

TENEURS EN ACIDE ABCISSIQUE DE DIFFÉRENTS ORGANES DE *VITIS VINIFERA* L. (CV. CABERNET SAUVIGNON) DU DÉBUT DE LEUR DÉVELOPPEMENT AU STADE FERMETURE DE LA GRAPPE

ENDOGENOUS LEVELS OF ABSCISIC ACID IN VARIOUS ORGANS OF *VITIS VINIFERA* L. (CV. CABERNET SAUVIGNON) BETWEEN FLOWER BUDS SEPARATED AND GRAPE CLOSED STAGES

T. KOUSSA^{1*}, Lydia COLIN² et M. BROQUEDIS²

1 : Laboratoire de Physiologie et Pathologie Végétales, Faculté des sciences,
Université Chouaib Doukkali, 24000 El Jadida, Maroc

2 : Laboratoire des Sciences de la Vigne, Université Bordeaux I,
Avenue des Facultés, 33405 Talence, France

Résumé : Le suivi des teneurs en acide abscissique libre (ABA) et de l'abscissate de β -Dglucopyranose (ABA-GE) a été effectué dans les feuilles, les entre-nœuds, les fleurs et les baies de *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon du stade boutons floraux séparés au stade fermeture de la grappe. Les teneurs en ABA des feuilles et des entre-nœuds diminuent pendant leur période de croissance active et augmentent au moment où cette croissance commence à s'atténuer pour s'arrêter. Dans les fleurs, la forte accumulation d'ABA qui se produit au stade mi-floraison constitue un bon marqueur de ce stade. Les teneurs en ABA des fleurs commencent à chuter dès la nouaison, diminution qui se poursuit jusqu'au stade fermeture de la grappe. Dans les organes étudiés, la teneur en ABA-GE présente des variations généralement inverses de celles de l'ABA, ce qui suggère une interconversion entre ces deux formes. Deux points principaux ont été discutés: (1) le rôle probable de l'ABA dans le contrôle du développement de ces différents organes ainsi que (2) les échanges en acide abscissique qui peuvent avoir lieu entre eux et le rôle de l'ABA-GE comme forme de transport de ce régulateur de croissance.

Abstract: Free abscisic acid (ABA) and bound abscisic acid (ABA-GE: ABA glucose ester) contents and growth were investigated in leaves, internodes, flowers buds, flowers and berries of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon between flower buds separated and grape closed stages. The ABA levels in leaves and in internodes decrease when the growth was high and increases when the growth become smaller or stopped. What is more, ABA was accumulated highly in the flowers (at 50% of flowering) and then appears to be a good marker of flowering. ABA contents decreased at berry setting and till grape closed stage. In leaves, internodes, flowers buds and flowers, ABA-GE and ABA show an inverse development and then suggests an interconversion phenomenon between these two forms. Two most important points were discussed in this paper: 1) The role of ABA in the control of growth and development of the organs studied and (2) The translocation of abscisic acid between the organs studied and the role of ABA-GE in this transport.

Key words: abscisic acid, leaf, internode, berry, flowering, growth, *Vitis vinifera*.

Mots clés : acide abscissique, feuille, entre-noeud, baie, floraison, croissance, *Vitis vinifera*.

INTRODUCTION

L'acide abscissique, synthétisé dans les feuilles adultes et dans les racines, est transporté à travers le xylème et le phloème vers les organes récepteurs (MILBORROW, 1984) où il est impliqué dans le contrôle de plusieurs processus physiologiques. C'est ainsi que sous sa forme libre (ABA) qui est la forme active, il provoquerait une diminution de l'allongement des bourgeons cotylédonaire

(NOUGAREDE *et al.*, 1987) et des entre-nœuds (LEE *et al.*, 1996). Un effet inhibiteur a aussi été observé en ce qui concerne la croissance des fruits (SERRANO *et al.*, 1995). Dans les feuilles, l'effet stimulateur de la croissance induit par la lumière est fortement réduit par une application d'ABA (VAN VOLKENBURGH et DAVIES, 1983). En outre, plusieurs auteurs ont montré que, selon les cas, l'ABA pouvait à la fois inhiber ou stimuler la floraison (TAKENO et MAEDA, 1996). Une telle action positive

sur la croissance a également été signalée dans le cas du mésocotyle du riz en germination (TAKAHASHI, 1972). De même, certains travaux indiquant des teneurs en ABA plus élevées dans les feuilles jeunes que dans les feuilles adultes suggèrent l'effet stimulant de ce régulateur de croissance (HILLMAN *et al.*, 1974). C'est ce qui ressort aussi des travaux de MULHOLLAND *et al.* (1999) qui montrent que la croissance des feuilles d'un mutant de tomate déficient en acide abscissique est stimulée par une application d'ABA.

