

RELATIONS ENTRE LE DÉVELOPPEMENT DÉFECTUEUX DES OVAIRES ET L'INVOLUTION DES OVULES CHEZ *VITIS VINIFERA* L. var. CHARDONNAY

Monique FOUGÈRE-RIFOT*, Naïma BENHARBIT EL ALAMI*,
O. BRUN** et J. BOUARD*

*Institut de la Vigne de Bordeaux

Laboratoire des Sciences de la Vigne, Université Bordeaux I,
Avenue des facultés, 33405 Talence Cedex (France)

**Mumm-Vignobles et Recherches, 11 avenue de Champagne, BP 186,
51206 Epernay Cedex (France)

Résumé : *Chez Vitis vinifera L. var. Chardonnay, le développement normal des ovules est de type Polygonum, mais les antipodes sont éphémères. Un grand nombre d'ovules ne peuvent suivre une ontogénie normale et involuent plus ou moins précocement. Plusieurs symptômes sont indubitablement des signes annonciateurs de l'arrêt du développement et d'une involution conduisant à la dégénérescence des ovules.*

L'involution d'un ou plusieurs ovules ne retentit pas obligatoirement sur le développement de l'ovaire : ainsi, des ovaires d'aspect sain peuvent renfermer quatre ovules en cours de lyse cellulaire, et, à l'inverse, des ovaires présentant des symptômes de dégénérescence peuvent renfermer un ou deux ovules sains. Tous les cas de figure sont possibles.

INTRODUCTION

Au cours de leur ontogénie, un certain nombre d'ovules de *Vitis vinifera* n'arrivent pas à se développer normalement et avortent plus au moins précocement. Bien que quatre ovules se forment dans le très jeune ovaire, la baie, à maturité, contient rarement quatre pépins; le plus souvent, il n'y en a que trois, deux ou même un seul. Dans des cas extrêmes, aucun ovule n'arrive à évoluer en pépin viable.

Les ovaires subissent le contrecoup du développement défectueux des ovules et un certain nombre d'entre eux tombent prématurément.

MATÉRIEL ET MÉTHODES D'ÉTUDE

Cette étude concerne les inflorescences de *Vitis vinifera* L. var. Chardonnay. Le développement des inflorescences a été suivi en effectuant des prélèvements tous les trois ou quatre jours dans des vignes du Centre INRA de Bordeaux (domaines de la Grande Ferrade et de Couhins). Les échantillons ont été prélevés depuis le stade F "grappes visibles" jusqu'au stade J "nouaison" (stades repères de BAGGIOLINI, 1952).

Au laboratoire, les échantillons ont été immédiatement disséqués et fixés par du glutaraldéhyde à 2,5 p. cent dans un tampon phosphate de Sørensen 0,1 M, à pH 7,2 et à 4°C pendant 1 à 2 h selon leur taille, puis postfixés par le tétr oxyde d'osmium à 1 p. cent dans le même tampon et dans les mêmes conditions. Après déshydratation et inclusion dans l'épon, les objets ont été coupés à l'aide d'un ultramicrotome Reichert. Les coupes semi-fines ont ensuite été, soit colorées par le lugol et le bleu de toluidine, soit traitées par l'acide periodique et le réactif de Schiff (test PAS) afin de mettre en évidence les polysaccharides. Les préparations ont été photographiées au moyen d'un microscope photonique (Zeiss ou Olympos).

RÉSULTATS

I — DÉVELOPPEMENT NORMAL DU GYNÉCÉE

L'ovaire de vigne est constitué de deux loges biovulées. Il se forme au sommet du réceptacle floral par bourgeonnement des carpelles suivi de l'émergence des ovules.

1) Développement de l'ovaire

Le développement démarre très tôt, alors que les grappes sont au stade F "grappes visibles" de Baggiolini.

La périphérie de l'apex méristématique du réceptacle floral donne naissance à des émergences qui, par croissance, forment les carpelles. Les sommets des carpelles se rencontrent dans le plan médian du bouton et leur affrontement est à l'origine du stigmate, puis du style.

Très tôt au cours du développement les cellules de l'épiderme externe des carpelles renferment des vacuoles tanniques. A l'époque de la fermeture de l'ovaire par soudure des sommets carpellaires, les parois ovariennes contiennent déjà quelques cellules tanniques. Par contre, leur épiderme interne demeure totalement dépourvu de tanins (figure 1).

Très rapidement après sa formation, la columelle devient également tannique.

La vascularisation de l'ovaire est plus tardive. Elle apparaît en même temps dans la paroi carpellaire et dans la columelle, immédiatement après le stade H ("Boutons floraux séparés").

Après la chute du capuchon l'ovaire grossit et grandit. Le style s'allonge. Les seuls faits marquants, excepté le changement important de taille, sont la charge considérable en vacuoles tanniques d'un grand nombre de cellules de la paroi ovarienne et de la columelle (figure 10).

2) Développement de l'ovule

Au stade F, les ovules apparaissent à la base des émergences carpellaires sous forme de massifs cellulaires indifférenciés; très rapidement, en quelques jours, ils grandissent et aboutissent à de minuscules ovules méristématiques dressés sur la base placentaire de l'ovaire et bordés par un épiderme. Les ovules mesurent environ 90 μm de haut sur 65 de large (figure 2).

