

Considérations générales sur le rythme végétatif et la dormance des bourgeons de la Vigne

par

R. POUGET

General considerations regarding vegetative rhythm and bud dormancy in the vine

S u m m a r y . — The variation of the rate of bud burst as a function of temperature has been evaluated throughout the annual vegetation cycle for varieties differing in regard to their earliness of bud burst. The rate of bud burst of an early variety was found to be always greater than that of a late variety. In the range 20° C to 35° C, bud burst is always possible in early varieties whose bud dormancy is reduced to a temporary decrease in the rate of bud burst. On the other hand, late varieties have a zero or very low rate of bud burst during bud dormancy.

We have divided the annual vegetation cycle of the buds into five phases: pre-dormancy, going-into-dormancy, dormancy, dormancy-breaking, post-dormancy. Going-into-dormancy occurs earlier in late varieties as compared with early ones. These, however, undergo the breaking of dormancy earlier than the late ones, because they do not require as high a temperature.

Dormancy-breaking is a reversible process, if temperature rises above a threshold which is higher for early varieties than for late ones before it is completed (13° C for *Perle de Csaba*), (8° C for *Ugni blanc*). Bud dormancy is broken once the physiological state of the bud has reached a given level of evolution, which we call irreversibility threshold.

Two different physiological processes occur in the buds during the course of the dormancy and dormancy-breaking phases:

1. **Adaptation to low temperatures:** As the temperature decreases in the course of autumn, the buds adapt themselves progressively to undergo the action of low temperatures which will eventually break their dormancy. At the same time, they are becoming able to burst at a faster rate whatever the temperature. Hypotheses are proposed that account for this adaptation.

2. **Breaking-dormancy:** This process, which can be triggered naturally by temperature lower than a threshold, or artificially, by physical or chemical agents (anaerobiosis, respiration inhibitors) brings the buds to a physiological state in which bud burst is homogeneous, and occurs at an increasing rate. Fermentative reactions induced by the respiration inhibitors are a sufficient condition for this process to occur.

The exact nature of the physiological mechanism of going-into-dormancy and of dormancy-breaking, however, remains unknown.

Introduction

Depuis de nombreuses années nous avons abordé l'étude de la dormance des bourgeons de la Vigne sous ses aspects divers et essayé en même temps de définir des différences portant sur le rythme végétatif et la précocité du débourrement entre espèces et variétés du genre *Vitis*. Ces travaux ont donné lieu à de nombreuses publications dans lesquelles nous avons été conduit à formuler des hypothèses pour expliquer tel ou tel phénomène et à proposer des méthodes pour apprécier l'intensité de la dormance ou déterminer le coefficient variétal de précocité de débourrement. Il manquait à tous ces résultats fragmentaires un lien permettant de les relier entre eux. C'est pour cette raison que nous avons jugé nécessaire de réaliser une synthèse de tous nos résultats et observations, dans le but de proposer une explication générale du phénomène de dormance et de donner une définition comparative du cycle végétatif annuel des bourgeons de la Vigne.

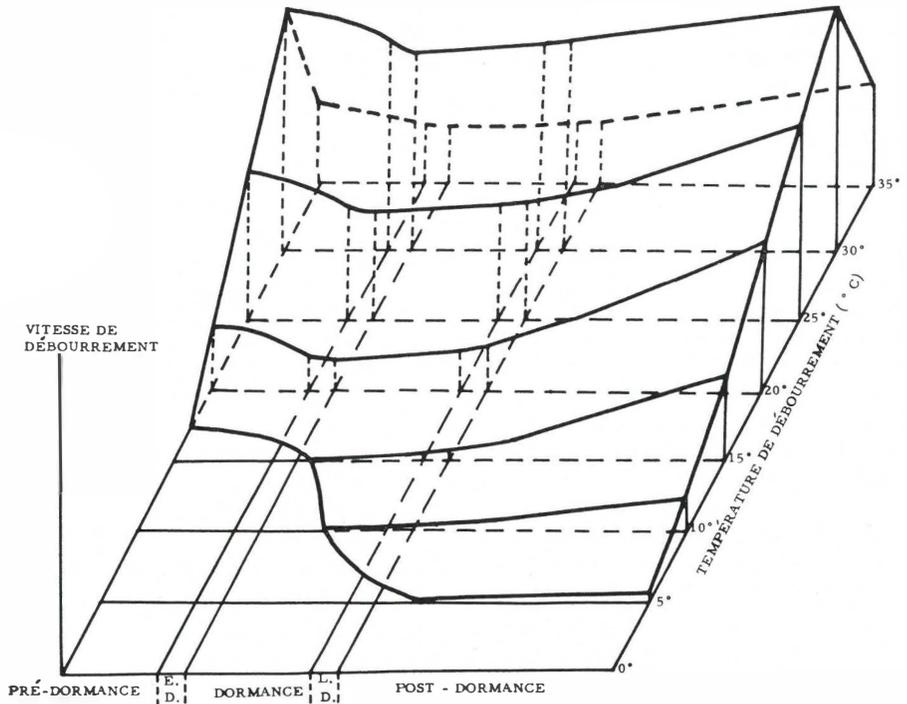


Fig. 1: Schéma de variation de la vitesse de débourrement en fonction de la température durant les 5 phases du cycle végétatif annuel: Pré-Dormance, Entrée en Dormance (E.D.), Dormance, Levée de Dormance (L.D.), Post-Dormance, Variété précoce (Perle de Csaba).

I. Définition des phases du cycle végétatif annuel des bourgeons

Nous avons déjà subdivisé le cycle annuel des bourgeons en 6 phases successives (POUGET 1963): phases de pré-dormance, d'entrée en dormance, de dormance, de levée de dormance, de post-dormance et de pré-débourrement. Cette répartition, bien que demeurant toujours fondée dans ses principes, demande néanmoins à être légèrement modifiée en fonction de résultats nouveaux.

Les phases que traverse un bourgeon, depuis sa formation au printemps sur le sarment, jusqu'à son débourrement au début du cycle suivant, constituent des étapes marquant son état physiologique en fonction des conditions du milieu extérieur. Pour traduire cette évolution, il est possible de faire appel à une technique qui permet d'apprécier les potentialités de croissance de ces bourgeons d'après la variation de leur vitesse de débourrement en fonction de la température.

A. Variation de la vitesse de débourrement en fonction de la température durant le cycle végétatif annuel

Il est intéressant de connaître l'évolution comparée de variétés ayant des rythmes végétatifs et par suite des coefficients variétaux de précocité de débourrement différents (POUGET 1969 a). De nombreux essais, réalisés depuis 12 ans, nous ont permis de suivre avec précision la variation de la durée de débourrement de bourgeons placés à des températures variables (5 à 35° C). Nous

avons déterminé la vitesse de débourrement (V) de chaque lot de bourgeons, d'après la relation suivante (POUGET 1964 a):

$$V = \frac{1}{DD50} \times 1000$$

dans laquelle DD 50 représente la durée de débourrement de 50% des bourgeons, exprimée en jours (POUGET 1963).

Tous ces résultats ont été utilisés pour établir un schéma général de variation pour trois variétés de précocité de débourrement différente: une précoce (Perle de Csaba), une moyennement précoce (Merlot) une tardive (Ugni blanc). Dans la suite de cet exposé nous employerons l'expression «variété précoce» ou «variété tardive» dans le sens de variété à débourrement précoce ou tardif.

Les Fig. 1, 2, 3 représentent ces schémas généraux pour des températures de débourrement de 5, 10, 15, 20, 25, 30 et 35° C. Elles appellent les remarques suivantes: 1) Nous considérons que la vitesse est nulle quand la durée de débourrement (DD 50) est très élevée (de l'ordre de 150 jours à 20° C) et quand les bourgeons débourrent d'une manière irrégulière et dispersée dans le temps (débourrement erratique).

2) L'échelle adoptée pour les 3 schémas est identique, ce qui rend possible la comparaison des vitesses de débourrement au cours du cycle végétatif.

