koussa 22/09/11 16:55 Page 207

INFLUENCE DU FROID SUR LE CONTENU EN AMIDON DES BOURGEONS LATENTS DE VIGNE (*VITIS VINIFERA* L., VAR. MERLOT) : APPROCHES BIOCHIMIQUE ET CYTOLOGIQUE

EFFECT OF GRAPEVINE LATENT BUDS (*VITIS VINIFERA* L., CV. MERLOT) CHILLING ON THEIR STARCH CONTENT: BIOCHIMICAL AND CYTOLOGICAL APPROACHS

T. KOUSSA*, Céline CHOLET** et Monique CHERRAD**

*Laboratoire de Physiologie et Pathologie Végétales, Faculté des Sciences, Université Chouaib Doukkali, 24000 El Jadida, Maroc.
**Laboratoire des Sciences de la Vigne, Université Bordeaux I, 33405 Talence, France.

Résumé : Des dosages de l'amidon et des observations en microscopie photonique ont été réalisés sur des bourgeons latents de *Vitis vinifera* (var. Merlot) prélevés pendant la phase de dormance et au cours de leur conservation à une température de 2°C. Les dosages ont permis de montrer que lors de leur prélèvement, les bourgeons latents dormants étaient riches en amidon (70 mg/gMS), résultat confirmé par les observations histo-cytologiques. Ces dernières ont permis de mettre en évidence un gradient d'abondance des inclusions amylacées dans les différentes parties du bourgeon, les primordiums foliaires étant les plus riches en ce polymère. La conservation des bourgeons à une température de 2°C a provoqué une diminution de leur contenu en amidon. Cette diminution a commencé seulement après 9 jours de froid, durée nécessaire à la levée de la dormance des bourgeons et par conséquent au début de l'augmentation de l'aptitude au débourrement. L'amidon a disparu d'abord dans l'apex, puis de proche en proche dans les autres parties du bourgeon. Dans les stipules, c'est-à-dire dans la partie la plus exposée au froid, le traitement à 2°C pendant 56 jours a provoqué un enrichissement de leurs cellules en tanins et de leurs parois en polysaccharides. Ces résultats ont été discutés en relation avec l'augmentation de l'aptitude au débourrement et avec l'acclimatation au froid.

Abstract: Biochimical analysis and photonic microscopy observations of starch were investigated in latent buds of *Vitis vinifera* L. (cv. Merlot) collected during their dormancy phase and during their cold storage at 2°C. Biochimical analysis showed that starch levels of grapevine latent buds was high (70 mg/g DW). Microscopical observations confirmed this result and showed a gradient of starch content in different regions of bud in which the foliars primordiums and scales were the starch richer. Buds conservation at 2°C reduced their starch content but this decrease begun only after 9 days of chilling corresponding to the time necessary for budbreak and for the beginning of increase the bud burst ability. The hydrolysis of starch seems begun at the first in apex and then propaged to the other regions of bud. In the scales, the most exposed region to cold, storage at 2°C during 56 days induced an increase of cellular tannins content and cell walls polysaccharides. These results were discuted in relation to the increase of bud burst ability and to their cold acclimatation.

Mots clés : *Vitis vinifera* L., bourgeon latent, amidon, tanins, polysaccharides pariétaux, structure cellulaire, froid.

Keywords: *Vitis vinifera* L., latent bud, starch, tannins, cell walls polysaccharids, cell structure, chilling.

INTRODUCTION

En général, le passage des bourgeons des végétaux ligneux d'un état dormant à un état non dormant est lié à une période de passage au froid. Ces organes subissent alors différentes modifications biochimiques, cytologiques et physiologiques (MAUGET, 1980 ; EREZ et LAVEE, 1971 ; COTTIGNIES, 1986 ; SAUTER et VAN CLEVE, 1991), ce qui leur permet d'augmenter leur potentialité de croissance. Cette interruption de la dormance est souvent associée à une hydrolyse des métabolites de réserves. Ce phénomène est considéré par certains auteurs (CARPITA *et al*., 1979 ; DAVIES et PINFIELD, 1980) comme une condition préliminaire essentielle, alors que pour d'autres auteurs (BEWLEY et BLACK, 1982 ; BOUVIER-DURAND *et al*., 1984), la mobilisation des réserves n'est pas nécessairement liée à la levée de dormance.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

koussa 22/09/11 16:55 Page 208

Chez la vigne, KOUSSA *et al.* (1998) ont signalé une modification permanente de la teneur en amidon dans les bourgeons latents au cours du cycle annuel. Ces auteurs observent notamment une chute importante de la teneur en amidon pendant la phase de levée de la dormance caractérisée par de faibles températures. Ce même phénomène avait été signalé auparavant par ALSAIDI (1979) à la suite d'observations cytologiques.