Au sommet de ce massif de cellules méristématiques et en position sous épidermique, l'archéspore se développe, grandit et par mitose donne naissance à deux cellules. La plus externe ou cellule pariétale subit de nombreuses mitoses et donne ainsi naissance à la calotte nucellaire (le nucelle latéral participe à cette construction). L'épiderme apical par quelques mitoses périclines édifie la calotte épidermique. La cellule la plus interne ou cellule sporogène sera après réduction chromatique à l'origine du gamétophyte femelle (de type *Polygonum*)

Dès la différenciation de l'archéspore, les vacuoles tanniques apparaissent dans les cellules épidermiques de la base du funicule (figure 3). Dans le même temps l'ovule s'incline vers l'extérieur et amorce une courbure qui fera basculer son apex de 180° environ.

A l'époque où se forme l'archéspore, le mamelon ovulaire est ceinturé dans sa partie médiane par un bourrelet annulaire qui correspond à la première ébauche du tégument interne. Ce premier bourrelet est suivi par un second, ébauche du tégument externe (figure 3).

Après réduction chromatique, la cellule sporogène donne naissance à une tétrade de macrospores dont la plus interne, c'est-à-dire la plus chalazienne, est la macrospore fertile; les trois autres sont appelées à dégénérer très rapidement (figure 5). A ce stade, l'ovule est complètement retourné et les téguments se sont considérablement allongés. Ils recouvrent l'ovule sur toute sa hauteur. Le tégument interne, plus long que l'externe, amorce la délimitation du canal micropylaire.

Dans la tétrade, seule la macrospore fertile survit, s'étire considérablement et ses mitoses conduisent à la formation du sac embryonnaire ou gamétophyte femelle. Les trois macrospores stériles sont rapidement écrasées.

De nombreuses cellules sont devenues tanniques et leur localisation est caractéristique des ovules sains à développement normal.

Le sac embryonnaire s'édifie au stade bouton, juste avant la chute du capuchon. Ce sac est droit, étroit et très long (200 à 350 μm), très enfoncé dans le nucelle et repoussé vers la chalazie par la croissance des deux calottes, épidermique et surtout nucellaire.

Le pôle micropylaire est occupé par l'oosphère et deux synergides très petites, plaquées contre la périphérie du sac (figure 7).

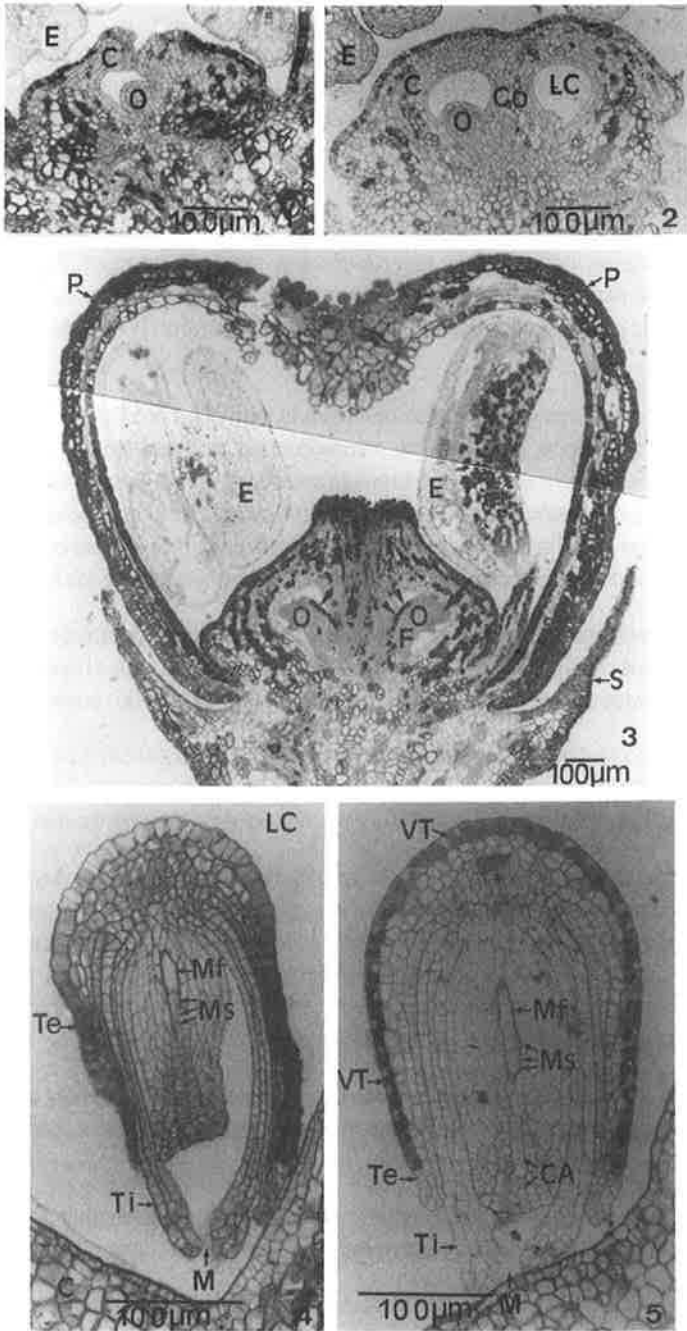


Planche 1 : figures 1, 2, 3, 4 et 5

C : Carpelle ; CA : Calottes pariétale et nucellaire ; Co : Columelle ; E : Etamine ; F : Funicule ; LC : Loge carpellaire ; M : Micropyle ; Mf : Macrospore fertile ; Ms : Macrospores stériles ; O : Ovule ; P : Pétales (=capuchon) ; S : Sépale ; Te : Tégument externe ; Ti : Tégument interne ; VT : Vacuole tannique

