

ETUDE DES RELATIONS CRIBLO-VASCULAIRES ENTRE LES DIFFERENTS ORGANES DE LA TIGE DE LA VIGNE (*VITIS VINIFERA* L.)

J.C. FOURNIOUX et R. BESSIS

Laboratoire de Botanique appliquée
Faculté des Sciences, 21000 Dijon

L'étude des communications criblo-vasculaires entre les différents organes d'un végétal peut-être abordée de deux manières au moins.

Une première méthode consiste à fournir un marqueur quelconque à un organe donné et à suivre son déplacement dans les autres parties de la plante. Les travaux de KOBLET (1969-1971) s'inscrivent dans ce premier modèle méthodologique. Par son étude de la migration des produits photosynthétiques radioactifs, cet auteur apporte une contribution importante à la connaissance des relations conductrices entre les organes du rameau de la vigne. THEILER (1973) emploie comme marqueur une solution colorée qu'il injecte dans les vaisseaux caulinaires de la vigne. Il peut ainsi analyser lui aussi très concrètement les mouvements qui existent à un moment donné dans le rameau.

On peut, par ailleurs, étudier directement, grâce aux techniques histologiques classiques les connexions anatomiques entre les divers organes et permettre ainsi de signaler les voies de communication privilégiées.

Au XIX^e siècle, LESTIBOUBOIS (1857), DUTAILLY (1873) et surtout d'ARBAUMONT (1881) avaient déjà par cette méthode donné des descriptions précises de la vascularisation des organes aériens de diverses Ampélidacées et de l'espèce *Vitis vinifera* en particulier. Toutefois ces travaux n'apportent que des renseignements assez fragmentaires sur les relations libéro-ligneuses entre ces organes. Depuis, une telle étude n'a pas été, à notre connaissance entreprise. Aussi nous avons repris cette analyse de manière très détaillée afin de chercher en particulier un support matériel à certains caractères physiologiques maintenant bien connus de la tige feuillée de vigne, c'est-à-dire des voies de communication éventuelles.

L'ensemble de ce travail a été effectué sur le cépage Pinot. Nous avons réalisé des coupes transversales sériées à 6 μ . d'épaisseur, pratiquées sur des bourgeons terminaux et les premiers entre-nœuds sous-jacents. C'est en effet seulement dans cette zone où l'élongation intercalaire est encore faible que l'on peut suivre avec précision dans leur

intégralité des faisceaux relatifs aux différents organes. Cette méthode a bien sûr l'inconvénient de limiter les observations aux parties jeunes.

Avant d'aborder l'exposé de nos résultats il nous paraît indispensable, pour en faciliter la compréhension, de rappeler ici deux caractéristiques fondamentales de la morphologie et de l'anatomie du rameau de vigne : rythmicité et dorsiventralité.

Rythmicité : La succession régulière mais discontinue des vrilles chez l'espèce *vitis vinifera* est telle que l'on peut définir sur le rameau trois types de nœuds que nous désignerons avec BOUARD par N_0 pour le nœud sans vrille opposée, N_I pour le nœud inférieur d'un couple de feuilles avec vrille opposée et N_{II} pour le nœud supérieur. Plusieurs inégalités physiologiques et morphologiques entre ces trois niveaux révèlent l'existence d'un rythme endogène dans leur mise en place (SEELIGER, 1935 ; BUGNON, 1952 ; ZIMMERMANN, 1954 ; BOUARD, 1966, 1967, 1970 a et b). Du point de vue de l'anatomie des tissus conducteurs il y a également des différences dans la répartition et le devenir caulinaire des faisceaux primaires d'un organe donné en fonction de sa situation à l'un ou l'autre de ces niveaux d'insertion. Nous devons donc maintes fois prendre en considération cette position. Dans un souci d'harmonisation nous adopterons la même terminologie que celle employée par BOUARD pour désigner les trois nœuds. Nous avons toutefois remplacé les chiffres arabes par des chiffres romains (N_0 , N_I , N_{II}) dans le seul but d'éviter une confusion avec une autre appellation des nœuds du rameau dont nous faisons par ailleurs usage dans ce même texte et que nous commentons plus loin.

Dorsiventralité : L'organisation dorsiventrale de la tige de vigne se marque par des caractères morphologiques, physiologiques et anatomiques (FERMOND, 1856 ; GODRON, 1869 ; MERJANIAN, 1930 ; BUGNON, 1952 ; MENGUAL, 1970, FOURNIOUX, 1972 ; BESSIS, 1974 ; FOURNIOUX et BESSIS, 1974). Rappelons en particulier que les organes caulinaires ne sont pas exactement placés sur deux orthostiques diamétralement opposés (BUGNON, 1952 ; FOURNIOUX, 1972). On ne peut définir qu'un plan de phyllotaxie moyen de part et d'autre duquel se situent les plans de symétrie des organes. Ceux des feuilles sont légèrement tournés du côté de la face caulinaire ventrale, ceux des vrilles et des bourgeons $N + 1$ sont déviés du côté de la face dorsale. Ceci entraîne une dissymétrie dans la position occupée par les cordons conducteurs des organes dès leur pénétration dans la tige par rapport au plan phyllotaxique moyen. Ces cordons sont préférentiellement situés sur une face ou sur une autre selon l'organe envisagé.

En outre, des faisceaux apparemment homologues peuvent avoir un devenir différent dans leur parcours caulinaire selon la face du rameau dans laquelle ils s'insèrent.

Nous serons donc fréquemment appelés à nous référer aux deux faces du rameau.

Précisons enfin que pour décrire la course des faisceaux libéro-ligneux d'un organe nous désignerons toujours par N_1 le nœud d'insertion de cet organe. $N_2, N_3 \dots N_n$ désigneront les nœuds successivement inférieurs à N_1 . Les organes seront notés F pour les feuilles, V pour les vrilles, G pour les grappes et B pour les bourgeons axillaires $N + 1$, ces lettres étant affectées du numéro d'ordre correspondant à leur niveau d'insertion.

A. — CARACTERES DE L'INSERTION DANS LA TIGE DES FAISCEAUX CONDUCTEURS DES DIFFERENTS ORGANES AU NIVEAU DU NŒUD ET DANS LE PREMIER ENTRE-NŒUD.

I. — Cas de la feuille (fig. 1 et 2)

Des coupes transversales pratiquées au niveau d'un nœud montrent tout d'abord deux traces latérales courbes (T v et T d, fig. 1-a). Celles-ci sont coupées presque longitudinalement car elles traversent horizontalement la base des stipules. Un peu plus bas, chacune d'elles se résout en deux cordons : l'un proximal (Fdp, faisceau dorsal proximal — Fvp, faisceau ventral proximal fig. 1-b), l'autre distal (F d d, faisceau dorsal distal — Fvd, faisceau ventral distal — fig. 1-b). Un faisceau médian (Fm, fig. 1-b) pénètre plus bas dans la tige, à la base du nœud. Dans l'entrenœud sous-jacent (fig. 1-c), le groupe foliaire est donc constitué de cinq faisceaux libéro-ligneux, un médian et deux paires de faisceaux latéraux situés sur les deux faces du rameau.

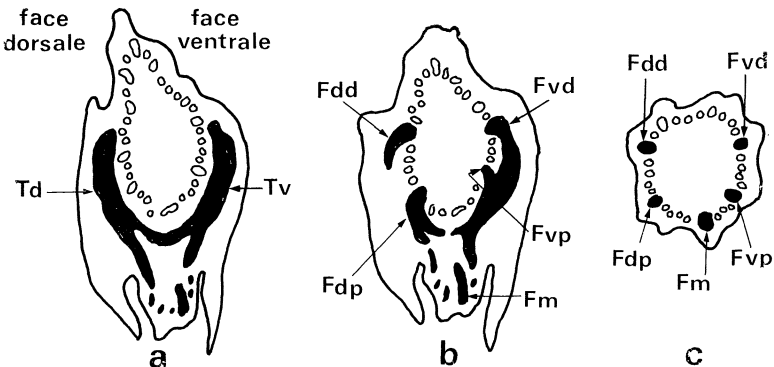


Figure 1

Cette structure impaire est apparemment symétrique. Il y a en fait deux facteurs principaux d'inégalité entre les deux faces du rameau de part et d'autre du plan phyllotaxique moyen.

