INFLUENCE DES RESERVES GLUCIDIQUES SUR L'INTENSITE DE LA CHLOROSE FERRIQUE CHEZ LA VIGNE

R. POUGET
Institut National de la Recherche Agronomique
Station de Recherches de Viticulture — Centre de Recherches de Bordeaux
33140 PONT-DE-LA-MAYE (FRANCE)

Travail effectué avec la collaboration technique de Mme O. GAZEAU

La chlorose ferrique est une maladie physiologique caractérisée par une carence en fer du système foliaire. Nous avons montré (POUGET et OTTENWAELTER, 1974) que le comportement d'une plante vis-à-vis de la chlorose ferrique est la résultante de deux propriétés :

1°) L'aptitude du système radiculaire à satisfaire les besoins en fer du système foliaire.

2°) Les exigences en fer du système foliaire pour la synthèse de la chlorophylle.

Le système radiculaire joue donc un rôle prépondérant dans le déterminisme de la carence en fer puisqu'il conditionne, non seulement l'absorption du fer dans le milieu, mais aussi son transport dans la sève. L'absorption du fer par les racines ne pourrait se faire que sous la forme réduite (Fe^{++}), ce qui suppose la réduction préalable du fer ferrique (Fe^{+++}) comme l'ont montré divers auteurs (CHANEY, BROWN et TIFFIN, 1972 ; BROWN et AMBLER, 1973). Des substances synthétisées par les racines et exsudées dans le milieu extérieur assureraient la réduction et faciliteraient en outre l'absorption du fer et son transport dans la sève. Chez la Vigne, comme chez la plupart des plantes, des substances dotées d'un pouvoir réducteur élevé ont été mises en évidence dans des exsudats de racines (JUSTE et POUGET, 1967, résultats non publiés). La nature de ces substances n'est pas encore déterminée.

Le transport du fer dans la sève est assuré chez de nombreuses espèces sous la forme d'un complexe fer - acide citrique (TIFFIN, 1966). Dans la sève de vigne, F. BRUZAU (1969, résultats non publiés) a réussi à prouver que le fer migre sous forme de citrate de fer. La formation du complexe fer - acide citrique a lieu dans la racine entre le site d'absorption et le point de départ du courant ascendant de sève.

Pour qu'un tel système de transport fonctionne il est évidemment nécessaire que l'anion citrate soit présent en quantité suffisante pour neutraliser le cation fer. G. RIBEREAU-GAYON (1966) a démontré que l'acide citrique est synthétisé dans les racines à partir des glucides fournis par les feuilles et qu'il migre ensuite vers les parties aériennes où il s'oxyde en acide malique. La formation de l'acide citrique est donc conditionnée par la teneur en glucides du système radiculaire. La migration des sucres s'y effectue durant la période de l'aoûtement et BOUARD (1966) a très nettement mis en évidence qu'ils sont transformés in situ et utilisés essentiellement comme source d'énergie pour la croissance du système radiculaire et pour les différents processus métaboliques (respiration, absorption, synthèse).

On conçoit dès lors l'importance que revêt la teneur en glucides du système radiculaire pour l'alimentation en fer de la plante. Si cette teneur est faible la synthèse d'acide citrique sera réduite et la migration du fer vers les parties aériennes insuffisante. Il en résultera, si l'absorption du fer est par ailleurs freinée par le pouvoir chlorosant du sol et par un porte-greffe sensible, une aggravation des symptômes de chlorose ferrique sur le feuillage.

Pour mettre en évidence l'influence des réserves glucidiques du système radiculaire sur l'intensité de la chlorose ferrique, nous avons fait appel à la technique de l'incision annulaire qui a pour effet d'inhiber la migration des glucides vers les parties souterraines.

I. — INFLUENCE DE L'INCISION ANNULAIRE

1. — Méthode expérimentale.

Des plants racinés du porte-greffe **41 B (Chasselas x Berlandieri)** ont été cultivés en pots dans un sol très chlorosant dont l'indice de pouvoir chlorosant (I. P. C.) atteint la valeur de 120 (POUGET et JUSTE, 1972). Au début de l'aoûtement (6 septembre) des incisions annulaires de 1 cm de large, intéressant l'écorce et le liber, ont été réalisées sur la

tige de 25 plantes, entre le feuillage et le collet. Sur un autre lot de 25 plantes l'incision annulaire a été pratiquée deux semaines après le débourrement dans les conditions extérieures (Mars).

