

L'organogenèse inflorescentielle dans les bourgeons anticipés de vigne (*Vitis vinifera* L. cépage Pinot)

par

CHANTAL OLIVAIN et R. BESSIS

Organogenesis of inflorescences in the lateral buds of grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Pinot)

S u m m a r y : The formation of inflorescences in lateral buds has been investigated by studies of longitudinal sections of paraffin-embedded lateral buds. The lateral buds at position 6 (from the base) were collected from non-decapitated shoots, from the middle of May to the end of June.

The different developmental stages of inflorescence and also a chronological analysis have been described. The observations inform about the organogenetic characteristics which occur in the absence of decapitation of the main shoot.

Key words : inflorescence, bud, differentiation, anatomy, foliage treatment.

Introduction

De nombreux travaux on décrit la formation et la différenciation des inflorescences dans les bourgeons latents (SNYDER 1933; ALLEWELDT et BALKEMA 1965; VLACHOS 1966; CAROLUS 1970; AGAOGLU 1971; SCHOLEFIELD et WARD 1975; SRINIVASAN et MULLINS 1981) mais à notre connaissance il n'existe pas de travaux analogues pour les bourgeons anticipés. Le sujet de cette étude est double: mettre en évidence la formation d'inflorescences dans les bourgeons anticipés et dégager quelques caractéristiques de cette organogenèse inflorescentielle. Cette analyse s'inscrit dans le cadre d'une étude plus large sur la fertilité des rameaux anticipés (OLIVAIN et BESSIS 1986) et son but essentiel est d'établir la mise en place d'une fertilité dans les bourgeons anticipés en l'absence d'écimage.

Matériel et méthodes

Le matériel végétal est prélevé au vignoble expérimental de l'Université de Dijon situé à Marsannay-la-Côte; le cépage testé est le Pinot, clone 113. Dans un premier temps nous avons limité nos observations au bourgeon anticipé de rang 6 (numération à partir de la base du sarment); ce choix nous permet une comparaison avec l'organogenèse inflorescentielle dans le bourgeon latent de rang 6, pour le cépage étudié, les différentes étapes du processus sont parfaitement définies et montrent peu de variabilité (BENABEDRABOU 1972; TOURMEAU 1976).

10 prélèvements de 30 échantillons sont réalisés entre le 11 mai et le 29 juin 1982. Au 11 mai, les bourgeons anticipés ou prompts bourgeons présentent uniquement deux ébauches foliaires et pour la majorité ils n'ont pas initié leur premier organe oppositifolié. Au 29 juin, le nombre moyen de feuilles formées est de 10 avec un nombre moyen

d'organes oppositifoliés égal à 5. Comme nous nous proposons d'étudier la formation et la différenciation du premier organe oppositifolié la période envisagée semble largement suffisante. Les observations sont donc conduites avec des bourgeons anticipés de quelques millimètres puis des rameaux anticipés qui, en général, ont une faible élongation. Dans la suite du texte, nous adopterons le terme «anticipé» à la place de bourgeon ou rameau anticipé.

Les anticipés de rang 6 sont sélectionnés de manière à avoir le même âge par rapport au méristème terminal. Pour une époque donnée, les prélèvements sont effectués sur des pousses non écimées de longueur et de diamètre équivalents. Le méristème forme avec les ébauches foliaires et les très jeunes feuilles qui l'enveloppent un sommet végétatif mesurant environ 5 mm; nous avons commencé les prélèvements dès que le nœud 6 est distant de 1 à 2 mm de cet apex; l'anticipé de rang 6 inséré au 1er nœud nettement visible sous l'apex est alors appelé anticipé en position 1 (Fig. 1). Les anticipés prélevés appartiennent indifféremment à des nœuds avec ou sans organe oppositifolié mais la nature des nœuds d'insertion a toujours été prise en compte conformément aux travaux de BOUARD (1966).

