J. Int. Sci. Vigne Vin, 1997, **31**, n°4, 165-183

INFLUENCES FOLIAIRES SUR LE DÉVELOPPEMENT VÉGÉTATIF DE LA VIGNE

FOLIAR INFLUENCES ON THE VEGETATIVE DEVELOPMENT OF GRAPEVINE

J.C. FOURNIOUX

Laboratoire des Sciences de la Vigne, Institut Jules Guyot, Université de Bourgogne,
BP 138, 21004 Dijon cedex (France)
E-mail : Jean-Claude.Fournioux@u-bourgogne.fr

Résumé : Différents traitements d'effeuillage sont appliqués à toutes les pousses d'un cep pendant toute la durée du cycle végétatif. Les effets de ces traitements permettent de mettre en évidence les principales influences foliaires sur différents caractères du développement végétatif. Les jeunes feuilles stimulent l'élongation internodale. Au contraire de ce que l'on observe chez beaucoup d'autres espèces, chez la vigne, les feuilles n'exercent aucun contrôle de l'activité plastochronique du bourgeon terminal. Les relations entre garniture foliaire du rameau et aoûtement sont précisées, de même que les processus de compensation de la croissance foliaire consécutifs à une restriction du feuillage. Enfin, les deux principaux résultats de cette étude concernent la démonstration du rôle joué par les feuilles adultes à la fois dans l'arrêt de croissance et la sénescence apicale à la fin du cycle végétatif. Une seule feuille adulte de la base ou de l'extrémité du rameau suffit pour provoquer l'arrêt de croissance. Par contre, seules les feuilles adultes et âgées de la base des pousses agissent sur le dépérissement de l'apex. Tous ces résultats sont analysés et discutés.

Abstract : Various defoliation treatments were applied to grapevine shoots during the whole duration of the growth period: full defoliation of every shoot of vine, defoliations retaining a various number of adult leaves to the base of every shoot and defoliations retaining a various number of young leaves to the top. The effects of these treatments allow to identify the major foliar influences on the vegetative development. Total defoliation induced a lesser internodal elongation. This result is probably due, in part, to a carbohydrates deficiency consecutive to this drastic treatment. The defoliations with variation of the number of young leaves showed that the length of internodes increased when this number was greater. This result indicates that young leaves seems exercise a morphogenetical influence on the longitudinal growth of internodes. For the three defoliation modalities, the rythm of leaves initiation was unchanged. So, it appears that, contrary to many other species, the leaves exercise no control on the plastochronic activity of terminal bud. The results of experiments with variation of the number of leaves maintained on the shoots permit to clarify the relation between foliage and "cane ripening". The already known positive correlation between the length of the suberized part of the shoot and the number of adult leaves has been confirmed. However, the effects of these treatments indicated that this correlation was not linear. Moreover, it seems that every shoot has specific " cane ripening " potentialities determined by other factors that their foliage. The leaves seem act only as revelators of these potentialities. These same experiments retaining adult leaves showed also that such treatments induced a more growth of the not removed leaves. Their laminar extension was increased. The thickness of their lamina and so the one of their palisade parenchyma were more important that in leaves of the control. These observations confirm and explain the compensatory phenomena consecutive to a reduction of the foliar apparatus already described in previous works by other autors. The two mean results of this study consists in the demonstration of the role played by adult leaves both in growth arrest and in apical senescence towards the end of the growing season. A single leaf retained in the upper or lower part of the shoot was sufficient to cause the growth arrest. On the other hand, only old leaves inserted at the base of the shoot can produce the death of the apex. These two last results are analysed and discussed taking in consideration both our experimental results and bibliographical elements. The growth arrest is probably not only determined by the foliar influence. We can expect that a decreasing production of cytokinins by the roots contributes also to this stopping of the apical bud activity. With regard the question of the apical senescence, some results showed that this phenomenom is not caused by a nutrient deficiency. Therefore, it is a question of a correlative process in which the adult leaves inserted to the base of the shoot are implicated. This last foliar influence was, so far, completely unknown.

Mots clés : *Vitis vinifera*, effeuillages, croissance, phyllogenèse, sénescence apicale, aoûtement

Key words : *Vitis vinifera*, defoliations, growth, phyllogenesis, apical senescence, « cane ripening »

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

INTRODUCTION

De très nombreuses expériences mettant en jeu des défoliations pratiquées selon des modalités très variées ont déjà été réalisées chez la vigne. Dans la très grande majorité de ces travaux, leurs auteurs n'envisagent que les effets de ces effeuillages sur l'évolution quantitative et (ou) qualitative des grappes. Rares sont ceux qui analysent les conséquences de tels traitements sur l'appareil végétatif. ALLEWELDT (1957, 1959, 1963, 1967), dans son analyse très complète de l'influence de la photopériode sur la croissance caulinaire de diverses espèces du genre *Vitis*, apporte des informations sur le rôle joué par les feuilles dans la perception du signal photopériodique. Ces résultats concernent beaucoup plus des espèces américaines telles que *Vitis rupestris* et *Vitis riparia* que *Vitis vinifera* qui s'avère être peu dépendante de la photopériode. NIGOND (1961) a mis en évidence la participation des jeunes feuilles appartenant à la fois à l'axe principal et aux rameaux anticipés à l'inhibition des bourgeons latents pendant la phase de prédormance. Ce même auteur (1961, 1966) démontre par ailleurs que les feuilles figurent parmi les organes qui agissent sur l'entrée en dormance des bourgeons. C'est à l'occasion de ces recherches sur la dormance (1961) qu'il note que la suppression de feuilles adultes à la base des pousses avant leur arrêt de croissance a, pour effet accessoire, celui de susciter la formation d'un nombre de nouvelles feuilles supérieur à celui du témoin. Des faits convergents constatés par ALLEWELDT (1963) et JACQUINET (1974) amènent ces auteurs à conclure que les feuilles jeunes participent probablement à la stimulation de l'élongation des entre-nœuds. Après l'énoncé de ces quelques travaux, il apparaît que peu d'influences foliaires sur le développement végétatif de la vigne ont été jusqu'à présent reconnues et étudiées.

Le présent travail décrit des expériences dans lesquelles les modalités des effeuillages, aussi bien que l'analyse de leurs effets ont été conçues pour identifier, d'une part les principales actions exercées par les feuilles sur les principaux évènements du cycle végétatif et, d'autre part les catégories de feuilles responsables de ces actions.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I — LA PARCELLE EXPÉRIMENTALE

Les expériences présentées dans ce travail ont toutes été réalisées au domaine expérimental de l'Université de Bourgogne situé à Marsannay-la-Côte sur une parcelle de Pinot noir greffé sur 161-49 C. D'une expérience à une autre, selon l'année de sa mise en œuvre, l'âge de cette vigne varie de 18 à 20 ans. Elle est conduite traditionnellement en vigne basse et étroite (espacement entre les ceps de 1 m x 0,90 m). Les ceps sont taillés en Guyot simple avec une charge de 8 bourgeons répartis en 6 yeux sur la baguette et 2 sur le courson. Lors de la taille, nous conservons d'abord 10 yeux sur la baguette et 4 sur le courson. Ce n'est qu'après le débourrement que nous ramenons la charge, par épamprage ou ébourgeonnage, à 6 jeunes pousses sur le long bois et 2 sur le courson. Ce procédé nous permet, en prévoyant que certains bourgeons ne se développeront pas, d'avoir un nombre égal de 8 rameaux sur tous les ceps avec la même configuration pour tous.

II — LES TRAITEMENTS EFFEUILLAGES APPLIQUÉS AUX CEPS

Dans tous les cas, les effeuillages sont soigneusement entretenus depuis le premier jour de leur application jusqu'à la fin de l'expérience. Pendant tout ce temps, les rameaux restent toujours dans le même état de défoliation.

Quatre modes d'effeuillage sont appliqués de manière identique à toutes les pousses des ceps.

1) Effeuillage total et régulier de tous les rameaux du cep (traitement "E.tot.")

Deux fois par semaine, nous enlevons, à l'aide d'une pince fine, les petites feuilles apparues sous l'apex depuis le traitement précédent. Les pousses ne sont ainsi jamais pourvues de plus de 1 ou 2 jeunes feuilles sous l'apex, dont la plus grande ne dépasse pas 2 cm de longueur.

2) Effeuillages avec conservation d'un nombre variable de feuilles adultes à la base de tous les rameaux (traitements " E.ad.")

L'effeuillage n'est cette fois appliqué qu'au-dessus de "n" feuilles normalement constituées, maintenues sur la base des pousses. Le traitement est, là aussi, entretenu de manière bi-hebdomadaire.

3) Effeuillages avec conservation d'un nombre variable de feuilles jeunes à l'extrémité de tous les rameaux du cep (traitements " E.j.")

Pendant toute la durée de l'expérience, les pousses sont entretenues dans un état de défoliation tel qu'elles ne portent que 1, 2, 4, 6, 8 ou 10 feuilles jeunes comptées à partir du bourgeon terminal. La feuille notée n° 1 est la première ébauche dégagée de l'apex. Chez les lots à 8 et 10 feuilles, les rameaux portent, selon le rythme plastochronique qui leur est propre, au mini-

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

mum 1 et au maximum 4 feuilles qui ont achevé leur croissance laminaire.

III — ESTIMATIONS DE LA TENEUR EN CHLOROPHYLLE

Ces mesures ont été faites sur les feuilles épargnées dans les traitements " E.ad.". La méthode employée est une adaptation de celle proposée par TAKEGAMI (1975). Les feuilles sont lavées à l'eau courante et à l'eau distillée puis essorées sur papier filtre. Des fragments de limbe sont découpés dans la partie centrale (de part et d'autre de la nervure médiane) pour un poids total de 1 g et broyés dans 4 ml d'éthanol à 80 p. cent. Après une première centrifugation à 700 g pendant 10 mn, le précipité est lavé avec 4 ml d'éthanol par une seconde centrifugation. Les 2 surnageants sont repris et ajustés à 15 ml avec de l'éthanol à 80 p. cent. La densité optique est mesurée au spectrophotomètre à 665 nm.

IV — MÉTHODOLOGIE EXPÉRIMENTALE

Tous les lots expérimentaux sont constitués de 10 ceps soigneusement choisis avec une vigueur aussi voisine que possible. Pour tous les traitements, tous les entre-cœurs sont systématiquement détruits dès le premier jour de l'expérience. Cet "écœurage" est minutieusement entretenu pendant toute l'expérience de telle sorte que seules les feuilles volontairement épargnées soient présentes sans qu'il vienne s'y rajouter d'autres feuilles insérées sur des rameaux latéraux. Pour chaque expérience, un lot témoin de 10 ceps est constitué. Ces ceps de référence ne sont pas rognés mais sont par contre, comme les essais, "écœurés".

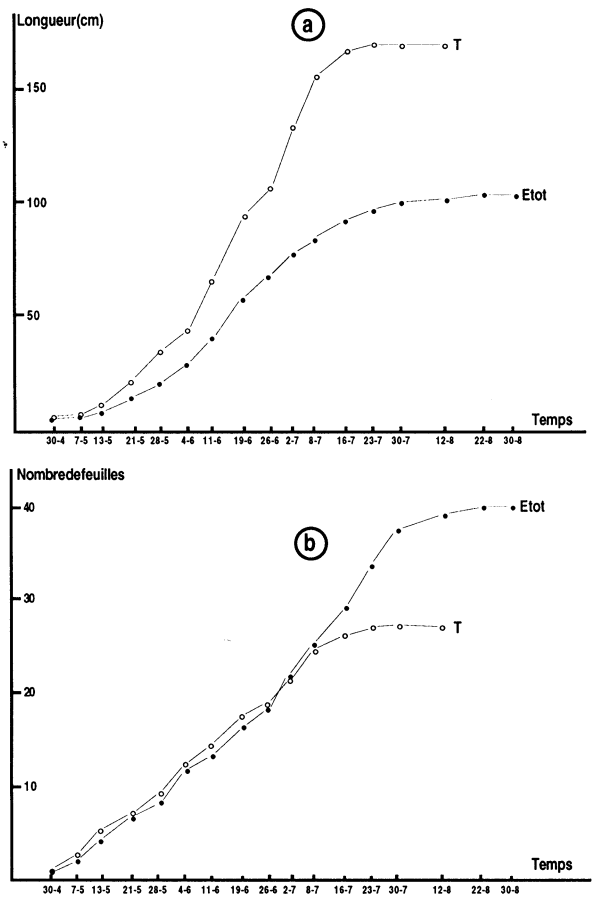


Fig.1 — Effets d'un effeuillage total et permanent (traitement "E.tot.") sur le développement des pousses
Fig.1a — Croissance moyenne cumulée des rameaux effeuillés (E.tot.), en fonction du temps, comparée à celle des rameaux du lot témoin ("T")
Fig.1b — Nombre moyen cumulé de feuilles formées sur les rameaux effeuillés (E.tot.) en fonction du temps, comparé à celui des rameaux du lot témoin ("T")

Fig.1 — Effects of total defoliation (treatment "E.tot.") on shoots development
Fig. 1a — Change, as a function of the time, of mean length of control ("T") and fully-defoliated ("E.tot.") shoots
Fig. 1b — Change, as a function of the time, of mean number of leaves formed on control ("T") and fully-defoliated ("E.tot.") shoots

RÉSULTATS

Certains d'entre eux concernant l'effeuillage total appliqué depuis le début du cycle végétatif ont déjà été publiés (FOURNIOUX et BESSIS ; 1980, 1984). Nous décrirons néanmoins ici, parmi les résultats de ce type de traitement, ceux qui sont indispensables à la compréhension des effets des autres modes de défoliation. Les résultats relatifs à ces autres modalités sont par contre totalement inédits.

