Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin, 1996, **30**, N°2, 53-65

MISE EN ÉVIDENCE ET ANALYSE DES CARACTÈRES DU PHÉNOMÈNE DE « CROISSANCE COMPENSATOIRE » FOLIAIRE CHEZ LA VIGNE (*VITIS VINIFERA* L.)

DEMONSTRATION AND STUDY OF CHARACTERS OF FOLIAR « COMPENSATORY GROWTH » PHENOMENON IN GRAPEVINE (*VITIS VINIFERA* L.)

J.C. FOURNIOUX

Laboratoire des Sciences de la Vigne, Institut Jules Guyot, Université de Bourgogne,
B.P. 138, 21004 Dijon cedex (France)
Email : jean-claude.fournioux@u-bourgogne.fr

Résumé : Des expériences d'effeuillage et d'écimage montrent que la croissance d'une feuille de vigne est limitée, à la fois par le bourgeon terminal et par les jeunes ébauches qui s'étalent au-dessus d'elle. Si on libère une jeune feuille de ces contraintes, elle réalise une croissance supérieure à la normale qualifiée de « croissance compensatoire ». C'est quand une feuille est dans sa phase de vitesse d'extension maximale qu'elle est la plus compétente pour réaliser cette « croissance compensatoire ». Celle-ci n'est pas due à une croissance prolongée dans le temps mais à une vitesse d'extension majorée. Des applications exogènes d'auxines empêchent ou limitent cette croissance ; l'acide gibbérellique est sans effet. L'intérêt appliqué de ces résultats est discuté.

Abstract : Defoliation and decapitation experiments showed that the growth of a grapevine leaf was inhibited by both the terminal bud and the younger higher leaves. There is a phenomenon of synergy between these two influences. A young leaf freed of these two influences showed a higher growth rate than the norm ; this is « compensatory growth ». It is when a leaf is in its phase of maximal growth that it is most able to realize this « compensatory growth ». This is not due to a longer growth time, but more to a faster growth rate. This « compensatory growth » is not the consequence of competition between leaf growth and internodal elongation. Exogenous applications of auxins prevented or restricted this growth ; gibberellic acid had no effect. These results partly explain those of other authors who demonstrate that reduction in the leaf area of a vine is accompanied by an increase in photosynthetic efficiency of the remaining leaves.

Mots-clefs : *Vitis vinifera*, croissance foliaire, compensation, effeuillages, écimages, auxines, gibbérelline

Key words : *Vitis vinifera*, leaves growth, compensation, defoliations, decapitations, auxins, gibberellin

INTRODUCTION

En regard de l'abondance bibliographique dont on dispose dans le domaine des corrélations entre bourgeons, les études consacrées aux influences qui régissent la croissance et la morphogenèse des feuilles sont peu nombreuses. Les travaux réalisés par NEVILLE chez *Gleditsia triacanthos* (1964, 1970a, 1970b, 1970c, 1974) et AMER et NEVILLE (1977) sont parmi les plus complets sur ce sujet. Les contraintes subies par les feuilles dans leur accroissement ont également été mises en évidence par AVERY (1934) chez le tabac, GOODWIN (1937) chez *Solidago* sp., JACOBS et BULLWINKEL (1953) chez le *Coleus*, ARIAS (1974) chez une variété de cerisier et KIGEL (1980) chez *Phaseolus vulgaris*. Tous ces travaux démontrent qu'une croissance foliaire supérieure à la normale est possible. Ce sont généralement l'excision de l'apex et/ou des défoliations qui s'avèrent être efficaces. JACOBS et BULLWINKEL (1953) comparent cette stimulation de la croissance d'organes végétaux par l'ablation systématique d'autres organes au phénomène d'hypertrophie compensatrice courant dans le règne animal. C'est pour cette raison qu'ils emploient l'expression de « croissance compensatoire » (« compensatory growth »). Nous emprunterons cette formulation à ces auteurs dans la suite de cet article. L'élégance du travail d'ARIAS (1974) qui met en évidence les phénomènes de compétition qui peuvent exister entre feuille, entre-nœud et bourgeon axillaire est à souligner. Cet auteur montre en particulier que, chez le cerisier, l'accroissement supranormal d'une feuille est une des expressions de processus concurrentiels entre la feuille et son propre entre-nœud.

La possibilité pour une feuille de vigne d'effectuer une croissance additionnelle nous a été révélée par cer-

taines modalités d'effeuillage réalisées au vignoble (FOURNIOUX, 1995). Sur la base des données bibliographiques que nous venons d'exposer, cet effet nous est apparu comme pouvant traduire l'existence de corrélations qui, au cours de l'édification normale du rameau de vigne, limitent l'accroissement de ses feuilles. Les expériences qui suivent, entièrement effectuées dans une pièce climatisée, ont été conçues pour vérifier la réalité de tels phénomènes et en analyser les caractéristiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I — MATÉRIEL VÉGÉTAL

Cette étude a été réalisée sur le cépage Pinot noir. Des boutures à un œil ont été confectionnées dans la partie moyenne de sarments prélevés pendant l'hiver au vignoble (boutures d'environ 7 cm de longueur et d'un diamètre compris entre 8 et 11 mm). Après 2 mois de culture dans les conditions précisées au paragraphe suivant, les boutures ont produit des plants bien enracinés parmi lesquels nous avons sélectionné ceux nécessaires à nos expériences, chaque lot étant constitué de 30 boutures. Cette sélection s'est faite sur la base de la longueur des rameaux, seuls les plants ayant une pousse comprise entre 50 et 70 cm ont été retenus. Le nombre de feuilles portées par ces pousses était de l'ordre de 15 à 20. Dans un souci de simplification de nos modèles expérimentaux nous avons systématiquement supprimé tous les bourgeons anticipés lorsque ceux-ci manifestaient les premiers signes d'une entrée en croissance.

II — CONDITIONS DE CULTURE

Les boutures ont été cultivées dans des godets (section carrée 7 x 7 cm et 10 cm de hauteur) sur un mélange 50/50 de gravier siliceux (granulométrie 0/4) et de tourbe neutre. Elles ont été arrosées, deux fois par semaine, par une solution nutritive dont la composition a été établie par Yves COÏC (INRA, Versailles, station de Physiologie végétale) après qu'il eût analysé des échantillons des eaux de la ville de Dijon. La formule de cette solution nous a été aimablement communiquée par Jean LARRUE (INRA Dijon, station de Physiopathologie).

Le pH de cette solution réalisée avec de l'eau de ville variait entre 6 et 6,5.

La pièce climatisée dans laquelle les expériences ont été effectuées était régulée de la façon suivante : température de 26°C/jour et 22°C/nuit avec des écarts thermiques n'excédant pas 2°C ; énergie lumineuse de 100 $\mu mol.mol^{-1}$ fournie par des tubes fluorescents (Philips TL 33, blanc industrie) ; photopériode de 16 h jour/8 h nuit ; hygrométrie maintenue à 80 p. cent par un humidificateur DEFENSOR 505 connecté à une sonde.