3) L'origine du cycle annuel correspond à un niveau de l'organogenèse du bourgeon suffisant pour lui permettre de débourrer quand il est isolé et placé dans des conditions favorables à la croissance. Les variétés précoces, ayant commencé leur cycle

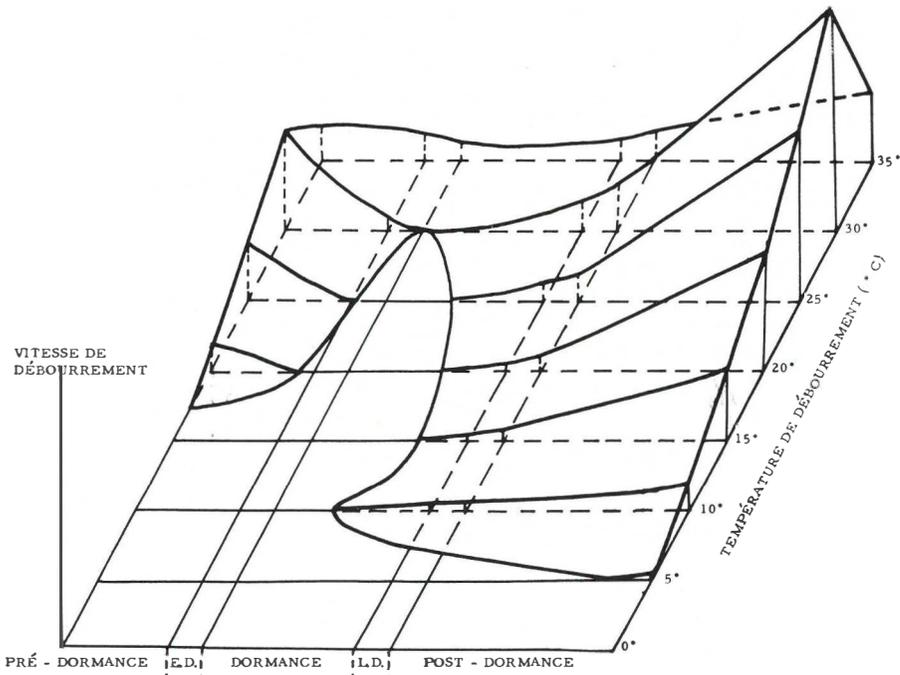


Fig. 2: Schéma de variation de la vitesse de débourrement en fonction de la température durant les 5 phases du cycle végétatif annuel: Pré-Dormance, Entrée en Dormance (E.D.), Dormance, Levée de Dormance (L.D.), Post-Dormance. Variété moyennement précoce (Merlot).

plus tôt au printemps, seront donc les premières à présenter l'aptitude au débourrement.

De l'examen attentif de ces 3 schémas nous pouvons retirer les conclusions suivantes:

- 1) La vitesse de débourrement d'une variété précoce est toujours supérieure à celle d'une variété tardive, quelles que soient l'époque de prélèvement et la température de débourrement.
- 2) A la température de 35° C, la vitesse de débourrement est inférieure à celle qui est observée à 30° C, sauf durant une partie de la phase de dormance chez les variétés moyennement précoces et tardives. Cependant elle ne devient nulle à aucun moment du cycle végétatif, si ce n'est chez la variété tardive où l'absence de débourrement notée au début du cycle est due à une nécrose rapide des tissus insuffisamment lignifiés. A cette température, nous constatons donc qu'il n'existe pas à proprement parler de dormance, les bourgeons présentant tout au plus une diminution de la vitesse de débourrement d'autant plus faible que la variété est plus précoce.
- 3) Alors que, pour la variété précoce, la vitesse de débourrement à 30° C subit une légère décroissance correspondant à la dormance, elle s'annule pendant une certaine période chez la variété moyennement précoce et ne devient positive que beaucoup plus tard chez la variété tardive. A 25° C et 20° C, le même phénomène peut s'observer encore plus accentué. A ces températures-là, il ne semble pas exister de vraie dormance pour la variété précoce puisque le débourrement est toujours possible malgré une vitesse plus faible. Il n'en est pas de même pour les 2 autres types de variétés qui présentent une annulation temporaire de la vitesse de débourrement d'autant plus longue que la variété est plus tardive (Fig. 2 et 3).

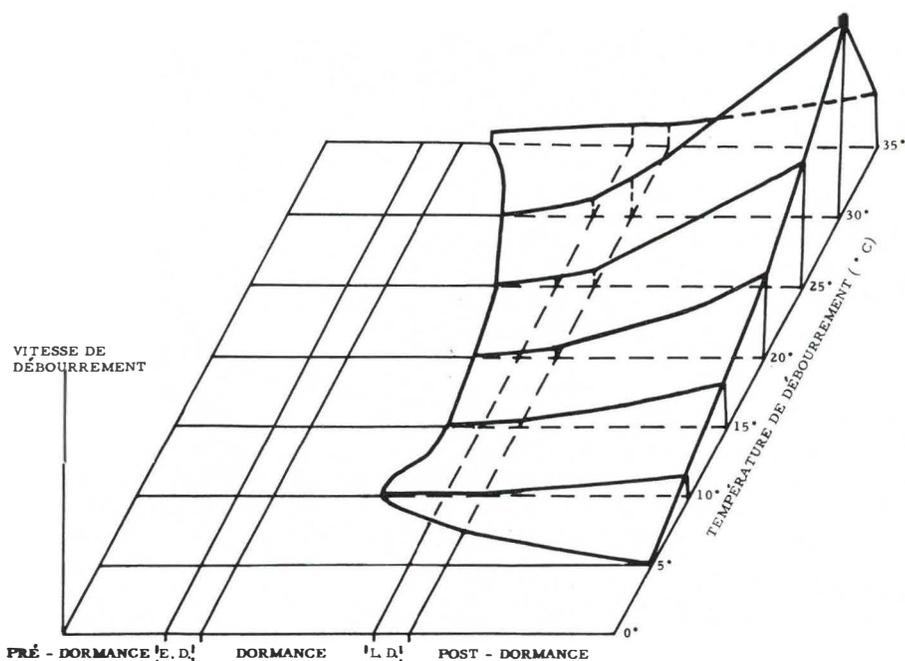


Fig. 3: Schéma de variation de la vitesse de débourrement en fonction de la température durant les 5 phases du cycle végétatif annuel: Pré-Dormance, Entrée en Dormance (E.D.), Dormance, Levée de Dormance (L.D.), Post-Dormance. Variété tardive (Ugni blanc).

4) A la température de 15° C nous voyons apparaître pour la variété précoce une impossibilité de débourrer dès le début du cycle. Mais, très rapidement, les bourgeons deviennent aptes à croître à cette température. Il s'agit en fait d'une vraie dormance, ou inaptitude à la croissance, que l'on observe encore plus accentuée chez les 2 autres types de variété (Fig. 2 et 3).

5) Les bourgeons n'acquièrent la possibilité de débourrer à 10° C qu'au bout d'une durée d'autant plus longue que la variété est plus tardive. On observe sur les schémas (Fig. 2 et 3) la présence d'une «pointe», au niveau de la température de 10° C: elle apparaît plus tôt chez la variété moyennement précoce. Cette «pointe» traduit le fait que les bourgeons débourrent à ce moment-là plus rapidement à 10° qu'à 15° C ou 20° C. Une telle anomalie n'est qu'apparente et peut s'expliquer facilement si l'on admet qu'à 10° C les bourgeons subissent une levée de dormance qui les rend aptes à débourrer plus rapidement à cette température. Nous reviendrons ultérieurement sur ce point important.

6) Nous noterons que, sur ces schémas, nous avons tenu compte de l'existence d'une relation logarithmique entre la vitesse de débourrement et la température durant la phase de post-dormance (POUGET 1969 a). Cette relation est de la forme:

$$V = K t^c$$

dans laquelle V représente la vitesse de débourrement, t la température, K une constante qui dépend par une relation linéaire de c , coefficient variétal de précocité de débourrement. Ce coefficient c , qui est croissant quand la précocité diminue, caractérise chaque variété et permet ainsi l'établissement d'une échelle de précocité relative.

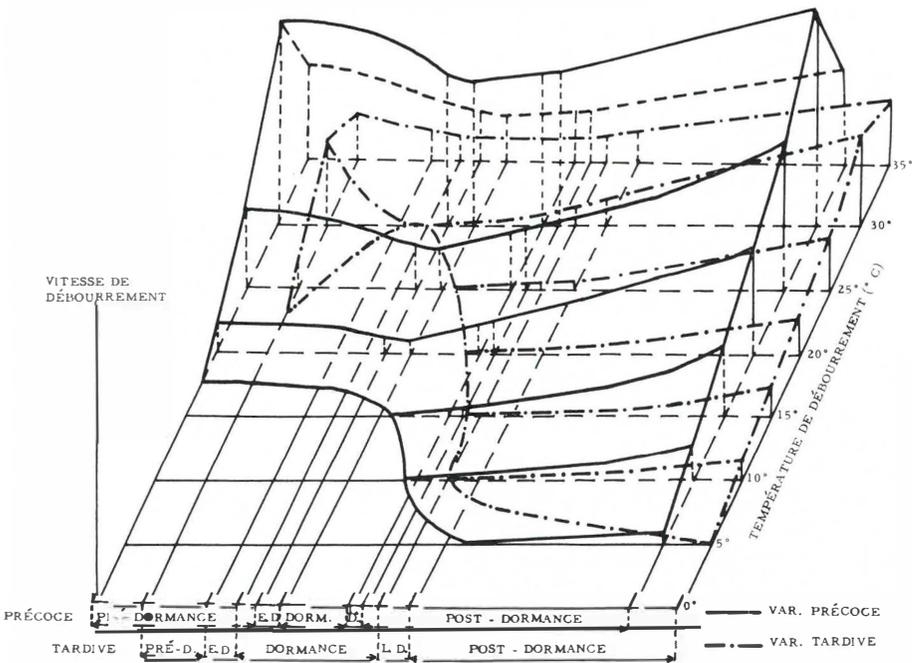


Fig. 4: Schéma de variation de la vitesse de débourrement en fonction de la température durant les 5 phases du cycle végétatif annuel, pour deux variétés de précocité différente: une précoce et une tardive.

