LES BOUTURES FRUCTIFÈRES DE VIGNE : VALIDATION D'UN MODÈLE D'ÉTUDE DE LA PHYSIOLOGIE DE LA VIGNE. II . ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DE LA GRAPPE

GRAPEVINE FRUITING CUTTINGS : VALIDATION OF AN EXPERIMENTAL SYSTEM TO STUDY GRAPEVINE PHYSIOLOGY. II . STUDY OF GRAPE DEVELOPMENT

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

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

Résumé : Le développement d'une grappe de raisin a été étudié sur un système expérimental appelé « bouture fructifère de vigne » cultivée en conditions contrôlées afin de vérifier un certain nombre de caractéristiques des baies et de valider l'utilisation de ce modèle. Les résultats ont montré que le grossissement des baies, l'évolution de la composition en sucres, acides organiques, éléments minéraux et en polyamines étaient conformes à ceux enregistrés pour des plantes au vignoble. Ces constatations nous conduisent à conclure que ce matériel végétal peut être utilisé pour des recherches sur la physiologie de la Vigne et qu'un certain nombre de résultats peuvent être généralisés.

Abstract : The study was carried out in order to compare the development of berries growing on fruiting cuttings and on vines from the field, and to evaluate this experimental system for grapevine physiology studies. The results show that the main developmental characteristics of the berries are close to those of berries from the vineyard. Fruit set is good and berry growth follows a double sigmoid curve. Final size is smaller than usual, even if seed number is higher for fruiting cuttings. The evolution of organics acids, sugar and mineral content is classical. At maturity, the berries from fruiting cuttings reach the same sugar content, but are less acidic, because the components of acid equilibrium are slightly modified. At flowering polyamine content is higher in the cluster of fruiting cutting but the variations along cluster development is the same than in the vineyard. Finally the application of exogenous putrescin on fruiting cuttings at flowering time improves fruit set, as in the field. Our data allow to conclude that fruiting cuttings behave mostly as bigger vines and could be a usefull tool for grapevine physiology studies.

Mots-clés : bouture fructifère, *Vitis vinifera*, baie, grappe, alimentation minérale, sucres, acides organiques, polyamines.

Key words : Fruiting cutting, *Vitis vinifera*, berry, cluster, polyamines, sugars, organic acids, nutrient supply.

INTRODUCTION

Les principaux facteurs déterminants de la qualité du raisin sont le climat, le sol, les variétés utilisées comme porte-greffe et greffon, et les pratiques culturales. La taille des baies, généralement considérée comme un facteur de qualité constitue une composante importante du rendement mais a aussi une grande influence sur la composition des fruits à maturité. La taille finale des baies est une caractéristique génétique, mais dépend également de facteurs climatiques, tels que la température (HARRIS *et al.*, 1968) et l'alimentation hydrique (BECKER et ZIMMERMAN, 1984), des relations source-puits au sein de la plante (KLIEWER, 1970) et de facteurs hormonaux tels que la teneur en gibberellines (LAVEE et NIR, 1986) ou en polyamines.

Le développement de la baie de raisin a fait l'objet de nombreuses études et la revue de KANELLIS et ROUBELAKIS-ANGELAKIS (1993) fait la synthèse de la plupart des résultats obtenus. La régulation du développement des fruits peut se faire au niveau de l'organe considéré, mais également au niveau des

1 : correspondance : geny@bordeaux.inra.fr

J. Int. Sci. Vigne Vin, 1998, **32**, n°2, 83-90
©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

sources et des trajets de circulation des assimilats. Par conséquent, la recherche des étapes limitantes du développement des fruits doit être réalisée à l'échelle de la plante entière.

L'utilisation de systèmes expérimentaux tels que les boutures fructifères, dont la technique d'obtention a été proposée par MULLINS et RAJASEKARAN (1981) semble très pratique pour étudier les différents aspects du développement des fruits et la physiologie de la vigne. Cependant, le développement complet d'une inflorescence sur une bouture de vigne nécessite un contrôle strict de la croissance des racines et des tiges jusqu'à la nouaison (OLLAT *et al.*, 1998). Par conséquent, une bouture fructifère est caractérisée par des relations source-puits et des équilibres hormonaux particuliers. Il est donc important, avant d'utiliser ce matériel expérimental, de vérifier un certain nombre de caractéristiques des fruits et de les comparer à des résultats obtenus dans d'autres conditions de culture.

