



Zone d'abscission et coulure de la vigne

par

R. BESSIS et J. C. FOURNIOUX

Laboratoire des Sciences de la Vigne, Institut Universitaire de la Vigne et du Vin, Université de Bourgogne, Dijon, France

Abscission zone and berry drop in grapevine

Summary: Berry drop (coulure) in grapevine has various causes, but is generally observed in the days following anthesis and the separation occurs at the base of the flower pedicel. At this part of the pedicel a structured zone composed of little cells is observed where active abscission takes place. The abscission zone is activated by ethylene. This response does not only depend on the concentration of ethylene but also on the developmental stage of the target cells, which are highly reactive only during a few days. The presence of such an abscission zone in grapevine led us to consider new research to manage fruit set and thinning.

Key words: berry drop, fruit set, flower, berry, pedicel, abscission zone, ethylene, histology, physiology, thinning.

Introduction

Le concept de coulure recouvre tout un ensemble de phénomènes physiologiques divers qui agissent à différents moments, sur différents organes mais qui aboutissent tous à une perte de récolte et, ce qui est plus grave encore, à une non maîtrise des rendements, préjudiciable à la qualité.

Les causes de la coulure ont été largement décrites dans la bibliographie (HUGLIN et BALTHAZARD 1961; MULLINS *et al.* 1967; ROUBELAKIS et KLIEWER 1977; WAGNER *et al.* 1978). Nous citerons par exemple: la coulure climatique observée quand les conditions atmosphériques (température, pluviosité, lumière) d'une bonne fécondation ne sont pas réunies; la coulure par détournement trophique quand la compétition entre appareils végétatif et reproducteur tourne à l'avantage du végétatif, cette coulure pouvant être génétiquement favorisée ou seulement mise en place par une physiologie dépendante de l'environnement; la coulure physiologique manifestation d'un dysfonctionnement de la nutrition, de l'équilibre hormonal.

Jusqu'alors la très grande majorité des travaux sur la coulure a cherché à établir une relation directe entre la cause et l'effet. Les causes étant multiples les travaux sur la coulure deviennent très variés, souvent même hétérogènes et impossibles à comparer, par exemple la coulure climatique fait l'objet de travaux sur l'aptitude du pollen pour arriver sur le stigmate, sur la fécondation, sur l'effet des conditions climatiques, sur la photosynthèse, sur la nutrition des inflorescences, sur la disponibilité des sucres etc. Ces travaux pour nécessaires et intéressants qu'ils soient n'ont pas abouti à la résolution du problème de la coulure de la vigne. Notre objectif ici est d'essayer de proposer une voie d'approche nouvelle plus globale et synthétique du phénomène.

Notre conviction que l'on peut aborder la coulure sous un angle nouveau repose sur deux faits que nous détaillerons dans le présent article:

— La chute se produit toujours au même stade quel que soit le facteur qui la déclenche.

- La chute se produit toujours par le fonctionnement d'une zone d'abscission, très caractérisée, bien que très peu connue chez la vigne, cette zone se situe à la base du pédicelle floral.

Le présent article constitue une première approche de l'étude histologique et du fonctionnement de la zone d'abscission chez la vigne. Chez les autres végétaux cette structure a fait l'objet de très nombreux travaux datant parfois du début du siècle (LLOYD 1914; SAMPSON 1918). Classiquement on sait que cette zone morphologiquement structurée contient des cellules cibles dont le fonctionnement produit la chute de l'organe à la base duquel elles se trouvent. Cette chute est stimulée par l'éthylène et, notamment chez les monocotylédones, par l'acide abscissique (SARGENT *et al.* 1984), elle est généralement inhibée par l'auxine surtout quand cette hormone est présente du côté distal par rapport aux cellules cibles; des enzymes qui dégradent les pectines et la cellulose des parois sont associées à ces processus de séparation. Le point sur l'état de la question a récemment été réalisé par D. F. OSBORNE (1989). La bibliographie ne fait pas référence directe à l'existence d'un tel système chez la vigne. Nos observations permettent donc d'ouvrir un nouveau secteur de recherche sur la coulure de la vigne.

Matériel et méthodes

Le travail a été réalisé sur le cépage Pinot noir dans le vignoble expérimental de l'Université de Bourgogne. Les observations portant sur la zone d'abscission ont toujours utilisé le clone 113 de Pinot noir.

La cinétique de chute des boutons floraux a été établie par comptage direct des mêmes inflorescences tous les 2 d pendant environ 1 mois de la période pré- et post-floraison. Ces comptages portent sur 15 grappes, choisies sur 15 souches différentes et contenant entre 208 et 24 fleurs avec une moyenne de 130 fleurs. Le début de la floraison est évalué individuellement pour chaque grappe, les résultats de cinétique de chute sont réalignés par référence à ce stade physiologique de début de floraison. On notera que pendant cette période de 1 mois le temps a été favorable à une bonne nouaison (périodes pluvieuses de courte durée), la floraison proprement dite s'est déroulée par beau temps, elle a duré 6 d pour chaque grappe prise individuellement (intervalle de temps entre la chute de la première et de la dernière calyptra de la grappe) et 11 d pour l'ensemble des grappes observées. Dans ces conditions la nouaison a été considérée comme bonne: au sens agronomique il n'y a pas eu de coulure.

L'étude morphologique de la zone d'abscission a été réalisée par observation à la loupe binoculaire et par réalisation de coupes en série après inclusion dans la paraffine suivant la méthode classique. Le fixateur utilisé est un FAA (formol 5 ml, acide acétique 15 ml, alcool 20 ml, eau 60 ml) et la coloration une safranine alcoolique/fast green.