B. Caractérisation des phases du cycle végétatif annuel

L'ensemble de ces observations sur les schémas de variation de la vitesse de débourrement au cours du cycle annuel rend maintenant possible l'étude comparative de l'évolution physiologique des variétés et la caractérisation des phases du cycle végétatif annuel. Il est nécessaire cependant, après avoir analysé séparément l'évolution de 3 types de variétés de précocité différente, de les situer dans le temps les unes par rapport aux autres pour mieux saisir leur position relative.

La Fig. 4 représente l'évolution comparée de la vitesse de débourrement de deux variétés: une précoce et une tardive. La première commence son cycle avant la seconde. Nous pouvons aisément constater sur ce schéma, d'une part que les bourgeons de la variété précoce sont à chaque moment aptes à débourrer plus rapidement que ceux de la variété tardive, d'autre part qu'il existe un décalage très apparent de leur état d'évolution physiologique. La variété précoce, qui débourre plus tôt dans le temps, présente plus tard que l'autre le minimum de vitesse de débourrement correspondant à la phase de dormance. Toutefois cette période de réduction des potentialités de croissance dure moins longtemps chez la variété précoce qui termine son cycle annuel beaucoup plus tôt.

Pour pouvoir mieux comparer entre eux les différents cycles végétatifs des variétés il est nécessaire de les subdiviser. Le cycle annuel des bourgeons peut être réparti en phases successives définies en fonction de leur évolution physiologique. Nous proposons de distinguer cinq phases que nous avons représentées sur les Fig. 1, 2 et 3.

La phase de pré-dormance

Cette phase commence dès que les bourgeons ont atteint un niveau d'organogenèse suffisant pour qu'ils soient aptes au débourrement quand ils sont placés dans des conditions favorables. Maintenus sur le sarment, où ils subissent l'inhibition corrélative exercée par les sommets végétatifs et les feuilles, ils restent à l'état latent. Mais, isolés de la plante-mère et plantés individuellement dans du sable humide, ils débourrent d'autant plus rapidement que la variété est plus précoce.

L'aptitude à la croissance, traduite par la vitesse de débourrement, décroît progressivement au cours de cette phase, comme si les bourgeons perdaient, au fur et à mesure qu'ils vieillissent, leurs potentialités de croissance. Ces dernières, élevées chez les variétés précoces, sont pratiquement inexistantes chez les variétés tardives, qui demeurent totalement inaptes au débourrement durant cette phase, quelle que soit la température.

La phase d'entrée en dormance

Quand la vitesse de débourrement atteint son minimum, nous admettons que les bourgeons sont entrés en dormance. La décroissance de cette vitesse s'accélère à une certaine époque du cycle, qui se situe généralement entre le 10 Août et le 10 Septembre sous le climat de Bordeaux. En l'espace de deux semaines environ, le minimum est atteint. C'est cette courte période que nous définissons comme la phase d'entrée en dormance des bourgeons. Il est important de remarquer que ce sont les variétés tardives qui l'atteignent les premières. Les variétés précoces, subissant pour leur part une décroissance de la vitesse de débourrement plus lente et plus atténuée, n'y entrent que beaucoup plus tard (début de Septembre). Ainsi, contrairement à ce que l'on aurait pu penser, ce sont les variétés précoces qui entrent les dernières en dormance, bien que leur croissance ait commencé plus tôt au printemps. La Fig. 5 représente le diagramme de la succession des phases pour les 3 types de variétés.

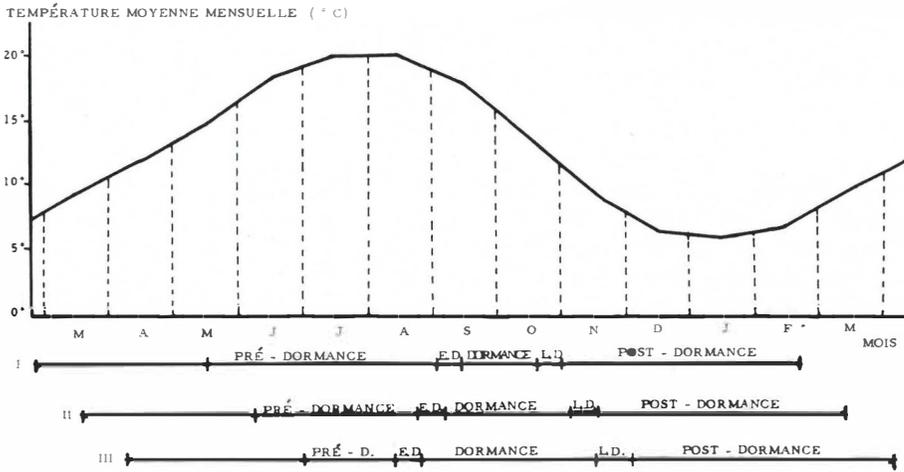


Fig. 5: Diagramme des phases du cycle végétatif annuel des bourgeons pour 3 variétés de précocité différente (I, variété précoce — II, variété moyennement précoce — III, variété tardive) et variation de la température moyenne mensuelle (Centre de Recherches Agronomiques de Bordeaux à Pont de la Maye).

Nous y avons reporté également la variation de la température moyenne mensuelle (2m sous abri) enregistrée au Centre de Recherches Agronomiques de Bordeaux (Pont de la Maye).

La phase de dormance

Dès la fin de la phase d'entrée en dormance, les potentialités de croissance des bourgeons, qui sont alors minimales, recommencent à croître progressivement dans les conditions naturelles. La vitesse de débourrement augmente d'abord très lentement pour les températures élevées (30, 25, 20° C) et reste nulle pour les températures basses (15 et 10° C). Les bourgeons n'acquièrent que peu à peu, durant cette phase marquée par une décroissance des températures moyennes mensuelles (mois de Septembre et Octobre), l'aptitude à débourrer à des températures de plus en plus basses. L'acquisition de ces propriétés physiologiques particulières est beaucoup plus rapide et intense chez les variétés précoces que chez les variétés tardives.

La dormance des bourgeons, récoltés durant cette phase et placés à des températures basses (0 à 5° C), est levée au bout d'une durée qui diminue avec la date de prélèvement. Après ce séjour au froid ils deviennent aptes à débourrer très rapidement à température élevée.

C'est cette phase, caractérisée par le développement dans les bourgeons de l'aptitude à débourrer de plus en plus rapidement à des températures de plus en plus basses que nous appelons phase de dormance. On peut également la désigner sous le nom de phase d'adaptation en raison de l'évolution physiologique dont les bourgeons sont le siège durant cette période.

La phase de levée de dormance

A partir d'une certaine date, la vitesse avec laquelle les bourgeons acquièrent dans les conditions naturelles l'aptitude à débourrer à température basse, augmente plus rapidement et le débourrement devient plus homogène. Simultanément on re-

marque que la vitesse de débourrement s'accroît beaucoup plus, quelle que soit la température. Nous avons relié (POUGET 1963) l'apparition de ces propriétés nouvelles dans les bourgeons à l'existence d'une période froide au cours de laquelle la température moyenne journalière reste inférieure à 10° C pendant au moins 7 jours consécutifs. A la suite de cette phase, qui se situe entre le 25 Octobre et le 20 Novembre à Bordeaux, on peut considérer que la dormance des bourgeons de Merlot est levée. Cette observation, confirmée chaque année depuis 12 ans, reste entièrement valable. Nous pouvons préciser davantage la notion de levée de dormance en rappelant que l'interruption de la période de 7 jours de température moyenne inférieure à 10° C par des périodes plus ou moins longues de température plus élevée, non seulement inhibe la levée de dormance mais encore fait régresser l'état physiologique des bourgeons qui perdent ainsi une partie ou la totalité des potentialités de croissance qu'ils avaient acquises. Au-dessous de cette durée de 7 jours le phénomène est donc réversible et l'effet des températures basses est partiellement ou totalement détruit par des températures plus élevées (POUGET 1969 b). Un seuil d'irréversibilité est atteint après un séjour continu suffisant à une température inférieure à 10° C: les bourgeons ont alors subi la levée de leur dormance.

Nous avons confirmé expérimentalement l'existence de ce seuil d'irréversibilité sur des bourgeons dormants soumis à des traitements de levée de dormance (séjour à 0 et 5° C, anaérobiose à 20° C) (POUGET 1969 b).

Si nous considérons maintenant les trois variétés de précocité différente dont nous étudions le cycle végétatif, nous remarquons que cette phase de levée de dormance ne se déroule pas au même moment, et que la température seuil fixée pour le Merlot n'est plus la même pour les autres variétés. La phase de levée de dormance, qui est toujours de courte durée (de l'ordre d'une semaine), se manifeste plus tôt pour la variété précoce que pour la variété tardive (Fig. 1 à 5). Il est évidemment très difficile de déterminer avec précision les seuils de température des différentes variétés. En fait, ce sont plutôt des zones de température que des valeurs exactes. L'examen des températures moyennes observées dans le milieu extérieur durant les phases de levée de dormance permet de proposer quelques valeurs approximatives qu'il faut considérer surtout comme des ordres de grandeur:

Variété précoce (Perle de Csaba):	13° C
Variété moyennement précoce (Merlot):	10° C
Variété tardive (Ugni blanc):	8° C

Nous retiendrons donc que, pour la réalisation de la levée de dormance, les exigences en basses températures sont d'autant plus fortes que les variétés sont plus tardives. Cette conclusion est de la plus haute importance pour l'interprétation ultérieure.