Dans l'article associé, nous avons présenté une description détaillée de l'appareil végétatif des boutures fructifères (OLLAT *et al.*, 1998). Dans le présent travail, nous rapporterons des éléments concernant le développement des baies et leur composition en éléments minéraux, en sucres, en acides organiques et en polyamines.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

I - MATÉRIEL VÉGETAL

Des boutures fructifères de vigne *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon ont été obtenues selon la méthode de MULLINS et RAJASEKARAN (1981), précédemment décrite par OLLAT *et al.* (1998).

Les boutures comprennent deux mérithalles et trois nœuds (no, n1, n2). Elles subissent au préalable une phase d'enracinement sans débourrement. La rhizogenèse est stimulée par trempage de la base de la bouture dans une solution aqueuse d'AIB (1000 ppm). Les boutures sont installées dans des pains de laine de roche dont la base est maintenue à une température de 25°C alors que le bourgeon est à la température de 7°C pour éviter le débourrement. L'humidité du substrat est maintenue par un arrosage hebdomadaire jusqu'à percolation.

Chaque bouture racinée est ensuite repiquée avec le bloc de laine de roche dans un pot en plastique rempli d'un mélange perlite/sable (l/l) et installée en chambre climatisée ou en serre dont les conditions environnementales sont contrôlées (photopériode de 15 h, 25°C le jour et 20°C la nuit, 75 % d'humidité relative et 350 µmol m^{-2} s^{-1} d'éclairage moyen au niveau du bourgeon). L'arrosage et l'alimentation minérale des boutures sont assurés par un système d'irrigation automatique de goutte à goutte délivrant 150 ml de solution par jour et par pot (tableau I).

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

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

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

Dans ces conditions, le débourrement a lieu dans la semaine suivant le repiquage. Afin que l'inflorescence préexistante se développe, les boutures sont soumises à un contrôle strict de la croissance de la tige et des feuilles, dont le détail a été décrit par OLLAT *et al.* (1998). La floraison est obtenue environ 1 mois après le repiquage, la véraison deux mois après la floraison et la maturité trois mois après la floraison, soit environ 20 semaines après le repiquage.

II - MÉTHODES

1) Développement des baies

Le poids frais et le poids sec unitaire des baies ont été mesurés sur un échantillon de 10 baies par semaine à partir d'une dizaine de jours après la floraison jusqu'à la maturité. Le taux de nouaison a été déterminé au stade petit pois (6 mm de diamètre) après avoir enfermé l'inflorescence avant floraison dans des poches à fruits.

2) Analyse de la composition de la pulpe des baies

La teneur en acides organiques et en sucres de la pulpe d'une baie a été déterminée chaque semaine sur un échantillon de 10 baies, par HPLC après lyophilisation et extraction hydroalcoolique (MOING *et al.*, 1992). Le dosage des acides organiques a été réalisé après séparation des différents acides de l'extrait brut

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

(séché puis repris dans l'eau) sur une colonne échangeuse d'anions (IonPac AS-11 4 mm, Dionex Corporation Sunnywale CA, États-Unis). La détection a été réalisée par conductivité (Détecteur PED2, Dionex Corporation). Les sucres solubles ont été purifiés sur des résines anio-cationiques, puis séparés par HPLC (MOING *et al.*, 1992). L'acidité titrable a été déterminée par microtitration avec de la soude 0,1 N en utilisant la phénolphtaléine comme indicateur coloré. Le pH a été mesuré sur 100 µl de jus à l'aide d'une microélectrode (Tacussel, Villeurbanne, France).

3) Dosage des éléments minéraux de la pulpe d'une baie

Les teneurs en éléments minéraux ont été déterminées chaque semaine sur un échantillon de 10 baies lyophilisées. Les échantillons ont été minéralisés en présence d'acide peroxysulfurique (HACH *et al.*, 1985). Le calcium, le potassium et le magnésium ont été dosés par spectrophotométrie de flamme (Spectra 20, Varian). L'azote ammoniacal a été dosé colorimétriquement sur autoanalyseur à flux continu (Traacs 800, Bran et Lübe).

