J. Int. Sci. Vigne Vin, 1996, **30**, n°4, 171-186

L'ÉLONGATION INTERNODALE CHEZ LA VIGNE (*VITIS VINIFERA* L.) : INFLUENCES FOLIAIRES ET RÔLE DE L'APEX

INTERNODAL ELONGATION IN THE GRAPEVINE (*VITIS VINIFERA* L.) : LEAF INFLUENCES AND ROLE OF THE SHOOT APEX

J.C. FOURNIOUX

Laboratoire des Sciences de la Vigne, Institut Jules Guyot, B.P. 138,
21004 Dijon cedex (France)
Courrier électronique : Jean-Claude.Fournioux@u-bourgogne.fr

Résumé : Les influences qui participent à la stimulation de l'élongation internodale chez la vigne évoluent en fonction de l'état d'allongement de l'entre-noeud. Lorsqu'il est très jeune (5 à 10 mm de longueur), sa croissance longitudinale est stimulée par ses propres feuilles, le bourgeon terminal et les feuilles sous-jacentes insérées au moins 6 nœuds plus bas. Quand le mérithalle a atteint environ 50 p. cent de sa taille définitive, la poursuite de son élongation ne dépend plus que de ses feuilles et de l'apex. A la fin de sa croissance, seules ses propres feuilles stimulent encore son allongement.
Les modes d'action de ces 3 éléments qui contribuent à l'élongation internodale sont discutés en prenant en considération, d'une part les résultats d'expériences d'apports exogènes d'AIA, d'ANA et d'acide gibbérellique et, d'autre part, le rôle trophique éventuel des feuilles.

Abstract : The respective influences of the leaves and shoot apex on stimulation of internodal elongation were studied in the grapevine. Various defoliation or decapitation treatments were applied to the shoot of rooted hardwood cuttings grown in a controlled environment chamber.
Concerning the foliar influences, the role of three sorts of leaves, in relation to their nodal position relative to the internode was analysed ; its own leaves, the leaves located below it and the young leaves neoformed above. The effects produced by excision of these different leaves show that the two adjacent leaves (below and above) of the internode play an essential role in the stimulation of its elongation. Among the subjacent leaves, these only at a position at least 6 nodes below promote internode growth. On the other hand, the young leaves neoformed in the upper part of the shoot have not influence.
The results of decapitation experiments indicate that terminal bud contributes also to the stimulation of internodal elongation. However this influence appears only if an increment to the size (« compensatory growth ») of the leaves below the level of decapitation is not induced by the removal of the shoot tip. The leaves which realize this « compensatory growth » have indeed the ability to compensate for the laking apical bud stimulus.
The influences vary with the stage of internode length. The longitudinal growth of very young internode (5 - 10 mm long) is stimulated by its own leaves, the terminal bud and leaves situated at least 6 nodes below. When the internode has reached at least 50 p. cent of its adult size, its elongation depends only on its own leaves and the apex. At the end of grown, only its own leaves stimulate lengthening.
Exogenous applications of IAA, NAA and gibberellic acid (GA3) at different concentrations were also tested. GA3 at 100 $mg.l^{-1}$ and 1 $g.l^{-1}$ (incorporated to lanolin paste) applied to the cut surface of the petiole of the two adjacent leaves of young internode permits a normal elongation providing that apical bud is maintained. If the shoot is decapited the same treatment has almost the same effect only by supplying NAA at 1 $g.l^{-1}$ to the shoot section.
The functions of the three elements contributing to internodal elongation are discussed, taking in consideration both the experimental results of exogenous applications of IAA, NAA and GA3, and the possible trophic role of the leaves. It is proposed that the two adjacent leaves of the internode stimulate its longitudinal growth through a production of diffusible gibberellic substances and also, probably of nutrient elements. The role of subjacent leaves is certainly of trophic nature. Terminal bud being an auxin source, we can expect that its stimulating influence is due to the supply of this growth regulator.

Mots-clés : *Vitis vinifera*, élongation internodale, influences foliaires, apex, auxines, gibbérelline

Key words : *Vitis vinifera*, internodal elongation, foliar influences, shoot apex, auxins, gibberellins

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

INTRODUCTION

Dans le cadre de travaux consacrés à la morphogenèse du rameau herbacé de la vigne (FOURNIOUX, 1995) nous nous sommes en particulier préoccupé de mettre en évidence quels étaient les facteurs endogènes qui contribuent à la stimulation de l'élongation internodale. Nous nous sommes plus particulièrement attaché à analyser les influences foliaires et celles excercées par le bourgeon terminal.

L'influence des feuilles sur la croissance des entre-nœuds avaient en effet déjà été constatée et étudiée chez diverses espèces (BOIRIVANT, 1898 ; BARLOW et HANCOCK, 1956 ; NEVILLE, 1961 ; RAADTS, 1962 ; BANCILHON et NEVILLE, 1966 ; MILLET, 1968 ; CRABBE, 1969a et 1969b ; MILLET, 1970 ; BOYER, 1972 ; ARIAS, 1974 ; VALIO et SCHWABE, 1978 ; KIGEL, 1980 ; MENHENETT, 1980). Chez *Vitis vinifera,* ce problème n'avait par contre fait l'objet que d'observations assez sommaires (ALLEWELDT, 1963 ; JAQUINET, 1974), aussi méritait-il d'être abordé de manière plus approfondie.

En ce qui concerne le rôle du bourgeon terminal, les observations faites chez la vigne dans des travaux antérieurs étaient contradictoires. Si selon LAMPSIDIS (1961), chez la variété Chasselas, l'apex exerce un influence stimulante sur l'élongation d'un jeune entre-nœud, en revanche BOUARD (1966) sur Ugni blanc constate que sa suppression ne modifie pas l'allongement des mérithalles même pour les plus jeunes qui ne mesurent pas plus de 5 mm le jour de la décapitation. Cet autre point se devait donc d'être aussi réenvisagé.

Les expériences présentées dans ce travail ont ainsi été entreprises avec trois objectifs principaux : préciser les influences exercées par les différentes catégories de feuilles portées par un rameau sur la croissance longitudinale d'un entre-nœud donné (catégories foliaires définies par l'âge des feuilles et leur position relative par rapport au mérithalle considéré), étudier le rôle de l'apex et les interactions éventuelles entre feuilles et bourgeon terminal, analyser les effets d'apports hormonaux exogènes sur la croissance internodale.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I — MATÉRIEL VÉGÉTAL

Cette étude a été réalisée sur le cépage Pinot noir. Les expériences ont été conduites sur des plants de deux mois, déjà bien enracinés, produits par des boutures de sarments à un oeil. Pour chaque expérimentation, les 30 plants nécessaires à la constitution de chaque lot ont été soigneusement sélectionnés sur la base de la longueur de leur rameau. Seules les boutures ayant une pousse comprise entre 50 et 70 cm ont été retenues. Le nombre de feuilles porté par ces pousses étant de l'ordre de 15 à 20. Dans un souci de simplification de nos modèles expérimentaux, cette étude a été faite sur des pousses privées de leurs bourgeons anticipés lorsque ceux-ci manifestaient les premiers signes d'une entrée en croissance.

Pour une raison que nous évoquerons en temps utile dans les résultats, une seule expérience a été réalisée à la fois sur des plants bouturés conformes à ceux qui viennent d'être décrits et sur des pousses de ceps au vignoble.

II — CONDITIONS DE CULTURE

Les boutures ont été cultivées sur un mélange 50/50 de gravier siliceux et de tourbe neutre et arrosées par une solution nutritive dont nous avons déjà fourni la composition (FOURNIOUX, 1996).

Les conditions ambiantes de la pièce climatisée dans laquelle les expériences ont été effectuées étaient les suivantes : températures de 26°C/jour et 22°C/nuit avec des écarts thermiques n'excédant pas 2°C ; énergie lumineuse de 100 $\mu mol.mol^{-1}$ fournie par des tubes fluorescents (Philips TL 33, blanc industrie) ; photopériode de 16 h jour / 8 h nuit ; hygrométrie d'environ 80 p. cent.

III — MÉTHODE EMPLOYÉE POUR CONSTITUER DES LOTS EXPÉRIMENTAUX HOMOGÈNES

Divers auteurs ont montré que les entre-nœuds de vigne n'ont pas les mêmes capacités d'élongation selon leur position dans la succession discontinue des vrilles (ZIMMERMANN, 1954 ; BOUARD, 1966-1967 ; CARBONNEAU, 1976 ; HUGLIN in HUGLIN, 1986). Nous avons personnellement vérifié une telle inégalité chez le Pinot noir (FOURNIOUX et BESSIS, 1980). Toutes ces analyses convergent sur un point. Si, comme le propose BOUARD (1966), on désigne par N0 le nœud dépourvu de vrille et par N1 et N2 les deux noeuds suivants, il apparaît que l'entre-noeud N1 N2 est toujours le plus long. La nature du mérithalle le plus court varie par contre en fonction du cépage. Chez le Pinot noir c'est celui de type N2 N0.

Du fait de ces différences, l'idéal aurait été de travailler toujours sur le même mérithalle : N0 N1, N1 N2 ou N2 N0. Pour la majorité de nos investigations qui ont porté sur le plus jeune entre-nœud dégagé sous l'apex, la quantité de matériel végétal nécessaire à la sélection de n x 30 pousses dont l'apex soit dans la

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

même phase ontogénétique pour constituer les n lots correspondant à un essai expérimental aurait alors été considérable. Aussi pour estomper les incidences de ces inégalités intrinsèques de développement des entre-nœuds sur nos résultats sans avoir à produire, pour chaque expérience, un nombre irréaliste de plants, avons nous adopté la stratégie suivante. Chaque lot a été composé d'un assemblage de rameaux dont la qualité du plus jeune entre-nœud dégagé de l'apex était telle que les 3 catégories N0 N1, N1 N2 et N2 N0 soient à peu près également représentées.

IV — DÉSIGNATION ET REPÉRAGE DES ENTRE-NŒUDS

Sauf indication contraire de notre part dans la description des modalités d'application des différents traitements présentés dans les résultats, comme nous l'avons dit au paragraphe précédent, nos expériences se sont le plus souvent appliquées au plus jeune entre-nœud situé sous l'apex. Dans nos conditions de culture, ses dimensions initiales variaient entre 4 et 8 mm environ. Le n°1 lui est attribué. Aussi, lorsque dans certains essais nous envisageons des mérithalles plus âgés, nous les désignons par leur numéro d'ordre par rapport à celui-ci.

Au premier jour de la mise en place d'une expérience, pour repérer sur le lot témoin, l'entre-nœud homologue de celui envisagé sur les lots diversement traités, nous nouons lâchement un fil de couleur autour du mérithalle directement sous-jacent.

V — ANALYSE STATISTIQUE

Chaque expérience a fait l'objet d'au moins une et plus souvent deux répétitions. Dans la mesure où elles ont toujours produit les mêmes résultats, ceux que nous présentons ici ne se rapportent qu'à l'un de ces essais. Toutes les moyennes sont calculées à partir de 30 mesures et accompagnées de leur écart-type.