La phase de post-dormance

Après avoir subi l'action des températures basses au cours de la phase de levée de dormance, les bourgeons ont acquis l'aptitude à débourrer plus rapidement à toutes les températures. Cet accroissement de la vitesse de débourrement se poursuit jusqu'au moment où, la température extérieure devenant suffisante, les bourgeons vont débourrer spontanément sur la plante. Nous désignons toute cette période, qui s'étend de Novembre à Mars ou Avril, sous le nom de phase de post-dormance. La notion de phase de pré-débourrement, que nous avons introduite (POUGET 1963), doit être abandonnée car la détermination du début de cette phase ne peut être faite qu'*a posteriori*, grâce à un traitement artificiel de levée de dormance

(Rindite). De toute manière, pour l'étude comparative des cycles annuels des variétés et espèces de Vigne, cette notion n'apporte pas d'éléments complémentaires indispensables.

Durant cette phase de post-dormance, les bourgeons placés dans les conditions naturelles continuent à acquérir la faculté de débourrer à des températures de plus en plus basses. Cette adaptation, qui résulte de l'exposition des bourgeons aux températures froides de l'hiver, est acquise d'une manière beaucoup plus rapide et plus intense par les variétés précoces que par les variétés tardives.

Remarquons que, durant cette phase, les températures les plus basses de l'hiver n'exercent, en dehors de cette action d'adaptation, aucun effet sur la dormance des bourgeons, qui a été levée par la première période froide de l'automne. L'homogénéité du débourrement, qui constitue un excellent critère de la levée de dormance, reste en effet très bonne durant toute cette phase.

La subdivision du cycle végétatif des bourgeons en 5 phases successives rend beaucoup plus aisée la comparaison des différentes variétés. Sur le diagramme de la Fig. 5 apparaissent les phases des 3 variétés: précoce, moyennement précoce, tardive. Quelques remarques sont à faire sur la durée relative qui est observée:

1) la phase de pré-dormance est d'autant plus longue que la variété est plus précoce. A la limite, chez les variétés tardives comme l'Ugni blanc, qui sont totalement inaptes au débourrement pendant cette période, la phase de pré-dormance peut s'annuler.

2) la phase de dormance, courte chez les variétés précoces, est au contraire beaucoup plus longue chez les variétés tardives. La réduction de cette phase est donc liée à la précocité et il est possible de concevoir qu'à la limite, la durée de la phase de dormance soit nulle. Il semble que ce soit le cas, à la fois pour les variétés de l'espèce *Vitis caribaea*, originaire de Cuba et des autres régions des Caraïbes, et, d'une manière plus générale, pour les espèces d'origine tropicale (*Vitis shuttleworthii* etc.). Les bourgeons de ces espèces cultivées sous le climat de Bordeaux demeurent toujours aptes à débourrer rapidement quelle que soit la température. Il ne me semble donc pas qu'ils perdent leurs potentialités de croissance comme les bourgeons des espèces des régions tempérées. Nous aurons l'occasion de revenir ultérieurement sur ce point important.

II. La notion de dormance

La description des phases du cycle végétatif des bourgeons nous a conduit à parler de dormance et à évoquer les caractéristiques physiologiques de cet état particulier et transitoire par lequel passent les bourgeons pendant une plus ou moins longue période de leur cycle. A la lumière des données que nous venons d'exposer, il est opportun de discuter ici certains aspects de ce phénomène.

A. La dormance est une notion très relative

La dormance des bourgeons ne présente jamais un caractère absolu (VEGIS 1964). L'inaptitude au débourrement ne se manifeste qu'à certaines températures. En effet, l'état de dormance ne se traduit, chez les variétés précoces, que par une simple réduction, parfois faible, de la vitesse de débourrement. Par contre, chez les variétés tardives, la dormance correspond bien à une impossibilité de débourrer à certaines températures (vitesse de débourrement nulle ou très faible). Quand on parle de dormance pour caractériser l'état physiologique des bourgeons, il est donc indispensable de préciser, pour chaque variété, à quelle époque et dans quel milieu ils ont été récoltés, de manière à ce que l'on puisse apprécier le niveau exact de leurs potentialités au moment du prélèvement.

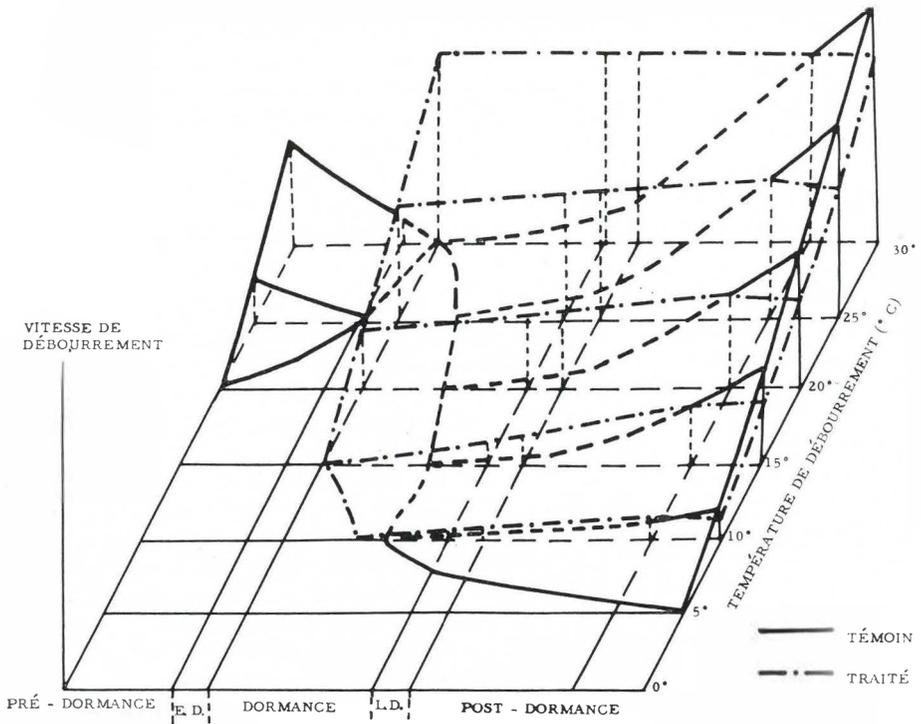


Fig. 6: Variation de la vitesse de débourrement en fonction de la température durant les 5 phases du cycle végétatif annuel. Variété moyennement précoce. Les bourgeons traités ont subi une levée de dormance (anaérobiose partielle à 30° C pendant 72 heures) avant d'être mis à débourrer.

Il existe une deuxième raison pour laquelle la dormance est une notion très relative. Nous avons rapporté (POUGET 1965, 1966 a) dans quelles conditions des bourgeons, ayant subi un traitement artificiel de levée de dormance (anaérobiose), qui les rend aptes à débourrer normalement à 20, 25 et 30° C, manifestent malgré tout une impossibilité de débourrer rapidement à des températures basses (15 et 10° C). La Fig. 6 représente la variation de la vitesse de débourrement pour une variété moyennement précoce dont les bourgeons ont été soumis à un traitement artificiel de levée de dormance (immersion dans l'eau à 30° C pendant 72 heures). Nous remarquons, qu'au début de la phase de dormance, les bourgeons «réveillés» débourrent d'autant plus rapidement que la température est plus élevée. Par contre, à 15 et 10° C, ils ont une vitesse de débourrement nulle ou très faible, qui ne croît que très lentement au cours de la phase de dormance. Notons également l'inversion de la vitesse des bourgeons traités qui devient inférieure à celle des témoins durant la phase de post-dormance. Ce phénomène, sur lequel était basé le début de la phase de pré-débourrement, a été signalé et discuté (POUGET 1963).

La difficulté que semblent éprouver les bourgeons «réveillés» pour débourrer aux températures basses est beaucoup plus grande pour les variétés tardives que pour les variétés précoces. De plus, elle s'atténue progressivement avec le temps comme le montre la Fig. 6. Il semble donc que les bourgeons, exposés aux variations

thermiques du milieu naturel, acquièrent, durant la phase de dormance, l'aptitude à débouurrer de plus en plus rapidement aux basses températures, après avoir subi un traitement artificiel de levée de dormance. Tout se passe comme s'ils étaient, dans les conditions naturelles, le siège d'une adaptation progressive aux températures basses. C'est le deuxième aspect de la dormance que nous allons étudier maintenant.