4) Dosage des polyamines libres et conjuguées

L'analyse des polyamines libres et conjuguées des fleurs, des baies (péricarpes et pépins) et des rafles a été réalisée selon la technique décrite précédemment (GÉNY *et al.*, 1997). Les prélèvements ont été réalisés sur 5 boutures à la floraison, quelques jours après la nouaison, à mi-véraison et à maturité, et sur des grappes de rang 1 au vignoble conformément à ce qui a été décrit par OLLAT *et al.* (1998).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

I - NOUAISON ET CROISSANCE DES BAIES

Le taux de nouaison, le nombre de pépins par baie et la taille finale des baies sont donnés dans le tableau II.

Le taux de nouaison est assez variable d'une bouture à l'autre, mais la différence avec les plantes de plein champ n'est pas significative ($t = 2,03$; $n_{boutures} = 5$ et $n_{champ} = 10$). Ce résultat peut paraître étonnant, car il est en général admis qu'une limitation de l'alimentation carbonée est défavorable à la nouaison des baies (HUGLIN, 1986). A ce stade, les boutures fructifères ont une surface foliaire réduite et commencent juste à avoir une photosynthèse nette positive (OLLAT *et al.* 1998). De plus, COOMBE (1962) a montré que le taux de nouaison est proportionnel au nombre de feuilles présentes sur le rameau. Les résultats obtenus avec les boutures fructifères semblent indiquer que la nouaison

TABLEAU II
Caractéristiques développementales de baies de Cabernet Sauvignon provenant de boutures fructifères ou de vignes au champ. Moyenne et écart type.

Table II - Developmental parameters of Cabernet Sauvignon from fruiting cuttings or vineyard plants. Mean ± standard deviation.

	Boutures fructifères	Vignes en plein champ
Taux de nouaison (%)	33 ± 9,6	43 ± 8,7
Nombre de pépins par baie	1,96 ± 0,6	1,67 ± 0,6
Poids frais d'une baie (g)	0,92 ± 0,15	1,4 ± 0,11

des baies dépend d'un ensemble de facteurs. Si le niveau de nutrition carbonée est important, le nombre des feuilles de la bouture ne permet pas de l'évaluer correctement. La remobilisation des réserves glucidiques du bois est probablement la principale source de carbone à ce stade. Les phénomènes de compétitions entre organes, que ce soit pour les assimilats carbonés, azotés, ou pour les régulateurs de croissance, sont vraisemblablement plus importants pour la nouaison. Le modèle bouture fructifère est justement basé sur une limitation de ces compétitions entre puits, puisqu'à la nouaison, la croissance de la tige a été bloquée par suppression de l'apex.

Le nombre de pépins dans les baies des boutures fructifères est significativement supérieur à celui des baies provenant de plantes au vignoble ($F = 13,4$; $n = 100$), ce qui indique que la fécondation se déroule dans de bonnes conditions. Par contre, les baies des boutures fructifères ont une taille à maturité significativement inférieure ($t = 18$; $n_{boutures} = 40$; $n_{champ} = 100$). Ces résultats indiquent que le nombre de pépins n'est pas le facteur limitant de la taille des baies pour les boutures fructifères. Des facteurs trophiques peuvent être invoqués puisque la surface foliaire des boutures est réduite à 4 jeunes feuilles en croissance au moment de la nouaison et des multiplications cellulaires du début de la première phase de croissance. En effet, BONHER et BANGERTH (1988) ont observé chez la tomate qu'une faible surface foliaire au moment de la floraison réduit le nombre et la taille des cellules des fruits, induisant des fruits plus petits à maturité. Des facteurs hormonaux agissant sur les divisions cellulaires pourraient aussi avoir une action.

La croissance des baies en poids frais (figure 1a) et en poids sec (figure 1b) se développant sur des boutures fructifères suit une courbe en double sigmoïde classiquement décrite pour les baies de raisin (COOMBE, 1976). Elle peut être divisée en trois périodes : une période de croissance active suivant la

J. Int. Sci. Vigne Vin, 1998, **32**, n°2, 83-90
©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

floraison, un plateau assez marqué où la croissance est très ralentie, puis une seconde période de croissance active qui débute à la véraison et s'arrête à maturité. La croissance des pépins se fait principalement avant la véraison des baies. Le développement ultérieur des baies est donc tout à fait conforme et n'est pas influencé par les fortes modifications des relations source-puits avant la floraison des boutures fructifères.