PLANCHE 1

Fig. 1 — Coupe longitudinale d'un ovaire au stade de la fermeture du gynécée.

Des tanins vacuolaires sont présents dans la paroi carpellaire et totalement absents de l'épiderme interne des carpelles et de l'ensemble du jeune ovule

Fig. 2 — Coupe longitudinale dans un ovaire dont les ovules sont entièrement méristématiques, dressés sur le placenta, et dépourvus de tanins. La columelle commence à posséder quelques vacuoles tanniques.

Fig. 3 — Coupe longitudinale d'un bouton.

Les ovaires sont au stade archéspore (flèche). Ce stade est marqué par le début de la courbure ovulaire, par l'apparition des téguments et par des vacuoles tanniques dans l'épiderme externe du funicule (petites têtes de flèches)

Fig. 4 - Coupe longitudinale dans un ovule au stade tétrade de macrospores.

Cet ovule présente tous les symptômes des ovules en involution énumérés au paragraphe II-1. Comparer cet ovule avec celui de la figure 5

Fig. 5 - Coupe longitudinale d'un ovule au stade tétrade de macrospores.

La tétrade est linéaire et enfoncée dans le nucelle par la croissance des deux calottes. La macrospore fertile est la plus chalazienne. Toutes les cellules de l'épiderme externe du tégument externe renferment des vacuoles tanniques (sauf les cellules méristématiques de l'extrémité du tégument).

Au pôle chalazien, les antipodes sont localisées dans un étroit cœcum enfoncé entre les cellules nucellaires au niveau de l'hypostase. Les antipodes de *Vitis vinifera* ont une morphologie particulière : elles sont petites (25 x 10 µm), particulièrement pauvres en cytoplasme; le noyau antipodial est projeté vers le centre du sac embryonnaire par une très grosse vacuole chalazienne (figure 7); leur aspect est très différent de celui rencontré chez de nombreuses autres angiospermes où elles jouent un rôle trophique important (FOUGÈRE- RIFOT 1984, 1987). Chez le Chardonnay, les antipodes sont éphémères. Elles auront disparu avant la fécondation et leur participation au transit de nutriments vers la cellule centrale est très improbable.

Toute la région médiane du sac est occupée par la cellule centrale binucléée, particulièrement étirée; quelques très grandes vacuoles repoussent le cytoplasme en périphérie et remplissent la quasi-totalité du volume de cette cellule très pauvre en cytoplasme.

Dès la chute du capuchon, les fleurs sont pollinisées. Très rarement, les anthères s'ouvrent dans le bouton. Normalement, la pollinisation suit la floraison.

Au pôle micropylaire du sac, les synergides ont sécrété un appareil filiforme de nature pariétale, riche en polysaccharides; il réagit positivement au test PAS de mise en évidence des polysaccharides. Cet appareil est la porte d'entrée des tubes polliniques dans le sac embryonnaire. Son élaboration est de ce fait particulièrement importante pour la fécondation de l'ovule.

A l'époque de la pollinisation et de l'arrivée des tubes polliniques dans le gamétophyte, les noyaux polaires se déplacent à la rencontre l'un de l'autre dans un mince tractus cytoplasmique. Leur union a lieu dans la région médiane du sac (figure 9). La caryogamie complète est longue; la fusion des nucléoplasmes n'est pas suivie immédiatement de celle des nucléoles et le noyau secondaire demeure longtemps binucléolé.

Le sac embryonnaire est prêt pour la fécondation.