RÉSULTATS

I — INFLUENCES FOLIAIRES SUR L'ÉLONGATION INTERNODALE : IDENTIFICATION DES CATÉGORIES DE FEUILLES QUI CONTRIBUENT A SA STIMULATION

On peut *a priori* envisager que, dans la stimulation de la croissance longitudinale d'un entre-nœud, 3 catégories de feuilles peuvent intervenir : les propres feuilles de l'entre-nœud insérées à ses 2 extrémités, les feuilles néoformées qui s'étalent au-dessus de lui pendant toute la durée de sa croissance, les feuilles sous-jacentes déjà formées et en cours d'étalement ou ayant achevé leur croissance. Les expériences qui suivent ont été conduites avec le souci d'essayer de préciser le rôle de ces 3 sortes de feuilles.

1) Influence des propres feuilles de l'entre-nœud

a) Effets d'une ablation précoce de ces feuilles

Les entre-nœuds mesurés le jour de la mise en place de l'expérience ont une longueur moyenne de 5,6 ± 1,2 mm.

Les lots suivants sont constitués :

- lot A : ablation de la feuille supérieure (dimensions moyennes : 4,5 ± 1, mm de longueur sur 5,2 ± 0,7 mm de largeur).

- lot B : ablation de la feuille inférieure (dimensions moyennes : 9,5 ± 1,5 mm de longueur sur 11,8 ± 1,4 mm de largeur).

- lot C : ablation des 2 feuilles.

- lot T : témoin avec maintien des deux feuilles de l'entre-nœud n°1.

Les longueurs finales moyennes des entre-nœuds pour ces 3 traitements, comparées au témoin montrent que (figure 1a) :

- l'ablation d'une seule feuille (lots A et B) entraîne une diminution significative de l'allongement de l'entre-nœud.

- l'effet dépressif est d'égale intensité lorsque l'on enlève la feuille supérieure (lot A) ou la feuille inférieure (lot B).

- lorsque les 2 feuilles sont supprimées (lot C), le raccourcissement est plus important ; les entre-nœuds ne dépassant guère alors la moitié de la longueur de ceux du lot témoin.

Les courbes présentées sur la figure 1b indiquent que, dans tous les cas, la durée d'allongement des entre-nœuds reste égale. C'est la vitesse de leur croissance qui est diminuée par les ablations foliaires.

Il ressort de ces premiers résultats que les 2 feuilles, basale et sommitale d'un entre-nœud, jouent un rôle dans la stimulation de sa croissance longitudinale.

b) Etude de l'évolution, dans le temps, de l'influence stimulante des propres feuilles d'un entre-nœud sur sa croissance longitudinale

Les 2 feuilles insérées aux 2 extrémités d'un entre-nœud sont cette fois enlevées à des stades de plus en plus avancés de sa croissance. Pour ce faire, nous avons tout d'abord établi la courbe d'élongation cumulée d'un

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

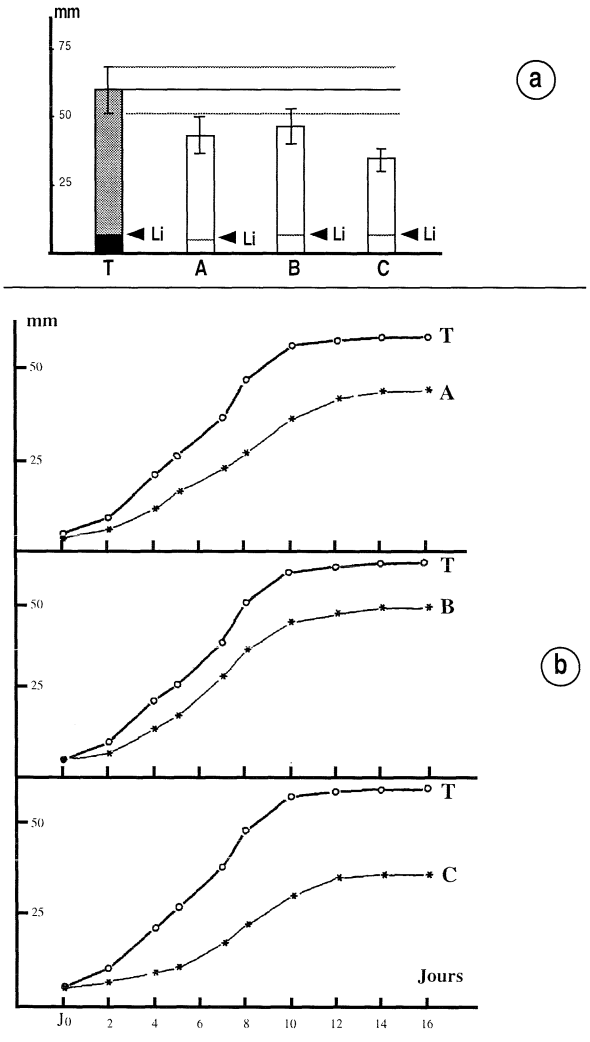


Fig. 1 : Effets d'une ablation précoce des jeunes feuilles qui encadrent un entre-noeud sur son élongation. Etude réalisée sur le plus jeune entre-nœud individualisé sous l'apex dont la longueur initiale est indiquée par Li sur la figure 1-a et les points correspondant au jour J0 sur la figure 1-b.

Fig. 1a — Longueurs moyennes finales (et écarts-types) de l'entre-nœud non privé de ses feuilles (témoin T), après ablation de la feuille supérieure (A), de la feuille inférieure (B), des deux feuilles (C).

Fig. 1b — Croissances moyennes cumulées, en fonction du temps, du même entre-nœud pour les trois conditions expérimentales comparées au témoin.

Fig. 1 — Effects of the excision of the young adjacent leaves (below and above) of an internode on its elongation. Treatments applied to the youngest internode just below apex. The initial mean length of this internode is indicated by Li in figure 1-a and by the points corresponding to J0 in figure 1-b.

Fig. 1a — Final mean lengths of non-defoliated internodes (control T) and of internodes deprived respectively of the upper leaf (A), of the lower leaf (B) and of the two leaves (C). Standard errors are given by vertical bars.

Fig. 1b — Changes in the mean length, as a function of time, of the same internode for the three experimental conditions compared with the control.

entre-nœud pour nos conditions de culture en suivant parallèlement l'accroissement des 2 feuilles correspondantes (mesures de la longueur L et de la largeur l). Les résultats de cette investigation préliminaire sont donnés par la figure 2a. Ces courbes nous ont déjà informé du fait que l'élongation d'un mérithalle s'achève avant que ses propres feuilles aient terminé leur expansion. Ainsi devions nous prendre comme référence, pour la mise en oeuvre de notre essai, les longueurs moyennes initiales des entre-nœuds au moment de l'amputation des feuilles et non l'état de développement de celles-ci. Sur la base de la courbe de l'allongement internodal, nous nous sommes fixé 4 dimensions initiales des entre-nœuds pour analyser les effets de l'excision de leurs 2 feuilles sur l'achèvement de leur croissance (voir courbe EN, figure 2a). Nous avons alors sélectionné des boutures pour constituer 4 lots homogènes comprenant chacun 30 rameaux dont l'un des mérithalles apicaux était d'une longueur égale (ou la plus voisine possible) à l'une de ces 4 valeurs. Après confection de ces lots, les 2 feuilles des 4 catégories d'entre-nœuds ont été supprimées.

Les résultats de cette expérience présentés en figure 2b montrent que pendant toute la durée de l'élongation internodale l'ablation des propres feuilles de l'entre-nœud a un effet négatif sur son allongement. L'influence positive de ces feuilles s'exerce donc pendant toute cette période, même lorsque la croissance longitudinale de l'entre-nœud est presque achevée.

2) Rôle joué par les feuilles sous-jacentes à l'entre-nœud

a) Effets de l'ablation d'un nombre croissant de ces feuilles sur l'allongement du plus jeune entre-nœud du rameau

Cette expérience a consisté à enlever un nombre croissant de feuilles insérées sous le nœud inférieur du premier mérithalle individualisé des pousses : ablation de 2, 4, 6, 8, 10 feuilles et, pour le sixième lot, ablation de toutes les feuilles jusqu'à la base des rameaux. Ces 6 conditions sont réalisées en enlevant ou en maintenant les 2 feuilles situées aux extrémités de l'entre-nœud n°1. 12 lots sont ainsi réalisés (lots A à L, figure 3). 2 lots de référence (T1 et T2, figure 3) sont par ailleurs constitués, l'un de 30 rameaux intacts (T1) pour mesure de la longueur finale de l'entre-nœud qui occupe la position la plus apicale le jour de la mise en oeuvre de l'expérience ; l'autre de 30 autres pousses sur lesquelles ce même entre-nœud est privé des 2 feuilles qui l'encadrent (T2).

Lorsque ses propres feuilles sont laissées en place, l'enlèvement des 2 ou 4 feuilles sous-jacentes ne modifie pas l'élongation de l'entre-nœud par rapport au

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

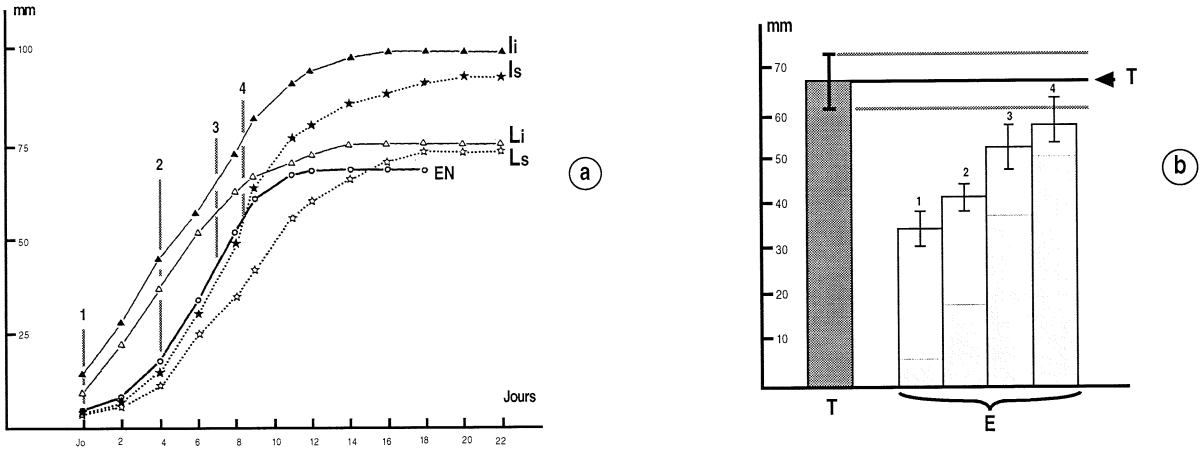


Fig. 2 — Effets de l'ablation, à différents stades de l'élongation d'un entre-nœud des 2 feuilles qui l'encadrent, sur son allongement final.