II - ÉVOLUTION DE LA COMPOSITION DE LA PULPE

Les variations de la teneur en acides organiques majeurs au cours du développement des baies sont représentées sur la figure 2a. Très classiquement, la teneur en malate augmente fortement pendant la première phase de croissance. Elle est maximale à la véraison où elle atteint 256 mg par gMS. Elle diminue ensuite pendant la maturation et la teneur finale est de 16 mg par gMS. La teneur en acide tartrique est maximale au début de la première phase de croissance et diminue en fonction du grossissement des baies. A maturité elle est de 11,4 mg par gMS. L'acidité totale est voisine de 500 meq l^{-1} à la véraison et de 100 meq l^{-1} à maturité. Le pH du jus est voisin de 2,5 pendant toute la première phase de croissance et atteint la valeur de 3,5 à maturité.

La teneur en sucres (figure 2b) est faible pendant toute la première phase de croissance. La teneur en glucose augmente progressivement. À la véraison la teneur en glucose et en fructose augmente fortement. À maturité les teneurs en glucose et en fructose sont identiques, soit de 228 mg par gMS. La teneur en saccharose reste faible pendant tout le développement des baies.

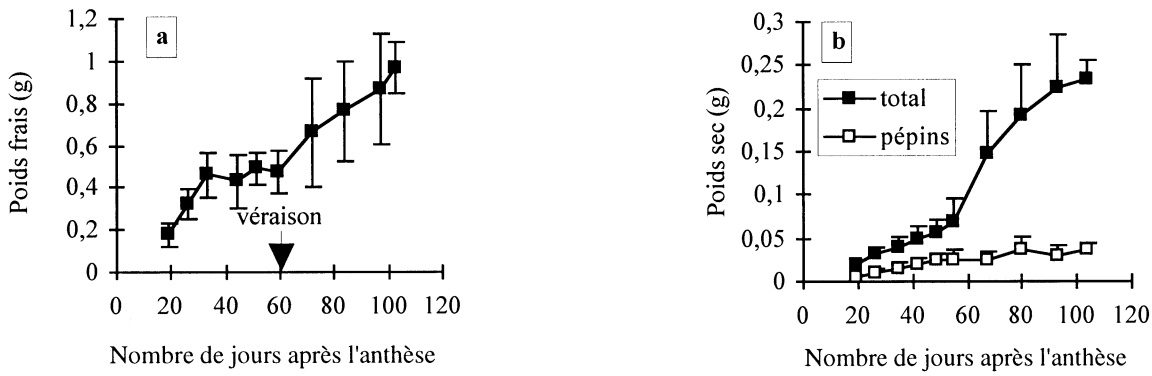


Fig. 1 - Courbes de croissance en poids frais (a) et en poids sec (b) d'une baie se développant sur une bouture fructifère (moyenne et écartype représenté par la barre verticale, n = 10).

Fig. 1 - Growth curve in fresh weight (a) and dry weight (b) of a berry growing on a fruiting cutting (mean, n = 10, the vertical bar representates the standard deviation).

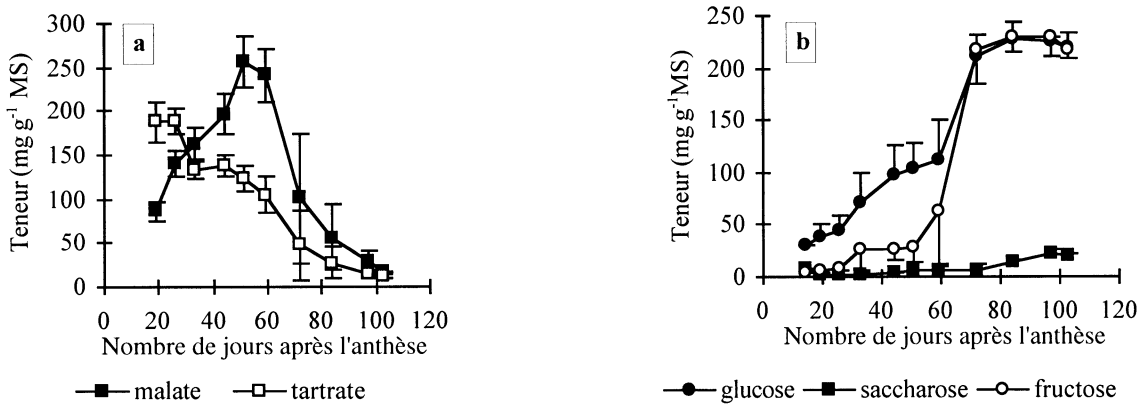


Fig. 2 - Variations de la teneur en acides organiques (a) et en sucres (b) au cours du développement des baies de boutures fructifères (moyenne et écartype représenté par la barre verticale, n = 10).

