L'INITIATION FLORALE CHEZ LA VIGNE

M. RIVES
Station de Recherches de Viticulture
Institut National de la Recherche Agronomique
Centre de Recherches de Bordeaux
33140 Pont-de-la-Maye (France)

INTRODUCTION

Pour servir de base à l'exposé de ce que l'on sait sur les facteurs qui ont un effet sur l'initiation florale chez la Vigne, il faut d'abord rappeler les particularités de la structure de cette plante.

Dans la nature, la Vigne est une liane. Elle est inféodée à des arbres (à l'exception d'un petit nombre d'espèces) et, le plus souvent, à des forêts. Chez une espèce comme **V. aestivalis,** qui vit dans des forêts de chênes assez denses et sombres, on trouve typiquement des pousses d'ombre, à très grandes feuilles découpées et à entre-nœuds très longs et rectilignes et, dès que la plante a atteint le soleil, des pousses de lumière, portées par des troncs suspendus aux arbres : ces pousses sont grêles, zigzagantes ; elles ont des entre-nœuds courts avec des feuilles plus petites et plus entières ; elles seules portent des inflorescences. Les deux types de tiges sont portées par des troncs âgés et on voit que leur morphologie est assez strictement déterminée par les conditions de milieu, et surtout par l'éclairement.

La tige de Vigne ou **sarment,** est issue d'un bourgeon qui fait partie d'une structure complexe, appelée **œil.** L'œil est formé de plusieurs bourgeons situés à l'aisselle les uns des autres, en séquence. La tige ayant une symétrie bilatérale, chaque bourgeon de la séquence a son plan de symétrie perpendiculaire à celui du précédent ou du suivant. Elle développe un certain nombre d'entre-nœuds, portant chacun un nœud, une feuille avec son œil axillaire et éventuellement une vrille opposée à la feuille. La structure **morphologique** est sympodiale, c'est-à-dire qu'elle apparaît comme composée d'une série d'articles de structure identique, empilés les uns à la suite des autres. La structure **ontogénique** est monopodiale, comme le démontre le comportement des chimères génétiques

sectoriales (BREIDER, 1956) ; une structure ontogénique sympodiale suppose que chaque article provient d'un méristème néoformé sur le précédent article après que le méristème de celui-ci ait cessé de fonctionner, et qui remplace le précédent ; dans une structure monopodiale, au contraire, c'est le même méristème apical qui fournit toutes les cellules de la tige ; chez la Vigne, il subsiste pendant toute la saison de végétation, jusqu'à « l'arrêt de croissance », où l'apex se nécrose et tombe, après avoir donné naissance à un nombre plus ou moins grand d'entre-nœuds. Cette disparition de l'apex à la fin de la croissance a une grande importance : elle implique que, chaque année, ce sont les bourgeons latéraux qui donnent naissance aux nouveaux sarments : la structure ontogénique **pluriannuelle** est donc sympodiale. La tige issue d'un bourgeon situé sur un sarment de la saison précédente porte en général une ou plusieurs inflorescences, à l'emplacement de la première ou des premières vrilles.

Les tiges issues de bourgeons portés par des parties plus anciennes de la plante (bras, vieux bois) ne portent en général pas d'inflorescences : on les appelle des **gourmands,** et, chez les vignes cultivées, leur morphologie est souvent analogue à celle des tiges d'ombre des vignes sauvages. Contrairement à une opinion tenace, mais erronée, des viticulteurs, les tiges issues l'année suivante des bourgeons portés par ces gourmands portent autant d'inflorescences que celle des autres tiges, pourvu qu'ils aient commencé leur croissance assez tôt : on peut donc les utiliser comme bois de taille (HUGLIN 1955, 1958 ; BALTHAZARD 1963 ; BURIC 1969).

A l'aisselle de la feuille se forme également un bourgeon dit prompt-bourgeon, qui a la propriété de pouvoir débourrer l'année même de sa formation : il n'est inhibé que par l'apex de la tige. Les autres bourgeons qui forment l'œil latent sont inhibés également par la feuille et ne peuvent normalement pas débourrer avant d'entrer en dormance. La tige issue du prompt-bourgeon ou entre-cœur ne porte pas de grappes la plupart du temps, mais il y a des différences variétales.

La tige adulte a une structure alterne, avec un plan de symétrie. On distingue une face ventrale et une face dorsale, les pétioles étant dans un dièdre très ouvert et non dans un plan. Cela contraste avec la tige juvénile du jeune plant de semis, qui a une structure d'ordre 5, caractérisée par l'absence de vrilles, jusqu'à un nœud (7 à 20) où apparaît la première vrille et s'instaure la structure alterne.

Au cours de la différenciation des bourgeons, dont le cours a été étudié en détail dernièrement par CAROLUS (1970), l'apex donne naissance à une dizaine d'ébauches d'entre-nœuds, dont chacun porte une ébauche de feuille. Dans le bourgeon principal de l'œil latent, c'est-à-dire celui qui entre en dormance et débourre à la saison suivante pour donner une nouvelle tige, et quelquefois chez son premier bourgeon axillaire, les premières ébauches de vrilles deviennent des ébauches d'inflorescences. (Nous voyons qu'il est en fait incorrect de parler d'initiation **florale** ; en effet, ce sont des ébauches **d'inflorescences** qui sont formées ; la différenciation des **fleurs** ne se fera qu'au moment du débourrement. Mais, ceci étant entendu, initiation **florale** est moins lourd qu'initiation **inflorescentielle).** Il n'est pas inutile d'insister sur le fait que c'est une ébauche de **vrille** qui devient une ébauche d'inflorescence : il y a équivalence entre les deux organes, et on n'observe **jamais** de vrille **sous** une inflorescence.

