DESCRIPTION DES STADES DU DÉVELOPPEMENT DES PRIMORDIA INFLORESCENTIELS DURANT L'ORGANOGENESE DES BOURGEONS LATENTS DE LA VIGNE (**Vitis vinifera** L. var. **Merlot**)

Mlle M. CAROLUS*

Durant la phase de croissance du sarment douze stades repères ont pu être définis au cours de l'organogenèse des bourgeons latents avant leur entrée en dormance. Les quatre premiers stades uniquement végétatifs sont caractérisés par l'apparition de primordia foliaires. Les stades suivants, dits inflorescentiels, sont marqués par l'apparition des primordia inflorescentiels puis par leur évolution. Seuls les deux ou trois premiers primordia apparus prennent un grand développement et acquièrent la structure caractéristique des futures inflorescences de la Vigne ; mais, durant cette période il n'y a pas de différenciation de fleurs. Les autres primordia évolueront en vrille ou en une forme intermédiaire entre une vrille et une inflorescence. Au moment de l'entrée en dormance, l'organogenèse est arrêtée à l'intérieur des bourgeons latents.

Une partie des organes d'un sarment est déjà préformée à l'intérieur du bourgeon latent dont il est issu et en particulier les inflorescences qui conditionnent en partie la récolte de l'année suivante. De nombreux auteurs (BARNARD, 1932 ; BARNARD et THOMAS, 1933 ; WINKLER et SHEMSETTIN, 1937 ; MAY, 1964 ; MAY et ANTCLIFF, 1964 ; ALLEWELDT et BALKEMA, 1965 ; VLACHOS, 1966) ont étudié la formation des bourgeons latents fertiles de la Vigne. Les travaux ont porté sur les premiers stades de développement des grappes et sur la différenciation des fleurs après le débourrement. Si nous disposons d'un certain nombre de données sur l'époque de formation des ébauches inflorescentielles, nous n'avons que peu de renseignements sur l'évolution des primordia inflorescentiels et sur leur stade de développement au moment de l'entrée en dormance. Les résultats diffèrent selon les auteurs. Pour BARNARD et THOMAS (1933), la différenciation des fleurs n'a lieu que lorsque les bourgeons sont sur le point de débourrer. BREVIGLIERI (1956) constate la même

* Travail effectué à la Station de Recherches de Viticulture du Centre de Recherches de Bordeaux. I.N.R.A. - (33) Pont-de-la-Maye.

chose en étudiant différents cépages. Pour ALLEWELDT et BALKEMA (1965) les fleurs sont déjà différenciées en juillet et les plus avancées ont même formé un calice.

Le long d'un sarment, à un moment donné, les bourgeons latents ne sont pas au même stade de développement et n'évoluent pas au même rythme. Pour suivre l'évolution morphologique des bourgeons latents et comparer leur degré d'organisation aux différents niveaux du sarment, il était au préalable nécessaire de définir des stades repères dans le développement des bourgeons au cours de la phase de pré-dormance (POUGET, 1963).

MATERIELS ET METHODES

Nous avons déjà décrit (1970) les méthodes utilisées pour réaliser cette étude qui a porté sur le **Merlot,** un des cépages les plus cultivés dans le Bordelais. L'examen de coupes anatomiques longitudinales réalisées dans des bourgeons, prélevés à intervalles de temps réguliers et fixés, nous a permis de constater que tous les bourgeons latents ont le même type d'organisation et sont tous fertiles. Cependant, ceux de la partie médiane d'un sarment sont les plus organisés. Le long de la tige, les autres bourgeons passent par les mêmes stades de développement mais leur évolution cesse avant qu'ils ne soient parvenus au degré d'organisation maximale correspondant à celui atteint par les bourgeons médians. C'est donc leur évolution que nous avons suivie pour déterminer les différents stades de l'organogenèse des bourgeons avant leur entrée en dormance.

RESULTATS

Au début de la formation du bourgeon, l'anneau initial a un fonctionnement uniquement végétatif, puis il devient reproducteur tout en continuant à avoir un fonctionnement végétatif. Il initie alors alternativement des primordia foliaires et inflorescentiels qui se distinguent facilement les uns des autres. Pour définir les différents stades de développement des bourgeons, nous avons considéré l'apparition des primordia des feuilles et des inflorescences ainsi que l'évolution ultérieure des ébauches inflorescentielles.