I — EFFEUILLAGE TOTAL ET RÉGULIER DE TOUS LES RAMEAUX (TRAITEMENT "E.TOT.")

1) Effets de ce traitement appliqué pendant toute la durée du cycle végétatif

a- Effets sur la croissance (figure 1a)

Pendant les 15 premiers jours qui suivent le débourrement, l'élongation des pousses effeuillées est identique à celle du lot témoin. Au-delà, lorsque les pousses atteignent une dizaine de centimètres, leur croissance se ralentit très sensiblement. Elle reste alors toujours beaucoup plus faible que celle du témoin : entre le 21 mai et le 8 juillet, période où la croissance est la plus active, la vitesse de croissance des pousses témoins est de 3 cm/jour, celle des rameaux effeuillés n'est que de 1,5 cm/jour.

Il est remarquable de noter que la croissance des rameaux privés de feuilles ne présente pas d'arrêt pré-

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

maturé. Elle se poursuit avec une vitesse relativement constante jusqu'aux environs du 23 juilllet, date de l'arrêt de croissance des pousses témoins pour l'année considérée. Au-delà de cette date, la croissance du témoin est nulle. Celle des rameaux effeuillés, bien que fortement ralentie, se prolonge jusqu'au 22 août.

Ainsi, un traitement qui prive un cep de ses feuilles tout au long du cycle végétatif diminue environ de moitié la vitesse de croissance des rameaux. Par contre, la durée de la période de croissance est du même ordre que chez le témoin. Elle est en outre suivie d'une phase de croissance lente qui se poursuit encore pendant un mois après l'arrêt total de l'élongation des pousses non effeuillées.

b- Effets sur la phyllogenèse (figure 1b)

Jusqu'au 8 juillet, le rythme de formation des feuilles n'est pas modifié. Depuis le 30 avril jusqu'à cette date, le plastochrone est dans les deux cas, témoin et ceps effeuillés, de 2 jours et demi environ. A partir du 8 juillet, alors que l'organogenèse foliaire se ralentit chez le témoin, elle se poursuit sur les pousses effeuillées. Ce n'est qu'au 30 juillet que l'activité organogène du méristème terminal de ces pousses commence à diminuer. Elle ne s'annule que vers le 22 août soit plus de 20 jours après que l'apex des pousses témoins ait cessé toute activité.

Les pousses effeuillées présentent donc, au-delà de la période de croissance active, une phase de croissance plus lente pendant laquelle l'organogenèse foliaire se poursuit. Tout ceci se traduit par la formation d'un nombre de feuilles plus élevé sur les rameaux effeuillés (40 feuilles en moyenne) que sur les rameaux témoins (27 feuilles).

c- Elongation des entre-nœuds

Si, dans ces conditions expérimentales, la vitesse de croissance est fortement diminuée, la vitesse d'élaboration des feuilles n'est par contre pas modifiée pendant toute la période de croissance active. La confrontation de ces résultats montre que le ralentissement de la croissance n'est pas dû à une activité méristématique terminale plus faible mais à une moindre élongation des entre-nœuds.

Sur 30 pousses du lot témoin et 30 rameaux effeuillés nous avons mesuré, à la fin du cycle végétatif, les entre-nœuds compris entre le 5e et le 25e nœud depuis la base. Le diagramme de la figure 2 permet de comparer leur longueur moyenne. On y voit que l'effeuillage diminue fortement l'élongation des mérithalles.

d- Dessèchement et chute de l'apex

Ce traitement prolonge la durée de l'activité du bourgeon terminal, mais il a aussi pour effet de retarder de manière plus importante encore son dépérissement.

Des relevés successifs dont les résultats sont reportés sur la figure 3 révèlent que, chez le témoin, les premières chutes d'apex sont enregistrées dès le 8 juillet (sur 7 p. cent des pousses), alors que d'autres rameaux continuent de s'accroître. Le 16 juillet, le phénomène n'a encore que peu progressé (10 p. cent d'apex desséchés) mais il s'accélère beaucoup à partir de cette date : le 12 août tous les bourgeons terminaux des

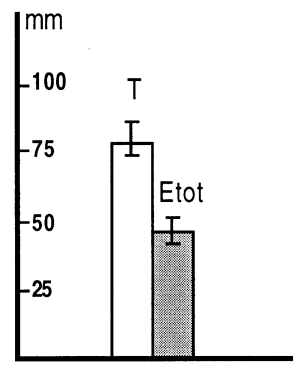


Fig. 2 — Effets d'un effeuillage total et permanent sur l'élongation des entre-nœuds

Longueurs moyennes (et écarts-types) des entre-nœuds des pousses effeuillées ("E.tot.") et des pousses témoins ("T") ; mesures effectuées à la fin du cycle végétatif sur 30 rameaux de chaque lot sur les mérithalles compris entre le 5e et le 25e nœud depuis la base.

Fig. 2 — Effects of total defoliation on internodal elongation.

Mean length (± SE) of internodes of control ("T") and fully-defoliated ("E.tot.") shoots. Data obtained from measurements of internodes located between the 5th and 25th nodes from the base of 30 shoots of each condition

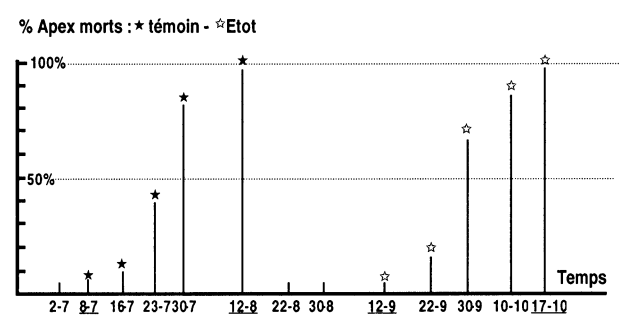


Fig. 3 —Evolution de la mort des apex au cours du temps sur les rameaux témoins et les pousses totalement effeuillées ("E.tot.")

Fig. 3 — Change, as a function of the time, of death rate of apices in control ("T") and fully-defoliated ("E.tot.") condition

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

pousses du lot témoin sont morts. Sur le lot " E.tot.", aucune mort d'apex n'est notée avant le 12 septembre (6 p. cent seulement des rameaux effeuillés). Il faut attendre le 17 octobre pour que le seuil des 100 p. cent soit atteint.

Ainsi, dans les 2 cas (témoin et lot "E.tot.") un mois environ sépare les premières et les dernières chutes d'apex ; ce phénomène évolue donc dans le temps avec la même vitesse pour ces 2 populations de rameaux. Mais il ne commence à se manifester sur les pousses effeuillées que 2 mois après les pousses témoins. L'écart chronologique est 2 fois plus important que celui relatif à l'arrêt de croissance.

e- Aoûtement et vigueur, devenir des ceps

Les pousses effeuillées ne s'aoûtent pratiquement pas. Seules certaines d'entre elles (10 p. cent environ) présentent un aoûtement limité aux 3 ou 4 entre-nœuds inférieurs.

Leur étude anatomique réalisée à la fin de l'été révèle les faits suivants : dans leur partie moyenne, la structure des pousses effeuillées diffère de celle des rameaux témoins sur 3 points, absence d'une assise subéro-phellodermique et par voie de conséquence de suber, les tissus conducteurs secondaires sont nettement moins développés, les strates de liber dur sont absentes ou non lignifiées. Des coupes réalisées dans la partie basale lorsque celle-ci apparaît extérieurement aoûtée confirment la présence d'un suber mais celui-ci est imparfaitement différencié, avec des zones de discontinuité.

Ce traitement entraîne une baisse de vigueur très importante. Le diamètre moyen à la base des pousses n'est par exemple que de 0,8 cm chez le lot effeuillé contre 1,3 cm chez le témoin. Toutefois ce type d'effeuillage n'a pas conduit à la mort des souches. Après une taille hivernale appropriée, on observe, au printemps suivant, l'entrée en croissance de divers bourgeons : ceux présents sur la base aoûtée de certains rameaux défoliés l'année précédente et surtout de nombreux cas de développement d'yeux de la couronne et de gourmands.

Retenons dès maintenant de ces premiers résultats les faits suivants :

- Malgré l'absence totale de feuilles sur les ceps pendant toute la durée du cycle végétatif, il n'y a pas de désorganisation prématurée des pousses.

- La diminution de la vitesse de croissance n'est pas due à une perturbation du rythme plastochronique mais la conséquence d'un raccourcissement des entre-nœuds.

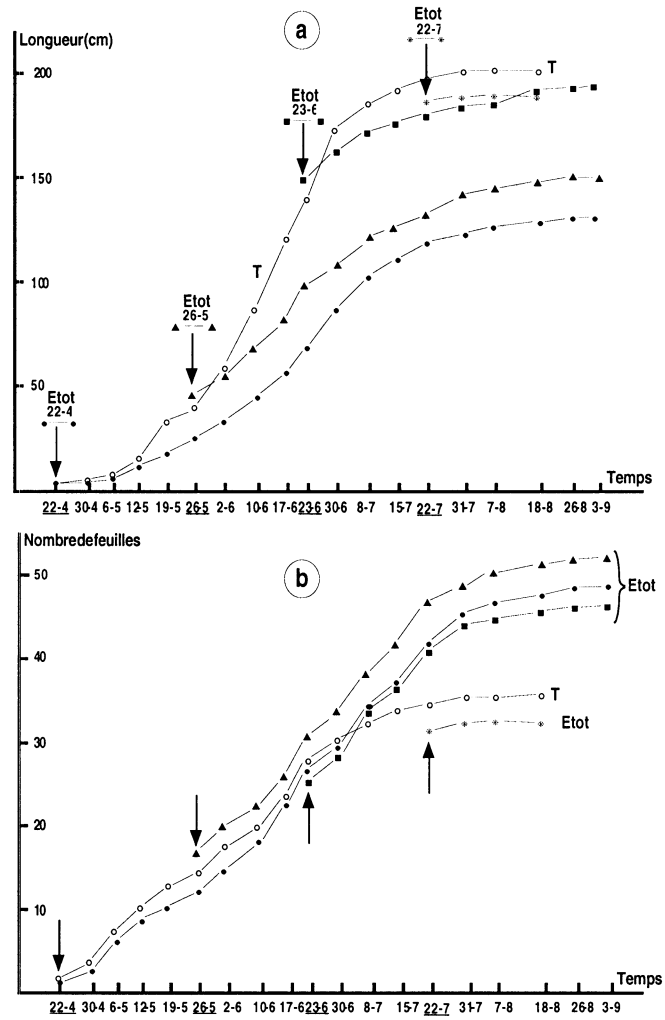


Fig. 4 — Effets d'un effeuillage total et permanent (traitement "E.tot.") débuté à différentes époques du cycle végétatif (dates soulignées en abscisse) sur le développement des pousses

Fig. 4a — Croissance moyenne cumulée des rameaux effeuillés ("E.tot."), en fonction du temps, comparée à celle des rameaux du lot témoin ("T")

Fig. 4b — Nombre moyen cumulé de feuilles formées sur les rameaux effeuillés ("E.tot."), en fonction du temps, comparé à celui des rameaux du lot témoin ("T")

Fig. 4 — Effects of total defoliation begined to different times of vegetative cycle (underlined dates in abscissa) on shoots development

Fig. 4a — Change, as a function of the time, of mean length of control ("T") and fully-defoliated ("E.tot.") shoots

Fig. 4b — Change, as a function of the time, of mean number of leaves formed on control ("T") and fully-defoliated ("E.tot.") shoots

- Si l'activité organogène foliaire n'est pas modifiée dans sa vitesse, elle l'est dans sa durée qui est très sensiblement prolongée.

