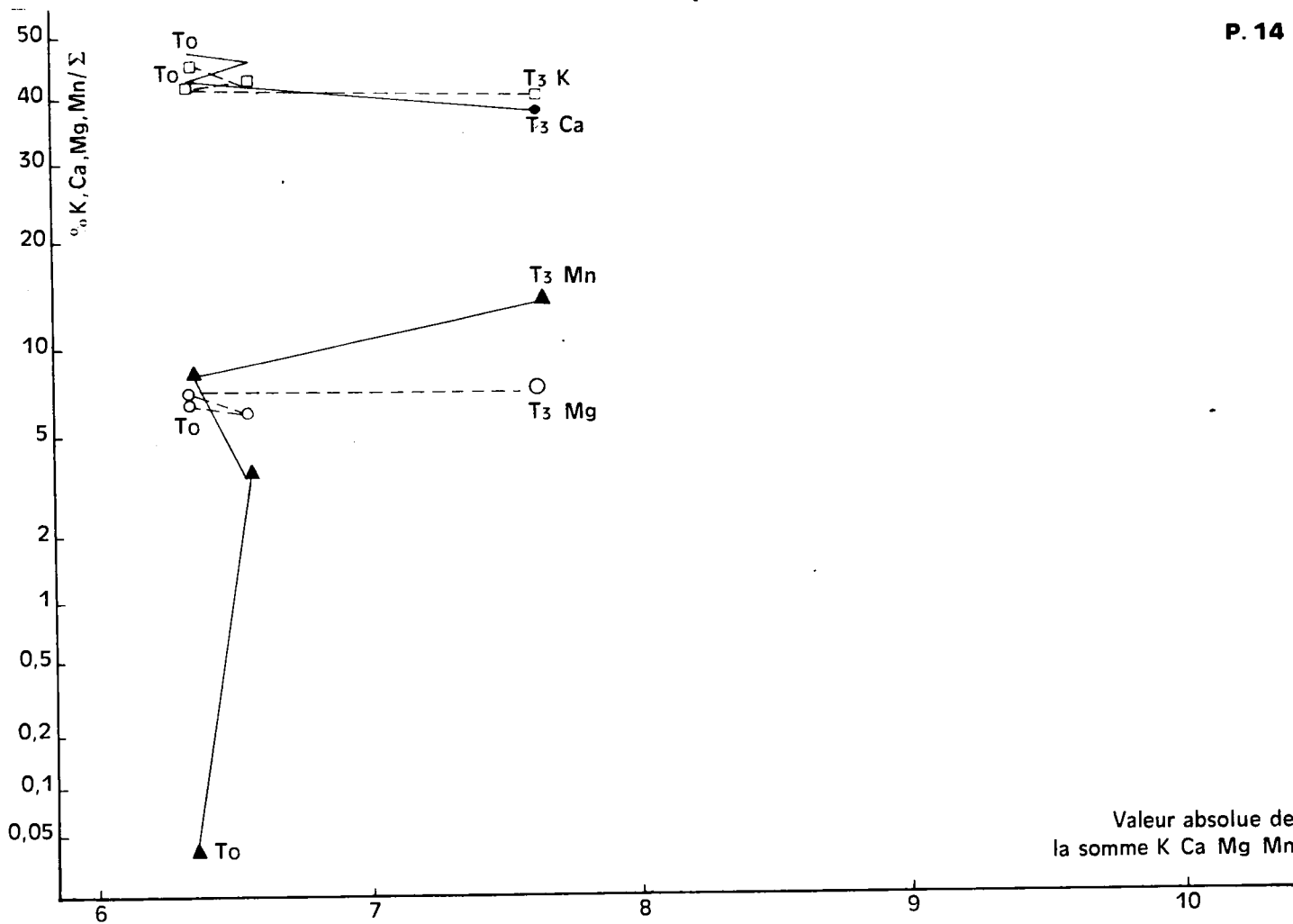
Influence du traitement toxique sur l'équilibre des cations									
Variétés	Augmentation de la somme totale	% de Mn		% de Mg		% de K		% de Ca	
		T 0	T 3	T 0	T 3	T 0	T 3	T 0	T 3
Coker	+ 24 %	0.04	14	5,5	8	46,5	40	48	38
Deltapine	+ 27 %	0.03	11	7	8	50	43	43	38
108 F	+ 19 %	0.02	11	6	7	49.5	40	44.5	42
P 14	+ 15 %	0.03	12	7	8	46	41	47	39

Tableau n° 14

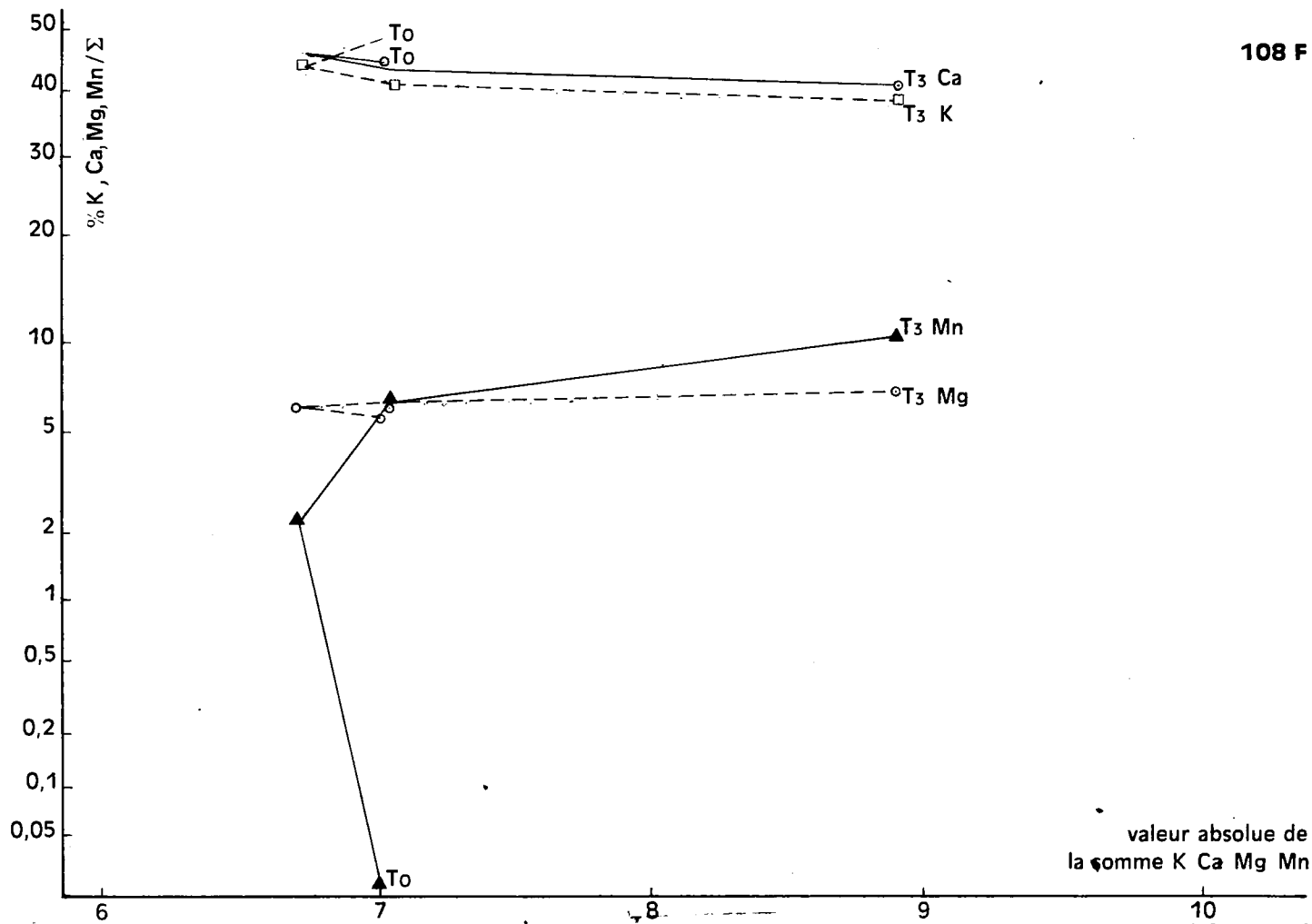
Les deux variétés résistantes sont moins minéralisées que les deux variétés sensibles, sous l'influence du traitement toxique. Leur faculté de résistance est sans doute liée à un meilleur contrôle de l'absorption des cations.



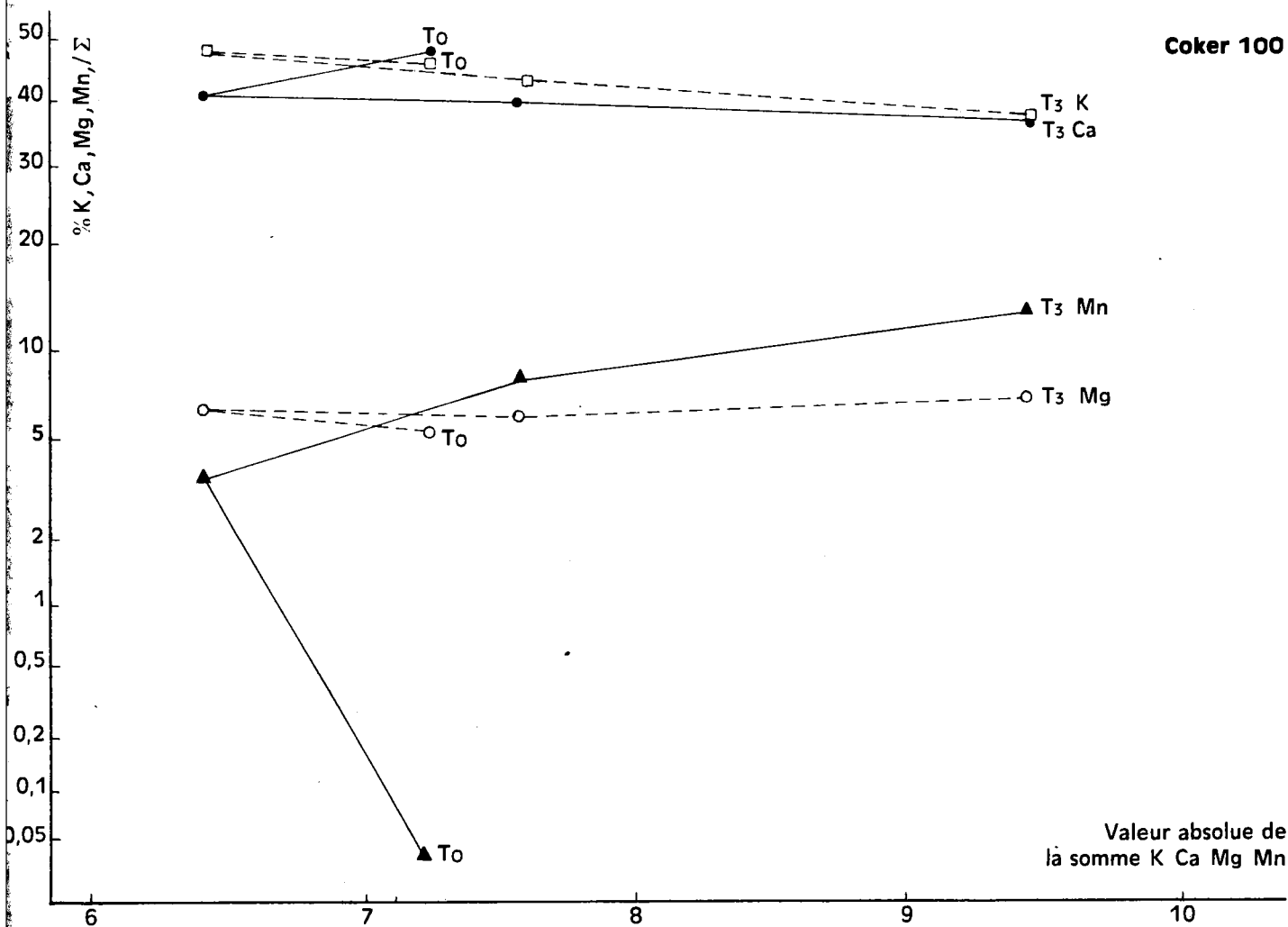
Graphique 22 Rapport des pourcentages respectifs des cations à leur somme (feuilles 3^e récolte)



Graphique 23 Rapport des pourcentages respectifs des cations à leur somme (feuilles 3^e récolte)



Graphique 24 Rapport des pourcentages respectifs des cations à leur somme (feuilles 3^e récolte)



Graphique 25 Rapport des pourcentages respectifs des cations à leur somme (feuilles 3^e récolte)

B - LES ANIONS.

1 . L'AZOTE.

a - Dans les racines.

La détermination de l'Azote total donne, pour cet élément, des valeurs de l'ordre de 1,5 à 2,5 % de matière sèche, les pourcentages diminuant de façon générale de la 1ère à la 3ème époque de prélèvement (tableau 15). L'effet des traitements est nul, pour les stades de croissance étudiés, chez la variété la plus résistante où le taux d'Azote n'est pas perturbé par la toxicité, c'est-à-dire chez P 14 où l'absorption de l'Azote est importante pendant les premiers stades de croissance, et les pourcentages retrouvés dans les racines décroissent régulièrement avec l'âge de la plante. Cette diminution des taux correspond à un appel constant des matières azotées absorbées vers les parties aériennes du végétal. Les effets des traitements se calquent sur l'évolution observée dans les cultures-témoins.

Chez 108 F, l'effet des traitements se traduit d'abord par un abaissement des teneurs en Azote, lorsque le milieu nutritif contient plus de Manganèse, puis une augmentation quand les doses qu'il comporte abordent ou représentent des niveaux toxiques.

Chez les deux variétés sensibles, les teneurs sont perturbées pendant les premiers stades de la croissance, mais dans l'ensemble le traitement T3 paraît favoriser chez la plante adulte, l'élévation des teneurs en Azote, de façon non significative cependant.

b - Dans les tiges.

Les teneurs sont en général un peu inférieures à celles observées dans les racines.