Fig. 2 - Organic acid (a) and sugar (b) content during the development of berries growing on fruiting cuttings (mean, n = 10, the vertical bar representates standard deviation).

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

TABLEAU III
Principales caractéristiques analytiques de baies de Cabernet Sauvignon provenant de boutures fructifères ou de vignes au champ (moyenne ± écart type, n = 50) ou de vignes au champ.

Table III - Analytical data of Cabernet Sauvignon berries from fruiting cuttings (mean ± standard deviation, n = 50) or vineyard plants.

	Boutures fructifères	Vignes en plein champ	
		IACONO *et al.* (1994)	SOYER et MOLOT (1992)
Sucres (g l^{-1})	196 ± 20	182	200
Acide malique (g l^{-1})	4,8 ± 1,4	5,9	6,7
Acide tartrique (g l^{-1})	4,8 ± 0,9	4,3	3,4
Acidité totale (meq l^{-1})	95 ± 11,7	161	—
pH	3,5 ± 0,2	3,3	3,2
Potassium (mmoles l^{-1})	63,8 ± 18,5	55	32

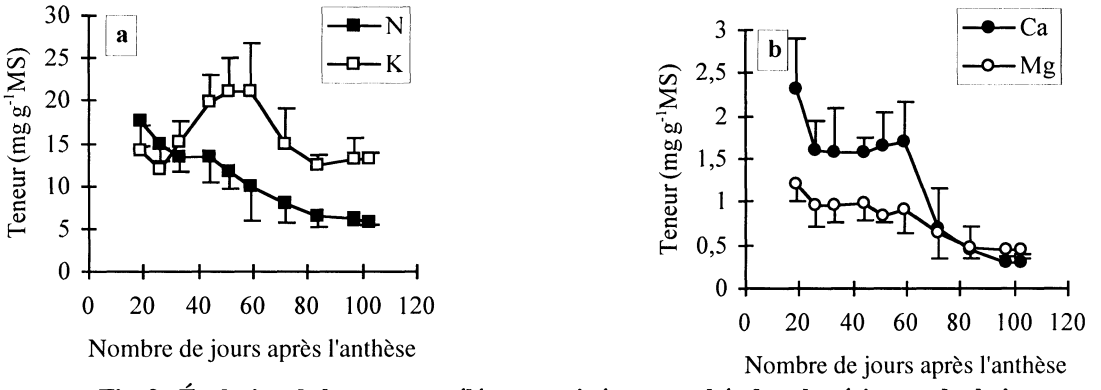


Fig. 3 - Évolution de la teneur en éléments minéraux stockés dans le péricarpe des baies (moyenne et écartype représenté par la barre verticale, n = 10)

Fig. 3 - Mineral nutrient contents in berry pericarp (mean, n = 10, the vertical bars representate the standard deviation)

Les principales caractéristiques analytiques du jus pour des baies de boutures fructifères à maturité sont données dans le tableau III. Elles ont été comparées à des données obtenues pour des raisins issus du vignoble et publiées par différents auteurs (IACONO *et al.*, 1994 ; SOYER et MOLOT, 1992). Les baies des boutures fructifères peuvent atteindre une teneur en sucres aussi élevée que les vignes au champ, leur acidité totale est un peu plus faible, comme leur teneur en acide malique. On peut supposer que les conditions thermiques de culture sont plus favorables à la dégradation de cet acide pendant la maturation. Le pH est plus élevé, certainement en raison d'une teneur en potassium plus forte, liée à une alimentation minérale plus abondante en conditions contrôlées. En effet, la teneur en potassium soluble du jus extrait des baies à maturité correspond à celle du moût provenant de vignes recevant différents niveaux de fertilisation potassique élevée (SOYER et MOLOT, 1992).