- Le dessèchement et la chute des apex sont nette-

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

ment différés par l'effeuillage, plus encore que l'arrêt de fonctionnement du bourgeon terminal.

2) Effets de ce même traitement débuté à différentes époques du cycle végétatif

L'année de mise en œuvre de cette expérience, nous avons commencé ce type d'effeuillage à 4 dates différentes : le 22 /04, dès le début de la croissance comme dans l'expérience précédente, puis respectivement les 26/05, 23/06 et 22/07, soit à un mois d'intervalle. Comme en témoignent les courbes de la figure 4, les dates du 26/05 et du 23/06 s'inscrivent dans la phase

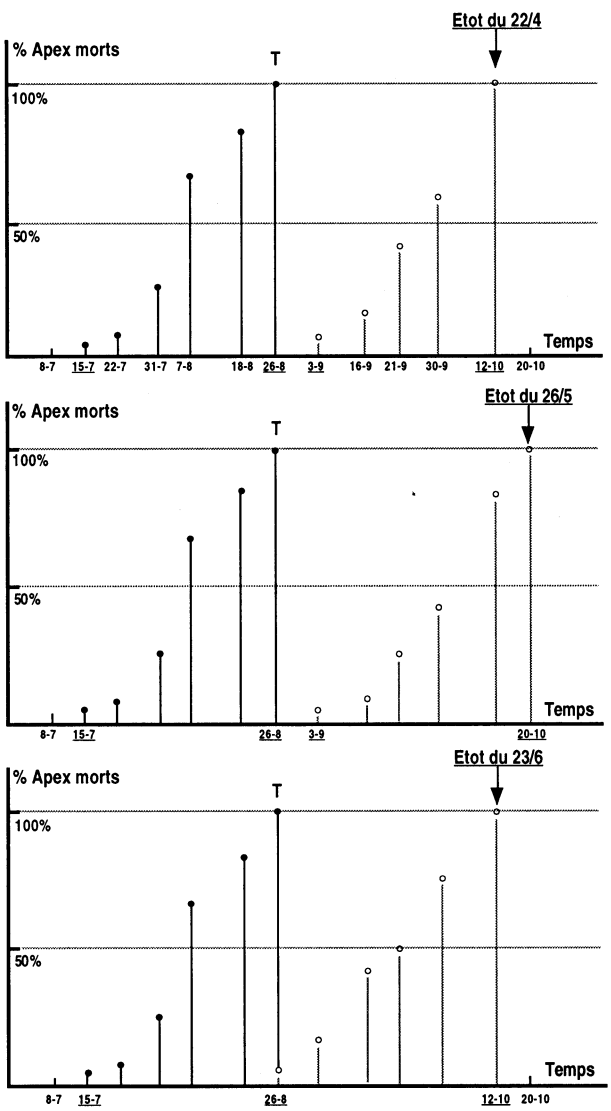


Fig. 5 — Evolution de la mort des apex au cours du temps sur les rameaux du lot témoin ("T") et les pousses totalement effeuillées ("E.tot.") à partir de trois dates du cycle végétatif : 22/04, 26/05 et 23/06

Fig. 5 — Change, as a function of the time, of death rate of apices for fully-defoliated shoots from three times of vegetative cycle : april 22nd, may 26th and june 23rd respectively

de pleine croissance des rameaux. Par contre, le 22/07, les pousses ont pratiquement toutes cessé de s'accroître.

Les résultats de cette expérience apportent les informations suivantes :

Les conséquences de la défoliation sont identiques à celles décrites pour un traitement appliqué dès le début du cycle végétatif à condition qu'elle soit commencée alors que les rameaux sont encore en pleine croissance (dates du 26/05 et du 23/06) : effet dépressif sur l'élongation générale (figure 4a), activité organogène du bourgeon terminal non modifiée dans sa vitesse mais par contre prolongée (figure 4b) avec ajournements du dessèchement et de la chute des apex (figure 5). Notons que les durées de la prolongation du fonctionnement des apex (figure 4b) et du sursis qui retarde leur chute (figure 5) sont équivalentes pour les trois expériences débutées les 22/04, 26/05 et 23/06.

En ce qui concerne le traitement le plus tardif (du 22/07), juste après l'arrêt de croissance, le fait le plus remarquable à nos yeux est qu'il ne suscite pas une reprise d'activité des bourgeons terminaux (figure 4b). Deux raisons pouvaient en effet nous faire espérer un tel résultat : la prolongation de l'activité apicale constatée dans tous les cas où les pousses sont régulièrement privées de leurs feuilles avant la cessation naturelle de fonctionnement de l'apex et aussi le fait que chez d'autres espèces une défoliation totale postérieure à l'arrêt de croissance a pour effet de réactiver le bourgeon terminal [par exemple chez le noyer (MAUGET, 1976)]. L'inefficacité d'un effeuillage tardif sur la cinétique de la croissance semble avoir déjà été observée chez le Cabernet Sauvignon (ROLLIN cité par CHAMPAGNOL, 1984). Nous reviendrons plus loin sur ce sujet.

II — EFFEUILLAGES AVEC CONSERVATION D'UN NOMBRE VARIABLE DE FEUILLES ADULTES À LA BASE DES RAMEAUX (TRAITEMENTS "E.AD.")

L'effeuillage n'est cette fois appliqué qu'au-dessus de 1,2,4,6,8 ou 12 feuilles normalement constituées maintenues sur la base de chaque pousse. Nous devons attendre que l'état de développement de la vigne nous permette de réaliser les lots à 8 et 12 feuilles. Ainsi, pour la première année où nous avons appliqué ce type de traitement et que nous avons retenue pour en exposer les principaux effets, l'expérience ne fut commencée que le 26/06. La seconde année où l'expérience fut répétée et dont nous faisons mention au paragraphe "aoûtement", le premier effeuillage eut lieu le 22/06. Un traitement effeuillage total est appliqué à partir de ces mêmes dates à un septième lot.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

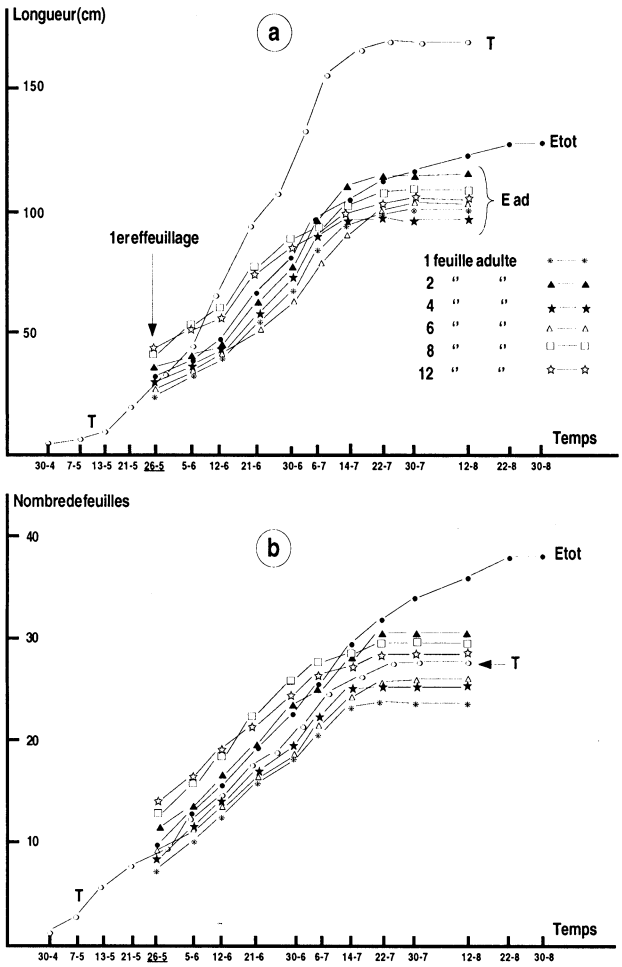


Fig. 6 — Effets d'un effeuillage permanent épargnant un nombre variable de feuilles adultes (1-2-4-6-8 et 12) à la base des pousses (traitements "E.ad.") sur le développement des rameaux
Fig. 6a — Croissance moyenne cumulée des rameaux effeuillés selon ces modalités ("E.ad."), en fonction du temps, comparée à celle des pousses entièrement défoliées ("E.tot.") et à celle des pousses du lot témoin ("T")
Fig. 6b — Nombre moyen cumulé de feuilles formées sur les rameaux effeuillés selon ces modalités ("E.ad."), en fonction du temps, comparé à celui des pousses entièrement défoliées ("E.tot.") et à celui des pousses du lot témoin ("T")

Fig.6 — Effects of regular defoliation retaining various number of adult leaves (1-2-4-6-8 and 12) at the base of the shoots (treatments "E.ad.") on the shoots development
Fig. 6a — Change, as a function of the time, of mean length of control ("T"), fully ("E.tot.") and partially ("E.ad.") - defoliated shoots
Fig. 6b — Change, as a function of the time, of mean number of leaves formed on control ("T"), fully ("E.tot.") and partially ("E.ad.") - defoliated shoots

a- Effets sur la croissance (figure 6a)

Quel que soit le nombre des feuilles épargnées sur les rameaux, la vitesse de croissance est la même. Elle est par ailleurs égale à celle obtenue dans le cas d'une défoliation totale. Les feuilles ne paraissent donc pas exercer d'influence positive sur l'élongation de la partie supérieure défoliée et ce, même quand elles sont en grand nombre (lots à 8 et 12 feuilles notamment).

Comparées au traitement "E.tot.", ces nouvelles conditions expérimentales ont par contre des effets différents à la fin de la période de croissance active dans la mesure où cette fois le déclin suivi de l'arrêt définitif de l'allongement des rameaux se manifestent en même temps que pour le lot témoin.

b- Effets sur la phyllogenèse (figure 6b)

Les courbes de la figure 6b confirment la simultanéité de l'arrêt de croissance des pousses effeuillées avec celui du lot témoin par cessation de l'activité organogène terminale. Avant cet arrêt, ce mode de défoliation n'a, comme un effeuillage total, aucun effet sur le rythme plastochronique.

Sans anticiper sur les conclusions et discussions ultérieures, il est déjà assez clair que les feuilles adultes paraissent participer, au moins en partie, au détermi-

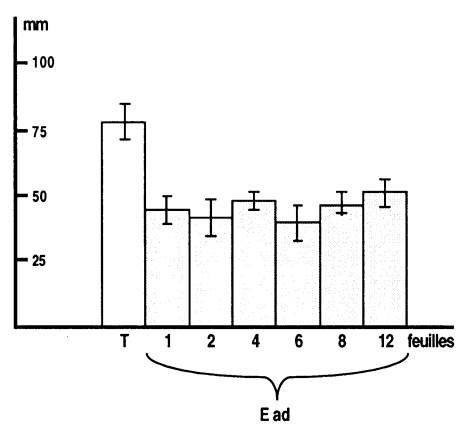


Fig. 7 — Longueurs moyennes (et écarts-types) des entre-nœuds situés dans la partie défoliée des rameaux traités sur le mode "E.ad." (effeuillage permanent avec maintien de feuilles adultes à la base) avec variation du nombre de feuilles adultes (1-2-4-6-8 et 12) comparées à celle mesurée sur des pousses non effeuillées ("T").
Moyennes obtenues à partir de mesures effectuées sur 150 mérithalles situés entre le 15e et le 25e nœud depuis la base.