L'étude physiologique du fonctionnement de la zone d'abscission a été réalisée sur un modèle fleur isolée ou jeune fruit isolé permettant de faciliter et de standardiser les observations et les mesures. Chaque expérience est conduite sur 30 pédicelles séparés de l'inflorescence; cette séparation doit se faire en prélevant la base du pédicelle et notamment la bractée axillante de la fleur. Les pédicelles ainsi isolés sont placés dans des bocaux de 0,75 l hermétiquement fermés et possédant un septum permettant des injections. Les pédicelles sont placés dans le bocal sur un papier filtre humidifié avec de l'eau. L'apport d'un milieu de culture liquide de type «vigne *in vitro*» n'a pas amélioré la survie de notre modèle et a été abandonné. Nous ne rapporterons ici que les résultats observés en injectant dans les bocaux de l'éthylène pour obtenir des concentrations de 10, 100, et 1000 $\mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$. Un précurseur de l'éthylène, l'éthéphon, nous a fourni des résultats du même type.

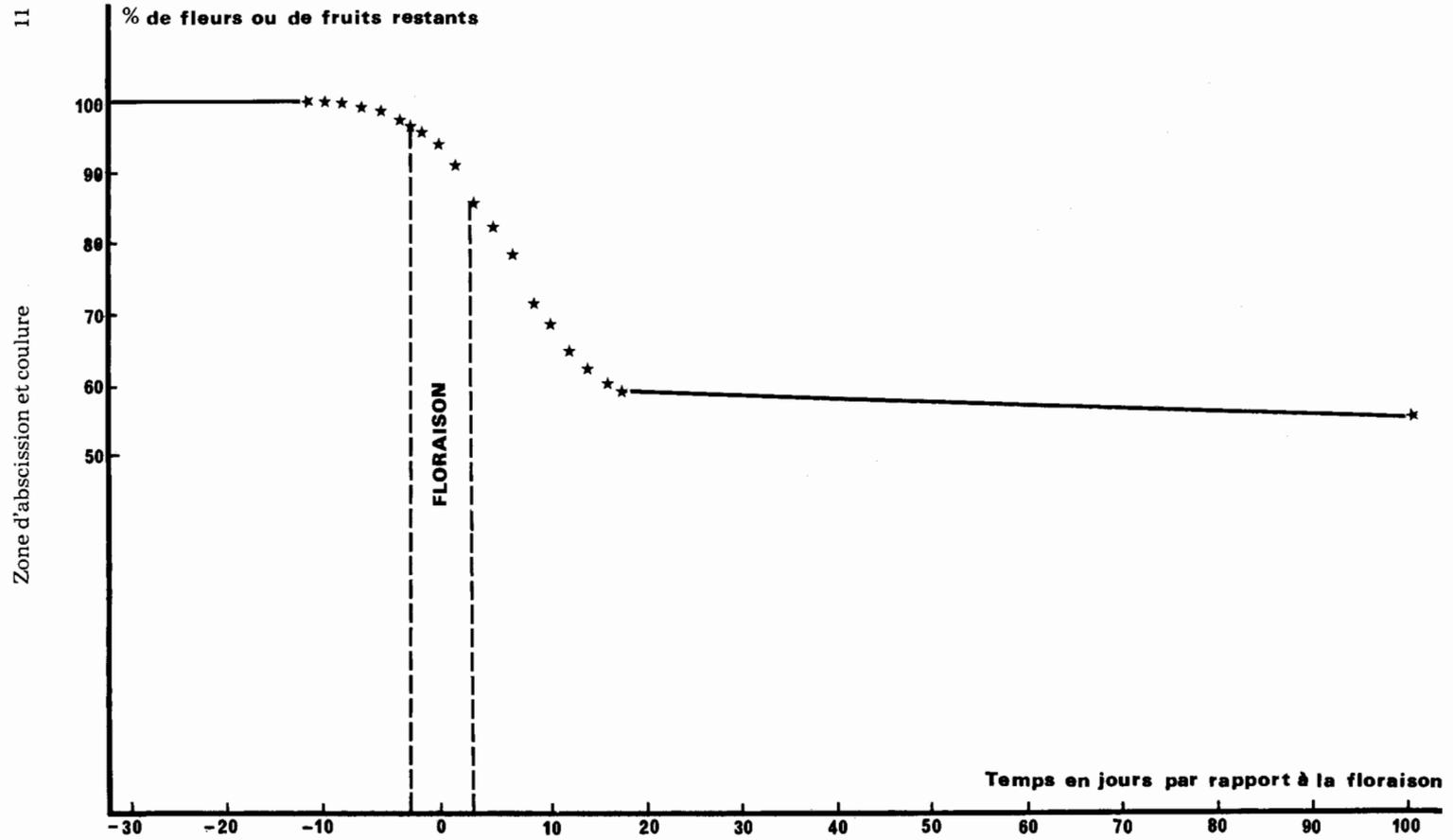


Fig. 1: Chute des fleurs et des fruits en fonction du temps - Flower and fruit drop depending on time.

Résultats

I. Cinétique de chute des boutons floraux et des jeunes fruits

La courbe de la Fig. 1 montre l'évolution au cours du temps du nombre de fleurs puis de fruits portés par la grappe. La première mesure a été faite 32 d avant le début de la floraison, l'erreur sur cette mesure atteint 2 à 5 % car les boutons floraux sont encore agglomérés et difficilement comptables de l'extérieur. Les autres mesures situées de part et d'autre de la floraison sont faites pratiquement sans erreur.

