LES BOUTURES FRUCTIFÈRES DE VIGNE : VALIDATION D'UN MODÈLE D'ÉTUDE DE LA PHYSIOLOGIE DE LA VIGNE

I. PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF

GRAPEVINE FRUITING CUTTINGS : VALIDATION OF AN EXPERIMENTAL SYSTEM TO STUDY GRAPEVINE PHYSIOLOGY

I. MAIN VEGETATIVE CHARACTERISTICS

Nathalie OLLAT*[1], Laurence GENY*** et J.P. SOYER**

INRA, UREFV* et Station d'Agronomie**, B.P. 81, 33883 Villenave d'Ornon (France)
Université de Bordeaux I, Laboratoire des Sciences de la Vigne***
33405 Talence (France)

Résumé : Ce travail concerne une méthode de production de boutures fructifères de vigne pour le cépage Cabernet Sauvignon et décrit les principales caractéristiques de croissance et de développement de ce système expérimental. Sur ces boutures, la maturité des grappes est atteinte 5 mois après le début de la mise en culture. Avant la floraison, le contrôle minutieux de la croissance de la tige favorise l'allocation du carbone issu des réserves de la bouture vers les racines et l'inflorescence. L'essentiel du développement végétatif a lieu entre la nouaison et la véraison. Pendant la maturation le rapport feuille - fruit varie entre 20 et 30 cm^2 par g de fruit mûr. La teneur en polyamines libres des limbes varie peu au cours du développement comme pour des feuilles récoltées au vignoble. Par contre la teneur en polyamines liées ne présente pas le pic d'accumulation à la véraison qui est observé au vignoble. La mise au point d'une solution nutritive adaptée a permis d'atteindre des concentrations en éléments minéraux dans les pétioles conformes aux normes viticoles. Ces boutures fructifères ont également montré une réponse classique vis-à-vis du niveau de nutrition potassique.

Abstract : A method for producing fruiting cuttings of grapevine cv. Cabernet Sauvignon is described. The main developmental features of these cuttings are presented. The clusters reach maturity after 5 months and the period of cluster development is not shortened. Before flowering, a careful control of stem and leaf growth improves the partitioning of stored carbon towards the roots and the cluster. Vegetative growth occurs mainly between fruit set and veraison. During ripening, the leaf to fruit ratio is between 20 and 30 cm^2 of leaf area per gram of fruit. In the cuttings as well as in grapevines from the vineyard, free polyamine content in the leaf blade does not change during development. Conjugate polyamine content does not evolve in the same way. It peaks at veraison for vineyard leaves but decreases continuously for cuttings. A proper nutrient solution provides a mineral composition in accordance with viticultural requirements. The cuttings also behave like vineyard plants in response to different levels of potassium in the nutrient solution.

Mots-clés : *Vitis vinifera*, croissance, matière sèche, surface foliaire, alimentation minérale, potassium, polyamines

Key words : *Vitis vinifera,* growth, dry matter, leaf area, nutrient supply, potassium, polyamines

INTRODUCTION

La vigne est une plante ligneuse pérenne, caractérisée par une structure et un fonctionnement complexes, très influencés par les conditions de culture et environnementales. Ces éléments rendent les études de la physiologie de cette plante particulièrement délicates et obligent à rechercher des systèmes expérimentaux plus simples et répondant plus rapidement et fortement à différents traitements. Ces systèmes simplifiés, greffés-soudés ou boutures peuvent être cultivés en pots en serre ou en chambre de culture dans des conditions contrôlées. Cependant la mise à fruits de ces systèmes ne peut être obtenue qu'après deux ou trois années de culture. Ceci implique une planification très précoce des expérimentations, et des infrastructures importantes pour cultiver les plantes un ou deux ans avant leur utilisation. De plus, le nombre de cycles reproducteurs est souvent limité à un seul par année, ce qui

1 : correspondance : ollat@bordeaux.inra.fr

J. Int. Sci. Vigne Vin, 1998, **32**, n°1, 1-9
©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

freine la répétition des expérimentations et l'obtention de résultats.

La multiplication végétative de la vigne par bouturage l'année n se fait à partir de fragments de rameaux développés l'année n-1 et portant des bourgeons contenant potentiellement des inflorescences, puisque l'initiation des primordia inflorescentiels a lieu également l'année n-1. Cependant au cours d'un bouturage classique, le développement des inflorescences et la floraison ont lieu au moment où la croissance de la tige a épuisé les réserves du bois, ce qui induit une chute quasi totale des inflorescences (BESSIS et ECEVIT, 1974). MULLINS (1967, 1968) a montré que le développement des inflorescences après le débourrement était sous le contrôle des cytokinines produites dans les racines. Dans une bouture classique, le débourrement du bourgeon a lieu avant la formation des racines ; la quantité de cytokinines est alors limitante. De plus, la tige et les jeunes feuilles sont prioritairement alimentées en cytokinines. L'inflorescence est défavorisée et ne peut pas achever son développement (MULLINS et RAJASEKARAN, 1981). De plus il est possible qu'une compétition ait lieu pour les substrats carbonés, puisque les réserves glucidiques de la bouture constituent l'unique source de carbone pour tous les organes en croissance. Les forces de puits respectives pourraient alors expliquer les priorités.