D'après CAROLUS (1970), « chez le **Merlot,** dans le Bordelais, l'initiation florale débute environ six semaines après le débourrement ». Pour les 5 à 10 premiers bourgeons d'une tige, qui sont les seuls intéressants pour le viticulteur, parce que ce sont ceux qu'il utilisera à la taille, l'initiation est terminée fin Juillet — début Août, car « chaque bourgeon cesse d'évoluer environ deux mois et demi après le début de sa différenciation » (cf. CAROLUS 1970, fig. 21). Elle se poursuit donc jusqu'à une date qui correspond à l'**aoûtement** (changement de couleur dû à la subérisation de l'épiderme de la tige) et à l'entrée en dormance des bourgeons. A partir de ce moment, l'activité mitotique s'arrête et reste nulle dans le bourgeon, jusqu'à un peu avant le débourrement de l'année suivante. L'époque de l'initiation florale a été abondamment étudiée depuis les premiers travaux de BARNARD et THOMAS (1933), en particulier par MAY (1964), LAVEE, REGEV, SAMISH (1967), ALLEWELDT et ILTER (1969).

La taille consiste à laisser à chaque souche un certain nombre d'yeux (c'est la **charge**). Ce nombre est théoriquement (rarement dans la pratique) déterminé en fonction de la vigueur de la souche. Sans entrer dans le détail, on peut dire, que pour une variété, un milieu et un mode de conduite donnés, la charge optimale est celle qui permet à la souche de produire le maximum de raisins à l'optimum de maturité sans diminution de vigueur relative. Nous préparons un article sur la manière de calculer la charge en fonction de la mesure de la vigueur que constitue **le poids** des bois enlevés à la taille. La disposition des yeux, sur des tronçons de tiges plus ou moins « longs » (leur longueur étant mesurée en nombre d'yeux), varie en fonction du climat, du cépage et de l'esprit de routine

ou de contestation du viticulteur. En Bordelais, on utilise des « longs bois » ou **astes,** portant environ 5 à 12 yeux, complétés ou non par un « courson » ou « **cot** », à deux yeux qui sert à préparer la taille de l'année suivante, cela forme la taille GUYOT, qui est une taille longue. Dans le Midi, on utilise des tailles courtes, uniquement à coursons, comme le gobelet. En plus de la taille, le mode de conduite est caractérisé par le palissage : disposition du feuillage plus ou moins libre, soutenue par la rigidité des tiges et du tronc (gobelet du Midi) ou de supports, échalas, fils de fer. En gros, on note une évolution géographique, depuis les formes à feuillage entassé et libre du gobelet ou du palissage haut, à un fil, d'Australie ou Californie, vers les formes palissées de plus en plus strictement (c'est-à-dire les formes de zones climatiquement limites : Bordelais, Bourgogne, Champagne). Il y a donc une évolution des formes à faible coefficient d'exposition du feuillage au soleil dans les pays à forte insolation, à des formes à coefficient plus élevé dans les zones à insolation moindre.

La taille enlève chaque année de 90 à 99 p. 100 des bourgeons portés par la souche en vigne basse en Bordelais, et 1/20 à 1/3 du poids de la plante.

Chaque bourgeon laissé à la taille donne un sarment qui porte de 1 à 3 grappes (pour les cépages du Bordelais). En réalité, le nombre moyen de grappes par sarment est relativement constant et caractérise un cépage, toutes choses étant égales par ailleurs (HUGLIN, 1955, 1958). Ce quotient est appelé **fertilité.** En fait, il y a plusieurs expressions possibles de la fertilité, suivant le moment où on se place. BESSIS (1960 a) a donné des définitions, en fonction d'une étude de ce qui se passe depuis les ébauches d'inflorescences jusqu'aux grappes à la récolte.

D'autre part, il y a souvent une variation systématique de la fertilité suivant l'emplacement du bourgeon. Celle-ci augmente en général le long du sarment vers l'apex, au moins jusqu'aux bourgeons d'ordre 10. Elle peut diminuer ensuite, mais cela n'a guère d'importance pratique car ce sont des yeux rarement utilisés pour la taille dans nos conditions. L'étude de LAVEZZI (1968) donne de bons exemples du comportement des cépages : elle aboutit à faire deux catégories : celle des cépages à fertilité constante le long du sarment, celle des cépages à fertilité croissante.

Le nombre moyen d'ébauches présentes dans les bourgeons avant le débourrement est la **fertilité potentielle.** Entre ce moment et la floraison, on observe des **pertes avant floraison,** ensuite des **pertes après floraison** (coulure). Cette analyse n'est pas gratuite : elle rend compte du fait que les **causes** des pertes ne sont pas les mêmes avant et après floraison. De

plus, tous les bourgeons ne débourrent pas : cela dépend de leur position sur le long bois et résulte des inhibitions de corrélation ou de l'effet de compétition (RIVES et HEVIN, 1966 a et b). Cela dépend aussi de leur contenu en ébauches florales, au moins chez certains cépages (ANTCLIFF et WEBSTER, 1955 b). Les pertes, elles-mêmes, peuvent résulter de compétitions (MULLINS, 1967, RIVES et HEVIN, 1966 a et b) avant et après floraison (la coulure est le plus souvent dûe à la compétition des apex pour les assimilats). Aussi y a-t-il de multiples expressions de la fertilité, qui traduisent la diminution constante du nombre de grappes depuis l'initiation jusqu'à la récolte.