III — MÉTHODES EMPLOYÉES POUR ÉVALUER LA CROISSANCE FOLIAIRE

CARBONNEAU (1976a et 1976b) a mis au point une méthode rapide et fiable d'évaluation de la surface d'une feuille de vigne. Le paramètre utilisé par cet auteur est la somme des longueurs des 2 premières nervures latérales ($\sum$ L2) pour lequel il montre qu'il est en très bonne corrélation avec la surface réelle du limbe. Bien que le Pinot noir ait été une des variétés sur lesquelles CARBONNEAU (1976a) avait testé la fiabilité de son procédé, nous devions en vérifier la validité sur notre matériel constitué de feuilles développées sur des boutures en pièce climatisée et non, comme dans le travail de cet auteur, sur des ceps au vignoble. CARBONNEAU (1976a) invite lui-même à réviser l'échelle des surfaces établie pour un cépage donné chaque fois que les données éco-physiologiques changent. Sur 30 boutures cultivées à cette fin, dont les pousses n'avaient jamais moins de 15 feuilles, nous en avons prélevé 100, au hasard, depuis l'apex des tiges jusqu'à leur base. Les feuilles récoltées étaient ainsi de tous âges, de toutes tailles et de formes assez variées. Ce procédé d'échantillonnage a été emprunté à CARBONNEAU (1976a), à la différence près que cet

Macroéléments		Microéléments	
$Ca(NO_3)_2$	0,328 gl^{-1}	$MnSO_4$	2 mgl^{-1}
NH_4NO_3	0,320 gl^{-1}	H_3BO_3	1,5 mgl^{-1}
KNO_3	0,202 gl^{-1}	$ZnSO_4$	0,5 mgl^{-1}
$MgSO_4$	0,123 gl^{-1}	$CUSO_4$	0,25 gl^{-1}
KH_2PO_4	0,122 gl^{-1}	$(NH_4)_2Mo_2O_7$	0,05 gl^{-1}
K_2SO_4	0,043 gl^{-1}		
K_2HPO_4	0,017 gl^{-1}	séquestrène de fer (138 Fe)*	10 mgl^{-1}

*Chélate de fer sodique de l'acide EDDHA technique contenant environ 5,9 p. cent de Fe métallique (CIBA-GEIGY)

auteur ne collectait que 50 feuilles. Si nous avons doublé ce nombre, c'est en raison du mode d'évaluation de l'aire des limbes que nous avons employé, nettement moins précis que celui dont il a fait usage. Après récolte, toutes ces feuilles ont été rassemblées, étalées et soigneusement numérotées sur des cartons blancs qui ont été ensuite photocopiés sur bristol. Après avoir mesuré la somme des L2, chaque image foliaire a été minutieusement découpée et pesée sur une balance de précision. Cette façon de faire est certes fastidieuse et d'une bien moindre précision que des mesures par planimétrie. Ne disposant pas d'appareillage nécessaire à la réalisation de telles mesures, elle nous a paru néanmoins beaucoup moins approximative que tout autre procédé cherchant à assimiler le contour d'une feuille à une ou à un ensemble de formes géométriques. La courbe de régression que nous avons pu ainsi établir, entre chaque valeur pondérale et le paramètre linéaire ΣL2 correspondant (figure 1) est très comparable à celle produite pour exemple par CARBONNEAU (1976a, p. 332) pour le Cabernet sauvignon. Le coefficient de corrélation de 0,971 est en outre supérieur à celui obtenu par cet auteur chez le Pinot noir (0,944). Dès lors le paramètre Σ L2 pouvait très valablement rendre compte de l'état de croissance laminaire des feuilles dans nos conditions de culture. Pour pouvoir le rapporter à des surfaces, nous avons converti les poids mis en ordonnées sur la courbe de la figure 1 en cm^2. Il nous a suffi pour cela d'évaluer le poids moyen de 10 carrés de 50 cm^2 découpés dans le bristol utilisé pour les photocopier. Nous avons alors établi une échelle des surfaces que nous avons ensuite utilisée pour l'estimation de l'aire des feuilles dans la plupart de nos essais.

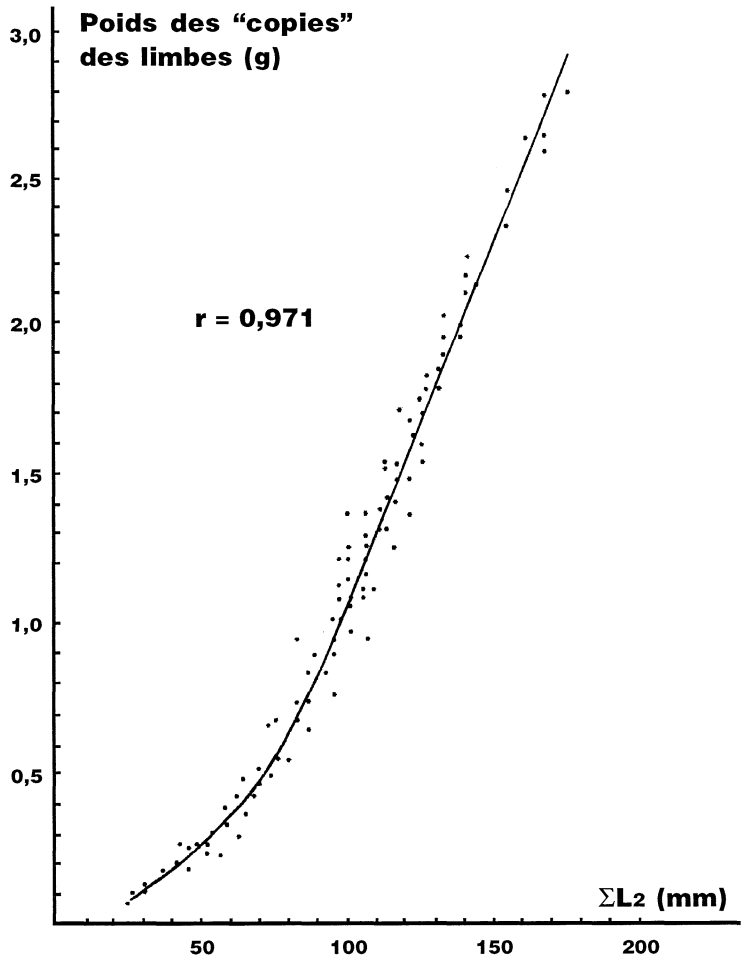


Fig. 1 - Courbe de régression entre la somme des longueurs des 2 premières nervures latérales (ΣL2) et la surface des limbes foliaires appréciée en valeurs pondérales

L'erreur commise en procédant ainsi ne pouvait toutefois être négligée et surtout nous ne pouvions pas l'estimer avec précision. Aussi, par prudence, avons-nous mesuré 2 autres paramètres : la longueur L, distance entre le point pétiolaire et le sommet du lobe médian et la largeur l, distance entre les extrémités des 2 lobes latéraux supérieurs. Ces mesures étant également un bon reflet de la surface d'une feuille de vigne (BAJESCU et *al.*, 1957 ; MANIVEL et WEAVER, 1974), nous les avons jugées suffisantes pour traduire les résultats de certaines expériences.

RÉSULTATS

I — MISE EN ÉVIDENCE DU PHÉNOMÈNE DE « CROISSANCE COMPENSATOIRE »

Sur un lot de 30 boutures le bourgeon terminal est sectionné juste au-dessus de la dernière feuille déployée. Sur chaque pousse du lot témoin nous repérons le niveau d'insertion de cette feuille la plus jeune en nouant lâchement un fil de couleur autour de l'entre-nœud sous-jacent. Dans le même temps nous mesurons les paramètres ΣL2 (converti en surface S), L et l sur les 8 feuilles apicales. 20 jours plus tard ces mêmes mesures sont reprises.

Les résultats de cette expérience (figure 2) montrent que les feuilles situées le plus près du point de décapitation, surtout celles de rangs 1 et 2, ont réalisé une croissance nettement supérieure à celle du lot témoin. La réponse est moins importante pour la feuille n°3. L'accroissement des feuilles 4 et 5 a aussi été majoré mais cette fois les écarts par rapport au témoin ne sont plus significatifs. Plus bas encore (nœuds 6 à 8), la décapitation n'a pas modifié la croissance foliaire.