Fig 2a — Résultats de l'étude préliminaire à l'expérience. Courbes d'élongation cumulée d'un entre-nœud (EN) et d'accroissements des deux feuilles qui l'encadrent (LS et ls : longueur et largeur de la feuille supérieure, Li et li : longueur et largeur de la feuille inférieure), en fonction du temps pour nos conditions de culture. Courbes établies avec les moyennes obtenues sur 30 mesures.

Fig 2b — Résultats de l'expérience proprement dite. E : Longueurs moyennes finales (et écarts-types) d'entre-noeuds privés de leurs deux feuilles à 4 stades différents de leur élongation indiqués par les traits inférieurs des histogrammes (ces 4 dimensions initiales ont été choisies d'après la courbe de référence EN produite sur la figure 2a). T : longueur moyenne finale (et écart-type) de 30 entre-noeuds témoins.

Fig. 2 — Effects of the excision of its own leaves, at different stages of its elongation, on the final length of an internode.

Fig. 2a — Results of the study realised before the experiment. Changes in the mean length of an internode (EN) and in the mean size of its two own leaves (Ls and ls : curves corresponding respectively to the length and the width of the upper leaf, Li and li : identical curves relative to the lower leaf) as a function of time for our culture conditions. Each point represents the mean value of 30 measurements.

Fig. 2b — Results of the experiment. Final mean lengths of internodes deprived of their two own leaves at four different stages of their elongation (E) compared with the control (T). The lower lines in the graphs E indicate the initial mean length of the treated internodes (these four initial sizes have been determined from the curve EN presented in figure 2-a). Each datum is the mean value of 30 measurements. Standard errors are given by vertical bars.

témoin (figure 3, lots A et B). Ce n'est que lorsque 6 feuilles au moins sont excisées qu'un effet dépressif se manifeste (figure 3, lot C), plus net encore quand il y a amputation de 8 ou 10 feuilles (figure 3, lots D et E). La longueur finale de l'entre-nœud n'est pas différente pour les lots E (ablation de 10 feuilles) et F (défoliation totale).

Les résultats sont comparables lorsque l'entre-nœud est privé de ses feuilles (figure 3, lots G à L). Seuls les traitements correspondants aux lots I à L (6, 8, 10 et totalité des feuilles sectionnées) s'accompagnent d'effets qui se traduisent en l'occurence par une réduction de son allongement plus importante que celle consécutive à la seule ablation de ses propres feuilles (T2, figure 3). L'intensité de ces effets est là aussi en corrélation avec le nombre de feuilles détachées pour les lots 6, 8 et 10 feuilles. Comme dans l'ensemble expérimental précédent, l'enlèvement de la totalité des feuilles inférieures à l'entre-nœud (lot L) n'est pas plus préjudiciable que celui des 10 premières d'entre elles (lot K).

Les feuilles qui se développent au-dessous d'un très jeune entre-nœud interviennent donc, pour une certaine part, dans la stimulation de sa croissance longitudinale. Il est remarquable de noter que l'influence de cette catégorie de feuilles ne se révèle que par l'ablation d'un nombre relativement élevé d'entre elles : 6 au moins et mieux encore 8 ou 10. Ce résultat peut s'interpréter de deux façons. Il peut en effet traduire la nécessité de l'enlèvement cumulé d'un nombre minimum de feuilles directement sous-jacentes à l'entre-nœud pour qu'il y ait perturbation de sa croissance en longueur ou bien être dû au fait que ce n'est qu'approximativement, à partir du rang 6 (à compter du premier nœud situé sous la feuille basale du mérithalle) que les feuilles sont efficientes. L'expérience qui suit permet de dire qu'elle est, entre ces deux hypothèses, celle qui correspond à la réalité.

b) Identification des feuilles sous-jacentes au plus jeune entre-nœud du rameau réellement influentes sur son allongement.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

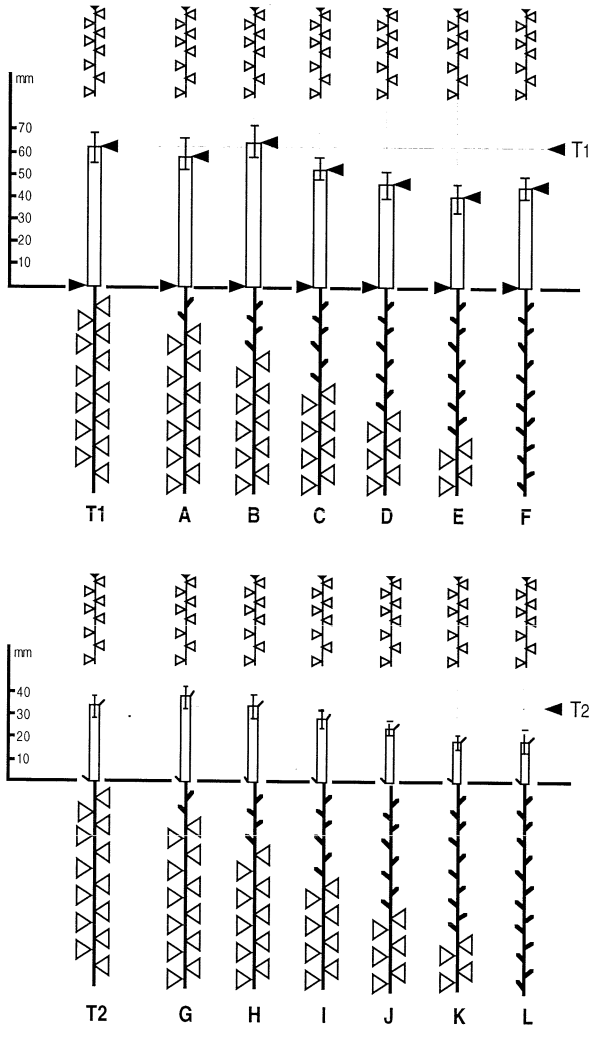


Fig. 3 — Effets de l'ablation de feuilles sous-jacentes au plus jeune entre-nœud individualisé sous l'apex sur son élongation. Représentation schématique du protocole et résultats.

Longueurs moyennes finales (et écarts-types) de l'entre-noeud suite à l'ablation d'un nombre croissant de feuilles sous-jacentes (2 - 4 - 6 - 8 - 10 et la totalité) avec maintien de ses propres feuilles (lots A à F) ou ablation de celles-ci (lots G à L).
T1 : lot de référence pour les lots A à F, pousses intactes.
T2 : lot de référence pour les lots G à L avec excision des 2 feuilles du mérithalle.

Fig. 3 — Effects of the excision of subjacent leaves on the elongation of the youngest internode just below apex. Schematic representation of both applied treatments and results.

Final mean lengths of the internode consecutively to the excision of an increasing number of subjacent leaves (2-4-6-8-10 and every), its two own leaves being maintained (A to F) or excised (G to L) ; T1 : control corresponding to treatments A to F (untreated shoots), T2 :control corresponding to treatments G to L (excision of the two own leaves of the internode). Each datum is the mean value of 30 measurements. Standard errors are given by vertical bars.

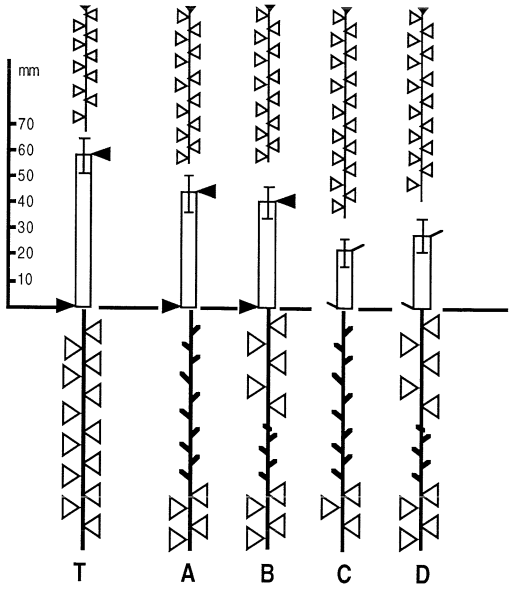


Fig. 4 — Identification des feuilles sous-jacentes au plus jeune entre-nœud du rameau réellement influentes sur son allongement. Représentation schématique du protocole et résultats.

Longueurs moyennes finales (et écarts-types) atteintes par le plus jeune entre-nœud individualisé sous l'apex sur des pousses effeuillées comme suit : préservation des propres feuilles de l'entre-nœud et ablation des 10 feuilles sous-jacentes (A) ou seulement, parmi elles de celles insérées du 6e au 10e nœuds (B) et mêmes traitements en l'absence des propres feuilles de l'entre-nœud (C et D). T : lot témoin.

Fig. 4 — Identification of the nodal positions of the subjacent leaves which have a really influence on the elongation of the youngest internode. Schematic representation of both applied treatments and results.

Final mean lengths of the youngest internode just below apex consecutively to the following treatments : preservation of its two own leaves with excision of the ten subjacent leaves (A) or only of these situated between the 6th and the 10th node (B). C and D correspond to the same treatments without the two adjacent leaves of the internode . T : control. Each datum is the mean value of 30 measurements. Standard errors are given by vertical bars.

Comparativement à un lot témoin (T) non traité, nous constituons 4 autres lots : les 2 premiers qui consistent en l'ablation des 10 feuilles situées sous le nœud basal du dernier entre-nœud dégagé de l'apex, associée ou non à l'enlèvement des feuilles de ce dernier (figure 4, schémas A et C). Pour les 2 autres lots, qui ne diffèrent aussi entre eux que par le maintien ou non des propres feuilles du mérithalle, seules parmi les feuilles sous-jacentes celles insérées entre les nœuds 6 et 10 sont supprimées (figure 4, schémas B et D). L'identicité des résultats (voir diagrammes de la figure 4) obtenus chez les lots A et B d'une part et C et D d'autre part montre que l'effet dépressif de l'ablation des 10 feuilles sous-jacentes à l'entre-nœud

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

incombe à l'absence des feuilles qui en sont les plus éloignées et non à celle de leur ensemble. Des deux hypothèses formulées ci-dessus, c'est donc la seconde qui s'avère être la bonne; à savoir que dans l'ensemble des 10 feuilles situées sous le plus jeune entre-nœud visible d'une pousse, toutes ne jouent pas un rôle dans la stimulation de son élongation. Le groupe de feuilles actives en est éloigné d'au moins 5 ou 6 entre-nœuds.

c) Etude de l'évolution de l'influence de cette catégorie de feuille en fonction de l'état d'allongement du mérithalle.

Nous avons vu ci-dessus que les propres feuilles de l'entre-nœud conservent leur pouvoir promoteur pendant toute la durée de son élongation. Qu'en est-il de l'influence des feuilles sous-jacentes ? Pour répondre à cette interrogation l'expérience suivante a été mise en œuvre.