Au mois de mai suivant la chlorose ferrique a été notée sur chaque plante incisée ainsi que sur les plantes témoins n'ayant subi aucune incison. L'échelle de notation utilisée a été décrite par ailleurs (POUGET et OTTENWAELTER, 1974).

Nous avons en outre dosé les glucides dans les bois des parties aériennes et souterraines des plantes incisées et témoins en utilisant les méthodes décrites par BOUARD (1966) et par CHERRAD-GRIGNON (1970). Le prélèvement a été fait durant le repos végétatif (décembre) ; 5 plantes ont été analysées. Nous avons déterminé les glucides solubles (réducteurs et non réducteurs) et les glucides insolubles (amidon essentiellement).

2. — **Observations et résultats.**

a) **Symptômes de chlorose**

La notation de l'intensité des symptômes de chlorose ferrique s'effectue de 0 (absence de symptômes, feuilles de couleur vert foncé) à 5 (limbe nécrosé sur plus de 10 p. 100 de la surface). Le tableau I indique les notes moyennes pour les deux types de plantes (incisées et témoins).

TABLEAU I

Intensité des symptômes de chlorose (notation de 0 à 5)

Plantes incisées en Septembre	5 (moyenne de 25 plantes)
Plantes incisées en Mars	5 (moyenne de 25 plantes)
Plantes non incisées (Témoins)	2 (moyenne de 25 plantes)

La variété 41 B a subi des dégâts de chlorose en dépit de la résistance relative de son système radiculaire car les exigences en fer de son système foliaire sont très élevées, comme nous l'ont montré des expériences de greffage réciproque (POUGET et OTTENWAELTER, 1974). Nous avons constaté une homogénéité parfaite de l'intensité des symptômes au sein d'un même lot, qu'il soit incisé ou témoin. Toutes les plantes

incisées ont été très gravement atteintes puisqu'elles ont obtenu la note la plus élevée : 5. Les plantes témoins par contre ont été très faiblement attaquées et ont reçu la note 2 (limbe de couleur jaune pâle avec apparition d'un réseau de fines nervures vertes).

Il apparaît dont très nettement que l'incision annulaire, quelle que soit l'époque à laquelle elle a été réalisée, aggrave considérablement l'intensité de la chlorose ferrique.

b) **Teneur en glucides**

Sur le tableau II sont reportées les teneurs en glucides dans les différentes parties des plantes : bois d'un an, bois de 2 ans (Témoin), bois de 2 ans au-dessus de l'incision, bois de 2 ans au-dessous de l'incision, racines. Il est important de noter que, la méthode de dosage des sucres réducteurs utilisée étant spécifique du glucose (méthode enzymatique), les teneurs obtenues ne représentent qu'une fraction des glucides totaux. Néanmoins il est possible d'établir des comparaisons entre les différentes parties des plantes et entre les traitements.

Plusieurs observations peuvent être faites sur le tableau II :

1) — Les parties des plantes incisées situées au-dessous de l'incision (bois de 2 ans et racines) ont toujours une teneur plus faible en glucides insolubles totaux (G I T) que les parties équivalentes des plantes témoins. La différence est surtout apparente dans les racines où la teneur peut être deux fois moins élevée que chez le témoin.

2) — On observe le phénomène inverse pour les glucides solubles totaux qui sont plus abondants dans les racines des plantes incisées que dans celles des témoins. Il en est de même pour la fraction glucides solubles réducteurs.

Ces observations montrent donc clairement l'appauvrissement en glucides du système radiculaire à la suite d'une incision annulaire. Nous n'interpréterons pas davantage ces résultats car, obtenus à partir d'un seul prélèvement, ils ne permettent pas d'apprécier les variations au cours du cycle végétatif annuel. Il serait donc imprudent d'en faire une analyse plus détaillée.