La « croissance compensatoire », au sens de JACOBS et BULLWINKEL (1953), existe donc bien chez la vigne. Le bourgeon terminal exerce un contrôle sur la croissance foliaire en la limitant. La capacité qu'a

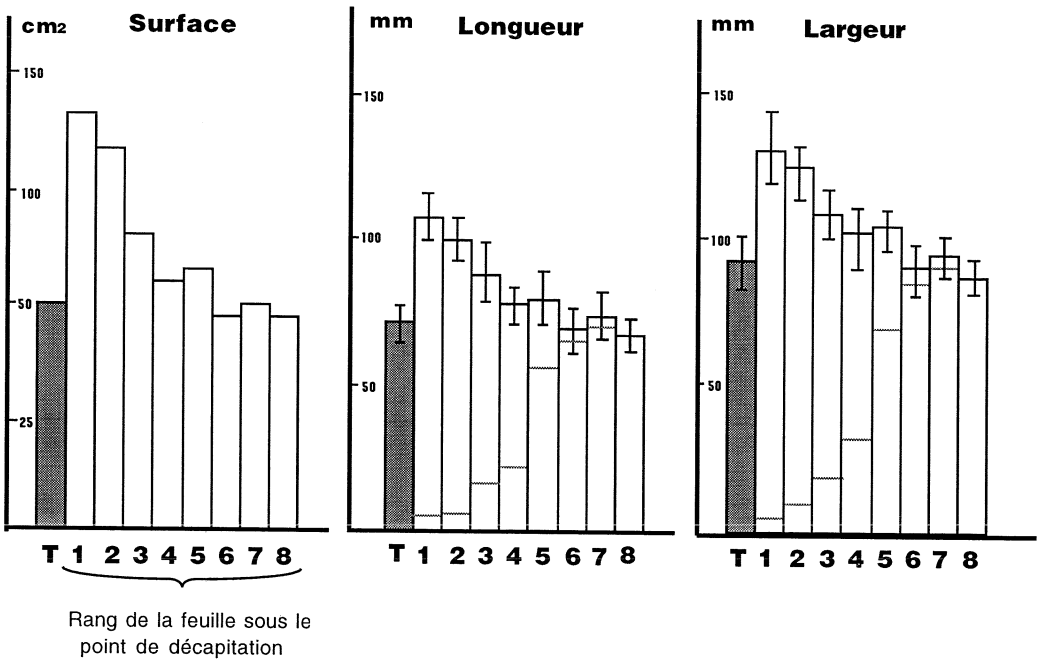


Fig. 2 - Dimensions moyennes finales atteintes par les 8 feuilles sous-jacentes au point d'excision de l'apex 20 jours après la réalisation de cette opération.

Les valeurs témoins (T) correspondent à des moyennes calculées à partir de mesures effectuées sur 30 feuilles adultes de rameaux non écimés, insérées dans la même portion d'axe que celle envisagée sur les rameaux décapités. Les traits en pointillé portés sur les histogrammes relatifs à la longueur et à la largeur des feuilles correspondent à leurs valeurs moyennes initiales le jour de l'ablation de l'apex. Les traits verticaux correspondent aux écarts types.

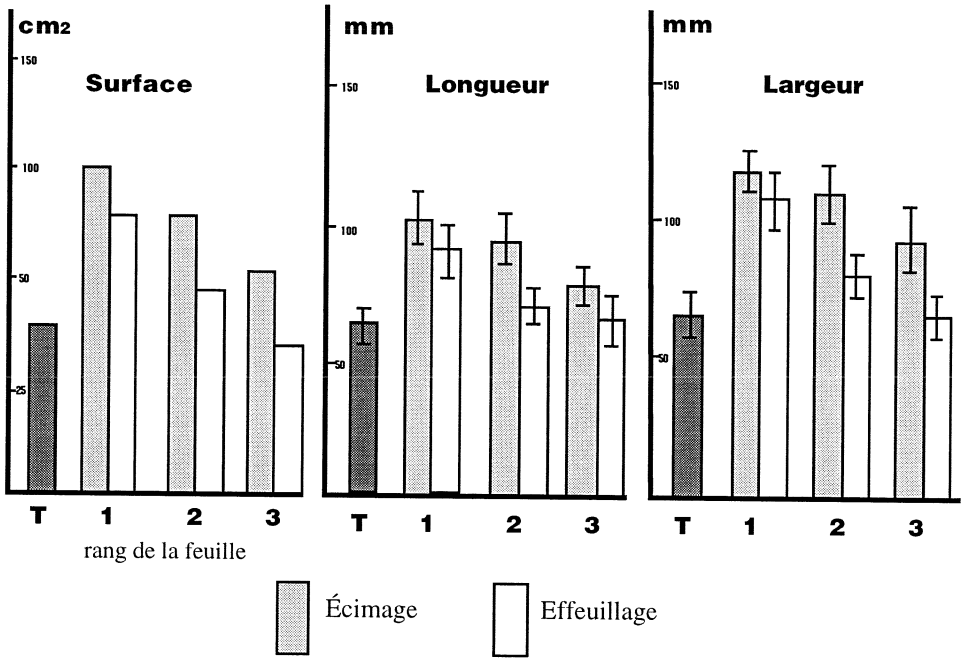


Fig. 3 - Comparaisons des effets d'une ablation de l'apex (écimage) et d'une excision régulière des jeunes ébauches néoformées (effeuillage) sur la croissance des feuilles sous-jacentes. Dimensions moyennes finales atteintes par les 3 feuilles situées sous le point de décapitation comparées à celles des 3 feuilles insérées directement sous la partie défoliée des tiges. Les traits verticaux correspondent aux écarts types.

Les valeurs témoins (T) correspondent à des moyennes calculées à partir de mesures effectuées sur 30 feuilles adultes de rameaux non traités insérées dans la même portion d'axe que celle envisagée sur les lots décapités et effeuillés.

une feuille de réaliser une croissance additionnelle décroît progressivement avec son éloignement par rapport au point de décapitation. Bien que le mot n'ait jamais été employé apparemment pour des feuilles, nous croyons pouvoir décrire ce caractère en terme d'acrotonie.

II — ANALYSE DES CAUSES ET DES CARACTÈRES DE CE PHÉNOMÈNE

1°) Etude du rôle respectif de l'apex et des feuilles néoformées dans le contrôle de la croissance des jeunes feuilles déjà mises en place.

Les effets constatés dans l'expérience précédente sont-ils une conséquence directe de la suppression du bourgeon terminal ou bien sont-ils dus à l'absence de formation de nouvelles ébauches au-dessus des feuilles réactives, suite à la décapitation ? En d'autres termes, la « croissance compensatoire » résulte-t-elle de la levée d'une inhibition exercée uniquement par l'apex ou est-elle la conséquence de la disparition de corrélations interfoliaires ?

Pour résoudre ce problème nous avons comparé les effets de 2 traitements appliqués le même jour au-dessus de la plus petite feuille déployée : section de l'apex d'une part et, d'autre part, excision régulière (tous les 2 jours) des jeunes ébauches en respectant le bourgeon terminal. Seules les 3 plus jeunes feuilles, reconnues auparavant comme étant les plus aptes à effectuer un accroissement supranormal, ont été mesurées, au début et à la fin (après 18 jours) de l'expérience.

Les résultats enregistrés sur le lot écimé (figure 3) sont tout à fait cohérents avec ceux obtenus initialement. Le lot effeuillé montre, pour sa part, un fait intéressant (figure 3). L'ablation entretenue des jeunes ébauches n'a des effets comparables à ceux de la décapitation que sur la feuille de rang 1 insérée directement sous la partie apicale défoliée de la tige. Pour la feuille de rang 2, ce traitement est beaucoup moins efficient que l'ablation du bourgeon. La feuille insérée au nœud n°3 ne réalise pas de « croissance compensatoire » sur ces rameaux effeuillés. Cette expérience a été renouvelée 2 fois en donnant exactement les mêmes résultats.

L'augmentation très significative des dimensions de la feuille de rang 1 obtenue en détachant, au-dessus d'elle, toutes les jeunes ébauches dès leur déploiement montre que cette pratique libère cette feuille d'une contrainte. Des corrélations interfoliaires sont donc en jeu dans les mécanismes qui régulent l'accroissement laminaire des limbes chez la vigne. L'emploi de l'expression de « croissance compensatoire » ne s'en trouve que plus justifié. Le traitement « défoliation » qui préserve l'apex s'étant toutefois toujours révélé, dans nos 3 essais, moins efficace que le pincement du bourgeon terminal nous en déduisons que ce dernier intervient aussi pour limiter la croissance des feuilles.