Dans ce travail, nous avons voulu vérifier si les diminutions des teneurs en amidon des bourgeons latents observées pendant l'hiver étaient réellement dues au froid. Nous avons également porté un intérêt particulier à la dynamique de la localisation des plastes amylifères dans les différentes cellules des bourgeons latents, au cours de leur conservation au froid. Cette étude paraissait d'autant plus intéressante que les professionnels, lors du greffage de la vigne, attachent une grande importance à la teneur en amidon, qu'ils considèrent comme liée à la qualité des « bois ». De plus, la conservation des sarments à de faibles températures est une technique couramment utilisée par les pépiniéristes. Les résultats obtenus sont discutés en relation avec l'aptitude au débourrement des bourgeons latents.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des sarments ont été prélevés le 26 octobre dans la région bordelaise pendant la période de dormance au cours de laquelle la température journalière moyenne était de 16°C. Ils ont été ensuite conservés au froid (2°C) dans des sacs en polyéthylène pour éviter une éventuelle déshydratation. Des prélèvements ont été effectués au bout de 0, 1, 3, 5, 7, 9, 15, 32, 56 et 88 jours.

Pour chaque prélèvement, les bourgeons ont été fixés à l'azote liquide, lyophilisés, réduits en poudre et débarrassés de leurs glucides solubles selon la méthode de DARNÉ et MADERO-TAMARGO (1979) avant de doser leur contenu en amidon. Le protocole de dosage de ce polymère est celui établi par MOING et GAUDILLÈRE (1992). Les résultats présentés dans ce travail correspondent à la moyenne de trois répétitions.

Parallèlement, une partie des bourgeons prélevés au bout de 0, 9, 15 et 56 jours de traitement au froid a été fixée par le glutaraldéhyde et le tétroxyde d'osmium, puis incluse dans une résine époxy (Epon) selon des techniques précédemment décrites (FOUGÈRE-RIFOT *et al.*, 1995). Les coupes « semi-fines » réalisées (1 à 2 μm d'épaisseur) ont été traitées par le test PAS (Acide Periodique-Schiff) qui permet de localiser l'amidon et les polysaccharides pariétaux tels que les pectines et les hémicelluloses (THIÉRY, 1967 ; ROLAND, 1974).

Enfin, pour chaque prélèvement, 10 rameaux ont été fractionnés à 3 cm au-dessous de l'oeil et à 0,5 cm au-dessus (POUGET, 1963), de façon à obtenir de petites boutures à un bourgeon. Ces boutures ont été placées dans une salle de culture où la température était maintenue à 25 ± 1°C et le degré hygrométrique à 90 p. cent, afin de pouvoir suivre leur aptitude au débourrement. La durée de débourrement de 50 p. cent (DD50) des bourgeons d'un lot donné de boutures a été notée pour chaque prélèvement.

RÉSULTATS

I - APTITUDE AU DÉBOURREMENT DES BOURGEONS LATENTS

Les bourgeons témoins ont une DD50 de 35,5 jours (figure 1). Pour les boutures conservées au froid, la DD50 diminue faiblement au cours des 3 premiers jours et fortement jusqu'au 15^{e} jour où elle devient voisine de 20 jours. Par la suite, la DD50 diminue lentement jusqu'au 88^{e} jour où elle est de l'ordre de 10 jours.

II - VARIATIONS DE LA TENEUR EN AMIDON DES BOURGEONS LATENTS

Les bourgeons issus des sarments témoins ont une teneur en amidon de l'ordre de 70 mg/g MS (figure 1). La conservation des sarments au froid provoque une légère accumulation de la teneur en amidon dans les bourgeons au cours des 9 premiers jours et une forte diminution pendant les 23 jours qui suivent. Cette diminution se poursuit jusqu'au 88^{e} jour de conservation au froid mais de façon plus atténuée. Finalement, la conservation des sarments à 2°C pendant 88 jours entraîne une perte d'amidon de près de 50 mg/g MS.

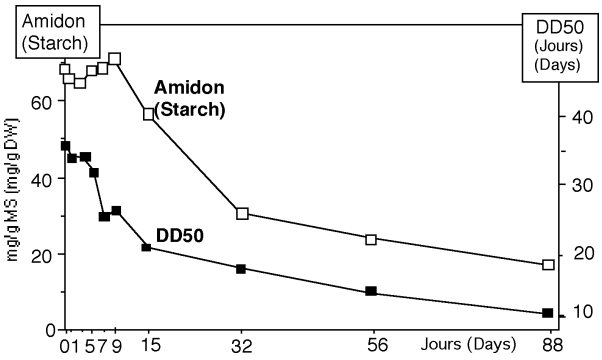


Fig. 1 - Évolution de la DD50 (a) et de la teneur en amidon (b) des bourgeons latents de Merlot au cours de la conservation à 2°C.
(DD50 : durée nécessaire pour le débourrement de 50 p. cent d'un lot donnée de boutures.)

Fig. 1 - Development of DD50 (a) and the starch levels (b) of Merlot latent buds during cold storage at 2°C.
(DD50: The necessary duration for 50 p. cent bud bursting of cuttings.)