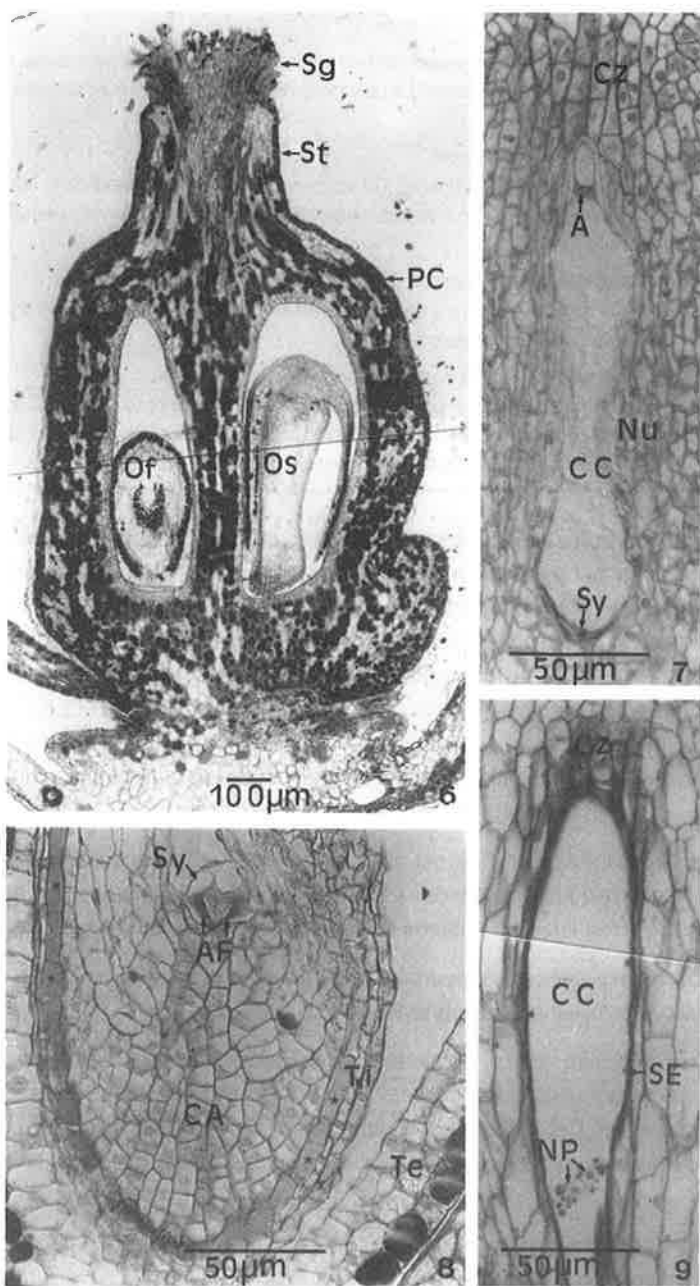


Planche 2 : figures 6, 7, 8 et 9

A : Antipode ; AF : Appareils filiformes ; CA : Calottes pariétale et nucléaire ; CC : Cellule centrale ; Cz : Chalaze ;
 NP : Noyaux polaires ; Nu : Nucelle ; Of : Ovule fertile ; Os : Ovule stérile ; PC : Pari carpellaire ;
 SE : Sac embryonnaire ; Sg : Stigmate ; St : Style ; Sy : Synergide ; Te : Tégument externe ; Ti : Tégument interne

PLANCHE 2

Fig. 6 - Coupe longitudinale dans un ovaire à l'époque de la pollinisation.

Il présente des symptômes de dégradation, notamment au niveau des papilles stigmatiques. Cependant, la charge tannique des parois est normale et il contient encore un ovule d'apparence saine (coupe très tangentielle).

Fig. 7 - Coupe longitudinale dans un jeune sac embryonnaire.

Au pôle micropylaire, une synergide très plate et au pôle chalazien, une antipode enfoncée dans un coecum nucellaire, sont séparées par l'immense vacuole de la cellule centrale.

Fig. 8 - Coupe longitudinale dans un ovule en involution.

Les vacuoles à tanins de l'épiderme interne du tégument interne sont éclatées et leur contenu libéré dans le volume cellulaire (astérisques). Chaque synergide a construit un appareil filiforme.

Fig. 9 - Coupe longitudinale dans un ovule à l'approche de la fusion polaire.

Les deux noyaux polaires sont accolés dans la région médiane du sac embryonnaire.

II — ANOMALIES OBSERVÉES DANS LE DÉVELOPPEMENT DU GYNÉCÉE

Bien souvent, le bon déroulement de l'ontogenèse de l'ovaire et des ovules est perturbé. Un ou plusieurs ovules ne peuvent achever un développement normal et avortent plus ou moins précocement (BOUARD, 1978).

Malgré des tissus ovariens d'apparence normale, le gynécée est affecté par les troubles du développement ovulaire et la coulure peut devenir importante.

1) Symptômes présentés par les ovules en involution

L'involution ovulaire est marquée par des symptômes (énumérés ci-après) qui apparaissent à certains stades critiques de l'ontogénie (FOUGÈRE-RIFOT et BOUARD, 1992), et qui signent un dysfonctionnement de l'ensemble des tissus ovulaires conduisant inéluctablement à la mort des ovules.

- Raréfaction des vacuoles tanniques

Dans les ovules sains arrivés à maturité (figure 13), la localisation des tanins est très précise : les tanins sont présents dans toutes les cellules de l'épiderme externe, c'est-à-dire celui du tégument externe y compris celui du funicule, dans l'épiderme interne du tégument interne, dans les cellules de la région chalazienne sauf dans les cellules du faisceau conducteur, dans de nombreuses cellules du parenchyme du tégument externe et du funicule. Le nucelle en est normalement et totalement dépourvu (FOUGÈRE-RIFOT et *al.*, 1993 b).

Dans certains ovules en involution on observe un retard dans l'accumulation des tanins; dans d'autres, les tanins se sont normalement formés mais les vacuoles tanniques éclatent et libèrent leur contenu dans le volume cellulaire (figure 4).