Ces premières conclusions nous permettent d'envisager le devenir des feuilles de rang 2 et 3 de la façon suivante. Sur les pousses décapitées, la feuille n°2 ne reste plus que sous l'influence d'une seule feuille ce qui ne suffit pas à restreindre notablement son accroissement additionnel. Par contre la feuille n°3 cumule l'action de celles de rangs 1 et 2, d'où un déclin sensible de l'intensité de sa réponse. Le fait que l'effeuillage ne permette plus qu'une « croissance compensatoire » très discrète pour la feuille de rang 2 et nulle pour celle de rang 3 paraît indiquer qu'il y aurait synergie entre l'influence exercée par l'apex et celle émanant d'une jeune ébauche,

A la lumière des résultats de cette nouvelle expérience, la diminution de l'importance de la « croissance compensatoire » avec la distance par rapport au niveau d'écimage, notée à l'issue de notre première expérience, peut être interprétée de trois façons :

- Perte progressive des capacités d'une feuille à effectuer un accroissement additionnel au cours de son vieillissement.

- Feuilles de rangs inférieurs restant sous la contrainte de celles placées plus haut ; contrainte d'autant plus grande, si elle est cumulée, que la feuille est située plus bas.

- Association des deux processus énoncés ci-dessus.

Ainsi une autre approche expérimentale était-elle nécessaire pour étudier précisément les capacités réelles des feuilles à effectuer cette « croissance compensatoire ».

2°) Etude des capacités réelles des feuilles à réaliser une « croissance compensatoire » en relation avec leur état de développement

a - Effets de décapitations réalisées au-dessus de feuilles d'âge croissant.

Cet essai a nécessité 300 boutures avec des pousses de même grandeur (60 cm environ) et en pleine croissance. Ces boutures ont été réparties en 10 lots :

- 1 lot témoin (T_1, figure 4) sur lequel on ne fait que mettre un repère sous la plus jeune feuille de chaque rameau (feuille notée n°1) ;

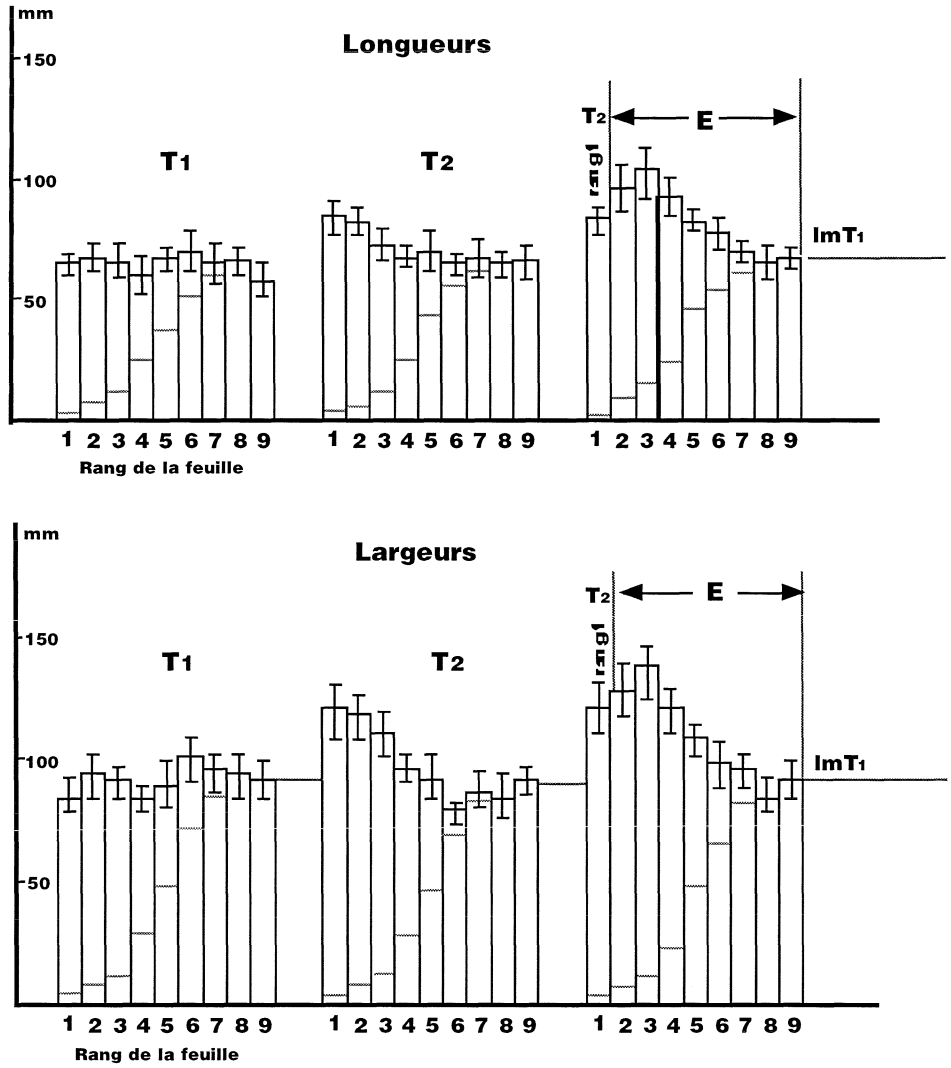


Fig. 4 - Effets de décapitations réalisées au-dessus de feuilles d'âges croissants sur leur accroissement laminaire.
T_1 : témoin non décapité ; longueurs et largeurs finales des 9 feuilles sous-jacentes à l'apex au premier jour de l'essai.
T_2 : autre lot témoin décapité au-dessus de la plus jeune feuille (rang 1) ;
longueurs et largeurs finales des 9 feuilles insérées sous le point de décapitation.
E : ensemble des 8 lots décapités au-dessus des feuilles de rang 2 - 3 - 4 ...9 comptés depuis l'apex ;
longueurs et largeurs finales de la feuille insérée sous le point de décapitation.
Les traits verticaux correspondent aux écarts types.

La condition « décapitation au-dessus de la feuille rang 1 » étant celle réalisée chez le lot T_2, les dimensions moyennes finales de cette feuille sont reportées à gauche de l'histogramme relatif à l'ensemble E (T_2, rang 1).
Les traits en pointillé correspondent aux dimensions moyennes initiales des feuilles le jour de la mise en place de l'essai.

- 1 second lot de référence (T_2, figure 4) où les 30 pousses sont, comme dans notre première expérience, décapitées au-dessus de la plus jeune feuille (feuille n°1) ;

- 8 lots « essais » (E, figure 4) correspondant à des écimages pratiqués au-dessus des feuilles de rangs 2 - 3 - 4... jusqu'au rang 9 compté depuis l'apex. Outre son rôle de témoin, le lot T_2 constitue en même temps l'essai « écimage au-dessus de la feuille de rang 1 ».

Sur les 2 premiers lots, nous mesurons au début et à la fin de l'expérience, soit 22 jours plus tard, les 9 feuilles apicales (pour le lot témoin, il s'agit de leur position initiale au départ de l'expérience) Sur les 8 autres lots, nous ne prenons les dimensions que de la feuille insérée sous la section de l'axe. Étant donné la lourdeur de cette étude, nous nous sommes limités aux mesures de L et l. Les résultats de nos premières expériences nous avaient montré la bonne corrélation entre ces 2 paramètres et $\sum$ L2. Aussi avons-nous pensé pouvoir nous priver de ce dernier.

Les résultats de cette étude sont transcrits dans la figure 4. Ils montrent que les véritables aptitudes d'une

feuille à s'accroître plus que la normale ne se révèlent que quand la tige est sectionnée directement au-dessus d'elle. Avec cette façon d'opérer, il apparaît en outre qu'il existe deux gradients dans ces aptitudes : en augmentation du rang 1 au rang 3 avec réponse optimale pour les feuilles insérées à ce niveau, en diminution à partir du nœud n°4 pour devenir nulles chez les feuilles qui ont déjà achevé leur croissance au moment du rognage (rangs 8 et 9).

b - Effets comparés d'une décapitation et d'une défoliation réalisées au-dessus de feuilles d'âge croissant

Les effets de ces 2 types de mutilations ont été analysés à 4 niveaux : feuilles de rang 1 - 3 - 5 et 7 sous l'apex. Nous n'avons pas jugé utile pour cette expérience d'envisager tous les rangs successifs de 1 à 9 comme précédemment. Cela aurait nécessité une quantité de plants beaucoup trop importante. L'évolution des capacités d'une feuille à faire une « croissance compensatoire » en fonction de son âge se manifeste de la même façon avec les deux traitements (figure 5). Les feuilles insérées au nœud n°3 apparaissent à nouveau comme privilégiées pour réaliser une telle croissance. On notera que les écimages sont, cette fois encore, plus efficaces que les effeuillages, ce qui renforce l'idée que le bourgeon terminal est un des éléments contraignants de l'accroissement foliaire.