B. Les bourgeons dormants subissent, avant, pendant et après la levée de dormance proprement dite par le froid, une adaptation progressive aux basses températures

Un argument supplémentaire en faveur de cette affirmation peut être avancé. Au début de la phase de dormance, quand les potentialités de croissance des bourgeons sont minimales, il est nécessaire, pour supprimer leur dormance, de les exposer à des températures inductrices de la levée de dormance (0 à 5° C) pendant des durées de l'ordre de 3 à 4 semaines pour la variété Merlot (moyennement précoce) (POUGET 1963). La durée minimale efficace de séjour au froid se réduit peu à peu et, à la fin de la phase de dormance (début de Novembre), les bourgeons n'exigent plus qu'une semaine pour que leur dormance soit levée. C'est à ce moment que se déroule la phase de levée de dormance que nous avons décrite plus haut. Or, au cours des mois de Septembre et d'Octobre, les bourgeons n'ont pas été exposés dans la nature aux températures basses (de 0 à 5° C), si ce n'est pendant de très courtes périodes. Il n'est donc pas possible d'affirmer que les bourgeons ont, dans ces conditions, subi une levée de dormance totale. Tout au plus ont-ils atteint un niveau d'évolution inférieur au seuil d'irréversibilité. Il est plus conforme à la réalité d'admettre qu'ils ont été soumis à une adaptation progressive aux basses températures au cours des mois de Septembre et Octobre. Tout semble donc se passer comme si, au fur et à mesure qu'ils sont exposés à des températures de plus en plus basses, les bourgeons étaient le siège d'une transformation physiologique qui les rend progressivement aptes à subir l'action du froid, agent nécessaire et suffisant de la levée de dormance.

Cette adaptation ne se produit pas à la même vitesse chez toutes les variétés. Exposées à une température déterminée, les variétés précoces s'adaptent plus rapidement et plus intensément que les variétés tardives. D'autre part, ces dernières exigent des températures plus basses pour atteindre un même niveau d'adaptation. Les bourgeons des variétés précoces, placés dans les conditions naturelles, s'adaptent plus tôt et plus complètement que ceux des variétés tardives.

L'adaptation ainsi réalisée dans le milieu naturel présente un double effet: d'une part, elle rend les bourgeons aptes à subir la levée de dormance sous l'action des températures basses (phase de levée de dormance), et d'autre part, elle contribue à augmenter la vitesse de débouurrer quand la température diminue.

Une fois la levée de dormance réalisée dans les conditions que nous avons définies, les bourgeons restent exposés dans le milieu naturel aux températures basses de l'hiver. Ils continuent alors leur adaptation progressive qui les rend capables de débouurrer de plus en plus vite à des températures de plus en plus basses. Mais il ne s'agit plus d'une levée de dormance proprement dite, cette transformation physiologique étant déjà terminée au cours de la phase précédente. L'augmentation rapide de la vitesse de débouurrer des bourgeons prélevés pendant la phase de post-dormance s'explique par l'adaptation aux basses températures qu'ils subissent durant cette période. Il n'est pas juste de l'attribuer à une action du froid hivernal sur la levée de dormance proprement dite, comme le font certains auteurs.

Il ressort finalement de cette discussion qu'il est essentiel d'établir une différence fondamentale entre la levée de dormance et l'adaptation aux basses températures.

III. Essai d'interprétation du phénomène de levée de dormance

En nous basant sur les faits observés et sur les résultats de nos expériences antérieures, nous pouvons supposer qu'au cours des phases de dormance et de levée de dormance, deux processus se déroulent dans les bourgeons placés dans les conditions naturelles:

1^{er} processus: Adaptation aux basses températures

Ce processus physiologique assure la transformation progressive des bourgeons et leur confère des aptitudes de plus en plus grandes au débourrement à basse température. Il ne peut s'accomplir que sous l'action de températures décroissantes.

Le phénomène d'adaptation à la croissance aux basses températures présente une analogie avec celui de l'adaptation à la résistance au froid. LEVITT (1969) explique cet «endurcissement» progressif par un changement de la conformation des protéines (structure tertiaire ou tridimensionnelle) sous l'action de températures basses. D'après cet auteur, les protéines initiales n'étant pas adaptées au froid, seraient hydrolysées progressivement et resynthétisées (turn over) à des températures plus basses où leur structure tridimensionnelle nouvelle permettrait une meilleure stabilité et par suite une activité enzymatique accrue. Durant cette période d'adaptation, il y aurait augmentation de la teneur en protéines et en acide ribonucléique (SIMINOVITCH, GFELLER et RHEAUME 1967). Ces protéines néoformées seraient essentiellement des enzymes nécessaires à l'hydrolyse et à la synthèse de nouvelles protéines adaptées au froid.

LEVITT (1969) admet que les variétés adaptées aux basses températures possèdent des protéines renfermant peu de liaisons hydrophobes et beaucoup de liaisons hydrophiles. Inversement, les variétés adaptées aux températures élevées sont caractérisées par des protéines plus riches en liaisons hydrophobes et moins riches en liaisons hydrophiles. L'aptitude d'une variété à croître aux basses températures serait donc d'autant plus grande que ses protéines possèdent une proportion plus faible de liaisons hydrophobes dont la stabilité diminue avec la température. La proportion relative de liaisons hydrophobes et hydrophiles serait liée au génotype de la variété. L'adaptation aux températures basses obtenue à la suite de «l'endurcissement» ou exposition progressive au froid ne change pas cette proportion, mais consiste seulement en une modification de la structure tridimensionnelle des protéines.

Nous pouvons supposer que, dans le cas des bourgeons de Vigne en état de dormance, l'adaptation au débourrement à basse température s'effectue selon un processus analogue. Les variétés précoces, possédant une proportion faible de liaisons hydrophobes, sont plus aptes à se développer aux températures basses et s'adaptent plus rapidement. Par contre, les variétés tardives, plus riches en liaisons hydrophobes, réagissent moins fortement aux températures basses (0 à 5° C) et nécessitent une période d'adaptation plus longue au cours de laquelle elles exigent, pour s'adapter, des températures plus basses que les variétés précoces. Il ne s'agit en fait que d'une hypothèse de travail qui demande évidemment à être vérifiée.

Outre ceux de LEVITT, de nombreux travaux récents sont consacrés au phénomène de l'adaptation ou acclimatation des plantes pérennes aux basses températures (WEISER 1970, FUCHIGAMI, WEISER et EVERT 1971). Pour WEISER (1970) une période

de jours courts et de températures assez élevées suivie par une période de températures basses assure une acclimatation au froid optimale. Selon cet auteur, le premier stade d'adaptation s'effectuerait en conditions de jours courts à des températures relativement élevées (voisines de 20° C pour *Cornus stolonifera* Michx.). Durant cette période, les feuilles, sous l'influence du stimulus photopériodique, synthétiseraient une substance induisant l'adaptation aux basses températures. Ce facteur, de nature encore inconnue, formé dans les feuilles sénescentes en conditions de jours courts, migre vers les parties ligneuses de la plante par la voie du phloème et peut même être transmis au porte-greffe (FUCHIGAMI, EVERT et WEISER 1971). Le deuxième stade d'adaptation serait induit par les basses températures hivernales. Il serait de nature physique plutôt que métabolique et concernerait la modification de la structure des protéines sous l'action du froid.

Ce schéma d'acclimatation aux basses températures peut très bien s'appliquer à la Vigne. Dès l'entrée en dormance des bourgeons, les feuilles sont placées dans des conditions favorables à la synthèse d'un facteur inducteur de l'adaptation (jours décroissants et températures encore relativement élevées). Durant les mois de Septembre et Octobre, les feuilles sénescentes continueraient ainsi à remplir cette fonction, jusqu'au moment de leur chute (fin Octobre, début Novembre sous le climat de Bordeaux). C'est alors que survient la période de températures basses qui déclenche la levée de dormance proprement dite (phase de levée de dormance). Le deuxième stade de l'acclimatation pourrait ensuite se poursuivre sous l'action du froid hivernal (phase de post-dormance). Cette hypothèse demande à être confirmée par de nouvelles expériences. Toutefois elle ne semble pas en désaccord avec les observations de NIGOND (1966) qui a montré que les feuilles adultes limitent dans une certaine mesure l'intensité de la dormance.

Cet aspect particulier de l'état de dormance des bourgeons n'a pas encore été étudié avec tout l'intérêt qu'il semble présenter. L'adaptation aux basses températures constitue en effet un processus physiologique de la plus haute importance dont l'étude ne doit pas être séparée de celle du deuxième processus qui est la levée de dormance proprement dite.

2ème processus: Levée de dormance

Ce processus, indépendant du premier, permet aux bourgeons d'atteindre un niveau d'évolution à partir duquel leur débourrement devient homogène et rapide. Il est caractérisé, comme nous l'avons indiqué, par un seuil d'irréversibilité. Ce processus, beaucoup plus rapide que le précédent, peut être déclenché, soit par des températures basses comme c'est le cas dans les conditions naturelles, soit par des agents physiques ou chimiques (anaérobiose, dessiccation, substances inhibitrices de la respiration, etc.). Le processus de levée de dormance peut être anaérobie. Sa nature exacte reste à découvrir.