- Baisse de la turgescence de l'ensemble des cellules de l'ovule

Les cellules marquent une nette tendance à l'affaissement; seules les parois résistent à la plasmolyse, ce qui explique une surface déprimée et crénelée de l'ovule ou plus précisément microridée, les rides correspondant à la saillie des cadres pariétaux des cellules épidermiques et les régions déprimées, voire concaves, aux surfaces cellulaires (figure 4, flèches).

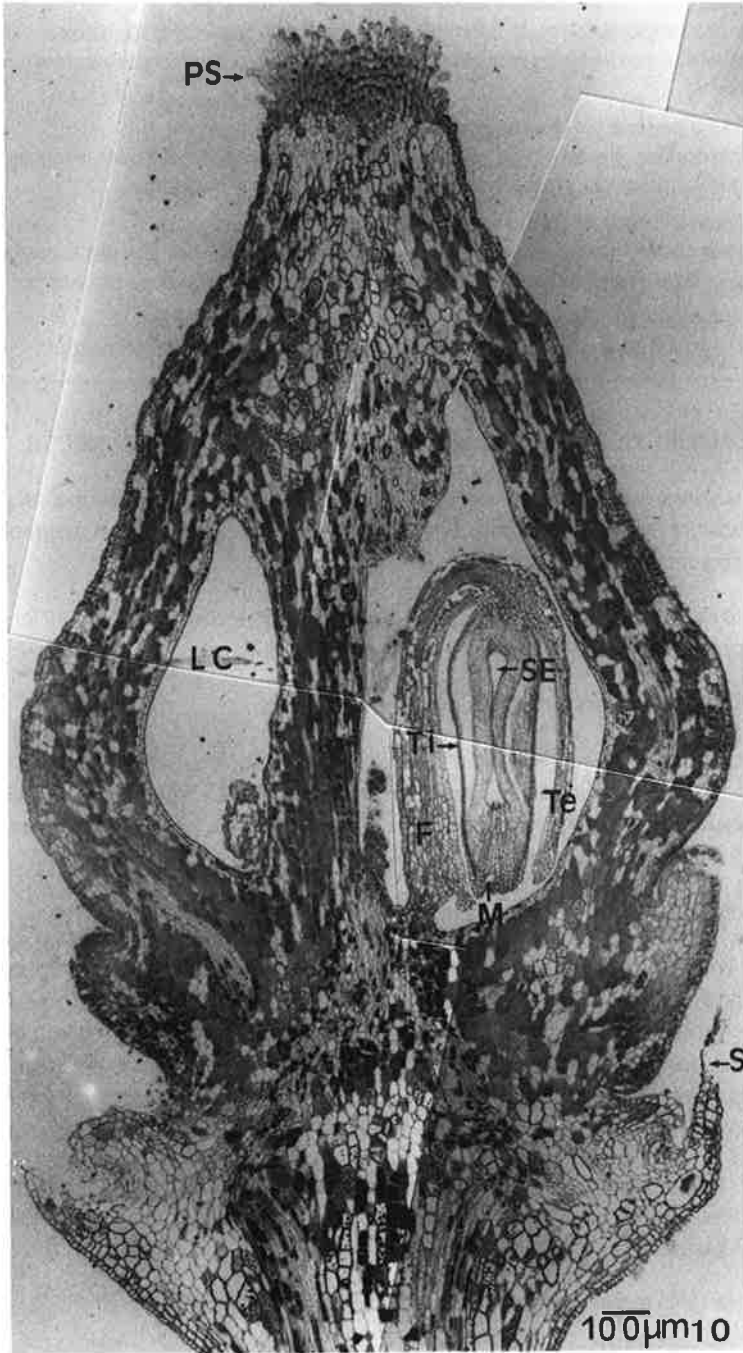


Fig. 10 - Coupe longitudinale dans un ovaire d'apparence saine contenant quatre ovules avortés

F : Funicule; LC : Loge carpellaire; M : Micropyle ; PS : Papille stigmatique ; S : Sépale ; SE : Sac embryonnaire ; Te : Tégument externe; Ti : Tégument interne;