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

koussa 22/09/11 16:56 Page 209

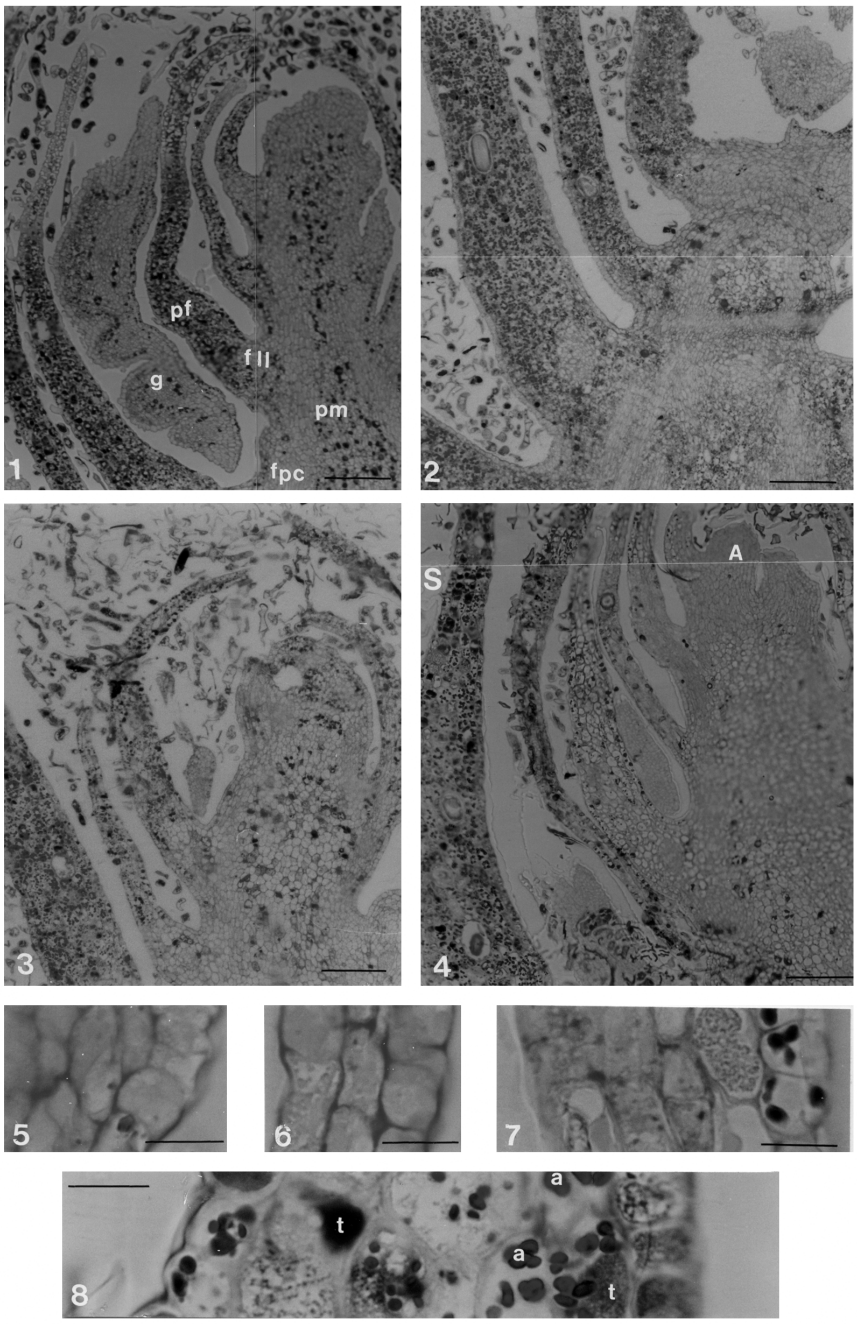


Planche I - Coupes longitudinales de bourgeons latents de Merlot prélevés pendant la phase de dormance (photo 1) et après 9 (photo 2), 15 (photo 3) et 56 jours (photo 4) de conservation au froid.
La barre d'échelle correspond à 100 µm.
Gradient d'abondance de l'amidon et des tanins dans un bourgeon latent de Merlot conservé au froid pendant 56 jours : apex (photo 5) et première (photo 6), deuxième (photo 7) et troisième (photo 8) ébauche foliaire.
La barre d'échelle correspond à 10 µm.

Planche I - Longitudinal sections of the Merlot latents buds collected during their dormancy phase (photo 1) and after 9 (photo 2), 15 (photo 3) and 56 (photo 4) days of cold storage (2°C) (Scale bars are 100 µm).
A gradient of starch and tannins contents in Merlot latent bud stored at 2°C during 56 days: apex (photo 5) and first (photo 6), second (photo 7) and third (photo 8) rough leaves (Scale bars are 10 µm)

Abréviations (Abbreviations) A : apex du bourgeon principal (apex of the central bud), sA: sommet de l'Apex (head of Apex), fll : faisceau libéro-ligneux (vascular bundles), fpc : faisceau conducteur procambial (vascular procambium), g : ébauche de grappe (rough grape), pf : primordium foliare (leaf primordium), Pm : parenchyme médullaire (medullary parenchyma), S : stipule (bud scale), a : amidon (starch), t : tanins (tannins).