Le plus connu concerne le rejet du cordon médian toujours du côté ventral de la tige. Ce fait déjà mentionné par LESTIBOUDOIS (1857), d'AR-

BAUMONT (1881), MERJANIAN (1930) et BUGNON (1952) n'a longtemps été considéré que comme une conséquence du développement du bourgeon axillaire de la feuille dont la situation dans l'aisselle est décalée du côté dorsal. Nous avons montré (FOURNIOUX, 1972) que ce caractère était en fait primitivement dû à l'insertion de la feuille qui est telle que son plan médian est incliné du côté ventral. La croissance du bourgeon ne fait qu'amplifier un caractère préexistant.

Les rapports d'anastomose différents entre les faisceaux latéraux sur les deux faces caulinaires au niveau du nœud sont remarquables et constants (FOURNIOUX et BESSIS, 1974). Sur la face dorsale, les cordons Fdd et Fdp pénètrent indépendamment dans le pétiole (fig. 2), la trace Td n'est donc formée que du faisceau distal (Fdd) infléchi. Au contraire sur la face ventrale, les deux faisceaux latéraux (Fvd et Fvp), fusion-

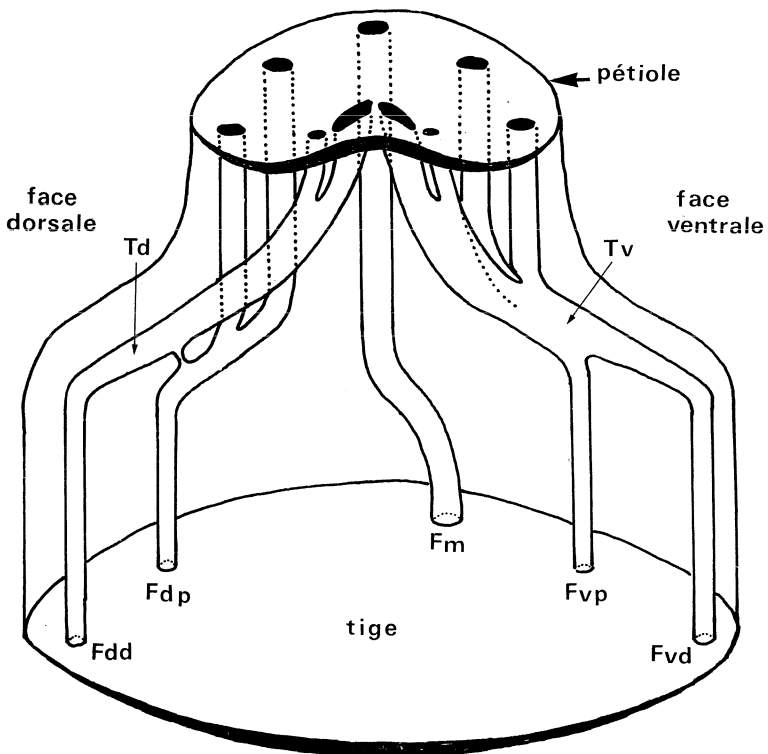


Figure 2

nent intimement à la base du pétiole (fig. 2). Cette fois la partie proximale de la trace Tv est formée de l'anastomose des deux faisceaux.

L'ensemble de cette structure est résumé dans le schéma de la figure 2.

II. — Cas de la vrille et de la grappe

a) *La vrille* (fig. 3)

Quelle que soit sa position sur la tige (N_I ou N_{II}), les traces caulinaires d'une vrille s'insèrent dans leur totalité entre le faisceau médian (Fm) et le faisceau dorsal proximal (Fdp) de la feuille située juste au-

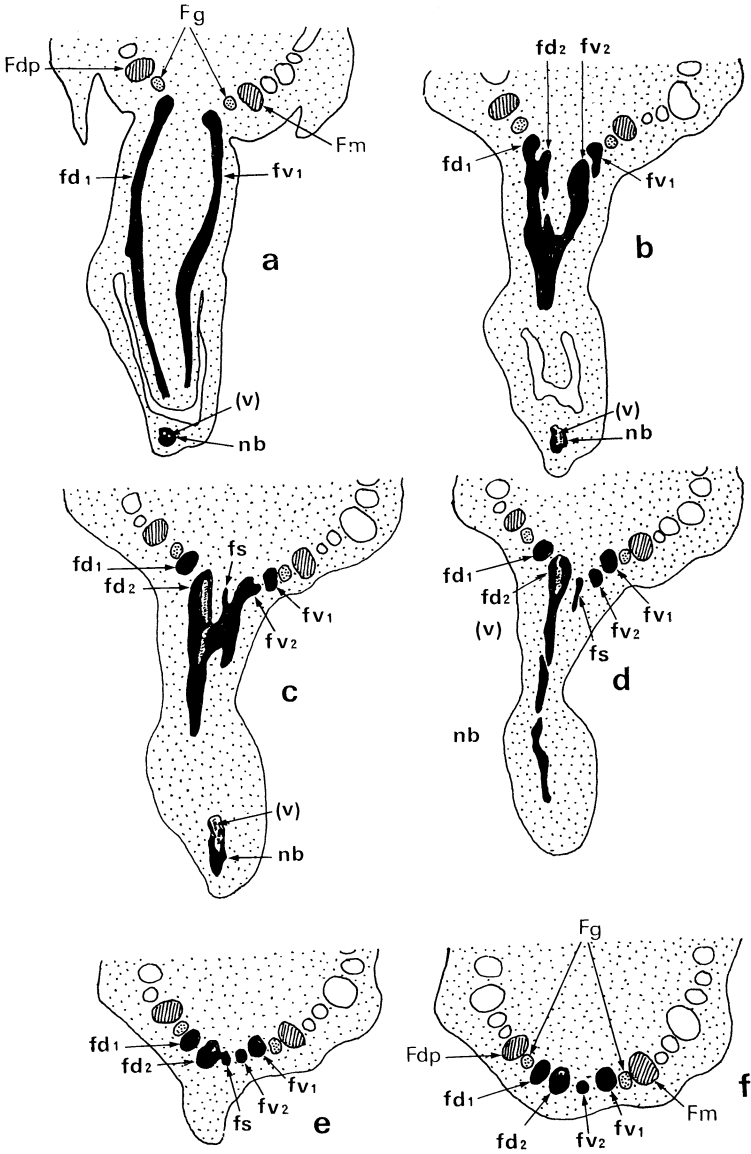


Figure 3

dessus d'elle sur le même orthostique (fig. 3-a à 3-f). Elles n'en sont séparées que par les cordons conducteurs relatifs au bourgeon axillaire de cette même feuille (Fg, fig. 3-a à 3-f). Elles occupent de ce fait une position assymétrique dans la tige par rapport au plan phyllotaxique moyen due à la position de la vrille dont le plan de symétrie est lui-même déjeté du côté dorsal de l'axe principal.

La vrille se raccorde à l'appareil conducteur de la tige par quatre traces principales désignées sur la figure 3 par fv_1 , fd_1 , fv_2 et fd_2 . Deux d'entre elles apparaissent déjà en figure 3-a (fv_1 et fd_1). Les deux autres, fv_2 et fd_2 ne sont visibles que sur les coupes suivantes à des niveaux inférieurs (fig. 3-b, c et d). Ces quatre traces sont constituées par la réunion à la base de l'hypoclade de nombreux faisceaux de la vrille.

Dans le cas analysé ici, une cinquième trace de faible calibre s'ajoute aux quatre premières (fs, fig. 3-c, d et e). Ce faisceau s'anastomose très rapidement, à la base du nœud, avec le faisceau fd_2 (fig. 3-e et 3-f).

Remarquons ici que le faisceau correspondant à la nervure médiane unique de la bractée (n b, fig. 3-a, b, c et d) ne se prolonge pas individuellement dans la tige. Etant, dans l'exemple présenté ici le seul cordon pourvu d'un vaisseau différencié (V, fig. 3-a à 3-e), son trajet à travers l'hypoclade et son devenir caulinaire sont faciles à analyser. On constate alors qu'il participe, avec d'autres faisceaux de la vrille à l'élaboration du faisceau fd_2 .