Pendant la période de croissance des inflorescences qui s'étend de 32 d à 12 d avant la floraison le nombre de boutons floraux est stable et si une variation existe elle est faible et inaccessible à notre méthode de numération. Entre 12 d avant le début de la floraison et ce dernier stade la perte florale devient accessible bien que toujours faible puisque globalement elle est de 3,5 %. Pendant les 6 d que dure la floraison elle s'accroît mais reste encore faible puisqu'elle est de 6,6 %. Elle devient plus forte pendant la période qui suit la floraison puisqu'en 12 d, 25 % des jeunes fruits tombent. A partir de ce moment la chute se ralentit, le nombre de fruits se stabilise et par rapport au nombre de fleurs, on observe à la vendange un pourcentage de nouaison de 54,59 %. Nous rappelons qu'il s'agit d'une chute physiologique « normale », que dans les conditions de cette expérience il n'y a pas eu de coulure au sens agronomique du terme et que les grappes étaient compactes à la vendange.

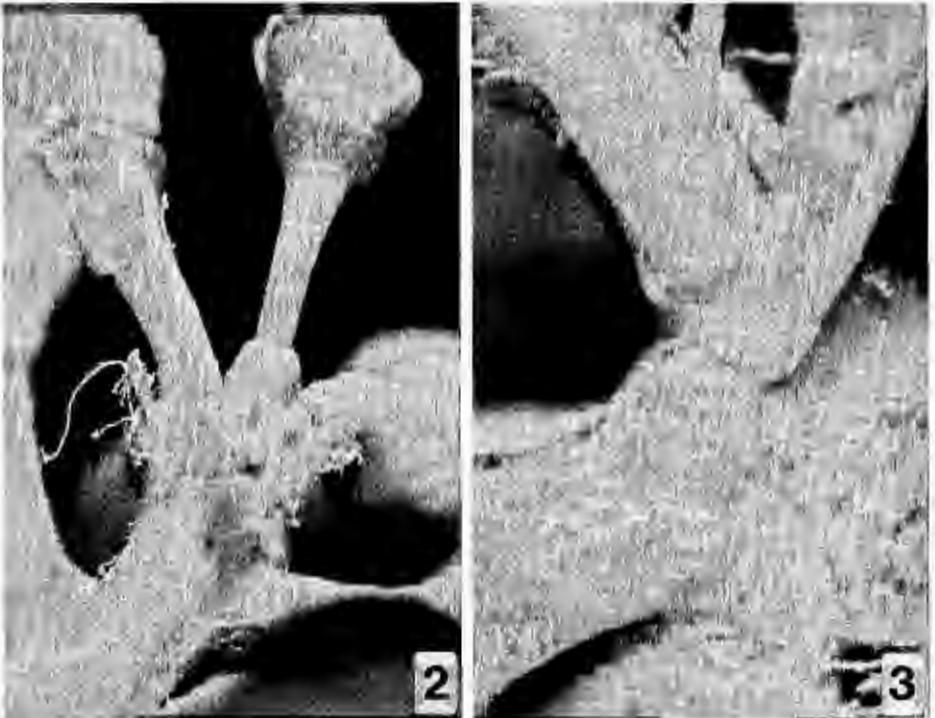


Fig. 2 et 3: Aspect macroscopique de la zone d'abscission en cours de fonctionnement.

Macroscopical aspect of a functional abscission zone.

Il apparait clairement que chez la vigne il n'y a qu'une période de chute des fleurs et des fruits. Dans tous les cas les organes qui tombent le font avec le pédicelle qui les porte ce qui nous amène tout naturellement à étudier la base du pédicelle, à l'endroit où se fait la section.

II. Zone d'abscission du pédicelle floral

Observation macroscopique

Une zone d'abscission parfaitement caractérisée peut être observée à la base du pédicelle floral: une étude à la loupe binoculaire permet d'observer un système d'abscission très visible entre, d'une part, une région proximale qui forme un renflement et paraît appartenir à la rafle, et d'autre part, une région distale dont la croissance en diamètre est plus ou moins différente de la partie proximale et qui constitue le pédicelle (Fig. 2 et 3). L'observation macroscopique montre tous les états intermédiaires entre l'état où la coupure paraît très engagée et aboutira sûrement à la chute de la fleur et celle où l'observation macroscopique ne laisse voir aucune séparation entre la partie distale et la partie proximale.

Juste avant la chute d'une fleur ou d'un jeune fruit on observe fréquemment au niveau du rétrécissement que forme la zone d'abscission du pédicelle l'apparition d'une zone hyaline mesurant près de 1 mm de hauteur; cette zone hyaline constitue un point de fragilité du pédicelle qui à la moindre pression se détachera de la rafle. Cette zone