Au cours de la phase de croissance du sarment, nous avons ainsi pu définir douze stades, végétatifs puis inflorescentiels, qui caractérisent

l'évolution morphologique des bourgeons latents avant leur entrée en dormance.

1 - Stades végétatifs

a) **Stade A : premier primordium foliaire**

L'axe végétatif du bourgeon est entouré par trois écailles (E_1, E_2, E_3) dont la première est particulièrement bien développée. L'écaille E_3 correspond en réalité à la première ébauche foliaire initiée par l'apex et transformée ; ses cellules sont de grande taille et ont des membranes épaisses.

Le premier primordium foliaire Pf_1 se développe latéralement. Il faut noter qu'il est toujours situé du côté de l'insertion sur la tige de la feuille axillante. Il se forme une seule ébauche qui se scindera plus tard en trois parties distinctes : la partie médiane donnera la feuille et les deux latérales formeront les stipules.

b) **Stade B : deuxième primordium foliaire**

Le deuxième primordium foliaire Pf_2 s'est soulevé, diamétralement opposé à Pf_1 et légèrement plus haut que lui sur l'axe végétatif.

c) **Stade C : troisième primordium foliaire**

Situé du même côté que Pf_1 se développe un troisième primordium foliaire Pf_3. La moelle présente un début de zonation correspondant à la différenciation du premier mérithalle Pf_1 - Pf_2.

d) **Stade D : quatrième primordium foliaire**

Le quatrième primordium foliaire formé Pf_4 est la dernière ébauche à être initiée avant la différenciation des inflorescences (il peut ne s'en former que trois). L'élongation intercalaire étant très faible, les différentes ébauches sont juxtaposées.

2 - Stades inflorescentiels

a) **Stade E : premier primordium inflorescentiel**

Après avoir initié uniquement des primordia foliaires (3 ou 4) l'apex devient inflorescentiel. L'initiaton florale intervient très tôt au cours du cycle végétatif : le premier primordium d'inflorescence apparaît à la base du sarment avant le début de la floraison au cours de la deuxième semaine du mois de mai.

Diamétralement opposé à Pf_4, le premier primordium inflorescentiel Pi_1 se soulève : de forme arrondie, il se distingue facilement d'un primordium foliaire. A ce stade le primordium Pi_1 ne présente encore aucun signe de différenciation. Il est réduit à un massif de cellules non organisé et limité en profondeur par une assise génératrice basale. Apparu au-dessus de l'insertion du dernier primordium foliaire formé, il restera cependant localisé à son niveau du fait de l'absence d'élongation intercalaire entre les deux ébauches. Sur le sarment, l'inflorescence et la feuille sembleront portées par le même nœud et seront opposées.

b) Stade F : première ramification du premier primordium inflorescentiel

Le primordium Pi_1 s'allonge rapidement, grâce à l'activité de la zone génératrice basale, tout en s'organisant : la partie médullaire composée de cellules plus grandes et différenciées s'oppose à la partie périphérique

STADE A : premier primordium foliaire

Figure 1.

Le bourgeon latent est entouré par trois écailles E_1, E_2 et E_3. A droite et latéralement le premier primordium foliaire Pf_1 s'est soulevé.

a : apex végétatif.

STADE B : deuxième primordium foliaire

Diamétralement opposé à Pf_1, le deuxième primordium foliaire Pf_2 s'est formé. Les cordons provasculaires (c. p.) sont différenciés dans les différentes ébauches d'organes.

STADE C : troisième primordium foliaire

Le troisième primordium foliaire Pf_3 s'est différencié. Pf_1 s'est divisé en plusieurs ébauches pour donner une lame foliaire protégée par 2 stipules écailleuses (on n'en voit ici qu'une seule, st_1). Au niveau de la moelle, le premier mérithalle Pf_1 - Pf_2 est différencié.