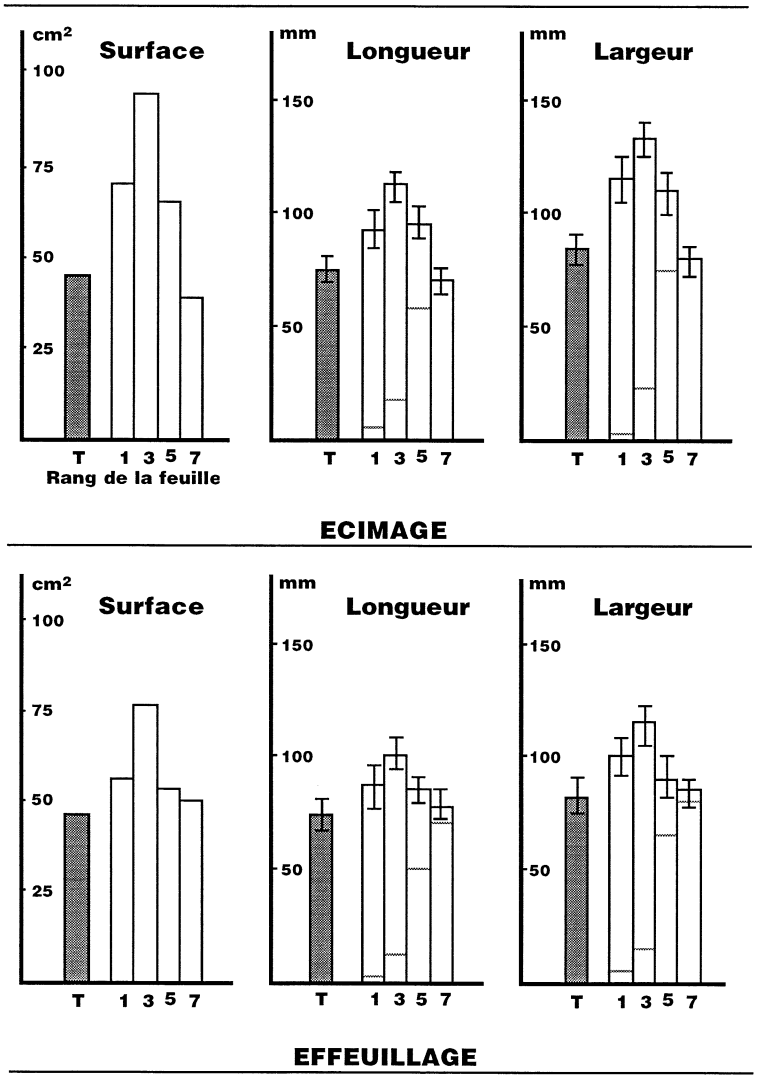


Fig. 5 - Effets comparés d'un écimage et d'un effeuillage, réalisés au-dessus de feuilles d'âges croissants, sur leur accroissement laminaire (dimensions moyennes finales des limbes, les traits verticaux correspondent aux écarts types).

Les rangs 1 - 3 - 5 et 7 correspondent à la position initiale des feuilles par rapport à l'apex au premier jour de l'expérience. Les traits en pointillé indiquent qu'elles étaient alors leurs dimensions. Les valeurs témoins (T) correspondent à des moyennes calculées à partir de mesures effectuées sur 30 feuilles adultes de rameaux intacts insérées dans la même portion d'axe que celle envisagée sur les rameaux décapités.

c - Conclusions et discussion

Au contraire de ce que laissaient penser les résultats de la première expérience, ce ne sont pas les feuilles les plus jeunes qui sont les plus réactives. Celles qui présentent cette propriété ont atteint environ 25 p. cent de la surface définitive d'une feuille normale pour nos conditions de culture.

Au vu des résultats de cet essai, nous pouvons affirmer maintenant que, sur une tige uniquement privée de son bourgeon terminal, la feuille supérieure de rang 1 exerce une véritable dominance sur les feuilles sous-jacentes. L'inhibition exercée par cette jeune ébauche est particulièrement intense. En effet, des feuilles potentiellement plus aptes qu'elle à réaliser un accroissement additionnel, celle de rang 3 notamment, non seulement ne peuvent exprimer cette capacité mais font même une « croissance compensatoire » inférieure à cette feuille sommitale.

Dans la portion la plus élevée de l'axe caulinaire (les 3 premiers nœuds pour les rameaux sur lesquels nous avons expérimenté), l'acrotonie de croissance foliaire consécutive à une décapitation résulte uniquement de corrélations interfoliaires. Plus bas, à partir du 4e nœud sous l'apex, les cumuls des inhibitions basipètes qui proviennent des jeunes ébauches sus-jacentes, liés à la baisse de l'aptitude des feuilles à effectuer une croissance supranormale expliquent qu'elles ne dépassent pas les dimensions habituelles.

A la lumière de ces données nouvelles, il convient de revenir sur certains faits constatés dans notre confrontation des effets d'un écimage et d'un effeuillage opérés au-dessus de la dernière ébauche dégagée du bourgeon terminal. La synergie évoquée alors entre l'action de l'apex et celle exercée par les jeunes ébauches pour expliquer les différences importantes notées dans les dimensions finales des feuilles de rangs 2 et 3 selon qu'il y avait eu excision de l'apex ou défoliation se confirme parfaitement. Nous disposons en effet maintenant de tous les éléments pour apprécier l'importance relative des influences exercées par le bourgeon apical et les jeunes ébauches. Il nous suffit pour cela de comparer les performances de la feuille de rang 3 dans les situations suivantes : rognage et effeuillage réalisés directement au-dessus de cette feuille (figure 5) ou 2 feuilles plus haut (figure 3). Il en ressort que le bourgeon terminal seul n'a qu'une action modérée (« croissance compensatoire » un peu plus faible avec un effeuillage de la portion d'axe supérieure à la feuille n°3 qu'avec une suppression totale de cette partie du rameau - figure 5) telle qu'elle ne réussit pas à masquer les aptitudes particulières de cette feuille à réaliser une « croissance compensatoire ».

Les plus jeunes feuilles du rameau (rangs 1 et 2) ont par contre un pouvoir inhibiteur plus important que l'apex puisque, au contraire de celui-ci, leur maintien (écimage au dessus de l'ébauche n°1 - figure 3) empêche cette fois la feuille sous-jacente de rang 3 d'exprimer ses capacités privilégiées à effectuer une croissance compensatoire. L'empêchement total d'une croissance compensatoire de cette même feuille lorsqu'il y a coexistence de l'apex et des 2 ébauches sus-jacentes (effeuillage au-dessus de la plus jeune feuille de rang 1 - figure 3) prouve la synergie entre ces 2 catégories d'organes.

3°) Analyse des caractères particuliers de l'accroissement du limbe d'une feuille qui réalise une « croissance compensatoire »

Par cette expérience, nous avons voulu mettre en évidence les particularités des courbes d'accroissement d'une feuille qui fait une « croissance compensatoire » et, en même temps, voir dans quelle mesure ces courbes diffèrent en fonction des variations des capacités foliaires vis-à-vis de ce phénomène. Aussi, pour satisfaire à ces deux objectifs, nous avons conduit cette analyse à 3 niveaux différents : rang 1, feuille n'ayant pas encore acquis l'aptitude maximale à effectuer un accroissement additionnel - rang 3 : feuille possédant cette propriété - rang 5 : feuille ayant déjà perdu une partie de ces potentialités. Après section de 30 pousses au-dessus de chacun de ces nœuds, nous avons suivi quotidiennement la croissance laminaire des feuilles insérées à ces 3 niveaux en mesurant seulement L et l. Les feuilles occupant originellement les mêmes situations sur 30 rameaux non traités, repérées au départ selon notre procédé habituel, ont fait l'objet des mêmes mesures.