Ses modalités sont identiques à un essai déjà présenté à savoir l'ablation combinée ou non des propres feuilles de l'entre-nœud et des 8 feuilles qui lui sont sous-jacentes (voir schémas de la figure 5). Mais elles sont appliquées cette fois à 2 époques différentes de la croissance de l'entre-nœud, époques choisies en relation avec l'état d'extension de ses propres feuilles. Dans une première série (figure 5a) nous travaillons comme auparavant sur le plus jeune entre-nœud (n°1). Dans la seconde (figure 5b) l'entre-nœud étudié est d'ordre 4 ou 5 sous l'apex selon les pousses, l'important étant qu'il mesure entre 30 et 40 mm et que les feuilles qui l'encadrent aient atteint approximativement les 50 p. cent de leurs dimensions définitives.

Les diagrammes de la figure 5 révèlent des différences très nettes entre ces 2 ensembles de traitements selon l'époque d'intervention. Ces différences peuvent se résumer en une seule phrase : l'influence exercée

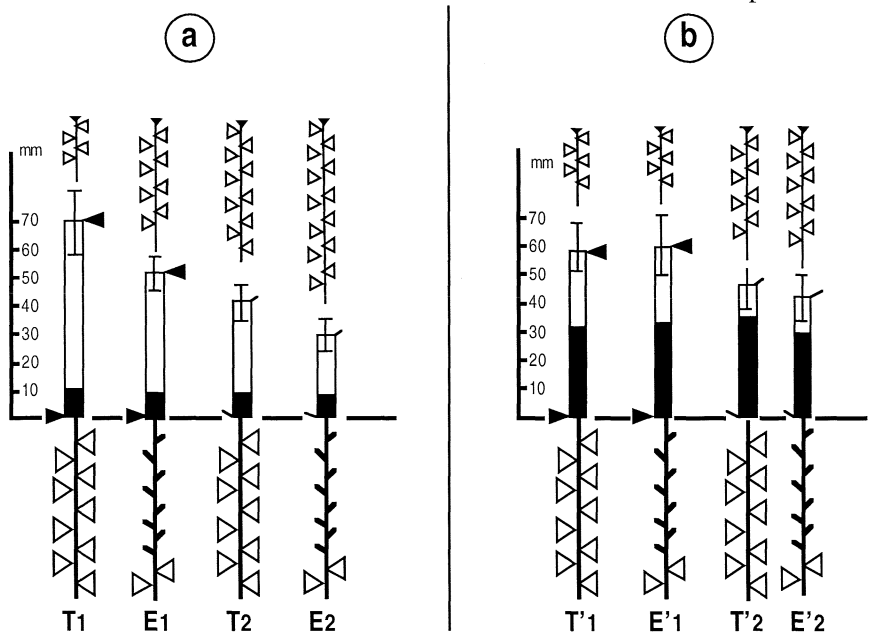


Fig. 5 — Effets de l'ablation exclusive des 8 feuilles sous-jacentes à un entre-nœud (E1, fig 5a et E'1, fig 5b) ou combinée à celle de ses propres feuilles (E2, fig 5a, et E'2, fig 5b) sur son élongation pour deux stades différents de son extension. Représentation schématique des protocoles et résultats.

Fig 5a — Traitements appliqués au plus jeune entre-nœud individualisé sous l'apex

Fig 5b — Traitements appliqués à l'entre-nœud de rangs 4 ou 5

Sur ces figures où sont présentées les longueurs finales moyennes (et écarts-types) atteintes par les entre-nœuds pour ces deux essais en comparaison avec les lots de référence (T1 et T'1 : pousses intactes ; T2 et T'2: ablation des propres feuilles de l'entre-nœud), la partie en noir indique leurs hauteurs moyennes initiales.

Fig. 5 — Effects of the excision only of the 8 subjacent leaves (E1, fig. 5a and E'1 fig.5b) or combined with the removal of its two own leaves (E2, fig. 5a and E'2, fig. 5b) on the elongation of an internode for two stages of its growth. Schematic representation of both applied treatments and results.

Fig. 5a — Treatments applied to the youngest internode just below apex

Fig. 5b — Treatments applied to the 4th or 5th internodes below apex

These figures show the final mean length of the internode for these two trials in comparison with the controls (T1 and T'1 : untreated shoots ; T2 and T'2 : excision of the two adjacent leaves of the internode). The part in black indicates the initial mean length of internode. Each datum is the mean value of 30 measurements. Standard errors are given by vertical bars.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

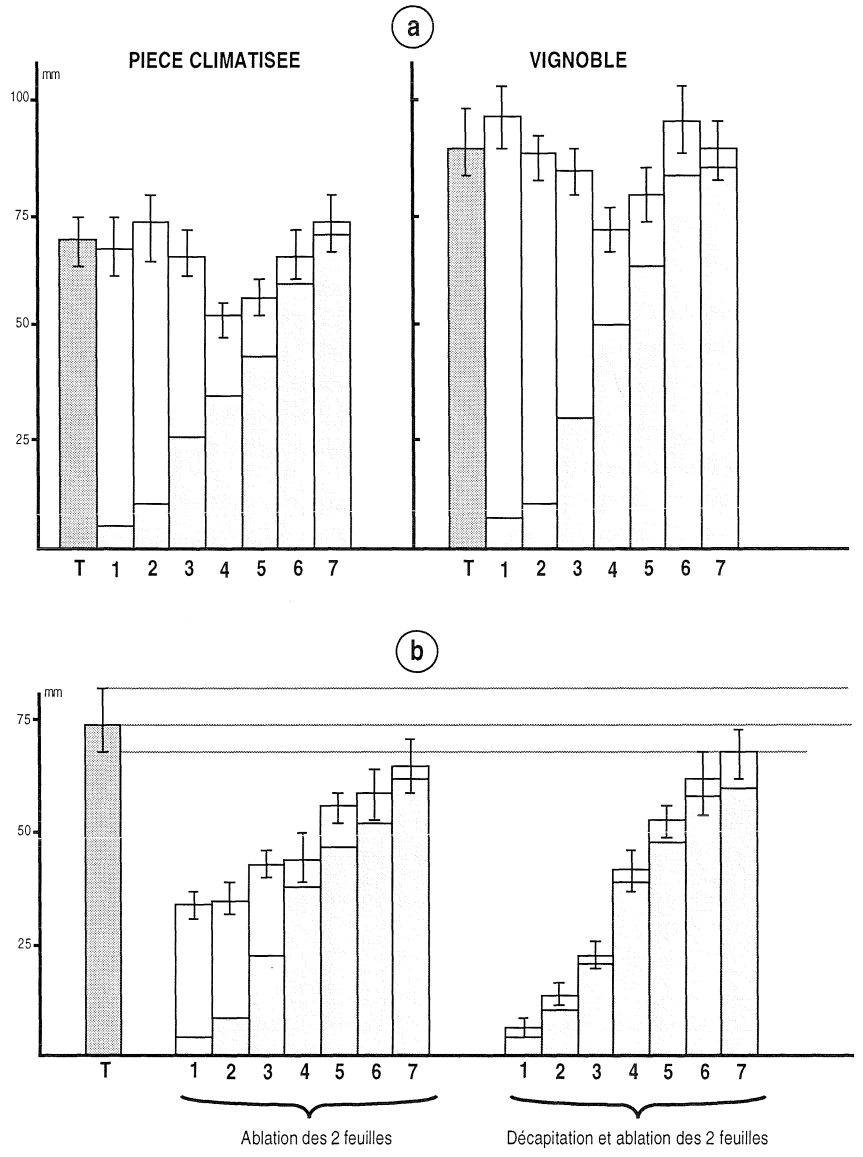


Fig. 6 — Etude de l'influence du bourgeon terminal sur l'élongation internodale

Fig 6a — Effets de rognages effectués à des niveaux variables (1 : section de l'apex au-dessus du premier entre-nœud individualisé, 2 - 3 - ... - 7 : sections au-dessus des mérithalles de rangs 2 - 3 - ... - 7 sous l'apex) sur l'élongation de l'entre-nœud sous-jacent comparée au témoin (T) non écimé. Résultats obtenus en pièce climatisée et au vignoble. Les traits inférieurs des histogrammes indiquent la hauteur moyenne des entre-nœuds mesurée le jour de la décapitation.

Fig 6b — Effets de rognages effectués à des niveaux variables (les mêmes que pour les essais de la figure 6-a) sur l'élongation de l'entre-nœud sous-jacent lorsque celui-ci est en outre privé de ses feuilles (graphique de droite). Longueurs moyennes finales (et écarts-types) des entre-nœuds comparées à celles mesurées sur les mérithalles de mêmes rangs seulement privés de leurs feuilles (graphique de gauche) et au témoin (T) non traité. Même représentation de la hauteur moyenne initiale des mérithalles qu'en figure 6a.

Fig. 6a — Effects of decapitations performed at different levels of the shoot (1 : removal of the terminal bud above the first released internode, 2-3-...-7 : sections above the 2nd-3rd-...-7th internode below apex) on the elongation of the subjacent internode compared with the control (T). Results obtained in a growth chamber and in the vineyard. The lower lines in the graphs indicate the initial mean length of internodes. Each datum is the mean value of 30 measurements. Standard errors are given by vertical bars.

Fig. 6b — Effects of decapitations performed at different levels of the shoot (the same as figure 6a) on the elongation of the subjacent internode deprived of its two own leaves (right-hand graph). Final mean lengths of these internodes compared with the same only deprived of their adjacent leaves (left-hand graph) and with the untreated shoots (control T). Other details are identical to figure 6a.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

par les feuilles sous-jacentes sur l'élongation d'un très jeune entre-nœud déjà démontrée et que nous retrouvons ici (figure 5a) n'apparaît plus pour un entre-nœud plus âgé (figure 5b). Pour ce dernier, lorsque ses propres feuilles sont maintenues, l'enlèvement des 8 feuilles inférieures ne perturbe pas sa croissance longitudinale (longueur du mérithalle identique chez le lot E'1 et le témoin T'1, figure 5b) ; en l'absence de ses propres feuilles sa longueur finale est diminuée de la même façon, quel que soit le sort réservé aux 8 feuilles sous-jacentes (longueur du mérithalle identique chez le lot E'2 et le témoin T'2, figure 5b).

Tout cela démontre clairement qu'à ce stade où un entre-nœud a, en moyenne, dans nos conditions de culture, tout juste dépassé les 50 p. cent de sa longueur finale, il n'y a plus qu'une catégorie de feuilles efficientes sur sa croissance longitudinale : celles insérées à ses 2 extrémités.

3) Rôle joué par les feuilles néoformées qui s'étalent au -dessus de l'entre-nœud

L'expérience suivante a été réalisée à deux reprises. A partir du premier jour de l'expérience, nous entretenons un effeuillage régulier de la partie néoformée de chaque pousse qui poursuit son développement au-dessus de l'entre-nœud étudié (premier entre-nœud sous l'apex). Les feuilles sont soigneusement enlevées dès leur dégagement du bourgeon terminal. L'expérience est à nouveau réalisée avec ou sans les 2 feuilles insérées aux extrémités de l'entre-nœud n°1.