On constate, en premier lieu, qu'il apparaît quelques différences variétales de teneur en Azote total au niveau des tiges dans les cultures-témoins.

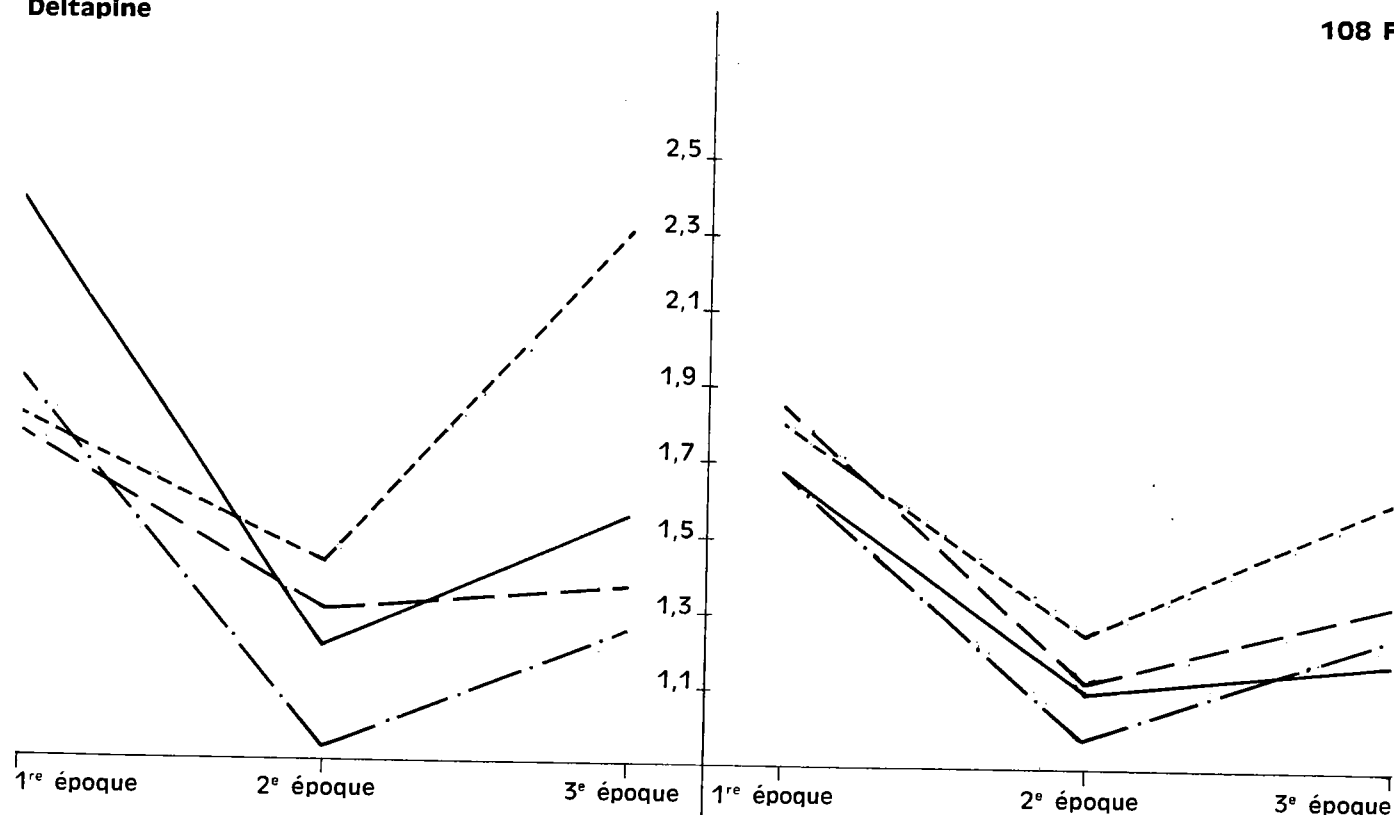
Pour les quatre variétés, pendant le premier stade de croissance, l'effet du traitement T1 contribue à abaisser légèrement les teneurs pour 3 des variétés ; cette diminution s'accuse pour les traitements T2. On observe ensuite pour T3 une nouvelle élévation qui paraît correspondre de la part de la plante à une réaction contre l'accroissement en Manganèse.

Tableau n° 15
Teneurs en AZOTE des feuilles, tiges et racines
(moyenne de 4 répétitions par traitement)

		FEUILLES			TIGES			RACINES		
		1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte	1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte	1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte
Deltapine	T 0	4,447	3,722	3,765	2,377	1,215	1,545	2,700	2,336	1,725
	T 1	4,175	3,627	4,020	1,916*	1,017	1,250	2,330	2,480	1,720
	T 2	4,125	3,702	4,125	1,765*	1,310	1,377	2,915	2,320	1,605
	T 3	4,262	3,675	3,667	1,812*	1,435	2,307	2,520	1,816	1,875
108 F	T 0	4,250	3,890	4,030	1,680	1,110	1,175	2,350	1,883	1,800
	T 1	4,355	3,847	3,905	1,682	1,042	1,260	1,915	1,726	1,535
	T 2	4,130	3,915	3,877	1,867	1,135	1,330	2,180	1,853	1,445
	T 3	4,257	3,922	3,775	1,852	1,267	1,605	2,345	1,906	1,875
P 14	T 0	4,415	3,830	3,262	2,150	1,477	1,165	2,605	2,043	1,670
	T 1	4,347	3,765	3,152	2,045	1,372	1,127	2,480	1,940	1,650
	T 2	4,285	3,560	3,337	1,862	1,295	1,112	2,545	1,936	1,647
	T 3	4,435	3,790	3,400	2,102	1,287	1,387	2,640	1,930	1,740
Coker 100	T 0	4,877	3,935	4,010	2,290	1,262	1,835	2,500	2,030	2,377
	T 1	4,575	3,872	3,827	1,925	1,420	1,500	2,460	2,293	1,455
	T 2	4,575	3,687	3,617	1,852	1,370	1,827	2,385	1,810	1,715
	T 3	4,412	3,745	3,525	2,075	1,560	1,620	2,530	1,865	2,210

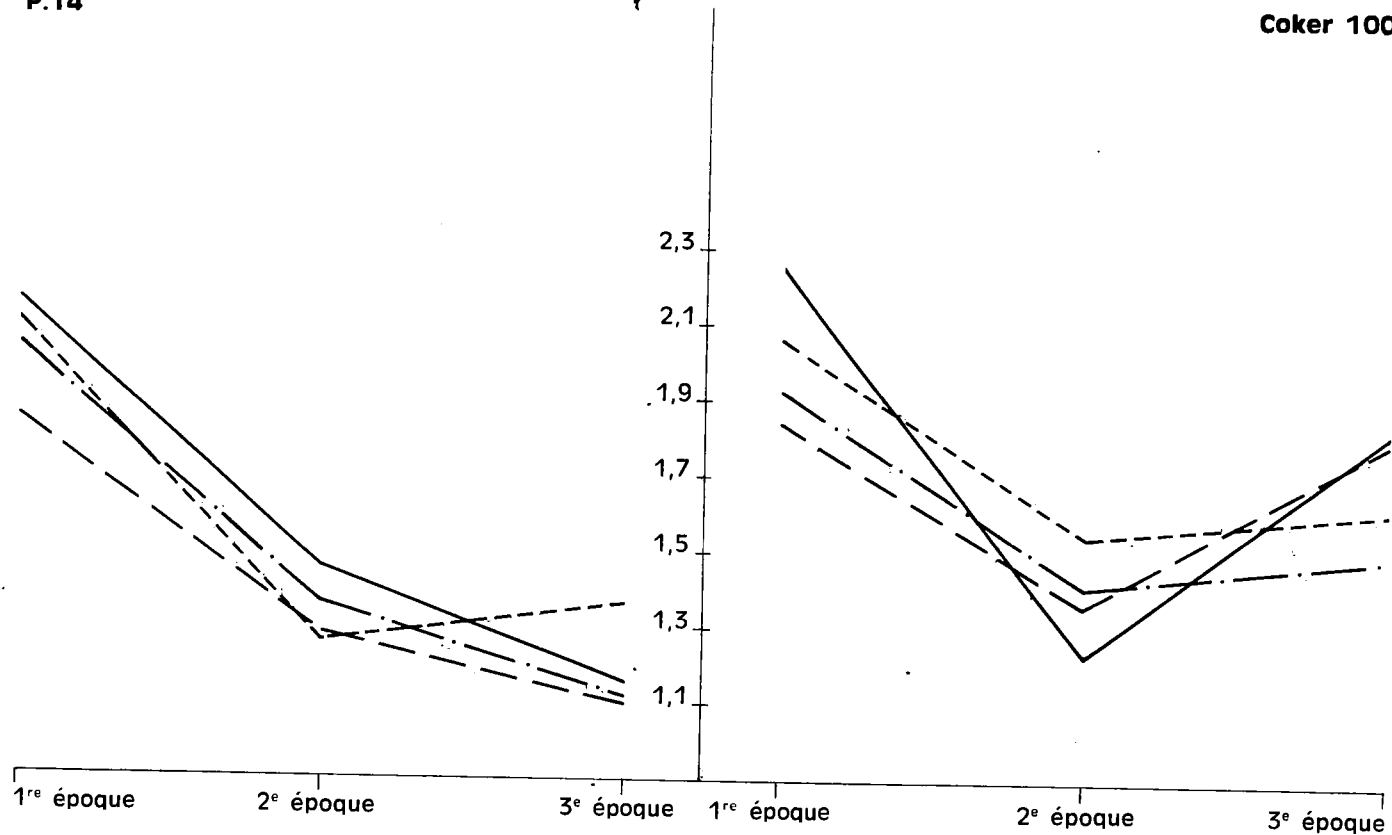
Deltapine

108 F



P.14

Coker 100



Graphique 26 Evolution de la teneur en N des Tiges (en g. % de poids sec)

A l'époque de la floraison, les teneurs s'abaissent en valeur absolue au niveau des tiges, par suite des besoins en cet élément imposés par ce stade physiologique, au niveau des organes en formation. A cette époque, l'effet des traitements paraît aussi jouer dans ce sens de l'augmentation du taux d'Azote, à part dans le cas de la variété P 14 où les teneurs restent assez sensiblement constantes quel que soit le traitement.

Enfin, au 3ème prélèvement, l'effet d'augmentation du pourcentage d'Azote total, essentiellement à partir des traitements T2 et T3, est presque toujours significatif par rapport aux traitements témoins, Coker 100 fait exception.

Le test de la somme des rangs fait apparaître les indications suivantes, pour les comparaisons individuelles de traitements :

Variétés	T ₀ / T ₁	T ₀ / T ₂	T ₀ / T ₃	T ₁ / T ₂	T ₁ / T ₃	T ₂ / T ₃
Deltapine	T ₁ < T ₀	N S	T ₀ < T ₃	N S	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃
108 F	N S	N S	T ₀ < T ₃	N S	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃
P 14	N S	N S	T ₀ < T ₃	N S	N S	N S
Coker 100	N S	N S	N S	N S	N S	N S

Tableau n° 16 - Seuil de probabilité : 10 %

Si l'on suit l'évolution des teneurs en Azote des tiges sur les plantes-témoins, on voit que les courbes qui la traduisent, sur le graphique 26 ont une forme de V plus ou moins ouvert. Les teneurs diminuent jusqu'à l'époque de la floraison, puis s'élèvent à nouveau jusqu'à la capsulaison. D'une manière générale l'effet des traitements ne modifie pas l'allure des courbes d'évolution, par rapport aux témoins.

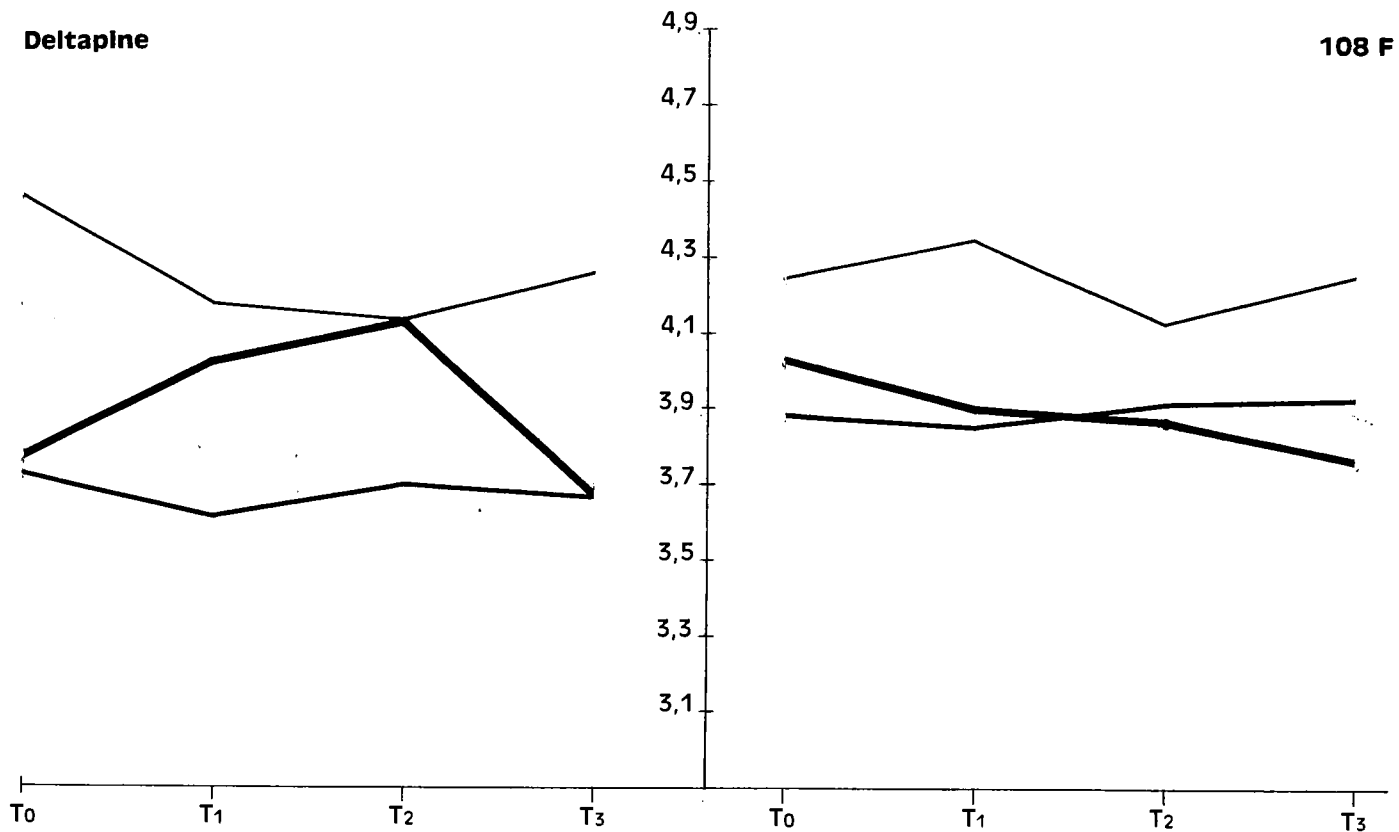
c - Dans les feuilles.