La structure que nous venons de décrire peut être généralisée en précisant toutefois que les traces caulinaires d'une vrille sont en nombre variable selon son état de développement. Cependant dès que celui-ci est assez avancé on observe toujours les quatre faisceaux principaux décrits ici entre lesquels s'intercale un nombre croissant de faisceaux de moindre calibre lors du développement ultérieur de la vrille. Dans l'exemple présenté un seul de ces faisceaux désigné par fs (faisceau surnuméraire) est différencié. Ces traces ne présentent que peu d'intérêt dans la mesure où comme c'est le cas ici, elles fusionnent plus ou moins rapidement dans l'entre-nœud sous-jacent à la vrille avec l'un des quatre cordons principaux. Quel que soit donc le nombre de traces constituant le raccordement des nervures de la vrille au cylindre central caulinaire au nœud de son insertion, la structure vasculaire de cet organe est presque toujours ramenée finalement aux quatre faisceaux principaux.

b) *La grappe* (fig. 4)

Nous avons par ailleurs étudié l'insertion des faisceaux de la grappe dans la tige. Cette étude a été réalisée sur des coupes transversales sériées pratiquées sur des jeunes rameaux anticipés, au tout début de leur élongation, rameaux qui étaient porteurs de jeunes grappes.

Les faits sont identiques à ceux décrits pour la vrille. On constate seulement assez fréquemment que la nervure médiane de la bractée (nb, fig. 4-a, b, c et d) pénètre d'abord indépendamment dans la tige de telle

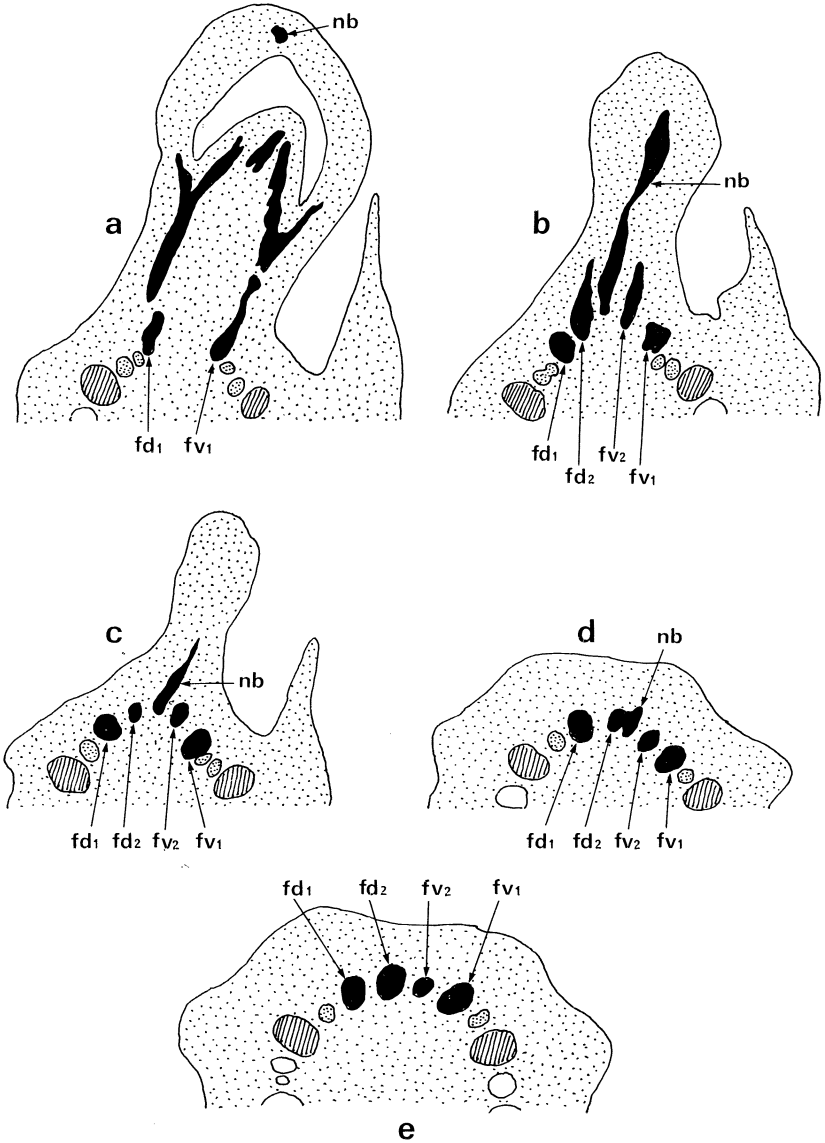


Figure 4

manière qu'il y a cette fois assez souvent cinq traces principales à la base de l'insertion de la grappe plus un nombre là encore variable de traces surnuméraires. Néanmoins, plus ou moins rapidement, la trace correspon-

nant à cette nervure s'anastomose avec une des autres traces (fv_2 et n b, fig. 4-d) dans l'entre-nœud sous-jacent. Si bien que là encore quatre faisceaux principaux que nous désignons de la même façon que ceux de la vrille (fv_1 , fv_2 , fd_1 et fd_2) constituent le raccordement libéro-ligneux de la grappe au cylindre central caulinaire (fig. 4-e).

III. — Cas du bourgeon axillaire (fig. 5).

Notons tout d'abord que les faisceaux gemmaires qui se raccordent directement à l'arc libéro-ligneux de la tige sont tous relatifs au bourgeon

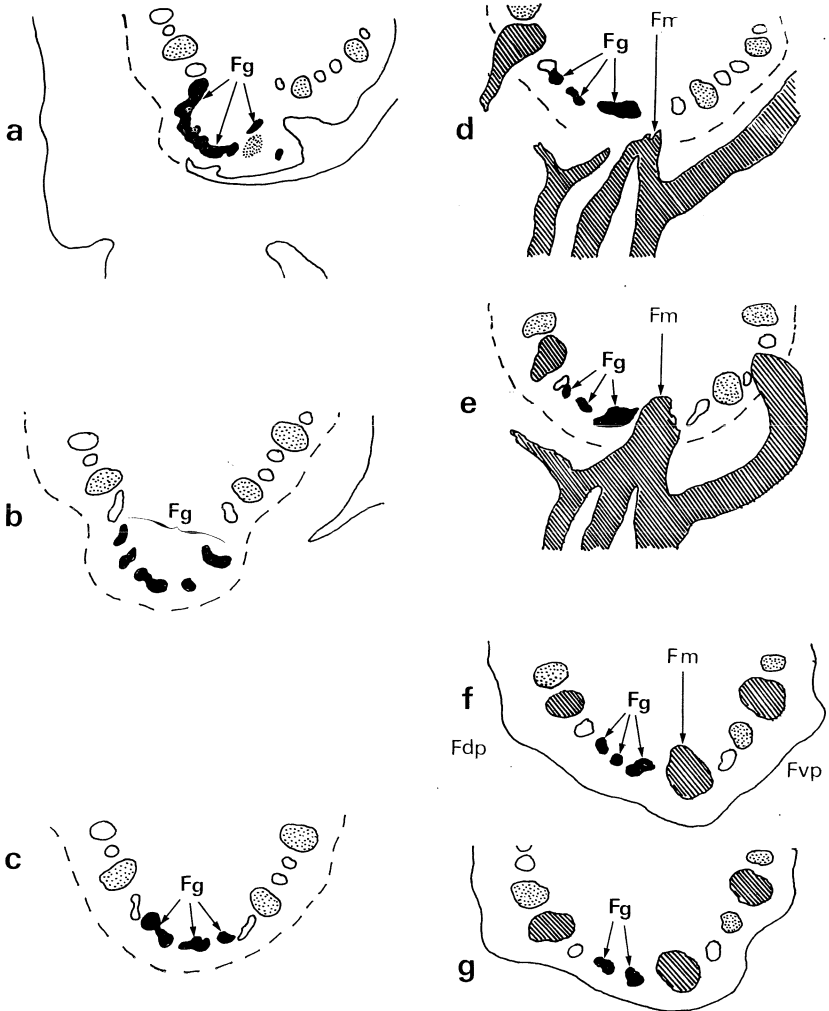


Figure 5

anticipé ou prompt-bourgeon. En effet, la vascularisation du bourgeon dormant qui est d'ordre $N + 2$ par rapport à l'axe principal d'ordre N n'a pas, au stade de développement où nous l'avons observé, de relation directe

avec celle de l'axe principal. Ses faisceaux libéro-ligneux se raccordent à ceux de l'axe qui le porte, à savoir le bourgeon anticipé d'ordre $N + 1$. Les relations criblo-vasculaires entre les bourgeons dormants et les autres organes de la tige feuillée se font donc par l'intermédiaire des cordons conducteurs des prompts-bourgeons.