La formation et la différenciation des inflorescences ont été suivies grâce à des coupes sériées réalisées sur les anticipés prélevés dans les conditions définies ci-dessus. Ils sont fixés au F. A. A. puis inclus dans la paraffine après déshydratation par passages successifs dans plusieurs bains d'alcool butylique tertiaire. Avant leur inclusion, les anticipés sont sommairement disséqués: lorsqu'ils ont plus de 5 mm de longueur, seule la partie supérieure à partir du premier organe oppositifolié est incluse; lorsqu'ils mesurent plusieurs centimètres, seuls les organes oppositifoliés sont inclus. Les coupes longitudinales effectuées ont de 6 à 10 μ m d'épaisseur et sont colorées par la technique safranine-fast green.

Résultats

Pour étudier la formation des inflorescences dans les anticipés nous avons, dans un premier temps, fixé des stades repères, ce qui nous a permis d'apprécier l'intensité de cette organogenèse. Dans un deuxième temps, nous avons entrepris une analyse chronologique du phénomène.

1. Les différentes étapes de la formation d'une inflorescence dans les anticipés de rang 6

Nous avons pu retrouver les stades décrits lors de la formation des inflorescences dans les bourgeons latents. L'initiation et la différenciation du premier organe oppositifolié en inflorescence sont illustrées à la Fig. 2.

Nous avons défini le stade 0 comme le stade où il n'existe pas d'organe oppositifolié. Le stade 1 désigne la formation du premier organe oppositifolié depuis son initiation au niveau du méristème sous forme d'une protubérance large et arrondie, constituée de petites cellules indifférenciées, jusqu'à son dégagement sous forme d'une structure plus allongée avec l'ébauche de la bractée B. Le premier organe oppositifolié prend naissance le plus souvent à l'opposé de la 3ème feuille (Tableau). Le stade 2 indique l'individualisation des deux bras de l'inflorescence depuis l'amorce de division du primordium jusqu'à la présence de deux bras presque équivalents: bras interne près du méristème et bras externe du côté de la bractée B. Ces deux stades 1 et 2 correspondent aux structures observées lors de la formation de l'inflorescence dans le bourgeon latent