Fig.7 — Mean length (±SE) of internodes located in defoliated part of shoots treated according to "E.ad." modalities (regular defoliation retaining adult leaves at the base) with variation of leaves number, compared with control.
Data obtained from 150 measurements of internodes situated between the 5th and 25th nodes from the base.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

nisme de l'arrêt de croissance à la fin du cycle végétatif. Leur nombre ne semble pas constituer un élément important dans les manifestations de cette influence. Le fait qu'une seule feuille conservée à la base de chaque pousse suffise pour empêcher la phase de prolongation d'activité du bourgeon terminal observée lors d'une défoliation totale est à ce sujet particulièrment significatif.

c- Elongation des entre-nœuds

L'ablation régulière des feuilles dès leur dégagement de l'apex s'avère là encore, comme pour une défoliation totale, avoir pour conséquence une forte réduction de l'allongement des entre-nœuds (figure 7). Malgré la présence des feuilles adultes en-dessous et quel que soit leur nombre, les mérithalles de la partie supérieure défoliée restent, dans tous les cas, aussi courts que sur des pousses entièrement défoliées. Cela explique que globalement la vitesse de croissance soit identique pour tous les lots de l'expérience.

d- Dessèchement et chute de l'apex

En se reportant à la figure 8, on peut juger de la rapidité avec laquelle l'ensemble des pousses de chaque lot, soumis à un traitement "E.ad.", est affecté par la nécrose et la chute de leur partie apicale, comparativement à l'évolution de la mort des bourgeons terminaux dans la population des rameaux témoins. On notera d'abord que pour les lots à 4 feuilles et plus, les premières mortifications apicales ont lieu en même temps que chez le témoin (figures 8a et 8b), alors qu'on ne les observe que 8 jours plus tard sur les lots à 1 et 2 feuilles (figure 8a). Par ailleurs, pour les lots avec 1, 2 et 4 feuilles (figure 8a), on constate que le dessèchement de la partie sommitale des pousses est d'autant retardé par rapport au témoin, que le nombre de feuilles épargnées est plus faible. Autrement dit, l'acuité du phénomène est, pour ces traitements, proportionnel au nombre de feuilles. Par contre, cette relation n'apparaît plus chez les lots avec plus de 4 feuilles basales (figure 8b). Ces résultats, comparés à ceux observés dans le cas d'une défoliation totale, laissent penser que les feuilles adultes de la base des rameaux interviennent dans les processus de sénescence apicale.

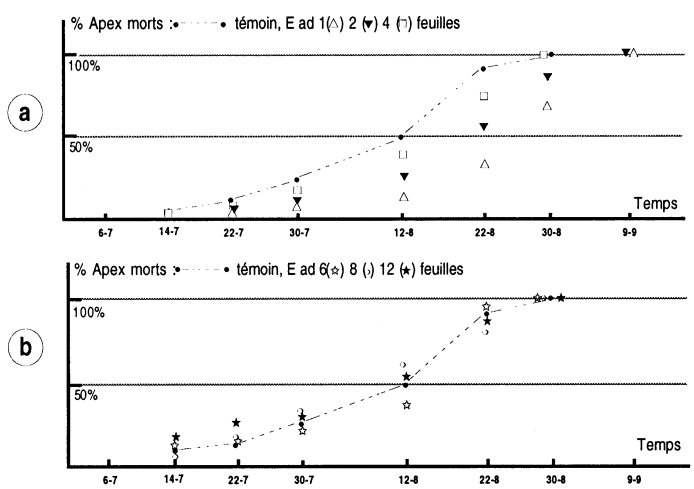


Fig. 8 — Evolutions comparées de la nécrose des apex au cours du temps sur les rameaux traités sur le mode "E.ad." (effeuillage permanent avec maintien de feuilles adultes à la base) en relation avec le nombre de feuilles épargnées
Fig. 8a — Traitements avec 1-2 et 4 feuilles
Fig. 8b — Traitements avec 6-8 et 12 feuilles

Fig. 8 — Change, as a function of the time, of death rate of apices of "E.ad."-defoliated shoots according to the number of retained leaves
Fig. 8a — Treatments with 1-2 and 4 leaves
Fig. 8b — Treatments with 6-8 and 12 leaves

e- Aoûtement

Les résultats que nous présentons (figure 9) concernent deux années d'observations qui appellent les remarques suivantes :

Contrairement à une défoliation totale, nous ne trouvons aucune pousse qui ne soit pas du tout aoûtée, même chez les lots où seulement 1 ou 2 feuilles sont conservées. Qui plus est, sur ces lots à forte réduction du potentiel photosynthétique général des ceps, il est rare que l'aoûtement se limite à un nombre très restreint d'entre-nœuds comme dans le cas d'un effeuillage total. Sur 100 rameaux à une feuille observés sur l'ensemble des deux années, 10 seulement présentent un aoûtement qui ne dépasse pas la hauteur de trois entre-nœuds. Sur un même nombre de pousses à 2 feuilles, nous n'en n'avons rencontré que 8.

La grandeur de la partie aoûtée croît avec le nombre de feuilles (figure 9a). Toutefois, les différences ne sont significatives qu'entre les lots pour lesquels la variation du nombre de feuilles est importante.

Cette corrélation n'est pas linéaire, mais asymptotique. Comme on peut le voir sur les diagrammes de la figure 9a, cela est dû au fait que la hauteur aoûtée de la portion effeuillée des axes diminue quand la quantité de feuilles basales augmente. Cette variation du niveau d'aoûtement par rapport à la zone effeuillée est traduite d'une autre façon dans la figure 9b. On y constate que pour les lots à 1, 2 et 4 feuilles, l'aoûtement gagne toujours la partie défoliée des axes. Ce n'est déjà plus vrai pour tous les rameaux avec 6 feuilles basales : chez 8 p. cent d'entre eux la première année

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

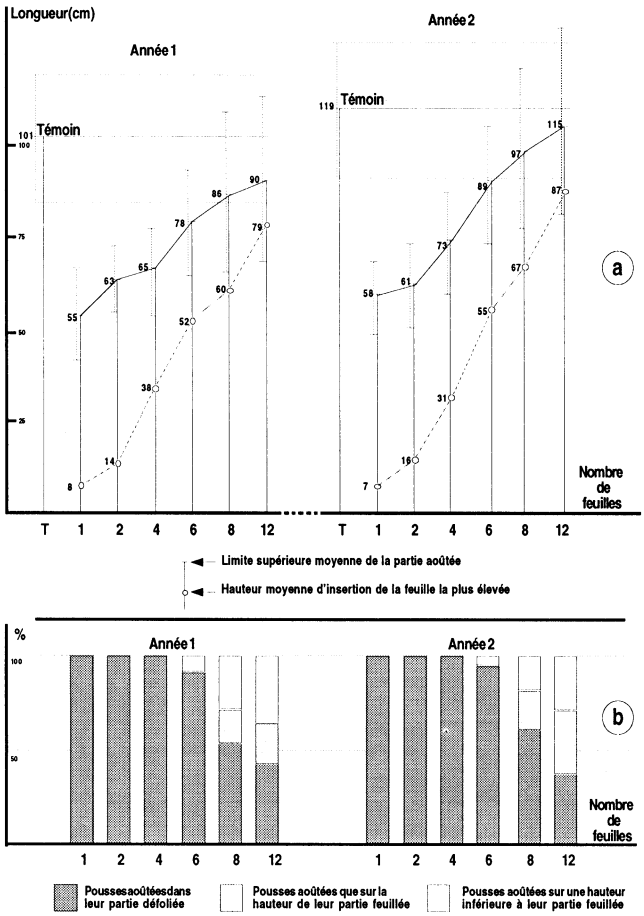


Fig. 9 — Etats d'aoûtement comparés des rameaux pourvus d'un nombre variable de feuilles adultes à leur base (1-2-4-6-8 et 12) par effeuillage permanent de la partie supérieure (traitements "E.ad.").

Données enregistrées à la mi-octobre pour les deux années d'expérience.

Fig. 9a — Longueurs moyennes de la portion aoûtée des sarments sur le lot témoin et les 6 lots traités (les écarts-types sont indiqués par les barres verticales pointillées). L'indication de la hauteur moyenne d'insertion de la feuille la plus élevée permet d'apprécier, chez les pousses effeuillées, la longueur moyenne de la partie sans feuilles qui s'est aoûtée.

Fig. 9b — Pourcentages de pousses, pour les 6 lots traités, dont l'aoûtement a gagné ou non la partie défoliée des tiges (voir légendes au bas de la figure).

Fig. 9 — Comparison of the "cane-ripening" state for shoots provided with various number of leaves at the base by regular defoliation of their upper part (treaments "E.ad.").

Fig. 9a — Mean length of suberized part of control ("T") and defoliated ("1-2-....12") shoots (standard errors are given by dopped vertical bars). The indication of the mean position of the higher leaf on defoliated shoots allow to assess the mean length of the leaf-deprived part which was suberized.

Fig. 9-b — Percentage of shoots in which the suberization had reached or not the defoliated part.

et 4 p. cent la seconde, la longueur aoûtée est inférieure à la hauteur de ces axes pourvue de feuilles. Dans le cas des pousses à 8 feuilles, il n'y a environ que la moitié d'entre elles pour lesquelles l'aoûtement dépasse la partie feuillée. Enfin, chez les lots à 12 feuilles par pousse, les cas où l'aoûtement atteint la portion effeuillée sont, pour les deux années d'observations, minoritaires. Pour le plus grand nombre, la limite de l'aoûtement coïncide avec le nœud où s'insère la feuille supérieure du groupe épargné ou se situe plus bas.

TABLEAU I

Pourcentages d'absorption mesurés à 665 nm sur des extraits chlorophylliens obtenus à partir d'échantillons de limbes prélevés sur les feuilles épargnées de rameaux traités sur le mode "E.ad." avec variation du nombre de ces feuilles (1-2-4.....12) et sur des feuilles du lot témoin ("T").

R1, R2 et R3 désignent les 3 répétitions de ces mesures.

Table I — Absorption percentages measured to 665 nm on chlorophylls extracts obtained from lamina samples removed on retained leaves of "E.ad.-defoliated" shoots with variation of leaves number (1-24.....12) and on leaves of the control ("T").

R1, R2 and R3 designate the 3 repetitions of these measurements.

	T	1	2	4	6	8	12
R1	56	52	61	58	48	57	55
R2	56	48	54	58	53	55	60
R3	50	53	55	52	53	50	53

Malgré une garniture foliaire bien supérieure, les longueurs moyennes de bois aoûté chez les témoins ne sont que peu supérieures à celles mesurées sur les rameaux qui ne possèdent que 12 feuilles (figure 9a). Les différences sont d'ailleurs peu significatives la première année et pas du tout la seconde. Pour les conditions dans lesquelles cette étude a été réalisée (cépage, vigueur des souches, conditions climatiques...), les capacités maximales d'aoûtement des sarments sont donc presque totalement réalisées en ne leur conservant qu'une douzaine de feuilles.

f- Effets de ce mode d'effeuillage sur quelques caractères des feuilles laissées en place

Au cours de la réalisation de ces expériences, il nous est apparu très nettement, par un simple examen visuel, que les feuilles conservées sur les pousses sont d'un vert plus sombre que sur le lot témoin. Des mesures réalisées au spectrophotomètre ne révèlent pas de différence de teneurs en chlorophylle entre les feuilles des ceps plus ou moins sévèrement effeuillés et celles du lot témoin (tableau I).

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

Nous avons alors entrepris une étude anatomique qui révèle que le limbe et son parenchyme palissadique sont significativement plus épais chez les feuilles épargnées des pousses traitées que chez celles du lot témoin (figure 10a). Des faits analogues ont déjà été rappor-

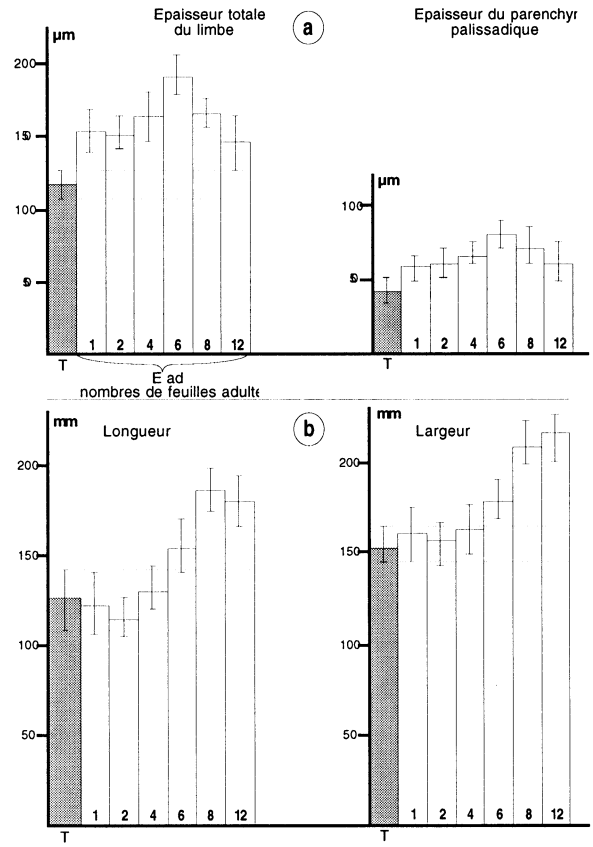


Fig. 10 — Effets d'un effeuillage permanent épargnant un nombre variable de feuilles adultes (1-2-4-6-8 et 12) à la base des pousses (traitement "E.ad.") sur les caractères des feuilles laissées en place.