Nous avons dit que les mitoses s'arrêtent à l'entrée en dormance, pour ne reprendre qu'un peu avant débourrement. D'après CAROLUS (1970) « les schémas de la morphogénèse [... ...] montrent qu'il n'apparaît pas de nouvelles ébauches durant cette période. Tous les primordia [...] ont la même structure ». Seuls des **allongements** d'ébauches de feuilles et d'entre-nœuds sont observables, dans la deuxième moitié de cette période. Ceci confirme les observations de BARNARD et THOMAS (1933) et celle de MAY (1964) et rend sujettes à caution les affirmations de ALLEWELDT (1966) sur une évolution des bourgeons dans le temps, et sur la présence d'ébauches de **fleurs** en cours d'hiver. Les ébauches d'inflorescences ainsi formées dans le bourgeon ne dépassent en effet jamais le stade de la différenciation des ramifications primaires. C'est, en fait, **pendant** le débourrement et jusqu'à quelques jours après celui-ci, que se différencient les ramifications d'ordre plus élevé et les boutons floraux (WINKLER et SHEMSETTIN, 1937). Cela va donc très vite. Mais on conçoit que le nombre de fleurs formées puisse dépendre de facteurs qui interviennent postérieurement à la différenciation des ébauches d'inflorescences. Il semble y avoir (MAY 1961), une corrélation entre la taille des ébauches (pesées après dissection) et le nombre de fleurs qu'elles forment, mais elle est loin d'être étroite. Nous avons essayé de provoquer une augmentation de la taille des grappes en intervenant au moment du débourrement pour stimuler et prolonger la différenciation de fleurs, sans que les augmentations observées soient significatives (données non publiées).

EPOQUE DE L'INITIATION

Différentes techniques permettent de déterminer l'époque à laquelle se forment les ébauches.

CAROLUS (1970, 1971), après BARNARD et THOMAS (1933) et d'autres, a utilisé l'examen direct de coupes de bourgeons au microscope.

ALLEWELDT et ILTER (1969) font remarquer, grâce à l'emploi d'une autre technique, qu'il faut distinguer le moment où les stimulus agissent pour déclencher l'initiation et celui où cette dernière est visible au microscope : ils ont mis en évidence un temps de latence de 10 à 20 jours environ.

On verra que ceci est confirmé par BUTTROSE (1969 b). La suppression de l'inhibition de corrélation par décapitation de la tige et effeuillage provoque la croissance du bourgeon latent, si elle est pratiquée assez tôt avant l'entrée en dormance. On voit alors se développer les inflorescences ébauchées dans les bourgeons. En pratiquant des forçages échelonnés dans le temps et en observant des bourgeons de différents niveaux sur la tige, on peut ainsi déterminer l'époque à partir de laquelle l'initiation est accomplie.

En déterminant **a posteriori** la fertilité de bourgeons de niveaux différents sur des sarments qui ont subi naturellement ou artificiellement, à des dates connues, des traitements qui modifient la fertilité, on peut également estimer le moment de l'initiation. Ainsi HUGLIN (1958) a-t-il pu observer l'effet d'une grêle sur la fertilité des bourgeons : il y a un décrochement net à un certain niveau du sarment. De même ALLEWELDT et ILTER (1969) ont utilisé l'effet inhibiteur de l'acide gibbérellique sur l'initiation florale pour déterminer le moment d'action du stimulus, ce qui leur a permis de déterminer le temps de latence évoqué plus haut.

Au lieu de la gibbérelline utilisée par ALLEWELDT et ILTER (1969), LAVEE et **al.** (1967) ont utilisé la défoliation : leurs résultats concordent.

Enfin, on a une démonstration indirecte de la position de l'époque d'initiation, quand on détermine la période efficace d'action des facteurs naturels (température, insolation) par la maximisation de leurs corrélations avec leur fertilité. On est donc conduit à la conception classique d'une distinction entre **l'induction,** phénomène physiologique de la perception du stimulus et de sa transformation en signal biochimique, et **l'initiation,** phénomène morphologique de la différentiation d'un organe en réponse à l'induction.

ETUDES SUR LES FACTEURS DE L'INITIATION FLORALE DANS LES CONDITIONS NATURELLES

On rappellera tout d'abord que l'initiation florale n'a lieu que sur la tige adulte. L'inflorescence étant une vrille transformée, ce n'est pas

étonnant puisque la tige juvénile ne porte pas de vrilles. Cet état juvénile, dont nous avons vu qu'il est très tranché, est également très court. La première vrille apparaît sur le nœud 7 à 20 ; la tige est ensuite définitivement adulte. Cependant, l'initiation florale ne s'y fait pas automatiquement et spécialement sur les jeunes plants issus de semis. Il y faut (HUGLIN et JULLIARD, 1964) des conditions favorables de croissance végétative et d'éclairement (WAGNER, 1966). En fait, tout se passe comme si elle ne se faisait, sous réserve de conditions de lumière et de température suffisantes, que quand la plante a accumulé un certain poids.

On notera que le seul cas de retour à l'état juvénile est celui qu'on observe chez les plantes cultivées **in vitro** sur milieu nutritif sucré. Nous avons fait une remarque à ce sujet : il est curieux de constater que selon toute apparence, la tige qui est issue du bourgeon de l'implant original a d'emblée l'état juvénile, reconnaissable à l'absence de vrilles, à la structure d'ordre 5 et à ses feuilles entières et triangulaires. Or, il s'agit d'un bourgeon jeune certes, mais parfaitement adulte et la tige préformée dans ce bourgeon est **a priori** de structure alterne, puisque, s'il reste en place et débourre normalement, son allongement donne toujours une tige à l'état adulte. On peut se demander si cela ne provient pas du fait que l'axe préformé ne s'allonge pas et que c'est son méristème terminal qui se remet à fonctionner et donne directement une tige de structure juvénile. Cela pourrait fournir une voie d'approche vers l'identification des facteurs responsables du passage de l'un à l'autre. La vérification est en cours.

Ce sont les Australiens qui de 1932 à 1967 ont consacré le plus de travail à l'étude de l'initiation florale au champ ; leur cépage principal, la **Sultanine,** a, en effet une fertilité faible, mais surtout très variable d'une année à l'autre (0,30 à 0,75 inflorescences par bourgeon). Dans le climat australien, où les pertes après le débourrement sont de peu d'importance, sauf année exceptionnelle, cette fertilité est le facteur principal de la productivité. C'est ce qu'ont montré ANTCLIFF et WEBSTER (1955 a) qui ont obtenu des coefficients de corrélation de l'ordre de 0,7 à 0,8 sur 13 ans entre la fertilité moyenne et le volume de la récolte.