En tenant compte de cette hypothèse, nous avons représenté sur la Fig. 7 le schéma d'évolution physiologique d'un bourgeon, depuis son entrée en dormance jusqu'à son débourrement sur la plante au printemps suivant. Le premier processus (adaptation aux basses températures) s'effectue durant la phase de dormance en même temps que se réalise partiellement le deuxième processus (levée de dormance). Ce dernier, qui porte les bourgeons à un certain niveau d'évolution physiologique, ne s'accomplit complètement et irréversiblement qu'au cours de la phase de levée de dormance, quand la température moyenne ne dépasse pas un seuil spécifique de la précocité de la variété. Mais toutefois, durant la phase de dormance, ce deuxième processus commence à se déclencher dans les bourgeons, en même temps

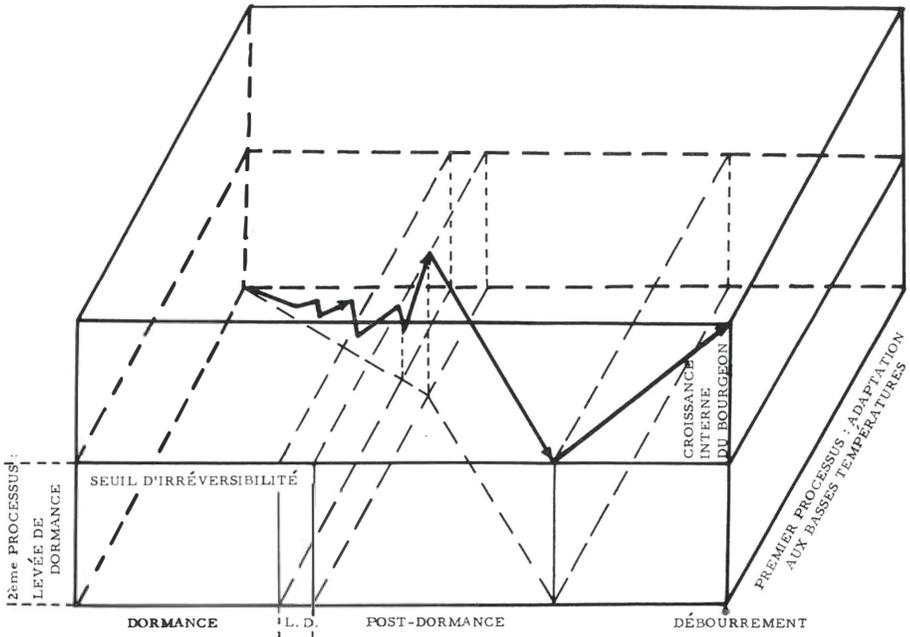


Fig. 7: Schéma d'évolution physiologique d'un bourgeon au cours des phases de Dormance, Levée de Dormance (L.D.) et Post-Dormance. La réalisation du premier processus (adaptation aux basses températures) s'effectue dans le plan horizontal, celle du deuxième processus (levée de dormance) dans le plan vertical, jusqu'au seuil d'irréversibilité. La croissance interne du bourgeon qui précède le débourrement est représentée dans le plan vertical à la suite du deuxième processus.

que le premier (adaptation), dès que la température s'abaisse au-dessous d'un certain seuil. Une durée insuffisante de ces conditions inductrices détermine un arrêt du processus de levée de dormance et par suite une rétrogradation de l'état physiologique des bourgeons à un niveau inférieur. Nous pouvons donc représenter (Fig. 7) les variations de cet état physiologique par une série de « dents de scie » correspondant à une alternance de périodes favorables (températures basses) et défavorables à la levée de dormance (températures plus élevées). Ce n'est qu'à la suite d'une période suffisamment longue de températures basses (phase de levée de dormance) que le seuil d'irréversibilité du deuxième processus est atteint.

Portés alors à ce niveau d'évolution physiologique, les bourgeons entrent dans la phase de post-dormance et continuent, sous l'action des températures basses hivernales, à subir une adaptation progressive (premier processus) jusqu'au moment où les premières mitoses commencent à se déclencher dans les apex (CAROLUS 1970, CAROLUS et POUGET 1971). Quelques semaines avant le débourrement, le processus d'adaptation est achevé et l'augmentation de la température entraîne le début de la croissance interne du bourgeon, phénomène qui précède l'éclatement des écailles et le débourrement (Fig. 7).

Nous pouvons utiliser ce schéma général d'évolution pour représenter le déroulement des deux processus à la suite d'un traitement artificiel de levée de dormance (anaérobiose à 30° C pendant 72 heures) réalisé sur des bourgeons prélevés durant la phase de dormance (Fig. 8). Le traitement a pour effet de porter les bourgeons à un niveau du deuxième processus correspondant au seuil d'irréversibilité. Toutefois

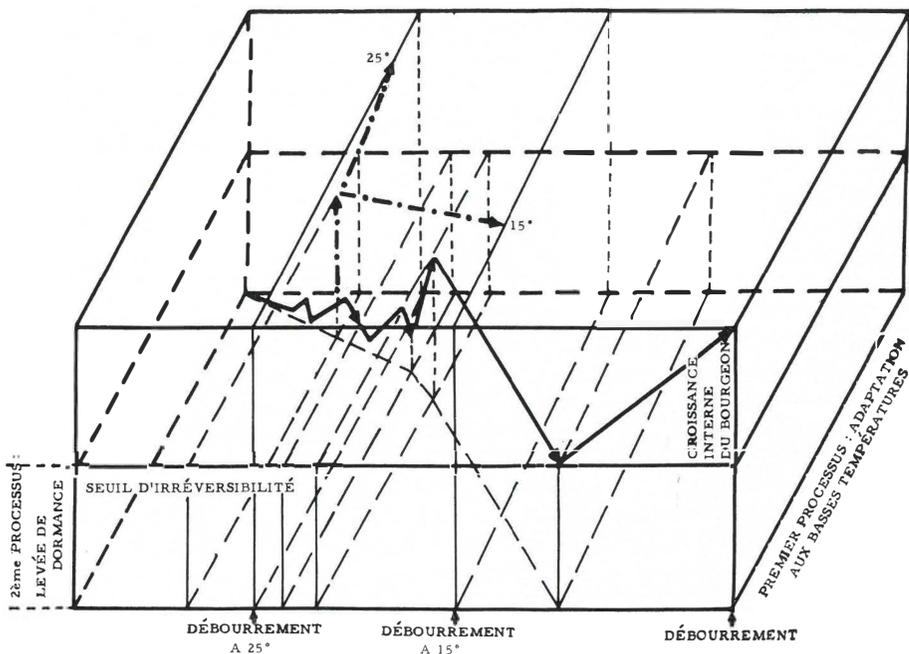


Fig. 8: Même légende que la Fig. 7. Durant la phase de Dormance, des bourgeons qui ont subi préalablement un traitement artificiel de levée de dormance (anaérobiose à 30° pendant 72 heures), sont mis à débourrer à 25° C et à 15° C.

il n'agit pas sur le processus d'adaptation aux températures basses. Si les bourgeons sont placés à une température élevée (25° C), leur vitesse de débourrement sera grande et ils atteindront le stade de débourrement sans avoir achevé leur adaptation. Par contre, s'ils sont placés à une température assez basse (15° C) ils débourreront au bout d'un temps beaucoup plus long, au cours duquel ils continueront à subir une adaptation au débourrement à 15° C (premier processus). Si le prélèvement et le traitement de levée de dormance sont réalisés dès le début de la phase de dormance, les bourgeons peuvent débourrer à température élevée (au-dessus de 20° C pour le Merlot), mais ils sont incapables de se développer à 15 et à 10° C car ils n'ont pas encore atteint un niveau d'adaptation suffisant (premier processus).

La Fig. 9, qui représente le schéma d'évolution de deux variétés de précocité différente (une précoce, une tardive), montre que le processus d'adaptation est beaucoup plus rapide chez la variété précoce. De même, le deuxième processus (levée de dormance) se produit plus tôt et le niveau d'adaptation (premier processus) atteint en fin de phase de dormance est plus élevé chez la variété précoce que chez la variété tardive.