Les courbes réunies dans la figure 6a appellent les commentaires suivants.

Celles relatives au rang 1 du lot témoin méritent d'être regardées en premier dans la mesure où elles nous montrent comment grandit normalement une feuille dans nos conditions de culture. On y voit que, tant dans le sens de la longueur que dans celui de la largeur, l'accroissement foliaire présente le profil classique d'une courbe sigmoïde. Leur tracé général est le même que celui des courbes de croissance de surfaces foliaires reproduites par HUGLIN (1986, p. 79) d'après des mesures faites à l'ENA de Montpellier en 1917 ou de celles, beaucoup plus récentes, établies par CARBONNEAU (1976b) et BERNARD (1980).

Concernant maintenant la « croissance compensatoire », on notera qu'elle n'est pas due à une prolongation de la période de croissance du limbe mais à des modifications de sa cinétique. Pour les 3 niveaux consi-

dérés, les feuilles atteignent des dimensions supérieures à la normale parce que, entre le temps où elles sont libérées des contraintes qui limitent naturellement leur croissance et celui où celle-ci doit normalement s'achever, leur vitesse de déploiement est accélérée.

L'examen attentif de ces courbes indique que les capacités d'une feuille à amplifier sa croissance ne sont peut-être pas sans relation avec la période d'accroissement dans laquelle elle se trouve. En se référant aux courbes témoins on observe en effet que les feuilles de rangs 1, 3 et 5 au-dessus desquelles la tige est excisée sont alors à 3 étapes différentes de leur accroissement. Les feuilles n°3 sont à l'apogée de leur vitesse de croissance. Celles de rang 1 n'en sont qu'à la première période d'accélération. Les dimensions initiales des feuilles de rang 5 indiquent qu'elles sont, au moment de l'écimage, déjà très proches du point d'infléchissement de leur vitesse d'extension. Doit-on en conclure que c'est lorsque la vitesse de déploiement d'une feuille est maximale qu'elle est capable de faire la plus grande « croissance compensatoire » ? L'idée nous semble pouvoir au moins être suggérée.

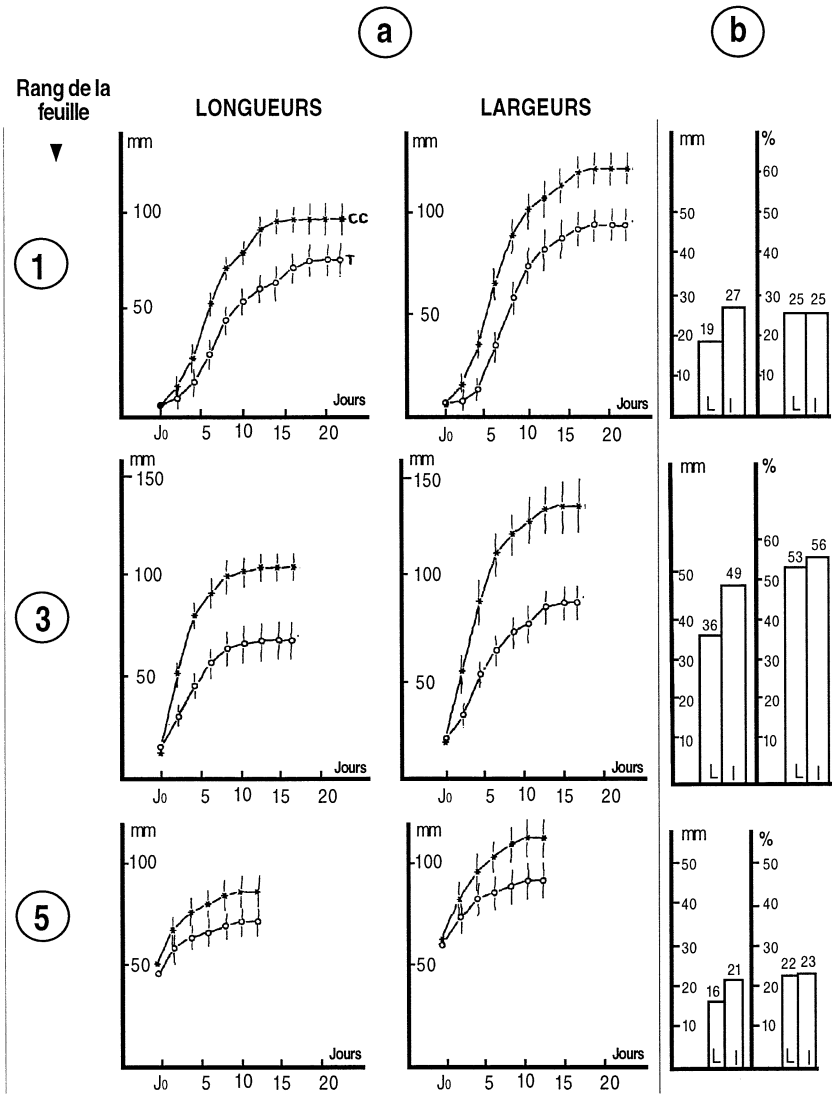


Fig. 6 — Analyse des caractères particuliers de l'accroissement du limbe d'une feuille qui réalise une « croissance compensatoire »

Fig. 6a - Croissances moyennes cumulées (en longueur et en largeur), en fonction du temps, des feuilles de rangs 1 - 3 et 5 (comptés depuis l'apex) effectuant une croissance compensatoire (CC) comparées à celles des feuilles de mêmes rangs sur des tiges non décapitées (T). J0 indique le jour des écimages pratiqués au-dessus des feuilles de rangs 1 - 3 et 5. Les traits verticaux correspondent aux écarts types.

Fig. 6b - Ecarts entre les longueurs finales (L) des feuilles des 3 rangs ayant réalisé ou non une « croissance compensatoire » comparés aux écarts entre les largeurs finales (l), en valeurs absolues (mm) et relatives (%).

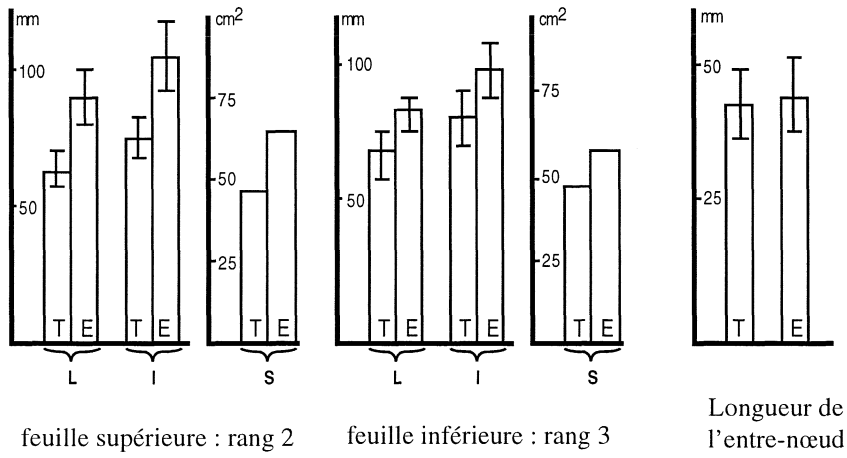


Fig. 7 - Démonstration de l'absence d'un effet de la « croissance compensatoire » foliaire sur l'élongation internodale.

Dimensions moyennes finales (longueur L, largeur l et surface estimée S du limbe) atteintes par les feuilles de rangs 2 et 3 (par rapport à l'apex) sur les tiges décapitées au-dessus de la feuille de rang 2 (E) et sur les rameaux témoins non écimés (T) et longueurs moyennes comparées de l'entre-nœud correspondant. Les traits verticaux correspondent aux écarts types.