Les teneurs en Azote varient entre 3,5 et 5 % de poids sec suivant l'époque du prélèvement.

A la première époque, les teneurs sont les plus élevées en valeur absolue. D'une manière à peu près générale, les teneurs subissent peu de va-

Deltapine

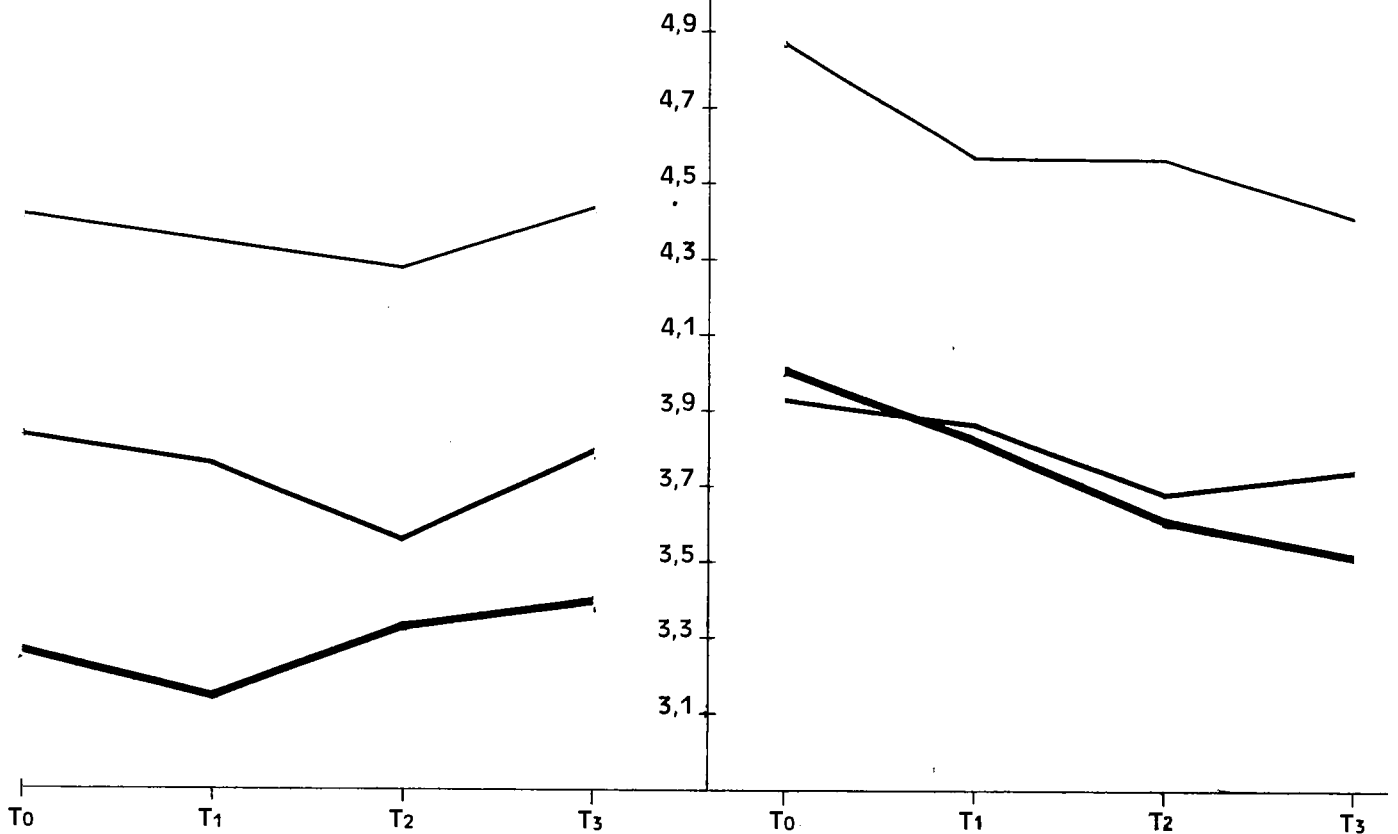
108 F



P.14

Coker 100

— 1^{re} récolte
— 2^e récolte
— 3^e récolte



Graphique 27 Teneur en N des Feuilles (en g. % de poids sec)

riations à ce stade, entre les traitements extrêmes. Chez Coker 100, toutefois, on observe une tendance à l'abaissement du taux d'azote foliaire, dès le premier prélèvement.

Chez P 14 et 108 F, le niveau de l'Azote demeure à peu près constant entre le traitement le plus toxique et le traitement témoin.

A la 2ème époque, les teneurs s'abaissent en valeur absolue pour toutes les variétés par rapport à la 1ère époque. Les tendances générales des variations induites par l'effet des traitements demeurent sensiblement comparables à celles observées pendant le premier stade de croissance. Chez Coker, les teneurs ont toujours tendance à s'abaisser pour l'ensemble des traitements.

A la 3ème époque, les valeurs de l'Azote restent pour la plupart voisines de celles de la 2ème époque.

Chez P 14, il n'y a aucun effet significatif de traitements sur les quantités retrouvées. On peut donc estimer que la faculté de résistance se trouve liée à l'absence de perturbation du niveau azoté dans l'ensemble de la plante.

Statistiquement, on observe les résultats suivants, pour la 3ème époque.

Variétés	T ₀ / T ₁	T ₀ / T ₂	T ₀ / T ₃	T ₁ / T ₂	T ₁ / T ₃	T ₂ / T ₃
Deltapine	N S	N S	N S	N S	T ₃ < T ₁	T ₃ < T ₂
108 F	N S	N S	T ₃ < T ₀	N S	N S	N S
P 14	N S	N S	N S	N S	N S	N S
Coker 100	N S	N S	T ₃ < T ₀	N S	N S	N S

Tableau n° 17 - Seuil de probabilité : 10 %

Pour les trois autres variétés, l'effet du traitement toxique abaisse significativement le niveau du taux d'Azote foliaire. Il doit correspondre à une inhibition de la migration de l'élément.

Chez la variété P 14, résistante, le graphique 26 fait bien apparaître cette tendance au maintien du taux azoté même dans le cas du traitement toxique.

2 . Le PHOSPHORE.

Parmi tous les éléments minéraux étudiés jusqu'ici, le Phosphore est indubitablement celui dont la répartition à travers la masse végétale apparaît la plus homogène. Les différences observables entre les trois éléments anatomiques analysés sont faibles (tableau n° 1).

a - Dans les racines.

On observe généralement une diminution des teneurs de la 1ère à la 3ème récolte.

Chez P 14, l'effet de la toxicité correspond à un abaissement du taux de Phosphore, au niveau de la racine. Ici encore, la faculté de sélection au niveau de l'absorption apparaît reliée à la notion de résistance à la toxicité.

b - Dans les tiges.

Au niveau des tiges, l'effet des traitements s'avère pratiquement nul pendant la première partie du cycle végétatif, correspondant aux deux premiers prélèvements. Pour l'ensemble des variétés, les quantités de Phosphore diminuent en valeur absolue du 1er au 2ème prélèvement, tandis qu'à la 3ème récolte, les teneurs s'élèvent à nouveau par rapport à la 2ème.

Chez la variété P 14, on n'observe aucun effet de traitement, tandis que pour les 3 autres variétés le traitement toxique entraîne une élévation significative des teneurs en P par rapport à T0.

Variétés	T ₀ / T ₁	T ₀ / T ₂	T ₀ / T ₃	T ₁ / T ₂	T ₁ / T ₃	T ₂ / T ₃
Deltapine	N S	N S	T ₀ < T ₃	T ₁ < T ₂	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃
108 F	N S	N S	T ₀ < T ₃	T ₁ < T ₂	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃
P 14	N S	N S	N S	N S	N S	N S
Coker 100	N S	N S	T ₀ < T ₃	N S	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃

Tableau n° 18 - Test de la somme des rangs ;
seuil de probabilité : 10 %

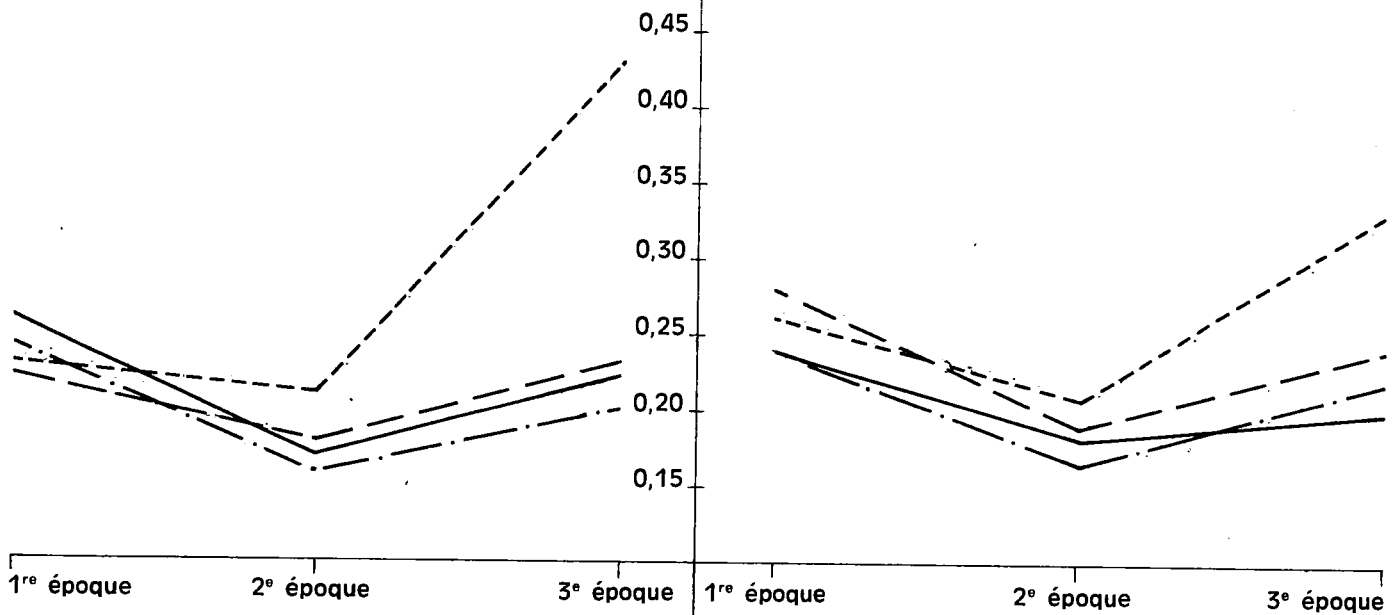
Le graphique 28 montre bien la constance des teneurs en P observé sur la variété P 14. Quels que soient le traitement et l'époque des prélèvements,

Tableau n° 19
Teneurs en PHOSPHORE des feuilles, tiges et racines
(moyenne de 4 répétitions par traitement)

		FEUILLES			TIGES			RACINES		
		1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte	1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte	1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte
Deltapine	T 0	0,565	0,432	0,495	0,265	0,177	0,220	0,395	0,340	0,325
	T 1	0,532	0,420	0,492	0,245	0,167	0,207	0,395	0,336	0,280
	T 2	0,497	0,420	0,505	0,225	0,180	0,232	0,425	0,363	0,325
	T 3	0,517	0,377	0,547	0,237	0,212	0,430	0,385	0,293	0,365
108 F	T 0	0,487	0,432	0,530	0,245	0,187	0,200	0,375	0,310	0,327
	T 1	0,497	0,442	0,480	0,242	0,172	0,222	0,340	0,296	0,335
	T 2	0,495	0,492	0,502	0,280	0,190	0,247	0,365	0,326	0,310
	T 3	0,500	0,477	0,630	0,260	0,215	0,335	0,380	0,360	0,390
P 14	T 0	0,560	0,455	0,475	0,267	0,187	0,182	0,415	0,330	0,292
	T 1	0,547	0,435	0,545	0,280	0,195	0,205	0,390	0,303	0,327
	T 2	0,517	0,432	0,510	0,252	0,190	0,177	0,420	0,313	0,313
	T 3	0,597	0,440	0,425	0,305	0,190	0,207	0,440	0,286	0,290
Coker 100	T 0	0,647	0,485	0,582	0,277	0,197	0,285	0,395	0,366	0,427
	T 1	0,565	0,450	0,602	0,255	0,212	0,237	0,365	0,383	0,355
	T 2	0,602	0,465	0,522	0,257	0,210	0,275	0,365	0,320	0,415
	T 3	0,612	0,502	0,630	0,287	0,212	0,365	0,410	0,320	0,455