Chez la Vigne, l'ABA a été étudié plus particulièrement dans les fruits et leurs pépins en relation avec la véraison (BROQUEDIS, 1987; KOUSSA *et al.*, 1993) et dans les bourgeons en relation avec la dormance (DÜRING et BACHMANN, 1975; KOUSSA *et al.*, 1994). Il nous a donc semblé intéressant de suivre de façon précise l'évolution de l'acide abscissique sous ses deux formes: libre (ABA) et conjuguée (ABA-GE: abscisate de β -D-glucopyranose) dans les feuilles, les entre-nœuds, les boutons floraux, les fleurs et les baies du début de leur développement jusqu'au stade fermeture de la grappe.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prélèvements de boutons floraux, de fleurs et de jeunes baies des deux inflorescences (rangs 1 et 2) à partir de la base des rameaux principaux et des feuilles situées en face des inflorescences, ainsi que l'entre-nœuds de type N1-N2 les séparant (BOUARD, 1963), ont été effectués sur *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet-Sauvignon, pendant deux années consécutives dans un vignoble du bordelais (France). Ces prélèvements réalisés toujours à la même heure (10 heure du matin) ont été effectués aux stades boutons floraux séparés (13 mai), floraison (27 mai), nouaison (11 juin), 13 jours après la nouaison (24 juin) et fermeture de la grappe (9 juillet), correspondant respectivement aux stades H, I, J, K et L décrits par BAILLOD et BAGGIOLINI (1993). Des prélèvements de boutons floraux, de fleurs et de baies ont également été effectués sur des inflorescences portées par des boutures fructifères dont la culture a été réalisée selon la technique décrite par OLLAT et GENY (1998).

Pour chaque stade, la longueur des entre-nœuds et la surface des feuilles sont notées, ce qui a permis de déterminer l'accroissement de la surface foliaire et de la longueur des entre-nœuds entre deux prélèvements consécutifs. Le poids moyen des baies est suivi à partir du stade J. La détermination de la surface des feuilles a été réalisée par la méthode de pesée. Pour cela, les contours des feuilles ont été dessinés sur papier calque. L'empreinte de la feuille sur le papier calque a ensuite été pesée ce qui a permis d'en déduire la surface grâce à une courbe d'étalement de référence.

L'extraction et le dosage de l'acide abscissique ont été effectués selon la méthode précédemment décrite par BROQUEDIS (1987) et modifiée par KOUSSA *et al.* (1994) puis par KOUSSA (2001). Le matériel végétal lyophilisé est broyé à basse température (4 °C) dans du méthanol aqueux à 80 % contenant 5 mg d'un anti-oxydant, le 2,6 Di-t-butyl-4-méthyl phénol ou BHT. Après 15 heures de macération à 4°C sous agitation permanente et à l'obscurité, la solution est filtrée sur un filtre en fibre de verre de type GF/C Whatman. L'élimination complète du méthanol est obtenue par évaporation du filtrat sous pression réduite à 35°C. Le pH du filtrat réduit à sa phase aqueuse est ajusté à 3.0 à l'aide d'une solution d'acide phosphorique (H_3PO_4 , 2.8 M) avant d'être purifié avec 3,5 g de polyvinyl polypyrrolidone insoluble (PVPP). Une extraction à l'éther éthylique est ensuite réalisée, à trois reprises, à l'aide d'ampoules à décanter ce qui permet de récupérer l'acide abscissique libre dans la phase organique. Cette dernière est récupérée puis évaporée sous flux d'azote. La phase aqueuse acide contenant l'ABA-GE est ajustée à pH 12.0 à l'aide d'une solution de soude (NaOH) concentrée. Une hydrolyse accélérée est alors réalisée pendant 30 minutes à 60 °C afin de libérer l'ABA à partir de l'ABA-GE. Cette forme libre ainsi libérée est extraite par de l'éther comme précédemment. Les différentes adaptations de la méthode d'extraction de l'ABA a permis de réduire le temps d'extraction sans altérer son efficacité ni sa reproductibilité (l'erreur ne dépassant pas 8 %).