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

koussa 22/09/11 16:56 Page 210

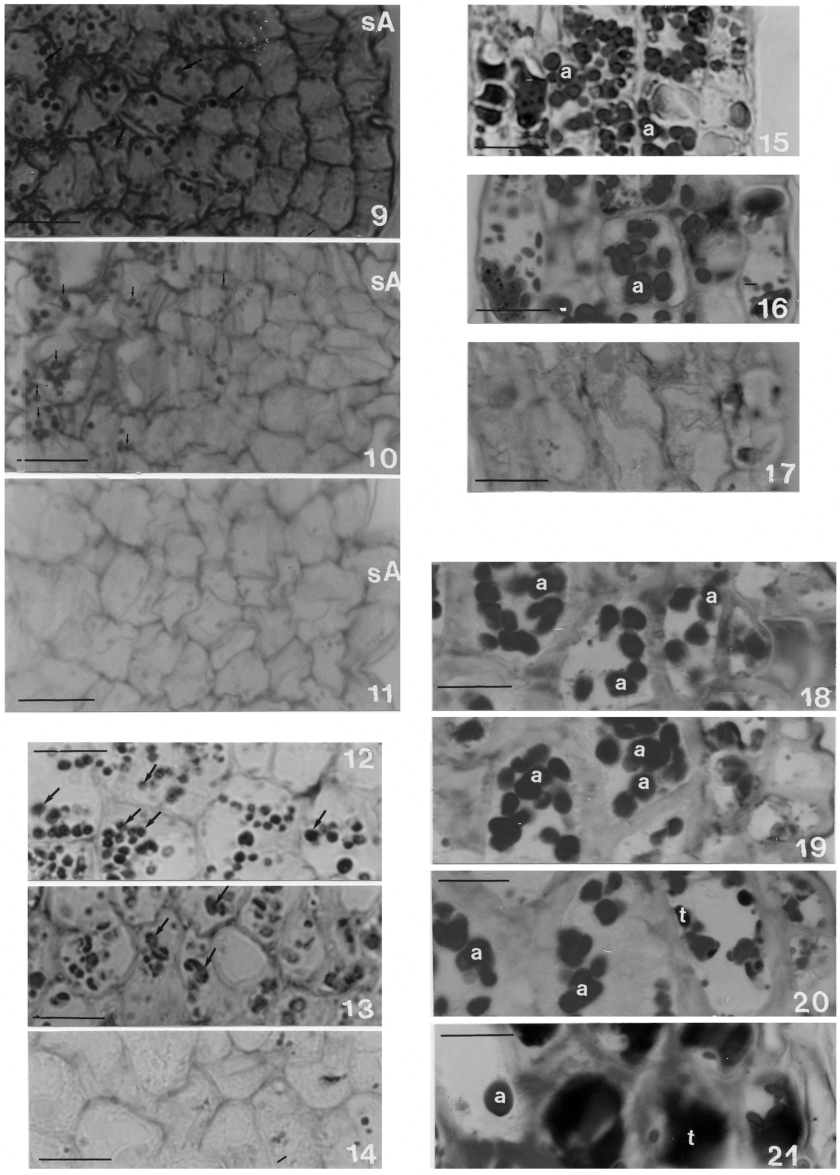


Planche II - Diminution du contenu en amidon dans les bourgeons latents de Merlot au cours de la conservation au froid: apex au moment du prélèvement (Photo 9), après 9 (photo 10) et 15 (photo 11) jours de conservation au froid (2°C) ; Parenchyme médullaire (rameau préformé) au moment du prélèvement (photo 12), après 9 (photo 13) et 15 (photo 14) jours de conservation au froid ; Deuxième primordium foliaire à partir de l'apex au moment du prélèvement (photo 15), après 15 (photo 16) et 56 (photo 14) jours de conservation au froid. (Les flèches indiquent les grains d'amidon. La barre d'échelle correspond à 10 μm).

Diminution du nombre d'inclusions amylacées dans les stipules de bourgeons latents de Merlot prélevés pendant la phase de dormance au cours du traitement au froid. Les tanins et les polysaccharides pariétaux, par contre, deviennent de plus en plus présents. Stipules au moment du prélèvement (photo 18), après 9 (photo 19), 15 (photo 20) et 56 (photo 21) jours de conservation à 2°C. (La barre d'échelle correspond à 10 μm).

Deacrease of starch content in Merlot latents buds during cold storage at 2°C: apex when the buds were collected (photo 9), after 9 (photo 10) and 15 (photo 11) days of storage at 2°C ; Medullary parenchyma when the buds were collected (photo 9), after 9 (photo 10) and 15 (photo 11) days of storage at 2°C ; Second rough leaf when the buds were collected (photo 9), after 9 (photo 10) and 15 (photo 11) days of storage at 2°C. (Arrows indicates the Starch granules ; Scale bars are 10 μm).

Decrease of starch content in latent bud scale of Merlot collected at dormancy phase during cold storage (2°C), whereas the tannins and the cell walls polysacharides contents increased during this period. Longitudinal sections of bud scale when the buds were collected (photo 18) and after 9 (photo 19), 15 (photo 20) et 56 (photo 21) days of cold storage at 2°C. (Scale bars are 10 μm).