A partir de ces observations, MULLINS (1966), puis MULLINS et RAJASEKARAN (1981) ont proposé une technique permettant d'obtenir un enracinement des boutures avant le débourrement et un développement préfloral des inflorescences associé à un contrôle sévère de la croissance des feuilles. Dans ces conditions, ils obtiennent des fruits à maturité en 16 à 18 semaines après le débourrement et ceci tout au long de l'année à partir de bois stocké au froid. Ces auteurs ont étudié une trentaine de génotypes : variétés de *Vitis vinifera*, espèces de *Vitis* et hybrides et vérifié un certain nombre de caractères des fruits en fonction des conditions d'obtention. Plus récemment EBADI *et al.* (1995a et b) ont utilisé des boutures fructifères pour étudier le développement des ovules et du pollen et les conséquences de différents régimes thermiques sur la nouaison.

Etant donné l'intérêt de ce système expérimental pour l'étude de différents aspects du développement des fruits, il nous a semblé intéressant de maîtriser cette technique de multiplication végétative en nous basant sur les résultats de MULLINS et RAJASEKARAN (1981) et en y apportant certaines modifications. Mais afin d'utiliser au mieux cet outil pour étudier le développement des fruits, et de pouvoir extrapoler un certain nombre de résultats à des vignes de plus grande taille cultivées en conditions naturelles, il nous a paru capital de procéder à une étude globale du développement de ces boutures. L'obtention des boutures fructifères reposant sur de profondes modifications des rapports source-puits, nous avons caractérisé la répartition de la matière sèche entre les organes à différents stades, contrôlé le statut minéral et rassemblé quelques informations concernant les équilibres hormonaux de ces boutures. Nos résultats ont été alors systématiquement comparés à des données obtenues pour des vignes cultivées de façon traditionnelle.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I - MATÉRIEL VÉGÉTAL

1) Protocole de production des boutures fructifères

Les rameaux aoûtés sont prélevés, début janvier, sur des vignes adultes au vignoble. Ces rameaux sont débités en boutures comprenant trois nœuds, en respectant le rythme ternaire N0-N1-N2 (un nœud sans vrille, suivi de deux nœuds avec vrilles) car il a été montré que le nœud N0 présente une meilleure aptitude à la rhizogénèse que les nœuds N1 et N2 (BOUARD, 1966). Les entre-nœuds de la base des rameaux sont systématiquement écartés. Les boutures sont ensuite désinfectées par trempage pendant trois heures dans un bain de cryptonol à la concentration de 3 ml L^{-1}. Après ressuyage, les boutures sont enfermées dans un sac en plastique percé, puis stockées à 4°C à l'abri de la lumière jusqu'à leur utilisation ultérieure. Le traitement fongicide avant le stockage permet une conservation des bois dans un bon état sanitaire et leur utilisation pendant au moins 9 mois après leur récolte

Les principales étapes de la fabrication des boutures fructifères sont résumées sur la figure 1. La production des boutures débute par une phase d'enracinement sans débourrement d'une durée d'un mois. Les boutures conservées au froid sont plongées dans de l'eau à 30°C pendant 24 h afin de les réhydrater. Les bourgeons des nœuds N0 et N1 sont supprimés. Chaque bouture est plantée dans un parallélépipède de laine de roche (10 cm x 4 cm x 4 cm, Cultilène, Cergy Pontoise, France) après trempage de sa base (5 cm) dans une solution aqueuse d'acide (indole3)-4-butyrique à 1000 ppm pendant 30 s pour favoriser l'enracinement. Des essais complémentaires (données non présentées) ont montré que ce traitement favorisait l'enracinement alors que MULLINS et RAJASEKARAN (1981) n'avaient pas observé d'effets particuliers en utilisant des concentrations plus élevées. Les boutures sont disposées par 50 dans une caissette

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

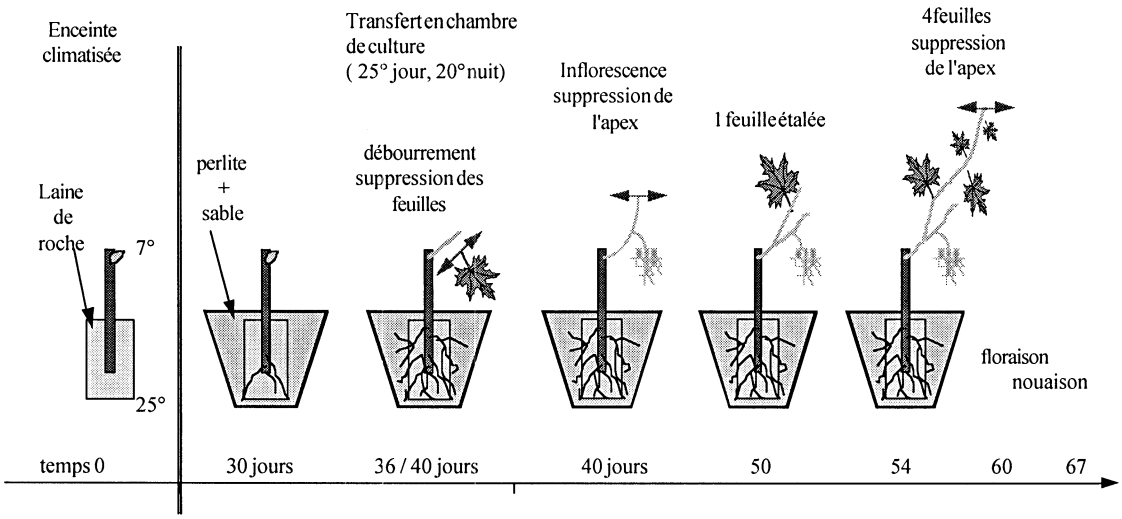


Figure 1 - Résumé des différentes opérations nécessaires pour obtenir des boutures fructifères