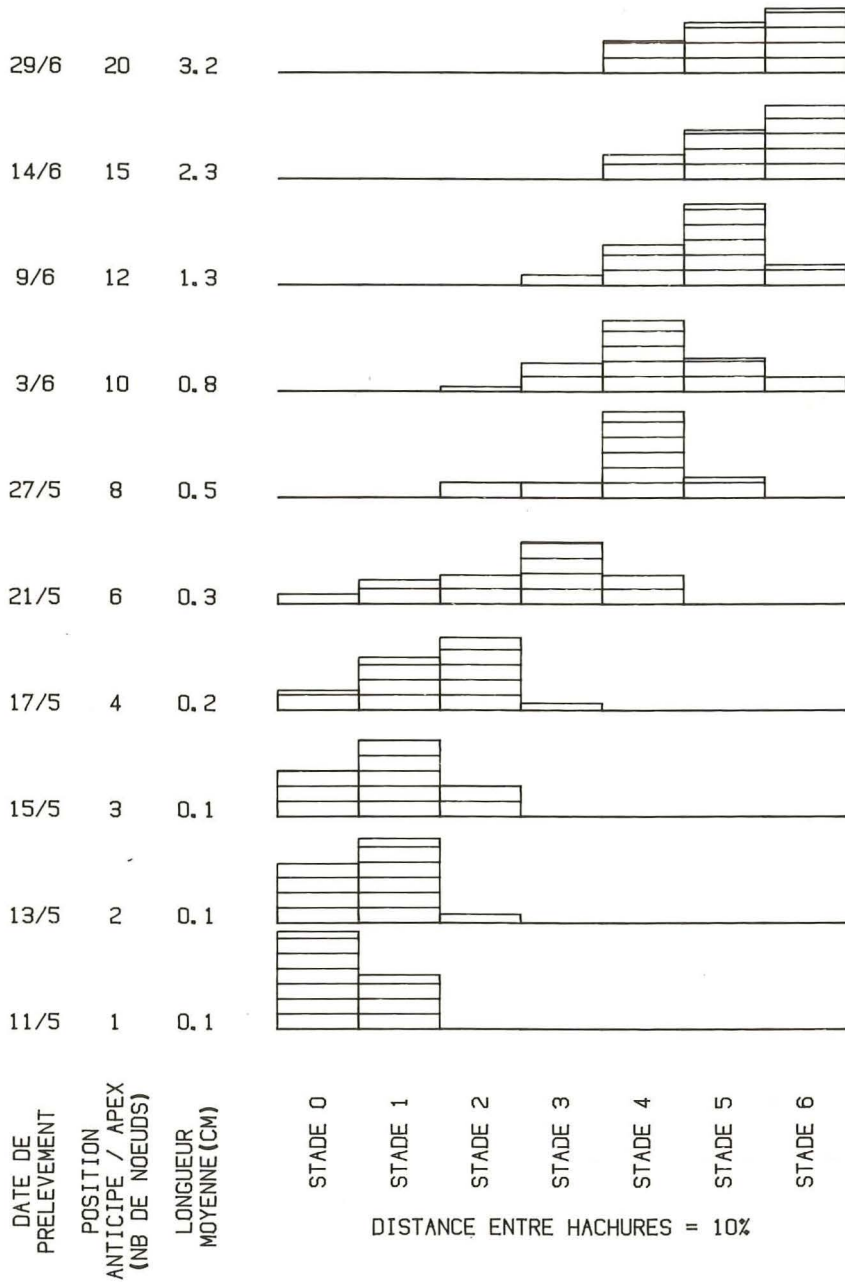


Fig. 1: Analyse chronologique de l'organogenèse inflorescentielle: la répartition des anticipés dans les différents stades de l'organogenèse inflorescentielle est indiquée pour chaque date de prélèvement.

Chronological analysis of inflorescence organogenesis: distribution of lateral buds in the different stages of inflorescence development is indicated for each collection date.

et décrites sous le terme «anlage» (ALLEWELDT et BALKEMA 1965; SRINIVASAN et MULLINS 1981). L'anlage évoluera soit vers une vrille, soit vers une inflorescence; présentement c'est l'évolution vers l'inflorescence qui nous intéresse. Le premier indice de l'évolution de l'anlage vers l'inflorescence est l'élargissement du bras interne; il apparaît alors sous forme d'un dôme plus ou moins large où l'on devine l'amorce de ramifications secondaires; il constituera le stade 3. Sur le bras interne, les ramifications secondaires vont se former; elles ont l'aspect de massifs globuleux localisés à l'aisselle de bractées de second ordre. Nous appellerons stade 4 le stade où les premières ramifications secondaires sont nettement visibles; leur nombre augmente progressivement et atteint dans nos conditions expérimentales un nombre maximal de l'ordre de 8. Sur les ramifications secondaires basales, les ébauches de ramification tertiaire se forment; elles prennent l'aspect d'une petite masse de cellules indifférenciées de part et d'autre de la ramification secondaire légèrement allongée. Le stade où les premières ramifications tertiaires sont reconnaissables sera considéré comme le stade 5; l'inflorescence présentée est alors proche de l'inflorescence primordiale d'un bourgeon latent avant l'hiver (BENABEDRABOU 1972; TOURMEAU 1976). Les boutons floraux se forment directement à partir des ramifications secondaires et tertiaires; nous avons noté dans quelques cas, en particulier sur les deux ramifications secondaires basales, des boutons floraux en position quaternaire. Nous qualifierons de stade 6 la transformation des divers méristèmes en boutons floraux; l'apparition des boutons floraux est notée dès que l'on peut identifier l'ébauche des sépales. Lors de la formation des boutons floraux, on observe une croissance active des bractées qui a également été constatée dans les inflorescences primordiales.