Le dosage de l'acide abscissique est effectué par chromatographie liquide à haute pression. La phase stationnaire est une Pecos sphère C18 (particules de 3 μ m de diamètre) maintenue à 30 °C. Le débit de la phase mobile (eau - méthanol -acide acétique ; 67-28-5), est de 1 ml/min (BROQUEDIS, 1987).

RÉSULTATS

I- DÉVELOPPEMENT DES ORGANES ÉTUDIÉS

L'augmentation de la surface foliaire et de la longueur des entre-nœuds du Cabernet Sauvignon est respectivement moyenne et faible entre les stades H et I. Elle devient maximale pour les deux organes entre les stades I et J (fig. 1). Par la suite, cette croissance est ralentie avant de s'annuler au stade L. La taille finale des feuilles et des entre-nœuds étudiés semble atteinte vers le stade K donc bien avant la fermeture de la grappe (stade L).

Le suivi de la croissance des baies des vignes de plein champ, montre que leur poids reste faible jusqu'au stade K à partir duquel il subit une forte augmentation (fig. 1). Un résultat similaire est obtenu dans le cas des boutures fructifères (fig. 2).

II- TENEURS EN ACIDE ABCISSIQUE

Au cours des premiers stades de développement des organes étudiés, ce sont les boutons floraux qui sont généralement les plus riches en acide abscissique sous ses deux formes libre et conjuguée (fig. 1). Dans les feuilles, la teneur en ABA est légèrement moins élevée que dans les entre-nœuds alors que c'est l'inverse pour l'ABA-GE.

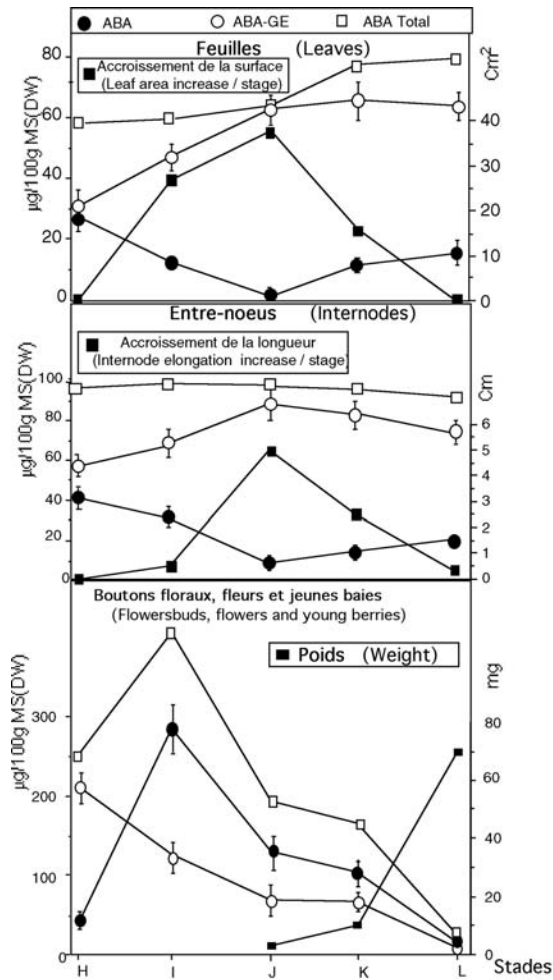


Figure 1 - Évolution de l'accroissement de la surface des feuilles, de l'allongement des entre-nœuds, du poids des baies et des teneurs en ABA, en ABA-GE et en ABA total dans les feuilles, les entre-nœuds et les boutons floraux, fleurs et les jeunes baies aux stades boutons floraux séparés (H), floraison (I), nouaison (J), 13 jours après nouaison (K) et fermeture de la grappe (L) pour le cépage Cabernet-Sauvignon.

Les valeurs correspondent à la moyenne \pm écarts-types de trois répétitions.

Changes in leaf area, internode elongation, weight of berries and levels of endogenous ABA, ABA-GE and total ABA in leaves, internodes, flower buds, flowers and young berries of grapevine (cv. Cabernet Sauvignon) at flower buds separated stage (H), at flowering (I), at berry set (J), at 13 days after fruit set (K) and at grape closed stage (L).

Values are means \pm SD of three determinations of samples.