Les résultats de ce protocole ont été, pour ces deux répétitions, strictement identiques. L'ablation entretenue des feuilles qui se développent au-dessus du plus jeune entre-nœud ne modifie pas sa longueur finale lorsque ses propres feuilles sont laissées en place. Si cette ablation est combinée à l'amputation des feuilles de l'entre-nœud, l'effet dépressif observé est de même ordre que celui obtenu quand elles seules sont absentes et n'est donc imputable qu'à la suppression de celles-ci.

4) Bilan de ces premières expériences

Deux catégories de feuilles contribuent à la stimulation de la croissance longitudinale d'un entre-nœud.

- les 2 feuilles insérées à ses extrémités qui restent influentes pendant toute la durée de son élongation.

- les feuilles sous-jacentes insérées au moins 6 nœuds plus bas que le jeune mérithalle et qui n'exercent une influence stimulante que jusqu'à ce que l'entre-nœud ait atteint environ 50 p. cent de sa taille définitive.

II — RÔLE DU BOURGEON TERMINAL DANS LA STIMULATION DE LA CROISSANCE LONGITUDINALE DES ENTRE-NŒUDS, INTERACTIONS ENTRE LE BOURGEON ET LES FEUILLES

1) Effets de rognages effectués à des niveaux variables sur l'élongation du mérithalle sous-jacent à la décapitation

Les études de LAMPSIDIS (1961) et de BOUARD (1966) dont nous faisons état dans l'introduction ont été faites au vignoble. Aussi, l'expérience présente, après avoir été mise en oeuvre sur des boutures en pièce climatisée a ensuite été répétée dans une parcelle expérimentale de Pinot noir. Cette étude en plein champ a été effectuée au début du mois de juillet, quand la vitesse de croissance est encore élevée, sur des rameaux de 120 à 150 cm de longueur moyenne. Les mêmes précautions que celles mentionnées déjà pour les boutures ont été prises : ablation systématique des « entre-coeurs » et représentation à peu près égale, au niveau du plus jeune entre-nœud des pousses, des 3 types N0N1, N1N2 et N2N0 au sein d'un même lot. Cet essai a consisté à rogner les rameaux au-dessus d'entre-nœuds d'âge croissant. Le premier niveau correspond à l'ablation de l'apex seul, juste au-dessus du premier mérithalle individualisé (n°1). Cet entre-nœud a une longueur initiale de 5 mm environ, aussi bien sur les boutures que sur les pousses des ceps (voir figure 6a, rang n°1). Le rognage le plus bas est effectué au-dessus du 7^{e} entre-nœud compté depuis le bourgeon terminal. Dans nos 2 conditions expérimentales, ce mérithalle a presque achevé son élongation (voir figure 6a, rang n°7). Les dimensions des entre-nœuds 1 à 7 sont enregistrées au début et à la fin de l'essai et confrontées aux mêmes mesures prises sur 30 rameaux témoins non rognés.

Comme on peut le voir sur la figure 6a, cette expérience a abouti aux mêmes résultats sur les pousses développées en conditions artificielles et au vignoble. Dans 2 situations, la décapitation est sans conséquence sur la croissance de l'entre-nœud sous-jacent : quand elle est effectuée au-dessus d'entre-nœuds encore très jeunes (les 3 premiers mérithalles) ou, au contraire, au-dessus d'entre-nœuds parvenus à un état d'allongement beaucoup plus avancé (n°6 et 7). Entre ces 2 zones, un niveau qui correspond aux 4^{e} et 5^{e} entre-nœuds sous l'apex se distingue par le fait, qu'en ce qui les concerne, le rognage de la partie supérieure de l'axe provoque une diminution de leur croissance longitudinale. Cet effet est particulièrement net pour le mérithalle n°4.

On notera d'abord que ces résultats concordent avec ceux obtenus par BOUARD (1966) en ce sens que nous constatons, comme lui, qu'un pincement du bourgeon

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

terminal n'a pas d'effet sur l'élongation du plus jeune entre-nœud situé sous la section.

Ils révèlent par ailleurs un fait, à notre connaissance jusqu'alors méconnu, à savoir que, dans la partie terminale du rameau, où s'effectue l'allongement caulinaire, il existe une zonation telle que seuls certains entre-nœuds ont un accroissement perturbé par l'écimage. Ces entre-nœuds, de rangs 4 et 5, se situent curieusement dans la zone où nous avons démontré (FOURNIOUX 1995, 1996) que les feuilles commencent à perdre leurs capacités à réaliser une «croissance compensatoire». L'idée nous est venue alors que les résultats de cette expérience pouvaient être plus ou moins faussés par ce phénomène de croissance additionnelle foliaire. Pour s'en assurer, il convenait de la reprendre en amputant les mérithalles de leurs propres feuilles.

2) Effets de rognages effectués à des niveaux variables sur l'élongation du mérithalle sous-jacent privé de ses propres feuilles.

L'élément nouveau par rapport au protocole précédent réside dans le fait que les entre-nœuds situés sous les 7 niveaux de section de la tige ont été privés de leurs feuilles. Sur une série de lots de référence nous n'avons pratiqué que l'ablation des feuilles, sans rognage. En outre, un lot témoin de 30 pousses non traitées a été constitué.

Les effets de la double amputation permettent, cette fois, de distinguer 2 parties (figure 6b). Jusqu'au niveau de l'entre-nœud n°4 et, dans une moindre mesure, n°5, la décapitation associée à l'ablation des 2 feuilles a pour conséquence d'amplifier les effets dépressifs dus à la seule ablation des propres feuilles de l'entre-nœud (figure 6b, comparer les résultats des 2 traitements pour les rangs 1 à 5). Pour les 4 plus jeunes entre-nœuds sous l'apex il y a un blocage de leur élongation tel que leur longueur finale ne diffère pratiquement pas de celle mesurée initialement. L'entre-nœud n°5 poursuit, après le traitement, une certaine croissance mais limitée. Les mérithalles les plus éloignés de l'apex, le 6^{e} et le 7^{e}, ne sont pas affectés par le rognage (figure 6b, comparer les effets des 2 traitements pour les rangs 6 et 7). Privés de leurs feuilles, ils présentent, dans les 2 circonstances, décapitation ou non, un allongement comparable. Les différences avec l'élongation des entre-nœuds du témoin ne sont alors imputables qu'à l'absence des feuilles.

Les résultats de ces deux expériences montrent que l'on peut distinguer 3 zones dans l'extrémité du rameau :

- la partie la plus apicale correspondant aux 3 plus jeunes entre-nœuds. Les derniers résultats qui viennent d'être exposés montrent que, contrairement à ce que ceux de l'expérience précédente pouvaient laisser penser, le bourgeon terminal exerce une influence stimulante sur leur élongation. Les effets négatifs de l'excision de l'apex ne se manifestant qu'en l'absence des propres feuilles de ces entre-nœuds, nous en concluons que celles-ci sont à même de compenser ce stimulus gemmaire lorsqu'il fait défaut.

- Une zone restreinte à 1 ou 2 mérithalles situés aux rangs 4 et 5. A ce niveau, c'est-à-dire pour des entre-nœuds parvenus environ à la moitié de leur longueur finale, la décapitation provoque un raccourcissement, même en présence des feuilles insérées à leurs 2 extrémités. La compensation foliaire n'intervient donc plus ou avec beaucoup moins d'efficacité.

- Dans la 3^{e} partie, la plus éloignée du bourgeon terminal où l'élongation internodale approche de son terme, le rognage n'a plus d'effet. Seules les feuilles associées aux entre-nœuds sont encore productrices d'un stimulus indispensable au bon achèvement de leur croissance longitudinale.

III - EFFETS D'APPORTS HORMONAUX EXOGENES SUR LA CROISSANCE INTERNODALE

L'efficacité de 3 phytohormones a été étudiée : l'AIA, l'ANA et l'acide gibbérellique (GA3). Ces régulateurs de croissance ont été apportés sous forme d'emplâtres de lanoline imprégnée de solutions hormonées à différentes concentrations, emplâtres que nous avons eu soin de changer tous les 2 jours. Dans une première série d'expériences, nous avons d'abord testé ces molécules sur la croissance d'un très jeune entre-nœud. Pour des raisons de commodité d'application de la lanoline, nous n'avons pas travaillé sur le plus jeune mérithalle mais sur l'entre-nœud n°2. Nous avons ensuite porté nos investigations au niveau d'entre-nœuds plus âgés. L'hétérogénéité de l'état initial d'allongement des mérithalles déjà un peu éloignés de l'apex nous a amené à retenir, selon les pousses, soit l'entre-nœud n°5, soit le n°6 de façon à ce que tous les entre-nœuds traités soient d'une longueur aussi voisine que possible au premier jour de l'expérience. Pour tous ces essais, 2 lots témoins ont été mis en place, l'un où nous avons réalisé les mêmes amputations que sur les lots traités en faisant usage de lanoline imbibée d'eau distillée, l'autre constitué de rameaux intacts.

1) Effets d'apports exogènes d'AIA, d'ANA et d'acide gibbérellique sur l'élongation d'un jeune entre-nœud

a) Apports effectués en lieu et place des propres feuilles de l'entre-nœud en présence du bourgeon terminal

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

La figure 7a montre l'élongation de l'entre-nœud n°2 après application de doses croissantes (1-10-100 mg et lgl^{-1}) des 3 hormones sur la section pétiolaire de ses 2 feuilles. On constate que les 2 auxines ne permettent, à aucune concentration, de restaurer une croissance normale. Seul l'acide gibbérellique est efficace. Déjà à la concentration de 10^{-5}, l'allongement du mérithalle est significativement amélioré par rapport au lot qui ne reçoit pas d'hormone. A 10^{-4} et 10^{-3}, il y a récupération d'une élongation normale.

b) Apports effectués en lieu et place des propres feuilles de l'entre-nœud en l'absence du bourgeon terminal

L'expérience est identique à la précédente mais réalisée cette fois sur des pousses décapitées au-dessus du