Niveau d'insertion du premier organe oppositifolié, pourcentages calculés sur 235 échantillons

Leaf opposite organ position, percentages from 235 samples

Nœud d'insertion du premier organe oppositifolié			
N2	N3	N4	N5
28,4	41,1	25,4	5,1

En résumé, l'organogenèse inflorescentielle dans les bourgeons anticipés présente de grandes similitudes avec l'organogenèse inflorescentielle dans les bourgeons latents; pourtant elle s'en différencie par deux points particuliers:

— De l'initiation du primordium inflorescentiel à la différenciation des fleurs, il n'y a pas d'interruption du processus, alors que dans les bourgeons latents et dans nos conditions climatiques les premiers boutons floraux apparaissent après l'interruption hivernale du processus.

— Les inflorescences possèdent une faible proportion de fleurs en position quaternaire tandis que sur les inflorescences primordiales il existe une dominante de fleurs en position quaternaire.

2. Les différents degrés d'intensité de l'organogenèse inflorescentielle

Le processus détaillé ci-dessus se rencontre avec une grande fréquence mais nous tenons à souligner que l'organogenèse inflorescentielle n'a pas toujours cette intensité. D'une part, il y a un faible pourcentage d'anlage qui évolue en vrille soit 3 à 10 %.

D'autre part, lorsque les anlage évoluent en inflorescences, environ 30 % d'entre elles sont moins organisées que les structures inflorescentielles décrites ci-dessus. Au stade 4, il existe des figures où le bras interne est plus allongé, où les ramifications secondaires plus petites sont réduites à 2 ou 3; enfin le méristème terminal de l'inflorescence est moins volumineux. Au stade 5, les ramifications tertiaires ne sont visibles que sur une ramification secondaire. Au stade 6, les divers méristèmes se transforment en boutons floraux donnant des inflorescences d'une dizaine de fleurs. Ces aspects rassemblés à la Fig. 3 évoquent les organes intermédiaires entre grappe et vrille qui peuvent apparaître au niveau du 3ème et du 4ème organe oppositifolié sur le sarment issu du bourgeon latent (BÉSSIS 1967). La coexistence de ces formes intermédiaires avec d'une part des formes voisines de l'inflorescence primordiale et d'autre part des formes de vrille montre qu'il existe des degrés dans l'intensité de l'organogenèse inflorescentielle.

Les inflorescences moins complexes sont le plus souvent initiées au nœud 2 et à une même date, elles sont localisées sur les anticipés les plus longs. Nous n'avons pas pu établir de relation entre la présence de ces petites inflorescences sur l'anticipé et l'insertion de celui-ci à un nœud avec ou sans organe oppositifolié. Les paramètres retenus (élongation et organogenèse) ainsi que la faible fréquence de ces organes ne nous autorisent donc pas à émettre une hypothèse sur la raison de cette organogenèse plus faible.

3. Analyse chronologique de l'organogenèse inflorescentielle

Pour avoir une référence phénologique, nous précisons que la floraison des inflorescences primordiales a débuté autour du 10 juin. Sur la base des stades repères déterminés précédemment nous avons pu évaluer la durée approximative des diverses étapes du phénomène. Aux différentes dates de prélèvements, nous avons calculé le pourcentage d'anticipés présents dans chacun des stades décrits. La Fig. 1 groupe les résultats obtenus et indique également la longueur moyenne des anticipés ainsi que leur position par rapport à l'apex; les points suivants peuvent en être tirés:

Fig. 2: Les différentes étapes de la formation d'une inflorescence. — Stade 0: Bourgeon anticipé. — Stade 1: Initiation de l'anlage avec formation de la bractée B. — Stade 2: Division de l'anlage pour former le bras interne et le bras externe. — Stade 3: Bras interne en forme de dôme. — Stade 4: Formation des ramifications secondaires. — Stade 5: Formation des ramifications tertiaires. — Stade 6: Différentiation des boutons floraux.