n : nœud

en : entre-nœud

ba : bourgeon axillaire

STADE D : quatrième primordium foliaire

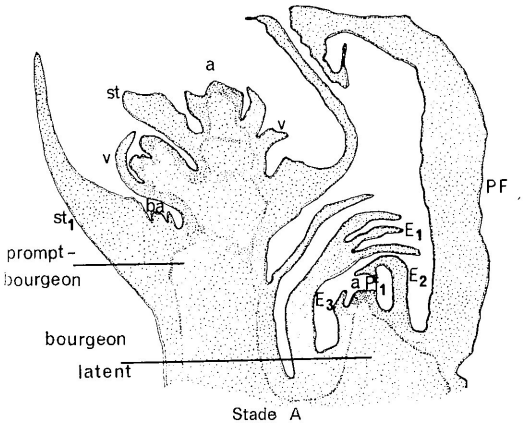
Le quatrième primordium foliaire Pf_4 s'est formé. Seules les stipules très développées sont visibles. Le deuxième mérithalle Pf_2 - Pf_3 s'est différencié.

STADE E : premier primordium inflorescentiel

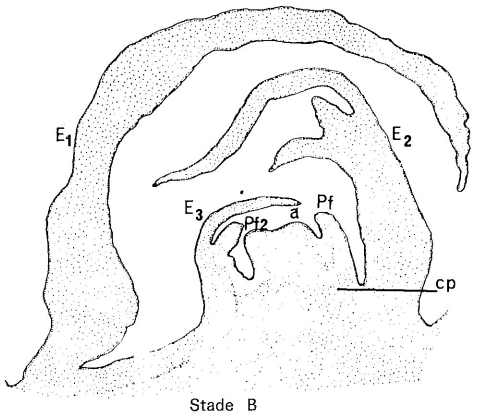
Sur le flanc de l'apex opposé à Pf_4, le premier primordium inflorescentiel Pi_1 se développe latéralement. De forme arrondie, il se distingue facilement d'un primordium foliaire.

STADE F : première ramification du premier primordium inflorescentiel

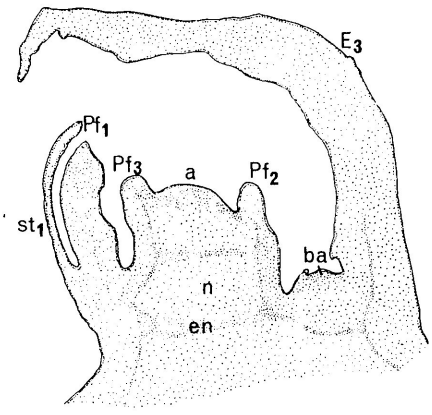
Pi_1 s'est allongé et commence à se ramifier pour former la bractée B et les deux bras interne (I) et externe (E) de la future inflorescence. Pf_1 et Pf_2 sont bien développés et leur limbe foliaire est replié en éventail.



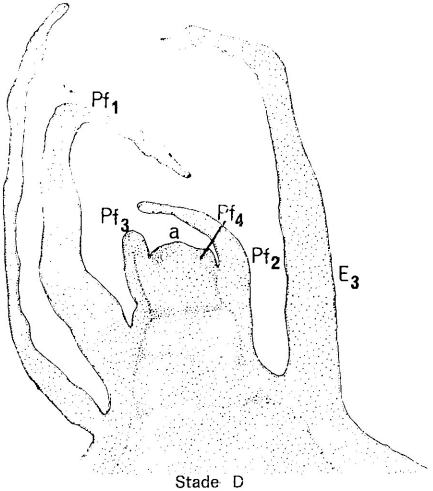
Stade A



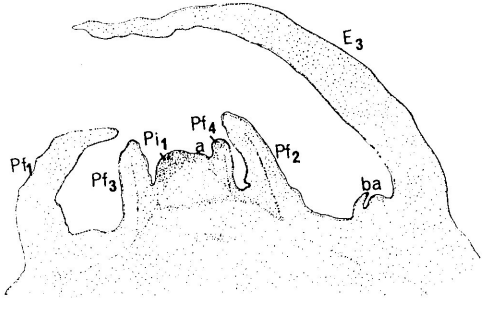
Stade B



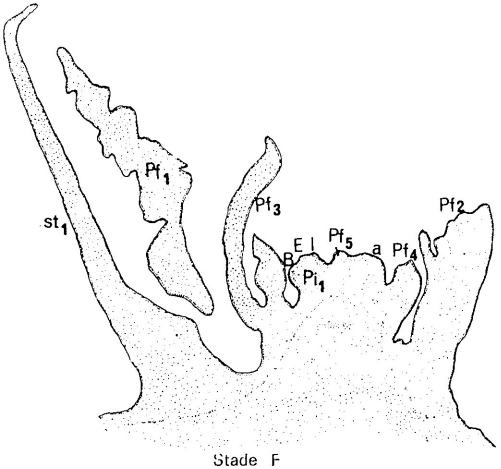
Stade C



Stade D



Stade E



Stade F

Figure 1.