Les teneurs en ABA des feuilles et des entre-nœuds présentent une évolution similaire pendant la période étudiée. Ces teneurs diminuent fortement dans les deux organes du stade H au stade J pour augmenter par la suite (fig. 1) jusqu'au stade L. Pendant toute la période étudiée, les teneurs en ABA-GE sont plus élevées que celles de l'ABA. Cette forme conjuguée s'accumule fortement du stade H au stade J, évoluant exactement à l'inverse de l'ABA, à tel point que l'ABA total (ABA + ABA-GE) reste pratiquement stable. Après le stade J, l'augmentation des teneurs en ABA-GE est fortement ralentie dans le cas des feuilles alors que dans le cas des entre-nœuds ces teneurs diminuent.

Dans les boutons floraux, au stade H, l'ABA a une teneur d'environ $50 \mu\text{g}/100 \text{g MS}$. Il s'accumule de façon intense pour atteindre sa valeur maximale au moment de la floraison (stade I). Il diminue ensuite dans les jeunes baies en croissance jusqu'au stade L. Les teneurs en ABA-GE, plus élevées que celles de l'ABA au stade H subissent, quant à elles, une diminution régulière pendant toute la période étudiée pour devenir la forme la moins représentée dès le stade I. L'existence du maximum d'ABA au moment de la floraison a également été vérifiée dans le cas des boutures fructifères de Cabernet Sauvignon (fig. 2) qui font apparaître que le maximum d'ABA d'environ $115 \mu\text{g}/100 \text{g MS}$ est atteint plus précisément quand 50 % des boutons floraux ont fleuri.

DISCUSSION

Du stade boutons floraux séparés au stade fermeture de la grappe, les teneurs en ABA (la forme active) et la croissance des feuilles et des entre-nœuds semblent évoluer de façon inverse. Ainsi, l'augmentation de la surface des feuilles et l'allongement des entre-nœuds sont maximaux lorsque leur teneur en ABA est faible, puis un ralentissement se produit lorsque leurs teneurs en ABA commencent à augmenter. Ce résultat suggère que l'ABA doit intervenir dans le contrôle de la croissance des feuilles et l'allongement des entre-nœuds du Cabernet Sauvignon. Une telle hypothèse serait en accord avec les travaux de HE et CRAMER (1996) et de BACON *et al.* (1998), qui notent qu'un stress hydrique provoque une diminution de la surface des feuilles et que cette dernière s'accompagne d'une augmentation de la teneur en ABA. La même relation ABA/croissance est révélée par les travaux de LEE *et al.* (1996) qui signalent l'inhibition de la croissance des rameaux par l'ABA.

L'existence d'un maximum d'ABA dans les fleurs au moment de l'anthèse est un fait original chez la vigne mais semble avoir été signalée auparavant chez d'autres plantes. C'est le cas par exemple de l'olivier (*Olea europaea* L.) qui présente un maximum d'ABA une semaine avant la pleine floraison (KITSAKI *et al.*, 1995). La signi-

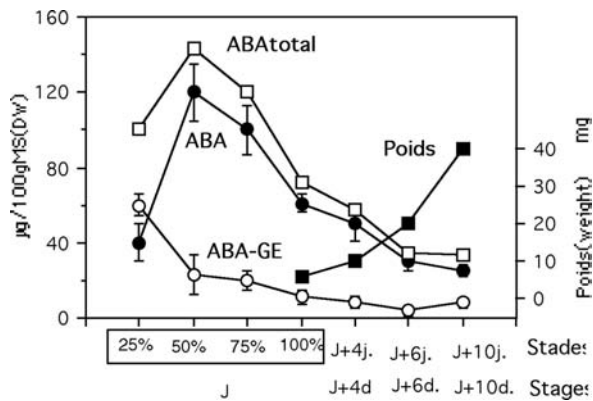


Figure 2 - Évolution du poids et des teneurs en ABA, en ABA-GE et en ABA total des boutons floraux, des fleurs et des baies de Cabernet Sauvignon des boutures fructifères entre les stades 25 % de floraison et 10 jours après la fin floraison.

Les valeurs correspondent à la moyenne \pm écarts-types de trois répétitions.

Changes in weight and levels of endogenous ABA, ABA-GE and total ABA in flower buds, flowers and berries of grapevine (cv. Cabernet Sauvignon) at stages: 25%, 50%, 75% and 100 % of flowering and 4 days (j+4d.), 6 days (j+6d.) and 10 days (j+10d.) after full flowering.