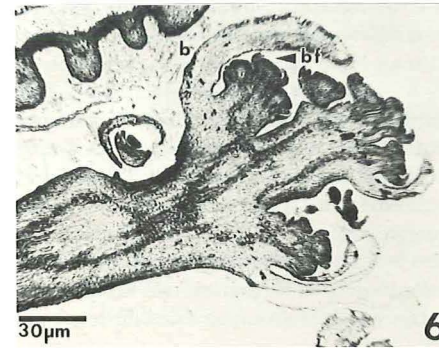
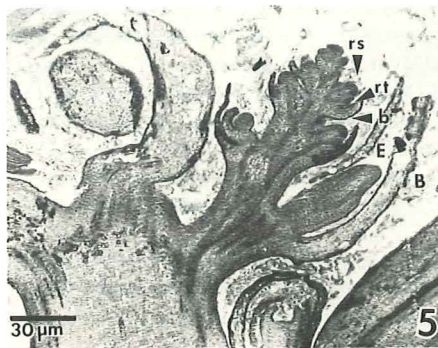
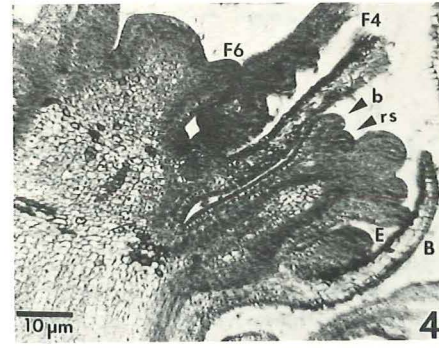
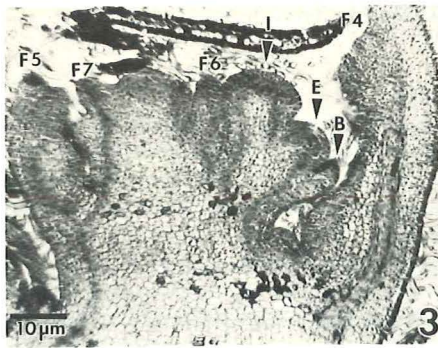
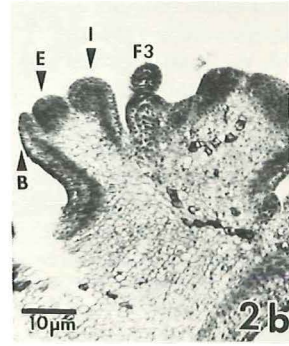
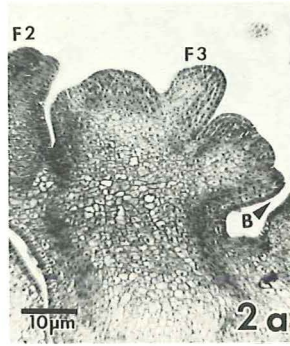
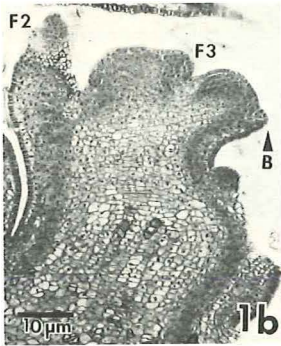
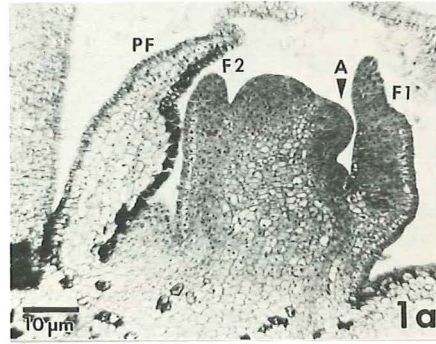
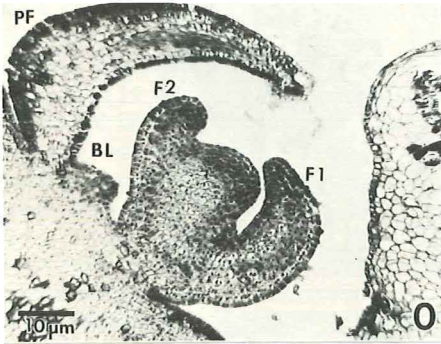
Abbréviations utilisées dans les Fig. 2 et 3