Comme dans le cas de la vrille, le nombre des traces gemmaires varie en fonction de l'âge du bourgeon. De plus, pour un bourgeon à un état de développement donné, ce nombre varie souvent d'une coupe à l'autre au niveau de la pénétration de ces traces dans la tige. En effet, celles-ci présentent des anastomoses et des ramifications multiples telles qu'il est d'ailleurs assez malaisé de les suivre individuellement. Dans l'exemple choisi, six faisceaux pénètrent d'abord dans la tige (fig. 5-a et b). Cinq coupes plus bas, on ne trouve plus que quatre traces dont deux sont d'ailleurs presque confondues (fig. 5-c). Plus bas encore, l'insertion du faisceau médian de la feuille axillante (Fm, fig. 5-d) dans le cylindre central caulinaire entraîne une déviation de tous les faisceaux gemmaires du côté dorsal de la tige telle qu'ils apparaissent alors presque coupés longitudinalement. A la base du nœud (fig. 5-e et f) il n'y a plus que trois faisceaux gemmaires (F g) qui parcourent indépendamment une grande partie de l'entre-nœud sous-jacent. Ce n'est que juste au-dessus du nœud inférieur que du fait de l'anastomose de deux de ces trois faisceaux le groupe gemmaire ne se trouve plus constitué que par deux cordons conducteurs (fig. 5-g).

Cette description peut là aussi être généralisée. En effet, quel que soit l'état de développement du bourgeon et bien que le nombre des traces gemmaires présente au niveau du nœud d'insertion une assez grande variabilité, ce nombre se ramène presque toujours à deux par la réunion de ces traces entre elles le long de l'entre-nœud sous-jacent. Ces fusions n'ont quelquefois lieu qu'au nœud inférieur, parfois même plus bas, mais quoi qu'il en soit, ce sont finalement deux faisceaux qui seront constitués et qui seront finalement en relation directe avec les autres cordons libéro-ligneux relatifs aux autres organes.

B. — TRAJET CAULINAIRE DES FAISCEAUX CONDUCTEURS DES DIFFÉRENTS ORGANES — LEURS RAPPORTS D'ANASTOMOSE.

Comme nous l'avons déjà signalé dans l'introduction, le trajet caulinaire des faisceaux relatifs aux organes de la tige feuillée présente une assez grande variabilité qui est d'une part fonction de la position de l'organe vis-à-vis des vrilles et d'autre part de la situation d'un cordon conducteur donné sur l'une ou l'autre des faces du sarment. Il y a en outre un certain nombre de variations aléatoires ou du moins qui paraissent telles car elles ne peuvent être rapportées à aucun facteur constant. Afin de simplifier la suite de notre exposé nous ferons abstraction de ces structures exceptionnelles pour ne retenir que celles qui sont le plus

régulièrement réalisées et qui, par là même, peuvent être considérées comme étant significativement caractéristiques.

Nous avons montré dans un travail précédent (FOURNIOUX et BESSIS, 1973) que la course des faisceaux dans la tige est rectiligne. En particulier le passage des nœuds se fait toujours sans complication de la structure, sinon que c'est toujours dans une région nodale que se réalisent les anastomoses entre les faisceaux. Aussi celle-ci peut être aisément suivie sur des coupes transversales sériées. Nous ne ferons donc pas ici une description complète et détaillée de ces trajets tels qu'ils peuvent être analysés sur les coupes. Nous présenterons directement les résultats de nos observations en faisant une description globale du devenir caulinaire des cordons libéro-ligneux des différents organes.

I. — **Cas de la feuille** (fig. 6).

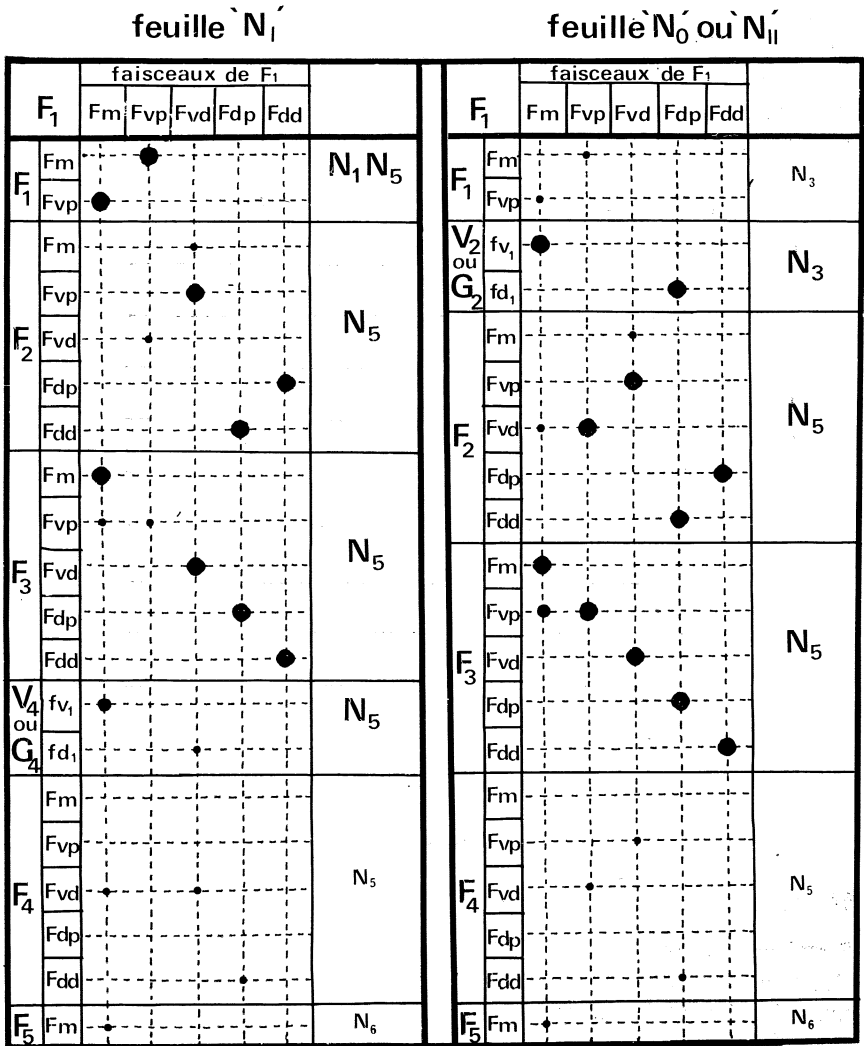
Nous avons résumé dans un tableau récapitulatif (fig. 6) la course des différents faisceaux foliaires à travers la tige jusqu'à leur anastomose terminale. Nous avons dû distinguer deux cas. En effet le devenir de certaines traces foliaires est différent pour une feuille insérée à un nœud N_I et pour une feuille située à un nœud N_0 ou N_{II} .

Les lignes pointillées verticales représentent les faisceaux caulinaires de ces deux types de feuilles. Ces lignes recoupent des pointillés horizontaux qui correspondent aux divers cordons conducteurs des organes sous-jacents à la feuille considérée. Lorsque nous avons observé des rapports d'anastomose entre l'un de ces cordons et un faisceau de la feuille, nous avons concrétisé ce fait par un point noir à l'intersection des deux pointillés correspondants. Le diamètre de ces points est fonction de la fréquence de l'anastomose (voir légende). Le nœud au niveau duquel s'effectue généralement la fusion de ces faisceaux est indiqué dans les colonnes de droite (N_1 à N_6).

a) *Le faisceau médian* (fig. 6).

Nous analyserons tout d'abord le cas du faisceau médian. Celui-ci présente dans sa course caulinaire une première caractéristique générale. Dans les deux cas en effet il parcourt presque toujours (85 p. 100 des 40 cas étudiés) quatre entre-nœuds avant de venir fusionner au nœud N_5 (N_1 étant le nœud d'insertion de la feuille considérée) avec le même faisceau de la feuille sous-jacente à F_1 et situé sur le même orthostique, soit F_3 . Cette structure régulière le long de chaque orthostique (fig. 7-a) révèle l'existence d'une périodicité anatomique sans doute en rapport avec un rythme endogène (FOURNIOUX et BESSIS, 1973). Outre ce caractère indépendant de la position de la feuille dans la série des vrilles, le trajet du faisceau médian possède d'autres caractéristiques qui sont cette fois fonction de cette position.