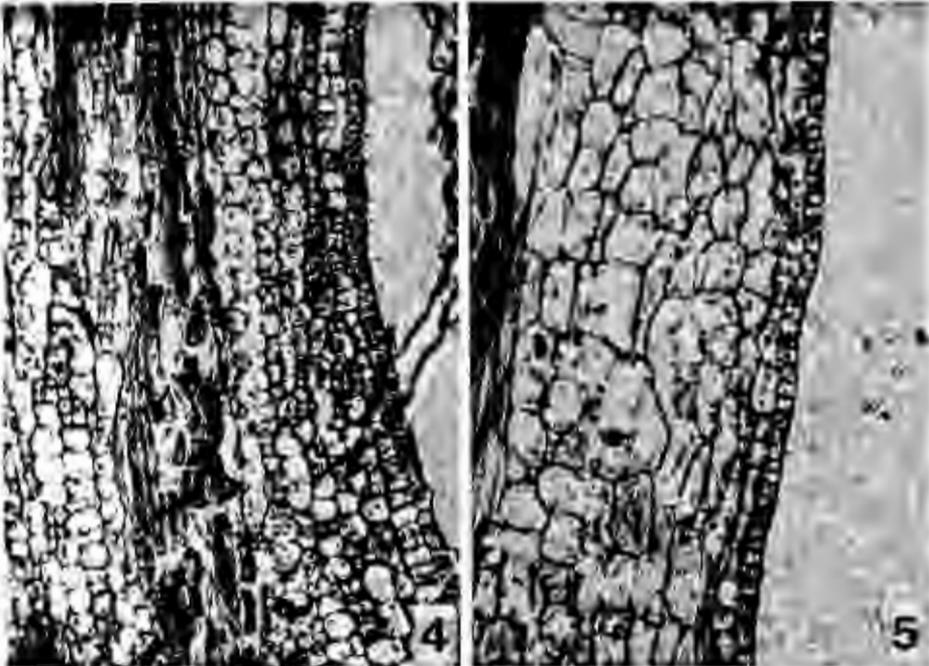


Fig. 4: Cellules de la base du pédicelle floral observées une quinzaine de jours avant la floraison. $\times 170$.

Fig. 5: Cellules de la partie médiane du même pédicelle floral que ci-dessus. $\times 170$.

Fig. 4: Cells of the base of the flower pedicel examined about 2 weeks before anthesis. $\times 170$.

Fig. 5: Cells of the middle part of the same flower pedicel as above. $\times 170$.

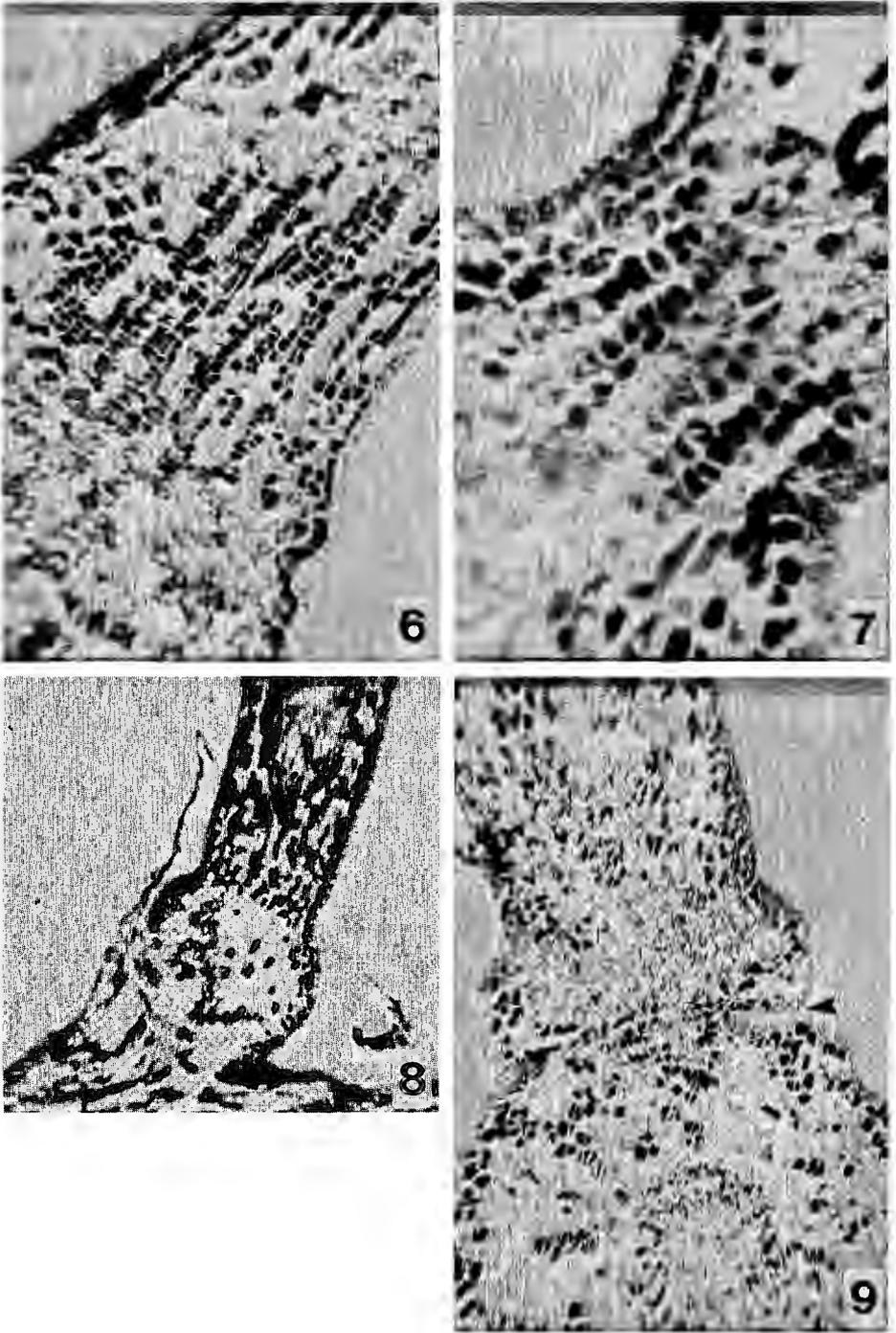


Fig. 6: Présence de nombreuses files cellulaires de type croissance intercalaire au niveau de la zone d'abscission. $\times 100$.

hyaline laisse alors une cicatrice blanchâtre qui brunit rapidement. Chaque fois que la zone hyaline se met en place le pédicelle tombe inéluctablement.