formée de petites cellules. Le primordium se ramifie pour donner les différentes parties de l'inflorescence définies par BUGNON (1952). Du côté opposé à l'apex trois assises cellulaires périphériques s'organisent pour donner la bractée B qui, à la base de l'inflorescence, axille le bras interne I et le bras externe E. Dans la partie terminale du primordium deux massifs cellulaires s'individualisent limités par des cellules disposées en arc de cercle, délimitant ainsi une zone en écaille. L'élongation de ces massifs donne les deux bras dont le développement est inégal. Le bras interne, situé du côté de l'apex, évoluera plus rapidement que le bras externe qui donnera l'aile de la future grappe, en général moins développée.

Au-dessus du primordium Pi_1 l'apex s'est régénéré et un nouveau primordium foliaire Pf_5 s'est formé.

Figure 2.

STADE G : deuxième primordium inflorescentiel

Le deuxième primordium inflorescentiel Pi_2 est initié : il est encore à l'état d'un massif de cellules indifférencié.

Pi_1 s'est allongé et ses différentes parties sont nettement séparées.

STADE H : première ramification du deuxième primordium inflorescentiel

Pi_2 commence à se ramifier : la bractée B et les 2 bras interne (I) et externe (E) s'individualisent. Un nouveau primordium foliaire Pf_6 s'est différencié.

Le bourgeon axillaire (ba) de Pf_1 est bien développé alors que celui de Pf_2 est encore sous forme d'un massif de cellules indifférenciées.

STADE I : ramification secondaire du premier primordium inflorescentiel.

Pi_1 prend un grand développement : le bras interne I s'est allongé et porte des ramifications secondaires (R. II) à l'aisselle de bractées (b). Le bras externe E, moins développé, se ramifie aussi.

Pi_2 est moins évolué. Un nouveau primordium foliaire Pf_7 s'est différencié.

STADE J : troisième primordium inflorescentiel

Le bras interne de Pi_1 porte de nombreuses ramifications secondaires (7), alors que celui de Pi_2 n'en a encore qu'une.

Au-dessus du troisième primordium inflorescentiel initié, Pi_3, un nouveau primordium foliaire Pf_8 s'est formé.

STADE K : quatrième primordium inflorescentiel

Opposé à Pf_8 un quatrième primordium inflorescentiel, Pi_4, vient de se soulever. La première ramification de Pi_3 est ébauchée tandis que de nouvelles ramifications secondaires apparaissent au niveau de Pi_2.

A la base du bras interne de Pi_1 les R. II se ramifient à leur tour : à l'aisselle de bractées b' des ramifications tertiaires (R. III) apparaissent.

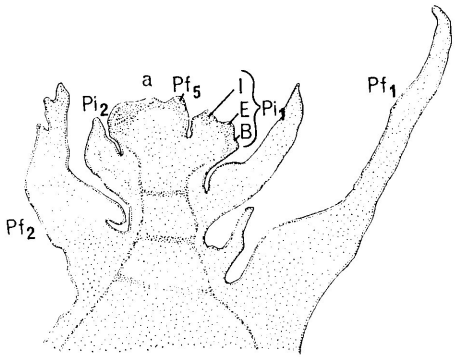
STADE L : cinquième primordium inflorescentiel

Stade final et maximal de l'organogenèse avant l'entrée en dormance.