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

koussa 22/09/11 16:56 Page 211

III - OBSERVATIONS CYTOLOGIQUES DES PLASTES AMYLIFÈRES DES BOURGEONS LATENTS

Le jour du prélèvement, les bourgeons observés étaient très chargés en plastes amylifères. Toutefois, la répartition de l'amidon était différente selon la partie du bourgeon considérée.

En général, les cellules de la région sommitale de l'apex, les faisceaux conducteurs procambiaux périphériques, les faisceaux libéro-ligneux, ainsi que les ébauches de grappes sont pratiquement dépourvus de plastes amylifères (photos 1, 5 et 9). Dans l'apex du bourgeon, les amyloplastes ne sont visibles qu'à partir de la région subapicale où ils sont rares et de petite taille. Leur quantité croît de l'apex du bourgeon jusqu'au bois du rameau porteur (photos 1 et 9). Dans les régions moyennes, profondes et basales du bourgeon (rameau préformé), les plastes amylifères se présentent sous forme d'inclusions de taille petite à moyenne (photos 1 et 12). Dans les primordiums et les ébauches foliaires, les amyloplastes sont très abondants et de très grande taille (photos 1 et 15). L'observation plus détaillée des cellules foliaires montre que les amyloplastes sont essentiellement contenus dans les cellules du parenchyme et que les assises épidermiques externes et internes des ébauches foliaires en sont pratiquement dépourvues (photo 15). À mesure qu'on s'éloigne des cellules épidermiques, les inclusions amylacées deviennent de plus en plus nombreuses et de taille de plus en plus grande (photo 15). La comparaison de la quantité d'inclusions amylacées contenues dans les primordiums et les ébauches foliaires montre l'existence d'un gradient. En effet, la quantité de plastes amylifères est relativement faible dans les primordiums, par contre elle augmente dans les ébauches foliaires avec le degré de leur développement (photos 1, 5, 6, 7 et 8). Enfin, ce sont les stipules qui semblent les parties du bourgeon les plus riches en plastes amylifères (photos 1 et 18), de grande taille et très denses, puisque les cellules en sont entièrement remplies.

Il convient de noter que les cellules tanniques, localisées essentiellement dans les assises épidermiques externes et internes et dans les régions moyenne, profonde et basale du bourgeon (rameau préformé), contiennent aussi des inclusions amylacées (photos 1 et 8) mais elles sont moins abondantes que dans les cellules non tanniques.

Au bout de 9 jours de froid, la quantité de plastes amylifères n'a guère subi de modifications. Elle n'a pratiquement pas varié dans les ébauches foliaires ni dans les stipules (photos 1, 2 et 19) , mais une légère diminution semble perceptible dans l'apex et dans le rameau préformé (photos 10 et 13). Ce n'est qu'après le 15e jour de froid que des changements significatifs dans la quantité des plastes amylifères sont perceptibles (photos 3 et 4). En effet, l'apex en devient totalement dépourvu (photo 11). Dans le rameau préformé, les plastes ne sont presque plus visibles, puisque les cellules du parenchyme médullaire ne laissent plus apparaître que quelques petites inclusions amylifères après 56 jours de traitement (photo 14). Dans les ébauches foliaires les plus proches de l'apex, la perte d'amidon relativement faible après 15 jours de froid devient pratiquement totale au bout de 56 jours de traitement (photo 17). Cette diminution du nombre et de la taille des plastes est d'autant moins importante que l'organe préformé est plus développé, c'est-à-dire plus éloigné de l'apex (photo 4).

Dans les stipules, la quantité et la taille des amyloplastes ne semblent, là aussi, diminuer qu'après 9 jours de froid. Au bout de 56 jours de traitement, la quantité d'amidon diminue mais reste, néanmoins, assez importante (photo 20). En revanche, les cellules deviennent de plus en plus tanniques. Leurs parois prennent une coloration nettement plus violette que le témoin au bout de 56 jours de conservation au froid (photos 20 et 21).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Sur les bases d'observations microscopiques (ALSAIDI *et al*., 1979) et de dosages biochimiques (KOUSSA *et al*., 1998), les résultats obtenus jusqu'ici concernant le contenu en amidon des bourgeons latents de vigne ont permis de mettre en évidence une forte diminution de sa quantité au moment de leur phase de levée de dormance. Le froid hivernal a donc été avancé comme étant le facteur déterminant de ce changement sans, toutefois, que la preuve en soit donnée.