La figure 6 permet de faire un autre constat. Les courbes d'extension (figure 6a) d'une feuille qui effectue un accroissement majoré se démarquent plus du tracé des courbes témoins pour la croissance en largeur que pour celle en longueur. Cela est particulièrement net à l'examen des courbes obtenues pour les feuilles de rang 3 les plus réactives. Il en résulte que, en valeurs absolues, les écarts entre les dimensions finales d'une feuille témoin et celles d'une feuille qui a réalisé une croissance additionnelle sont plus grands dans le sens de la largeur que dans celui de la longueur (comparer les valeurs exprimées en mm des différences calculées pour L - longueur - l - largeur - dans la figure 6b). En se reportant aux résultats des essais antérieurement exposés, on constatera que ce caractère est une constante du phénomène de la « croissance compensatoire ». Si maintenant, comme nous l'avons par ailleurs aussi représenté sur la figure 6b, nous exprimons ces écarts en pourcentage par rapport aux dimensions normales de la feuille, on remarque qu'ils sont strictement identiques pour L et l. Autrement dit, la croissance supranormale d'une feuille n'est pas plus amplifiée dans une direction que dans une autre ; elle se fait de manière parfaitement homothétique en respectant les proportions relatives de la longueur et de largeur du limbe.

4°) Recherche de corrélations éventuelles entre la « croissance compensatoire » foliaire et l'élongation internodale

Bien que, dans nos investigations antérieures, nous n'ayons pas constaté de modifications flagrantes de l'allongement des entre-nœuds, nous nous devions de vérifier avec précision si le grandissement supranormal des feuilles avait ou non des répercussions sur la croissance de leurs mérithalles. Les observations d'ARIAS (1974), déjà évoquées, étaient un motif suffisant pour que ce point soit éclairci.

Du fait des inégalités de développement des entre-nœuds de vigne en relation avec leur position dans la série discontinue des vrilles (BOUARD, 1966, 1967), nous avons trié les boutures de telle sorte que le second mérithalle de leur pousse (entre-nœud compris entre les feuilles 2 et 3) soit de type $N_1 N_2$. 30 d'entre elles ont été amputées de leur partie apicale sus-jacente à la feuille n°2 et 30 autres conservées comme témoin. Après achèvement de leur croissance, nous avons évalué les dimensions moyennes (L, l et $\sum L2$ converti en surface S) des 2 feuilles apicales et la longueur de leur entre-nœud. Les mêmes mesures étant réalisées sur les pousses du lot témoin.

La figure 7 rend compte de ces résultats. Chez la vigne, la « croissance compensatoire » foliaire ne modifie pas l'élongation internodale. Elle ne s'effectue donc pas, comme chez le cerisier (ARIAS, 1974), au détriment de l'accroissement de l'entre-nœud.

5°) Effets d'apports hormonaux exogènes sur la « croissance compensatoire » foliaire

L'ensemble de ces essais a été réalisé au niveau de la feuille la plus compétente, celle de rang 3. Les phytohormones testées (auxines et acide gibbérellique) ont été apportées sous forme de pâtes lanolinées titrant différentes concentrations (1-10-100 mg et 1 gl^{-1}), déposées sur la section de la tige. Ces traitements ont été renouvelés 2 fois en cours d'expérience. Deux lots de référence ont été constitués : l'un de 30 pousses écimées au-dessus de la feuille n°3 avec recouvrement du point de décapitation par la lanoline imbibée d'eau dis-

tillée, l'autre de 30 rameaux non décapités. Les mesures suivantes ont été faites 20 jours après les traitements : longueur (L) et largeur (l) de la feuille, élongation de l'entre-nœud sous-jacent.

a - Apports d'auxines

Les accroissements réalisés par la feuille et l'entre-noeud des pousses traitées avec des doses croissantes (10^{-6} à 10^{-3}) d'ANA et d'AIA sont représentés dans la figure 8. On peut y voir que l'ANA aux concentrations 10^{-4} et surtout 10^{-3} entraîne une diminution de la « croissance compensatoire » sans toutefois l'annuler totalement. L'AIA à 10^{-3} a un effet similaire mais plus discret.

L'élongation de l'entre-nœud n'est modifiée dans aucun de ces essais.

b - Apports d'acide gibbérellique (GA_3)

La gamme des concentrations est la même que pour les auxines. Aucune d'entre elles n'a affecté la « croissance compensatoire » de la feuille (figure 8). Le seul effet que nous notions dans cet essai consiste en un allongement légèrement augmenté du mérithalle par rapport aux témoins chez les pousses traitées avec les 2 doses les plus élevées (figure 8, graphique « Longueur de l'entre-nœud », traitements GA_3).

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

Les résultats de ce travail nous renseignent d'abord sur des corrélations de croissance jusqu'alors méconnues chez la vigne et enrichissent, par là même, la connaissance de la physiologie de cette espèce en démontrant que :

- La croissance d'une feuille de vigne est sous le contrôle à la fois du bourgeon terminal et des jeunes ébauches qui se déploient au-dessus d'elle. Le premier n'a qu'une action assez modérée par rapport aux secondes. Il s'établit par contre une synergie entre les deux.

- Il y a, dans la partie sommitale de l'axe, un double gradient, d'abord croissant puis décroissant, des capacités à la réalisation d'une « croissance compensatoire ». Il semble que ce soit la vitesse initiale d'extension à laquelle la feuille est parvenue quand elle est libérée de ses contraintes qui détermine cette aptitude. Une feuille qui a achevé naturellement son étalement ne peut plus réaliser un accroissement additionnel.

- Cette « croissance compensatoire » se fait sur une même durée que celle d'une croissance normale mais avec des vitesses majorées.

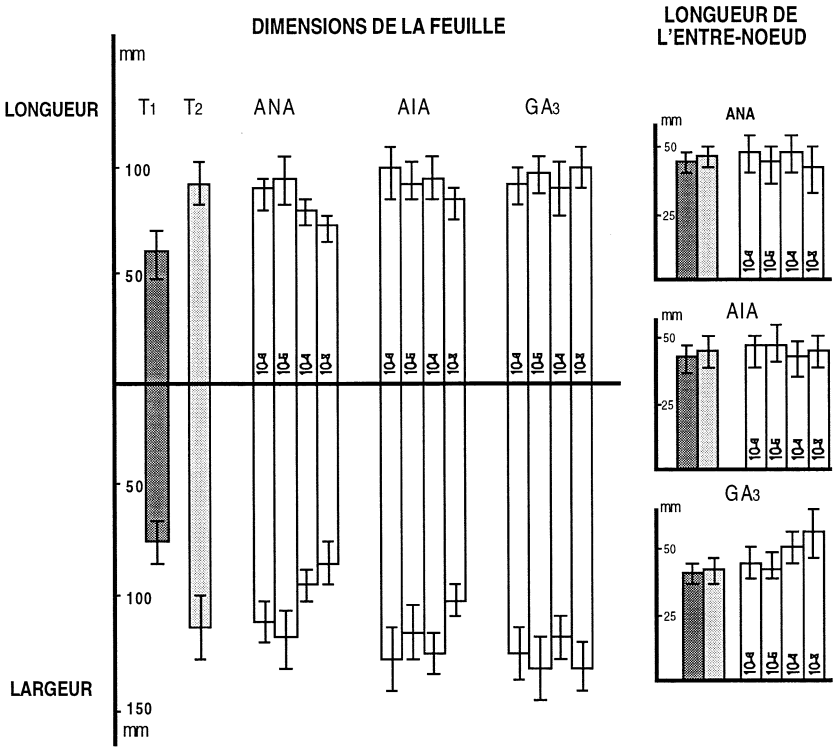


Fig. 8 — Effets d'apports exogènes d'auxines (A.N.A. et A.I.A.) et de gibbérelline (GA3) sur la «croissance compensatoire foliaire» et sur l'élongation intermodale.