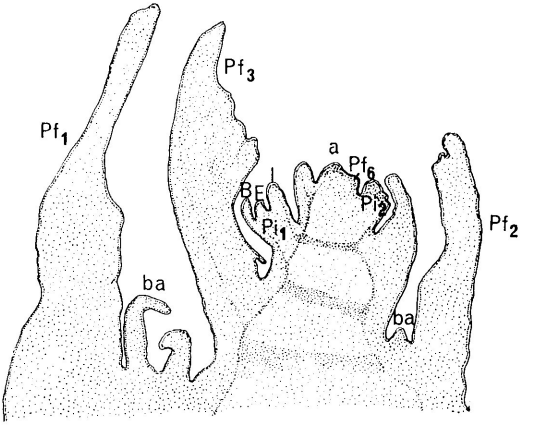
Un cinquième primordium inflorescentiel Pi_5 est apparu, opposé à Pf_{10}.

Pi_1 et Pi_2 sont très développés et les mérithalles sont bien différenciés.

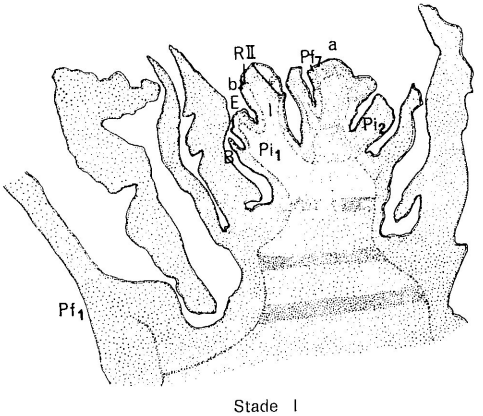
De nombreuses ramifications tertiaires (R. III) sont visibles.



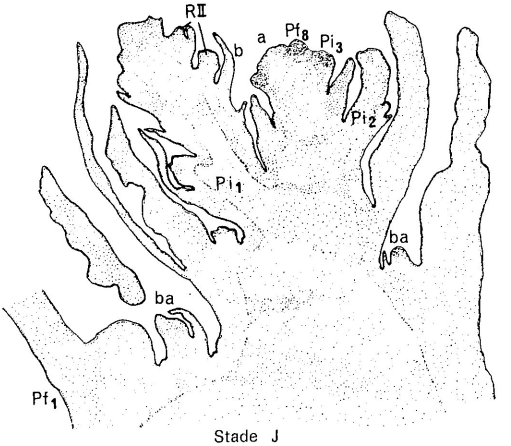
Stade G



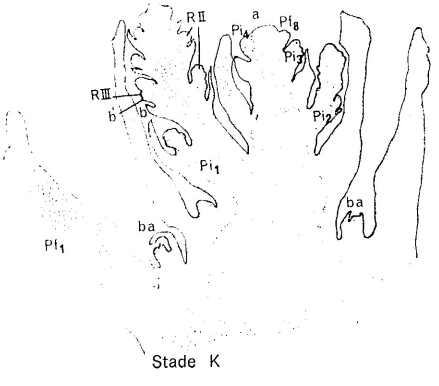
Stade H



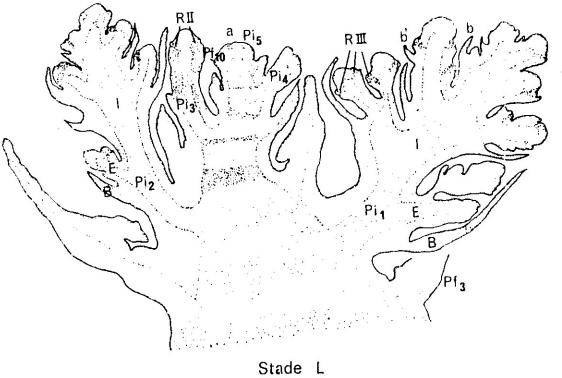
Stade I



Stade J



Stade K



Stade L

Figure 2.

c) **Stade G : deuxième primordium inflorescentiel**

Environ une semaine après l'initiation de Pi_1, le deuxième primordium inflorescentiel Pi_2 se soulève latéralement de la même façon que le premier. Il apparaît normalement au-dessus de Pi_1 mais du côté opposé de la tige et sera localisé au niveau de Pf_5. Il se peut que Pi_2 soit situé sur la même orthostique que Pi_1 : dans ce cas, il sera opposé à Pf_6 et son développement sera beaucoup moins important.