Au cours de cette étude, les résultats biochimiques et les observations que nous avons réalisées au microscope photonique montrent clairement que le froid provoque la réduction de la quantité d'amidon dans les bourgeons latents de vigne prélevés en phase de dormance. Toutefois, cette diminution de la quantité et de la grosseur des amyloplastes ne semble être significative qu'après un minimum de 9 jours de froid. Cette durée semble correspondre à la période de froid (7 jours consécutifs à température inférieure à 10°C pour le Merlot) nécessaire, selon POUGET (1963), pour la levée de la dormance. Il paraît, dès lors, que la diminution de la teneur en amidon notée par ALSAIDI (1979) et par KOUSSA *et al*. (1998) est bien due aux températures froides nécessaires pour la levée de la dormance. Cela est d'autant plus probable que des analyses sur les mêmes échantillons ont montré que les 9 jours de froid sont nécessaires pour qu'une chute intense des teneurs en acide abscissique (ABA) puisse

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

koussa 22/09/11 16:56 Page 212

avoir lieu dans les bourgeons latents (KOUSSA *et al.*, 1994). Un tel fait va probablement permettre de lever l'inhibition exercée par ce régulateur de croissance sur la synthèse de l'α-amylase et donc sur l'hydrolyse de l'amidon comme cela a été signalé chez d'autres plantes (MUNDY, 1984 ; JACOBSEN et BEACH, 1985, ANTROBUS*et al.*, 1997 ; MOLINA-CANO *et al.*, 1999).

Il convient, par ailleurs, de rappeler que les entrenoeuds porteurs des bourgeons se comportent comme les bourgeons vis-à-vis de l'amidon au cours du cycle annuel (BOUARD, 1966 ; KOUSSA *et al.*, 1998). Cette similitude se retrouve également en ce qui concerne le froid puisque la conservation des rameaux à 2°C provoque également une chute de leur contenu en amidon, diminution qui ne devient significative qu'après 9 jours de traitement (KOUSSA, 2001). Dès lors, il paraît évident que la qualité des bois, ainsi que l'aptitude au débourrement, ne peuvent être appréciées par la quantité d'amidon, contrairement à ce qui est admis par les pépiniéristes. En effet, des bourgeons traités au froid et ne présentant donc que des quantités assez réduites d'amidon, manifestent au contraire une aptitude au débourrement assez élevée.

Nos observations en microscopie photonique ont également permis de mettre en évidence un gradient d'abondance des inclusions amylacées dans les différentes parties du bourgeon au moment du prélèvement, c'est-à-dire pendant la phase de dormance. Ce gradient est maintenu et parfois même accentué par le froid. L'existence d'un tel gradient n'est pas propre aux bourgeons de la vigne puisqu'il a déjà été signalé dans les bourgeons du Frêne (COTTIGNIES, 1985). Cet auteur remarque qu'en fin de dormance les teneurs en eau des bourgeons se maintiennent à des valeurs faibles, comme c'est le cas, d'ailleurs, des bourgeons de la vigne (POUGET, 1963 ; KOUSSA, 1992). Toujours sur le Frêne, le même auteur observe, cependant, une semaine avant la levée de la dormance, une augmentation du potentiel hydrique dans l'apex d'une valeur de 15.10^5 Pascal ce qui permettrait de libérer l'eau liée et de favoriser ainsi le début de l'hydrolyse de l'amidon et sa transformation en sucres solubles. Un tel fait, aurait pour conséquence la création d'un appel d'eau vers les bourgeons. Nous sommes donc amenés à supposer qu'un phénomène similaire pourrait avoir lieu chez la vigne. Une telle hypothèse expliquerait alors le début de la diminution de la teneur en amidon des bourgeons d'abord dans l'apex, puis de proche en proche, dans les autres parties du bourgeons. Un tel processus pourrait donc expliquer l'existence du gradient mis en évidence et son accentuation par le froid.

Les modifications cytologiques notées dans les cellules des stipules sous l'action du froid constituent un fait intéressant à considérer. En effet, les parois deviennent plus colorées ce qui laisse supposer leur enrichissement en polysaccharides (photo 21). L'apparition de tels composés est tout à fait possible puisque l'hydrolyse de l'amidon va permettre une forte disponibilité en sucres solubles. Cette accumulation de polysaccharides, localisée dans les couches cellulaires les plus exposées au froid, semble être une réponse au stress occasionné par la faible température de conservation (2°C). Une telle réponse peut alors être associée à un endurcissement des organes de la plante au froid, corrélation similaire à celle signalée auparavant par plusieurs auteurs (LI *et al.*,1964 ; PARKER, 1966 ; WANG, 1982 ; GRANT *et al.*, 1992) chez d'autres plantes. Pour GRANT *et al.* (1992), l'augmentation de polysaccharides serait essentiellement due aux pectines insolubles. Cet endurcissement au froid semble aussi pouvoir être assuré par les tanins dont la quantité augmente considérablement, essentiellement dans les cellules des stipules, c'est-à-dire dans les tissus les plus exposés aux températures externes. Cette accumulation de tanins dans les bourgeons de la vigne paraît intervenir comme une barrière physique qui agirait en retardant la formation de la glace et la gélification des cellules, hypothèse qui semble rejoindre les travaux de CHALKER-SCOTT (1988). À côté du rôle des tanins dans la réaction contre les attaques parasitaires (KEMP et BURDEN, 1986), ces composés interviendraient également dans le cas de stress induit par les faibles températures. Leur synthèse serait alors favorisée par l'action stimulatrice du froid sur la synthèse de la phénylalanine ammonia-lyase (PAL) (PODSTOLSKI *et al.*, 1981 ; GRAHAM et PETTERSON *et al.*, 1982). À cela, s'ajoute la disponibilité, en quantité suffisante, des sucres solubles, produits de l'hydrolyse de l'amidon, qui interviennent plus ou moins directement dans la synthèse des tanins (MINAMIKAWA et YOSHIDA, 1980 ; DECENDIT et MERILLON, 1996 ; WAFFO-TUEGO, 1996 ; DECENDIT *et al.*, 1996).