Figure 1 - Schematic description of the main steps to produce fruiting cuttings

en plastique au fond de laquelle repose une couche chauffante thermostatée entre 25 et 30°C. La caissette, isolée par du polystyrène, est placée dans une enceinte climatisée à 7°C. La température à la base des boutures et dans l'enceinte est contrôlée à l'aide de thermocouples reliés à une centrale d'acquisition de données (21X, Campbell Scientific Ltd, Shepshed, Angleterre). Une fois par semaine, les caissettes sont retirées de l'enceinte et les boutures arrosées abondamment (3 L par caissette) avec de l'eau du robinet. En effet, GÉNY (1997) a montré qu'un arrosage hebdomadaire jusqu'à percolation était suffisant pour conserver une humidité adéquate de la laine de roche. Le niveau d'enracinement est vérifié à l'occasion des arrosages. Après 4 semaines, l'enracinement, évalué qualitativement, est en général suffisant pour que les boutures soient repiquées. Il doit se composer d'au moins une belle racine blanche émergeant du bloc de laine de roche pour la majorité des boutures.

Chaque bouture racinée est ensuite repiquée avec le bloc de laine de roche dans un pot en plastique (1 L) rempli d'un mélange perlite/sable (1/1), puis installée en chambre climatisée ou en serre. Les conditions environnementales pendant toute la culture sont les suivantes : photopériode de 15 h, 25°C le jour et 20°C la nuit, hygrométrie moyenne de 75 p. cent jour et nuit. Un éclairage moyen de 350 µmol m^{-2} s^{-1} au niveau du bourgeon de la bouture est assuré par des lampes à vapeur de sodium (Philips SON-T).

Dans ces conditions, le débourrement a lieu dans la semaine suivant le repiquage. Afin que l'inflorescence préexistante puisse se développer, les boutures sont alors soumises à un certain nombre de manipulations visant à modifier les équilibres entre les différents organes susceptibles d'entrer en croissance (figure 1). Dès le stade B de BAGGIOLINI (1952), la bourre protégeant l'apex en développement est délicatement retirée à l'aide d'une pince. Puis les jours suivants, les feuilles sont supprimées dès qu'elles sont visibles. Deux jours après le débourrement, l'inflorescence est reconnaissable sous la forme d'un petit massif globuleux d'environ 1 mm de diamètre. Dès qu'elle s'écarte de l'apex en croissance, ce dernier est sectionné, laissant l'inflorescence en position terminale. Cette opération est effectuée en moyenne trois à quatre jours après le débourrement. Dans les jours suivants, les bourgeons latéraux, situés à l'aisselle des feuilles supprimées, sont systématiquement enlevés. Lorsque l'inflorescence a atteint le stade « boutons floraux séparés », un bourgeon axillaire est conservé. Après l'apparition de la quatrième feuille, l'apex du rameau axillaire issu de ce bourgeon est également sectionné. Cette opération est réalisée environ deux semaines après le débourrement. MULLINS et RAJASEKARAN (1981) proposaient de rabattre à 4 feuilles, une semaine avant la floraison, l'axillaire portant 7 à 9 feuilles. Notre procédé limite plus fortement la compétition entre la croissance végétative et celle des inflorescences et n'entraîne pas le développement de feuilles qui devront être supprimées par la suite. Dans ces conditions, la floraison a lieu un mois après le débourrement, sans autre manipulation que d'empêcher tout démarrage végétatif à partir d'autres bourgeons axillaires, et ceci jusqu'à la nouaison. Dix à quinze jours après le début de la floraison, un bourgeon latéral du rameau préexistant est autorisé à se développer. Lorsque chaque bouture possède 16 feuilles, la croissance végétative est de nouveau stoppée par section de l'apex terminal. Les bourgeons axillaires entrant en développement sont alors systématiquement éliminés.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

L'alimentation hydrique et minérale des boutures est assurée par un système d'irrigation automatique de goutte à goutte délivrant 150 mL de solution par jour et par pot (tableau I). Cette quantité est suffisante pour assurer les besoins transpiratoires des plantes même lorsque la surface foliaire est maximale pendant la maturation. La solution nutritive utilisée est adaptée par la station d'Agronomie (INRA, Bordeaux) à partir de celle décrite par POUGET et DELAS (1984) en modifiant les teneurs en potassium et en magnésium pour une meilleure adéquation entre les teneurs au champ et en culture hydroponique sous serre.

TABLEAU I
Concentration des principaux éléments minéraux dans la solution nutritive utilisée pour les boutures. Les rapports sont calculés à partir des concentrations en mg L^{-1}.

Table I - Mineral content of the nutrient solution used to feed the cuttings.
The ratio are computed from concentrations in mg L^{-1}

Élément	Concentration (mg L^{-1})
N	99,6
P	17,6
K	49,9
Ca	42,1
Mg	12,3
K/Mg	4,05
N/P	5,66

D'autre part, afin d'étudier la réactivité de boutures fructifères vis-à-vis du niveau d'alimentation potassique et de comparer les résultats à ceux obtenus pour des vignes en plein champ, trois lots de boutures ont été alimentées avec des solutions nutritives dont le rapport K/Mg (poids pour poids) a été modifié : une solution pauvre en potassium (K/Mg = 0,8) appelée K-, une solution témoin (K/Mg = 4,05) appelée T et une solution riche en potassium (K/Mg = 14,3) appelée K+.