En effet pour une feuille située à un nœud N_I (fig. 6), il est très fréquent que le faisceau médian reçoive le long de son parcours le faisceau ventral proximal (f.v.p.) de la feuille dont il est lui-même issu. Cette anastomose peut se faire dans certains cas très tôt, souvent dès le nœud N_2 , quelquefois même beaucoup plus tôt. Ceci confère au faisceau ventral proximal une originalité dont nous reparlerons.



Anastomoses des faisceaux d'une feuille (F_1) avec les autres faisceaux caulinaires : cas les plus fréquents (●), rares (●) et très rares (●).
(voir explications dans le texte)

Figure 6

Pour une feuille insérée à un nœud, N_0 ou N_{II} ce phénomène est plus rare. Nous ne l'avons rencontré que dans 30 p. 100 des cas étudiés. Par contre dans ce cas le faisceau médian fusionne presque toujours au nœud N_3 avec le faisceau que nous avons désigné par fv_1 de la vrille ou de la grappe (V_2 ou G_2) sous-jacent à F_1 (feuille considérée). C'est alors le cordon conducteur résultant de cette anastomose qui rejoint plus bas, au nœud N_5 , le faisceau médian de la feuille F_3 . Le schéma de la figure 7-a peut alors être complété (fig. 7-b) en y faisant figurer ces rapports entre les faisceaux médians foliaires, et les faisceaux des vrilles ou des grappes situées sur le même orthostique. On constate alors que le long de chaque orthostique une continuité anatomique directe existe entre tous ces organes (fig. 7-b).

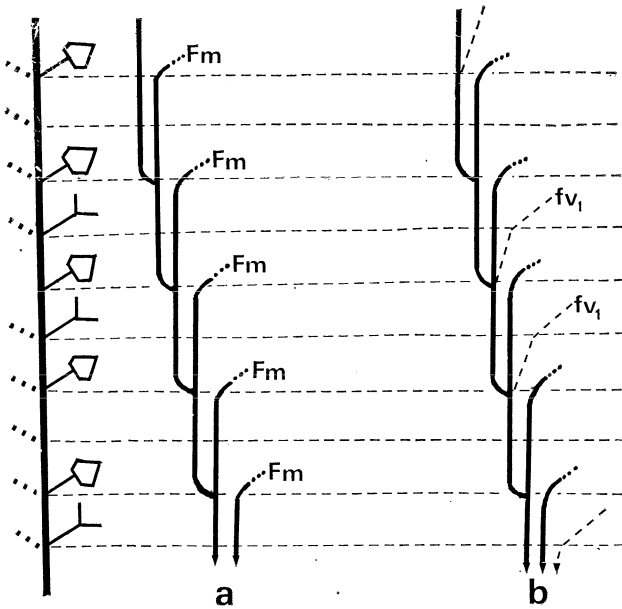


Figure 7

b) *Les faisceaux latéraux* (fig. 6).

Parmi les quatre faisceaux latéraux, trois d'entre eux, les deux faisceaux distaux et le faisceau dorsal proximal présentent un trajet caulinaire comparable (voir tableau de la figure 6).

— ils traversent, le plus souvent quatre entre-nœuds avant de fusionner au nœud N_5 avec un faisceau plus ancien.

— ils fusionnent avec un faisceau relatif à une des deux feuilles sous-jacentes (F_2 ou F_3). Les faisceaux distaux rejoignent les faisceaux proximaux de F_2 ou distaux de F_3 . De même le faisceau dorsal proximal

s'anastomose soit avec le faisceau dorsal distal de F_2 , soit avec le faisceau dorsal proximal de F_3 .

Le faisceau ventral proximal se distingue des trois précédents par le fait que son trajet caulinaire peut être fort différent dans la mesure où dans le cas d'une feuille située à un nœud N_I , il fusionne presque toujours, comme nous l'avons déjà dit en décrivant le trajet du faisceau médian, avec ce dernier.

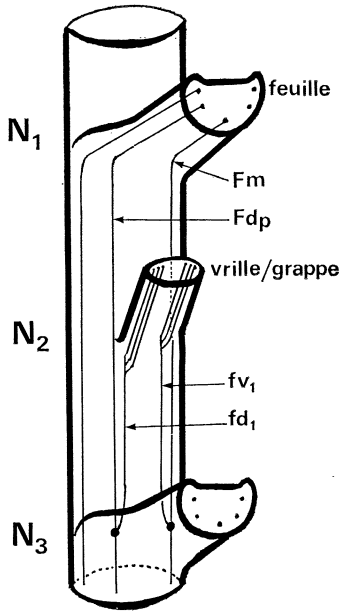


Figure 8

Ce caractère quasi général pour une feuille insérée à un nœud N_I ne s'observe plus que dans 30 p. 100 des cas environ pour une feuille N_0 ou N_{II} . Dans les 70 p. 100 restant, ce faisceau a la même course caulinaire que les autres faisceaux latéraux et rejoint, en général au nœud N_5 , le faisceau ventral distal de F_2 ou le faisceau ventral proximal de F_3 . L'originalité de ce cordon conducteur réside donc dans le fait qu'il n'a pas souvent de relation directe avec un faisceau d'un autre organe caulinaire et de plus cette anastomose avec le faisceau médian s'accompagne très souvent d'une réduction très importante de son trajet dans la tige.

Le faisceau dorsal proximal présente également une caractéristique qui lui est propre et qui n'est réalisée que pour les feuilles N_0 ou N_{II} (fig. 6). En effet, dans ce cas il fusionne au nœud N_3 (N_I : nœud d'intersection de la feuille considérée) avec le faisceau que nous avons désigné par fd_1 de la vrille V_2 ou de la grappe G_2 sous-jacentes à la feuille F_1 .

Il existe donc des relations criblo-vasculaires très étroites entre les feuilles et les vrilles ou les grappes insérées sur le même orthostique (fig. 8). La feuille placée au-dessus d'une vrille ou d'une grappe est en effet pratiquement toujours reliée à l'un ou l'autre de ces organes d'une part par l'intermédiaire de son faisceau médian (Fm) qui s'anastomose avec le faisceau fv_1 et d'autre part grâce à son faisceau dorsal proximal (Fdp) qui fusionne avec le faisceau fd_1 de l'organe sous-jacent (fig. 8). Les deux anastomoses ont lieu au nœud N_3 .

En résumé, on peut distinguer deux catégories de connexions des faisceaux foliaires avec d'autres cordons libéro-ligneux caulinaires ; celles qui établissent des relations entre la feuille considérée et les deux feuilles sous-jacentes et celles qui relient cette même feuille à la vrille ou à la grappe situées éventuellement sous cette feuille selon la position de celle-ci dans la série discontinue des vrilles et des grappes.

— *Relations avec les 2 feuilles inférieures.*

Les cinq traces foliaires y participent, sauf dans certains cas le faisceau ventral proximal lorsqu'il se confond avec le faisceau médian de la même feuille. Ces relations vasculaires sont telles qu'elles constituent en premier lieu une continuité conductrice le long de chaque orthostique reliant entre elles toutes les feuilles situées sur chacun d'eux. D'autre part et ce fait est important, la possibilité d'anastomose entre les faisceaux distaux d'une feuille et les faisceaux de la feuille située au nœud immédiatement inférieur crée des « ponts » criblo-vasculaires entre les deux orthostiques.

— *Relations avec les vrilles et les grappes.*

Elles sont telles qu'il y a le long de chaque orthostique des rapports libéro-ligneux directs entre toutes les feuilles et toutes les vrilles ou les grappes.

II. — **Cas de la vrille ou de la grappe** (fig. 9).

Disons dès à présent que pour ces deux organes qui, nous l'avons vu, ont déjà pratiquement la même structure du point de vue du raccordement de leur nervation à la tige, le devenir caulinare de leurs quatre traces principales est en tout point identique.