TABLEAU II

Teneur en glucides des bois de 41 B (en p. 100 de matière sèche)

GIT = glucides insolubles totaux
GST = glucides solubles totaux
GSR = glucides solubles réducteurs

I = incisé
T = témoin

N° de la plante	Bois de 1 an						Bois de 2 ans			Bois de 2 ans au-desssus de l'incision			Bois de 2 ans au-dessous de l'incision			Racines					
	GIT		GST		GSR		GIT	GST	GSR	GIT	GST	GSR	GIT	GST	GSR	GIT		GST		GSR	
	I	T	I	T	I	T	T	T	T	I	I	I	I	I	I	I	T	I	T	I	T
1	8,2	5,6	2,8	1,2	1,4	0,9	10,5	2,0	1,2	8,0	3,5	2,0	3,2	4,6	3,0	7,9	21,8	6,0	,6	1,5	0,5
2	8,7	7,2	3,2	1,3	2,0	1,0	11,2	2,2	1,3	4,2	2,4	1,6	2,1	3,6	2,4	14,0	24,6	4,0	3,0	1,2	1,0
3	9,4	6,3	3,6	1,3	2,2	0,8	10,7	2,4	1,1	5,3	3,6	2,2	2,9	4,3	2,7	15,0	23,6	5,8	2,9	2,3	0,9
4	7,8	2,9	3,3	4,4	2,0	2,4	9,2	2,8	1,6	6,8	4,1	2,6	5,1	4,4	2,9	13,2	18,7	5,0	3,0	1,5	0,8
5	7,5	4,4	3,3	1,3	2,5	0,9	7,3	3,2	2,1	8,2	3,2	1,9	4,8	1,6	1,6	9,0	18,5	5,0	3,2	1,8	0,3
Moyenne	8,3	5,2	3,2	1,9	2,0	1,2	9,7	2,5	1,4	6,5	3,3	2,0	3,6	3,7	2,5	11,7	21,4	5,1	2,9	1,6	1,7

3. — **Discussion.**

Il semble donc que, dans le cas de l'incision annulaire, il existe une étroite corrélation entre la faible teneur en glucides insolubles totaux du système radiculaire et les graves symptômes de chlorose ferrique du feuillage. L'appauvrissement en glucides des organes de réserve que constituent les racines est très probablement à l'origine de l'aggravation de la carence en fer au niveau du système foliaire. Certes, il ne faut pas écarter l'hypothèse de l'arrêt au niveau de l'incision annulaire de la migration de substances provenant des feuilles et facilitant l'absorption du fer ou son transport dans la sève. Mais, en l'état actuel de nos connaissances sur le déterminisme de la chlorose, une telle hypothèse n'a pas de fondements solides.

Il semble plus logique d'admettre que la carence en glucides au niveau du système radiculaire, non seulement ralentit la croissance des jeunes racines, mais encore diminue l'activité métabolique générale et plus particulièrement l'absorption des éléments minéraux. Le fer, qui nécessite la présence d'anions citriques pour être transporté dans la sève, est certainement un des éléments dont l'absorption sera le plus freinée par l'insuffisance de glucides, précurseurs de l'acide citrique.

Si l'importance des réserves glucidiques joue un rôle aussi important dans l'alimentation en fer de la plante, comme viennent de le montrer les expériences d'incision annulaire, il est maintenant nécessaire d'envisager l'influence des divers facteurs qui freinent la migration des glucides.

II. — INFLUENCE DES FACTEURS QUI FREINENT LA MIGRATION DES GLUCIDES

Plusieurs facteurs peuvent intervenir pour ralentir la migration des réserves dans une plante de vigne. Nous examinerons les plus importants en insistant sur l'influence qu'ils exercent sur l'intensité de la chlorose ferrique.

1. — Greffage.

De nombreux auteurs ont signalé le rôle joué par le bourrelet de greffe comme obstacle à la migration basipète des substances élaborées par les feuilles du greffon. HERRERO (1951), GUR et SAMISH (1965) ont observé une accumulation d'amidon au-dessus et au niveau du bourrelet

de greffe dans des cas d'incompatibilité entre Poirier et Cognassier. Sans aller jusqu'au cas extrême de l'incompatibilité, due à des causes d'ordre physiologique encore indéterminées, il apparaît que le bourrelet de greffe constitue un obstacle à la circulation de la sève élaborée dans le phloème, d'autant plus important que la soudure est moins parfaite. En effet, la connexion des tubes criblés du greffon et du porte-greffe sur la totalité de la surface de contact est la condition essentielle d'une bonne circulation basipète. Si les liaisons n'existent que sur une fraction de la surface ou de la circonférence du point de greffe, la circulation dans le phloème s'en trouve freinée. Dès lors, un bourrelet de greffe plus ou moins volumineux peut se former et l'accumulation des réserves glucidiques dans le système radiculaire du porte-greffe devient irrégulière et insuffisante.