En définitive, il paraît maintenant clair que le froid est responsable à la fois de l'hydrolyse de l'amidon, de l'accumulation des tanins et des polysaccharides dans les bourgeons latents de la vigne. Toutes ces modifications biochimiques tendent à agir dans le sens de la protection des bourgeons contre les faibles températures. Par son action sur l'activité de l'α-amylase et également sur celle de la PAL (SALT *et al.*, 1986 ; MCDONALD et CAHILL, 1999), l'implication de l'acide abscissique dans ces remaniements biochimiques comme celle des glucides solubles paraît évidente. L'étude des variations de ces deux derniers types de composés en relation avec l'acclimatation au froid apporterait sûrement des éléments de réponse pour

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

koussa 22/09/11 16:56 Page 213

confirmer certaines des hypothèses qui viennent d'être émises.

Remerciements : Les auteurs tiennent à remercier vivement R.M. GUILBAUD de son aide précieuse pour la préparation des coupes histologiques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALSAIDI I., SUIRE C. et BOUARD J., 1979. Relations entre l'ultrastructure des plastes et les phases du cycle végétatif des bourgeons latents de la vigne (*Vitis vinifera* L. var. Ugni blanc). *Vitis*, **18**, 201-210.

ANTROBUS C.J., LARGE P.J. et BAMFORTH C.W., 1997. Changes in cationic isoenzymes of peroxidase during the malting of barley II: The effects of gibberellic and abscisic acids. *J. Inst. Brewing*, **103**, 4, 233-237.

BEWELEY J.D. et BLACK M., 1982. Physiology and Biochemistry of seeds. II Viability dormancy and environmental control. Springer-Verlag éd., Berlin, 1982.

BOUARD J., 1966. Recherches physiologiques sur la vigne et en particulier sur l'aoûtement des sarments. *Thèse* d'État, Bordeaux, 398 pages.

BOUVIER-DURAND M., DAWIDOWWICZ-GRZEGORZEWSKA A., THEVENOT C. et CÔME, 1984. Dormancy of apple embryos. Are starch and reserve protein changes related to dormancy breaking? *Can. J. Bot.*, **62**, 2308-2315.

CARPITA N.C., NABORS M.W., ROSS C. W. et PETRETIC N.L., 1979. The growth physics and water relations of red-high-induced germination in Lettuce seeds. III, IV. *Planta*, **144**, 217-233.

CHALKER-SCOTT L., 1988. Relationships between endogenous phenolic coumpounds of Rhododendron tissues and organs and cold Hardiness development. *Ph D. thesis*, Oregon State University, Corvallis, 269p.

COTTIGNIES A., 1986. The hydrolysis of starch as related to the interruption of dormancy in the ash bud. *J. Plant Physiol.*, **123**, 381-388.

DARNE G. et MADERO-TAMARGO J., 1979. Mise au point d'une méthode d'extraction des lipides solubles totaux, des glucides solubles totaux et des composés phénoliques solubles totaux des organes de la vigne. *Vitis*, **18**, 221-228.

DAVIES H.V. et PINFIELDN.J., 1980. Utilisation of food reserves by embryos of Acer platanoïdes L. during and after-ripening. *Z. Pflanzenphysiol.*, **96**, 59-65.

DECENDIT A. et MERILLON J.M., 1996. Condensed tannin and anthocyanin production in *Vitis vinifera* cell suspension cultures. *Plant Cell Report*, **15**, 762-765.

DECENDIT A., RAMAWAT K.G., WAFFO TUGO P., DEFFIEUX G., BADOC A. et MERILLON J.M., 1996. Anthocyanins, catechins, condensed tannins and piceid production in *Vitis vinifera* cell bioreactor cultures. *Biotechnology Letters*, **18**, 659-662.

EREZ A. et LAVEE S., 1971. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, **96**, 711. In Nooden L.D. et Weber J.A., 1978. Environmental and hormonal control of dormancy in terminal buds of plants. *In Dormancy and developmental arrest* (R.M.E Clutte, ed.) 221-268. Academic Press, New york.

FOUGERE-RIFOT M., BENHARBIT EL ALAMI N., BRUN O. et BOUARD J., 1995. Ontogenèse du gynécée de *Vitis vinifera* L. var. Chardonnay en relation avec l'apparition de vacuoles tanniques. *J. Int. Sci. Vigne Vin*, **29**, 3, 105-130.

GRAHAM D.et PETTERSON B.D., 1982. Responses of plants to low, non-freezing temperatures: proteins, metabolism, and acclimation. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **33**, 347-368.