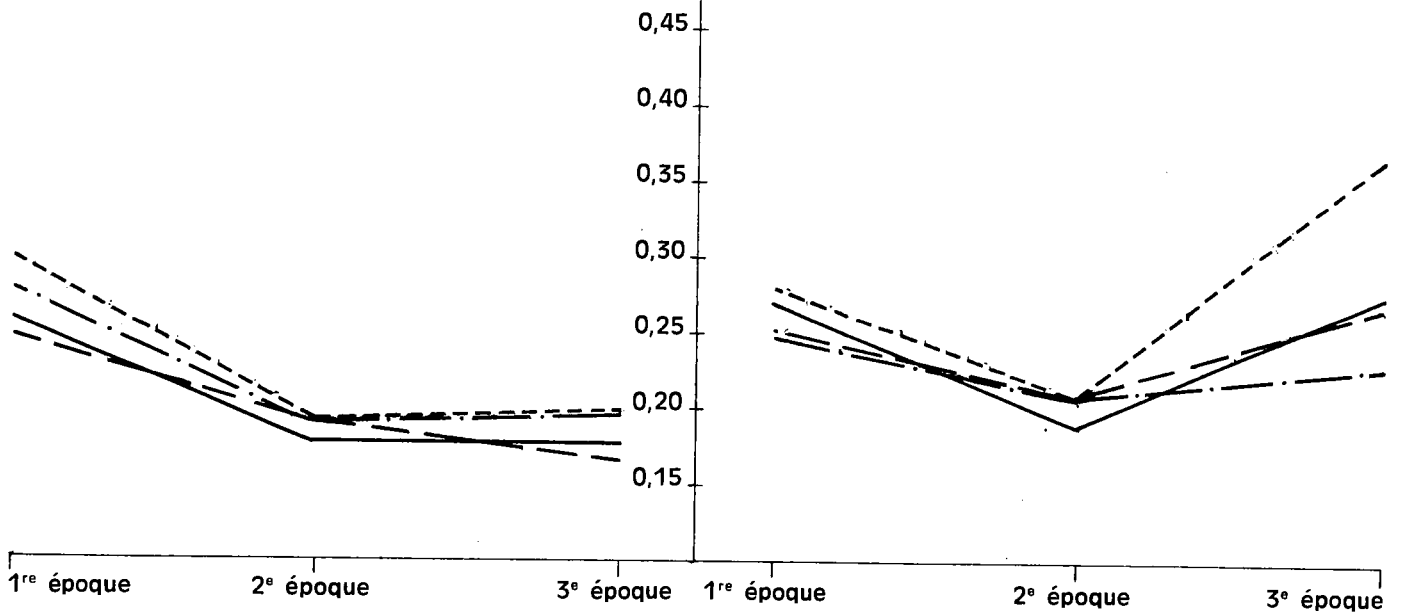
Deltapine

108 F

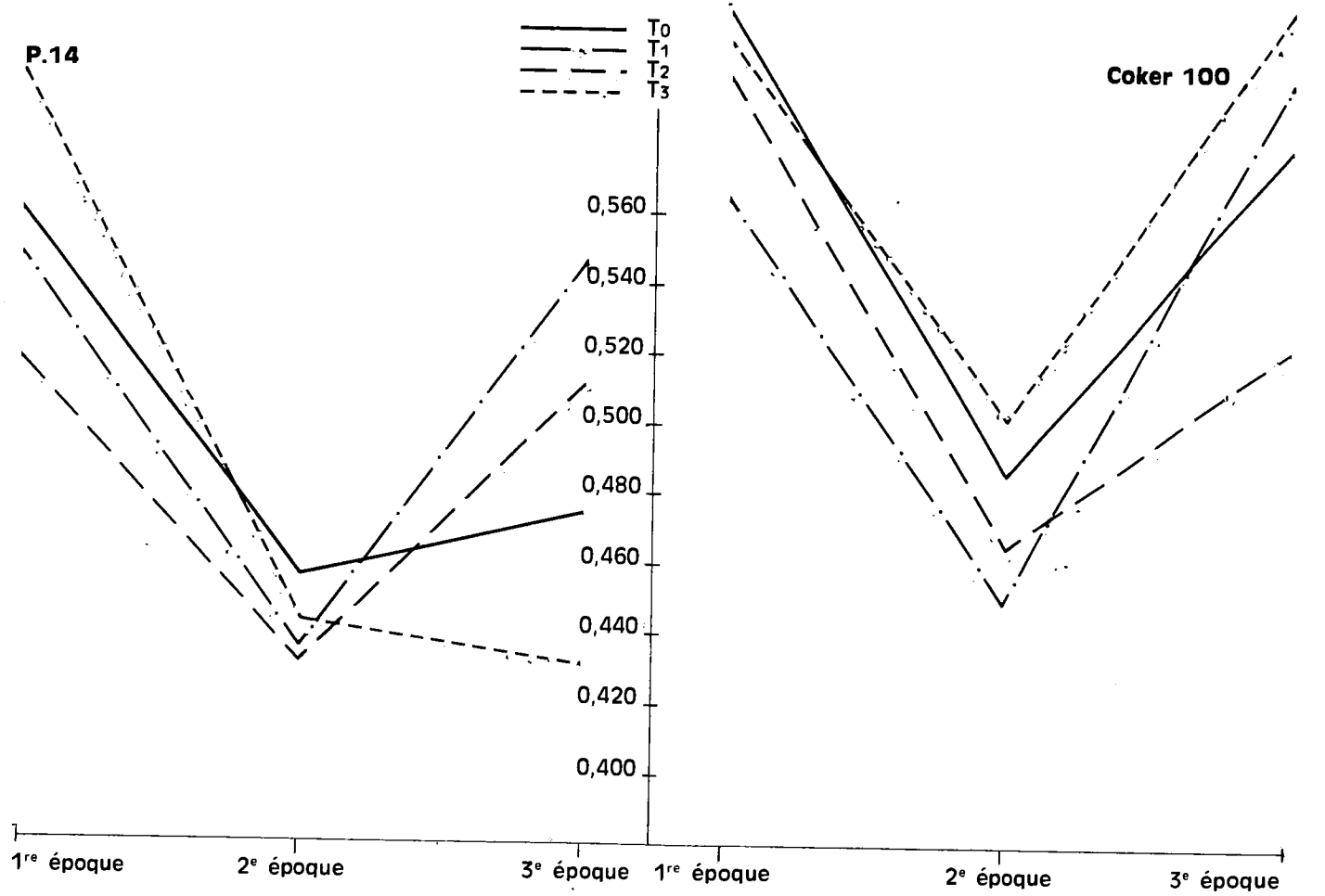
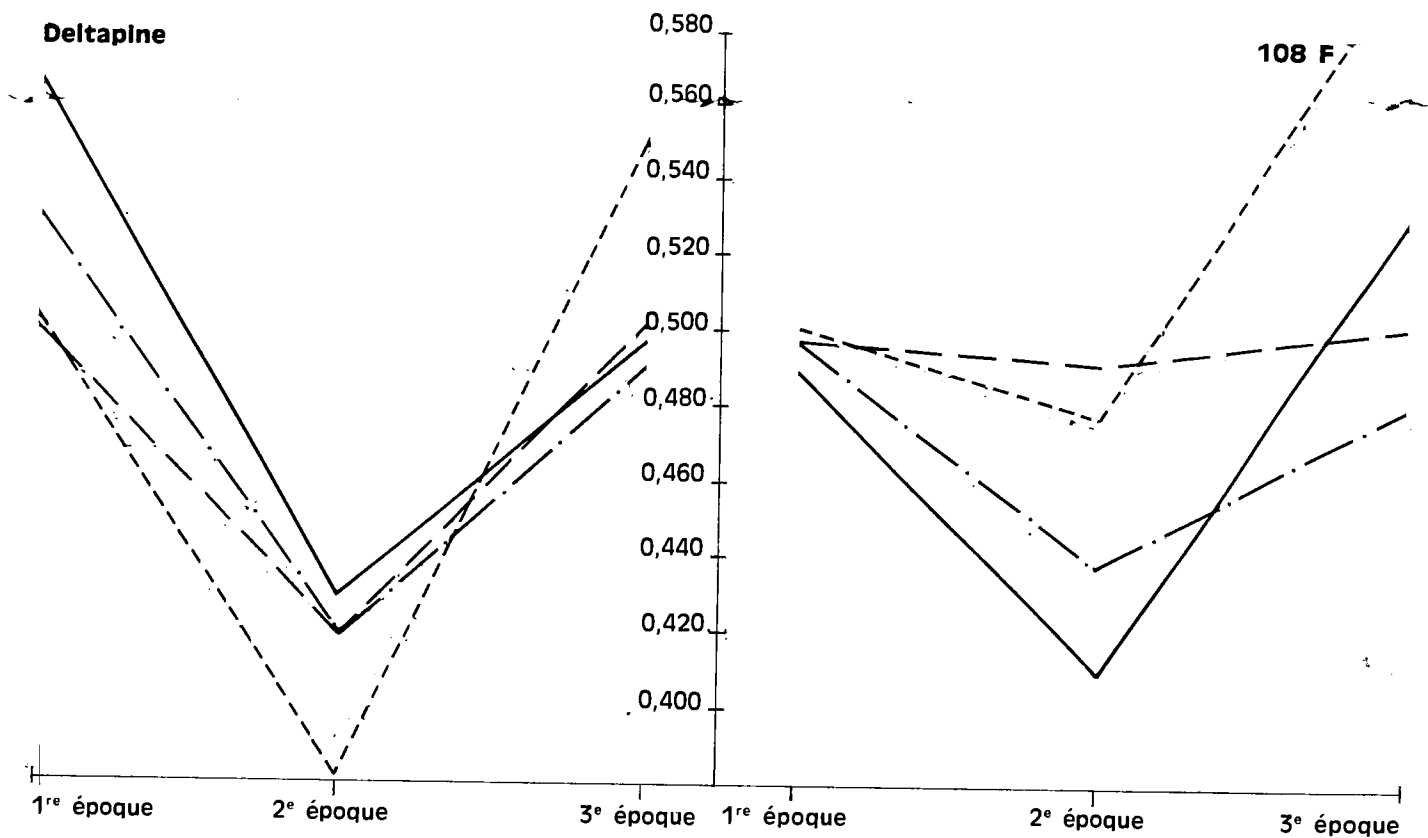


P.14

Coker 100

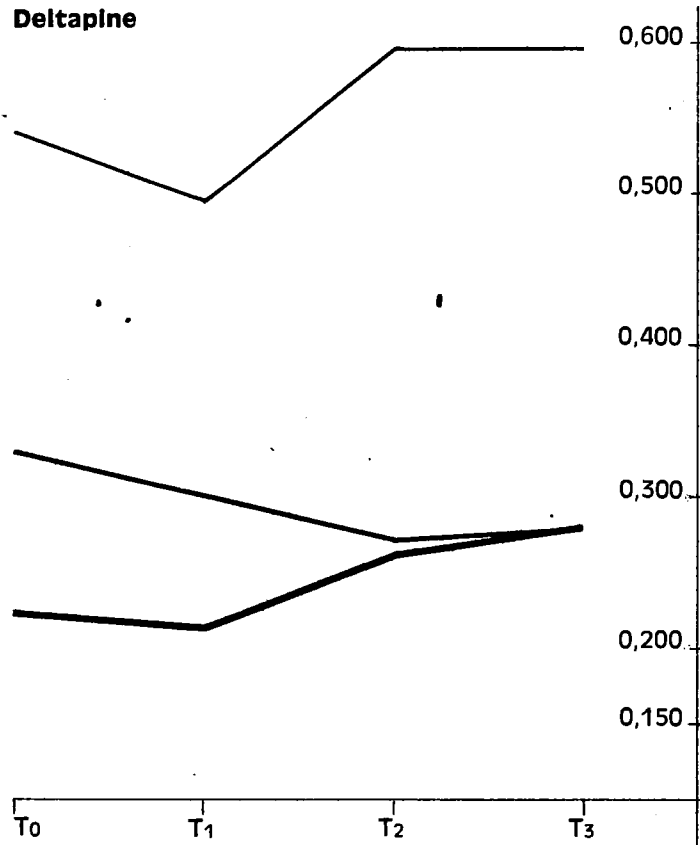


Graphique 28 Evolution de la teneur en P des Tiges (en g. % de poids sec)

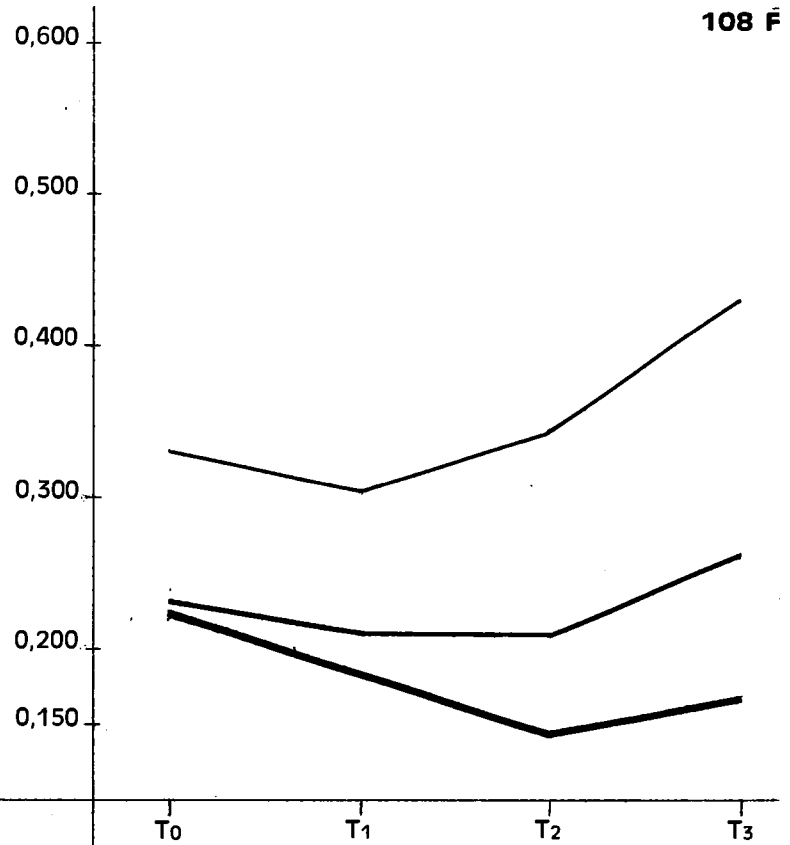


Graphique 29 Évolution de la teneur en P des Feuilles (en g. % de poids sec)