BL : bourgeon latent	B : bractée B	b : bractée de second ordre
PF : préfeuille	I : bras interne	rs : ramification secondaire
F : feuille	E : bras externe	rt : ramification tertiaire
A : «anlage»		bf : bouton floral

The different stages of inflorescence development. — Stage 0: Lateral bud. — Stage 1: Initiation of anlage and formation of bract B. — Stage 2: Division of anlage; formation of inner and outer arm. — Stage 3: Inner arm, dome-shaped. — Stage 4: Formation of second order ramifications. — Stage 5: Formation of third order ramifications. — Stage 6: Differentiation of flower primordia.

Abbreviations used in Figs. 2 and 3

BL : dormant bud	B : bract B	b : second order bract
PF : prophyll	I : inner arm	rs : second order ramification
F : leaf	E : outer arm	rt : third order ramification
A : 'anlage'		bf : flower primordium



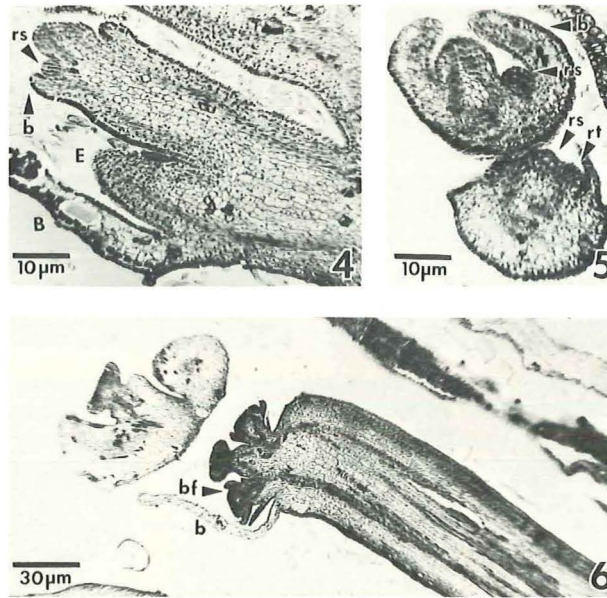


Fig. 3: Cas particulier des petites inflorescences. — Stade 4: Ramifications secondaires peu nombreuses. — Stade 5: Partie terminale du bras interne montrant des ramifications tertiaires sur une seule ramification secondaire. — Stade 6: Inflorescence portant quelques boutons floraux.

Special case of smaller inflorescences. — Stage 4: Less frequent second order ramifications. — Stage 5: Terminal part of inner arm with third order ramifications only on one second order ramification. — Stage 6: Inflorescence bearing a few flower primordia.

— L'initiation du premier organe oppositifolié s'étale sur une dizaine de jours, du 11 au 21 mai. Cette durée peut s'expliquer par le fait que le niveau d'insertion du premier organe oppositifolié est variable. Au 11 mai, les anticipés ont en moyenne deux feuilles et les organes oppositifoliés comptabilisés se trouvent au nœud 2. Au 21 mai, les anticipés qui n'ont pas encore d'organe oppositifolié ont une organogenèse foliaire normale (environ 5 feuilles) mais le premier organe oppositifolié sera situé en face de la 5^{ème} feuille.

— Les stades 1 et 2 ou anlage se rencontrent jusqu'au début juin: au 3 juin, il ne reste que 3,1 % des anticipés au stade 2.