Discussion

L'hypothèse que nous venons de formuler sur l'existence de deux processus distincts ne permet pas de fournir une explication du mécanisme physiologique de levée de dormance proprement dit. Nous avons démontré (POUGET 1963) que les agents de nature physique ou chimique qui déclenchent une fermentation intracel-

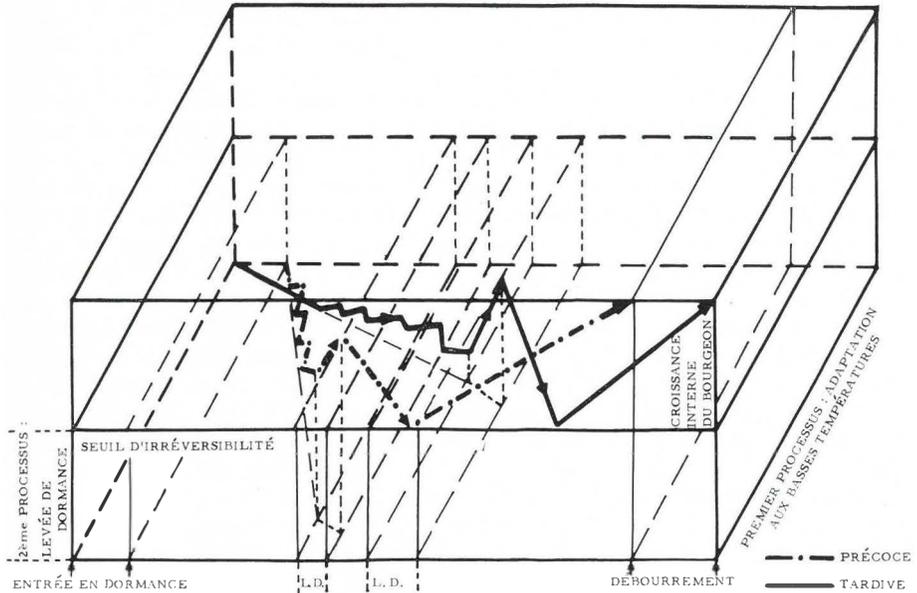


Fig. 9: Schéma d'évolution physiologique au cours des phases de Dormance, Levée de Dormance (L.D.), et Post-Dormance pour deux variétés: une précoce et une tardive.

lulaire dans les tissus dormants sont efficaces pour lever la dormance des bourgeons. C'est le cas des facteurs tels que l'anaérobiose totale (azote, CO_2) ou partielle (eau) et les substances inhibitrices de la respiration (Rindite, cyanure de potassium, azoture de sodium, etc.). L'induction d'une fermentation intracellulaire constitue donc une condition suffisante pour lever la dormance. Il reste à démontrer qu'il s'agit aussi d'une condition nécessaire. Le mécanisme d'action des températures basses, inductrices de la levée de dormance (deuxième processus) dans les conditions naturelles, reste encore inconnu. S'agit-il, comme pour les autres agents artificiels, de l'induction d'une fermentation intracellulaire? L'étude des échanges respiratoires de bourgeons placés à basse température (5°C) montre que le quotient respiratoire reste de l'ordre de 0,60 (résultats non publiés). La mise en évidence de réactions de nature fermentaire ne peut donc pas être faite en utilisant cette méthode d'investigations. Des recherches biochimiques beaucoup plus fines doivent être réalisées sur un matériel adapté à ce genre d'étude. Il est cependant encourageant de noter les résultats obtenus dans ce domaine par LYONS et RAISON (1970). Ces auteurs ont en effet mis en évidence que, dans certains tissus, les températures basses (de 0 à 10°C) déterminent une forte réduction de la respiration des mitochondries et de leur activité phosphorylative. D'autre part, dans ces conditions de température, les membranes des mitochondries subissent une modification de leur perméabilité qui dépend de leur composition en acides gras non saturés. Bien que ces résultats n'aient pas été obtenus dans l'optique d'une étude de l'action des basses températures sur la levée de dormance, ils méritent d'être considérés avec intérêt.

La découverte récente de l'acide abscissique et de son rôle éventuel dans l'induction de la dormance a jeté un jour nouveau sur l'étude du déterminisme de l'état de dormance. RAPP et ZIEGLER (1971) viennent de montrer son existence dans diffé-

rents organes de la Vigne. Il reste évidemment à préciser avec exactitude les conditions de sa biosynthèse, de sa disparition ou de son inactivation au niveau des bourgeons. Quelle est l'action des agents de levée de dormance sur l'acide abscissique? Ceux qui induisent une fermentation intracellulaire et créent ainsi dans les tissus des conditions réductrices, provoquent-ils une inactivation de l'acide abscissique par réduction de sa fonction cétone? La réponse à toutes ces questions ne pourra être fournie qu'à la suite d'une étude biochimique très approfondie.

D'autres aspects du mécanisme de levée de dormance doivent également être envisagés au cours de cette étude et notamment ceux qui concernent les substances de croissance (auxines, gibbérellines, cytokinines) et le métabolisme des acides nucléiques. Ce dernier point mérite d'être particulièrement développé car le problème de la dormance se ramène en fait au blocage de certains gènes qui inhibe la synthèse d'enzymes indispensables à la croissance des apex. La levée de dormance, conduisant à la dérépression de ces gènes et par suite à la croissance, constitue un phénomène physiologique essentiel dont le mécanisme doit être analysé.

Enfin, une étude complète de l'état de dormance ne doit pas laisser de côté le processus d'adaptation aux températures basses, phénomène dont nous avons souligné l'importance plus haut. Il doit être envisagé par analogie avec d'autres processus tels que la résistance au froid ou la vernalisation.

Conclusion

Les considérations générales, que nous venons de développer sur la dormance des bourgeons et les conditions de sa levée, se situent à un niveau théorique. Il est important d'envisager les conséquences qu'il est possible d'en tirer pour l'étude du rythme végétatif des espèces et variétés du genre *Vitis*.

Les espèces et variétés à débourrement précoce (*Vitis vinifera* var. Perle de Csaba, *Vitis amurensis*, *Vitis thunbergii*, etc.) sont caractérisées par un faible coefficient variétal de précocité de débourrement. Nous avons montré que leurs potentialités de croissance sont toujours supérieures à celles des espèces et variétés à débourrement tardif. On peut admettre qu'elles entrent en dormance plus tard que ces dernières et que leur dormance est moins intense et beaucoup plus rapidement levée. Ces variétés précoces peuvent donc être considérées comme mieux adaptées à tous les climats que les variétés tardives. Il est possible en effet de les rencontrer non seulement sous des climats froids (Asie septentrionale, Nord de l'Europe) mais aussi de les cultiver sous des climats à hiver doux (régions méditerranéennes) puisque la levée de leur dormance est réalisée à des températures plus élevées que celles exigées par les variétés tardives. Leur maturité étant généralement précoce, elles mûrissent très tôt partout.

Inversement, les variétés à débourrement tardif (*Vitis vinifera* var. Ugni blanc, Clairette de provence, etc.) ont une aire d'adaptation plus restreinte, due à leur long cycle végétatif et surtout à la maturité de leurs fruits presque toujours tardive. Remarquons à ce propos qu'il n'existe pas de corrélation absolue entre la précocité de débourrement et la précocité de floraison et de maturation. Généralement, les variétés à débourrement très précoce ont une floraison et une maturation également précoces (Perle de Csaba). Il en est de même pour les variétés très tardives (Ugni blanc). Cependant, la corrélation n'existe plus pour les variétés intermédiaires chez lesquelles on remarque une indépendance entre la précocité de débourrement et la précocité de floraison ou de maturation. C'est ainsi que le Muscat d'Alexandrie, qui est un cépage à débourrement moyennement précoce, arrive à maturité très tard, après des cépages comme le Cabernet Sauvignon dont le débourrement est

plus tardif. Ce problème important pour la Viticulture mériterait d'être développé dans un autre cadre.

Il n'est pas possible de parler de rythme végétatif sans aborder le rôle de la photopériode. Peu de travaux ont été consacrés à l'influence de la longueur du jour sur la croissance de la Vigne (ALLEWELDT 1964, 1967, BUGNON et BESSIS 1968). Toutefois, il semble acquis que les espèces et variétés très précoces, originaires des régions septentrionales de l'Europe et de l'Asie (*Vitis vinifera* var. Perle de Csaba, Riesling; *Vitis amurensis*; *Vitis thunbergii*; *Vitis coignetiae*, etc.) sont des plantes de jour long qui sont sensibles à une photopériode courte. Par contre, les espèces et variétés tardives, originaires des régions méridionales, paraissent peu sensibles à la variation de la longueur du jour. A la limite, les espèces originaires des régions subtropicales (*Vitis caribaea*, *Vitis shuttleworthii*, etc.) dont certaines ne semblent pas entrer en dormance quand elles sont cultivées sous nos climats tempérés, sont probablement insensibles aux jours courts. Leur croissance, pratiquement continue sous les tropiques, n'est ralentie et interrompue en climat tempéré que par l'abaissement de la température en automne et en hiver. Cependant, les bourgeons semblent conserver alors leurs potentialités de croissance et, en l'absence de dormance proprement dite, sont aptes à débourrer dès que la température s'élève au-dessus d'un seuil favorable. Ce débourrement survient généralement durant l'hiver, à une époque de réchauffement relatif. Mais un abaissement ultérieur de la température, accompagné de gelée, détruit les nouvelles pousses en croissance.

Le rôle exact de la photopériode dans l'induction de la dormance des bourgeons n'a pas été entièrement défini (PERRY 1971). Cependant, il semble établi que les jours courts constituent un facteur favorable à l'établissement de l'état de dormance. Mais la température nocturne joue également un rôle important dont l'influence demande à être définie et précisée. NITSCH (1967) a montré sur *Vitis labrusca* var. Concord que les températures nocturnes élevées provoquent un arrêt de croissance en conditions de jours courts. En attendant de définir avec précision les modalités d'action des différents facteurs qui conditionnent l'entrée en dormance, il ne faut pas négliger le rôle important que joue la photopériode surtout pour les espèces et variétés qui y sont sensibles. En interaction avec la température, elle contribue pour une grande part à modifier le rythme végétatif, surtout dans les régions à climat chaud.