Fig. 10a — Epaisseurs du limbe et du parenchyme palissadique chez les 6 lots traités ("E.ad." 1 à 12) et chez le témoin ("T"). Moyennes et écarts-types calculés à partir de mesures faites au microscope sur coupes sèriées pratiquées dans 20 échantillons prélevés sur autant de feuilles.

Fig. 10b — Longueurs et largeurs moyennes des feuilles chez les 6 lots traités ("1 à 12") et le lot témoin ("T"). Moyennes et écarts-types calculés à partir de mesures réalisées sur 50 feuilles.

Fig. 10 — Effects of regular defoliation retaining various number of adult leaves (1-2-4-6-8 and 12) at the base of the shoots (treatments "E.ad.") on the growth of retained leaves.

Fig. 10a — Thickness of lamina and palisade tissue of leaves for the 6 defoliated conditions ("E.ad." 1 to 12) compared with the control ("T").
Values are based on measurements of 20 samples.

Fig. 10b — Mean length and mean width of leaves for the 6 defoliated conditions ("1 to 12") compared with the control ("T"). Values are based on measurements of 50 leaves.

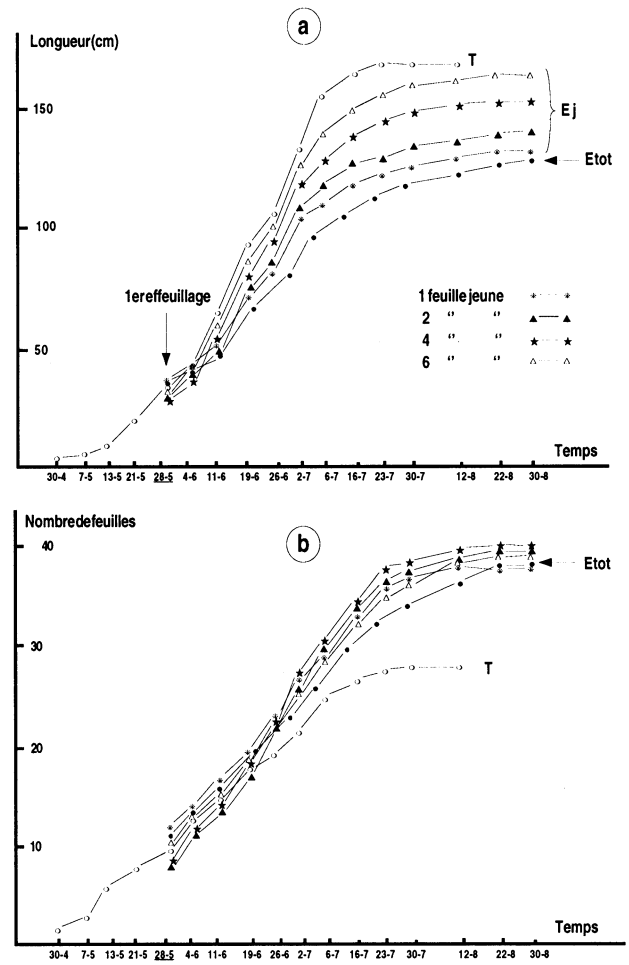


Fig. 11 — Effets d'un effeuillage permanent épargnant des feuilles jeunes à l'extrémité des tiges (traitements "E.j.") sur le développement des rameaux.
Cas des 4 traitements avec 1-2-4 et 6 feuilles sous l'apex, tels qu'aucune d'entre elles n'a atteint l'état adulte.

Fig. 11a — Croissance moyenne cumulée des rameaux effeuillés selon ces modalités ("E.j."), en fonction du temps, comparée à celle de pousses entièrement défoliées ("E.tot.") et à celle des pousses du lot témoin ("T").

Fig. 11b — Nombre moyen cumulé de feuilles formées sur les rameaux effeuillés selon ces modalités ("E.j."), en fonction du temps, comparé à celui de pousses entièrement défoliées ("E.tot.") et à celui des pousses du lot témoin ("T").

Fig.11 — Effects of regular defoliations retaining various number of young leaves near the apex (treaments "E.j.") on the shoots development.
Cases of the 4 treatments with 1-2-4 and 6 leaves respectively without completely expanded leaves among the retained group.

Fig. 11a — Change, as a function of the time, of mean length of control ("T"), fully ("E.tot.") and partially ("E.j.") - defoliated shoots.

Fig. 11b — Change, as a function of the time, of mean number of leaves formed on control ("T"), fully ("E.tot.") and partially (" E.j.") - defoliated shoots.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

tés par YANIN (1966) et STŒV (1966). Nous confirmons ici les observations de ces auteurs en les précisant. On notera en particulier que, au moins dans les limites de la variation du nombre de feuilles que nous avons réalisée, il n'apparaît pas de relation étroite entre ce nombre et l'importance de l'épaississement foliaire.

Ce traitement n'entraîne pas qu'un épaississement des feuilles restantes. Au moins pour les lots avec maintien de 6 et surtout 8 et 12 feuilles, il provoque une croissance laminaire significativement plus importante (figure 10b). Curieusement, les effeuillages où 1, 2 et 4 feuilles sont conservées n'ont pas eu cet effet.

III — EFFEUILLAGES AVEC CONSERVATION D'UN NOMBRE VARIABLE DE FEUILLES JEUNES À L'EXTRÉMITÉ DES RAMEAUX (TRAITEMENTS "E.J.")

Pour les mêmes raisons que dans l'expérience "E.ad." les défoliations ne sont commencées que quand les rameaux sont assez développés pour que les traitements avec maintien de 8 et 10 feuilles puissent être appliqués soit, pour les deux années où cette expérience a été mise en œuvre, respectivement le 28/05 et le 19/05. Pour l'essai de la seconde année, nous ne présenterons que les effets sur l'aoûtement.

a- Effets sur la croissance (figures 11a et 12a)

Ces effets diffèrent sur deux points selon que les traitements épargnent ou non des feuilles qui ont achevé leur croissance. Pour les lots où les rameaux ne conservent que des feuilles en cours d'étalement (1, 2, 4 et 6 feuilles, figure 11a), on constate que la vitesse de croissance est toujours supérieure à celle des rameaux du lot "E.tot." et croît proportionnellement avec le nombre de feuilles jeunes sans toutefois ne jamais égaler celle du témoin. En outre, la durée de cette croissance est prolongée par rapport à celle des pousses témoins. Elle se poursuit aussi longtemps que lorsqu'on pratique une défoliation totale. Pour les lots à 8 et 10 feuilles (figure 12a), où une au moins des feuilles les plus âgées a atteint ses dimensions maximales, les courbes de croissance se confondent avec celle du témoin.

b- Effets sur la phyllogenèse (figures 11b et 12b)

Tous les traitements ont d'abord en commun de ne pas profondément modifier le rythme d'élaboration des feuilles pendant toute la période comprise entre le début de leur application et l'époque du ralentissement de l'activité des bourgeons terminaux chez le témoin (entre le 28/05 et le 08/07). Plus tard, le comportement des pousses devient fonction de la présence ou non de feuilles entièrement étalées. Chez les lots avec 1 à 6 feuilles (figure 11b), le bourgeon terminal reste fonc-

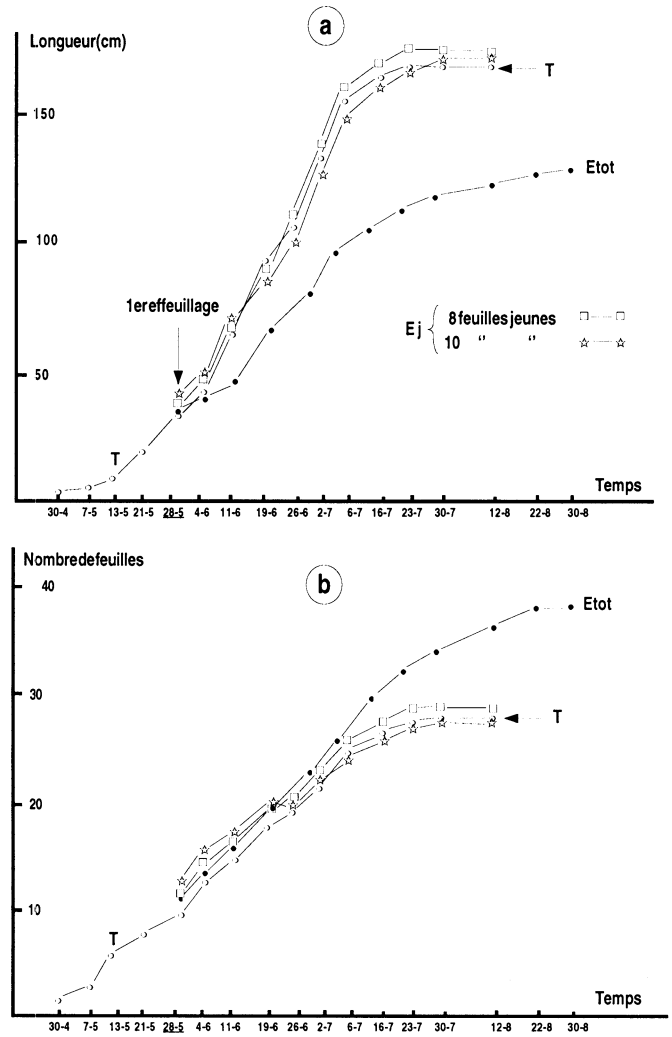


Fig. 12 — Effets d'un effeuillage permanent épargnant des feuilles jeunes à l'extrémité des tiges (traitements "E.j.") sur le développement des rameaux.

Cas des 2 traitements avec 8 et 10 feuilles sous l'apex, tels que l'une d'entre elles au moins a atteint l'état adulte.

Fig. 12a — Croissance moyenne cumulée des rameaux effeuillés selon ces modalités ("E.j."), en fonction du temps, comparée à celle de pousses entièrement défoliées ("E.tot.") et à celle des pousses du lot témoin ("T").

Fig. 12b — Nombre moyen cumulé de feuilles formées sur les rameaux effeuillés selon ces modalités ("E.j."), en fonction du temps, comparé à celui des pousses entièrement défoliées ("E.tot.") et à celui des pousses du lot témoin ("T").

Fig.12 — Effects of regular defoliation retaining various number of young leaves near the apex (treatments "E.j.") on the shoots development.

Cases of the 2 treatments with 8 an 12 leaves among which at least one had reached the adult stage.

Fig. 12a — Change, as a function of the time, of mean length of control ("T"), fully ("E.tot.") and partially ("E.j.") - defoliated shoots.