2) Les vignes au champ

Les échantillons proviennent d'une parcelle expérimentale implantée en sol sableux sur le domaine INRA de Couhins (Villenave d'Ornon, 33, France). Les vignes sont agées de 18 ans et greffées sur Riparia Gloire de Montpellier (clone 341). La densité de plantation est 6667 souches/ha. Les plantes sont taillées en Guyot et palissées verticalement. Cet essai comporte trois niveaux de nutrition potassique : K- (0 kg K_2O/ha/an), T (60 kg K_2O/ha/an) et K+ (120 kg K_2O/ha/an).

II - MESURES DE CROISSANCE.

Le poids sec des différents organes de 10 boutures a été déterminé aux différents stades de production des boutures, du repiquage à la nouaison et à maturité après séchage pendant 48 h dans une étuve à 80°C. La surface de chaque feuille a été mesurée tout au long du développement des boutures sur 10 plantes selon la méthode décrite par CARBONNEAU (1976).

III - DOSAGE DES POLYAMINES

Les polyamines libres et conjuguées ont été dosées dans les limbes à la floraison, quelques jours après la nouaison, à mi-véraison et à maturité. Les prélèvements ont concerné, pour chaque traitement, la totalité des feuilles de 5 boutures fructifères et 5 feuilles situées en face d'une grappe de rang 1 sur les plantes au champ. Après le prélèvement, les feuilles ont été immédiatement plongées dans HCl N et conservés au froid.

Les analyses ont portées sur la putrescine (PUT), la spermidine (SPM), la spermine (SPM) et le diaminopropane (DAP). Ces polyamines, libres et conjuguées, ont été extraites et dérivées par dansylation selon la méthode de FLORES et GALSTON (1982). Elles ont ensuite été identifiées et quantifiées par chromatographie liquide à haute performance (CLHP) couplée à un détecteur fluorimétrique selon la méthode de SMITH *et al.* (1985) adaptée à notre matériel végétal (GENY *et al.*, 1997).

IV - DOSAGE DES ÉLÉMENTS MINÉRAUX

Les dosages d'azote (N), de phosphore (P), de potassium (K), de calcium (Ca) et de magnésium (Mg) ont été réalisés à partir de pétioles prélevés à la mi-véraison. Les prélèvements ont concerné, pour chaque traitement, la totalité des pétioles de 5 boutures fructifères, et 5 pétioles situés en face d'une grappe de rang 1 sur les plantes au champ. Le potassium, le calcium et le magnésium ont été extraits à partir de minéralisats acides réalisés selon la méthode KJELDHAL et analysés par ICP (Inductively-coupled plasma) selon la méthode de TURNER et BROOKS (1992). L'azote et le phosphore ont été dosés par spectrométrie d'absorption sur autoanalyseur à flux continu (Traacs 800, Bran et Lübe) après minéralisation par voie humide (H_2SO_4, H_2O_2).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Grâce à la technique décrite précédemment, nous avons pu obtenir régulièrement tout au long de l'année

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

des boutures fructifères de Cabernet Sauvignon présentant des caractéristiques développementales proches d'un lot à l'autre (tableau II). Le pourcentage de réussite est en moyenne de 70 ± 11 p. cent (n = 6). Ce pourcentage diminue légèrement lorsque les bois ont été conservés plus de 9 mois. Ces boutures comportent en général une grappe et une pousse feuillée (figure 2). Des essais sont en cours pour d'autres cépages (Merlot, Pinot noir, Ugni blanc) et donnent des résultats comparables qui ne seront pas présentés ici.

TABLEAU II
Poids frais (g, moyenne ± écartype, n = 10) d'une baie à maturité et durée de la période floraison - maturité (jours) pour des lots de boutures réalisées à différents mois de l'année.

Table II - Average berry fresh weight (g, mean ± standard deviation, n = 10) at maturity and length of the period from flowering to maturity (days) for several groups of cuttings produced at different times of the year.

Mois de mise en place	Poids frais (g)	Durée floraison maturité (jours)
Janvier	0,91 ± 0,09	112
Avril	1,01 ± 0,16	104
Août	0,86 ± 0,16	120
Octobre	0,94 ± 0,13	95



photo : J.P. GAUDILLERE

Fig. 2 - Bouture fructifère de Cabernet Sauvignon un mois après la floraison

Fig. 2 - Fruiting cutting of Cabernet Sauvignon one month after flowering

I - STADES PHÉNOLOGIQUES

La floraison est obtenue environ un mois après le repiquage, la véraison deux mois après la floraison et la maturité trois mois après la floraison, c'est-à-dire une vingtaine de semaines après le repiquage. Cette durée est supérieure à celle rapportée par MULLINS et RAJASEKARAN (1981), certainement en raison de conditions thermiques différentes puisque ces derniers travaillaient avec un régime jour / nuit de 27 / 22°C.

Nous avons estimé les stades phénologiques en somme des degrés-jours au dessus du seuil de 10°C [somme des températures moyennes journalières moins 10°C, RIOU (1994)]. Cette expression permet de comparer des résultats obtenus dans des conditions thermiques variables. Les résultats obtenus pour les boutures fructifères cultivées en chambre climatisée sont donnés dans le tableau III. A partir du repiquage, la floraison est atteinte pour 394°jour, la véraison vers 1300°jour et la maturité vers 1800°jour. Ces données sont très voisines de celles rapportées par Mc INTYRE *et al.* (1982) pour le même cépage pour des plantes au vignoble.

TABLEAU III
Chronologie du développement des boutures fructifères exprimée en nombre de jours ou en somme des degrés- jours (au-dessus du seuil de 10°C) après le début de la phase d'enracinement.

Table III - Chronology of the development of fruiting cuttings expressed in days or in degree-day accumulation (above the threshold of 10°C) after the beginning of the rooting period.