Values are means \pm SD of three determinations of samples.

fication de ce maximum ne semble pas en relation directe avec le développement des organes reproducteurs. Sa concomitance avec la floraison, et plus précisément au moment où 50 % des boutons floraux ont fleuri, semble plutôt indiquer que ce régulateur de croissance interviendrait, chez la vigne, pour stimuler ce phénomène physiologique. Un tel rôle de l'ABA a été suggéré chez d'autres plantes par plusieurs auteurs (TAKENO et MAEDA, 1996; BAYDAR et ULGER, 1998). La diminution de la teneur en ABA interviendrait quant à elle pour permettre la fécondation, probablement en favorisant la germination du pollen. L'inhibition de cette germination par l'ABA a notamment été signalée auparavant par CHIBI *et al.* (1995) chez *Nicotiana tabacum*. De même, le traitement des fleurs de vigne par de la fusicoccine (toxine fongique inhibitrice de l'action de l'ABA) améliore le taux de fécondation (LESPY-LABAYLETTE, 1994). L'implication de l'ABA dans la sénescence des fleurs du mandarinier (TALON *et al.*, 1990) serait aussi en faveur de cette hypothèse. Finalement, en s'accumulant fortement pendant la floraison, l'ABA pourrait être considéré comme un bon marqueur biochimique de ce stade phénologique et semblerait même être l'un des facteurs impliqués dans la floraison.

Pendant toute la période étudiée pour les feuilles et les entre-nœuds et à partir du stade J pour les fruits, les teneurs en ABA en ABA-GE évoluent généralement en sens inverse suggérant l'existence d'une interconversion entre les deux formes d'ABA. Ainsi, l'ABA semble se

combiner en ABA-GE lequel, en s'hydrolysant, peut redonner la forme libre. Ce phénomène, signalé auparavant chez la vigne dans les péricarpes, les pépins et les boutures (BROQUEDIS, 1987; KOUSSA, 1992), ainsi que dans les feuilles adultes (KOUSSA, 1992), se produirait donc aussi pendant la phase de croissance active des feuilles, des entre-nœuds et dans les boutons floraux. L'ABA-GE ne devrait plus être considéré comme une forme de désactivation irréversible de l'ABA mais plutôt comme une forme de stockage et de régulation de la forme libre. En effet, dans les différents organes étudiés, l'ABA-GE serait synthétisé afin de permettre la désactivation de l'ABA notamment pendant leur phase de croissance active. Au contraire, cette forme conjuguée est hydrolysée pour redonner la forme libre qui pourrait intervenir dans la régulation de la croissance et dans l'induction de certains phénomènes comme la floraison. Nos résultats semblent montrer également que l'ABA-GE serait la forme de transport à longue distance de l'ABA puisqu'une telle possibilité expliquerait les variations de la teneur en acide abscissique dans les différents organes que nous avons étudiés. Cela confirmerait les travaux de DIETZ *et al.* (2000) et de SAUTER et HARTUNG (2000). En effet, il est généralement admis que les feuilles, comme les racines, sont un lieu de synthèse privilégié de l'acide abscissique (JESCHEKE *et al.*, 1997). Une partie de cet acide abscissique synthétisée dans les feuilles ou importée par ces feuilles depuis les racines migrerait vers les autres organes (HEIN *et al.*, 1984; KITSAKI *et al.*, 1995), phénomène que nous avons déjà signalé chez la vigne à l'époque de la véraison (KOUSSA *et al.*, 1993). La diminution de la teneur en ABA des feuilles que nous avons signalée entre les stades H et J, concomitante d'une augmentation de la teneur en ABA-GE, suggère alors que ce régulateur de croissance doit être estérifié avant d'être exporté vers d'autres organes. Cette migration de l'ABA-GE ne s'accompagne pas d'une augmentation de la teneur de ce régulateur de croissance dans les entre-nœuds, probablement parce qu'il serait aussitôt exporté vers les boutons floraux. La stabilité de la teneur en ABA total des entre-nœuds et sa forte augmentation dans les inflorescences du stade H au stade I est en faveur de cette interprétation. Le gradient de teneurs en ABA-GE existant pendant cette période entre les différents organes étudiés semble également indiquer que cette forme conjuguée s'accumule d'abord dans les fleurs puis dans les entre-nœuds et ensuite dans les feuilles. Après la fécondation (entre les stades I et J), la différence de teneurs en ABA-GE entre les trois types d'organes commence à s'atténuer, certainement à la suite de la disparition, après la fécondation, du rôle de pôle d'attraction pour l'acide abscissique des feuilles que constituaient les boutons floraux et les fleurs. Cela se répercute sur les teneurs en ABA total des baies qui commencent à diminuer, probablement par dégradation oxydative et sur celles des feuilles qui commencent à augmenter. Les

teneurs en ABA total des entre-nœuds ne changent pas significativement.