C'est probablement à cette cause qu'il faut attribuer la plus grande sensibilité à la chlorose de certaines plantes dans une population homogène composée de greffons et de porte-greffes identiques. Un examen attentif montre que les plantes les plus chlorosées sont effectivement celles qui présentent un bourrelet de greffe irrégulier et une soudure imparfaite. Cette observation est de la plus haute importance quand il s'agit d'apprécier la résistance à la chlorose de porte-greffes nouveaux. Il faut en effet un nombre suffisant de répétitions pour éliminer ce facteur de variation.

En dehors de ces cas où la soudure entre le greffon et le porte-greffe est imparfaite, nous avons constaté que le greffage en lui-même communique à l'association une sensibilité à la chlorose ferrique supérieure à celle de la même variété non greffée (franche de pied). C'est ainsi qu'au cours de nos études sur les greffages réciproques nous avons comparé plusieurs variétés greffées sur elles-mêmes (autogreffe) et franches de pied. Dans tous les cas, les plantes greffées sont plus atteintes par la chlorose que les non-greffées au cours de la première année. Dans l'échelle de notation des symptômes que nous utilisons (de 0 à 5) nous obtenons par exemple :

Riparia greffé sur lui-même	3,2	(moyenne de 8 plantes)
Riparia non-greffé (franc de pied)	2,6	(» »)
41 B greffé sur lui-même	2,6	(» »)
41 B non greffé (franc de pied)	1,5	(» »)

Ces résultats montrent donc que le greffage est un facteur qui tend à accroître la sensibilité à la chlorose ferrique. Il faut peut-être en recher-

cher la cause dans le freinage de la migration des glucides au niveau du bourrelet de greffe au sein duquel les connexions vasculaires sont encore imparfaites durant la première année de greffage.

2. — **Accidents divers.**

Plusieurs types d'accidents peuvent entraîner une diminution de la teneur en réserves glucidiques dans les racines. Nous distinguerons les principaux.

-— Excès de production.

Les vignes qui produisent un excès de grappes à la suite d'une taille trop généreuse ne sont pas l'exception en cette époque marquée par des rendements de plus en plus élevés. Si les plantes ainsi surchargées ont une vigueur déjà faible (plantes jeunes) et ne bénéficient pas d'une alimentation minérale suffisante, notamment en potasse, elles manifestent les symptômes typiques de la brunissure (RAVAZ, 1903). Cet accident physiologique s'accompagne d'une importante réduction des réserves glucidiques à la suite d'une faible activité photosynthétique. RAVAZ (1904) a signalé que les vignes ainsi affaiblies par la brunissure sont plus attaquées par la chlorose ferrique.

Une récolte excessive accroît donc la sensibilté à la chlorose dans les sols calcaires. Il faut peut-être voir là une des raisons pour lesquelles certaines souches d'un vignoble sont parfois plus chlorosées que leurs voisines immédiates, situées dans les mêmes conditions de sol et de sous-sol.

— Défeuillaison.

La chute d'une partie plus ou moins grande du feuillage au moment de l'aoûtement est évidemment un facteur défavorable à l'accumulation des réserves. Cet accident peut survenir pour des raisons diverses : attaques importantes de parasites cryptogamiques, grêle, grillage par des produits de traitement, gelées d'automne précoces, sécheresse, etc..). Un affaiblissement et une sensibilité accrue à la chlorose ferrique au cours du cycle végétatif suivant sont la conséquence logique de la défeuillaison.

Les attaques de Phylloxéra sur des porte-greffes insuffisamment résistants conduisent souvent à un résultat analoque.

Dans un sol chlorosant, la diminution de la teneur en chlorophylle du feuillage contribue à réduire l'accumulation des réserves glucidiques dans le système radiculaire. L'affaiblissement qui en résulte est un facteur d'aggravation des symptômes de chlorose l'année suivante.