GRANT T.M., MACRAE E.A. et REBGWELL R.J., 1992. Effect of chilling injury on physicochemical properties of persimmon cell walls. *Phytochem.*, **31**, 11, 3739-3744.

JACOBSEN J.V. et BEACH L.R., 1985. Control of transcription of a-amylase and rRNA genes in barley aleurone protoplasts by gibberellin and abscisic acid. *Nature*, **316**, 275-277.

KEMP M.S. et BURDEN R.S., 1986. Phytoalexins and stress metabolites in the sapwood of trees. *Phytochem.*, **25**, 1261-1269.

KOUSSA T., 1992. Recherches sur l'acide abscissique et l'abscissate de β-D-glucopyranose des feuilles et des bourgeons de vigne. *Thèse d'Université*, Bordeaux II, 207 p.

KOUSSA T., 2001. Relations entre les thenuers en acide abscissique, en glucides et en acides gras dans certains aspects du développement normal et anormal de la Vigne. *Thèse* d'État, El jadida, Maroc, 198 p.

KOUSSA T., BROQUEDIS M. et BOUARD J., 1994. Importance de l'acide abscissique dans le développement des bourgeons latents de vigne (*Vitis vinifera* L. var. Merlot) et plus particulièrement dans la phase de levée de dormance. *Vitis*, **33**, 63-67.

KOUSSA T., CHERRAD M, BERTRAND A. et BROQUEDIS M., 1998. Comparaison de la teneur en amidon, en glucides solubles et en acides abscissique des bourgeons latents et des entre-nœuds au cours du cycle végétatif de la vigne. *Vitis*, **37**, 1, 5-10.

LI *et al*., 1964. In MARCELLIN (1992).

MARCELLIN P., 1992. Les Maladies physiologiques du froid. In CÔME D. 1992. *Les Végétaux et le froid*. Hermann éd., 560 p.

MAUGET J.C., 1980. Dormance et précocité de débourrement des bourgeons chez quelques cultivars de Noyer (*Juglans regia* L.). *C.R.Acad.Sc.,* Paris, 284- D, 2351-2353.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)

koussa 22/09/11 16:56 Page 214

MCDONALD K.L. et CAHILL D.M., 1999. Influence of abscisic acid biosynthesis inhibitor, norflurazon, on interactions between *Phytophthora sojae* and soybean (Glycine max). *Eur. Plant Pathol.*, **105**, 7, 651-658.

MINAMIKAWA T. et YOSHIDA S., 1980. Kotoshokubutsu No Nizitaisha Kenkyuho. Gakkaishuppan Center , Tokyo. *In Chemistry and Significance of Condensed Tannins*. Plenum Publishing corporation éd.. 553p.

MOING A. et GAUDILLÈRE J.P., 1992. Carbon and nitrogen rationing in peach/plum grafts. *Tree Physiol.*, **10**, 81-92.

MOLINA-CANO J.L., SOPENA A.A., SWANSTON J.S., CASAS A.M., MORALEJO M.A., UBIETO A., LARA I., PERZ-VENDRELL A. et ROMAGOSA I., 1999. A mutant induced in the malting barley cv. triumph with reduced dormancy and ABA response. *Theor. Appl. Genet.*, **98**, 3-4, 347-355.

MUNDY J., 1984. Hormonal regulation of α-amylase inhibitor synthesis in germinating barley. Carlsberg *Res. Commun.*, **49**, 439-444.

PARKER, 1966. In MARCELLIN (1992)

PODSTOLSKI A., SZNAJDER J. et WICHOWSKA G., 1981. Accumulation of phenolics and growth rate of barley seedling (*Hordeum vulgare* L.). *Biol. Plant.* (Praha) **23**,120-130.

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 d'État*, Bordeaux, 247 pages.

ROLAND J.C., 1974. Cytochimie des polysaccharides végétaux: détection et extraction sélectives. *J. Microscopie*, 21, 3, 233-244.

SALT SD., TUZUN S et KUC J., 1986. Effects of β-ionone and abscisic acid on the growth of tabacco and resistance to blue mold. Mimicry of effects of stem infection by *Perenospora tabacina* Adm.: *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, **28**, 287-297.

SAUTER J.J. et VAN CLEVE B., 1991. Biochemical and ultrastructural results during starch-sugar conversion in ray parenchyma cells of *Populus* during cold adaptation. *J. Plant Physiol.*, **139**, 19-16.

THIERY J.P., 1967. Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie éléctronique. *J. Microscopie*, **6**, 987-1018.

WAFFO-TUEGO P., DECENDIT A., DEFFIEUX G., VERCAUTEREN J. et MERILLON J.M., 1996. *Trans*-resveratrol-3-O-β-glucoside (piceid) in cell suspension cultures of *Vitis vinifera*. *Phytochem*, **42**, 1591-1593.

WANG C.Y., 1982. Physiological and biochimical responses of plants to chilling stress. *HortSci.*, **17**, 2,173-186.

Reçu le 20 septembre 2001
accepté pour publication le 2 novembre 2001

©Vigne et Vin Publications Internationales (Bordeaux, France)