CONCLUSION

Cette étude montre le rôle important que doit avoir l'acide abscissique dans la croissance des feuilles, des entre-nœuds, des fleurs et des baies de vigne jusqu'au stade fermeture de la grappe. La teneur en ABA libre est corrélée négativement à la croissance des différents organes étudiés ce qui ne constitue cependant pas une preuve de l'existence d'une relation de cause à effet. L'action de l'ABA sur la croissance pourrait consister en l'établissement d'un équilibre où d'autres composantes interviendraient. Dans les fleurs, l'ABA, en s'accumulant fortement à la floraison, peut être considéré comme un bon marqueur de ce stade phénologique, mais son rôle exact reste à préciser. Il semble aussi exister des échanges continus en acide abscissique entre les feuilles, les entre-nœuds et les inflorescences, échanges qui feraient intervenir plus particulièrement l'ABA-GE comme forme de transport, mais cela demande aussi à être précisé.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BACON M.A., WILKINSON S. et DAVIES W.J., 1998. pH-regulated leaf cell expansion in droughted plants is abscisic acid dependant. *Plant Physiol.*, **118**, 1507-1515.
- BAILLOD M. et BAGGIOLINI M., 1993. Les stades repères de la Vigne. *Rev. Suisse. Vitic. Arboric. Hortic.*, **25**, n°1, 7-9.
- BAYDAR H. et ULGER S., 1998. Correlations between changes in the amount of endogenous phytohormones and flowering in safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Turk. J. Biol.*, **22**, n°4, 421-425.
- BROQUEDIS M., 1987. L'acide abscissique et l'abscisate de β -D-glucopyranose dans le développement des baies de raisin, la germination des pépins et la formation des racines sur les boutures de Vigne. *Thèse Doct. d'État*, Bordeaux, 225 p.
- BOUARD J., 1966. Recherches physiologiques sur la vigne et en particulier sur l'aouêtement des sarments. *Thèse Doct. d'État*, Bordeaux, 398 pages., 398 p.
- CHIBI F., ANGOSTA T. et MATILLA A., 1995. Variations of the patterns of abscisic acid and proline during maturation of *Nicotiana tabacum* pollen grains. *J. Plant Physiol.*, **147**, 355-358
- DIETZ K.J., SAUTER A., WICHERT K., MESSAGHI D. et HARTUNG W., 2000. Extracellular β -glucosidase activity in barley involved in the hydrolysis of ABA glucose conjugate in leaves. *J. Exp. Bot.*, **51**, 937-944.
- DÜRING H. et BACHMANN O., 1975. Abscisic acid analysis in *Vitis vinifera* in the period of endogenous bud dormancy by high pressure liquid chromatography. *Physiol. Plant.*, **34**, 201-203.
- HE T. et CRAMER G.R., 1996. Abscisic acid concentrations are correlated with leaf area reductions in two salt-stressed rapid-cycling *Brassica* species. *Plant Soil*, **179**, n°1, 211-219.
- HEIN M.B., BRENNER M.L. et BRUN W.A., 1984. Effect of pod removal on the transport and accumulation of abscisic acid and indole-3-acetic acid in soybean leaves. *Plant Physiol.*, **76**, 955-958.
- HILLMAN J. R., YOUNG I. et KNIGHTS B. A., 1974. Abscisic acid in leaves of *Hedera helix* L.. *Planta*, **119**, 263-266.
- HOFFMAN-BENNING S. et KENDE H., 1992. On the role of abscisic acid and gibberellin in the regulation of growth in rice. *Plant physiol.*, **99**, 1156-1161.
- JESCHEKE W., DIETER P., ANDREAS D., PATE J. S. et HARTUNG W., 1997. Transport synthesis and catabolism of abscisic acid (ABA) in intact plants of castor bean (*Ricinus communis* L.) under phosphate deficiency and moderate salinity. *J. Exp. Bot.*, **48**, 314, 1737-1747.
- KITSAKI C.K., DROSSOPOULOS J.B. et TERZIS S., 1995. Endogenous free abscisic acid in floral, bark and leaf tissues of olive during anthesis and early fruit development. *Sci. Hort.*, **64**, 95- 102
- KOUSSA T., 1992. Recherches sur l'acide abscissique et l'abscisate de β -D-glucopyranose des feuilles et des bourgeons de Vigne. *Thèse d'université Bordeaux II*, France, 207 p.
- KOUSSA T., 2001. Relations entre les teneurs en acide abscissique, en glucide et en acide gras dans certains aspects du développement normal et anormal de la Vigne. *Thèse Doct. d'État*, Univ. chouaib Doukkali, Maroc, 198.
- KOUSSA T., BROQUEDIS M. et BOUARD J., 1993. Mise en évidence d'une relation entre les teneurs en acide abscissique des feuilles de Vigne et des baies de raisin à l'époque de la véraison. *J. Inter. Sci. Vigne Vin*, **27**, n°4, 263-276.
- KOUSSA T., BROQUEDIS M. et BOUARD J., 1994. Importance de l'acide abscissique dans le développement des bourgeons latents de Vigne (*Vitis vinifera* L. var. Merlot) et plus particulièrement dans la phase de levée de dormance. *Vitis*, **33**, 63-67
- LEE T. M., SHIEH Y. J. et CHOU C. H., 1996. Abscisic acid inhibits shoot elongation of *Scirpus mucronatus*. *Physiol. Plant.*, **97**, 1-4.
- LESPY-LABAYLETTE, PH. 1994. Recherches sur les polyamines des baies de raisin au cours de leur développement et des pépins au cours de leur germination. *Thèse d'université Bordeaux II*, France, 183 p.
- MILBORROW M.V., 1984. Inhibitors. In: *Advanced of Plant Physiology* (Wilkins M., ed), Pitman Press, London, 76-110.
- MULHOLLAND B.J., HUSSAIN A., BLACK C.R., TAYLOR I.B. et ROBERTS J.A., 1999. Does root-sourced ABA have a role in mediating growths and stomatal responses to soil compaction in tomato (*Lycopersicon esculentum*)? *Physiol. Plant.*, **107**, 267-276.
- NOUGAREDE A., RONDET P., LANDRE P. et REMBOUR J., 1987. Effet d'un traitement par l'acide abscissique sur la division cellulaire, les teneurs en ADN et l'élongation du bourgeon cotylédonnaire de plants de pois décapités. *Can. J. Bot.*, **65**, 907- 915.
- OLLAT N. et GENY L., 1998. Les boutures fructifères de vigne: Validation d'un modèle d'étude de la physiologie de la vigne.