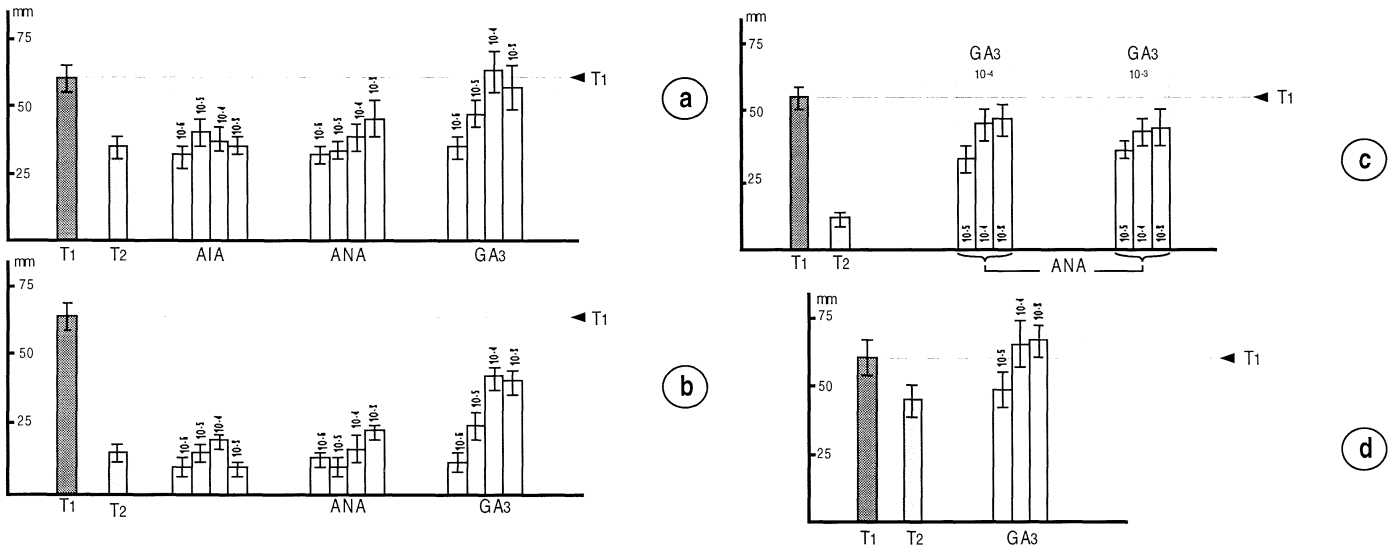


Fig. 7 — Effets d'apports hormonaux exogènes (A.I.A., A.N.A. et GA3) sur l'élongation internodale. Figs 7a, 7b et 7c : Résultats d'expériences réalisées sur l'entre-nœud de rang 2 sous l'apex. Fig. 7d : Résultats de l'expérience réalisée sur un mérithalle plus âgé de rang 5 ou 6.

Fig. 7a — Apports effectués en lieu et place des propres feuilles de l'entre-nœud n°2 (sur les sections pétiolaires) en présence du bourgeon terminal. Longueurs moyennes finales (et écarts-types) des entre-nœuds pour des doses croissantes des 3 phytohormones comparées à l'élongation moyenne d'entre-nœuds pourvus de leurs feuilles (T1) ou privés de celles-ci sans apport d'hormones (T2).

Fig. 7b — Résultats de la même expérience que celle de la fig. 7a mais réalisée sur des pousses décapitées au-dessus de l'entre-nœud de rang 2. T1 témoin non traité. T2 : décapitation au-dessus du mérithalle et ablation de ses 2 feuilles sans apport d'hormones.

Fig 7c — Apports conjoints de GA3 sur les sections pétiolaires de 2 feuilles excisées de l'entre-nœud de rang 2 et d'A.N.A. sur la section de la tige pratiquée juste au-dessus de lui. T1 et T2 : idem fig. 7b.

Fig 7d — Apports de GA3 effectués en lieu et place des propres feuilles de l'entre-nœud de rang 5 ou 6 (sur les sections pétiolaires) en présence du bourgeon terminal. Longueurs moyennes finales (et écarts-types) des entre-nœuds pour des doses croissantes de gibbérelline comparées à l'élongation moyenne d'entre-nœuds pourvus de leur feuilles (T1) ou privées de celles-ci sans apport d'hormones (T2)

Fig. 7 — Effects of exogenous apports of IAA, NAA and gibberellic acid (GA3) on the internodal elongation. Figures 7a, 7b and 7c : results of treatments applied to the 2nd internode below apex. Figure 7d : results of treatments applied to the 5^{th} or 6^{th} internode.

Fig. 7a — Growth regulators applied to the cut section of the petiole of the two adjacent leaves of the 2^{nd} internode in presence of the terminal bud. Final mean lengths of internode for increasing concentrations of each hormone compared with non-defoliated internode (T1) and with defoliated internode without hormones application (T2).

Fig. 7b — Results of identical experiment as figure 7a but carried out on shoots decapited above the 2^{nd} internode. T1 : untreated control, T2 : decapitation above the 2^{nd} internode deprived of its two own leaves without hormones application.

Fig. 7c — Applications of both GA3 on the cut section of the petiole of the two own leaves of the 2nd internode and NAA on the section of the shoot decapited just above it. T1 and T2 : as in figure 7-b.

Fig. 7d — Gibberellic acid applied on the cut section of the petiole of the two own leaves of the 5th or 6th internode in presence of the terminal bud. Final mean length of internode for increasing concentrations of GA3 compared with non-defoliated internode (T1) and with defoliated internode without hormone application (T2)

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

mérithalle n°2. L'acide gibbérellique se révèle à nouveau comme le plus actif (figure 7b). Cependant il ne permet plus, dans ces conditions, d'obtenir un accroissement normal du mérithalle, même aux doses les plus fortes.

c) Apports conjoints, d'ANA sur la tige sectionnée au-dessus de l'entre-nœud et d'acide gibbérellique en lieu et place de ses feuilles.

L'acide gibbérellique, apporté au niveau des pétioles, ne permettant pas de rétablir totalement la croissance longitudinale de l'entre-nœud en l'absence de l'apex, nous avons cherché à savoir si cela était possible en remplaçant ce dernier par une pâte lanolinée enrichie d'ANA. Au vu des résultats précédents nous avons simplifié cette analyse en ne retenant que l'acide naphtalène acétique (l'AIA testé dans la première expérience n'ayant eu pratiquement aucun effet) aux 3 concentrations les plus élevées 10^{-5}, 10^{-4} et 10^{-3}. Pour l'acide gibbérellique, nous n'avons aussi retenu que les doses les plus efficientes dans le premier essai, à savoir 10^{-4} et 10^{-3}. L'ANA est déposé sur la section caulinaire pratiquée au-dessus du mérithalle, l'acide gibbérellique sur les pétioles des feuilles excisées. 6 combinaisons d'apports hormonaux ont ainsi été réalisées.

Les résultats transcrits dans la figure 7c et confrontés à ceux des 2 essais qui précèdent amènent aux constats suivants. Pour les 2 concentrations de GA3, l'allongement du mérithalle est plus important avec une application conjointe d'ANA en remplacement du bourgeon terminal que sans cette auxine (comparer les figures 7b et 7c). Malgré tout, elle ne compense pas totalement la disparition du stimulus gemmaire, étant donné qu'un rétablissement complet de la croissance internodale ne peut être obtenu comme cela est possible avec l'acide gibbérellique apporté en présence de l'apex (figure 7a, GA3 à 10^{-4} et 10^{-3}).

2) Effets d'apports exogènes d'acide gibbérellique sur l'achèvement de l'élongation d'un entre-nœud plus âgé

A partir d'un certain stade de l'élongation d'un entre-nœud, l'aboutissement de celle-ci ne dépend plus que d'influences exercées par ses propres feuilles. L'objectif de cette nouvelle expérience a été de vérifier si une composante hormonale était impliquée dans ces influences. Notre première expérience d'applications de phytohormones nous ayant montré que seul l'acide gibbérellique pouvait entièrement compenser l'ablation des propres feuilles d'un jeune entre-nœud, nous n'avons testé que cette substance.

Sur 4 ensembles de 30 pousses, les 2 feuilles des entre-nœuds n°5 ou n°6 comptés depuis l'apex ont été supprimées. Pour 3 d'entre eux, les pétioles ont été recouverts de lanoline enrichie par de l'acide gibbérellique aux 3 concentrations suivantes : 10^{-5}, 10^{-4} et 10^{-3} g. Chez le 4^{e} lot, la lanoline déposée sur les sections pétiolaires était imbibée d'eau distillée.

Les diagrammes de la figure 7d indiquent que l'acide gibbérellique a encore une action positive sur l'élongation d'un entre-nœud, même lorsque celle-ci est déjà bien entamée.

CONCLUSION ET DISCUSSION

Deux catégories d'organes exercent des influences stimulantes sur la croissance en longueur des entre-nœuds : les feuilles et le bourgeon terminal. L'importance relative et les caractères de ces différentes influences évoluent dans le temps au cours de l'élongation de l'entre-nœud de telle sorte que l'on peut distinguer 3 périodes. Celles-ci coïncident assez précisément avec 3 niveaux dans l'extrémité du rameau concernée par l'allongement caulinaire.

- 1ère période : Tout début de l'élongation internodale concernant les 2 ou 3 plus jeunes entre-nœuds dégagés du bourgeon terminal dont la longueur s'inscrit entre 5 et 20 à 30 mm environ.

L'allongement des mérithalles dépend alors de 3 influences :

1) leurs propres feuilles qui agissent très vraisemblablement à travers la production d'hormones de croissance dont tout porte à croire que celles-ci sont de nature gibbérellique. Un premier argument en faveur de cette idée réside dans la possibilité d'une substitution du stimulus foliaire par un apport exogène d'acide gibbérellique. La crédibilité de cette conception est renforcée par différents éléments bibliographiques. Chez d'autres espèces pour lesquelles il a été reconnu que les feuilles en croissance sont indispensables à l'accomplissement normal de l'allongement internodal, l'intervention des gibbérellines a déjà pu être mise en cause (KATO et ITO, 1962 ; CRABBE, 1969a ; ARIAS, 1974 ; MENHENETT, 1980). On sait en outre que les feuilles jeunes figurent parmi les sites privilégiés de synthèse et d'exportation des gibbérellines (LOCKHART, 1957 ; JONES et PHILLIPS, 1966 ; LUCKWILL, 1968). C'est notamment le cas chez la vigne (HOAD *et al.*, 1977). On dispose, par ailleurs, de nombreuses preuves de la réactivité de la croissance caulinaire de la vigne traitée par des pulvérisations de gibbérellines (ALLEWELDT, 1959-1961-1964 ; RIVES et POUGET, 1959 ; WEAVER et Mc CUNE, 1959 ;

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

BRANAS et VERGNES, 1960 ; JULLIARD et BALTHAZARD, 1965 ; WEAVER *et al.*, 1966). Parmi les différentes espèces du genre *Vitis* étudiées par ALLEWELDT (1961-1962), *Vitis vinifera* est d'ailleurs l'une de celles dont la vitesse de croissance des pousses est augmentée avec la plus grande intensité. Cela paraît être dû à des facultés particulières de mobilité de cette substance chez cette espèce (WEAVER *et al.*, 1966). A l'inverse, des régulateurs de croissance tels que le B9 (acide diméthylaminosuccinique, désigné aussi par B 995 ou Alar) et le CCC (chlorure de 2-chloroéthyltriméthylammonium) sont réputés avoir des effets nanifiants sur les entre-nœuds de vigne (BUKOVAC *et al.*, 1964 ; COOMBE, 1967 ; HUGLIN et JULLIARD, 1967 ; TUKEY et FLEMING, 1968 ; BOURQUIN et ALLEWELDT, 1970 ; CHERRAD-GRIGNON, 1970 ; KOBLET et PERRET, 1970). Or il est généralement considéré que ces produits agissent comme des antagonistes des gibbérellines (LABORIE, 1963a et 1963b ; CATHEY, 1964 ; EDGERTON et HOFFMANN, 1965 ; HARADA et LANG, 1965 ; TREHARNE *et al.*, 1985).