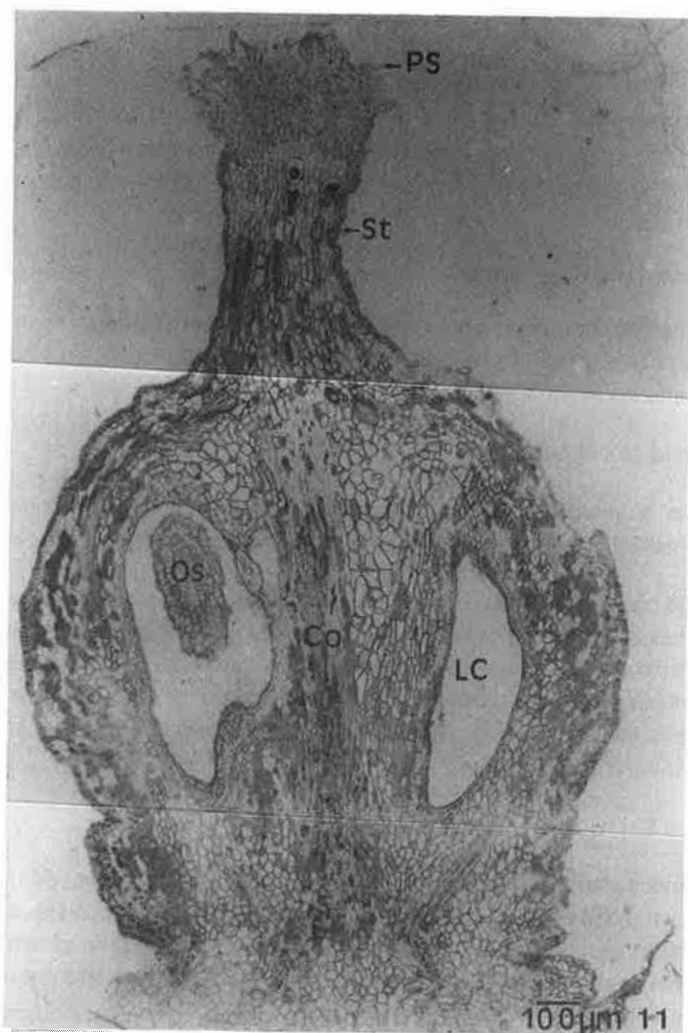


Fig. 11 - Coupe longitudinale dans un ovaire présentant de nombreux signes de dégradation : aspect rabougri, rareté des tanins dans les papilles stigmatiques et dans les autres tissus du gynécée. Les quatre ovules sont avortés.

Co : Columelle ; LC : Loge carpellaire ; Os : Ovule stérile ; PS : Papille stigmatique ; St : Style ;

Le sac embryonnaire étroit devient resserré dans sa région médiane; ce rétrécissement plus au moins marqué lui confère une forme en haltère avec deux chambres élargies, séparées par une zone étroite, parfois très pincée (figure 10). Il mesure 40 µm au maximum dans la chambre chalazienne et 30 à 35 dans la chambre micropylaire.

- Décollement des téguments

Les téguments se décollent l'un de l'autre, et également, du nucelle. Ces décolllements résultent de la plasmolyse importante de ces organes qui deviennent progressivement ratatinés et racornis (figure 4).

- Ouverture anormale du micropyle

Le micropyle résulte de l'affrontement des bords du tégument interne qui délimitent un étroit canal. Dans les ovules à développement perturbé, la plasmolyse généralisée de l'ovule et le décollement des téguments entraînent un élargissement considérable du micropyle (figure 4).

- Présence d'une large chambre sous-micropylaire

Cette chambre correspond à un affaissement des cellules plasmolysées des calottes ; de ce fait, le nucelle présente une extrémité aplatie, comme tronquée, alors que normalement le sommet nucellaire est bombé (figure 4).

- Net retard de croissance

Les ovules en involution deviennent rapidement plus petits que les ovules normaux (figures 4 et 5 à comparer), et présentent un retard de croissance qui s'accroît avec le temps.

A côté de ces malformations apparentes d'ordre tissulaire, il existe d'autres anomalies moins spectaculaires, d'ordre cellulaire, telle que la lyse du cytoplasme d'un grand nombre de cellules de l'ovule y compris celle des cellules du gamétophyte. Toutes ces malformations apparaissent progressivement, mais une fois le processus enclenché, il semble irréversible et conduit inéluctablement à la dégénérescence de toutes les cellules du sac embryonnaire, c'est-à-dire à la stérilité des ovules.

2) Etapes de l'involution ovulaire

Les premiers stades de l'évolution de l'ovule ne montrent pas d'anomalies apparentes. Aucun des symptômes précédemment décrits n'est présent. Il faut souligner que dans les premiers stades seuls la plasmolyse cellulaire et l'aspect crénelé des épidermes, conséquence directe de la plasmolyse, pourraient être décelés (les tanins ne sont pas encore stockés dans les vacuoles).

A partir du stade archéspore et surtout du stade cellule sporogène, les premières vacuoles tanniques sont normalement présentes dans l'épiderme externe du funicule et du tégument externe.

Chez le Chardonnay, aucun signe d'involution n'apparaît avant le stade de la cellule sporogène où le stade de la tétrade de macrospores. Il semble bien que ce soit la méiose qui soit la phase critique et les premiers indices d'anomalies du développement sont nets au stade tétrade : la plupart des cellules de l'épiderme externe sont des cellules mortes par rupture des tonoplastes et libération du contenu vacuolaire, y compris des tanins, dans le volume cellulaire. Le décollement des téguments, l'aspect crénelé des épidermes, l'apex micropylaire tronqué et un micropyle qui ne se ferme pas, sont d'autres aspects de la dégradation progressive des ovules. Cependant, certains ovules poursuivent leur évolution et il est impossible de savoir si ceux qui continuent à se développer présentaient, déjà à ce stade, quelques

signes de régression ou si ces ovules franchissent correctement l'étape délicate de la méiose et commencent plus tardivement leur involution.

Ainsi, dans certains cas, la macrospore fertile évolue jusqu'au sac embryonnaire complet et immature mais, cependant, des symptômes de l'involution ovulaire se manifestent (figure 12). Il n'est pas possible de déterminer à quelle étape le dysfonctionnement est apparu.