Stades de développement	Nombre de jours	Somme des degrés-jours
Fin enracinement-Repiquage	30	0
Débourrement	36	79
Suppression apex primaire	40	131
Première feuille étalée	50	263
Suppression apex secondaire	54	315
Floraison	60	394
Nouaison	67	486
Véraison	120	1284
Maturité	160	1816

La durée de la phase de développement des fruits n'est pas modifiée sur les boutures fructifères. Le nombre de jours entre le débourrement et la floraison est réduit car les conditions thermiques sont plus favorables en chambre climatisée et en serre qu'au vignoble à cette époque. Des études plus spécifiques montrent que les principales caractéristiques des baies se développant sur ce modèle expérimental sont similaires à celles de fruits issus du vignoble (OLLAT, 1997).

II - PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF

L'évolution de la répartition de la matière sèche dans les différents organes des boutures entre le repiquage et la nouaison est présentée sur la figure 3. Le développement des racines est régulier pendant toute cette période. La croissance de la partie aérienne est forte dans la semaine qui précède la floraison. Cependant, à la nouaison, les boutures sont caractéri-

J. Int. Sci. Vigne Vin, 1998, **32**, n°1, 1-9
©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

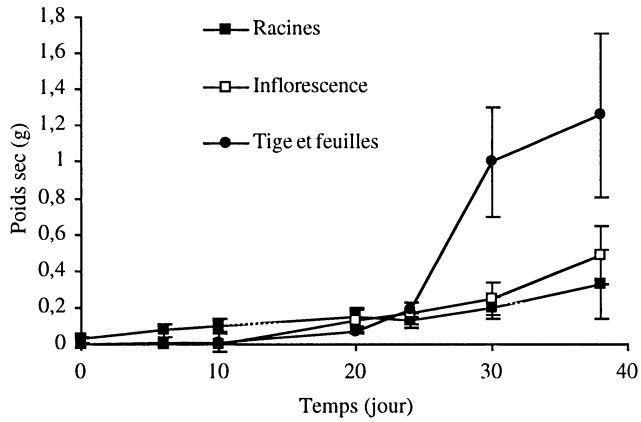


Fig. 3 - Variations du poids sec des différents organes de la bouture à partir de son repiquage en pots jusqu'à la nouaison.

La floraison a lieu à trente jours
(n = 10, les barres verticales représentent les écartypes).

Fig. 3 - Dry weight of the different sub-units of a fruiting cutting from potting to fruit set.

Anthesis occurs thirty days after potting on
(n= 10, bars represent standard deviation).

sées par un développement végétatif réduit puisque leur surface foliaire est seulement de 175 cm^2 (tableau IV). La tige et les feuilles représentent 11 p. cent de la matière sèche totale et les racines 2,5 p. cent. Si l'on considère seulement la croissance en matière sèche depuis la phase d'enracinement (non compris le poids du bois), la tige et les feuilles représentent 62 p. cent, les racines 14 p. cent et les grappes 24 p. cent. Le rapport matière sèche tige et feuilles / grappe est de 2,6. Pour le même stade et des vignes en plein champ, MULLINS *et al.* (1992) rapportent 72 p. cent pour les tiges et feuilles, 12 p. cent pour les racines et 16 p. cent pour les grappes avec un rapport tige et feuilles sur grappe de 4,5. Ces données confirment que les opérations réalisées pour l'obtention des boutures fructifères ont favorisé le développement des grappes, et dans une moindre mesure, celui des racines, par rapport à celui de la tige et des feuilles. Elles ont aussi induit un rapport tige et feuilles sur grappe plus faible que pour des plantes au vignoble, ce qui peut avoir des conséquences sur la nouaison des baies (GENY *et al.*, 1998). A la nouaison, les feuilles sont capables de contribuer à l'alimentation carbonée de la bouture puisque l'activité photosynthétique nette de la plante est déjà positive (données non présentées).

A maturité, la tige et les feuilles représentent 34 p. cent de la matière sèche totale, les racines 8 p. cent et la grappe 20 p. cent. A titre de comparaison, WILLIAMS (1996) rapporte pour des vignes au champ d'une dizaine d'année que les tiges et feuilles représentent, à maturité, 22 p. cent de la matière sèche totale, les racines 16 p. cent et les grappes 38 p. cent. La surface foliaire des boutures a été multipliée par 5 depuis la nouaison. Cela correspond à une forte croissance végétative pendant la première phase de croissance des baies puisque cette surface foliaire est atteinte dès le stade véraison. La surface moyenne d'une feuille est de 57 ± 23 cm^2 (moyenne (écartype, n = 100). Le rapport surface foliaire / poids frais de fruit est alors de 20 à 30 cm^2 de feuille par g de raisin. Ainsi à partir de la véraison, le rapport feuilles / fruits des boutures fructifères est plus élevé que les niveaux de 10 à 15 cm^2 de feuille par g de raisin, rapportés dans la littérature comme permettant une bonne maturation (KLIEWER, 1970 ; KAPS et CAHOON, 1992).

III - TENEUR EN POLYAMINES

Les différentes opérations nécessaires au développement des grappes sur une bouture fructifère modifient les rapports source-puits et probablement les équilibres hormonaux. En tant que régulateurs de crois-

TABLEAU IV

Principales caractéristiques végétatives de la bouture à la nouaison et à maturité.

Matière sèche par organe en valeur absolue (g), exprimée en % du poids sec total (A), et en % des organes néoformés (B, racines, tige et feuilles, grappe). Surface foliaire (cm^2 par bouture). Moyenne ± écartype (n = 10).