Les schémas de la figure 9 montrent quel est le trajet habituellement suivi par ces quatre faisceaux dans la tige et les anastomoses qu'ils y contractent. Il y a en fait un assez grand nombre d'autres structures possibles mais toutes ne correspondent qu'à des variations de détail qui finalement ne changent le plus souvent rien à la nature des faisceaux avec lesquels ceux d'une vrille ou d'une grappe se raccordent. Dans un souci de plus grande clarté nous avons représenté sur deux schémas distincts les devenirs caulinaires des deux couples de traces fv_1 et fv_2 d'une part (fig. 9-a), fd_1 et fd_2 d'autre part (fig. 9-b).

Nous retrouvons bien entendu les faits déjà mentionnés dans le paragraphe précédent quant au trajet caulinaire et aux anastomoses des faisceaux fv_1 et fd_1 . Nous n'y reviendrons pas en détail.

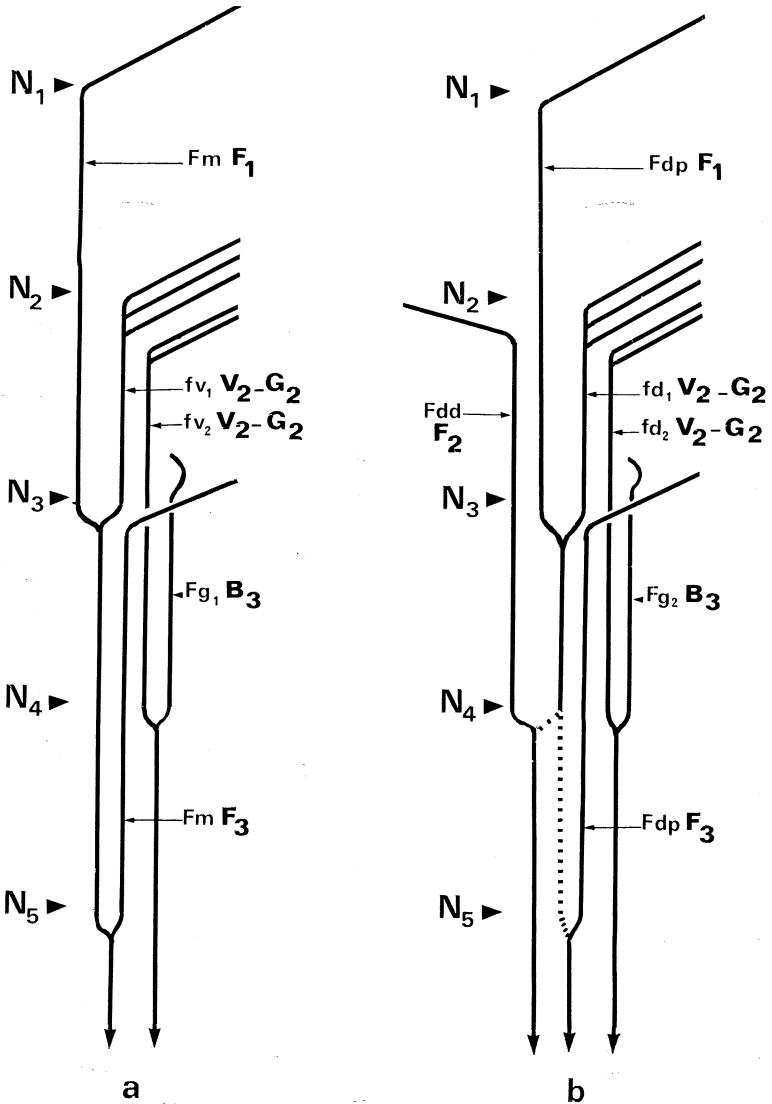


Figure 9

Remarquons seulement que ces structures sont telles que finalement une vrille ou une grappe sont reliées directement aux deux feuilles insérées au-dessus et au-dessous d'elles. D'autre part, ces organes peuvent être indirectement en rapport avec la feuille qui leur est opposée. En effet un faisceau dorsal proximal foliaire (Fdp de F_1 , fig. 9-b) s'anastomose soit

avec le même faisceau de la feuille inférieure située sur le même orthostique (Fdp de F_3 , fig. 9-b), soit avec le faisceau dorsal distal de la feuille inférieure insérée sur l'orthostique opposé (fdd de F_2 , fig. 9-b). Dès lors du fait de la jonction du faisceau fd_1 de la vrille ou de la grappe (V_2 ou G_2 , fig. 9-b) avec le faisceau dorsal proximal de la feuille sus-jacente (F_1), ces organes seront reliés soit à la feuille inférieure située sur le même orthostique, (F_3 , fig. 9-b), soit à la feuille qui leur est opposée (F_2 , fig. 9-b). Nous verrons ultérieurement que ces faits ont une certaine importance.

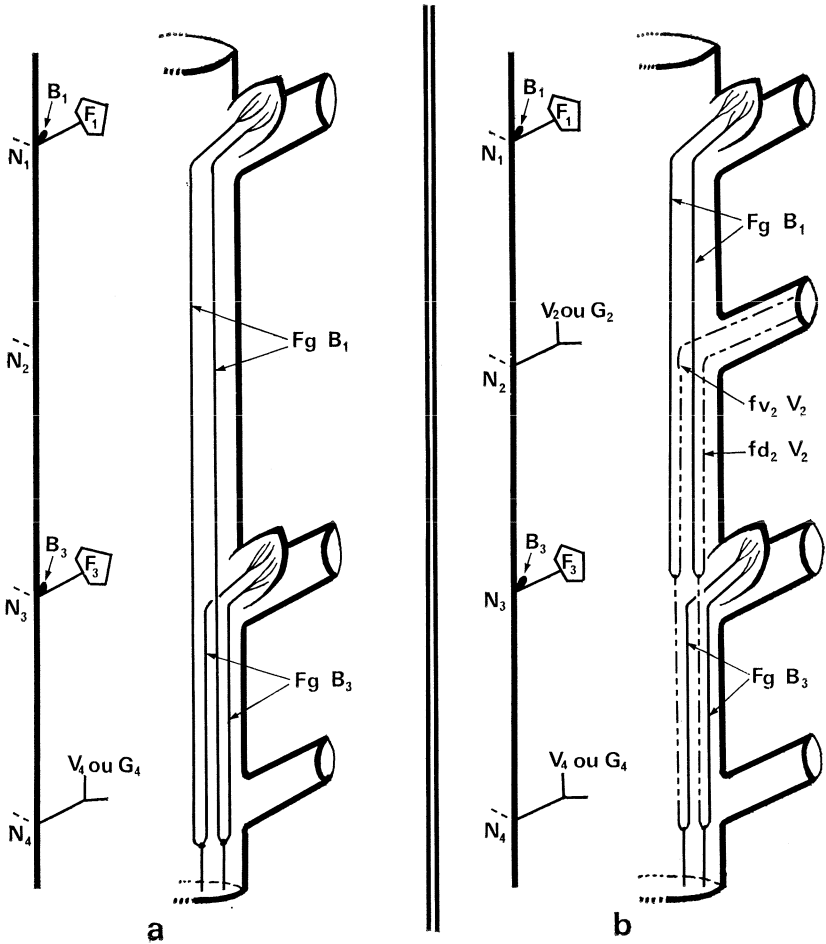


Figure 10

Les deux traces fv_2 et fd_2 ont un devenir caulinaire comparable (fig. 9-a et b). Elles traversent un ou deux entre-nœuds puis s'unissent avec les deux faisceaux principaux relatifs au bourgeon axillaire (Fg_1 et Fg_2 . B_3) situé au nœud directement inférieur à la vrille ou à la grappe.

En résumé, sur chaque orthostique, les organes oppositifoliés ont des relations criblo-vasculaires directes et par-là même très étroites, d'une part avec les feuilles et d'autre part avec les bourgeons axillaires de ces feuilles. Des rapports moins constants peuvent également être réalisés entre la vrille ou la grappe et la feuille qui leur est opposée.

III. — Cas du bourgeon axillaire (fig. 10).

Dans le cas d'un bourgeon situé à un nœud de type N_I (fig. 10-a), c'est-à-dire sans vrille ou grappe sous-jacente, les deux faisceaux gemmaires (F.g. B_1) rejoignent les mêmes faisceaux du bourgeon axillaire de la feuille inférieure située sur le même orthostique (F.g. B_3). Ces anastomoses ont le plus souvent lieu au nœud N_4 .