Observation microscopique

C'est environ 3 semaines avant la floraison que l'on commence à observer une différence entre les cellules de la base du pédicelle, là où se mettra en place la zone d'abscission (Fig. 4) et celles de la partie médiane du pédicelle (Fig. 5). Les cellules basales restent petites, isodiamétriques et gardent des caractéristiques de cellules relativement méristématiques notamment dans la région sous-épidermique et celle du parenchyme cortical.

A mesure qu'on se rapproche de la floraison cette région devient de plus en plus localisée, elle intéresse alors une couche de tissus formée d'une épaisseur de 10 à 20 cellules qui restent très colorables. La différence d'aspect de cette région est très marquée selon les pédicelles. Les quatre photographies suivantes donnent une idée de cette diversité: la Fig. 6 montre une très large zone de cellules méristématiques conduisant à un abondant tissu de type intercalaire. La Fig. 7 montre que cette même zone méristématique peut être beaucoup plus localisée bien que parfaitement caractéristique; dans ce cas un rétrécissement du diamètre du pédicelle au niveau de cette zone peut être constaté. La Fig. 8 montre une forte différence de croissance entre la partie rafle et la partie pédicelle du type de celle décrite précédemment (Fig. 2). Enfin il arrive que le rétrécissement entre ces parties soit très intense et très localisé, souligné par le mouvement de l'épiderme (Fig. 9, flèche).

Dans la majorité des cas la zone hyaline décrite précédemment correspond à la région où les cellules restent petites et colorables, la séparation se produisant à la partie supérieure de cette zone. Des coupes faites dans la base de pédicelles abscis dans les conditions naturelles ne montrent pas cette région de petites cellules actives qui sont donc restées adhérentes à la rafle au niveau de la cicatrice.

III. Approche physiologique du fonctionnement de la zone d'abscission

Un seul facteur d'abscission est envisagé ici notre objectif étant de montrer la réactivité de cette zone à l'éthylène. Nous avons cherché d'une part à définir un modèle permettant de quantifier l'abscission et d'autre part à utiliser ce modèle pour évaluer l'effet d'un stimulateur classique de l'abscission: l'éthylène (JACKSON *et al.* 1973; POLITO et LAVÉE 1980; KINET et EL ALAOUI HACHIMI 1988; MCMANUS et OSBORNE 1989).

La fleur isolée, conformément à la méthode décrite précédemment, survit environ 1 semaine, au delà de ce temps elle jaunit. Les résultats sont obtenus le plus souvent en moins de 3 d et parfois même en moins de 2 d. La température est une source importante de variation de vitesse d'obtention des résultats; afin d'établir des comparaisons

Fig. 7: Rétrécissement du pédicelle floral au niveau de la zone d'abscission qui est en cours de différenciation. $\times 270$.

Fig. 8: Différence de croissance au niveau de la base du pédicelle floral. La bractée axillante de la fleur est bien visible. $\times 70$.

Fig. 9: Etranglement tapissé par l'épiderme au niveau de la zone d'abscission. $\times 100$.

Fig. 6: Cell strands indicate an intercalary growth at the abscission zone. $\times 100$.

Fig. 7: Shrinkage of the flower pedicel at the abscission zone during differentiation. $\times 270$.

Fig. 8: Growth difference at the base of the flower pedicel. The bract of the flower is clearly visible. $\times 70$.

Fig. 9: Shrinkage covered by the epidermis at the abscission zone. $\times 100$.

elle doit être contrôlée. Les expériences ont été conduites à 25 °C en lumière naturelle faible, dans une étuve vitrée.

Chaque expérience possède son propre témoin comparé aux trois concentrations en éthylène 10, 100 et 1000 $\mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$ et à des pédicelles floraux dont la fleur ou le jeune fruit a été enlevé (variable «excisés»).

Une étude de l'aptitude au fonctionnement de la zone d'abscission au cours du temps a été réalisée en conduisant les expériences aux 5 stades suivants: calyptra présente (quelques jours avant l'anthèse), pleine floraison, fruits de 3, 5 et 9 mm¹).

Au stade «calyptra présente» on notera que la zone d'abscission des témoins fonctionne naturellement entre le 2ème et le 3ème d où l'on atteint alors 75 % d'abscission, alors que l'abscission est beaucoup plus rapide pour les concentrations de 10 et 100 $\mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$ d'éthylène (Fig. 10). La concentration de 1000 $\mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$ est inhibitrice du fonctionnement de la zone d'abscission, il pourrait s'agir dans ce cas d'une action toxique sur le fonctionnement cellulaire. L'excision de la jeune fleur stimule l'abscission mais dans une moindre proportion par rapport aux concentrations actives d'éthylène.

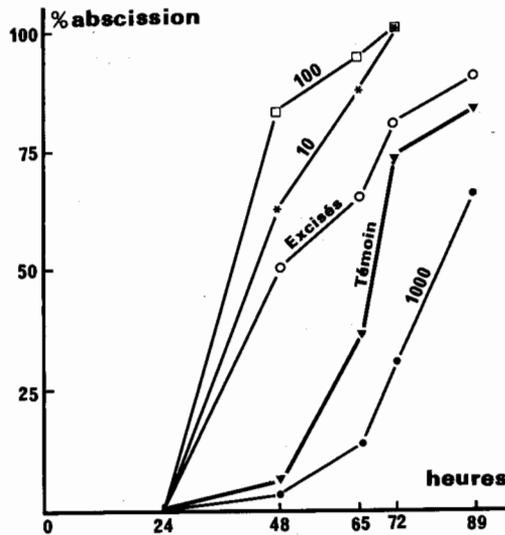


Fig. 10: Stade «calyptra présente»: Effet de l'éthylène sur l'abscission à la base du pédicelle floral à 10, 100 et 1000 $\mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$.