Globalement, la composition des baies des boutures fructifères en sucres et en acides et en composantes de l'équilibre acido-basique des baies est tout à fait comparable à celle de raisins issus du vignoble. Les variations de cette composition, notamment au cours de la maturation sont elles aussi très classiques (CHAMPAGNOL, 1984).

L'évolution des teneurs et des quantités d'azote (N), de potassium (K), de calcium (Ca) et de magnésium (Mg) total, contenues dans le péricarpe des baies provenant de boutures fructifères est reportée sur la figure 3. La teneur en azote (figure 3a) diminue régulièrement pendant toute la croissance des baies. La teneur en potassium (figure 3a) augmente pendant la première phase de croissance, diminue juste après la véraison, puis se stabilise en fin de maturation. La teneur en calcium (figure 3b) diminue fortement au début de la croissance des baies, se stabilise jusqu'à la véraison puis chute fortement pendant la maturation. La teneur en magnésium (figure 3b) évolue de la même façon que celle en calcium, mais les variations sont moins fortes. Par baie, la quantité en azote, potassium et magnésium augmente faiblement pendant la première phase de croissance, puis très rapidement pendant la maturation. Le rapport K/Ca des baies est voisin de 7 pendant la première phase de croissance, puis augmente jusqu'à 20 pendant la maturation.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

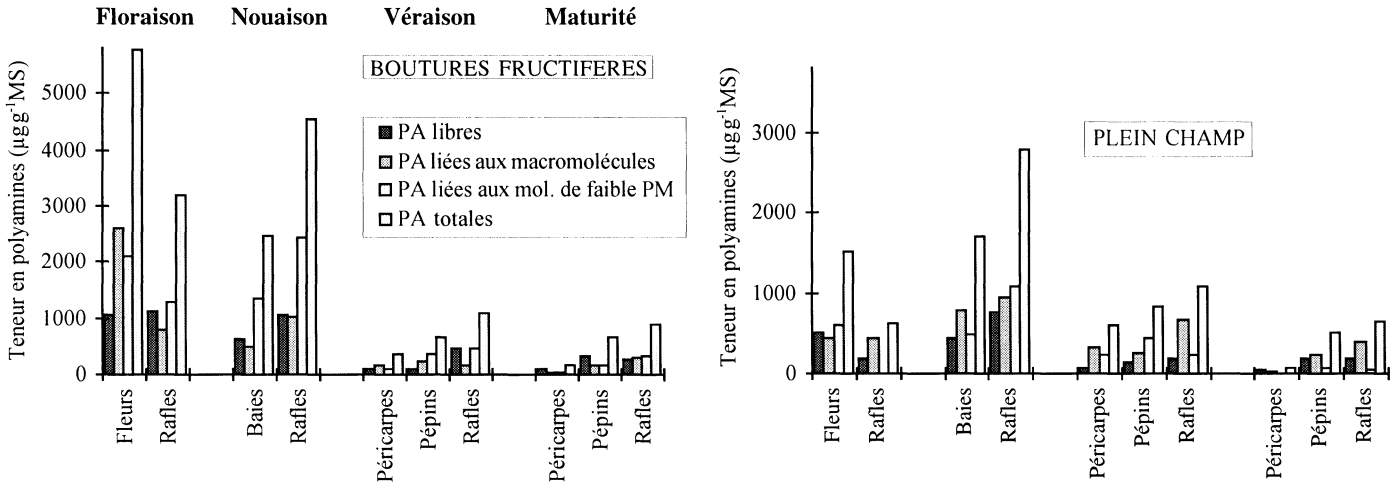


Fig. 4 - Teneurs en polyamines libres et conjuguées dans les différentes sous-unités des grappes de boutures fructifères et de plantes en plein champ (erreur moyenne = 8 %)

Fig. 4 - Free and conjugated polyamine content in the different cluster parts of fruiting cuttings and vineyard plants (mean standard error = 8 %)

Ces résultats obtenus sur boutures fructifères sont cohérents avec les teneurs en éléments minéraux de baies issues du vignoble rapportées dans la littérature (POSSNER et KLIEWER, 1985 ; DONÈCHE et CHARDONNET, 1992). La culture en conditions contrôlées avec une nutrition minérale abondante et régulière ne modifie donc pas fortement les caractéristiques d'absorption et de distribution des minéraux par les plantes.