Fig. 12b — Change, as a function of the time, of mean number of leaves formed on control ("T"), fully (E.tot.") and partially (" E.j.") - defoliated shoots.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

tionnel pendant encore environ un mois comme chez le lot "E.tot.". Pour les lots à 8 et 10 feuilles (figure 12b), l'activité organogène terminale cesse en même temps que chez le témoin. Rappelons que ces deux lots sont les seuls pour lesquels, sur l'ensemble des feuilles maintenues sur les pousses, les plus éloignées de l'apex ont achevé leur croissance. Autrement dit, des feuilles adultes de l'extrémité des rameaux provoquent, comme celles de la base, un arrêt de croissance simultané de celui de rameaux non défoliés alors qu'en l'absence de feuilles entièrement étalées (traitements "E. tot." et "E.j." avec 1 à 6 feuilles) cet arrêt est fortement différé.

c- Elongation des entre-nœuds

Cette expérience montre clairement que les jeunes feuilles exercent une influence stimulante sur l'élongation internodale (figure 13a). Pour tous les lots où l'effeuillage affecte la partie subterminale des rameaux où les entre-nœuds n'ont pas achevé leur allongement (lots à 1 à 6 feuilles), il y a proportionnalité entre le nombre de feuilles laissées en place et la longueur finale des mérithalles. Si cette zone reste pourvue de toutes ses feuilles (traitements à 8 et surtout 10 feuilles), la longueur des entre-nœuds ne présente plus de différence avec celle des rameaux témoins. Ces résultats tendent à prouver que la croissance longitudinale d'un entre-nœud reste sous la dépendance d'un stimulus provenant des feuilles qui l'encadrent tant qu'elle n'est pas achevée.

d- Dessèchement et chute de l'apex

Les résultats sont dans ce domaine en tous points identiques à ceux décrits pour un traitement effeuillage total. D'abord sur le plan des modalités, la seule différence par rapport à la sénescence naturelle tient, comme pour un traitement "E.tot." au fait que l'apex et les mérithalles directement inférieurs se dessèchent simultanément. Ensuite sur le plan chronologique ; alors que sur les pousses non effeuillées l'abscission de la partie terminale des rameaux s'échelonne entre le 8/07 et le 12/08, pour tous les lots défoliés de cette expérience, elle s'étale entre le 15/09 et le 20/10 soit sur une période dont les deux dates qui la déterminent sont reportées de deux mois. Le même décalage a été observé dans l'expérience réalisée la seconde année. En rappelant que les pousses avec 8 et 10 feuilles épargnées sont pourvues de feuilles complètement étalées, cela signifie qu'au contraire des feuilles adultes de la base des

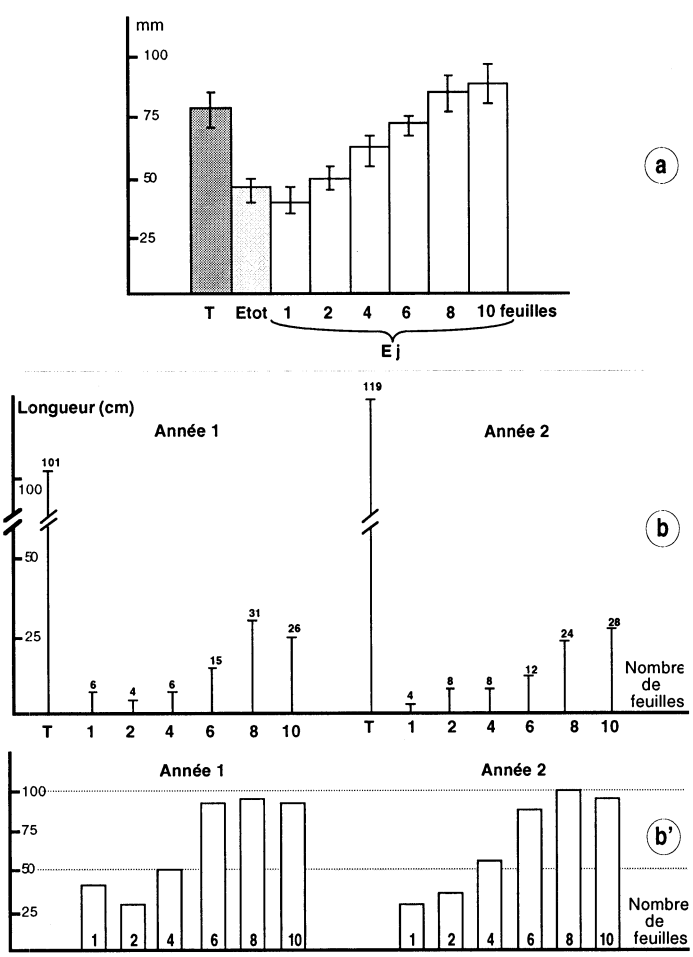


Fig. 13 — Effets d'un effeuillage permanent épargnant un nombre variable de feuilles jeunes (1-2-4-6-8 et 10) à l'extrémité des pousses (traitements "E.j.") sur l'élongation internodale (Fig. 13a) et sur l'aoûtement (Fig. 13b et 13b').

Fig. 13a — Elongation internodale : longueurs moyennes (et écarts-types) des entre-nœuds des rameaux traités sur le mode "E.j." comparées à celles mesurées sur des pousses entièrement défoliées ("E.tot.") et sur le lot témoin ("T").

Mesures effectuées à la fin du cycle végétatif sur 30 rameaux de chaque lot sur les mérithalles compris entre le 5e et le 25e nœud depuis la base.

Fig. 13b et 13b' — Aoûtement

Fig. 13b : Longueurs moyennes aoûtées des rameaux chez les 6 lots effeuillés (1 à 10) comparées à celles mesurées chez le lot témoin ("T") pour les 2 répétitions de l'expérience.

Fig. 13b' : Pourcentages de pousses aoûtées au moins à leur base.

Fig.13 — Effects of regular defoliation retaining various number of young leaves (1-2-4-6-8 and 10) near the apex (treatments "E.j.") on internodal elongation (Fig. 12a) and "cane-ripening" (Fig. 13b and 13b').

Fig. 13a — Internodal elongation: Mean length (±SE) of internodes for the 6 defoliated conditions ("E.j.") compared with the control ("T") and fully-defoliated shoots ("E.tot.").

Data obtained from measurements of internodes located between the 5th and 25th nodes from the base of 30 shoots of each condition.

Fig. 13b and 13b' — "Cane-ripening"

Fig. 13b : Mean length of suberized part of shoots for the 6 defoliated conditions compared with control.

Fig.13b' : Percentages of shoots in which the base at least was suberized.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

rameaux, celles-ci ne semblent pas être impliquées dans les processus de sénescence des apex.

e- Aoûtement

Comme pour les traitements avec maintien d'un nombre variable de feuilles adultes à la base des rameaux, nous présentons les observations faites à ce sujet sur les deux années d'expérience.

Une première remarque s'impose au vu des résultats (figure 13b). Pour tous les lots, l'aoûtement reste limité à une hauteur très réduite des rameaux. Même avec 8 et 10 feuilles, pour les deux années, le niveau moyen d'aoûtement ne dépasse pas une longueur moyenne de l'ordre de 30 cm. Il n'y a pas une réelle proportionnalité entre la longueur de la partie aoûtée et le nombre de feuilles. On peut seulement distinguer deux ensembles qui apparaissent assez nettement sur les graphiques de la figure 13b' : les lots à 1, 2 et 4 feuilles pour lesquels les conséquences de l'effeuillage sont pratiquement identiques à celles d'une défoliation totale par le fait que de nombreuses pousses restent entièrement herbacées ; les lots à 6, 8 et 10 feuilles où cette fois presque tous les rameaux sont aoûtés à leur base.

Les résultats les plus importants de cette nouvelle expérience sont sans conteste ceux qui se rapportent à l'arrêt de croissance et à la sénescence de l'extrémité des rameaux. Les effets observés sur les lots à 8 et 10 feuilles sont, sur ces deux points, tout particulièrement riches d'enseignements. Ils démontrent deux faits essentiels. D'une part que, parmi les feuilles apicales, seules celles parvenues à l'état adulte agissent de la même façon sur l'arrêt de fonctionnement du bourgeon terminal que les feuilles de la base des pousses dans l'expérience précédente. D'autre part, qu'en raison d'un dessèchement des apex fortement retardé chez ces rameaux à 8 et 10 feuilles, les deux évènements, arrêt de croissance et mort du sommet des axes sont alors très nettement dissociés.

CONCLUSIONS ET DISCUSSIONS

Deux caractéristiques majeures de la physiologie de la plante entière ressortent d'abord des résultats des traitements "effeuillage total".

Nous avons déjà souligné et discuté (FOURNIOUX et BESSIS, 1980 ; 1984) les capacités particulièrement efficaces de mobilisation des réserves glucidiques chez la vigne révélées par cette modalité de défoliation. Une information supplémentaire est apportée ici par les résultats de ce traitement appliqué à différentes époques du cycle végétatif. Nous pouvons en effet en conclure que cette mobilisation est possible pendant toute la durée de croissance des pousses quand la photosynthèse fait complètement défaut.

L'autre point remarquable, encore non évoqué dans les articles précités, est relatif à l'alimentation en eau de la végétation de ces ceps entièrement défoliés. Il est évident que dans cet état de privation extrême du feuillage, la transpiration, qui est normalement le principal moteur de la montée de sève brute, doit être extrêmement réduite, sinon nulle. Le mouvement acropète de l'eau ne peut donc être assuré que par la poussée radiculaire. L'abondance de l'écoulement des pleurs au printemps témoigne des performances de ce processus de transit de l'eau chez la vigne, au point que ce phénomène a, depuis longtemps, pris une valeur pédagogique comme exemple très démonstratif de l'existence de la poussée radiculaire. Une fois la végétation de la vigne suffisamment développée, on admet généralement que la poussée radiculaire n'a d'importance que pendant la nuit, quand la transpiration fait défaut. Nous pouvons maintenant étendre cette notion de compensation à la totalité du cycle végétatif en disant que la poussée radiculaire est capable d'assurer à elle seule, pendant toute la durée de sa végétation, la nutrition en eau d'un cep.

En ce qui concerne les influences foliaires proprement dites révélées par ces expériences elles se résument comme suit :

1- Les jeunes feuilles insérées au sommet des axes collaborent à l'élongation de la tige en stimulant l'élongation internodale.

2- Aucun des modes d'effeuillage que nous ayons appliqué ne modifie le rythme plastochronique pendant la période de croissance. Les feuilles ne semblent pas exercer de contrôle sur l'activité phyllogénétique.

3- Si elles n'agissent pas sur la vitesse de fonctionnement du méristème terminal, elles sont par contre très fortement impliquées dans sa durée. Ce sont les feuilles adultes qui déterminent en effet l'arrêt de croissance. Celles qui, près du sommet, viennent d'achever leur étalement agissent au même titre que les plus âgées de la base d'un rameau. A ces deux niveaux d'insertion les feuilles ont la même efficacité qui, par ailleurs, est très grande puisqu'une seule d'entre elles suffit pour susciter l'interruption de l'activité du bourgeon.

4- Les processus de sénescence et d'abscission du sommet de la tige après l'arrêt de croissance dépendent aussi d'influences foliaires. La méthodologie expérimentale que nous avons employée nous permet de démontrer que les feuilles âgées situées dans la partie

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

inférieure des rameaux sont efficientes alors que les feuilles adultes de l'extrémité ne le sont pas. Nous ne pouvons par contre pas dire à partir de quel niveau et donc de quel âge les feuilles commencent à exercer cette influence.

5- Ces expériences révèlent aussi la part très inégale du rôle joué par les jeunes feuilles de l'extrémité des pousses et par les feuilles adultes vis à vis de l'aoûtement.

6- Les phénomènes d'amplification de croissance en épaisseur et en surface des feuilles laissées en place dans les traitements avec maintien de feuilles adultes semblent, en première analyse, démontrer l'existence de corrélations interfoliaires.

Revenons sur chacun de ces points pour les discuter.

1- Les effets comparés de l'effeuillage total et des défoliations avec préservation de feuilles jeunes à l'apex des tiges sur l'élongation internodale montrent, qu'à l'évidence, des influences foliaires sont impliquées dans ce processus. Dans ces conditions d'expérience au vignoble, la nature précise des feuilles qui agissent reste mal définie. Leur mode d'action l'est tout autant. Il est cependant très probable que dans les effets hautement dépressifs d'une défoliation totale il rentre une composante trophique. Mais quelle est son importance? Le fait que des pousses seulement pourvues de feuilles apicales récupèrent une élongation normale évoque un effet stimulateur de cette catégorie de feuilles plutôt d'ordre morphogénétique. Des observations de ALLEWELDT (1963) et de JACQUINET (1974) vont dans le même sens. On sait en outre qu'un tel effet existe chez diverses autres espèces (KATO et ITO, 1962 ; BANCILHON et NEVILLE, 1966 ; CRABBE, 1969a, 1969b ; MILLET, 1970 ; BOYER, 1972 ; ARIAS, 1974). Aussi ces premiers résultats nous ont amené à réaliser une étude beaucoup plus précise, dans les conditions contrôlées d'une pièce climatisée, du rôle joué par les feuilles dans la stimulation de l'élongation internodale (FOURNIOUX, 1996b).