Certains autres sacs continuent de se développer et en particulier construisent l'appareil filiforme (figure 8). Or on sait que cet appareil est une sécrétion des synergides, résultat de l'activité golgienne, et que son édification précède immédiatement la fécondation (FOUGÈRE-RIFOT, 1979). Il semble donc que dans ces cas les ovules avortent tardivement à l'état mature, juste avant la fécondation, puisqu'ils ont eu le temps de construire l'appareil filiforme.

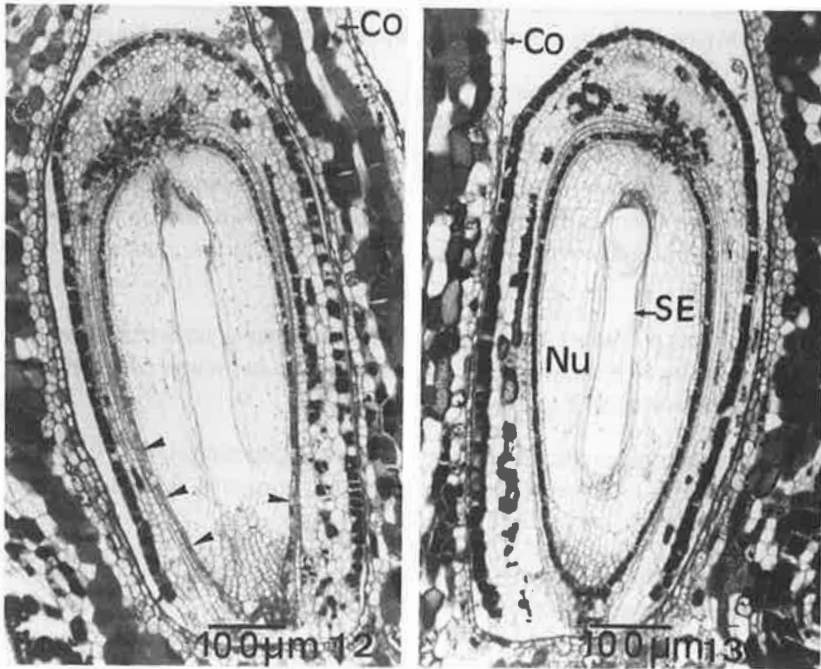


Fig. 12 - Coupe longitudinale dans un ovule présentant les premiers symptômes d'une involution : les vacuoles tanniques de l'épiderme interne du tégument interne ont éclaté (petites têtes de flèches).

Fig. 13 - Coupe longitudinale dans un ovule sain. Tous les critères sont favorables à un bon développement de cet ovule. Comparer avec celui de la figure 12 appartenant au même ovaire. Les tissus carpellaires sont très riches en vacuoles tanniques

Co : Columelle ; Nu : Nucelle ; SE : Sac embryonnaire

3) Etat du gynécée dont les ovules avortent

Dans la plupart des ovaires de Chardonnay, un ou plusieurs ovules avortent plus au moins précocement. (FOUGÈRE-RIFOT et *al.*, 1993 a).

Dans les stades jeunes, aucune différence n'apparaît dans les ovaires. Avant la méiose, l'avortement paraît rarissime et le développement est normal pour les ovules et les ovaires.

L'étape critique de la méiose entraîne un fort taux d'avortements, mais l'ovaire conserve un aspect normal malgré la présence de plusieurs ovules en involution. En particulier, et à la différence des ovules en cours de lyse dont le déficit tannique peut être très important voire total, les ovaires conservent leur teneur habituelle en tanins. Les ovaires paraissent normaux et turgescents. Cependant dès les jeunes stades, certains ovaires affichent un très net retard de croissance. (FOUGÈRE-RIFOT et BOUARD, 1992).

Par la suite, bien des ovaires conservent un aspect normal, malgré la présence d'un ou plusieurs ovules avortés. Leur taille, leur morphologie générale, les papilles stigmatiques turgescentes et la teneur en tanins du gynécée sont conformes à la norme (figure 10).

Cependant, dans un grand nombre de cas, les ovaires ont un aspect extérieur plus au moins rabougri et flasque. Il semble que la petite taille des ovules qui avortent, et/ou, un manque de turgescence, retentissent sur la morphologie des ovaires qui, au lieu d'être régulièrement piriformes, prennent une configuration dissymétrique ou efflanquée. De nombreuses cellules des parois ovariennes sont des cellules mortes par rupture du tonoplaste des vacuoles tanniques et dispersion du contenu vacuolaire, y compris les tanins, dans le volume cellulaire (figure 11).

Certains ovaires présentent des signes nets de développement défectueux, notamment une petite taille et un aspect anormal des papilles stigmatiques; malgré ces symptômes, ils comportent encore un ovule d'apparence saine (figure 6).

L'aspect microscopique des papilles stigmatiques est également un indice de l'état dégénéré de l'ovaire. Les papilles stigmatiques perdent une partie, voire la totalité de leur tanins (figure 11).

Lorsque les quatre ovules sont en cours de dégradation, l'ovaire ne poursuit pas ou très rarement son développement. Bien souvent, il tombe avant la nouaison. Chez le Chardonnay, à l'époque de la pollinisation, nous n'avons que rarement rencontré un ovaire contenant plus d'un ovule sain. Très souvent, après le stade tétrade, les quatre ovules étaient en cours d'involution. Le devenir de tels ovaires paraît incertain et il est probable que les fleurs tomberont.

