TRAITÉ DE LA VIGNE

3e ÉDITION

ALAIN CARBONNEAU • LAURENT TORREGROSA

ALAIN DELOIRE, ANNE PELLEGRINO, FLORENT PANTIN, CHARLES ROMIEU,
HERNÁN OJEDA, BENOÎT JAILLARD, AURÉLIE METAY, PHILIPPE ABBAL

DUNOD

Direction artistique de la couverture : Élisabeth Hébert
Illustration de couverture : Claude Cruells

© Dunod, 2007, 2015, 2020
11 rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com
ISBN 978-2-10-081283-7

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).
Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos **IX**

A
Physiologie de la vigne

1 ● Bases du fonctionnement **3**

1.1 Introduction 3

1.2 Le concept du triptyque biologique fonctionnel 3

1.2.1 Le concept d'interaction « génotype × environnement » 5

1.2.2 Le concept cultural de « source – structure – système de régulation – produit » 5

2 ● Structures et développements **9**

2.1 Cycle de développement et stades phénologiques 9

2.2 Histomorphologie, organes végétatifs, raisin 16

2.2.1 Organes végétatifs 19

2.2.2 Fleurs et fruits 44

3 ● Signaux, hormones et biodéfenses **51**

3.1 Signaux, hormones 51

3.2 Biodéfenses 56

3.2.1 Les défenses de l'appareil végétatif 58

3.2.2 Les défenses du raisin 61

3.2.3 Conclusion 64

4 ● Sources et système « plante entière » **67**

4.1 Bilans énergétique et hydrique 67

4.1.1 Bilan énergétique 67

4.1.2 Bilan hydrique 68

4.2 Écophysiologie – Eau 71
4.2.1 État hydrique et flux d'eau 71
4.2.2 Structures et particularités des organes 86
4.2.3 Systèmes de régulation – Sécheresse 94
4.3 Écophysiologie – CO_2 / O_2, translocations de carbone 114
4.3.1 Composantes du flux de CO_2 / O_2 global 115
4.3.2 Sources ou facteurs de l'environnement 116
4.3.3 Structures et particularités des organes 127
4.3.4 Systèmes de régulation et translocations 129
4.4 Écophysiologie – Rayonnement 141
4.4.1 Composantes du flux radiatif global 141
4.4.2 Sources – Absorption/distribution du rayonnement 141
4.4.3 Structures ou types de capteurs 145
4.4.4 Systèmes de régulation – Valeur physiologique du rayonnement 153
4.5 Écophysiologie – Température 158
4.5.1 Rôle et sources ou variations de la température 158
4.5.2 Mesure des effets thermiques globaux 163
4.5.3 Structures ou réponses des organes 165
4.5.4 Systèmes de régulation-adaptation ou choc thermique 181
4.6 Écophysiologie – Azote, éléments minéraux 187
4.6.1 Mesure de l'état minéral de la vigne 190
4.6.2 Rôle des éléments minéraux 193
4.7 Écophysiologie – Bilan de carbone, d'azote 199
4.7.1 Composantes des flux de carbone dans la plante 200
4.7.2 Régulation des flux de carbone 204
4.7.3 Éléments de conclusion 208
4.8 La modélisation écophysiologique comme outil d'analyse et d'aide à la décision 212
4.8.1 Modélisation de processus écophysiologiques : approches non spatialisées 213
4.8.2 Modélisation architecturée 216

5 ● Bases du développement, des métabolismes et de la composition du raisin 225

5.1 Croissance et développement de la population de baies 225
5.1.1 Croissance du fruit 225

5.1.2 La croissance herbacée ou stade vert 225
5.1.3 Le plateau herbacé 228
5.1.4 La véraison 228
5.1.5 La maturation 228
5.1.6 La surmaturation (ou surmaturité) 231
5.2 Hétérogénéité et a-synchronie des baies 234
5.2.1 Quelles unités permettent de suivre le développement du raisin ? 234
5.2.2 Tri et hétérogénéité des baies 235
5.2.3 À quelle vitesse mûrit une baie ? 237
5.2.4 Succession des événements liés au mûrissement 239
5.3 Métabolismes primaires et secondaires du raisin 242
5.3.1 Métabolismes primaires 242
5.3.2 Métabolismes secondaires 249