A la fin de la même époque, HUGLIN (1958) a étudié la fertilité des bourgeons des cépages alsaciens, c'est-à-dire de variétés très différentes de la **Sultanine** (BUTTROSE 1970 a) et dans un milieu également très éloigné de celui de la vallée de la Murray.

HUGLIN (1958) a trouvé une corrélation positive entre la fertilité et la température moyenne pendant la période d'initiation ; dans les conditions très sèches de COLMAR, il a également constaté une corrélation positive de la fertilité avec les précipitations. Ces résultats, obtenus sur cinq ans seulement, seraient peu probants, comme ceux analogues de ALLEWELDT (1963), s'ils ne venaient en confirmation de ceux des chercheurs australiens qui ont été l'objet de l'analyse globale de BALDWIN (1964).

De ces observations, qui portent sur 18 années, il ressort que c'est l'insolation qui semble avoir l'influence prépondérante sur l'induction florale. Il s'agit du nombre d'heures de soleil par jour, mesuré au solarimètre. En calculant les régressions pour des périodes de durée variable et de date initiale variable, en tenant compte de la précocité de chaque année, BALDWIN a montré que la corrélation maximale était obtenue avec l'insolation totale pour une période de 20 jours commençant du 14 Novembre au 22 Novembre, suivant les années (correspondant au 14 Mai — 22 Mai dans l'hémisphère Nord). La variable dépendante est ici la proportion de bourgeons fertiles aux yeux 4, 9 et 14. Cela montre à la fois l'importance de l'insolation et la détermination indirecte de la période d'initiation. En utilisant, en plus, les températures maximales supérieures à 85° F (30° C), le coefficient de corrélation (multiple) passe de 0,786 à 0,866. La part de l'effet de la température qui est indépendante de l'insolation est donc faible. (Il est évident qu'il y a une corrélation forte entre insolation et température.)

Cette influence de la lumière a fait l'objet d'une série de travaux : MAY et ANTCLIFF (1963) ont d'abord montré qu'en ombrant des souches entières au moyen de toiles, on diminuait l'induction florale. Nous avons (données non publiées) confirmé cela sur le **Sauvignon,** à BORDEAUX.

MAY (1965) a constaté que c'est, au moins en partie, la lumière reçue directement par le bourgeon qui a une influence. En posant sur les bourgeons des capuchons en feuille d'aluminium, il a en effet obtenu une diminution de l'initiation florale. L'action possible d'une élévation de température a été éliminée par la comparaison avec des bourgeons munis d'un capuchon transparent. La qualité de la lumière ne semble pas jouer de rôle, d'après les résultats obtenus après utilisation de capuchons transmettant seulement le bleu, ou seulement le rouge, ce qui expliquerait pourquoi la photopériode semble n'avoir qu'une importance très faible (ALLEWELDT, 1964).

WAGNER (1966) a constaté l'influence favorable d'un éclairage d'appoint sur l'initiation florale chez des plants de semis en serre.

La fertilité est également liée à la condition interne de la souche ou du sarment que l'on appelle **la vigueur.**

HUGLIN (1958) a, en particulier, étudié en détail les liens entre la fertilité des bourgeons d'un sarment et son diamètre, entre la fertilité des bourgeons d'une souche et le poids de ses bois de taille, liens qui se traduisent par des corrélations positives. Dans certains cas (MANARESI et CAPUCCI, 1958), la corrélation n'est valable que jusqu'à un point, la fertilité décroissant au-dessus d'une certaine vigueur ; c'est sans doute parce que les souches peu fertiles pour des raisons pathologiques (virus) sont quelque fois d'une très grande vigueur.

LAVEE et **al.** (1967) puis ALLEWELDT et ILTER (1969) et surtout CAROLUS (1970) ont montré que la vitesse de croissance du sarment au moment de l'initiation est en corrélation positive avec l'initiation florale. Il est évident que le poids des bois de taille qui sert de mesure de la vigueur est en corrélation positive avec cette vitesse de croissance, dans une période qui correspond à la phase où s'édifie le sarment et où la vitesse est maximale. Cela peut paraître surprenant puisque c'est l'opposé de ce qui se passe chez les arbres fruitiers : cela montre en tous cas que l'initiation florale, à la différence de la nouaison, n'est pas en compétition avec l'apex des tiges pour un facteur limitant.

MAY (1960, 1966) a montré que le fait de palisser une tige verticalement sur une souche de **Sultanine** dont les autres sarments sont plus ou moins inclinés et même retombants comme c'est-la règle pour ce cépage, augmente l'initiation florale dans ses bourgeons. Constatant que cet effet diminue avec le nombre de tiges conduites verticalement ; il attribue le gain d'initiation florale à la plus grande vigueur, liée à une vitesse de croissance plus grande, des tiges verticales.

Cela s'accorde bien avec le fait que c'est la lumière directement reçue par le bourgeon et non celle que reçoivent les feuilles, donc pas celle qui est en jeu pour la photosynthèse, qui est efficace pour l'initiation florale. C'est d'autant plus intéressant que nos résultats (RIVES et LAFON, 1972), qui confirment cette liaison, montrent que la vitesse de croissance, elle, est en corrélation positive avec la photosynthèse de l'année précédente, ce qui permet de déméler les phases d'un cycle

de trois ans, pendant lesquelles les phénomènes qui aboutissent à l'initiation florale et plus tard à la production de grappes sont ou non, alternativement, liés à la photosynthèse.

MAY (1964, 1965) a montré que la pesée des ébauches de tige des bourgeons stériles et fertiles suggère que l'initiation d'une ébauche de grappe est liée à un développement suffisant des ébauches de feuilles situées sous son nœud d'insertion.