III - ÉVOLUTION DES TENEURS EN POLYAMINES

En tant que régulateurs de croissance, les polyamines peuvent être des marqueurs de certaines étapes du développement (MARTIN-TANGUY *et al.*, 1994 ; GENY *et al.*, 1997), les polyamines libres et conjuguées ont donc été dosées dans les fleurs, les baies et les rafles.

Les courbes d'évolution des PA dans les différentes parties des grappes des boutures fructifères et des plantes de plein champ sont comparables (figure 4). On note cependant que les inflorescences et les grappes des boutures fructifères sont beaucoup plus riches en PA que les organes provenant du vignoble. Ceci pourrait expliquer le nombre de pépins plus élevé dans les baies de boutures fructifères (tableau II). Quel que soit le matériel végétal utilisé, les fleurs sont caractérisées par d'importantes teneurs en polyamines et par la faible représentativité des PA libres qui ne sont jamais majoritaires. Après la nouaison, ces teneurs chutent et les baies (péricarpes et pépins) contiennent peu de PA en fin de cycle. Les rafles voient leurs teneurs en PA augmenter jusqu'à la nouaison, puis diminuer régulièrement.

Le profil d'évolution des différentes polyamines n'étant pas modifié dans les grappes des boutures fructifères, ces dernières ont été utilisées pour étudier les effets de pulvérisations de polyamines exogènes sur les phénomènes de nouaison. Des études récentes (LESPY, 1994, GENY *et al.*, 1997) montraient que l'application de polyamines exogènes, notamment de putrescine, sur des fleurs améliorait le taux de nouaison. La bouture fructifère étant un plant miniature, cette expérimentation a été reprise en pulvérisant des polyamines non plus sur la grappe uniquement mais sur toute la plante. Le tableau IV montre clairement que les traitements avec des solutions à deux concentrations en putrescine (10^{-3} et 10^{-5} M) ont un effet sur le taux de nouaison tout à fait comparable à ceux obtenus par LESPY (1994) et que la bouture fructifère réagit de manière similaire à la plante de plein champ. La

TABLEAU IV
Taux de nouaison (%) de grappes traitées avec de la putrescine exogène (PUT) selon deux concentrations (10^{-3} et 5.10^{-3} M) au stade floraison (moyenne ± écart type, n = 5).

Table IV - Effects of application of two différent concentration (10^{-3} et 5.10^{-3} M) of exogenous putrescine (PUT) at flowering time on fruit set pourcentage (%) (mean ± standard deviation, n = 5).

	Témoin	PUT (10^{-3})	PUT (5.10^{-3})
Boutures	33 ± 10	38 ± 5	50 ± 17
Plein champ	43 ± 9	48 ± 5	65 ± 22

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

forte teneur en polyamines endogènes dans les inflorescences des boutures fructifères pourrait jouer un rôle dans la bonne nouaison des baies malgré une surface foliaire réduite.

CONCLUSIONS

Les baies des boutures fructifères ont un développement tout à fait comparable à celui de vigne en plein champ. La technique d'obtention de ces boutures, tout en perturbant la chronologie du développement des différents organes, permet une répartition des assimilats et un métabolisme des polyamines qui autorisent une nouaison correcte, un grossissement normal des baies et des activités de synthèse et de stockage des composés organiques et minéraux tout à fait classiques. Les baies conservent une croissance en double sigmoïde. Leur composition en sucres et en acides organiques et les variations de cette composition sont tout à fait comparables à celles de raisins issus du vignoble. La culture en conditions contrôlées avec une solution nutritive abondante, régulière et adaptée ne modifie pas les caractéristiques d'absorption et de répartition des éléments minéraux dans les plantes. Bien que la teneur en polyamines dans les grappes des boutures fructifères soit plus élevée qu'au vignoble, les évolutions au cours du temps sont comparables pour les deux types de matériel végétal. Que ce soit sur boutures fructifères ou au champ, la pulvérisation de putrescine a un effet anti-coulure très marqué.