6 ● Génétique du développement et de l'adaptation 257

6.1 Bases sur la génétique de la vigne 257
6.1.1 Considérations préliminaires 257
6.1.2 Caractéristiques génétiques de la vigne et terminologies 259
6.1.3 Sources des variations phénotypiques 262
6.1.4 Les outils et méthodes de la génétique moderne 265
6.1.5 Les principes et voies de l'amélioration de la vigne 270
6.2 Bases génétiques de l'acclimatation et de l'adaptation 276
6.3 Génétique du développement reproducteur de la vigne 277
6.3.1 Morphogenèse des organes reproducteurs 278
6.3.2 Métabolisme secondaire : cas des anthocyanes 280
6.4 Génétique de la résistance aux maladies fongiques 284
6.4.1 Le modèle gène pour gène 285
6.4.2 Le contournement des gènes de résistances 286
6.4.3 Origine des gènes de résistance chez la vigne 288
6.4.4 Stratégie en création variétale et sources de résistance utilisables 289
6.4.5 Inscription au catalogue et programmes en cours en 2019 292
6.4.6 Suivi de la durabilité des résistances et évolution des pathosystèmes 296
6.5 Sélection de variétés mieux adaptées aux contraintes climatiques 297
6.5.1 Stress thermique et acclimatation de la vigne 298
6.5.2 Génétique de la tolérance à la sécheresse 301
6.6 Quels idéotypes variétaux pour la viticulture de demain ? 305

B

GESTION DE L'ENVIRONNEMENT, DE LA CULTURE ET DU TERROIR DE LA VIGNE

7 ● Environnement de la vigne **313**

7.1 Environnements abiotique/biotique, échelles 313
7.1.1 Introduction 313
7.1.2 Notions d'échelle dans un univers « espace – temps » 317

7.2 Climatologie viticole 324
7.2.1 Les climats mondiaux concernés par la viticulture 324
7.2.2 La classification climatique multicritère 326
7.2.3 Les changements climatiques 330

7.3 Agrométéorologie viticole 337
7.3.1 Le zonage viticole 337
7.3.2 La prévision de récolte 340
7.3.3 La maîtrise de la production 345

7.4 Les sols viticoles 348
7.4.1 Introduction 348
7.4.2 Les besoins de la vigne. Croissance et enracinement 349
7.4.3 Idéotype de sol viticole ou idéotype de fonctionnement hydrique 357

8 ● Raisonnement des techniques culturales **375**

8.1 Aménagement de la parcelle, entretien du sol, fertilisation et enherbement 375
8.1.1 Propriétés physiques du sol 376
8.1.2 Propriétés chimiques et biologiques du sol 380
8.1.3 Aménagement d'une parcelle viticole 381
8.1.4 Entretien d'un sol viticole 381
8.1.5 Fertilisation de la vigne 382
8.1.6 Enherbement d'un sol viticole 383

8.2 Irrigation 388
8.2.1 Rappels de biologie de la vigne 388
8.2.2 Diversité des produits de la vigne 389
8.2.3 Conditions de l'irrigation 391
8.2.4 Raisonnement de l'irrigation 398
8.2.5 Conduite de l'irrigation 404
8.2.6 Résultats viticoles et œnologiques. Conclusions 412

8.3 Système de conduite de la vigne 415
8.3.1 Définition du système de conduite 415
8.3.2 Densité de plantation : un élément du système de conduite de la vigne 416
8.3.3 Tailles de formation et de renouvellement : des éléments du système de conduite de la vigne 430
8.3.4 Architecture et conduite de la végétation : les éléments centraux du système de conduite de la vigne 457
8.3.5 Opérations en vert : éléments de finition du système de conduite de la vigne 500