On notera enfin que BALDWIN (1964) a montré qu'il existe une nette différence entre la fertilité moyenne des neuf premières années de sa période de 18 ans et celle plus élevée des neuf dernières : la coupure correspond à l'abandon généralisé de la bouillie Bordelaise en faveur des fongicides de synthèse.

On retrouve l'influence de la vitesse de croissance dans la mise à fruit des plants de semis élevés en milieu hydroponique et en serre, où elle se combine avec la lumière et la température.

On s'explique que les résultats qui ont trait à l'influence de la présence d'une récolte en voie de formation soient peu concluants : chez les Australiens, ils sont contradictoires. ANTCLIFF et **al.** (1961) ne trouvent aucune influence de la suppression partielle des inflorescences sur l'initiation florale, alors que ANTCLIFF (1955) en avait trouvé une nette à l'enlèvement total des inflorescences. BARNARD et THOMAS (1938) indiquent que la production d'une année influe sur la fertilité de l'année suivante ; HUGLIN (1958) n'a pu mettre en évidence aucune liaison. Ce dernier (HUGLIN, 1960) a également mis en évidence une influence spécifique du porte-greffe. Ses résultats n'indiquent pas si on peut rapporter ces différences à une différence de vigueur conférée. En fait, nos propres résultats, non encore publiés, confirment l'idée que l'action du porte-greffe peut être au moins en partie indépendante de sa vigueur conférée.

Les effets d'application de substances de croissance ont été peu étudiées. Au cours d'une étude de l'utilisation de gibbérelline pour rendre les grappes de **Chasselas** plus lâches, nous avons constaté (RIVES et POUGET, 1959) qu'à des concentrations élevées, on provoquait une diminution de l'initiation florale et un retard de débourrement l'année suivante. Ceci a été constaté à de nombreuses reprises depuis, par exemple par JULLIARD et BALTHAZARD (1965) et, nous l'avons vu, utilisé par ALLEWELDT et ILTER (1969) pour déterminer l'époque de l'initiation.

Le CCC utilisé par POUGET et CASTERAN (1971) pour freiner la croissance des tiges, provoque une initiation florale sur les vrilles de l'axe traité lui-même, si les pulvérisations sont fréquentes et répétées. (POUGET, communication personnelle). KESSLER et LAVEE (1959) avaient rapporté un effet positif de pulvérisations d'uracile sur l'initiation florale du **Dabouki.** JAKO (1968) aurait obtenu des résultats analogues.

ETUDES EN CONDITIONS ARTIFICIELLES

Il s'agit uniquement des travaux de BUTTROSE (1969 a, b, c, d ; 1970 a et b) en Australie.

Il a travaillé sur des plantes jeunes, en chambres climatisées, en faisant varier l'intensité et la durée de l'éclairement et la température.

Les effets des facteurs étudiés sont jugés par la fertilité (nombre d'ébauches par bourgeon disséqué) après 13 semaines.

Ces résultats permettent de préciser, de confirmer et de nuancer les observations en conditions normales.

Le résultat le plus intéressant concerne l'effet de la température. Au-dessous d'un seuil, il n'y a plus d'initiation florale. Au-dessus, la fertilité croît régulièrement avec la température jusqu'au maximum essayé, qui est de 35° C. Il faut donc nuancer l'impression, tirée du travail de BALDWIN (1964), de la prépondérance de l'effet de la lumière.

Il suffit de quatre heures par jour de température inductrice (30° C pour des plantes de **Muscat d'Alexandrie** maintenues par ailleurs à 18° C le jour et 13° C la nuit, avec 16 h de jour à 3600 ft.c). Il n'y a pas d'effet cumulatif. Les quatre heures à 30° C sont aussi efficaces de jour que de nuit.

C'est fort intéressant en ce qui concerne l'amélioration de l'initiation florale en serre surtout pour la mise à fruit des plants de semis.

Il y a des différences variétales de sensibilité (BUTTROSE, 1970 a). Le **Riesling** et la **Syrah** peuvent initier des ébauches d'inflorescences dès 20° C (mais non à 15° C), alors que le **Muscat d'Alexandrie** ne commence qu'à 25° C. On notera qu'à 20° C le **Muscat d'Alexandrie** accumule plus de matière sèche qu'à 25° C ou 30° C.

Enfin, cet effet de la température a permis à BUTTROSE (1969 b) de déterminer avec précision la période de sensibilité à l'action de ce facteur du bourgeon en voie de développement. En plaçant à 30° C pendant des durées **variables** des plantes préalablement cultivées à 20° C, puis en les ramenant à 20° C, il a pu montrer que le bourgeon est sensible dès la séparation du nœud qui le porte de l'apex, et le reste pendant 3 semaines. Il est à ce moment à 10 nœuds sous l'apex et contient six ébauches de feuilles **mais pas encore** d'ébauches d'inflorescences.

Ceci confirme les observations faites au champ et citées plus haut.

La fertilité croît quand l'intensité lumineuse passe de 900 ft.c à 3.600 ft.c pour 16 h de jour à 25 ou 30° C (BUTTROSE, 1969 a).

La répartition de la lumière dans le temps ne semble pas avoir une importance qui permette de parler d'effet de la photopériode. Chez le **Muscat d'Alexandrie**, 16 heures à 3600 ft.c sont équivalentes à la même période totale répartie en 12 h + 4 h. Mais il y a ici encore des différences variétales et le **Riesling** et la **Syrah** ont légèrement moins d'ébauches avec ce dernier régime qu'avec le premier.

Il est intéressant de noter que le **Riesling** a les plus faibles exigences en température et en intensité lumineuse (900 ft.c) alors que la **Syrah** lui est comparable pour la température mais semble exiger beaucoup plus de lumière (3600 ft.c) (BUTTROSE, 1970 a).