Deltapine

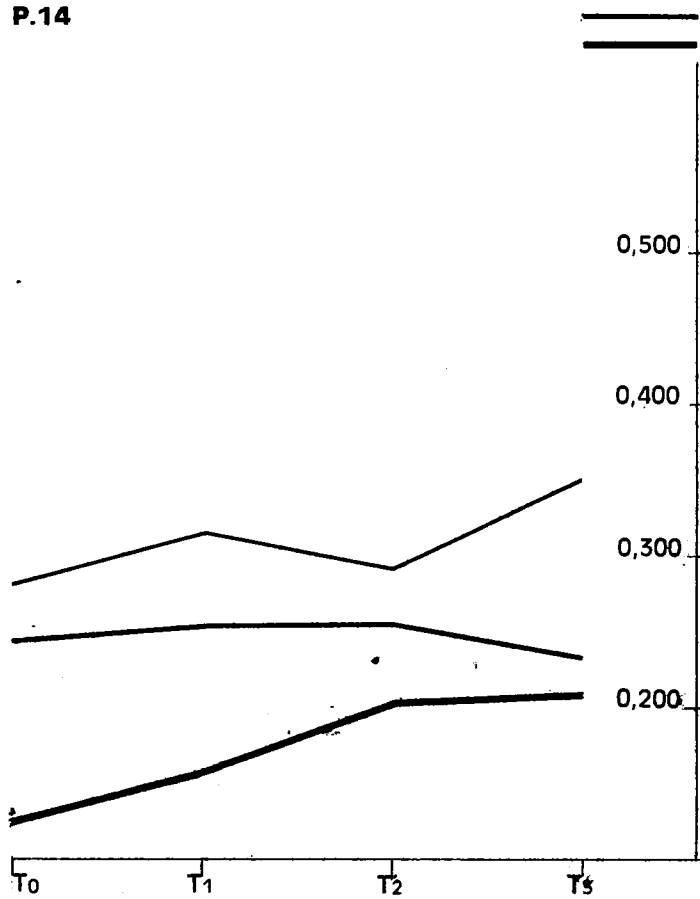


108 F

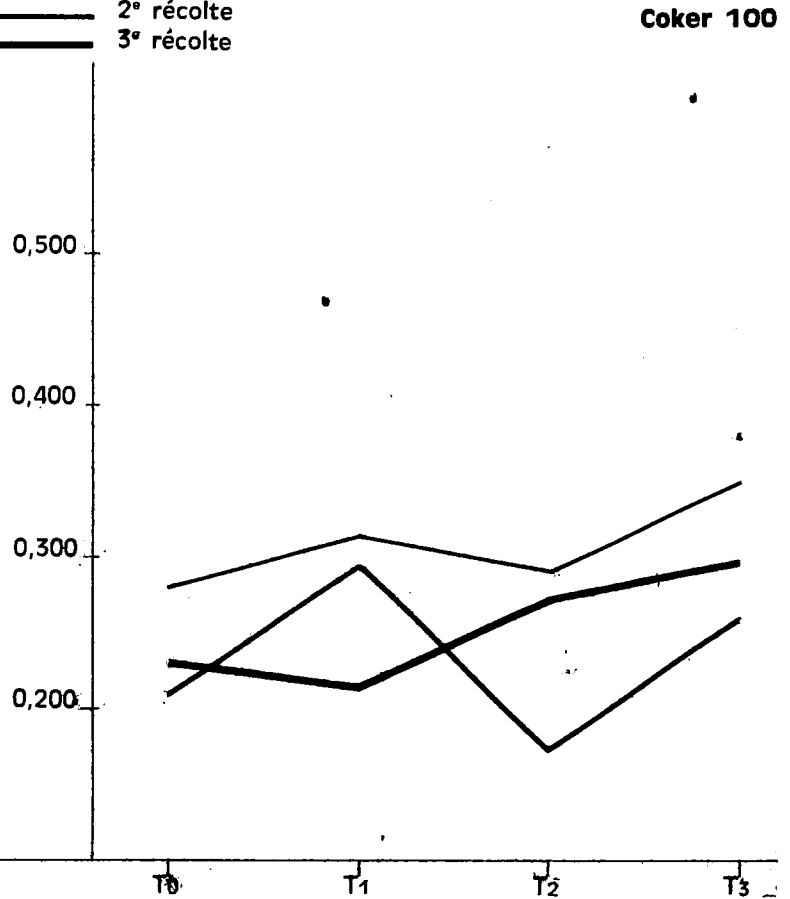


P.14

— 1^{re} récolte
— 2^e récolte
— 3^e récolte



Coker 100



Graphique 30 Teneur en S des Racines (en g. % de poids sec)

début de la formation des capsules. Il y a donc une période correspondant à une "dilution" de l'élément provoquée par la croissance. A cette phase, succède une nouvelle augmentation des taux correspondant à une forte absorption racinaire et à un nouvel apport massif vers les éléments foliacés. L'évolution des teneurs dans les cultures intoxiquées demeure sensiblement parallèle à celle observée pour les cultures témoins (graphique 29).

3 . Le SOUFRE.

La comparaison des teneurs retrouvées au niveau des trois sortes d'organes analysés fait apparaître les chiffres les plus élevés au niveau des feuilles où les taux de soufre atteignent, dans les premiers stades de croissance, 1,5 % de matière sèche chez les plantes-témoins, ce qui est une valeur élevée. On trouve par ailleurs plus de Soufre au niveau des racines qu'au niveau des tiges (Tableau 21).

a - Dans les racines.

Au premier prélèvement, l'effet des traitements et particulièrement du traitement T3 consiste en une augmentation du taux de S. Les différences de teneur créées par l'effet des traitements tendent à s'amenuiser à la 2ème récolte. Entre ces deux premiers stades de croissance, les taux de Soufre s'abaissent en valeur absolue pour toutes les variétés (graphique 29).

A la 3ème récolte, le traitement T3 élève significativement les teneurs par rapport à T0 ou à T1, chez Deltapine, P 14 et Coker.

On constate qu'au niveau des racines, l'action toxique joue dans le même sens pour l'absorption des anions NO_3 et SO_4 qui se trouve accrue.

Le taux de Soufre tend vers une décroissance continue entre les stades extrêmes de croissance étudiés dans les cultures-témoins. Il n'y a donc pas accumulation de Soufre au niveau des racines. Le traitement T1 indique une tendance analogue à celle observée pour les témoins en ce qui concerne l'évolution du Soufre. Les traitements T2 et surtout T3 se traduisent plutôt par une augmentation des teneurs qui pourrait correspondre à une difficulté de migration de l'élément vers les parties aériennes du végétal, induite par la toxicité.

b - Dans les tiges.

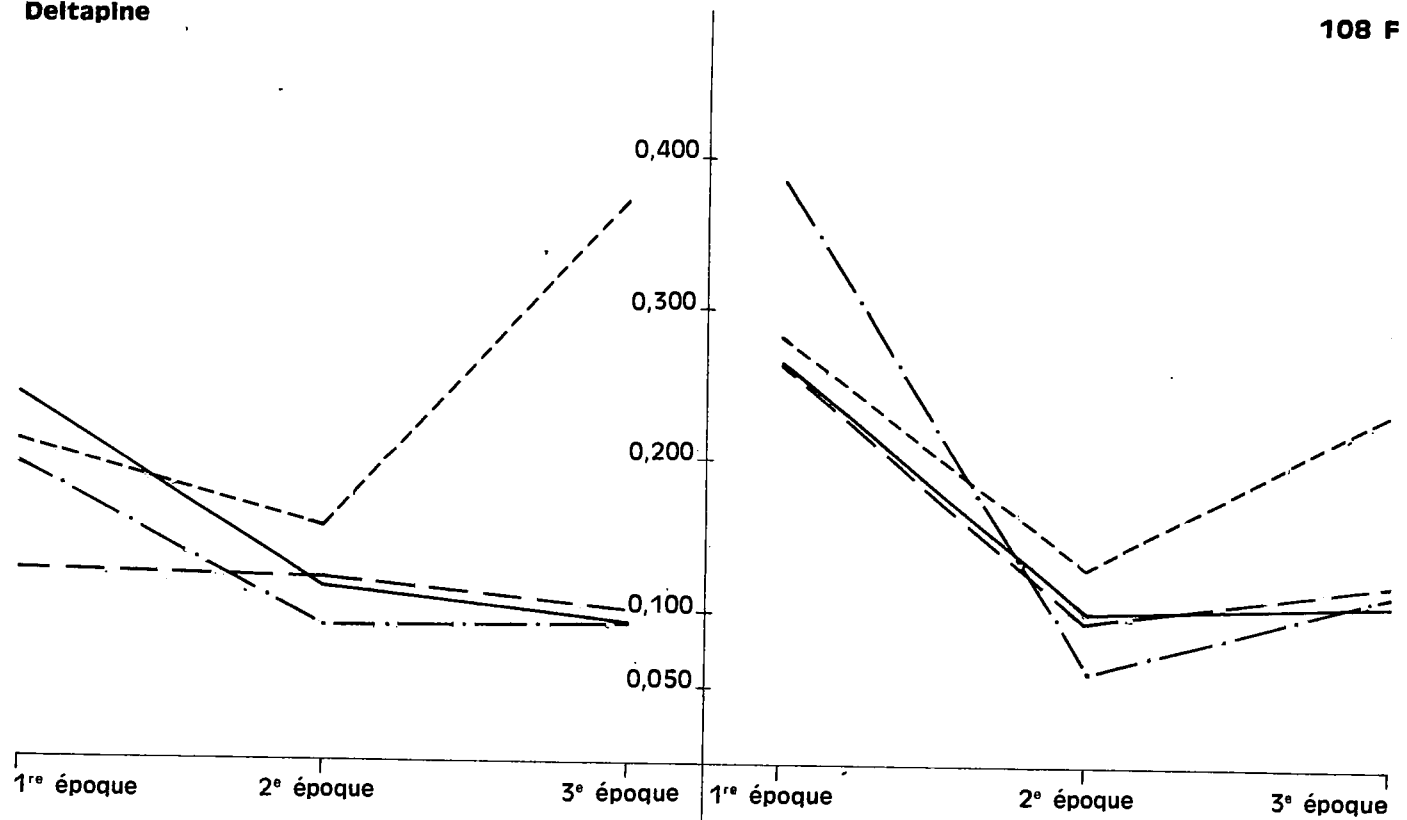
Il y a moins de Soufre au niveau des tiges qu'au niveau des racines.

Tableau n° 21
Teneurs en SOUFRE des feuilles, tiges et racines
(moyenne de 4 répétitions par traitement)

		FEUILLES			TIGES			RACINES		
		1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte	1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte	1ère récolte	2ème récolte	3ème récolte
Deltapine	T 0	1,142	0,805	0,850	0,240	0,135	0,090	0,540	0,330	0,225
	T 1	1,130	0,706	0,890	0,190	0,082	0,082	0,495	0,300	0,215
	T 2	1,040	0,740	0,867	0,152	0,137	0,102	0,595	0,270	0,265
	T 3	1,100	0,780	0,920	0,207	0,160	0,377	0,595	0,280	0,280
108 F	T 0	1,170	0,890	0,817	0,265	0,105	0,115	0,330	0,233	0,225
	T 1	1,165	0,842	0,622	0,385	0,067	0,130	0,305	0,210	0,189
	T 2	1,277	0,930	0,922	0,262	0,092	0,147	0,345	0,210	0,145
	T 3	1,410	0,937	1,160	0,282	0,127	0,235	0,430	0,263	0,170
P 14	T 0	1,507	1,002	0,940	0,273	0,080	0,132	0,280	0,246	0,125
	T 1	1,457	0,942	1,022	0,270	0,127	0,127	0,315	0,253	0,155
	T 2	1,385	0,975	0,865	0,251	0,105	0,122	0,290	0,256	0,207
	T 3	1,672	1,092	0,807	0,240	0,107	0,160	0,350	0,233	0,210
Coker 100	T 0	1,417	0,765	0,112	0,160	0,067	0,120	0,280	0,210	0,232
	T 1	1,173	0,812	0,937	0,177	0,075	0,095	0,315	0,296	0,215
	T 2	1,450	0,822	0,977	0,135	0,100	0,145	0,290	0,175	0,275
	T 3	1,560	0,885	1,352	0,175	0,109	0,260	0,350	0,260	0,295

Deltapine

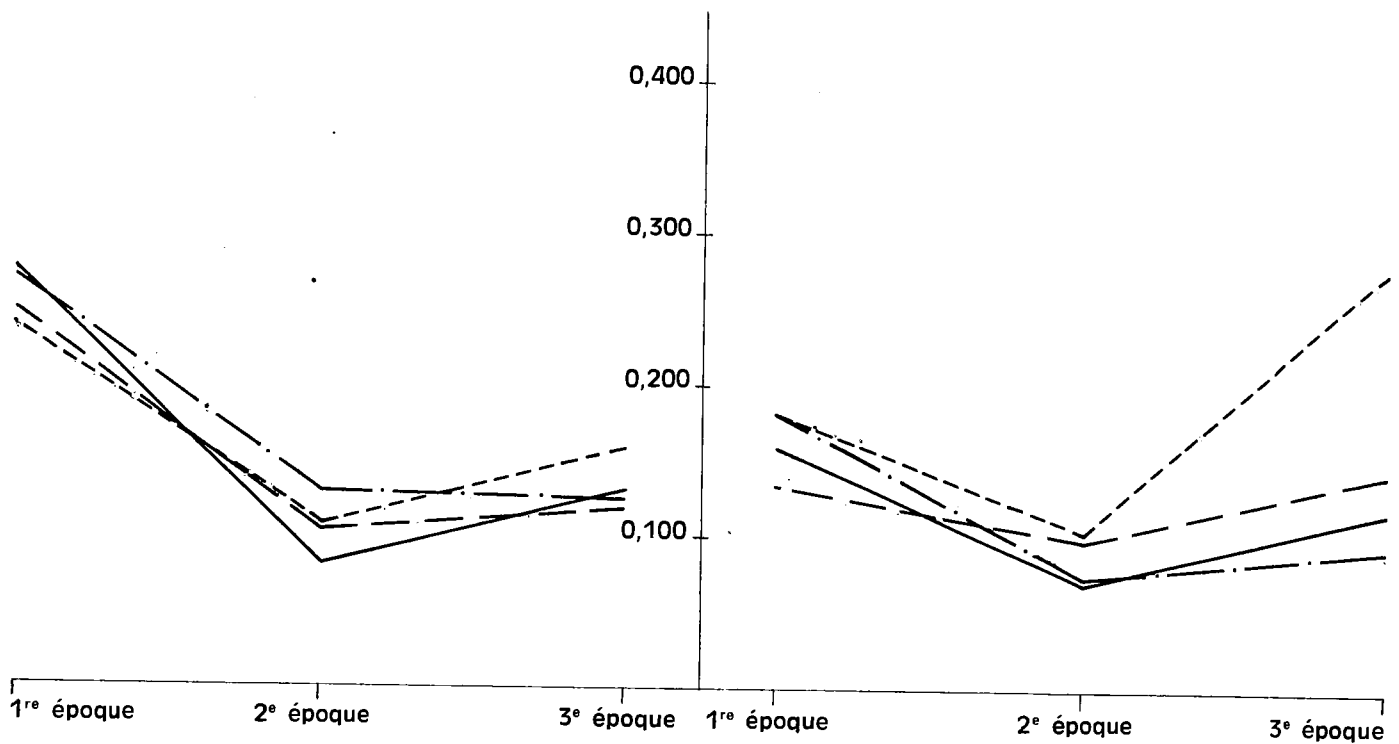
108 F



P.14

Coker 100

- T0
- · - T1
- - - T2
- - - T3



Graphique 31 Evolution de la teneur en S des Tiges (en g. % de poids sec)

A la 1^{ère} récolte, on observe relativement peu de variations des teneurs en fonction des traitements, à part une valeur élevée obtenue pour 108 F.