- I- Principales caractéristiques de l'appareil végétatif. *J. Int. Sc. Vigne Vin*, **32**, 1, 1-9.
- SAUTER A. et HARTUNG W., 2000. Radial transport of abscisic acid conjugates in maize roots: its implication for long distance stress signals. *J. Exp. Bot.*, **51**, 929-935.
- SERRANO M., MARTINEZ-MADRID M.C., RIQUELME F. et ROMOJARO F., 1995. Endogenous levels of polyamines and abscisic acid in pepper fruits during growth and ripening. *Physiol. Plant.*, **95**, 73-76.
- TAKAHASHI K., 1972. Abscisic acid as stimulator for rice mesocotyl growth. *Nature (London) New Biol.*, **238**, 92-93.
- TAKENO K. et MAEDA T., 1996. Abscisic acid both promotes and inhibits photoperiodic flowering of *Pharbitis nil*. *Physiol. Plant.*, **98**, 467-470.
- TALON M., ZACARIAS L. et PRIMO-MILO E., 1990. Hormonal changes associated with fruit set and development in mandarins differing in their parthenocarpic ability. *Physiol. Plant.*, **79**, 400-406.
- VAN VOLKENBURGH E. et DAVIES W.J., 1983. Inhibition of light-stimulated leaf expansion by abscisic acid. *J. Exp. Bot.*, **34**, 835-845.

Manuscrit reçu le 13 février 2003 ; accepté pour publication, après modifications le 19 janvier 2004