Les différences de comportement vis-à-vis de la chlorose ferrique de plants greffés-soudés (porte-greffe et greffon identique) provenant de pépinières variées sont souvent très importantes au point de laisser supposer qu'on est en présence de porte-greffes de sensibilité différente. Des conditions climatiques et culturales défavorables à un bon aoûtement sont la plupart du temps à l'origine de cette anomalie qui est amplifiée à la suite de la plantation dans un sol chlorosant.

Il est bien connu que le greffage sur place s'accompagne souvent d'une forte attaque de chlorose au cours des premières années, alors que, dans les mêmes conditions de milieu, les plants greffés-soudés présentent des symptômes beaucoup moins graves. Cette différence de comportement est due au fait que, durant l'année de la plantation, les plants racinés atteints par la chlorose accumulent peu de glucides dans leur système radiculaire et sont, par suite, sensibilisés à la maladie l'année suivante. Les greffés-soudés, par contre, élevés dans une pépinière, sont plus aptes à résister au cours de l'année de leur plantation parce qu'ils ont une teneur plus élevée en glucides.

Il existe de nombreuses autres causes de réduction des réserves glucidiques. Produisant toutes les mêmes effets, elles contribueront à rendre plus sensible à la chlorose les plantes ainsi affaiblies.

CONCLUSION

Les différents facteurs, dont nous venons d'envisager l'action freinatrice sur l'accumulation des réserves glucidiques dans le système radiculaire, contribuent pour une part plus ou moins grande à sensibiliser la plante à la chlorose en réduisant son alimentation en fer. Ce fait apporte donc une preuve à la théorie du transport du fer dans la sève par l'intermédiaire de l'anion citrique synthétisé dans les racines à partir des glucides qui y sont stockés. Cette preuve, si elle n'est pas suffisante en elle même, n'en constitue pas moins une contribution importante à la connaissance du déterminisme de la chlorose ferrique dont de nombreux aspects restent encore à élucider.

Sur le plan de l'application pratique nous retiendrons le rôle capital joué par les réserves glucidiques dans la sensibilité à la chlorose. Le viticulteur devrait se préoccuper d'améliorer l'aoûtement de ses vignes notamment dans les sols calcaires. Pour y parvenir il dispose de nombreux moyens dont le moindre n'est pas la limitation du rendement.

Manuscrit reçu le 31 octobre 1974.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOUARD J., 1966. Recherches physiologiques sur la Vigne et en particulier sur l'aoûtement des sarments. **Thèse Doct. ès-Sc.,** Bordeaux.

BROWN J.C. et AMBLER J.G., 1973. « Reductants » released by roots of Fe deficient soybeans. **Agron. J.,** 65, 311-314.

CHANEY R.L., BROWN J.C. et TIFFIN L.O., 1972. Obligatory reduction of ferric chelates in iron uptake by soybeans. **Plant Physiol.,** 50, 208-213.

CHERRAD-GRIGNON M., 1970. Action de deux retardateurs de croissance (CCC et B9) sur quelques aspects de la croissance, du développement et du métabolisme de la Vigne. **Thèse 3e cycle,** Bordeaux.

GUR A. et SAMISH R.M., 1965. The relation between growth curves carbohydrate distribution and compatibility of pear trees grafted on quince rootstocks. **Hort. Res.,** 5, 81-100.

HERRERO J., 1951. Studies of compatible and incompatible graft combinations with special reference to hardy fruit trees. **J. hort. Sci.,** 26, 186-237.

POUGET R. et JUSTE C., 1972. Le choix des portes-greffes de la Vigne pour les sols calcaires. **Conn. Vigne et Vin,** 4, 359-364.

POUGET R. et OTTENWAELTER M., 1973. Etude méthodologique de la résistance à la chlorose calcaire chez la Vigne : principe de la méthode des greffages réciproques et application à la recherche de porte-greffes résistants. **Ann. Amélior. Plantes,** 23, 347-356.

RAVAZ L., 1904. La brunissure de la Vigne. 186 p. Masson éd., Paris.

RIBEREAU-GAYON G., 1966. Etude du métabolisme des glucides, des acides organiques et des acides aminés chez **V. vinifera. Thèse Sci. Phys., Paris.**

TIFFIN L.O., 1966. Iron translocation. I - Plant culture exudate sampling, iron citrate analysis. II - Citrate iron ratios in plant stem exudates. **Plant Physiol.,** 41, 510-519.