Calyptra present: Ethylene effect on abscission at the base of the flower pedicel at 10, 100 and 1000 $\mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$.

Au stade «pleine floraison» on constate qu'après 24 h, 3 % seulement des pédicelles floraux des lots témoins sont abscis alors qu'on a déjà atteint 75 % d'abscission en présence de 100 $\mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$ (Fig. 11); la suppression de la fleur montre elle aussi un effet marqué puisque dans le même temps elle fournit 41 % d'abscission. On notera dans cette expérience que, quelle que soit la variable on atteint 100 % d'abscission, montrant bien qu'un certain état des cellules cibles est indispensable pour que l'effet éthylène s'exprime.

Les résultats des expériences conduites avec des «fruits de 3 mm» (Fig. 12), confirment les résultats précédents avec une zone d'abscission la plus active pour les concentrations en éthylène de 10 et 100 $\mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$ qui fournissent des résultats exactement

¹) L'expérimentation a été réalisée par FRANÇOIS CAPITAN au cours de son stage dans notre Laboratoire.

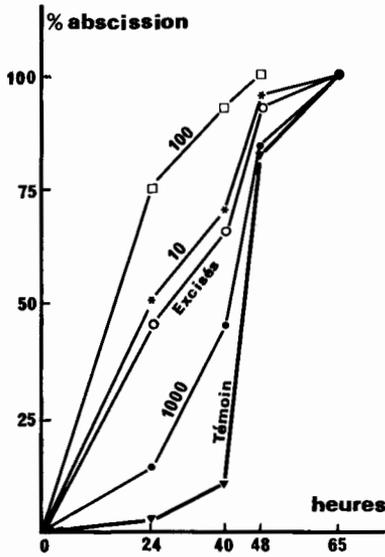


Fig. 11 (à gauche): Stade « pleine floraison »: Effet de l'éthylène sur l'abscission à 10, 100 et 1000 $\mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$.

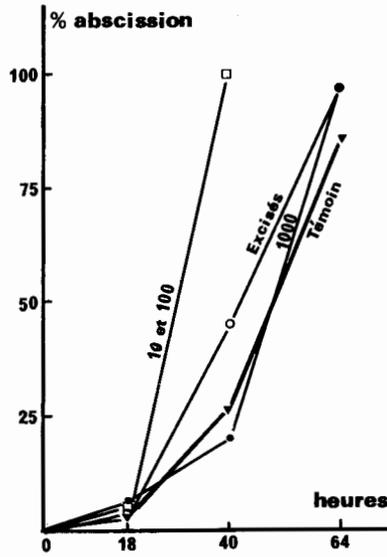


Fig. 12 (à droite): Stade « fruit de 3 mm »: Effet de l'éthylène sur l'abscission à 10, 100 et 1000 $\mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$.

Fig. 11 (left): Full bloom: Ethylene effect on abscission at 10, 100 and 1000 $\mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$.

Fig. 12 (right): Fruit of 3 mm: Effect of ethylene on abscission at 10, 100 and 1000 $\mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$.

superposés, montrant qu'une gamme plus resserrée devra être utilisée. L'abscission chez le témoin qui à 48 h était de l'ordre de 80 % au stade « pleine floraison » n'atteint

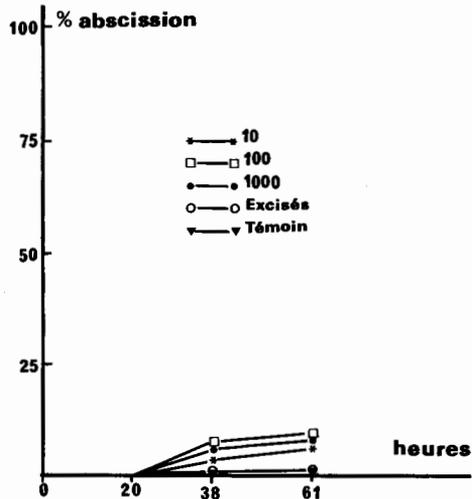
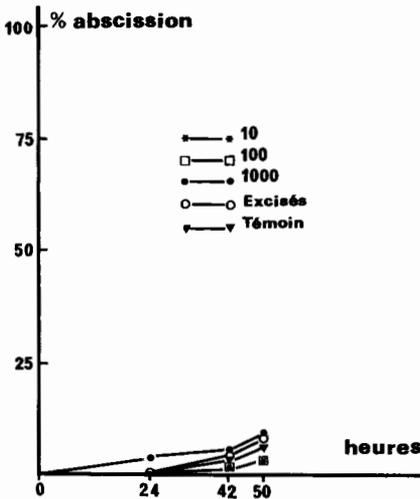


Fig. 13 (à gauche) et 14 (à droite): Fruit de 5 et 9 mm: Effet de l'éthylène sur l'abscission à 10, 100 et 1000 $\mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$.

Fruit of 5 and 9 mm: Effect of ethylene on abscission at 10, 100 and 1000 $\mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$.

cette même valeur qu'à 64 h, montrant une diminution de la réactivité des cellules.

Au stade «fruits de 5 mm» et «fruits de 9 mm» dont les résultats sont indiqués dans les Fig. 13 et 14 on observe la perte de réactivité presque totale de la zone d'abscission aussi bien pour les témoins que pour les différents traitements, l'abscission ne se produisant pratiquement plus.