2) le bourgeon terminal dont on peut penser, suite notamment aux travaux de LAMPSIDIS (1961), que son action sur l'élongation internodale est due à la production d'auxine. Une telle conclusion, sur le rôle de l'auxine est toutefois délicate à formuler. L'AIA, molécule naturelle, s'avérant ici presque totalement inefficace, on est tenté d'en déduire que cette phytohormone n'intervient pas dans la croissance internodale de la vigne. Ce raisonnement nous semble toutefois trop hâtif. La labilité de cette molécule est peut-être la cause principale de ces résultats négatifs. Les effets obtenus avec l'ANA, sans application conjointe de gibbérelline, montrent qu'un entre-nœud de vigne est partiellement réceptif à une molécule de type auxine.

Une telle sensibilité des tissus internodaux de cette même espèce à une autre auxine de synthèse, l'AIB, avait déjà été démontrée par LAMPSIDIS (1961) sur des segments de mérithalles. De telles substances ne sont donc pas sans action, mais, s'agissant de produits de synthèse et les effets obtenus ici avec l'ANA étant nettement moins probants que ceux de l'acide gibbérellique, il nous paraît hasardeux d'aller plus loin que ce simple constat. Un point intéressant réside malgré tout dans l'amplification de l'efficacité de l'ANA par l'acide gibbérellique. Ce résultat suggère la possibilité d'une interaction entre auxine et gibbérelline. Si une restauration de l'allongement normal d'un entre-nœud par apport exogène de GA3 n'est possible qu'en présence du bourgeon terminal, c'est peut être pour cette raison d'interférences entre ces phytohormones Celles-ci peuvent être envisagées de diverses façons. L'acide gibbérellique améliorerait la circulation polaire de l'auxine (KURAISHI et MUIR, 1962 ; JACOBS et CASE, 1965 ; PILET, 1965) augmentant par là-même son efficacité. Ou bien ces 2 hormones interagissent pour stimuler l'élongation caulinaire. A l'appui de cette autre conception nous citerons les ouvrages de DEVLIN (1969) de WAREING et PHILLIPS (1978) et de HELLER (1993) où les mécanismes par lesquels auxine et gibbérellines peuvent interférer dans les processus qui président à l'allongement caulinaire sont exposés ainsi què l'article de JONES (1985) qui analyse ce problème au niveau cellulaire sous ses aspects à la fois biophysiques et biochimiques et où il est indiqué que l'effet promoteur de l'auxine sur l'allongement cellulaire peut être renforcé par une gibbérelline, grâce à une activité anti-peroxidasique de celle-ci (JONES, 1985).

3) Les feuilles insérées entre environ le 6^{e} et le 10^{e} nœud sous l'entre-nœud en croissance dont plusieurs éléments permettent de penser qu'elles ont alors un rôle trophique. Si une composante hormonale intervenait dans leur influence, celle-ci devrait logiquement se manifester pour les feuilles les plus proches de l'entre-nœud au contraire de ce que nous constatons ici. En outre, il a été démontré que, chez la vigne, les feuilles ne deviennent exportatrices d'assimilats que quand elles ont atteint 30 à 50 p. cent de leur surface définitive (HALE et WEAWER, 1962 ; STOEV, 1966 ; KOBLET, 1969 ; KOBLET et PERRET, 1971). Or les feuilles insérées aux rangs 5 et 6 par rapport au plus jeune mérithalle des pousses ont, dans nos conditions de culture, des dimensions qui s'inscrivent dans cette fourchette, souvent plus proches d'ailleurs de 50 p. cent que de 30. Selon toute probabilité, elles contribuent donc déjà à la nutrition carbonée du rameau en croissance. Ceci est beaucoup plus douteux pour les feuilles plus proches de l'entre-nœud sommital dans la mesure où leur taille est au maximum, égale et, pour les plus jeunes, bien inférieure au tiers de celle d'une feuille adulte. Un autre résultat en faveur de cette hypothèse trophique réside dans le fait que l'ablation d'un nombre croissant de feuilles situées entre les nœuds 6 et 10 sous le plus jeune mérithalle entraîne un raccourcissement d'autant plus important de celui-ci. Cette proportionnalité entre l'intensité des effets produits et le nombre de feuilles efficientes enlevées nous paraît plus compatible avec un phénomène d'ordre trophique qu'avec des processus mettant en jeu une ou plusieurs substances hormonales.

Concernant les feuilles sous-jacentes au plus jeune mérithalle, il reste à résoudre la question de savoir pourquoi lorsque nous enlevons toutes les feuilles du rameau, le raccourcissement de l'entre-nœud n'est pas plus important qu'avec l'amputation de 10 feuilles. On peut supposer qu'à partir d'une certaine distance, assez éloi-

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

gnée de l'entre-nœud, les feuilles n'exportent plus vers lui d'assimilats photosynthétiques contribuant à l'élaboration de ses tissus. En faveur de cette hypothèse rappelons que chez une bouture déjà bien développée, des assimilats photosynthétiques migrent de manière basipète en contribuant, par là même, à une réaccumulation de réserves glucidiques dans le bois (BUTTROSE, 1966, FOURNIOUX, 1995). Si, comme cela est très probable, ce sont des feuilles de la base qui exportent les premières leurs assimilats en direction du bois, elles ne sauraient jouer un rôle nutritif dans la croissance d'un entre-nœud situé au-dessus d'elles.

Rappelons enfin que, dans cette partie sommitale la plus jeune de la pousse, les propres feuilles d'un entre-nœud ont la capacité de pallier la déficience du stimulus « apex ». Le phénomène de « croissance compensatoire » foliaire (FOURNIOUX, 1995, 1996) consécutif à un écimage est sans doute à l'origine de ce caractère. Les feuilles ont été reconnues comme des sites de production d'auxine, production d'autant plus importante qu'elles sont plus jeunes (WETMORE et JACOBS, 1953 ; DAVIES in DAVIES, 1988). Peut-on admettre alors que la « croissance compensatoire » provoquée par l'ablation de l'apex s'accompagne d'une production accrue d'auxine ? Ces feuilles pourraient alors pallier la « carence auxinique » consécutive à la décapitation.

- 2^{e} période : elle correspond à un niveau assez précis, environ les 4^{e} et 5^{e} entre-nœuds sous l'apex dans nos conditions de culture. Leur état de développement est tel qu'ils ont atteint (entre-nœud n°4) et même dépassé (pour l'entre-nœud n°5) la moitié de leur longueur finale.

Les propres feuilles du mérithalle contribuent toujours à la stimulation hormonale de sa croissance longitudinale.

Ce niveau se singularise par le fait qu'il est le seul où l'ablation de l'extrémité du rameau provoque un raccourcissement de l'entre-nœud même si ses propres feuilles sont laissées en place. C'est donc la seule portion d'axe où une influence stimulante propre à l'apex se manifeste par un tel traitement. Cela n'est certainement pas sans rapport avec le fait que c'est à cette même distance de l'apex que commence le gradient décroissant de l'aptitude des feuilles à faire une « croissance compensatoire » (FOURNIOUX, 1995, 1996).

En ce qui concerne les feuilles sous-jacentes, il est probable que leur rôle trophique est, à partir d'un certain stade, pris en charge par les feuilles insérées aux 2 extrémités de l'entre-nœud. Dans cette partie de la pousse où les feuilles approchent les 30 p. cent de leur surface définitive et même les dépassent parfois (pour la feuille de rang 5 notamment), elles sont donc à la limite des conditions requises pour être exportatrices d'assimilats. Aussi peut-on supposer que c'est à ce stade de son développement, soit lorsqu'il égale lui-même au moins la moitié de sa longueur finale, que ses propres feuilles commencent à lui fournir les éléments nutritifs nécessaires à l'achèvement de sa croissance. Les feuilles situées juste au-dessous, de plus grande taille, contribuent néanmoins encore très certainement à cette fonction.

- 3^{e} période : les entre-nœuds sont alors proches de la fin de leur élongation. Elle ne dépend plus que de stimulations émanant de leurs propres feuilles qui assurent la production des facteurs trophiques mais agissent aussi encore par la production de substances de type gibbérelline. L'efficacité du remplacement de ces feuilles par du GA3 à ce niveau paraît ne pas laisser de doute à ce sujet.

Remerciement : Nous remercions Sylvain DEBORD pour l'aide qu'il nous a apportée pour la rédaction de cet article.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEWELDT G., 1959. Die Wirkung der Gibberellinsäure auf einjährige Reben bei verschiedener Photoperiode. *Vitis*, 2, 23-33.

ALLEWELDT G., 1961. Weitere Untersuchungen über die Sortenspezifische Gibberellinreaktion der Reben. *Z. Pflzüchtg*, **45**, 178-193.

ALLEWELDT G., 1962. Die Bedeutung des Blattalters für die Gibberellinreaktion von Reben. *In Eigenschaften und Wirkungen der Gibberelline*, Springer Verlag, Berlin, 150-157.

ALLEWELDT G., 1963. Perzeption und Translokation des photoperiodishen Reizes bei Vitis. *Angew. Bot.*, **37**, 26-34.

ALLEWELDT G., 1964. Die Umweltabhängigkeit des vegetativen Wachstums, der Wachstumruhe und der Blütenbildung von Reben. II. Die Gibberellinreaktionen und die Knospenperiodizität. *Vitis*, **4**, 152-175.

ARIAS O.E., 1974. L'évolution physiologique des bourgeons de cerisier (*Prunus avium* L. C.V.F- 12/1) et ses relations avec leurs potentialités morphogènes. *Thèse*, Gembloux.

BANCILHON L. et NEVILLE P., 1966. Action régulatrice des jeunes organes latéraux à rôle assimilateur sur l'activité du méristème de la tige principale chez *Phyllanthus distichus* Müll. Arg. et *Gleditsia triacanthos* L.. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, **263**, 1830-1833.

BARLOW H.W.B. and HANCOCK C.R., 1956. Growth of leaves of an apple rootstock. *In The growth of leaves.* Ed. by Milthorpe F.L., Butterworths scientific Publications, London, 107-118.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

BOIRIVANT A., 1898. Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes. *Thèse*, Paris.

BOUARD J., 1966. Recherches physiologiques sur la vigne et en particulier sur l'aoûtement des sarments. *Thèse*, Université de Bordeaux.