Il faut rapprocher ces différences variétales de celles que ALLEWELDT (1959) a constatées pour la sensibilité de la croissance végétative à la photopériode. Les autres variétés ont des exigences très élevées (**Sultanine, Ohanès**) ou intermédiaires (**Muscat d'Alexandrie**). Malgré leur faible nombre, on ne peut s'empêcher de faire des rapprochements avec ce qu'on sait de leur zone de culture traditionnelle et ce qu'on suppose de leur origine.

Tout se passe en effet comme si les variétés les plus septentrionales étaient les moins insensibles à la photopériode, et celles dont les exigences thermiques sont les plus modestes.

REALISATION DE L'INITIATION FLORALE

L'initiation florale ne se réalise que par la croissance des ébauches en inflorescences, puis par la nouaison de celles-ci.

WINKLER et SHEMSETTIN (1937) ont montré que les ébauches se transforment en inflorescences en une période très courte, encadrant le débourrement, où se fait la différenciation des ramifications secondaires et des boutons floraux. L'étude de CAROLUS (1970-1971) le confirme et comme celle de MAY (1964), est en désaccord avec les affirmations d'ALLEWELDT et BALKEMA (1965) sur une différenciation de fleurs au cours de l'hiver.

Les observations de WINKLER et SHEMSETTIN (1937) permettent de penser que la différenciation des fleurs est un processus qui se prolonge encore après le débourrement. On peut donc penser que la taille finale de l'inflorescence peut dépendre d'autres facteurs que de la taille de l'ébauche dont elle est issue. En effet, bien que les Australiens aient toujours attaché une grande importance à la **taille** des ébauches, qu'ils pèsent pour apprécier l'intensité de l'initiation (BUTTROSE), MAY (1961) n'a pu mettre en évidence de corrélation nette à ce sujet.

Au moment du débourrement, il y a une compétition entre la croissance de l'ébauche de grappe et celle des jeunes feuilles. C'est ce qu'on montre en suscitant la croissance des ébauches par une défoliation précoce sur des boutures à un œil enracinées où elles ne se développent normalement pratiquement pas. (MULLINS, 1966-1967-1968).

Cette compétition semble concerner le partage d'un facteur venu des racines, comme le montrent les expériences où l'on utilise des boutures préenracinées ; ce facteur semble être fourni en quantité proportionnelle à la vigueur, comme nous l'avons démontré (RIVES et HÉVIN, 1966 a et b) en étudiant la disparition des ébauches sur les quatre premiers yeux de l'aste de souches de vigueur variable diversement taillées. Enfin, ce facteur pourrait être une ou plusieurs cytokinines, puisque la fourniture de cytokinines synthétiques remplace effeuillage et présence de racines (et l'on connaît le rôle des racines dans la fourniture de cytokinines à la tige) pour favoriser la croissance de l'ébauche d'inflorescence aux dépens de celle des feuilles. Il s'agit là de résultats dûs à MULLINS (1967).

Ils sont étayés par l'observation de MULLINS et OSBORNE (1970) que l'acide abscissique, qui provoque une réduction de la synthèse des protéines dans les jeunes feuilles, favorise la croissance des inflorescences sur des boutures à un œil.

Ils fournissent une méthode assez simple de détermination de la fertilité des bourgeons : on fait débourrer des boutures à un œil sur de

l'eau. En enlevant les feuilles dès qu'elles sont distinguables, on obtient un développement des inflorescences suffisant pour pouvoir les compter.

La détermination de la fertilité des bourgeons, par dissection, a été utilisée dans la pratique en Australie pour orienter le choix de la charge laissée à la taille de la **Sultanine** à l'échelon national, pour régulariser la récolte malgré les différences annuelles d'initiation. En utilisant le comptage sur des bourgeons débourrés avec la technique ci-dessus, nous avons pu vérifier à plusieurs reprises la fertilité de bourgeons de vignes gelées ou grêlées l'année précédente.

Dans certains cas, on peut observer le flétrissement des inflorescences entre le débourrement et la floraison en conditions artificielles. Mais cela semble rare ou inexistant au champ. On le constate particulièrement en 1972.

Les « pertes après floraison » de BESSIS (1965, 1967) sont dûes à une mauvaise nouaison : celle-ci affecte souvent des inflorescences entières et passe relativement inaperçue, car elles se dessèchent et tombent ; elle peut également conduire à des grappes qui portent très peu de baies normales : dans ces deux cas on parle de **coulure** ; il peut y avoir aussi des baies de petite taille généralement apyrènes, ce qui constitue le **millerandage.** On notera que ces phénomènes sont contemporains de l'initiation florale de l'année suivante. Ils sont favorisés par les facteurs externes qui défavorisent l'initiation florale (mauvais temps) mais aussi par un facteur interne qui la favorise et qui est la vitesse de croissance des tiges, qui est liée à la vigueur.

CONCLUSION

L'ensemble de ces données, qui laissent encore beaucoup à élucider, permet de situer l'initiation florale comme le phénomène central de la production chez la Vigne.

Déterminée quantitativement par des phénomènes internes, principalement la vigueur des souches ou même des sarments qui les portent, la fertilité des bourgeons dépend aussi de facteurs externes : luminosité, température. En amont, elle est donc liée, par la vigueur, au bilan des réserves de l'année précédente. A son tour, en aval, elle détermine le volume de la récolte, au moins dans la mesure où elle lui fixe une limite maximale, puisque tout est joué au début d'Août.

Ce qui se passe ensuite ne peut venir que diminuer ce volume, par les diverses pertes physiologiques et aussi par les pertes dûes aux accidents et aux maladies.