Table IV - Main vegetative features of a fruiting cutting at fruit set and maturity.

Dry weight per organ (g), or in % of total dry weight (A) or in % of neoformed organs (B, roots, stem and leaves, cluster). Leaf area (cm^2 per cutting). Mean ± standard deviation (n = 10)

	Nouaison	% (A)	% (B)	Maturité	% (A)	% (B)
Poids sec (g par organe)						
Bois	10 ± 1,8	82,6		17,5 ± 3,3	38,4	
Racines	0,3 ± 0,2	2,5	14,3	3,5 ± 1,3	7,7	12,4
Tige(feuilles)	1,3 ± 0,4	10,7	61,9	15,5 ± 3	34	53,4
Grappe	0,5 ± 0,16	4,1	23,8	9,1 ± 2,9	19,9	32,4
Surface foliaire (cm^2 par bouture)	175 ± 55			888 ± 159		

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

sance, les polyamines peuvent être des marqueurs de certaines étapes du développement (MARTIN-TANGUY *et al.*, 1994) et pourraient jouer un rôle dans la nouaison des baies (GENY, 1997). Afin de déterminer les conséquences du contrôle du développement végétatif des boutures sur leur équilibre hormonal, les polyamines libres et conjuguées ont été dosées dans les feuilles au cours de leur développement. L'évolution des teneurs en PA libres des limbes est comparable pour les boutures fructifères et les vignes en plein champ, alors que ce n'est pas le cas pour les PA liées (figure 4). On observe une accumulation de PA dans les limbes de plein champ avec un maximum à la véraison alors que ce n'est pas le cas dans les boutures fructifères. Ce décalage semble pouvoir s'expliquer par une étude plus détaillée du mode de croissance et de développement des limbes. En plein champ, à la floraison, les jeunes limbes sont riches en PA et au fur et à mesure de leur développement voient leurs teneurs en PA chuter jusqu'à la véraison. A ce stade, on observe une accumulation de PA liées, marqueurs de la disparition du caractère juvénile des feuilles (MARTIN TANGUY *et al.*, 1994). Ensuite, lors des phases de sénescence, les teneurs en PA chutent.

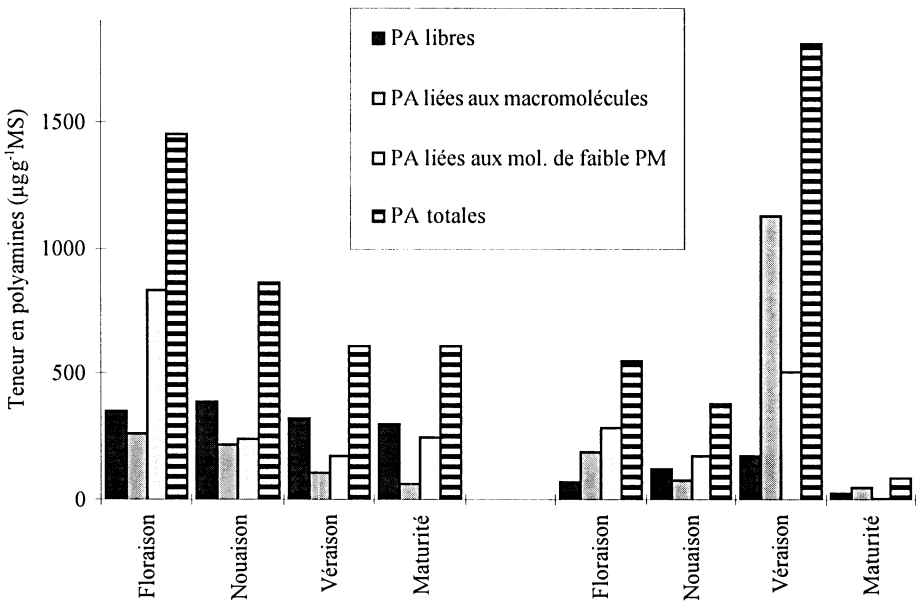


Fig. 4 - Teneur moyenne en polyamines libres et conjuguées des limbes des boutures fructifères et des plantes cultivées en plein champ (erreur moyenne = 8 %).

Fig. 4 - Free and conjugated polyamine content in leave blades of fruiting cuttings and vineyard plants. (standard error of mean = 8 %).

Comme cela a été montré au paragraphe précédent, la majorité des feuilles des boutures fructifères se développe entre la floraison et la véraison. Par conséquent, ces feuilles sont beaucoup plus jeunes que celles portées par des vignes en plein champ. En effet dans le cas de ces dernières, la croissance végétative a lieu principalement avant la floraison. Ces différences dans le développement végétatif pourraient expliquer que les teneurs en PA liées importantes à la véraison chez les plantes de plein champ ne se retrouvent pas dans le cas des boutures fructifères.

IV - COMPOSITION MINÉRALE

1) Alimentation minérale normale

Les résultats des diagnostics pétiolaires réalisés sur les boutures fructifères sont donnés dans le tableau V. La teneur en potassium correspond à la norme viticole alors que les teneurs en azote, phosphore et magné-

TABLEAU V
Diagnostic pétiolaire réalisé sur les boutures à la véraison (en % de MS).
Les normes sont celles de SOYER *et al.* (1996).

Table V - Petiolar dianosis for cuttings at veraison (% of D.W.).
Standard values are from SOYER *et al.* (1996).