Tous les résultats fournis ci-dessus concernent la zone d'abscission se trouvant à la base du pédicelle floral et ayant fait l'objet de notre description; elle est la seule à fonctionner au stades «calyptra présente» et «pleine floraison», mais pour les stades «fruits de 3 mm» et «fruits de 5 mm» on voit fonctionner parallèlement une autre abscission se trouvant sous l'ovaire (Fig. 15); les jeunes fruits se séparent de leur réceptacle. Cette séparation est connue chez certains cépages notamment certains hybrides producteurs directs, au moment de la maturité. La courbe montre que l'éthylène stimule cette chute mais qu'elle est aussi présente chez le témoin, nos observations nous ont conduit à constater qu'elle semble avoir un maximum d'activité quand le fruit mesure de l'ordre de 5 mm de diamètre puis qu'elle perd sa réactivité quand le fruit mesure 9 mm de diamètre. Nous n'entrerons pas dans plus de détail, notre objectif étant seulement de signaler cette deuxième possibilité d'abscission.

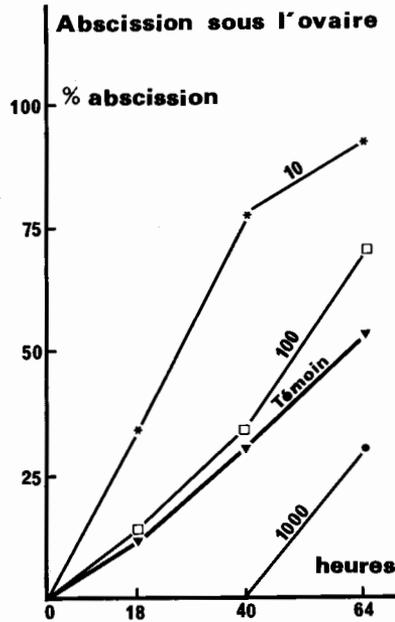


Fig. 15: Stade «fruit de 3 mm»: Effet de l'éthylène sur l'abscission sous le fruit.

Fruit of 3 mm: Effect of ethylene on abscission below the ovary.

Discussion et conclusion

Nous avons donc montré que la chute des boutons floraux et des jeunes fruits n'était pas un processus passif dû à l'arrêt de croissance de l'ovaire mais bien un processus actif, un fonctionnement cellulaire conduisant à une abscission active.

A l'heure actuelle nos connaissances de la zone d'abscission du pédicelle floral chez la vigne sont encore trop fragmentaires pour pouvoir être rapportées avec précision aux différents types de coulure. Nous avons insisté sur l'hétérogénéité des caractéristiques de cette zone. Rappelons que, en l'absence de coulure il y a une chute physiologique normale qui touche de l'ordre de 50 % des fleurs; jusqu'alors on ignore tout des raisons qui conduisent à cette chute, une étude systématique de la zone d'abscission permettrait de relancer la réflexion sur ce sujet.

Le fonctionnement de la zone d'abscission est préparé par la mise en place d'une zone hyaline, blanchâtre, immédiatement sous elle. L'existence d'une telle zone a déjà été décrite comme annonçant l'abscission de la feuille chez diverses espèces végétales (GAWADI et AVERY 1950; LEINWEBER et WAYNE 1959). Dans notre cas, chaque fois qu'elle a été visible l'abscission est allée jusqu'à son terme.

En ce qui concerne l'effet de l'éthylène nos observations révèlent un processus parfaitement classique chez d'autres végétaux mais complètement ignoré chez la vigne. Des expérimentations réalisées au vignoble (DUMARTIN et BONIFACE 1977; PAYAN *et al.* 1991; SERGENT *et al.* 1991) montrent que les possibilités d'éclaircissage offertes par l'éthéphon ont été remarquées par les expérimentateurs viticoles.

Travaillant sur la mangue (*Mangifera indica*) NUNEZ-ELISEA et DAVENPORT (1986), à partir d'un modèle expérimental qui ressemble au nôtre, constitué de jeunes fruits prélevés au verger, montrent que le péricarpe est la source essentielle d'éthylène, que le pédicelle ne produit pas d'éthylène à un niveau détectable et que l'abscission serait donc due à la diffusion de l'éthylène produit par le péricarpe. En ce qui concerne la vigne on sait seulement que l'aptitude à la production d'éthylène par la grappe est bien présente (DURING *et al.* 1978).

Nous insisterons particulièrement sur la rapide évolution de la compétence cellulaire: les cellules cibles pour l'éthylène ne répondent à cette stimulation que quand elles sont dans un état bien particulier de leur différenciation. Le fait qu'elles perdent très vite leur réactivité laisse espérer des voies d'intervention nouvelles sur la coulure.

En ce qui concerne la coulure, sa maîtrise consisterait non seulement à savoir l'empêcher mais aussi à la déclencher à volonté. En effet, dans un objectif de qualité l'éclaircissage de la vigne est de plus en plus souvent souhaité. La fertilité issue des bourgeons anticipés (verjus) est non seulement préjudiciable aux grappes primordiales par la compétition qui s'instaure avec elles mais, avec l'extension de la vendange mécanique, une quantité appréciable de verjus vient diminuer la qualité de la vendange. La spécificité de la réponse à l'éthylène et surtout la localisation chronologique précise du déclenchement de l'abscission permettent d'envisager des protocoles expérimentaux en vue de maîtriser un tel type d'éclaircissage.

Nous terminerons sur une façon de voir très osée mais qui peut contribuer à la compréhension de nos observations: nous avons à plusieurs reprises été frappés par la séparation existant entre la partie rafle (diamètre élevé, couleur plus verte) et la partie pédicelle. Tout se passe comme si à cet endroit il y avait une sorte de «greffe» du pédicelle sur la rafle permettant ainsi de mieux comprendre la variabilité observée au point de greffe. Du point de vue chronologique nous savons que les ramifications ultimes de la rafle sont mises en place au cours du cycle végétatif précédant celui de la floraison et que par la suite, au voisinage du débournement les fleurs prennent naissance selon un système inflorescentiel de type cyme. Chaque fleur est de ce fait à un niveau de ramification différent permettant là aussi de comprendre l'hétérogénéité du raccordement que constitue la zone d'abscission.