L'intervention du viticulteur se situe d'abord au choix de l'emplacement, ou du cépage, ou de l'un en fonction de l'autre. Nous avons vu que les résultats de BUTTROSE (1970 a) suggèrent des raisons à l'**adaptation** des cépages à leur milieu traditionnel de culture. Le viticulteur intervient ensuite dans le réglage de l'équilibre entre la charge laissée à la taille et le potentiel de production, pour atteindre le **rendement maximal possible avec la meilleure maturité possible, sans diminution de vigueur.**

Le palissage est la seule arme que le viticulteur peut utiliser pour se concilier l'un des facteurs externes, l'insolation, en l'utilisant au mieux. Le palissage permet en effet d'aider le feuillage à se disposer dans l'espace de manière à recevoir le maximum de soleil direct. De cette manière, on favorise et la maturation des grappes et l'initiation florale dans les bourgeons.

SHAULIS et ses collaborateurs (1965, 1966) ont même montré que l'orientation des rangs palissés par rapport au soleil peut n'être pas indifférente, et mis au point un système (Geneva double curtain ou rideau double de Geneva) pour profiter encore mieux du soleil parcimonieux des courtes saisons de l'état de New-York.

Il est certain que l'entassement du feuillage dans certains systèmes de vignes hautes et larges ne favorise pas l'initiation florale et contribue à y accentuer le déséquilibre feuille/fruit.

Mais c'est à coup sûr la taille qui est le centre de l'action du viticulteur sur la vigne : elle règle la vigueur des sarments, le nombre d'ébauches qui vont pouvoir s'exprimer ; elle influence donc l'initiation des ébauches de l'année suivante et ainsi de suite.

Aussi bien SHAULIS et **al.** (1966) ont montré que la détermination raisonnée de la charge à partir de la pesée des bois de taille était une pratique rentable, à tel point qu'elle est utilisée dans des vignobles commerciaux aux Etats-Unis.

Manuscrit reçu le 2 Juin 1972.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEWELDT G., 1955. Das vegetative Wachstum. I. jähriger Reben in Abshängigkeit von der Tageslänge. **Vitis., 2,** 101-112.

ALLEWELDT G., 1963. Einfluss von Klimafaktoren auf die Zahl der Inflorescenzen bei Reben. **W. Wissenschaft., 18,** 61-70.

ALLEWELDT G., 1964. Die Umweltabhängigkeit des vegetativen Wachstums, der Wachstumsruhe und der Blütenbildung von Reben (**Vitis, species**). III. Die Blütenbildung. **Vitis., 4,** 240-261.

ALLEWELDT G., 1966. Die Differenzierung der Blütenorgane der Rebe. **Wein Wissenschaft., 21,** 393-402.

ALLEWELDT G. et BALKEMA G.R., 1965. Uber die Anlage von Inflores-zenz-und-Blüten-primordien in den Winterknospen der Rebe. **Zeitsch. Acker-und-Pflanzenb, 123,** 59-74.

ALLEWELDT et ILTER E., 1969. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Blütenbildung und Triebwaschtum bei Reben. **Vitis., 8**,286-313.

ANTCLIFF A.J., 1955. A disbunching experiment on the **Sultana. J. Austral. Inst. Agric. Sci., 21,** 106-107.

ANTCLIFF A.J. et WEBSTER W.J., 1955 a. Studies in the **Sultana** vine. I. Fruit bud distribution and bud burst with references to forecasting potential crop. **Austral. J. Agric. Res., 6,** 565-588.

ANTCLIFF A.J. et WEBSTER W.J., 1955 b. Studies on the **Sultana** vine. I. The course of bud burst. **Austral. J. Agric. Res., 6.,** 713-724.

ANTCLIFF A.J., WEBSTER W.J. et MAY P., 1961. Studies on the **Sultana** vine. VII. A comparison of crop regulation by pruning with crop regulation by disbunching. **Austr. J. Agric. Res., 12,** 69-76.

BALDWIN J.G., 1964. The relation between weather and fruitfullness of the **Sultana** vine. **Austral. J. Agric. Res. 15,** 920-928.

BALTHAZARD J., 1963. Nouvelles observations concernant la fertilité des yeux des gourmands de **V. vinifera.** L. **Vignes et Vins., 121,** 33-35.

BARNARD C. et THOMAS J.E., 1933. Fruit bud studies. II. The **Sultana :** differentiation and development of the fruit buds. **J. Counc. Sci. Ind. Res. Australia., 6,** 285-294.

BARNARD S.C. et THOMAS J.E., 1938. Fruit bud studies : The **Sultana :** IV : Methods of forecasting yield. **J. Counc. Sci. Indus. Res., 11,** 151-159.

BESSIS R., 1960 a. Sur différents modes d'expression quantitative de la fertilité chez la Vigne. **C.R. Acad. Agric., 46,** 828-832.

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

BESSIS R., 1967. A propos de l'existence et de la nature du filage des grappes chez la Vigne. **C.R. Acad. Agric., 53,** 1429-1436.

BREIDER H., 1956. Uber strahlinduzierte somatische mutationen bei Reben. **Bayerisch. Landwirt. Jahrb., 33,** 515-533.

BURIC D., 1969. Fruit-bearing capacity of barren shoots in some grape varieties. **Letop. Nauchn. Rad. 2,** 151-171.

BUTTROSE M.S., 1969 a. Fruitfullness in grapes. I : Effect of light intensity and temperature. **Bot. Gaz., 130,** 166-183.

BUTTROSE M.S., 1969 a. Vegetative growth of grape vine varieties under controlled temperature and light intensity. **Vitis., 8,** 280-285.

BUTTROSE M.S., 1969 c. Fruitfullness in grapevines : Effects of day length. temperature and light regimes. **Bot. Gaz. 130,** 173-179.

BUTTROSE M.S., 1969 c. Fruitfullness in grapevines : Effects of day length. **Vitis., 8,** 188-190.

BUTTROSE M.S., 1970 a. Fruitfullness in grapevines : The response of different cultivars to light, temperature and daylength. **Vitis., 9,** 121-125.