Pour un bourgeon d'un nœud N_0 ou N_{II} (fig. 10b), soit inséré directement au-dessus d'un organe oppositifolié, les deux cordons gemmaires (F.g. B_1) s'anastomosent au nœud N_3 avec les deux cordons conducteurs que nous désignons par f_{v_2} et f_{d_2} de la vrille (V_2) ou de la grappe (G_2) situées sous le bourgeon considéré (B_1).

Or, comme nous l'avons déjà vu précédemment, les deux faisceaux f_{v_2} et f_{d_2} rejoignent les faisceaux gemmaires du bourgeon inférieur à la vrille ou à la grappe à laquelle ils appartiennent (F.g. B_3 , fig. 10-b). Il y a donc dans ces structures une réciprocité qui conduit finalement au fait que les faisceaux des bourgeons axillaires fusionnent avec certains cordons conducteurs de la vrille ou de la grappe située au-dessous d'eux tout comme ces mêmes cordons rejoignent les faisceaux gemmaires du bourgeon qui lui est immédiatement inférieur.

En conclusion, les bourgeons axillaires anticipés situés sur un même orthostique sont finalement tous reliés entre eux par leurs faisceaux libéro-ligneux ; ils sont également directement en rapport avec les vrilles ou les grappes du même orthostique.

CONCLUSION

Le schéma récapitulatif de la figure 11 résume tous les faits présentés ci-dessus sans tenir compte des niveaux de raccordement. Ceux-ci peuvent se résumer ainsi :

Il existe dans la tige de vigne deux types de voies criblo-vasculaires fondamentales, les unes ne mettant exclusivement en relation que les organes insérés sur un même orthostique, les autres, outre le fait qu'elles relient des organes situés sur le même orthostique établissent des communications avec l'orthostique opposé. Nous qualifierons les premières de voies unilatérales et les secondes de bilatérales.

— *voies unilatérales* (U_1 , U_2 et U_3 , fig. 11)

Elles sont au nombre de trois sur chaque orthostique. La première (U_1 , fig. 11) est présentée par l'ensemble fasciculaire continu des cor-

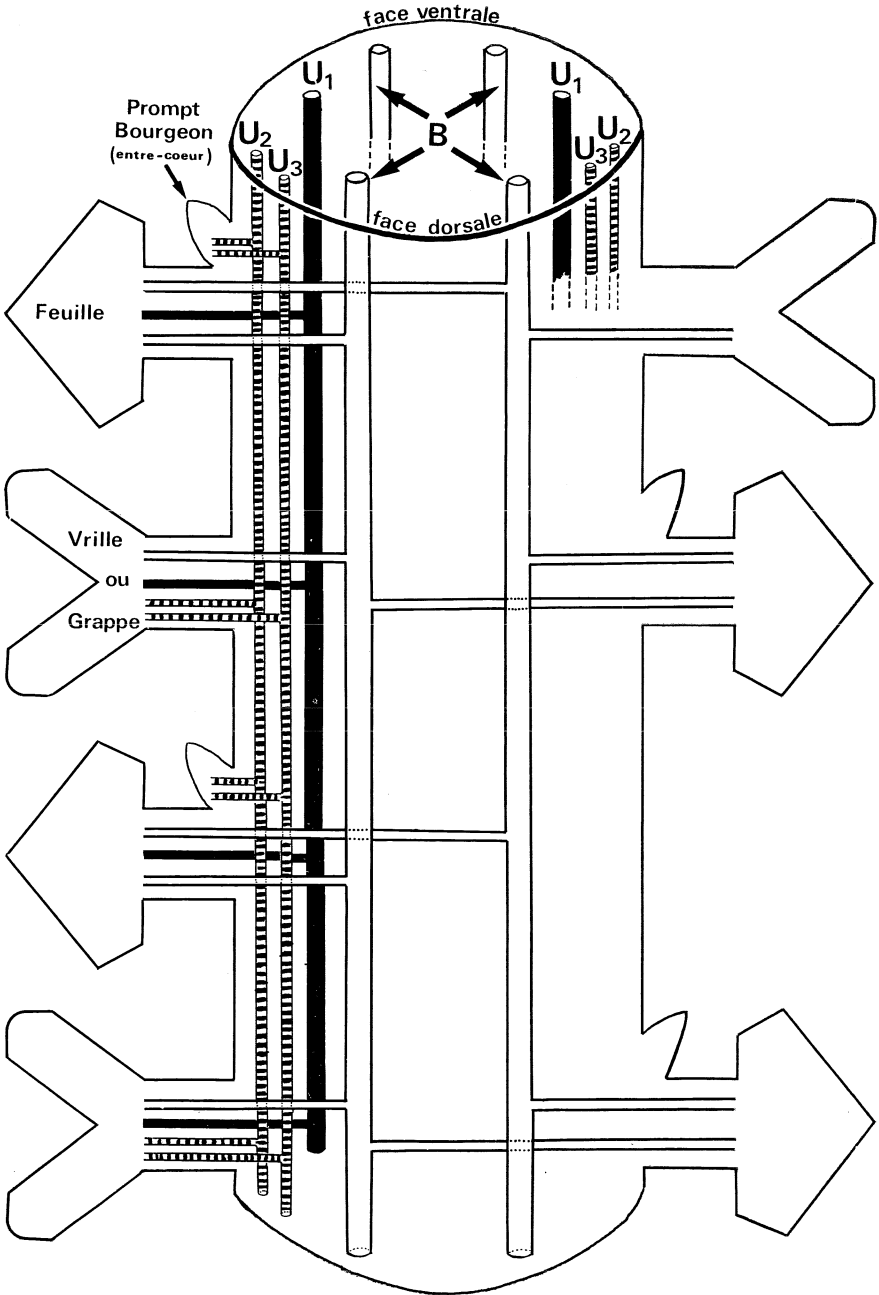


Figure 11

dons médians foliaires et des faisceaux des vrilles ou des grappes qui s'y raccordent. Cette voie constitue donc *un lien criblo-vasculaire direct entre feuilles, vrilles et grappes d'un même orthostique*. Les deux autres (U_2 et U_3 , fig. 11) *relient directement tous les bourgeons axillaires et toutes les vrilles ou les grappes d'un même orthostique* entre eux.

Sur chaque orthostique, ces trois voies sont indépendantes entre elles. Elles ne présentent en effet pratiquement jamais d'interconnexions au moins au stade où nous les avons étudiées.

— *voies bilatérales* (B, fig.11).

Ce sont les lignes conductrices qui se composent des quatre groupes fasciculaires formés par les faisceaux latéraux foliaires. L'analyse du devenir caulinaire de ces cordons libéro-ligneux faite précédemment a montré en effet qu'ils mettent en relation, soit les feuilles du même orthostique, soit les feuilles des deux orthostiques opposés ; ces deux possibilités s'observant avec la même fréquence paraissent aléatoires.

Trois remarques doivent être faites concernant ces quatre voies criblo-vasculaires.

— tout d'abord ce sont *les seules qui établissent une communication entre les deux orthostiques* de la tige feuillée ;

— *cette communication n'est assurée que par des faisceaux foliaires* ceci grâce à la structure des tissus conducteurs des feuilles au niveau de leur pénétration dans la tige qui est telle que leurs faisceaux distaux s'insèrent dans la demi tige opposée à l'orthostique sur lequel elles sont situées. *Les feuilles sont par voie de conséquence les seuls organes reliés directement d'un orthostique à l'autre.*

— Toutefois les vrilles ou les grappes se raccordent à ces quatre voies du fait de l'anastomose régulière d'un de leur faisceau avec les faisceaux proximaux dorsaux des feuilles. Ce fait a deux conséquences importantes : il constitue une continuité anatomique supplémentaire entre toutes les feuilles et toutes les vrilles ou les grappes d'un même orthostique ; en outre, grâce à ce caractère, *les vrilles et les grappes d'un orthostique donné sont en rapport avec les feuilles, les vrilles et les grappes de l'orthostique opposé.*

En résumé, sur un orthostique donné tous les organes de même nature sont directement ou indirectement reliés entre eux. Par contre les rapports criblo-vasculaires entre organes de nature différente ne sont pas les mêmes dans tous les cas. Seules les vrilles et les grappes sont en communication avec les deux autres types d'organes, feuilles et bourgeons. Par contre les feuilles et les bourgeons axillaires ne présentent habituellement pas de rapports criblo-vasculaires.