2- Ce second résultat est assez surprenant. Il a en effet souvent été reconnu chez d'autres espèces que les feuilles constituent, d'une manière ou d'une autre, un des éléments régulateurs du rythme plastochronique. L'ablation des jeunes feuilles entraîne par exemple fréquemment une accélération de la surrection de nouvelles ébauches (JACOBS et BULLWINKEL, 1953 ; ARNEY, 1956 ; HUSSEY, 1963 ; CUTTER, 1964 ; FULFORD, 1965 ; BANCILHON et NEVILLE, 1966 ; NEVILLE, 1968, 1969 ; CRABBE, 1969a, 1969b ; ARIAS, 1974). Les feuilles mûres peuvent également intervenir (FULFORD, 1965 ; NEVILLE, 1968). De tels effets n'apparaissent pas ici. Des expériences conduites sur des boutures nous ont permis de confirmer l'inexistence d'un contrôle foliaire de l'activité phyllogénétique terminale hormis pendant une phase précise du développement d'une jeune bouture de sarment (FOURNIOUX, 1995).

3- En matière d'arrêt de croissance, une intervention des feuilles a été plusieurs fois démontrée chez les végétaux ligneux. Pratiquée sur des pommiers, l'ablation des jeunes feuilles à une époque précise prolonge la durée de croissance active des rameaux (CRABBE, 1969a). NEVILLE (1969) observe chez *Gleditsia triacanthos* que l'effet inhibiteur des jours courts sur l'activité méristèmatique résulte d'un signal perçu par les feuilles immatures. Des défeuillaisons totales de noyer permettent au méristème apical de rester actif au-delà de la période normale de croissance et même de le réactiver après qu'il se soit arrêté (MAUGET, 1976). Chez la vigne, il est déjà communément admis que ce sont les feuilles adultes qui freinent et arrêtent la croissance. Curieusement, cette conception n'a, à notre connaissance, pas d'autres supports que des observations de NIGOND (1961, dont l'auteur lui-même précise qu'elles n'ont "malheureusement pas été effectuées de manière systématique") selon lesquelles l'ablation au 1er juillet de feuilles adultes situées à la base des pousses provoque "l'apparition ultérieure d'un nombre plus grand de feuilles que chez le témoin" (p. 37). Quoi qu'il en soit, nos résultats corroborent cette idée et, surtout, l'étayent enfin. Par contre, ils vont à l'encontre de la conception selon laquelle l'arrêt de croissance résulterait d'un déséquilibre hormonal consécutif à l'évolution du rapport jeunes feuilles/feuilles adultes (CHAMPAGNOL, 1984 p. 30). Dans cette hypothèse, un effet inhibiteur cumulatif des feuilles adultes dont le nombre va croissant au cours du cycle végétatif est sous-entendu. Or, nos expériences montrent qu'un rameau qui n'aura jamais porté plus d'une feuille adulte cesse de s'accroître aussi tôt qu'une pousse pourvue de toutes ses feuilles. Aucun caractère quantitatif n'apparaît donc dans ces résultats. Sur le plan qualitatif, une feuille devient efficiente dès lors qu'elle a achevé sa croissance. Quel peut être alors le mécanisme de ce système corrélatif ? Bien qu'à notre connaissance aucune démonstration n'en ait jamais été faite, il est dit dans divers ouvrages (RIBÉREAU-GAYON et PEYNAUD, 1980 p. 346 ; CHAMPAGNOL, 1984 p. 30) au chapitre relatif à l'arrêt de croissance, que celui-ci résulterait d'une production d'acide abscissique par les feuilles adultes. Les arguments avancés sont les suivants. Le mésophylle foliaire est un lieu privilégié de synthèse de cette molécule. Dans les conditions défavorables à la croissance (jours courts, sécheresse), les feuilles produisent une grande quantité d'ABA. Mais surtout, il semble que l'on applique

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

par extrapolation à la corrélation feuilles adultes/arrêt de croissance le schéma par lequel on explique, sur la base cette fois de faits concrètement établis, le rôle des feuilles dans l'entrée en dormance des bourgeons. Depuis NIGOND (1961), on sait que les feuilles adultes figurent parmi les organes inducteurs de l'état de dormance. Or, par ailleurs, cet état de dormance est associé à une élévation de la teneur en ABA des bourg eons (DÜRING et BACHMANN, 1975 ; DÜRING et KISMALI, 1975 ; BROQUEDIS et BOUARD, 1989). En rapprochant ces deux résultats, on peut admettre que l'inhibition du méristème des bourgeons de 2e ordre qui caractérise leur entrée en dormance serait due à une migration de l'ABA depuis les feuilles jusque dans les bourgeons. Pourquoi l'effet inhibiteur de ces mêmes feuilles sur le méristème terminal ne procèderait-il pas du même mécanisme ? L'idée est d'autant plus satisfaisante que la dormance commence à s'installer en même temps que se produit l'arrêt de croissance. Le problème est que l'on a pas encore établi de relation entre l'entrée en repos de l'apex et son contenu en ABA. Quoi qu'il en soit, qu'il s'agisse de l'acide abscissique ou d'un autre agent inhibiteur, comment peut-on concilier les résultats présents avec l'intervention d'une substance inhibitrice produite par les feuilles ? Il y a trois possibilités :

a) Au moment du cycle végétatif où la croissance se ralentit, il y a modification des propriétés des feuilles adultes telle que ce n'est qu'alors qu'elles commencent à élaborer cette substance ou qu'elles la synthétisent en plus grande quantité.

b) Les feuilles adultes produisent cet agent inhibiteur bien avant l'arrêt de croissance, mais il est réprimé par d'autres facteurs hormonaux. C'est une diminution de la production ou de la migration de ces derniers qui serait alors déterminante de la cessation d'activité du bourgeon terminal.

c) Les deux mécanismes précédents sont en jeu.

Les hypothèses "b" et "c" rejoignent celle de l'équilibre hormonal déjà évoquée dont CHAMPAGNOL (1984) fait état dans son ouvrage.

Dans l'hypothèse "a" le changement des propriétés foliaires ne peut être, au vu de nos résultats, relié à l'évolution physiologique des feuilles au cours de leur vieillissement. Il ne peut s'agir alors que de la réponse à un signal externe. Deux éléments plaident en faveur d'un stimulus photopériodique. La nature des organes récepteurs et le fait qu'une seule feuille puisse le percevoir. La connaissance que nous avons de l'action de la photopériode sur la croissance de la vigne est due aux travaux d'ALLEWELDT (1957, 1959, 1963, 1964a et 1964b). On sait ainsi que les jours courts de 10 à 13 heures provoquent un arrêt brutal de la croissance. Mais ce sont surtout certaines espèces américaines du genre *Vitis* qui révèlent une réaction aussi marquée, *Vitis vinifera* étant moins sensible. En outre, sous nos latitudes, la longueur du jour est encore bien supérieure à 13 heures quand la vigne interrompt sa croissance végétative. Aussi nous paraît-il douteux que le raccourcissement de la durée du jour puisse avoir, à lui seul, un tel impact sur l'activité du bourgeon terminal. Il aurait été précieux, dans cette discussion, de pouvoir comparer les caractères de l'influence inhibitrice des feuilles adultes tels qu'ils nous ont été révélés par certaines de ces expériences avec ceux décrits par ALLEWELDT concernant les effets de la photopériode. Cette comparaison n'est malheureusement pas aisée car les analyses d'ALLEWELDT se situent le plus souvent au niveau de l'allongement global de pousses. Aussi, dans certaines de ses expériences, les variations d'élongation qu'il observe sont beaucoup plus certainement dues à des effets sur la croissance internodale qu'à des modifications de l'activité apicale. Dans le détail des résultats de cet auteur, nous en retiendrons tout de même deux qui se rapprochent de nos propres observations. Un petit nombre de feuilles adultes, en l'occurrence deux, suffit pour que le signal " jours courts " soit suivi d'effets. Les variations photopériodiques sont perçues aussi bien par les feuilles du sommet que par celles de la base. Sur ce dernier point la convergence n'est toutefois pas totale puisque, premièrement, les feuilles capables de freiner l'élongation lorqu'elles sont soumises à des jours courts sont des feuilles jeunes en cours d'étalement ; deuxièmement, ces feuilles les plus proches du méristème sont plus efficaces que celles insérées plus bas. Ces divergences entre nos résultats sur les aptitudes des feuilles apicales à inhiber l'apex et leurs capacités à transmettre le stimulus photopériodique sont justement ici probablement dues à ce que, dans les expériences d'ALLEWELDT (1963), ce sont pour une grande part les influences foliaires sur l'élongation des mérithalles qui sont modifiées par la restriction plus ou moins importante du nombre de jeunes feuilles (de 0 à 4) qu'il préserve au sommet des axes, beaucoup plus que leurs effets sur l'activité phyllogénétique à travers les régimes photopériodiques qu'elles perçoivent.

Envisageons l'hypothèse "b". Le résultat qui peut laisser penser que des facteurs autres que ceux qui proviennent des feuilles participeraient au blocage de l'activité méristématique terminale est celui obtenu quand nous effeuillons entièrement les pousses d'un cep juste après l'arrêt de croissance. Nous l'avons déjà comparé au cas du noyer où un tel traitement permet une réactivation de l'apex. Dans ce cas, les feuilles semblent être les seuls éléments qui exercent une contrainte. Chez la vigne, l'amputation des feuilles étant à elle seule

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

inefficace, il existe donc un autre facteur limitant qui empêche le redémarrage du bourgeon. Parmi les phytohormones qui influent sur l'activité méristématique apicale des pousses de vigne, l'importance des cytokinines est bien établie (WOODHAM et ALEXANDER,1966 ; SKENE et KERRIDGE, 1967 ; POOL et POWELL, 1975 ; LILOV et ANDONOVA, 1976). Aussi peut on envisager qu'une diminution de leur biosynthèse par les racines à la fin du cycle végétatif constitue une des entraves à la poursuite de la croissance.

L'hypothèse "c" est sans doute la plus proche de la réalité. Il nous paraît très probable qu'à la fin du cyle végétatif les feuilles adultes acquièrent des propriétés nouvelles (augmentation de la synthèse d'acide abscissique sous l'effet du raccourcissement de la durée du jour ?). L'effet inhibiteur que manifestent soudainement les feuilles adultes apicales est, à cet égard, assez démonstratif. Cela suffit peut-être, bien que nous en doutions, à l'inactivation de l'apex. Quoi qu'il en soit, la prolongation de cet état d'inactivité est, à l'évidence, due à l'instauration d'une situation dont la réversion ne dépend pas que des feuilles (insuffisance de production de cytokinines par les racines ?).

Nous adhérons donc à l'idée que l'arrêt de croissance est la conséquence de l'établissement d'un déséquilibre hormonal. Mais, grâce à nos expériences, il est démontré que ce déséquilibre n'est pas dû à l'évolution du rapport feuilles jeunes/feuilles adultes puisque ce système corrélatif ne nécessite qu'une seule feuille adulte insérée en haut ou en bas de la pousse. L'opportunité de la déficience de facteurs nécessaires à la croissance au moment où les feuilles commencent à devenir inhibitrices expliquerait l'intensité de leurs effets.

4- Concernant les causes du dépérissement de l'extrémité des sarments à la fin du cycle végétatif, les résultats du traitement effeuillage total et des défoliations avec conservation de 8 ou 10 feuilles jeunes permettent déjà d'éliminer une possibilité. L'idée la plus simple en effet est de considérer que c'est la cessation d'activité de l'apex qui est à l'origine de sa mort. Perdant sa qualité de puits, son dépérissement peut s'expliquer simplement par la diminution puis l'interruption des flux trophiques dans sa direction. Parmi les différents schémas explicatifs de la sénescence, celui-ci s'intègre dans les "nutrient deficiency theories" (*in* LESHEM *et al.*,1986 p. 121) diversement formulées par différents auteurs dont MOLISH (1938) a été le pionnier. La discordance des effets de la défoliation totale, sur l'arrêt de croissance d'une part et sur la mort de l'extrémité des axes d'autre part, nous semble aller à l'encontre de cette conception. L'activité du bourgeon terminal étant prorogée d'un mois par l'effeuillage total, si la sénescence apicale n'était qu'une conséquence de l'arrêt de cette activité, nous devrions voir ce processus être retardé du même temps. Or la survie des apex est, en réalité, deux fois plus longue. Cette possibilité d'amplifier, par ce mode de défoliation, l'écart de temps qui sépare l'arrêt de fonctionnement du bourgeon du dessèchement de l'extrémité des tiges montre qu'on l'a soustrait, par ce traitement, à un ou plusieurs facteurs qui interviennent dans ce second évènement. Les résultats obtenus dans le cas des effeuillages avec maintien de 8 ou 10 feuilles jeunes sont encore plus significatifs. Les deux évènements, arrêt de croissance et mort du sommet des rameaux sont alors encore plus dissociés. On voit là que le bourgeon terminal peut rester inactif pendant une longue période avant de dépérir.