BUTTROSE M.S., 1970 b. Fruitfullness in grapevines : Development of leaf primordia in buds in relation to bud fruitfullness. **Bot. Gaz., 131,** 78-83.

CAROLUS M., 1970. Recherches sur l'organogenèse et l'évolution morphologique du bourgeon latent de la Vigne (**Vitis vinifera** L. var. **Merlot**). **Thèse 3e cycle, Bordeaux,** 147 p.

CAROLUS M., 1971. Description des stades du développement des primordia inflorescentiels durant l'organogenèse des bourgeons latents de la Vigne (**Vitis vinifera** L. var. **Merlot**). **Conn. Vigne Vin., 2,** 163-173.

HUGLIN P., 1955. Sur la fertilité des « gourmands » de quelques cépages de **V. vinifera** L. **C.R. Acad. Agric., 41,** 709-712.

HUGLIN P., 1958. Recherches sur les bourgeons de la Vigne : initiation florale et développement végétatif. **Ann. Amélior. Plantes., 8,** 113-272.

HUGLIN P., 1960. Untersuchungen über die Knospenfruchtbarkeit der Reben mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Unterlagen. **Weinb. Keller., 7,** 127-138.

HUGLIN P. et JULLIARD B., 1964. Sur l'obtention de semis de vignes très vigoureux à mise à fruits rapide et ses répercussions sur l'amélioration génétique de la Vigne. **Ann. Amélior. Plantes., 14,** 229-244.

JAKO N., 1968. Influence of treatment with adenin and uracil upon the ribose and deoxyribose content of vine leaves. **Mitt. Klosterneuburg., 18,** 411-415.

JULLIARD B. et BALTHAZARD J., 1965. Effets physiologiques de l'acide gibbérellique sur quelques variétés de Vigne (**Vitis vinifera** L.). **Ann. Amélior. Plantes., 15**, 61-78.

KESSLER B. et LAVEE S., 1959. Effect of purines, pyrimidines and metals upon the flowering of olive trees and grape vines. **Ktavim., 9,** 261-263.

LAVEE S., REGEV U. et SAMISH R.M., 1967. The determination of induction and differentiation in grape-vines.**Vitis., 6,** 1-13.

LEVEZZI A., 1968. Indagine sperimentale sulle fertilitâ delle gemme in 26 varieta di **Vitis vinifera. Riv. Vitic. Enol., 21,** 299-306.

MANARESI A. et CAPUCCI C., 1958. Nella vite sono piu fruttiferi i tralci grossi o quelli sottili ? **Riv. Vitic. Enol., 11**, 346-349.

MAY., 1960. Effect of direction of growth on **Sultana** canes. **Nature., 185,** 394-395.

MAY P., 1961. The value of an estimate of fruiting potential in the **Sultana. Vitis., 3,** 15-26.

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

MAY P., 1965. Reducing inflorescence formation by shading individual **Sultana** buds. **Austral. J. Biol. Sci., 18,** 463-473.

MAY P., 1966. The effect of direction of shoot growth on fruitfullness and yield of **Sultana** vines. **Austral J. Agric. Res., 17,** 479-490.

MAY P. et ANTCLIFF A.J., 1963. The effect of shading on fruitfullness and yield in the **Sultana. J. Hort. Sci., 38,** 85-94.

MULLINS M.G., 1966. Tests plants for investigations of the physiology of fruiting in **Vitis vinifera** L. **Nature., 209,** 419-420.

MULLINS M.G., 1967. Morphogenetic effects of roots and of some synthetic cytokinins in **Vitis vinifera** L. **J. Exp. Bot., 18,** 206-214.

MULLINS M.G., 1968. Regulation of inflorescence growth in cuttings of the grape vine (**Vitis vinifera** L.). **J. Exp. Bot., 19,** 532-534.

MULLINS M.G. et OSBORNE D.J., 1970. Effect of abcissic acid on growth correlation in **Vitis vinifera. Austr. J. Biol. Sci., 23,** 479-483.

POUGET R. et CASTERAN P., 1971. Méthode d'amélioration du pourcentage de débourrement sur les longs bois de taille de la Vigne. **Conn. Vigne Vin., 4,** 393-403.

RIVES M. et HEVIN M., 1966 a. Le « filage » des grappes chez la Vigne. **C.R. Acad. Agric., 52**, 478-482.

RIVES M. et HEVIN M., 1966 b. Filage, charge et vigueur chez la Vigne. **C.R. Acad. Agric., 52,** 1062-1066.

RIVES M. et LAFON R., 1972. Observations sur le cycle du déterminisme de la production chez la Vigne à l'occasion de la mise au point d'une méthode d'infection artificielle par le mildiou (**Plasmopara viticola**) pour l'évaluation des fongicides au champ. **Vitis** (sous presse).

RIVES M. et POUGET R., 1959. Action de la gibbérelline sur la dormance de la Vigne (**Vitis vinifera** L.). **C.R. Acad. Sci., 248,** 3600-3602.

SHAULIS N., AMBERG H. et CROWE D., 1966. Response of **Concord** grapes to light, exposure and Geneva double curtain training. **Proc. amer. Soc. Hort. Sci., 89,** 268-280.

SHAULIS N., JORDAN N.J. et TOMKINS J.P., 1966. Cultural pratices for New-York vineyards. **Cornell Ext. N.Y. St. Coll. Agric. bull.,** 805.

SHAULIS N. et SHEPARDSON E.S., 1965. The Geneva double-curtain. A training system for New-York's vigourous grapes. **Farm. Res.,** 2-3.

WAGNER R., 1966. Effets d'un éclairage d'appoint sur la fertilité des bourgeons de la Vigne. **C.R. Acad. Agric., 52,** 670-673.

WINKLER A.J. et SHEMSETTIN E.M., 1937. Fruit bud and flower formation in **Sultanine** grapes. **Hilgardia., 10,** 589-611.