D'un orthostique à l'autre il y a continuité libéro-ligneuse entre les feuilles. Par l'intermédiaire des faisceaux foliaires les vrilles et les grappes sont indirectement reliées entre elles et avec les feuilles. Les bourgeons des deux orthostiques opposés sont anatomiquement entièrement indépendants.

DISCUSSION

Tous ces résultats sont en grande partie en accord avec les observations faites par d'autres auteurs avec des moyens d'investigations différents et en particulier avec les travaux les plus récents déjà cités de KOBLET (1969) et THEILER (1973).

KOBLET a par exemple montré l'importance des entre-cœurs dans l'alimentation des grappes sous-jacentes. Celle-ci se conçoit parfaitement lorsque l'on connaît les relations criblo-vasculaires directes et constantes réalisées sur chaque orthostique entre ces deux types d'organes.

Pratiquement tous les résultats de THEILER s'interprètent très facilement par la connaissance des anastomoses entre les faisceaux libéro-ligneux des différents organes du rameau. Il constate en particulier que les vaisseaux relatifs aux grappes et aux bourgeons situés sur les deux orthostiques sont bien distincts et que seules les feuilles sont reliées directement entre elles d'un orthostique à l'autre. Selon lui les grappes sont principalement en rapport avec les systèmes vasculaires des feuilles et des bourgeons, autre conclusion en accord avec notre analyse. L'existence d'une liaison entre deux grappes d'insertion opposée par l'intermédiaire des faisceaux foliaires telle qu'il a pu la montrer par ses méthodes de travail correspondent bien à une réalité anatomique mise en évidence par notre étude. Nos résultats ne divergent que sur un seul point : THEILER rapporte en effet qu'il y a interconnexion possible entre les faisceaux foliaires et les faisceaux gemmaires. Ceci a pour conséquence d'une part le fait que les feuilles et bourgeons d'un même orthostique sont en liaison directe et que d'autre part et par voie de conséquence les bourgeons anticipés situés sur les deux lignes d'insertion opposées sont indirectement en rapport par l'intermédiaire des faisceaux foliaires tout comme dans le cas des vrilles ou des grappes. Nous n'avons personnellement pas observé un tel fait. Cette divergence de résultats peut s'interpréter selon nous par le fait qu'ils résultent d'analyses appliquées à des organes d'âge très différent. Pour les raisons déjà invoquées au début de cet exposé nous avons, pour notre part, porté nos investigations au niveau des organes jeunes. Aussi il est fort possible que lors de l'évolution ultérieure de ces organes et par là même de leur anatomie les faits que nous rapportons ici soient quelque peu modifiés.

Les faits essentiels qui nous semblent devoir être retenus à l'issue de notre analyse et à la lumière d'autres travaux sont les suivants :

— Les deux orthostiques du rameau de vigne ont une réalité anatomique en ce sens qu'ils possèdent l'un et l'autre des ensembles fasciculaires relativement indépendants. Cette indépendance peut par exemple être l'explication anatomique de l'effet sectorial observé par BESSIS (1965) dans les phénomènes de corrélation polarisée entre bourgeons, sa relativité pouvant alors expliquer le fait que cet effet sectorial n'est pas tout à fait absolu (BESSIS, 1975, p. 198).

— Nous insisterons avec KOBLET sur l'importance des entre-cœurs dans l'alimentation des grappes. Ces dernières étant directement et abondamment reliées à eux par leurs faisceaux libéro-ligneux.

— L'importance des feuilles en ce domaine est bien entendu aussi indéniable mais nous retiendrons à leur sujet que seuls leurs faisceaux latéraux distaux établissent une communication directe entre les deux orthostiques.

Manuscrit reçu le 27 février 1979.

RÉSUMÉ

Etude de la structure vasculaire reliant à la tige les feuilles, vrilles, grappes et bourgeons et analyse des relations entre ces organes.

Sur un orthostique les organes de même nature ont au moins une relation entre eux ; vrilles et grappes sont en rapport direct avec feuilles et bourgeons ; il n'y a pas de communication entre feuilles et bourgeons.

D'un orthostique à l'autre, feuilles, vrilles et grappes ne sont en relation que par les faisceaux latéraux foliaires. Les bourgeons des deux orthostiques sont anatomiquement indépendants.

SUMMARY

In this work, the vascular structure which bounds leaves, tendrils, clusters, and shoots and the relation between these organs are studied.

Upon an orthostic, similar organs are interrelated one at least. Tendrils and clusters are directly in relation with leaves and buds ; there is no relation between leaves and buds.

From an orthostic to one another, leaves, tendrils and clusters are only connected by the side leafly fascicles. Shoots of the two orthostics are anatomically independant.

ZUSAMMENFASSUNG

Untersuchung der Gefäßstruktur, welche Blätter, Ranken, Trauben und Knospen mit dem Stock verbindet, sowie Analyse der Gefäßbeziehungen zwischen diesen Organen.

In einer chematischen Darstellung haben die Organe gleicher Natur wenigstens eine Beziehung zueinander ; Ranken und Trauben stehen in direkter Verbin-

- BOUARD J., 1970-a. Sur le développement en « feuille végétative » complète de la préfeuille basale de l'œil latent situé à l'aisselle du pétiole des feuilles de la vigne. *C.R. Acad. Sc.*, **271** D, 485-488.
- BOUARD J., 1970-b. Observations nouvelles sur les vrilles de *Vitis vinifera* L. et sur les différentes parties qui les constituent. *C.R. Acad. Sc.*, **271** D, 192-195.
- BUGNON F., 1952. Recherches sur la ramification des Ampélidacées. *Thèse d'état*, Dijon, édit. Presses Universitaires de France, 160 p.
- DUTAILLY A., 1874. De la signification morphologique de la vrille des Ampélidacées. *Adansonia*, **11**, 30-71.
- FERMOND C., 1856. Observations sur quelques phénomènes présentés par la végétation de la vigne et les lois qui président à l'évolution de ses bourgeons. *Bull. Soc. bot. France*, **3**, 591-598.
- FOURNIOUX J.C., 1972. Distribution et différenciation des tissus conducteurs primaires dans les organes aériens de *Vitis vinifera* L. *Thèse 3^e cycle*, Dijon, 149 p.
- FOURNIOUX J.C. et BESSIS R., 1973. Etude du parcours caulinaire des faisceaux conducteurs foliaires permettant la mise en évidence d'une rythmicité anatomique chez la vigne (*Vitis vinifera* L.) *Rev. gén. Bot.*, **80**, 175-183.
- FOURNIOUX J.C. et BESSIS R., 1974. Inégalités dans la distribution et la différenciation des traces foliaires en rapport avec la dorsiventralité de la tige chez le *Vitis vinifera* L. *Rev. gén. Bot.*, **81**, 41-53.
- GODRON D., 1869. De la signification morphologique des différents axes de végétation de la vigne. *Mém. Acad. Stanislas*, 3^e sér., **33**, 170-204.
- KOBLET W., 1969. Wanderung von Assimilaten in Rebtrieben und Einfluss der Blattfläche auf Ertrag und Qualität der Trauben *Die Wein - Wissenschaft*, **24**, 277-319.
- KOBLET W. et PERRET P., 1971. Amélioration des travaux en vert de la vigne. *Rev. suisse de viticulture et arboriculture*. Vol. III, **4**, 112-117.
- LESTIBOUDOIS T., 1857. Note sur les vrilles des genres *Vitis* et *Cissus*. *Bull. Soc. bot. France*, **4**, 809-816.
- MENGUAL R., 1970. La rhizogenèse et la callogenèse chez la vigne. D.E.S., Dijon, 92 p.
- MERJANIAN A., 1930. Ueber die Dorsiventralität der Weinrebe. *Angew. Bot.*, **12**, 470-502.
- SEELIGER R., 1935. Zur Morphologie der Rebe (*Vitis vinifera* L.) *Ber. d. deutschland bot. Gesellsch.*, **53**, 687-710.

- THEILER R., 1973. Anordnung der Leitbündel in einjährigen Trieben und ihren Organen *Vitis vinifera* L. *Die Wein Wissenschaft*, 5, 260-277.
- ZIMMERMANN J., 1954. Sprosshistologie und Holzreife bei der *Rebe*. *Mitt. Klosterneuburg*, 4, 1, 101-119.