A la 2^{ème} récolte, les teneurs paraissent augmenter légèrement dans le cas des traitements T2 et T3, à part pour la variété P 14, chez laquelle aucun effet traitement ne joue sur le niveau du Soufre à ce stade de croissance.

La 3^{ème} récolte correspond, dans la majorité des cas, à une élévation plus accentuée des teneurs dans les conditions de toxicité. Cette tendance est plus marquée au niveau des tiges qu'au niveau des racines, alors qu'on observait l'effet inverse dans le cas du Phosphore. Chez P 14, il n'y a aucun effet significatif des traitements sur les teneurs en S.

Le test de la somme des rangs fournit les indications suivantes, pour les comparaisons individuelles entre traitements :

Variétés	T ₀ / T ₁	T ₀ / T ₂	T ₀ / T ₃	T ₁ / T ₂	T ₁ / T ₃	T ₂ / T ₃
	Deltapine	N S	N S	T ₀ < T ₃	T ₁ < T ₂	T ₁ < T ₃
108 F	N S	T ₀ < T ₂	T ₀ < T ₃	N S	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃
P 14	N S	N S	N S	N S	N S	N S
Coker 100	N S	N S	T ₀ < T ₃	T ₁ < T ₂	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃

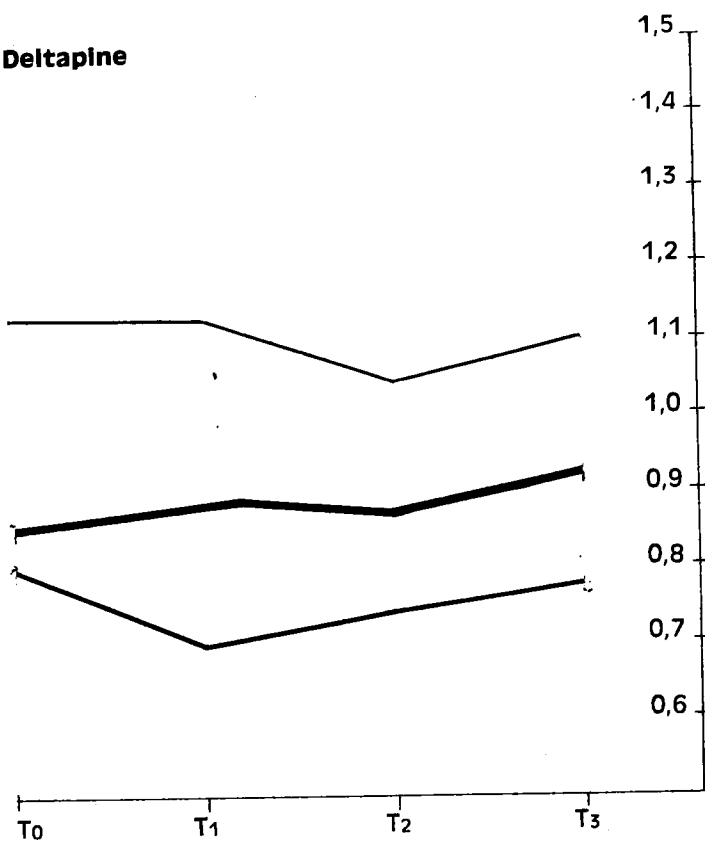
Tableau n° 22 - Seuil de probabilité : 10 %

L'évolution des teneurs correspond, pour les cultures-témoins, à une courbe en V très ouvert.

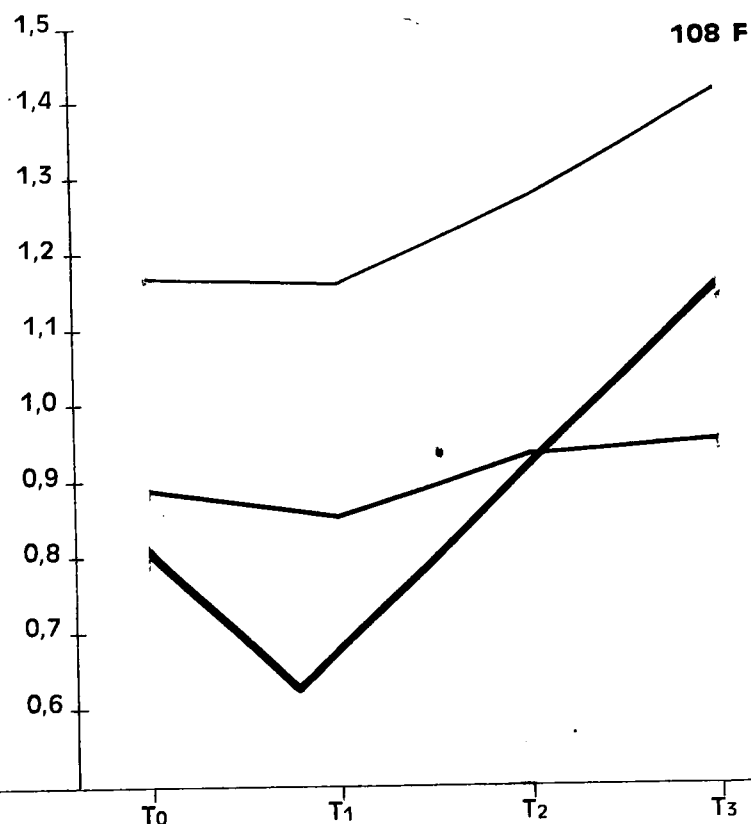
D'une manière générale, les courbes correspondant aux traitements T1 et T2 représentent une évolution assez parallèle à celle des cultures-témoins. Chez P 14, tous les traitements présentent une évolution comparable aux témoins.

Le traitement T3 se différencie nettement de la courbe témoin chez les variétés Deltapine, Coker et 108 F. Cette élévation des teneurs en S dans les tiges entre la floraison et la capsulaison paraît caractériser la condition d'intoxication par le Mn.

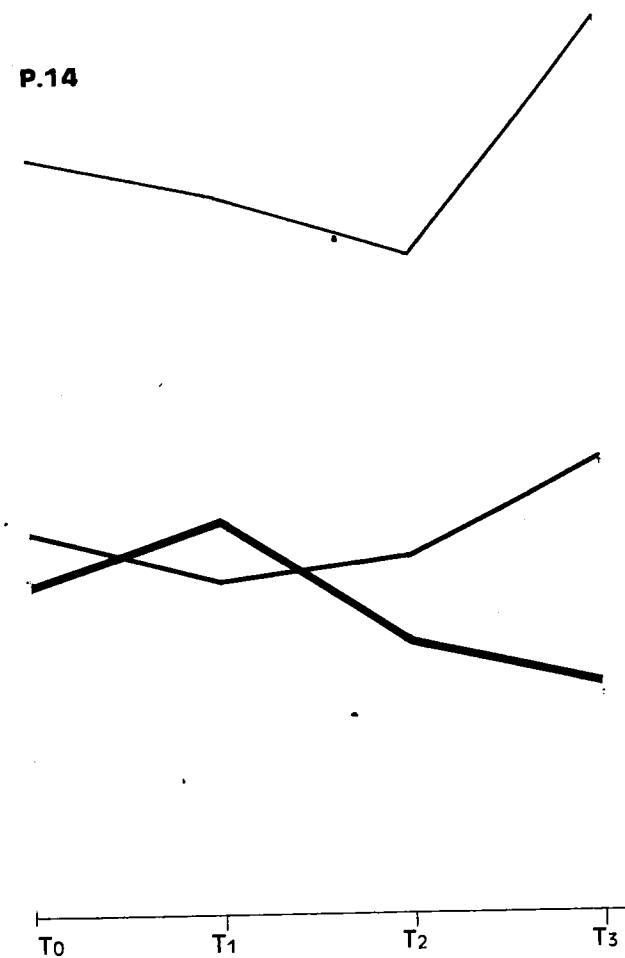
Deltapine



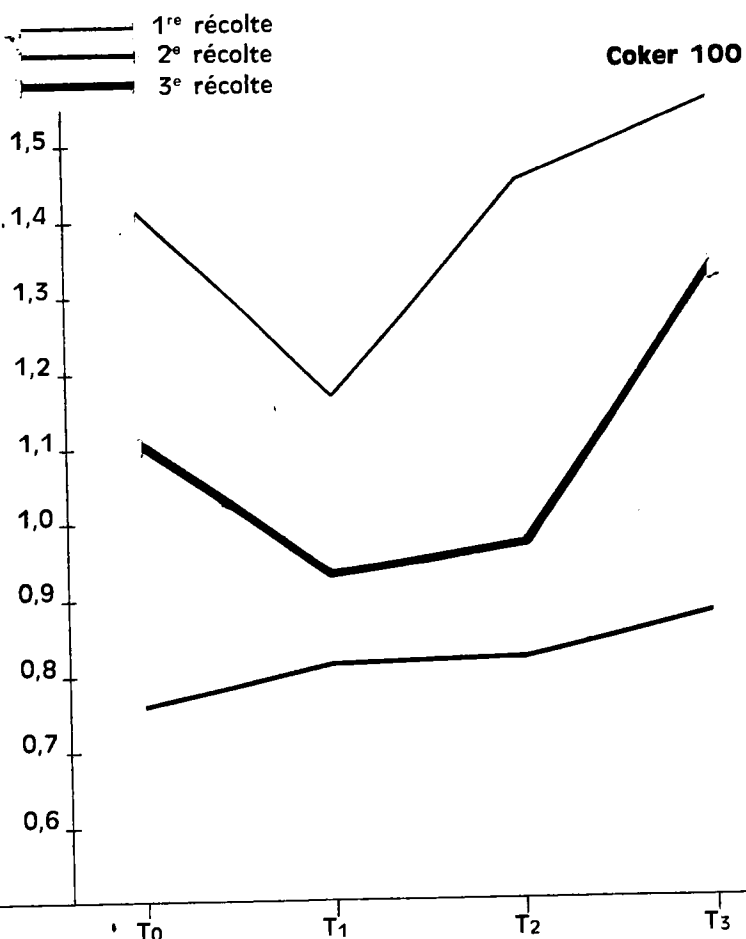
108 F



P.14



Coker 100



Graphique 32 Teneur en S des Feuilles (en g. % de poids sec)

La comparaison des graphiques 27 et 30 fait apparaître une très grande analogie entre les taux de P et S au niveau des tiges. Le traitement toxique implique une accumulation de ces éléments à ce niveau. La migration vers le feuillage est inhibée.

c - Dans les feuilles.

Les teneurs évoluent d'environ 1,5 % à 0,8 % de matière sèche en fonction de la date des prélèvements.

A la 1ère récolte, l'effet traitement se traduit d'abord par un abaissement des teneurs. Ces variations s'atténuent notablement à la 2ème époque des prélèvements, mais on observe toutefois une légère augmentation du pourcentage de Soufre foliaire en relation avec les conditions de toxicité.

Les différences variétales s'accusent surtout au stade adulte où les traitements prennent des effets significativement inverses s'il s'agit de P 14 ou des variétés 108 F et Coker, les valeurs observées chez la variété Deltapine ne présentant pas de différences dues aux traitements.

L'analyse biométrique des données concernant les feuilles, à la 3ème récolte, se résume ainsi :

Variétés	T ₀ / T ₁	T ₀ / T ₂	T ₀ / T ₃	T ₁ / T ₂	T ₁ / T ₃	T ₂ / T ₃
Deltapine	N S	N S	N S	N S	N S	N S
108 F	T ₁ < T ₀	N S	N S	T ₁ < T ₂	T ₁ < T ₃	N S
P 14	T ₀ < T ₁	N S	T ₃ < T ₀	T ₂ < T ₁	T ₃ < T ₁	N S
Coker 100	T ₁ < T ₀	T ₂ < T ₀	T ₀ < T ₃	N S	T ₁ < T ₃	T ₂ < T ₃

Tableau n° 23 - Seuil de probabilité : 10 %

L'effet des traitements n'est pas significatif pour la variété Deltapine, au niveau des feuilles, alors qu'il l'était au niveau des tiges.