	Boutures	Normes
N	1,47	0,30 à 0,60
P	0,95	0,10 à 0,18
K	2,31	1,50 à 2,50
Ca	1,59	2,00 à 4,00
Mg	1,26	0,40 à 0,60
N/P	3,12	2,50 à 3,50
K/Mg	1,95	4,00 à 8,00

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

sium sont plus élevées. Le rapport N/P traduit une alimentation équilibrée et le rapport K/Mg démontre une nutrition magnésienne excessive. Les boutures fructifères, comme les plantes conduites en serre et alimentées par des solutions nutritives, ont tendance à accumuler plus d'éléments minéraux que les plantes au champ (DELAS *et al.*, 1987). La solution nutritive se révèle trop riche en magnésium. Néanmoins, les boutures ne présentant pas de symptômes de carence potassique, nous pouvons considérer que cette solution nutritive est bien adaptée pour l'alimentation minérale des boutures fructifères.

2) Alimentation potassique déséquilibrée

Le niveau d'alimentation potassique n'agit pas directement sur la durée de développement des grappes des boutures fructifères, mais induit des modifications physiologiques qui se traduisent au niveau des feuilles dès le début de la véraison par des symptômes caractéristiques et des différences de compositions en éléments minéraux dans les pétioles (tableau VI). Le rapport K/Mg montre clairement l'existence d'une relation directe entre le niveau d'alimentation de la plante en K et Mg et l'importance de l'apport potassique. Les différents échantillons sont bien différenciés : les teneurs en potassium augmentent avec le niveau de l'apport potassique, alors que les teneurs en magnésium diminuent. Cela se traduit par une diminution du rapport K/Mg dans le cas d'un défaut de nutrition potassique. Ce rapport est inférieur à 1 dans le cas d'une carence en potassium et supérieur à 8 dans le cas d'une carence en magnésium, ce qui traduit bien le niveau d'alimentation en potassium puisque ce rapport est normalement compris entre 4 et 8 (SOYER *et al.*, 1996). Les boutures fructifères et les plantes de plein champ répondent donc de la même façon en fonction du type de nutrition potassique.

TABLEAU VI
Influence de l'alimentation potassique sur les teneurs en K et Mg (% de MS, moyenne ± écartype, n = 5) des pétioles à la véraison pour des boutures et les vignes au champ.

Table VI - Effects of K-nutrition on K and Mg contents (% of DW, mean ± standard deviation, n = 5) in petiolar at veraison for cuttings and vines from the field.

	K	Mg	K/Mg
Boutures fructifères			
K-	0,92 ± 0,2	2,01 ± 0,1	0,46
T	1,97 ± 0,1	1,78 ± 0,2	1,11
K+	3,08 ± 0,1	0,38 ± 0,05	8,11
Plein champ			
K-	0,22 ± 0,05	0,8 ± 0,1	0,28
T	1,48 ± 0,3	0,42 ± 0,1	3,52
K+	3,63 ± 0,4	0,22 ± 0,05	16,5

CONCLUSION

Au cours de ce travail, des boutures fructifères de vigne, cépage Cabernet Sauvignon, ont été obtenues régulièrement grâce à un contrôle minutieux de la croissance des racines et des feuilles jusqu'à la floraison. Les précisions apportées par rapport à MULLINS et RAJASEKARAN (1981) ont également porté sur la sélection des nœuds pour les boutures, les opérations d'enracinement avec utilisation d'AIB, de laine de roche comme substrat et d'une irrigation abondante pendant cette période. Sur ces boutures, la maturité des grappes est atteinte 5 mois après la mise en culture et 3 mois après la floraison. L'allocation de la matière sèche se fait au bénéfice des racines et de l'inflorescence jusqu'à la floraison. A la nouaison, le rapport tige et feuilles sur grappe est plus faible qu'au vignoble. La croissance végétative a lieu principalement entre la nouaison et la véraison. Ceci différencie les boutures fructifères des plantes au vignoble et pourrait expliquer une évolution originale de la teneur en polyamines liées dans les limbes. D'autres données devront être rassemblées pour mieux connaître l'état hormonal de ces boutures. La maturation se déroule avec un rapport surface foliaire / poids de fruit élevé. La mise au point d'une solution nutritive adaptée a permis d'obtenir un statut minéral comparable à celui de vignes en plein champ. La réactivité des boutures fructifères vis-à-vis du niveau de nutrition potassique est également classique. Malgré certaines différences par rapport à des plantes au vignoble, le système des boutures fructifères nous paraît constituer un outil intéressant pour étudier la physiologie de la vigne entre nouaison et maturité et son comportement vis-à-vis de certains facteurs culturaux.

Remerciements : les auteurs remercient Valérie CAPDEBOSCQ, Gilles DUCAMP et Jacques GIRAUDON qui ont largement contribué à la mise en œuvre de la méthode de production des boutures fructifères. Ils tiennent également à remercier Michel BROQUEDIS (Université de Bordeaux I, Laboratoire des Sciences de la Vigne) et Jean-Pierre GAUDILLÈRE (INRA, Bordeaux, Station d'Agronomie) pour leurs précieux conseils lors de la réalisation de ce travail, et pour la lecture critique de ce manuscrit.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAGGIOLINI M., 1952. *Les stades repères dans le développement annuel de la vigne et leur utilisation pratique*. Station Féd. Essais Agric., Lausanne. 3 p.

BESSIS R. et ECEVIT F.M., 1974. Analyse du problème de l'obtention de raisin sur des boutures dès la première année. *Connaissance Vigne Vin*, **3**, 223-232.

BOUARD J., 1966. Recherches physiologiques sur la vigne et en particulier sur l'aoûtement des sarments. *Thèse d'état,* Bordeaux, 398 p.