Résumé

La coulure de la vigne a des origines très diverses, mais généralement elle se produit dans les jours qui suivent la floraison et la séparation se fait à la base du pédicelle floral. A cet endroit du pédicelle floral se trouve une zone structurée, composée de cellules qui restent petites au niveau desquelles l'abscission se fait de manière active. Cette zone d'abscission a un fonctionnement stimulé par l'éthylène. La réaction dépend non seulement de la concentration en éthylène, mais aussi du stade des cellules cibles dont la réactivité ne reste intense que pendant quelques jours. La présence d'une telle zone d'abscission chez la vigne permet d'envisager de nouvelles voies de recherche pour la maîtrise de la coulure et de l'éclaircissage.

Références bibliographiques

- DUMARTIN, P.; BONIFACE, J. C.; 1977: Essais d'éclaircissage chimique avec éthéphon. *Vignes Vins* (263), 7—9.
- DURING, H.; ALLEWELDT, G.; KOCH, R.; 1978: Studies on hormonal control of ripening in berries of grapevines. *Acta Hort.* **80**, 397—405.
- GAWADI, A. G.; AVERY, G. S.; 1950: Leaf abscission and the so called 'abscission layer'. *Amer. J. Bot.* **37**, 172—180.
- HUGLIN, P.; BALTHAZARD, J.; 1961: Observations préliminaires concernant la coulure du Muscat Ottonel. *Vins d'Alsace* **57**, 122—129.
- JACKSON, M. B.; HARTLEY, C. B.; OSBORNE, D. J.; 1973: Timing abscission in *Phaseolus vulgaris* L. by controlling ethylene production and sensitivity to ethylene. *New Phytol.* **7**, 1251—1260.
- KINET, J. M.; EL ALAOUI HACHIMI, H.; 1988: Effects of ethephon, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, and ethylene inhibitors on flower and inflorescence development in tomato. *J. Plant Physiol.* **133**, 550—554.
- KLIEWER, W. M.; 1977: Effect of high temperatures during the bloom-set period on fruit-set, ovule fertility, and berry growth of several grape cultivars. *Amer. J. Enol. Viticult.* **28**, 215—222.
- LEINWEBER, C. L.; WAYNE, C. H.; 1959: Foliar abscission in cotton. III. Macroscopic and microscopic changes. *Bot. Gaz.* **121**, 9—16.
- LLOYD, F. E.; 1914: Abscission. *The Ottawa Naturalist.* **28**, 41—75.
- McMANUS, M. T.; OSBORNE, D. J.; 1989: Identification of leaf abscission zones as a specific class of target cells for ethylene. *NATO ASI Series Vol. H35*, 201—210. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- MULLINS, M. G.; JULIE, A.; SNOWBALL, P.; SNOWBALL, A.; 1967: Regulation of fruit set in the grapevine. *Austral. J. Biol. Sci.* **20**, 1144—1147.
- NUNEZ-ELISEA, R.; DAVENPORT, T. L.; 1986: Abscission of mango fruitlets as influenced by enhanced ethylene biosynthesis. *Plant Physiol.* **82**, 991—994.
- OSBORNE, D. J.; 1989: Abscission. *C.R.C. Critical Reviews in Plant Sciences* **8**, 103—129.
- PAYAN, J. J.; ARCUSSET, P.; SERGENT, G.; 1991: Maîtrise des rendements à l'aide de l'éthéphon sur les cépages méridionaux. *Coll. Les Substances de Croissance et leur Utilisation en Agriculture* **1**, 211—222. Edit. Association Nationale de Protection des Plantes, Paris.
- POLITO, V. S.; LAVÉE, S.; 1980: Anatomical and histochemical aspects of ethephon-induced leaf abscission in olive (*Olea europea* L.) *Bot. Gaz.* **141**, 413—417.
- ROUBELAKIS, K. A.; KLIEWER, W. M.; 1976: Influence of light intensity and growth regulators on fruit set and ovule fertilization in grape cultivars under low temperature conditions. *Amer. J. Enol. Viticult.* **32**, 47—63.
- SAMPSON, H. C.; 1918: Chemical changes accompanying abscission in *Coleus blumei*. *Bot. Gaz.* **66**, 32—53.
- SARGENT, J. A.; OSBORNE, D. J.; DUNFORD, S. M.; 1984: Cell separation and its hormonal control during fruit abscission in the Gramineae. *J. Exp. Bot.* **35**, 1663—1674.
- SERGENT, G.; DUMARTIN, P.; PIQUEMAL, P.; 1991: Possibilités pratiques de l'utilisation de l'éthéphon pour la maîtrise des rendements sur le cépage Merlot noir en vignoble bordelais. *Coll. Les Substances de Croissance et leur Utilisation en Agriculture* **1**, 223—233. Edit. Association Nationale de Protection des Plantes, Paris.

WAGNER, R.; BALTHAZARD, J.; VERGNES, A.; 1978: Essai de mise au point d'un test de résistance à la coulure accidentelle d'origine climatique en pratiquant un effeuillage au voisinage du stade floraison. *Génétique et Amélioration de la Vigne*, 345—351. Edit. INRA, Paris.

Reçu le 23 juillet 1991

Correspondance à:

Prof. ROGER BESSIS
Laboratoire des Sciences de la Vigne
Faculté des Sciences Mirande
Université de Bourgogne
B.P. 138
F-21004 Dijon
France