Chez P 14 il y a un abaissement significatif des teneurs en S, alors que pour les 2 autres variétés, c'est une augmentation des taux de S qui paraît résulter de l'état d'intoxication, ainsi d'ailleurs qu'on l'a observé plus haut, dans le cas des racines, puis des tiges. En fait, la toxicité doit jouer

sur le stockage du soufre sous la forme d'ion, à travers toute la plante. Le métabolisme du soufre se trouve perturbé par la toxicité.

4 . BILAN GENERAL DES ANIONS DANS LES FEUILLES.

a - Le graphique 32 présente, suivant une disposition trilineaire des coordonnées N S et P, la répartition des points correspondant aux divers traitements, et des zones se rapportant aux récoltes successives, pour chacune des variétés. La somme de N S et P est rapportée à 100.

- A la 1ère récolte, on observe généralement une régression du pourcentage d'Azote dans la somme des anions ramenée à 100, entre les plantes témoins et les plantes intoxiquées.

Les variations des pourcentages passent de :

73 à 72% entre T0 et T3 pour Deltapine

71 à 69 entre T0 et T3 pour 108 F

68 à 66 entre T0 et T3 pour P 14

70 à 67 entre T0 et T3 pour Coker.

Les variations observées pour le Soufre sont en sens inverse :

18 à 19 % entre T0 et T3 pour Deltapine

20 à 23 % entre T0 et T3 pour 108 F

23 à 25 % entre T0 et T3 pour P 14

20 à 24 % entre T0 et T3 pour Coker 100

La proportion de Phosphore, en conséquence, présente une variabilité très faible qui ne dépasse en aucun cas et pour aucune des variétés 1 à 2 % entre les valeurs extrêmes.

- A la 2ème récolte, les variations des anions sont dans le même sens qu'au stade précédent. Toutefois, les pourcentages d'Azote sont plus élevés par rapport à la 1ère récolte, tandis que les pourcentages de S sont évidemment plus faibles. On observe les valeurs suivantes,

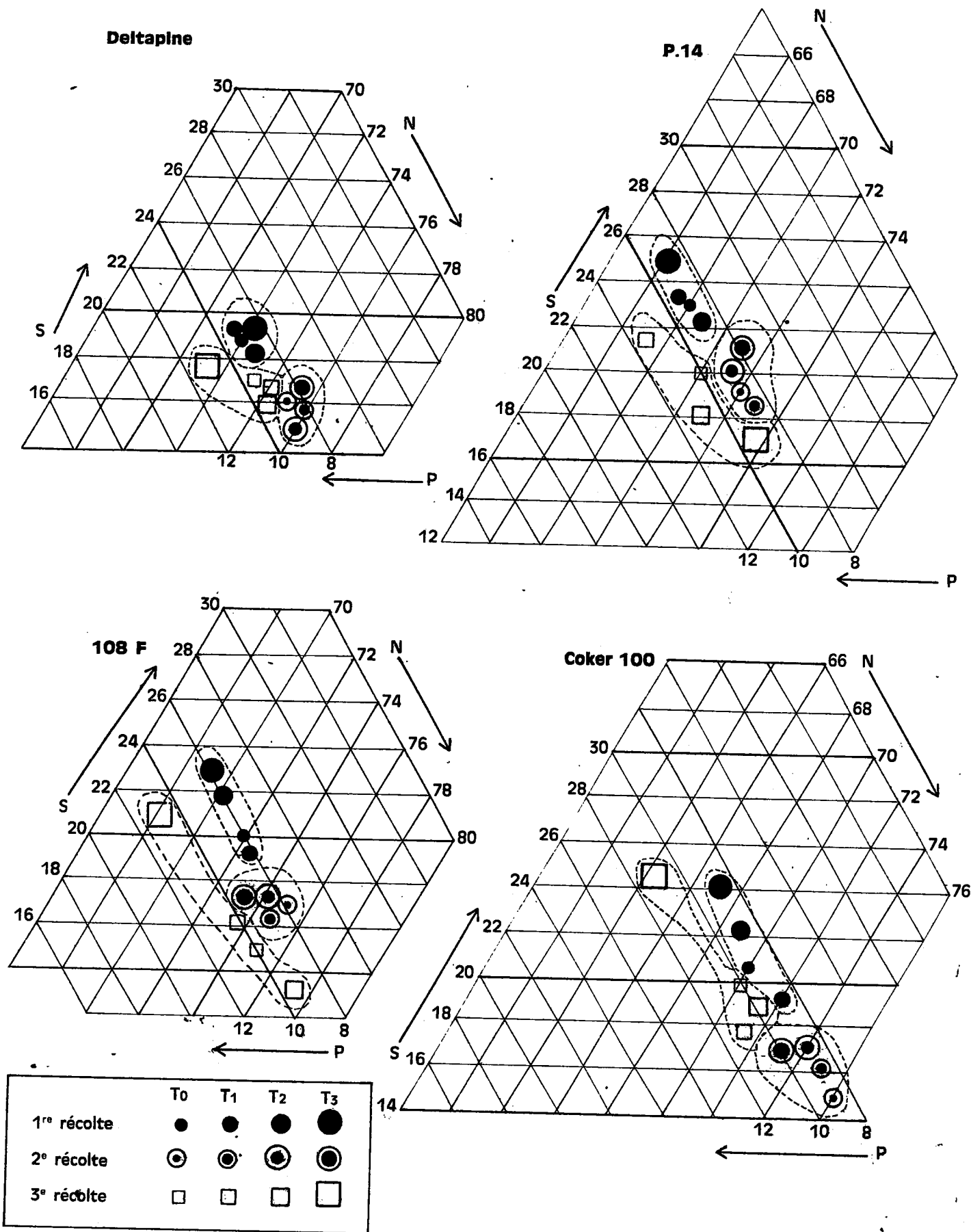
pour l'Azote :

entre T0 et T3 : 76 à 75 % chez Deltapine

75 à 73 % chez 108 F

72,5 à 71 % chez P 14

76 à 73 % chez Coker



Graphique 33 Variation de l'Équilibre N.S.P.

pour le Soufre :

entre T0 et T3 : 16 à 16,5 % chez Deltapine
17 à 17,5 % chez 108 F
18,5 à 20,5 % chez P 15
14,5 à 17 % chez Coker

D'une manière générale, la toxicité semble jouer pour les anions essentiellement sur les proportions relatives de Soufre et d'Azote au niveau des feuilles. On observe effectivement, pour chaque ensemble correspondant à un stade de croissance donné, une diminution des proportions d'Azote au profit de la proportion de Soufre quand la plante se trouve en état de toxicité. Cet état, par ailleurs, ne modifie pas la susceptibilité d'augmentation quantitative d'Azote avec la croissance, puisque le déplacement des "zones de croissance" indiquées sur le graphique 32 est dans le même sens pour toutes les variétés.

- A la 3ème récolte, le déplacement de l'équilibre se fait essentiellement vers une diminution des proportions du Soufre au profit du Phosphore. Ceci correspond effectivement aux besoins physiologiques qui sont liés à la période active du stade de la capsulaison.

Les proportions d'Azote tendent à diminuer légèrement par rapport à la 2ème époque de prélèvement. Pour trois des variétés, le traitement T3 induit une forte régression de la proportion d'Azote, et une augmentation des proportions de Soufre et de Phosphore. Chez la variété résistante P 14, il se produit exactement le fait inverse, la proportion d'Azote croissant au détriment de celle des deux autres anions.

Les variations observées pour chaque élément dans leur somme rapportée à 100, sont les suivantes :

Pour l'Azote :

74 à 71 % entre T0 et T3 pour Deltapine
75 à 68 % entre T0 et T3 pour 108 F
70 à 64 % entre T0 et T3 pour Coker
70 à 74 % entre T0 et T3 pour P 14

Pour le Soufre :

- 16 à 18 % entre T0 et T3 pour Deltapine
- 15 à 21 % entre T0 et T3 pour 108 F
- 19 à 24 % entre T0 et T3 pour Coker
- 20 à 17 % entre T0 et T3 pour P 14

Pour le Phosphore :

- 10 à 11 % entre T0 et T3 pour Deltapine
- 10 à 11 % entre T0 et T3 pour 108 F
- 10 à 11 % entre T0 et T3 pour Coker
- 10 à 9 % entre T0 et T3 pour P 14

La variété 108 F a un comportement qui se rapproche plutôt de celui des variétés sensibles, dans le jeu de l'équilibre des anions.

La variété P 14 se différencie essentiellement des autres par son aptitude à maintenir dans l'équilibre général des anions un niveau d'Azote dont le pourcentage ne se trouve pas perturbé par l'état de toxicité. Il faut probablement trouver dans ce fait une explication à l'amélioration de sa faculté de résistance.

Pour compléter la connaissance du bilan des Anions, il convient de tenir compte de la présence non négligeable du Chlore, introduit par l'utilisation du chlorure de Manganèse.

L'absorption du Chlore est, proportionnellement, comparable à celle du Manganèse, c'est-à-dire qu'elle s'accroît d'une part avec l'âge du végétal, et d'autre part avec la concentration de l'élément dans le milieu nutritif.

Les quantités de Chlore correspondant aux divers milieux étudiés sont similaires à celles du Manganèse, c'est-à-dire :

- 25 ppm pour T1
- 50 ppm pour T2
- 100 ppm pour T3.

Ces valeurs sont relativement faibles, en ce qui concerne la tolérance du cotonnier, comme d'ailleurs de la majorité des espèces végétales, à cet élément.

Les valeurs moyennes trouvées pour le Chlore, pour les divers traitements, sont indiquées dans le tableau ci-dessous. Elles concernent les feuilles à la 3ème époque de prélèvement, et sont exprimées en g. (tableau 24) pour 100 g. de poids sec.

	Deltapine	108 F	P 14	Coker 100
T 1	0.50	0.55	0.60	0.50
T 2	0.75	0.70	0.80	0.70
T 3	1.05	1.00	1.10	0.95

Tableau n° 24

La présence du Chlore dans le bilan général des Anions ne modifie pas les tendances signalées plus haut à propos de l'Azote, du Soufre et du Phosphore.

Comme dans le cas des Cations, la variété P 14 est celle qui présente la somme totale des Anions la moins élevée des quatre variétés, pour les traitements.

V - CONCLUSIONS.

Si nous examinons, dans le tableau ci-dessous, les modifications amenées par l'état de toxicité dans l'équilibre anionique et cationique des cotonniers, nous voyons que les perturbations observées dans le développement des plantes sont liées à la fois à la présence massive de l'oligo-élément réparti dans l'ensemble de la plante, qui ne paraît pas être essentiellement caractéristique de la variété, et à la somme d'éléments minéraux introduits dans le milieu interne, d'autant plus abondamment que la faculté de sélection de la part de la variété est plus faible au niveau des zones d'absorption c'est à dire des racines. Les différences variétales paraissent être ainsi non pas liées directement à l'absorption quantitative de Manganèse, mais à celle d'un ensemble d'ions plus ou moins sélectionnés.

Variations de l'équilibre minéral induites par la toxicité (Feuilles, 3ème récolte).

(Pourcentages pour chaque élément de la somme N + S + P = 100
et K + Ca + Mg = 100)

Eléments	N		S		P		K		Ca		Mg	
	Equil. optim.	Effet Toxicité	Equil. optim.	Effet Toxicité	Equil. optim.	Effet Toxicité	Equil. optim.	Effet Toxicité	Equil. optim.	Effet Toxicité	Equil. optim.	Effet Toxicité
Deltapine	74 %	71 %	17	18	9	11	49	48	44	43	7	9
108 F	74 %	68	16	21	10	11	46	45	47		7	8
P 14	67	73	21	17	12	9	45	47	48	45	7	8
	72	64	17	24	11	12	50	46	43	45	7	9

Tableau n° 25

"L'équilibre optimum" est rapporté au "rendement pondéral" optimum obtenu pour le traitement T1, c'est-à-dire 25 ppm de Mn dans le milieu nutritif.

Les éléments Manganèse et Chlore ne sont pas comptés ; on peut en effet considérer que leurs valeurs s'annulent l'une l'autre, en proportion.

La variété P 14, estimée avoir présenté la meilleure résistance à la toxicité se différencie essentiellement par le fait qu'elle a été moins "minéralisée" dans l'ensemble que les autres variétés. Cette minéralisation ne s'attache pas essentiellement à la quantité absorbée d'oligo-élément toxique, mais aussi aux proportions des autres éléments introduites dans le végétal.

Le milieu minéral agit à la fois par sa concentration totale et par ses proportions relatives.

Les "effets métaboliques" ou constructeurs sont essentiellement propres aux éléments anioniques N S et P, tandis que les effets de présence physiques sont régis par les éléments existant dans le milieu sous forme cationique. La variété P 14 semble ici avoir essentiellement lutté contre la toxicité par l'amélioration de sa proportion d'Azote dans le bilan anionique et l'amélioration de sa proportion de Potassium dans le bilan des Cations.

Il convient aussi de noter que l'augmentation de la quantité de Manganèse dans la plante est toujours accompagnée d'une élévation significative du niveau de Magnésium, que l'on peut en quelque sorte considérer comme une conséquence générale directe de la toxicité manganique.