CARBONNEAU A., 1976. Principes et méthodes de mesure de la surface foliaire. Essai de caractérisation des types de feuilles dans le genre *Vitis*. *Ann. Amélior. Plantes.* **26**, 327-343.

DELAS J., SOYER J.P et MOLOT C., 1987. Influence de la fertilisation, du porte-greffe et du mode d'entretien du sol sur la teneur en potassium des moûts et des feuilles. *C.R. III^e Symp. sur la Physiologie de la Vigne*, Bordeaux, O.I.V. ed., 284-287.

DELAS J., MOLOT C. et SOYER J.P., 1989. Fertilisation minérale de la vigne et teneurs en potassium des baies, des moûts et des vins. *C.R. 4^e Symp. Int. Œnologie*, Bordeaux, 1-6.

FLORES H.E. et GALSTON A.W., 1982. Analysis of polyamines in higher-plants by high performance liquid-chromatography. *Plant Physiol.*, **69**, 701-706.

EBADI A., COOMBE B.G. et MAY P., 1995a. Fruit set on small Chardonnay and Shiraz vines grown under varying temperature regimes between budburst and flowering. *Aust. J. Grape Wine Res.*, **1**, 3-10.

EBADI A., COOMBE B.G. et MAY P., 1995b. Effect of low temperature near flowering time on ovule development and pollen tube growth in the grapevine (*Vitis vinifera* L.), cvs Chardonnay and Shiraz. *Aust. J. Grape Wine Res.*, **1**, 11-18.

GENY L., 1997. Les polyamines libres et conjuguées dans le modèle « boutures fructifères » de vigne. Influence de l'azote et du potassium et des inhibiteurs de la biosynthèse des polyamines. *Thèse*, Université de Bordeaux I, n° d'ordre 1672, 220 p.

GENY L., BROQUEDIS M., MARTIN-TANGUY J. et BOUARD J., 1997. Free, conjugated and wall-bound polyamines in various organs of fruiting cuttings of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet-Sauvignon. *Am. J. Enol. Vitic.*, 48, 1, 80-84.

GENY L., OLLAT N. et SOYER J.P., 1998. Les boutures fructifères de vigne : validation d'un modèle d'étude de la physiologie de la Vigne. II. Etude du développement de la grappe. *J. Int. Vigne Vin* (accepté pour publication).

KAPS M.L. et CAHOON G.A., 1992. Growth and fruiting of container-grown Seyval blanc grapevines modified by changes in crop level, leaf number and position, and light exposure. *Am. J. Enol. Vitic.*, **43**, 191-199.

KLIEWER W.M., 1970. Effect of time and severity of defoliation on growth and composition of « Thompson Seedless » grapes. *Am. J. Enol. Vitic.*, **21**, 37-47.

MARTIN-TANGUY J., CARRE M., DREUMONT C., VERNOY R. et COLLAS A., 1993-1994. Polyamines libres et conjuguées chez la vigne : Marqueurs de certaines étapes de son développement. *Progrès Agric. Vitic.*, **110**, n°23, **111**, n°1.

Mc INTYRE G.N., LIDER L.A. et FERRARI N.L., 1982. The chronological classification of grapevine phenology. *Am. J. Enol. Vitic.*, **33**, 80-85.

MULLINS M.G., 1966. Test-plants for investigations of the physiology of fruiting in *Vitis vinifera* L. *Nature*, **209**, 419-420.

MULLINS M.G., 1967. Morphogenetic effects of roots et of some synthetic cytokinins in *Vitis vinifera* L. *J. Exp. Bot.*, **18**, 206-214.

MULLINS M.G., 1968. Regulation of inflorescence growth in cuttings of the grapevine (*Vitis vinifera* L.). *J. Exp. Bot.*, **19**, 532-543.

MULLINS M.G. et RAJASEKARAN K., 1981. Fruiting cuttings : revised method for producing test plants of grapevine cultivars. *Am. J. Enol. Vitic.*, **32**, 35-40.

MULLINS M.G., BOUQUET A. et WILLIAMS L.E., 1992. *Biology of the grapevine*. Cambridge University Press ed., 239 p.

OLLAT N., 1997. Bases physiologiques et anatomiques de la croissance des baies de *Vitis vinifera* cv. Cabernet Sauvignon. *Thèse de doctorat,* Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, 131 p.

RIOU C., 1994. Le déterminisme climatique de la maturation du raisin : application au zonage de la teneur en sucre dans la communauté européenne. *CECA-CEE-CECA*, Bruxelles, 322 p.

SMITH T.A., DAVIES P.J. et REID B., 1985. Role of polyamines in gibberellin-induced growth in peas. *Plant Physiol.*, **78**, 92-99.

SOYER J.P., MOLOT C., BERTRAND A., GAZEAU O., LOVELLE B.R. et DELAS J., 1996. Influence de l'enherbement sur l'alimentation azotée de la vigne et sur la composition minérale des moûts et des vins. *In : Œnologie 95*, Tec. et Doc. Lavoisier ed., Paris, 81-84.

TURNER M.D. et BROOKS P.D., 1992. Evaluation of the use of H_2SO_4-H_2O_2 digestions for the elemental analysis of plant tissus by ICP spectrophotometry. *Commun. Soil. Sci. Plant. Annal.*, **23**, 559-568.

WILLIAMS L. E., 1996. Grape. *In : Photoassimilate distribution in plants and crops*. Eds E. Zamski et A.A. Schaffer, Marcel Dekker, Inc., New York, 851-881.

Reçu le 16 septembre 1997 ; révisé le 27 février 1998 ; accepté pour publication le 28 février 1998.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)