L'ensemble de ces résultats montre que la bouture fructifère semble être un système végétal pouvant être utilisé pour de nombreuses expérimentations concernant les différentes phases de développement des baies (nouaison, véraison, maturation), la nutrition minérale et l'application d'hormones exogènes. Cependant l'obtention de résultats fiables se base sur un contrôle constant et minutieux des conditions de production de ce matériel végétal. Enfin l'interprétation des résultats devra toujours se faire avec précaution.

Remerciements : les auteurs tiennent à remercier vivement le Conseil Interprofessionnel des Vins de Bordeaux, qui a mis à disposition les moyens financiers nécessaires à cette étude. Ils tiennent également à remercier Michel BROQUEDIS (Université de Bordeaux I, Laboratoire des Sciences de la Vigne) et Jean-Pierre GAUDILLÈRE (INRA Bordeaux, Station d'Agronomie) pour leurs précieux conseils lors de la réalisation de ce travail, et pour la lecture critique de ce manuscrit.

REFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BECKER N. et ZIMMERMANN H., 1984. Influence de divers apports d'eau sur des vignes en pots, sur la maturation des sarments, le développement des baies et la qualité du vin. *Bull. OIV*, 573-583.

BONHER J. et BANGERTH F., 1988. Effects of fruit set sequence and defoliation on cell number, cell size and hormone level of tomato fruits (*Lycopercicon esculentum* Mill.) within a truss. *Plant growth regulation*, **7**, 141-155.

CHAMPAGNOL F., 1984. *Eléments de physiologie de la vigne et de viticulture générale*. Ed. Dehan, Montpellier.

COOMBE B.G., 1962. The effect of removing leaves, flowers and shoot tips on fruit-set in *Vitis vinifera* L. *J. Hort. Sci.*, **37**, 1-15.

COOMBE B.G., 1976. The development of fleshy fruits. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **27**, 507-528.

DONECHE B. et CHARDONNET C., 1992. Evolution et localisation des principaux cations au cours du développement du raisin. *Vitis*, **31**, 175-181.

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

HACH C.C., BRAYTON S.V. et KOPELOVE A.B., 1985. A powerful Kjeldahl nitrogen method using peroxymonosulfuric acid. *J. Agric. Food Chem.*, **33**, 1117-1123.

HARRIS J.M., KRIEDMANN P.E. et POSSINGHAM J.V., 1968. Anatomical aspects of grape berry development. *Vitis*, **7**, 106-119.

HUGLIN P., 1986. *Biologie et écologie de la Vigne*. Ed. Payot Lausanne, 371 p.

IACONO F., BERTAMINI M., MAITUR F. et SCIENZA A., 1994. Differential effects of canopy manipulation and shading of *Vitis vinifera* L. cv Cabernet Sauvignon. I- Composition of grape berries. *Vitic. Enol. Sci.*, **49**, 220-225.

KANELLIS A.K. et ROUBELAKIS-ANGELAKIS K.A., 1993. *Grape. Biochemistry of fruit ripening*. Eds : Seymour G., Taylor J. and Tucker, G. Chapman et Hall, Londres. 189-234.

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

LAVEE S. et NIR G., 1986. Grape. *In : « Handbook of fruit set and development »*. Eds S.P. Monselise, CRC Press Inc. Boca Raton, USA, 167-191.

LESPY-LABAYLETTE Ph., 1994. Recherches sur les polyamines des baies de raisin au cours de leur dévelop-

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

pement et des pépins au cours de leur germination. *Thèse*, Université de Bordeaux, 183 p.

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

MOING A., CARBONNE F., RASHAD M.H. et GAUDILLÈRE J.P., 1992. Carbon fluxes in mature peach leaves. *Plant Physiol.*, **100**, 1878-1884.

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

OLLAT N., GENY L. et SOYER J.P., 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. Sci. Vigne Vin*, **32**, n° 1, 1-9..

POSSNER D.R.E. et KLIEWER W.M., 1985. The localisation of acids, sugars, potassium and calcium in developing grape berries. *Vitis*, **24**, 229-240.

SOYER J.P. et MOLOT C., 1992. Influence de la fertilisation potassique sur l'acidité des moûts durant la maturation du raisin. *C.R. IV^e Symp. Int. Physiologie de la Vigne*, Turin, 407-411.

Reçu le 16 septembre 1997 ; révisé le 3 mars 1998 ;
accepté pour publication le 5 mars 1998

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)