-----oOo-----

B I B L I O G R A P H I E

- ABUTALYBOV (M.G.), SAMEDOVA (N.), 1956.- Influence du bore et du manganèse sur le processus de la photo-synthèse. (en russe). Ucen. Zap. Azerb. un. ta. 6, pp. 71-79.
- ADAMS (E.), WEAR (J.), 1957.- Manganese toxicity and soil acidity in relation to crinckle leaf of cotton. Soil Sc. Soc. Amer. proceed, t. 21, 3ème mois, p. 305.
- ANDERSON (I.), EVANS (H.J.), 1956.- Effect of Manganese and certain other cations on isocitric deshydrogenase and malic enzyme activities in phaseolus vulgaris. Plant physiol., vol. 31, n° 1, pp. 22-28.
- AUDONIN (N.S.), MILODIDOVA (E.P.), MAKSIMOKA (E.D.), FROLOUSKASA (T.P.), 1957.- Influence de l'aluminium et du manganèse sur le métabolisme des plantes et l'aspect de la récolte. (en russe). Vst. Moskov, Sec. biol. Pochvov. Geol. Geogr., t. 12, n° 2, pp. 89-97. Rés. C.N.R.S., 1958, 19, n° 3, p. 1024.
- BAXTER (P.), 1959.- Manganese deficiency in peach trees. J. Agr. Victorian Dept. Agr. (Melbourn), 57, n° 11, pp. 704-705.
- BERGER (K.C.), GERLOFF (G.C.), 1947.- Stem streak necrosis of potatoes in relation to soil acidity. Amer. Potato Jour. 24, pp. 156-162.
- BERTRAND (G.), ROSENBLATT (Mme M.), 1921.- Sur la présence générale du manganèse dans le règne végétal. C.R. Ac. Sci., t. 173, pp. 333-336.
- BERTRAND (G.), ROSENBLATT (Mme M.), 1921.- Sur la répartition du manganèse dans l'organisme des plantes supérieures. C.R. Ac. Sci., t. 179, pp. 1118-1120.
- BERTRAND (G.), ROSENBLATT (Mme M.), 1922.- Recherches sur les variations de la teneur en manganèse des feuilles avec l'âge. Bull. Soc. Ch. Fr., t. 31, pp. 345-352.
- BERTRAND (G.), ROSENBLATT (Mme M.), 1932.- Sur la teneur inégale en manganèse des feuilles vertes et des feuilles étiolées. Bull. Soc. Ch. Fr., 51, pp. 862-864.
- BERTRAND (D.), 1962.- Les métalloenzymes. Ind. Alim. Agric. 1962, pp. 303-307.
- BISHOP (W.B.S.), 1926.- The distribution of manganese in plants and its importance in plant metabolism. Aust. J. Exp. Biol. Med. Sci., n° 5, pp. 125-142.
- BURGER (O.J.), HAUGE (S.M.), 1951.- Relation of manganese to the carotene and vitamin contents of growing crop plants. Soil Sci. (Baltimore), t. 72, n° 4, pp. 303-313.

- CHARLANES (M.), 1959.- Différence de comportement de quelques variétés d'avoine (Avena sativa L.) en présence de manganèse soluble et insoluble. C.R. Acad. Sci. (Paris), t. 250, n° 22, pp. 3713-3715. (Tabl., 1 graph., bibl. 3 ref.).
- CHEREMISSINOV (N.A.), VANDYSHEVA (N.I.), 1963.- Influence des oligoéléments (B., Cu, Mn) sur la croissance et le développement du maïs et sa résistance aux maladies. (en russe) Nauchn. Dokl. vyssh. shk. Biol. Nauki SSSR, n° 4, pp. 157-158.
- COIC (Y.), COPPENET (M.), de BAISSÉ (Mlle G.), 1950.- Evolution du manganèse dans le tubercule de semence de pomme de terre au cours de la disparition des réserves. C.R. Acad. Sci., t. 230, pp. 1207-1209, séance du 20 mars.
- COIC (Y.), COPPENET (M.), MAUVISSEAU (Mlle M.J.), 1952.- Différence de sensibilité à la carence en manganèse de variétés d'avoine. C.R. Acad. Agr., vol. 39, séance du 12 mars, pp. 209-212.
- COOL (Mac M.M.), 1935.- Effect of light intensity on the manganese content of plants. Contr. Boyce Thompson Inst., 7, pp. 427-437.
- DESREUX (V.), HACHA (R.), FREDERICK (E.), 1962.- Activation of desoxyribonucleases by divalent cations (Mg, Ca, Mn). J. Gen. Physiol. U.S.A., 45, n° 4, pp. 93-102.
- DIDIER de SAINT-AMAND (J.), ZUCKERMAN (L.), 1964.- Réactions variétales du cotonnier à la toxicité du manganèse. Premières observations. O.R.S.T.O.M., Rapp. intérieur, 40 p. fig., graph.
- EYSTER (C.), BROWN (Th.E.), HOOLTANNER, 1956.- The role of manganese in growth, photosynthesis, respiration and hill reaction using Chlorella Pyrenoidosa. Plant. Physiol., t. 31, suppl. VII.
- FERGUS (I.F.), 1954.- Manganese toxicity in an acid soil. Queensland S. Agr. Sci., t. 11 n° 1, pp. 15-27.
- FISKEL (J.G.A.), FORSEE (W.T.), MALCOLM (J.L.), 1953.- Some manganese-iron relationships in tomato fruit grown on marl, peat and sand soils. Proc. Florida State Hort. Soc., 66, pp. 159-166.
- FUNCHES (N.J.), 1918.- The development of soluble manganese in acid soil as influenced by certain nitrogenous fertilizers. Alabama Agr. Exp. Station, Bull. 201.
- GERLOFF (G.C.), GERALD (C.), STOUT (P.S.), JONES (L.H.P.), 1959.- Molybdenum-manganese-iron antagonisms in the nutrition of tomato plants. Plant Physiol. 34, n° 6, pp. 608-613.
- GERRETSEN (F.C.), 1949-1950.- Manganese in relation to photosynthesis.
- I - Carbon dioxide assimilation and the typical symptom of manganese deficiency of oats. Plant and soil, 1, n° 2, pp. 346-358.
 - II - Uptake of oxygen by illuminated crude chloroplast suspension. Plant and soil, 2, n° 3, pp. 323-343.
 - III - Redox potentials of illuminated crude chloroplast suspension. Plant and soil, 2, n° 2, pp. 159-193.

- GOODALL (D.W.), GREGORY (F.G.), 1947.- Chemical composition of plants as an index of their nutritional status. Imp. Bur. Of Horticulture an plantation crops. Techn. Comm. 17.
- HARGUE (Mac J.S.), 1922.- The role of manganese in plants. Jour. Amer. Chem. Soc. 44, pp. 592-598.
- HARGUE (Mac J.S.), 1923.- Iron and manganese content of certain species of seeds. Effect of different contribution of manganese sulfate on the growth of plants in acid and neutral soils and the necessity of manganese as a plant nutrient. J. Agric. Research 23, p. 395, 24, p. 781.
- HELLER (R.), 1960.- Sur l'utilisation des méthodes mathématiques statistiques en physiologie végétale. Bull. Soc. Fr. de Phys. Vég., 6, pp. 3-31.
- HERNANDEZ-MEDINA (E.), LUGO-LOPEZ (M.A.), 1958.- Observations on the boron-manganese relationships in soybean and corn plants. Jour. Agr. Univ. Puerto-Rico, 42, 1, pp. 27-34.
- HEWITT (E.J.), 1948.- Relation to manganese and some other metals to the iron status of plants. Nature, London, t. 161, p. 489.
- HEWITT (E.J.), BOLLE-JONES (E.W.), WILLIAMS (A.H.), 1959.- Relation of molybdenum and manganese to the free amino-acid content of cauliflower. Nature, 163, pp. 681-682.
- HOMES (M.L.V.), 1961.- L'alimentation minérale équilibrée des végétaux. Vol. 1, Universa Wetteren, Belgique.
- JADIN (F.), ASTRUC (A.), 1912.- Quelques déterminations quantitatives du manganèse dans le règne végétal. C.R. Acad. Sci., 155, p. 406.
- JAGODIN (B.A.), 1963.- Influence du manganèse, du cobalt, du zinc, sur l'intensité de la photo-synthèse et l'accumulation de la chlorophylle dans les feuilles de tomate et de chou. (en russe). Nauchn. Dockl. Vyssh. Shk. Biol. Nauki SSSR, n° 4, pp. 146-151.
- KELLEY (H.D.), 1914.- The function of manganese in plants. Bot. Gaz. 57, pp. 213-227.
- KESSLER, 1955.- On the role of manganese in the oxygen evolving system of photosynthesis. Arch. Bioch. Biophys., 59, n° 2, pp. 527-529.
- LARSEN (S.), 1964.- The effect of phosphate application on manganese content of plants grown on neutral and alkaline soils. Plant and Soil, 21, n° 1, pp. 37-42.
- LOCKARD (R.G.), 1959.- Mineral nutrition of the rice in Malaya. Depart. Of Agri. n° 108, décembre, p. 24.
- LÖHNIS (M.P.), 1950.- Manganese toxicity in beans. Soils and Fert. 13, p. 302.
- MORGAN-PAGE (W.), HOWARD (E.).- Possible participation of the AIA oxydase system of cotton in manganese toxicity. Texas A.M. Univ. Coll. Station Plant Phys., t. 38, pp. 27-31.

- MUNNS (D.N.), JOHNSON (C.M.), JACOBSON (L.), 1963.- Uptake and distribution of manganese in oats plants. *Plant and Soil*, 19, pp. 115-126, pp. 193-205, pp. 285-295.
- OSTROVSKAJA (L.K.), POCINOK (H.N.), DOROHOV (B.D.), 1957.- Influence des microéléments sur l'assimilation du gaz carbonique par les végétaux. (en russe). 2ème Conf. sur la photo-synthèse en URSS. *Izd. MOSKOVA in. ta.*, pp. 105-106.
- QUELLETTE (G.J.), 1950.- Manganese toxicity in strongly acid soil. *Agriculture*, 7, pp. 319-322.
- QUELLETTE (G.J.), 1950.- Iron-manganese interrelationships in soil and plant nutrition. Ph. D. thesis Univer. Of Wisconsin. *Sci. Agr.*, 31, pp. 277-285.
- PEIJVE (V. Ja.), KRAUJA (A.E.), 1958.- Influence des microéléments sur la dynamique des ferments et oxydo-réduction chez les végétaux. (en russe). *Dokl. AN. SSSR*, 117, pp. 906-909.
- POISSON (C.), 1961.- Observations sur les réactions variétales du cotonnier à un taux excessif de manganèse assimilable. *Coton et Fibres tropicales, I.R.C.T.*, 16 fasc., 3, pp. 312-320.
- PREVOT (P.), 1959.- Oléagineux tropicaux et oligoéléments. *Oléagineux*, t. 14, n° 6.
- REES (W.S.), SIDRAK (G.H.), 1961.- Interrelationship of aluminium and manganese toxicities towards plants. *Plant and Soil*, t. 14, pp. 101-117.
- ROBINSON (D.B.), HODGON (W.A.), 1961.- The effect of some amino-acids on manganese toxicity in potatoes. *Canad. S. Plant Sci.*, t. 41, pp. 436-437.
- RUCK (H.C.), BOLAS (B.D.), 1954.- The effect of soil CO₂ on manganese uptake and growth of the potato. *J. Hort. Sci. G.B.*, 29, n° 3, pp. 193-202.
- SIDERIS (C.P.), KRAUSS (B.H.), 1932.- Carences minérales des plantes ; le rôle physiologique du fer, du titane, du manganèse, du bore, du fluor, sur le développement de l'ananans sativus et de zea mays. Ext. 2ème Cong. Intern. Path. Comparée, 16 P.
- SKAZKIN (F.D.), FOMINA (N.M.), 1960.- Nutrition des plantes en manganèse. (en russe). *Dokl. Akad. nauk. SSSR (Moskva)*, t. 13, n° 4, pp. 980-982.
- SKOLANIK (M.Ja.), ABDURASITOV (S.A.), 1959.- Influence des microéléments sur la synthèse et la translocation des hydrates de carbone. (en russe). *Fiziol. Rast.*, 5, n° 5, pp. 393-395.
- SOMERS (I.I.), SHIVE (J.W.), 1942.- Iron-manganese relation in plant metabolism. *Plant Physiol.*, 17, pp. 582-602.
- STENUIT (D.), PIOT (R.), 1957.- Etude des symptômes de carence en manganèse et influence du manganèse sur la croissance de différents végétaux. *Pédologie (Gent)*, t. 7, pp. 271-281.
- STEWART (F.C.), MARGOLIS (D.), 1962.- The effect of manganese upon the free amino-acids and amides of the tomato plant. *Contr. Boyce Thompson Inst. N.Y.*, 21, n° 6, pp. 393-409.

- STRUCKMEYER (B.E.), BERGER (K.C.), 1950.- Histological structure of potato stems and leaves as influenced by manganese toxicity. *Plant Physiol.*, 25, p. 114.
- TAPER (C.D.), LEACH (W.), 1957.- Studies in plant mineral nutrition. III. The effect of calcium concentration in culture solutions upon the absorption of iron and manganese by dwarf kidney bean. *Canad. Jour. Bot.*, 35, n° 5, pp. 773-777.
- TOTTINGHAM (W.E.), BECK (A.J.), 1916.- Antagonism between manganese and iron in the growth of wheat. *Plant World*, 19, pp. 359-370.
- TWYMAN (E.S.), 1946.- The Fe/Mn balance and its effect on the growth and development of plants. *New Phytol.*, 45, pp. 18-24.
- VLASJUK (P.A.), KOSMATYJ (E.S.), KLIMOVICKAJA (Z.M.), 1957.- Influence d'une fumure azotée, phosphorique et manganique sur le métabolisme du phosphore chez la betterave sucrière. (en russe). *Izd. AN SSSR, ser. Biol.*, 5,
- VLASJUK (P.A.), KOSMATYJ (E.S.), KLIMOVICKAJA (Z.M.), 1957.- Influence d'une fumure nitrique, ammoniacale et manganique sur le métabolisme du soufre chez la betterave sucrière. (en russe). *Fiziol. Rast.*, 4-5, pp. 432-439.
- VOSE (P.B.), JONES (D.G.), 1963.- The interaction of manganese and calcium on nodulation and growth in varieties of *Trifolium repens*. *Plant and Soil (The Hague)*, 18, n° 3, pp. 372-385.
- WALLACE (T.), HEWITT (E.J.), 1946.- Problems of iron deficiency and the interrelationships of mineral elements in iron nutrition. *Jour. Pomol. and Hort. Sci.*, 22, pp. 153-161.
- WEINSTEIN (L.H.), ROBBINS (W.R.), 1955.- The effect of different iron and manganese nutrient levels on the catalase and cytochrome oxydase activities of green and albino sunflower leaf tissues. *Plant Phys.*, 30, n° 1, pp. 27-31.
- WILLIAMS (D.E.), VLAMIS (J.), 1957.- The effect of silicon on yields and manganese uptake and distribution in the leaves of barley plants grown in culture solutions. *Pl. Physiol.*, 32, n° 5, pp. 404-409.