Enfin, nous tenons à insister sur l'intérêt que présentent les observations et les considérations qui précèdent pour le généticien qui cherche à obtenir des variétés nouvelles. La connaissance des principales caractéristiques du rythme végétatif (débourrement, floraison, maturation) et la détermination du coefficient variétal de précocité de débourrement sont indispensables pour pouvoir comparer entre eux les différents génotypes. De plus, l'étude du mode de transmission héréditaire des caractères qui conditionnent le rythme végétatif peut apporter une contribution fondamentale à la connaissance de ce phénomène physiologique. Des croisements entre espèces à rythme très différent sont actuellement en cours de réalisation.

Dans ce domaine, il est important de rappeler l'analogie qui semble exister entre la précocité de débourrement et la rapidité de l'adaptation aux basses températures. Cette propriété mériterait d'être prise en considération dans la recherche de variétés résistantes au froid hivernal qui doivent posséder elles aussi une très grande rapidité d'adaptation aux températures basses. La sélection de génotypes à débourrement précoce et à cycle végétatif court permettrait peut-être de satisfaire en même temps cet objectif.

Comme nous avons essayé de le souligner tout au long de cet exposé, notre connaissance du rythme végétatif et du phénomène de dormance est encore impar-

faite. Si nous savons définir des phases d'évolution et comparer grâce à elles des espèces et des variétés différentes, d'importantes lacunes subsistent encore, notamment dans le domaine des mécanismes physiologiques. C'est donc dans cette direction que doivent s'exercer maintenant les efforts des biochimistes dont les résultats permettront de résoudre les problèmes qui restent posés.

Résumé

La variation de la vitesse de débourrement des bourgeons en fonction de la température a été établie durant le cycle végétatif annuel pour des variétés de précocité de débourrement différente. La vitesse de débourrement d'une variété précoce est toujours supérieure à celle d'une variété tardive, quelles que soient l'époque et la température. De 20 à 35° C le débourrement est toujours possible chez les variétés précoces dont la dormance des bourgeons ne se manifeste que par une diminution momentanée de la vitesse de débourrement. Par contre, les variétés tardives présentent une vitesse nulle ou très faible quand les bourgeons sont en dormance.

Le cycle végétatif annuel des bourgeons a été subdivisé en cinq phases: phase de pré-dormance, phase d'entrée en dormance, phase de dormance, phase de levée de dormance, phase de post-dormance. L'entrée en dormance des variétés tardives se produit plus tôt que celle des variétés précoces. Mais ces dernières, qui exigent des températures moins basses, subissent la levée de dormance avant les variétés tardives.

Le phénomène de levée de dormance est réversible quand les températures dépassent un seuil, plus élevé pour les variétés précoces que pour les tardives (13° C pour Perle de Csaba, 8° C pour Ugni blanc). La dormance des bourgeons est levée quand leur état physiologique a atteint un certain niveau d'évolution, appelé seuil d'irréversibilité.

Deux processus physiologiques distincts se déroulent dans les bourgeons durant les phases de dormance et de levée de dormance:

1° **Processus: Adaptation aux basses températures.** Sous l'action des températures décroissantes de l'automne, les bourgeons s'adaptent progressivement à subir l'action des températures basses qui lèvent leur dormance. Ils deviennent en même temps aptes à débourrer plus rapidement, quelles que soient les températures. Des hypothèses sont formulées pour expliquer cette adaptation.

2° **Processus: Levée de dormance.** Ce processus, qui peut être déclenché naturellement par les températures basses inférieures à un seuil, ou artificiellement par des agents physiques ou chimiques (anaérobiose, substances inhibitrices de la respiration), permet aux bourgeons d'atteindre un état physiologique qui rend le débourrement homogène et en augmente la vitesse. Des réactions fermentaires induites par les inhibiteurs de la respiration constituent une condition suffisante pour la réalisation de ce processus.

Le mécanisme physiologique de l'entrée en dormance et de la levée de dormance, n'est pas encore connu avec exactitude.

Bibliographie

- ALLEWELDT, G., 1964: Die Wirkung des Störlichtes auf die photoperiodische Reaktion der Rebe. *Vitis* 4, 357—364.
 — — —, 1967: Physiologie der Rebe. *Vitis* 6, 48—81.
 BUGNON, F. et BESSIS, R., 1968: Biologie de la Vigne. Ed. MASSON, Paris, 160 p.
 CAROLIUS, M., 1970: Recherches sur l'organogenèse et l'évolution morphologique du bourgeon latent de la Vigne (*Vitis vinifera* L. var. Merlot). Thèse 3ème cycle, Bordeaux.

- et POUGET, R., 1971: Evolution morphologique et croissance de bourgeons latents de Vigne (*Vitis vinifera* L.) après un traitement artificiel de levée de dormance. C. R. Hebd. Séances Acad. Sci. (Paris) 273, 75—78.
- FUCHIGAMI, L. H., EVERT, D. R. and WEISER, C. J., 1971: A translocatable cold hardiness promoter. Plant. Physiol. 47, 164—167.
- , WEISER, C. S. and EVERT, D. R., 1971: Induction of cold acclimation in *Cornus stolonifera* Michx. Plant Physiol. 47, 98—103.
- LEVITT, J., 1969: Growth and survival of plants at extremes of temperature — a unified concept. In: Dormancy and Survival 395—448. Cambridge Univ. Press, 598 pp.
- LYONS, J. M. and RAISON, J. K., 1970: Oxidative activity of mitochondria isolated from plant tissues sensitive and resistant to chilling injury. Plant Physiol. 45, 386—389.
- NIGOND, J., 1966: Recherches sur la dormance des bourgeons de la Vigne. Thèse Doct. Sc. Nat., Paris.
- NITSCH, J. P., 1967: Photopériodisme et dormance chez les végétaux ligneux. Bull. Soc. Bot. France 114, 55—66.
- PERRY, T. O., 1971: Dormancy of trees in winter. Science 171, 29—36.
- 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 Doct. Sc. Nat., Bordeaux, et Ann. Amélior. Plantes 13, no. hors série, 247 pp.
- , 1964 a: Observations sur la vitesse de débourrement de cépages de *Vitis vinifera* L., après levée artificielle de la dormance. C. R. Hebd. Séances Acad. Sci. (Paris) 258, 4333—4335.
- , 1964 b: Essai d'appréciation de l'intensité de la dormance chez quelques variétés et espèces de Vigne. Vitis 4, 337—340.
- , 1965: Nouvel aspect de la levée de dormance des bourgeons de la Vigne (*Vitis vinifera* L.). C. R. Hebd. Séances Acad. Sci. (Paris) 261, 3868—3871.
- , 1966 a: Etude du rythme végétatif: caractères physiologiques liés à la précocité de débourrement chez la Vigne. Ann. Amélior. Plantes 16, 81—100.
- , 1966 b: Relations entre la dormance et le rythme végétatif chez la Vigne. Bull. Soc. Bot. France 114, 101—109.
- , 1967 a: Méthode d'appréciation de l'évolution physiologique des bourgeons pendant la phase de pré-débourrement: application à l'étude comparée du débourrement de la Vigne. Vitis 6, 294—302.
- , 1967 b: Données nouvelles sur l'évolution de l'état physiologique des bourgeons de Vigne pendant le repos végétatif. C. R. Hebd. Séances Acad. Sci. (Paris) 264, 458—461.
- , 1968: Nouvelle conception du seuil de croissance chez la Vigne. Vitis 7, 201—205.
- , 1969 a: Etude méthodologique de la précocité relative de débourrement chez la Vigne. Ann. Amélior. Plantes 19, 81—90.
- , 1969 b: Mise en évidence d'un seuil d'irréversibilité dans des conditions inductrices de la levée de dormance des bourgeons de vigne. C. R. Hebd. Séances Acad. Sci. (Paris) 268, 1395—1398.
- RAPP, A. und ZIEGLER, A., 1971: Nachweis von Abscisinsäure in Weinreben. Vitis 10, 111—119.
- SIMINOVITCH, D., GFELLER, F. and RHEAUME, B., 1967: In: LEVITT (1969).
- VEGIS, A., 1964: Dormancy in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 15, 185—224.
- WAREING, P. F., 1969: The control of bud dormancy in seed plants. In: Dormancy and Survival 241—262. Cambridge Univ. Press, 598 pp.
- WEISER, C. J., 1970: Cold resistance and injury in woody plants. Science 169, 1269—1278.
- YON, J., 1969: Structure et dynamique conformationnelle des protéines. Ed. HERMANN, Paris, 318 pp.

Eingegangen am 3. 2. 1972

Dr. R. POUGET
Sta. Rech. Viticulture
(INRA)
33 Pont-de-la-Maye
France