d) **Stade H : première ramification du deuxième primordium inflorescentiel**

Alors que le sixième primordium foliaire Pf_6 s'est différencié, le primordium Pi_2 se ramifie à son tour : la bractée B et les deux bras interne et externe commencent à s'individualiser tandis que les cellules médullaires se différencient pour donner l'axe de la grappe. Pendant ce temps les différentes parties de la première ébauche d'inflorescence s'allongent et en particulier le bras interne et la bractée.

e) **Stade I : ramification secondaire du premier primordium inflorescentiel**

Latéralement, le premier primordium inflorescentiel Pi_1 commence à avoir un grand développement par rapport à celui de l'axe végétatif. Sur son bras interne, qui s'est allongé, se forment des ébauches de ramifications secondaires situées à l'aisselle de bractées b, si l'on considère l'ensemble du bras interne comme une ramification primaire. La première ramification secondaire est opposée au bras externe ; les autres apparaissent alternativement d'un côté et de l'autre.

f) **Stade J : troisième primordium inflorescentiel**

Environ quinze jours après le primordium Pi_2 apparaît un troisième primordium inflorescentiel Pi_3. Il peut évoluer, soit en une forme intermédiaire entre une vrille et une inflorescence, soit en une vrille. Le primordium Pi_1 continue à se développer latéralement : son bras interne porte de nombreuses ramifications secondaires plus ou moins différenciées selon leur position. Le primordium Pi_2 est à un stade beaucoup moins avancé : le bras externe et la bractée sont encore réduits et sur le bras interne, plus développé, quelques ébauches de ramifications secondaires commencent à apparaître.

g) **Stade K : quatrième primordium inflorescentiel**

Une douzaine de jours plus tard apparaît un nouveau primordium inflorescentiel Pi_4 qui évoluera en vrille (inflorescence et vrille sont des organes homologues). Il est situé au-dessus de Pi_3 qui s'est allongé en se ramifiant : les deux bras I et E ont sensiblement le même développement. Les premières ramifications secondaires de Pi_1 se sont à leur tour ramifiées pour donner, à l'aisselle de bractées b', de nouvelles ramifications d'ordre tertiaire. Au niveau de Pi_2, moins développé, des ramifications secondaires continuent à s'ébaucher.

h) **Stade L : cinquième primordium inflorescentiel**

Environ quinze jours plus tard un cinquième primordium inflorescentiel Pi_5 s'ébauche. Encore indifférencié il évoluera en un primordium de vrille, de même que Pi_4 qui commence à se ramifier. Le primordium Pi_1 est très développé : toutes les ramifications secondaires portées par les bras interne et externe sont formées et sont nettement individualisées à l'aisselle de leurs bractées. Les ramifications secondaires basales se sont allongées et portent de nombreuses ramifications tertiaires encore peu développées, constituées par un massif de petites cellules méristématiques. Le primordium Pi_2 a un développement moins important : toutes les ramifications secondaires sont également différenciées mais en nombre inférieur. Moins développées, les plus basales portent seulement quelques ébauches de ramifications tertiaires formant de légers renflements à la surface de la ramification secondaire. Le primordium Pi_3, beaucoup moins développé que Pi_1 et Pi_2, ne porte que quelques ébauches de ramifications secondaires très réduites. Donc, **seuls les deux premiers primordia inflorescentiels ont acquis la structure des futures inflorescences de la Vigne, caractérisée par la formation de nombreux points végétatifs.** On peut alors parler **d'inflorescences primordiales qui n'évoluent plus jusqu'à la phase de pré-débourrement au printemps suivant.**

Les primordia foliaires apparus au cours de la phase d'initiation inflorescentielle sont de taille plus réduite et sont moins bien organisés que ceux formés au cours de la phase uniquement végétative. Il semble donc que, bien que l'apex soit à la fois végétatif et reproducteur, le développement des inflorescences soit privilégié par rapport à celui des organes végétatifs (feuilles).

On peut observer une élongation intercalaire très nette des mérithalles situés au-dessous de Pi_1. A partir de ce stade il n'apparaît pas de

nouvelles ébauches. L'organogenèse des bourgeons avant leur entrée en dormance est alors terminée et leur organisation atteint son degré maximal.