Étude réalisée sur la feuille de rang 3 sous l'apex et l'entre-nœud sous-jacent à cette feuille. T1 : dimensions moyennes finales de la feuille et longueurs moyennes de l'entre-nœud mesurées sur le temoin non décapité. T2 : mêmes mesures effectuées sur les rameaux décapités au-dessus de la feuille de rang 3 sans apports hormonaux A.N.A., A.I.A. et GA3 : mêmes mesures effectuées sur les lots décapités au-dessus de la feuille de rang 3 avec apports hormonaux sur la section de la tige aux 4 concentrations indiquées (en valeurs pondérales). Les trais verticaux correspondent aux écarts types.

- Elle n'est pas due à des processus concurrentiels entre la croissance de la feuille et l'allongement de son entre-nœud.

- Chez la vigne, comme chez le cerisier (ARIAS, 1974), la « croissance compensatoire » foliaire peut être limitée par des applications d'auxines. La meilleure efficacité de l'ANA est sans doute due au fait que cette molécule est plus stable que l'AIA. Avec toute la prudence dont il est recommandé de faire preuve pour l'interprétation de telles expériences, nous pouvons malgré tout avancer que l'auxine est peut-être le ou l'un des médiateurs mis en jeu dans le contrôle de la croissance foliaire. Cette hypothèse est cohérente avec le fait que les organes identifiés comme responsables de ce contrôle, le bourgeon apical et les jeunes feuilles néoformées, sont connus comme étant des lieux de synthèse et d'exportation privilégiés d'auxine.

- Les relations entre les gibbérellines et l'accroissement foliaire sont plus complexes que pour l'auxine. Cela tient à la multiplicité de ces molécules (voir GOODWIN et ERWEE *in* Dale et Milthorpe, 1983). En ce qui concerne les effets d'applications exogènes de gibbérelline, la croissance foliaire peut y répondre de trois façons différentes (WAREING et PHILLIPS, 1978, p. 116) : inhibée (MAKSYMOWYCH et *al.*, 1976 ; TONECKI, 1979), stimulée (ARIAS, 1974) ou inchangée (DICKS et ABDEL-KAWI, 1979). Nous pouvons seulement dire ici que, au moins vis-à-vis de GA_3 et dans nos conditions expérimentales, la vigne se place dans cette dernière situation.

La démonstration de l'existence de ce phénomène de « croissance compensatoire » chez la vigne a en outre le mérite d'apporter un nouvel éclairage aux nombreux travaux qui 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 ; JOHNSON et *al.*, 1982 ; HUNTER et VISSER, 1988a,1988b). L'amplification de la croissance laminaire des feuilles que nous constatons dans cette série d'expériences peut expliquer ce phénomène. Nous pensons devoir insister ici, comme certains des auteurs précités l'on fait avant nous (STOEV et YANIN notamment), sur ces processus de compensation. Ils ne sont en effet peut-être pas toujours suffisamment pris en compte dans toutes les expérimentations appliquées où des restrictions du feuillage sont pratiquées. Nous pensons en particulier aux nombreux essais relatifs aux effets du rognage.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AMER M. et NEVILLE P., 1977. Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. Influence du méristème caulinaire et des ébauches de feuilles sus-jacentes sur la croissance et la morphogenèse foliaire. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, **284**, 1987-1989.

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.

AVERY G., 1934. Structural responses of the practice of topping tobacco plants : A study of cell size, cell number, leaf size, and veinage of leaves at different levels on the stalk. *Bot. Gaz.*, **96**, 314-329.

BAJESCU N., POENARU I. et CORBEANU S., 1957. Etablissement d'une méthode graphique pour déterminer la surface des feuilles de vigne. *Buletin stiintific, Sectia de Biologie si Stiinte agricole (Ser. agron.)*. Academia republicii populare romine, **9**, 329-349.

BERNARD A.C., 1980. Contribution à l'étude de la biologie et des méristèmes des Vitacées. *Thèse Doctorat ès Sciences*, Université de Montpellier.

BOUARD J., 1966. Recherches physiologiques sur la vigne et en particulier sur l'aoûtement des sarments. *Thèse Doctorat ès Sciences*, Université de Bordeaux.

BOUARD J., 1967. Relation entre certains phénomènes rythmiques de croissance et la localisation des doubles nœuds sur les sarments de *Vitis vinifera* L. var. Ugni blanc. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 264, 307-310.

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

CARBONNEAU A., 1976a. Principes et méthodes de mesure de la surface foliaire. Essai de caractérisation des types de feuilles dans le genre *Vitis*. *Ann. Amélior. Plantes*, **26**, 327-343.

CARBONNEAU A., 1976b. Analyse de la croissance des feuilles du sarment de vigne : estimation de sa surface foliaire par échantillonnages. *Connaissance Vigne Vin*, **10**, 141-159.

DICKS J.W. et ABDEL-KAWI A.A., 1979. Antagonist and synergistic interaction between ancymidol and gibberellins in shoot growth of cucumber

(*Cucumis sativus* L.). *J. Experim. Bot.*, **30**, 779-793.

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.

GOODWIN R.H., 1937. The role of auxin in leaf development in Solidago species. *Amer. J. Bot.*, **24**, 45-51.

GOODWIN P.B. et ERWEE M.G., 1983. Hormonal influences on leaf growth. *In : The growth and Functionning leaves*. Ed. by DALE J.E. and MILTHORPE F.L., Cambridge University Press, Cambridge, 207-232.

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

HUGLIN P., 1986. *Biologie et écologie de la vigne*. Ed. PAYOT, Lausanne.

HUNTER J.J. et VISSER J.H., 1988a. Distribution of ^{14}C-photosynthetate in the shoot of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon. II. 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* cv Cabernet Sauvignon. *S. Afr. J. Enol. Vitic.*, **9**, 9-15.

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

JOHNSON J.O., WEAVER R.J. et PAIJE D.F., 1982. Differences in the mobilization of assimilates of *Vitis vinifera* L. grapevines as influenced by an increased source strength. *Am. J. Enol. Vitic.,* **33**, 207-213.

KIGEL J., 1980. The role of the leaves in the regulation of internode elongation in *Phaseolus vulgaris*. *Physiol. Plant.*, **49**, 161-168.

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. Vine leaf photosynthesis. *Proc. Int. Symp. on the quality of the vintage*, Le Cap, 1977, 67-87.

MAKSYMOWYCH R., CORDERO R.E. et ERICKSON D.E., 1976. Long-term developmental changes in *Xanthium* induced by gibberellic acid. *Amer. J. Bot.*, **63**, 1047-1053.

MANIVEL L. et WEAVER J., 1974. Biometric correlations between leaf area and length measurements of « Grenache » grape leaves. *Hort. Sci.*, **9**, 27-28.

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.

NEVILLE P., 1964. Corrélations morphogènes entre les différentes parties de la feuille de *Gleditsia triacanthos* L. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, **5**, 785-798.

NEVILLE P., 1970a. Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. IV- Le polymorphisme foliaire. *Rev. Gén. Bot.*, **77**, 353-385.

NEVILLE P., 1970b. Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. V- Influences des feuilles de divers âges sur le développement des feuilles susjacentes. *Rev. Gén. Bot.*, **77**, 387-407.

NEVILLE P., 1970c. Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. VI- Corrélations contrôlant la forme des premières feuilles des bourgeons axillaires. *Rev. Gén. Bot.*, **77**, 409-428.

NEVILLE P., 1974. Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. VII- Rôle des ébauches de folioles dans les corrélations morphogènes intra-foliaires. *Rev. Cytol. Biol. végétales*, **37**, 419-428.

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.

TONECKI J., 1979. Effect of the growth substances on plant growth shoot apex differentiation in *Gladiolus* (*Gladiolus hortorum* cv. *Acca Laurentia*). *Acta Horticularae*, **91**, 201-204.

WAREING P.F. et PHILLIPS I.D.J., 1978. *The control of growth and differentiation in plants*. Pergamon Press, Oxford.

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

Manuscrit reçu le 28 mars 1996 ;
accepté pour publication le 20 mai 1996