C'est alors l'hypothèse selon laquelle la sénescence apicale dépend d'un système corrélatif qui doit être retenue, système corrélatif dans lequel les feuilles adultes de la base des rameaux, c'est-à-dire relativement âgées sont impliquées. Autrement dit les feuilles adultes agissent dans la séquence des évènements suivants : arrêt de croissance → sénescence apicale, ce qui ne signifie pas pour autant qu'ils résultent d'une même influence. Il est même à peu près certain que les mécanismes inducteurs de la diminution de la vitesse de croissance des pousses ne sont pas identiques à ceux impliqués dans la désorganisation des sommets végétatifs. Sinon, pourquoi les feuilles adultes apicales seraient-elles influentes dans le premier de ces processus et pas dans le second ? Pour terminer la discussion sur ce point, rappelons qu'un effeuillage tardif ne permet plus de différer la mort des apex. Cela indique, en première analyse, que le message foliaire à l'origine de cette sénescence est émis bien avant le dessèchement et la chute des sommets des axes. Curieusement, les causes du dépérissement de l'extrémité des sarments à la fin de l'été ont été très peu explorées. Nous savons seulement, suite aux travaux de SHULMAN (1982), que l'on peut provoquer l'abscission des entre-nœuds sommitaux d'une tige de vigne par l'usage d'étéphon. L'éthylène a des effets analogues. Une auxine, le 2-4-5 TP, s'oppose aux actions de ces molécules. La recherche des corrélations pouvant être à l'origine de ces processus de sénescence n'a par contre jamais été abordée. A cet égard, nos résultats sont donc totalement nouveaux.

5- L'état d'aoûtement d'un rameau s'apprécie quantitativement par la longueur cumulée de ses mérithalles qui se sont subérisés. Or, il est bien connu que toute atteinte portée au feuillage (dégâts de grêle, maladies cryptogamiques, carences...) s'accompagne d'une réduction de cette longueur de "bois mûr". Aussi, n'y a-t-il rien de bien nouveau dans le fait que nous constations ici une corrélation positive entre la quantité de feuilles adultes maintenues sur les pousses et la hau-

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

teur sur laquelle elles s'aoûtent. Par contre, certains caractères de cette corrélation sont précisés. En rappelant que les rameaux entièrement effeuillés restent, dans 90 p. cent des cas totalement herbacés (les autres n'ayant au mieux que leurs trois premiers mérithalles très courts de la base qui se subérisent, d'ailleurs imparfaitement) alors qu'avec seulement une feuille basale tous les rameaux, sans exception, sont aoûtés sur la hauteur de plusieurs entre-nœuds, il est clair que l'aoûtement est un processus qui ne peut s'amorcer qu'en présence de feuilles adultes de la base des pousses en si petit nombre soient-elles. Celles-ci ne sont toutefois efficientes que sur une fraction limitée du rameau, celle où l'on constate qu'en augmentant leur nombre on accroît en même temps la longueur de tige aoûtée. A partir d'un certain niveau que nous pouvons fixer, dans nos conditions, à une valeur un peu supérieure à 12 feuilles, l'absence du reste du feuillage n'est plus un facteur limitant pour l'aoûtement. Une pousse de vigne paraît ainsi être aussi dotée de capacités potentielles d'aoûtement qui seraient déterminées par d'autres facteurs que sa garniture foliaire. Les feuilles n'interviendraient que comme révélateurs de ces capacités sans pouvoir agir sur leur grandeur.

L'autre résultat qui mérite d'être commenté concerne l'état d'aoûtement des pousses où un groupe de feuilles apicales, même assez conséquent (8 ou 12 feuilles) est maintenu en permanence. Il montre que ces feuilles ont une efficience très limitée.

6- De nombreux travaux montrent qu'une réduction de la surface foliaire d'un cep de vigne s'accompagne d'une augmentation de l'efficience photosynthétique des feuilles restantes (BUTTROSE, 1966 ; STOEV, 1966 ; YANIN, 1966 ; MAY *et al.*, 1969 ; KLIEWER et ANTCLIFF, 1970 ; KRIEDEMANN, 1977 ; HOFÄCKER, 1978 ; HUNTER et VISSER, 1988a, 1988b). L'amplification de la croissance des feuilles en épaisseur et aussi, dans certains cas, en surface que nous démontrons dans ces expériences peut expliquer ce phénomène. Comme pour l'élongation internodale, cette autre manifestation d'influences foliaires nous a paru mériter d'être approfondie. Les expériences que nous avons alors entreprises en conditions de culture contrôlées (FOURNIOUX, 1996a) nous ont permis de démontrer la réalité du phénomène de "croissance compensatoire" chez la vigne.

Remerciements : Nous adressons nos plus vifs remerciements à Sylvain Debord pour l'aide précieuse qu'il nous a apportée pour la réalisation des illustrations graphiques de cet article.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEWELDT G., 1957. Der Einfluss von Photoperiode und Temperature auf Wachstum und Entwicklung von Holzpflanzen under besonderer Berücksichtigung der Gattung *Vitis*. *Vitis*, **1**, 159-180.

ALLEWELDT G., 1959. Aufnahme und Weiterleitung des photoperiodishen Reizes bei *Vitis vinifera* L. *Naturwiss.*, **46**, 177.

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

ALLEWELDT G. 1964a. Die Wirkung des Störlichtes auf die photoperiodische Reaktion der Rebe. *Vitis*, **4**, 357-364.

ALLEWELDT G., 1964b. Die Umweltabhängigkeit des vegetativen Wachstums, der Wachstumruhe und der Blütenbildung von Reben. I. Die photoperiodischen Wachstumreaktion. *Vitis*, **4**, 11-41.

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

ARNEY S.E., 1956. Studies of growth and development in the Genus *Fragaria*. VIII. The effect of defoliation and leaf initiation and early growth of the leaf initials. *Phyton.*, **6**, 109-120.

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

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

BROQUEDIS M. et BOUARD J., 1989. L'acide abscissique dans différents aspects de la physiologie de la vigne. Connaissance Vigne et Vin, n° hors série "*Aspects actuels de la viticulture*", 89-94.

BUTTROSE M.S., 1966. The effect of reducing leaf area on the growth of roots, stem and berries of Gordo grape-vines. *Vitis*, **5**, 455-464.

CHAMPAGNOL F., 1984. *Eléments de physiologie de la vigne et de viticulture générale*. Imp. DEHAN, Montpellier.

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

CRABBE J., 1969b. Influences foliaires sur la croissance de la pousse annuelle du pommier. II. Effets de défoliations partielles et répétées sur le rythme d'activité

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

apicale et l'élongation de l'axe principal. *Bull. Rech. Agron. Gembloux*, **4**, 206-219.

CUTTER E.G., 1964. Phyllotaxis and apical growth. *New. Phytol.*, **63**, 39-46.

DÜRING H. et BACHMANN O., 1975. Abscisic acid in *Vitis vinifera* in the period of bud dormancy by high pressure liquid chromatography. *Physiol. Plant,* **34**, 201-203.

DÜRING H. et KISMALI I., 1975. Die rolle der abscisinsaüre bei der Knospenruhe di-und tetraploider rebsorten. *Vitis*, **4**, 89-96.

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

FOURNIOUX J.C. et BESSIS R., 1984. Physiologie de la croissance chez la vigne : Influences foliaires. *Vitis*, **23**, 231-241.

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

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

FOURNIOUX J.C., 1996b. L'élongation internodale chez la vigne (*Vitis vinifera* L.) : Influences foliaires et rôle de l'apex. *J. Int. Sci. Vigne Vin*, **30**, 171-186.

FULFORD R.M., 1965. The morphogenesis of apple buds. I. The activity of the apical meristem. *Ann. Bot.*, **29**, 167-180.

HOFÄCKER W., 1978. Investigations on the photosynthesis of vines. Influence of defoliation, topping, gindling and removal of grapes. *Vitis*, **17**, 10-22.

HUNTER J.J. et VISSER J.H., 1988a. Distribution of 14C-Photosynthetate in the shoot of *Vitis vinifera* L. cv Cabernet Sauvignon. II. The effect of partial defoliation. *S. Afr. J. Enol. Vitic.*, **9**, 10-15.

HUNTER J.J. et VISSER J.H., 1988b. The effect of partial defoliation, leaf position and developmental stage of the vine on the photosynthetic activity of *Vitis vinifera* L. cv Cabernet Sauvignon. *S. Afr. J. Enol. Vitic.*, **9**, 9-15.

HUSSEY G., 1963. Growth and development in the young tomato. II. The effect defoliation on the development of the shoot apex. *J. Experim. Bot.*, **14**, 326-333.

JACOBS W.P. et BULLWINKEL B., 1953. Compensatory growth in *Coleus* shoots. *Amer. J. Bot.*, **40**, 385-392.

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

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

KLIEWER W.M. et ANTCLIFF A.J., 1970. Influence of defoliation, leaf darkening and cluster shading on the growth and composition of Sultana grapes. *Am. J. Enol. Vitic.*, **21**, 26-36.

KRIEDEMANN P.E., 1977. Vineleaf photosynthesis. *Proc. Int. Symp. on the quality of the vintage.* Le Cap, 67-87.

LESHEM Y.Y., HALEVY A.H. et FRENKEL C., 1986. *Developments in crop science (8). Process and control of plant senescence.* Elsevier, Amsterdam.

LILOV D. et ANDONOVA T., 1976. Cytokinins, growth, flower and fruit formation in *Vitis vinifera*. *Vitis*, **15**, 160-170.

MAUGET J.C., 1976. Croissance et ramification de la pousse de l'année de jeunes noyers (*Juglans regia*). *Physiol. vég.*, **14**, 215-232.

MAY P., SHAULIS N.J. et ANTCLIFF A.J., 1969. The effect of controlled defoliation in the Sultana vine. *Am. J. Enol. Vitic.*, **20**, 237-250.

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

MOLISCH H., 1938. *The longevity of plants.* Science Presse, Lancaster.

NEVILLE P., 1968. Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. I. Mise en évidence expérimentale de corrélations jouant un rôle dans la morphogenèse et la croissance des bourgeons et des tiges. *Ann. Sci. Nat.*, Bot., 12e série, 9, 433-510.

NEVILLE P., 1969. Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. III. Etude histologique et expérimentale de la sénescence des bourgeons. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 12e série, **10**, 301-324.

NIGOND J., 1961. Contribution à l'étude de la dormance de la vigne sous le climat du Languedoc. *Thèse Doctorat ès Sciences*, Université de Paris.

NIGOND J., 1966. Recherches sur la dormance des bourgeons de la vigne. *Thèse Doctorat ès Sciences*, Université d'Orsay.

POOL R.M. et POWELL L.E., 1975. The influence of cytokinins on *in vitro* shoot development of "concord" grape. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **100**, 200-205.

RIBÉREAU-GAYON J. et PEYNAUD E., 1980. *Traité d'Ampélologie*. Sciences et techniques de la vigne. Ed. Dunod, Paris.

SHULMAN Y., 1982. Shedding of the upper parts of grapevine shoots. *Scientia Horticulturae*, **16**, 357-365.

SKENE K.G.M. et KERRIDGE G.H., 1967. Effect of root temperature on cytokinin activity in root exsudate of *Vitis vinifera* L. *Plant Physiol.*, **42**, 1131-1139.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

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

TAKEGAMI T., 1975. A study on senescence in tobacco leaf disks. I. Inhibition by benzylaminopurine of decrease in protein level. *Plant and Cell Physiol.*, **16**, 407-416.

WOODHAM R.C. et ALEXANDER M.C.E., 1966. The effect of root temperature on development of small fruiting Sultana vines. *Vitis*, **5**, 345-350.

YANIN G.J., 1966. The quantitative regulation of the leaf surface of grape bushes. *Soviet. Pl. Physiol.*, **13**, 480-487.

Manuscrit reçu le 27 septembre 1997 ;
accepté pour publication le 17 octobre 1997

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)