CONCLUSION

A l'aisselle d'une jeune feuille un bourgeon latent élabore rapidement les différentes ébauches qui constitueront une partie du sarment de l'année suivante et en particulier les futures inflorescences. Seuls les deux premiers primordia inflorescentiels prennent très vite un grand développement et évoluent en inflorescences primordiales qui ont acquis la structure caractéristique des inflorescences de la Vigne. Les autres primordia inflorescentiels initiés évolueront soit en une forme intermédiaire entre une vrille et une inflorescence, soit en vrilles. Au moment de l'entrée en dormance l'organogenèse est arrêtée à l'intérieur des bourgeons latents : les primordia mis en place n'évolueront plus jusqu'à la phase de pré-débourrement au printemps suivant. Chez le **Merlot,** il n'y a pas de différenciation de fleurs au cours de la phase de pré-dormance. Seules les principales ramifications de la future inflorescence sont mises en place. Si le nombre de fleurs est déterminé au moment de l'entrée en dormance, comme le suppose BESSIS (1965), rien ne permet de le mettre en évidence à ce moment-là. Les boutons floraux ne seront différenciés que plus tard, peu avant le débourrement. Cette absence de différenciation florale concorde avec celle observée par SNYDER chez le **Concord** mais s'oppose aux observations d'ALLEWELD et BALKEMA réalisées sur de nombreux cépages.

Il était intéressant de connaître les différents stades de développement que nous venons de définir pour le **Merlot.** Il est probable qu'ils restent valables pour d'autres cépages et dans des conditions climatiques différentes. D'autre part une connaissance précise de l'évolution des inflorescences primordiales permet une étude du mode d'action et des modifications entraînées par un facteur agissant sur l'initiation florale.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEWELDT G., BALKEMA G.H., 1965. Uber die Anlage von Infloreszenz- und Blütenprimordien in den Winterknospen der Rebe. **Z. Acker- u-Pflanzenbau, 123, 1,** 59-74.

BARNARD C., 1932. Fruit bud studies. I. The Sultana. An analysis of the distribution and behaviour of the buds of the Sultana vines, together with an account of the differenciation and development of the fruit buds. **J. Counc. Sci. Industr. Res. Austral., 5,** 47-52.

BARNARD C., THOMAS J.E., 1933. Fruit bud studies. II. The Sultana. Differenciation and development of the fruit buds. **J. Counc. Sci. Industr. Res. Austral., 6,** 285-294.

BESSIS R., 1965. **Recherches sur la fertilité et les corrélations de croissance entre bourgeons chez la Vigne (Vitis vinifera** L.**).** Thèse, Dijon, 236 pages.

BREVIGLIERI N., 1956, Richerche sulla differenziazione della gemme sulla micro e macrosporogenesi nel « Sangiovese » nel « Canaiolo » nel « Trebbiano » e nella « Malvesia del Chianti ». **Atti Accad. ital. Vite vino Siena, 8,** 98-129.

BUGNON F., 1952. **Recherches sur la ramification des Ampélidées.** Thèse, Paris, 160 pages.

CAROLUS M., 1970. **Recherches sur l'organogénèse et l'évolution morphologique du bourgeon latent de la Vigne (Vitis vinifera** L. var. **Merlot**). Thèse 3e cycle, Bordeaux.

MAY P., 1964. Uber die Knospen-und Infloreszenzentwicklung der Rebe. **Wein-Wissenschaft, 19,** 457-485.

MAY P., ANTCLIFF A.J., 1964. Fruit bud initiation. **J. Austral. Inst. Agric. Sci., 302,** 106-112.

POUGET R., 1963. **Recherches physiologiques sur le repos végétatif de la Vigne (Vitis vinifera** L.) : **la dormance des bourgeons et le mécanisme de sa disparition.** Thèse Doct. Sci. Nat., Bordeaux et **Ann. Amélior. Plantes, 13,** hors-série, 247 pages.

SNYDER J.C., 1933. Primordial development of the inflorescence of the Concord grape. **Proc. amer. Soc. hort. Sci., 30,** 247-252.

VLACHOS M., 1966. Recherches sur la différenciation et la fertilité des bourgeons latents de quelques cépages de **Vitis vinifera.** (en grec). **Thessalonique,** 98 pages.

WINKLER A.J., SHEMSETTIN E.M., 1937. Fruit bud and flower formation in the Sultanina (Thompson seedless). **Hilgardia, 10,** 589-611.