CONCLUSIONS

Chez le Chardonnay, de nombreux ovules n'atteignent pas le stade de la maturité et dégèrent précocement. D'autres atteignent l'époque de la pollinisation mais ne sont pas aptes à être fécondés.

- La dégénérescence des ovules ne retentit pas immédiatement et obligatoirement sur l'état des ovaires. Le déclin d'un grand nombre d'ovaires est retardé et les tissus ovariens conservent une apparence saine malgré la présence d'ovules avortés. Cependant certains boutons prennent dès les tout premiers stades un retard de croissance et il semble qu'ils tombent très prématurément. La coulure est précoce.

- L'étape de la méiose paraît délicate à franchir et, dans des ovaires d'apparence saine, un ou deux et parfois les quatre ovules avortent à ce stade chez le Chardonnay. Un développement ultérieur normal de ces ovaires paraît très improbable. Par contre, chez le Carignan et le Grenache, BERNARD et CHALIES (1987), rencontrent rarement des "troubles structuraux" dans les quatre ovules d'un même bouton et ne croient pas que la coulure du Grenache soit d'ordre structural.

- Des ovules franchissent le cap de la méiose, sans que l'on puisse dire dans quelles conditions, et atteignent les stades de la pollinisation et de la fécondation, c'est-à-dire le stade de la maturité. Dans de nombreux ovaires, arrivés à ce stade, plusieurs ovules ont des tissus mortifiés. Il faut souligner qu'ils ont malgré tout, été capables de construire un appareil filiforme d'apparence normale. Les synergides ont donc été en état d'élaborer cette structure dans la période qui précède de peu la pollinisation. Cependant, nous ignorons si un appareil filiforme construit dans ces conditions pourrait être apte à transmettre les tubes polliniques.

L'involution d'un ou deux ovules retentit parfois sur la taille du gynécée mais ne paraît pas avoir d'impact sur l'état des tissus de l'ovaire. A l'inverse, il est possible de rencontrer des ovaires d'aspect malade qui contiennent encore un et parfois deux ovules sains. Il est probable que ces ovaires ne poursuivront pas leur développement.

Au total, deux époques semblent être des étapes difficiles pour certains ovules : la méiose, puis la période pollinisation-fécondation. Les dégâts cellulaires peuvent alors être trop importants pour que ces ovules soient aptes à être fécondés. Ce n'est donc pas un défaut de la pollinisation, mais une déficience constitutionnelle des ovules qui entraîne leur involution et une coulure tardive.

Manuscrit reçu le 3 mai 1993 ; accepté pour publication le 25 mai 1993

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAGGIOLINI M., 1952. Les stades repères dans le déroulement annuel de la vigne et leur utilisation pratique. *Rev. Romande Agric. et Vitic.*, **8**, 4-6.

BERNARD A.C. et CHALIES C., 1987. Chronologie de la sporogénèse dans le midi de la France chez *Vitis vinifera* L. *Prog. Agric. et Vitic.*, **104** (15-16), 343-354.

BOUARD J., 1978. *Possibilités de développement des ovules et qualité des pépins de raisin en fonction du rang des grappes sur les sarments.* In : *Génétique et amélioration de la Vigne.* INRA., 59-67.

- FOUGÈRE-RIFOT M., 1979. Les synergides du sac embryonnaire d'*Eschscholtzia californica* (Papavéracée) : étude ultrastructurale et cytochimique de l'appareil filiforme. *Rev. Cytol. Biol. Végét. - Bot.*, **2**, 199-211.
- FOUGÈRE-RIFOT M., 1984. L'ovule de quelques Dicotylédones (*Ranunculaceae*, *Papaveraceae*, *Cruciferae*). Etude cellulaire du sac embryonnaire. *Thèse Doctorat d'Etat ès Sciences*, Université Bordeaux I,
- FOUGÈRE-RIFOT M., 1987. Macrosporo- et macrogaméto- genèses, fécondation, embryogénèse et albuminogénèse chez les Angiospermes. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **134**, *Actualités botaniques*, 1987 (1), 113-168.
- FOUGÈRE-RIFOT M. et J. BOUARD, 1992. Evolution de l'ovaire en rapport avec la coulure chez deux variétés de *Vitis vinifera* L., le Merlot et le Chardonnay. *INRA-VITI 92, De la Vigne au Vin : les actualités de la recherche*, 22-26.
- FOUGÈRE-RIFOT M., BENHARBIT EL ALAMI N., BOUARD J. et BRUN O., 1993 a. Les aléas du développement des ovaires et des ovules de *Vitis vinifera* L. var. Chardonnay. OILB - Lutte intégrée en Viticulture. INRA, Bordeaux 2-5 mars 1993.
- FOUGÈRE-RIFOT M., DELAVAUUX J.J., BENHARBIT EL ALAMI N., BRUN O. et BOUARD J., 1993 b. Importance des tanins vacuolaires dans le développement des ovaires et des ovules de vigne. *Vitis*.