— Le stade 3 (élargissement du bras interne) demande une dizaine de jours pour se différencier: au 11 mai, 35,7 % des anticipés ont un primordium au stade 1 et au 21 mai, 40,6 % présentent un primordium inflorescentiel au stade 3.

— Les ramifications secondaires (stade 4) sont visibles en une quinzaine de jours; en effet au 13 mai, il y a 55,6 % des anticipés qui ont un primordium au stade 1 et au 27 mai, 56,7 % possèdent un primordium inflorescentiel au stade 4.

— Les ramifications tertiaires (stade 5) apparaissent en un peu moins d'une trentaine de jours puisqu'au 9 juin, 53,3 % des anticipés ont un primordium inflorescentiel au stade 5.

— La différenciation des boutons floraux (stade 6) a lieu dans un court laps de temps après la formation des ramifications tertiaires. Globalement, la mise en place de l'inflorescence au niveau de l'anticipé nécessite donc une trentaine de jours: au 15 mai,

50 % des anticipés ont un primordium au stade 1 et au 14 juin, 48,4 % ont une inflorescence au stade 6.

— Au 29 juin, la répartition des anticipés dans les divers stades n'a pas varié par rapport au 14 juin: 21,2 % des anticipés sont au stade 4, 33,4 % sont au stade 5 et 42,4 % au stade 6; les boutons floraux peuvent d'ailleurs dépasser le stade sépales et présenter des ébauches de pétales et d'étamines. Ces anticipés ont une croissance différente: le stade 4, ramifications secondaires, se rencontre pour des anticipés d'environ 0,5 cm; le stade 5, ramifications tertiaires, se localise sur des anticipés d'environ 1 cm et c'est sur des anticipés supérieurs à 2 cm que se situent les inflorescences avec des boutons floraux. Les observations des 14 et 29 juin, espacées de 15 jours, montrent que l'organogenèse inflorescentielle s'est arrêtée; la poursuite de cette organogenèse semble être sous la dépendance de la croissance des anticipés car les stades les plus évolués (stade 6) sont rencontrés sur les anticipés les plus longs. Il faut mentionner que ces anticipés plus développés avec des inflorescences au stade 6 sont en majorité (72,4 %) situés à un nœud dépourvu d'organe oppositifolié. Des observations tardives réalisées au mois de septembre nous ont montré que les inflorescences aux stades 4 et 5 localisées sur des anticipés de 0,5 à 1 cm restent à ce stade tant que les anticipés n'entrent pas en croissance active.

En définitive, on constate qu'en l'absence d'écimage l'organogenèse dans les inflorescences peut s'arrêter à des niveaux différents, avant ou après l'apparition des boutons floraux. L'évolution de ces inflorescences est certainement conditionnée par la croissance de l'anticipé; l'étude de cette croissance ne constitue pas le but de notre expérimentation mais ce problème a été approfondi dans des expériences complémentaires.

Conclusion

Nous avons donc mis en évidence, en observant 300 échantillons prélevés au vignoble depuis la mi-mai jusqu'à la fin juin, la formation d'inflorescences dans les bourgeons anticipés de rang 6. L'organogenèse inflorescentielle possède les caractéristiques suivantes:

— Dans presque 90 % des cas le bourgeon anticipé forme au niveau du premier organe oppositifolié une inflorescence. Cette inflorescence montre des caractères de différenciation très souvent (70 % des cas) proches des inflorescences initiées dans les bourgeons latents mais nous avons observé dans 30 % des cas une organogenèse moins intense se traduisant par des inflorescences portant un petit nombre de boutons floraux. Les caractères retenus pour l'analyse ne nous permettent pas d'émettre une hypothèse sur les causes de variation de cette organogenèse.

— La formation complète d'une inflorescence jusqu'au stade boutons floraux se déroule sur une trentaine de jours sans aucune interruption du parcours, les inflorescences présentant un maximum de boutons floraux en position tertiaire et secondaire. Pourtant le processus peut être bloqué avant la formation des boutons floraux: environ la moitié des inflorescences restent au stade ramifications secondaires et tertiaires.