BOUARD J., 1967. Relation entre certains phénomènes rythmiques de croissance et la localisation des doubles nœuds sur les sarments de *Vitis vinifera* L. var. Ugni blanc. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 264, 307-310.

BOURQUIN H.D. und ALLEWELDT G., 1970. Der Einfluss von CCC und B-9 auf die Substanzproduction von Reben. *Vitis*, **9**, 189-195.

BOYER N., 1972. Les mécanismes de l'organisation de la croissance des plantes à vrilles. *Thèse*, Université de Clermont-Ferrand.

BRANAS J. et VERGNES A., 1960. Effets des Gibbérellines sur la vigne. *Progr. Agric. Vitic.*,**154**, n°19, 182-191 et n°20, 220-228.

BUKOVAC M.J, LARSEN R.P. and ROBB W.R., 1964. Effect of N, N- dimethylamino-succinamic acid on shoot elongation and nutrient composition of *Vitis labrusca* L. cv Concord. *Bull. Michigan Agr. Exp. Station*, **46**, 488-494.

BUTTROSE M.S., 1966. Use of carbohydrate reserves during growth from cuttings of grapevine. *Aust. J. biol. Sci.*,**19**, 247-256.

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.

CATHEY H.M., 1964. Physiology of growth retarding chemicals. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **15**, 271 -302.

CHERRAD-GRIGNON M., 1970. Action de deux retardateurs de croissance (CCC et B9) sur quelques aspects de la croissance, du développement et du métabolisme de la vigne. *Thèse*, Université Bordeaux I.

COOMBE B.G., 1967. Effects of growth retardants on *Vitis vinifera* L. *Vitis*, **6**, 278-287.

CRABBE J., 1969a. Influences foliaires sur la croissance de la pousse annuelle du pommier. I. Effets de défoliations totales et partielles sur l'élongation et la durée d'activité de la pousse. *Bull. Rech. Agron. Gembloux*, **4**, n°2, 198 - 205.

CRABBE J., 1969b. Influences foliaires sur la croissance de la pousse annuelle du pommier. II. Effets de défoliations partielles et répétées sur le rythme d'activité apicale et l'élongation de l'axe principal. *Bull. Rech. Agron. Gembloux*, **4**, n°2, 206-219.

DAVIES P.J., 1988. The plant hormones : Their nature, occurence and functions. *In plant hormones and their role in plant growth and development*. Ed by Davies P.J., Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1-23.

DEVLIN R.M., 1969. *Plant physiology*. Ed Van Nostrand Reinhold Company, New-York, 359-361.

EDGERTON L.J. and HOFFMAN M.B., 1965. Some physiological responses of apple to N-dymethyl-aminosuccinamic acid and other growth regulators. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **86**, 28-36.

FOURNIOUX J.C. et BESSIS R., 1980. Effet d'un effeuillage régulier sur la croissance et l'organogenèse du rameau de la vigne. *Bull. Soc. Bot. France*, **127**, *Lettres bot.*, n°1, 23-34.

FOURNIOUX J.C., 1995. Facteurs de l'édification de la tige de *Vitis vinifera* L. dans différentes conditions de culture. *Thèse Doctorat ès Sciences*, Université de Bourgogne.

FOURNIOUX J.C., 1996. Mise en évidence et analyse des caractères du phénomène de « croissance compensatoire » foliaire chez la vigne (*Vitis vinifera* L.). *J. Int. Sci. Vigne Vin*, **30**, n°2, 53-65.

HALE C. and WEAVER R.J., 1962. The effect of developmental stage on direction of translocation of photosynthate in *Vitis vinifera*. *Hilgardia*, **33**, 89-131.

HARADA H. and LANG A., 1965. Effect of some (2-chloroethyl) trimethylammonium chlorid analogs and other growth retardants on gibberellin biosynthesis in *Fusarium* moniliforme. *Plant. Physiol.*, **40**, 176-183.

HELLER R., 1993. *Physiologie végétale. 2 - Développement*. Ed. Masson, Paris, p. 118

HOAD G.V., LOVEYS B.R. and SKENE K.G.M., 1977. The effect of fruit-removal on cytokinins and gibberellin-like substances in grape leaves. *Planta*, **136**, 25-30.

HUGLIN P. et JULLIARD B., 1967. Observations préliminaires concernant l'action de deux retardateurs de croissance sur *Vitis vinifera* L. (var. Muscat Ottonel), l'acide diméthylaminosuccinamique et le chlorure de chlorocholine. *Progr. Agric. Vitic.*, **167**, 147-151 et 180-185.

HUGLIN P., 1986. *Biologie et écologie de la vigne*. Ed. Payot, Lausanne.

JACOBS W.P. and CASE D.B., 1965. Auxin transport, gibberellin and apical dominance. *Science*, **148**, 1729-1731.

JAQUINET A., 1974. Une méthode de contrôle de la vigueur et de la croissance de la vigne. *Vitis*, **12**, 291-298.

JONES R.L. and PHILLIPS I.D.J., 1966. Organs of gibberellin synthesis in light- grown sunflower plants. *Plant. Physiol.*, **41**, 1381-1386.

JONES R.L., 1985. The Control of Plant Cell Elongation by Auxin and Gibberellin. *In Plant Growth Substances*. Proc. Int. Conf. on Plant Growth Substances, Held at Heidelberg, 1985. Ed. by BOPP M., Springer Verlag, Berlin, 275-283.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

JULLIARD B. et BALTHAZARD J., 1965. Effets physiologiques de l'acide gibbérellique sur quelques variétés de vigne (*V. vinifera*). *Ann. Amélior. Plantes*, 61-78.

KATO T. and ITO H., 1962. Physiological factors associated with the shoot growth of apple trees. *Tohoku J. agric. Res.*, **13**, 1-21.

KIGEL J., 1980. The role of the leaves in the regulation of internode elongation in *Phaseolus vulgaris*. *Physiol. Plant.*, **49**, 161-168.

KOBLET W., 1969. Wanderung von Assimilaten in Rebtrieben und Einfluss der Blattfläche auf Ertrag und Qualität der Trauben. *Wein Wiss.*, **24**, 112-117.

KOBLET W. und PERRET P., 1970. Untersuchungen mit den Hemmstoffen Alar und CCC an Reben. *Z. Obst Weinhau*, 3-11.

KOBLET W. et PERRET P., 1971. Amélioration des travaux en vert de la vigne. *Rev. Suisse Vitic. Arboric.*, **4**, 112-117.

KURAISHI S. and MUIR R.M., 1962. lncrease in diffusible auxin alter treatment with gibberellin. *Science*, **137**, 760-761.

LABORIE M.E., 1963a. Contribution des actions de la gibbérelline et du chlorure de chlorocholine sur le métabolisme des pigments foliaires. a. Intervention de la gibbérelline dans le métabolisme. *Ann. Physiol. vég.*, **5**, n°1, 51-63.

LABORIE M.E., 1963b. Contribution à l'étude des actions de la gibbérelline et du chlorure de chlorocholine sur le métabolisme des pigments foliaires. b. Actions de la gibbérelline et du CCC sur les teneurs et sur les vitesses de renouvellement des pigments chloroplastiques. *Ann. Physiol. vég.*, **5**, n°2, 89-113.

LAMPSIDIS E., 1961. Croissance des entre-nœuds et des vrilles de *Vitis vinifera* L. et problèmes auxiniques. *Bull. Soc. Bot. Suisse*, **71**, 57-106.

LOCKHART J.A., 1957. Studies on the organ of production of the natural gibberellin factor in higher plants. *Plant. Physiol.*, **32**, 204-207.

LUCKWILL L.C., 1968. The effect of certain growth regulators on growth and apical dominance of young apple trees. *J. hort. Sc.*, **43**, 91-101.

MENHENETT R., 1980. Effects of organ excision and hormone applications on lateral shoot extension and inflorescence development in *Chrysanthemum morifolium* Ramat. *New. Phytol.*, **84**, 271-284.

MILLET B., 1968. Action régulatrice d'une ablation de feuille sur l'alternance de longueur des entre-nœuds, chez la fève (*Vicia faba* L.). *C.R. Acad. Sc.Paris*, 266, 1956-1958.

MILLET B., 1970. Analyse des rythmes de croissance de la fève (*Vicia faba* L.) *Thèse*, Université de Besançon.

NEVILLE P., 1961. Etude expérimentale de l'influence des ébauches foliaires sur la morphogenèse végétative de *Gleditschia. C.R. Acad. Sc.*, Paris, 253, 1121-1123.

PILET P.E., 1965. Action of gibberellic acid on auxin transport. *Nature*, **208**, 1344-1345.

RAADTS E., 1962. Beobachtungen über den Einfluss junger Blätter und das Internodienwachstum bei einem Bastard *Bryophyllum crenatum* X *daigremontianum*. *Ber. dt. bot. Ges.*, **75**, 119-124.

RIVES M. et POUGET R., 1959. Action de la gibbérelline sur la compacité des grappes de deux variétés de vigne. *C. R. Acad. agri. France*, Paris, **45**, 343-345.

STOEV K.V., 1966. Enrichissement en sucres et accroissement du volume des baies (mécanismes, facteurs, rôle du feuillage pour le rendement et la qualité du raisin : productivité du feuillage). *Rapp. gén. Congr. O.I.V., Acad. Sci. Agric.*, Bulgarie, Sofia.

TREHARNE K.J., CHILD R.D., ANDERSON H. and HOAD G.V., 1985. Growth regulation of arable crops. In plant Substances. *Proc. Int. Conf. on Plant Growth Substances, Heidelberg*, ed. by Bopp M. Springer Verlag, Berlin, 368-374.

TUKEY L.D. and FLEMING H.K., 1968. Fruiting and vegetative effects of N-dimethylaminosuccinamic acid on « Concord » grapes, Vitis labrusca L. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **93**, 300-310.

VALIO J.F.M. and SCHWABE W.W., 1978. Correlative growth in seedlings of *Phaseolus vulgaris* L. : Inhibition of stem growth by primary leaves. *Ann. Bot.*, **42**, 263-268.

WAREING P.F. and PHILLIPS I.D.J., 1978. *The control of growth and differentiation in plants*. Ed. by autors, Pergamon Press, Oxford, p. 111.

WEAVER R.J. and Mc CUNE S.B., 1959. Response of certain varieties of *Vitis vinifera* to gibberellin. *Hilgardia*, **28**, 297-350.

WEAVER R.J., ALLEWELDT G. and POOL R.M., 1966. Absorption and translocation of gibberellic acid in the grapevine.*Vitis*, **5**, 446-454.

WETMORE R.H. and JACOBS W.P., 1953. Studies on abscission : the inhibiting effect of auxin. *Amer. J. Bot.*, **40**, 272-276.

ZIMMERMANN J., 1954. Sprosshistologie bei der Rebe. *Mitt. Klosterneuburg*, 101-109.

Manuscrit reçu le 3 juillet 1996 ;
accepté pour publication le 25 septembre 1996

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)