Cette analyse entreprise en vue de comprendre la fertilité des rameaux anticipés après écimage démontre qu'il est indispensable de mettre en parallèle l'époque d'écimage et l'époque de formation des inflorescences dans les bourgeons anticipés. Cet aspect du problème est envisagé dans d'autres travaux en cours de publication.

Résumé

Des prélèvements réguliers de bourgeons anticipés de rang 6 (à partir de la base) sont effectués sur des sarments non écimés de la mi-mai à la fin juin. Des coupes sériées réalisées sur ces échantillons permettent de mettre en évidence une organogénèse inflorescentielle en l'absence de tout écimage.

La fréquence et l'intensité de cette organogénèse sont analysées: 90 % environ des bourgeons forment une inflorescence au niveau du premier organe oppositifolié; 70 % de ces inflorescences ont une différenciation de grappe typique; au contraire, 30 % d'entre elles constituent des intermédiaires entre grappe et vrille.

Les différentes étapes de la formation d'une inflorescence sont décrites. En général, la formation d'une inflorescence avec des boutons floraux se déroule sans discontinuité sur une trentaine de jours mais l'évolution peut s'arrêter avant la différenciation de boutons floraux.

Références bibliographiques

- AGAOGU, Y. S.; 1971: A study on the differentiation and the development of floral parts in grapes (*Vitis vinifera* L. var.). *Vitis* **10**, 20—26.
- ALLEWELDT, G.; BALKEMA, G. H.; 1965: Über die Anlage von Infloreszenz- und Blütenprimordien in der Rebe. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* **123**, 59—74.
- BENABEDRABOU, A.; 1972: Contribution à l'étude de la fertilité de la vigne. D. E. A., Dijon.
- BESSIS, R.; 1967: A propos de l'existence et de la nature du filage des grappes chez la vigne. *C. R. Acad. Agricult. France* **53**, 1429—1436.
- BOUARD, J.; 1966: Recherches physiologiques sur la vigne et en particulier sur l'aotement des sarments. Thèse, Bordeaux.
- CAROLUS, M.; 1970: Recherches sur l'organogénèse et l'évolution morphologique du bourgeon latent de la vigne (*Vitis vinifera* L. var. Merlot). Thèse 3ème cycle, Bordeaux.
- HUGLIN, P.; 1958: Recherches sur les bourgeons de vigne, initiation florale et développement végétatif. Thèse, Strasbourg.
- OLIVAIN, C.; BESSIS, R.; 1986: Le bourgeon anticipé chez la vigne (*Vitis vinifera* L.): potentialité de fertilité. 3e Symp. Intern. Physiologie de la Vigne, Bordeaux, 11.
- SCHOLEFIELD, P. B.; WARD, R. C.; 1975: Scanning electron microscopy of the developmental stages of the Sultana inflorescence. *Vitis* **14**, 14—19.
- SNYDER, J. C.; 1933: Flower bud formation in the Concord grape. *Bot. Gaz* **94**, 771—779.
- SRINIVASAN, C.; MULLINS, M. G.; 1981: Physiology of flowering in the grapevine. A review. *Amer. J. Enol. Viticult.* **32**, 47—65.
- TOURMEAU, J.; 1976: Différenciation des ébauches florales chez la vigne. D. E. S., Dijon.
- VLACHOS, M.; 1966: Recherches sur la différenciation et sur la fertilité des bourgeons latents de quelques cépages de *Vitis vinifera* L. (grec). Univ. Thessalonique.

Eingegangen am 21. 7. 1986

CHANTAL OLIVAIN
R. BESSIS
Laboratoire des Sciences de la Vigne
Faculté des Sciences-Mirande
Université de Bourgogne
B. P. 138
21004 Dijon cédex
France