9 ● Raisonnement du terroir viticole 515

9.1 Notion de terroir viticole 515
9.1.1 Évolution du sens du mot « terroir » 515
9.1.2 Les vins de « terroir » 517
9.1.3 Les grands groupes de terroirs dans le monde 520
9.2 Expérimentations sur les terroirs 520
9.3 Méthodologie d'étude des terroirs 527
9.4 Une vision moderne d'un terroir « high tech » ? 535

10 ● Analyse et modélisation de la qualité d'un vin 541

10.1 Modélisation de la qualité d'un vignoble 541
10.1.1 Introduction 541
10.1.2 Réseaux bayésiens 542
10.1.3 Méthodologie 544
10.1.4 Résultats 548
10.1.5 Conclusion 549
10.2 Analyse et modélisation de la qualité d'un vin 551
10.2.1 Méthodologie 552
10.2.2 Conclusion 562

11 ● Maturation et typicité sensorielle 565

11.1 Choix de la date de récolte – bases et facteurs limitants 565
11.1.1 L'échantillonnage des baies 565
11.1.2 Le suivi du poids de la baie 566
11.1.3 Les éléments de contrôle routinier 568
11.1.4 Les facteurs limitants de la date de récolte 573
11.1.5 La date de récolte optimale 573

11.2 Liens « maturation du raisin – Typicité du vin » 575
11.2.1 La maturation de base liée aux sucres et aux caractères fruités 575
11.2.2 Maturation, typicité et qualité : définitions 576
11.2.3 Qualité et développement du raisin 577
11.2.4 Qualité et éléments biochimiques mesurables 577
11.2.5 Qualité et substances à effet aromatique 578
11.2.6 Théorie globale de la maturation et de la typicité du raisin 579

12 ● Viticulture durable : principes et propositions techniques 589

12.1 Notion de durabilité 589
12.2 Viticultures intégrée, agroécologique, biologique, biodynamique 590
12.3 Proposition du G*i*ESCO : Viticulture « BIO – MétaÉthique » (Alain Carbonneau, Giovanni Cargnello) 592
12.4 Points clés de durabilité en viticulture 593
12.4.1 La viticulture durable et la protection du vignoble 593
12.4.2 La viticulture durable et le système de conduite 594
12.4.3 La viticulture durable et la gestion de l'environnement 594
12.4.4 La viticulture durable et l'enjeu de la ressource en eau 595
12.4.5 La viticulture durable et les variétés résistantes aux parasites 597
12.4.6 La viticulture durable, le terroir et le territoire 598
12.5 Annexe 600

13 ● Conclusion 613

Bibliographie 617

Glossaire technique – Technical glossary 671

Index 681

AVANT-PROPOS

Ce *Traité de la vigne : Physiologie, Terroir, Culture* est, à la base, la troisième édition actualisée en fonction des dernières connaissances de l'ouvrage *La vigne : Physiologie, Terroir, Culture*, édité en 2007 par Dunod, puis réédité en 2015 sous le titre *Traité de la Vigne : Physiologie, Terroir, Culture*.

Il se veut être aussi une réflexion plus approfondie sur l'approche *fondamentale* de la biologie, de l'écophysiologie et de la génétique de la vigne, en traitant le continuum « *environnement – plante – gène* » en rapport avec le développement et les résistances de cette espèce, et en proposant un premier état d'avancement des démarches de *modélisation* et de statistiques probabilistes.

Il prend en compte le phénomène majeur de l'évolution du climat, renforce l'approche du fonctionnement du sol, justifie les *techniques culturales* comme facteurs-clés de l'adaptation avec une ouverture sur la *viticulture durable* au sein de la diversité des terroirs. Le lien avec l'*œnologie* est illustré par une vision originale de la *typicité* et de la *qualité* des vins, sur la base de la *biochimie du raisin*.

L'*innovation* est illustrée dans chaque chapitre, au niveau des idées dans la partie A « Physiologie de la vigne », et au niveau des technologies dans la partie B « Gestion de l'environnement, de la culture et du terroir de la vigne ».

Une place importante est réservée aux *illustrations*, notamment sous forme de figures dont les légendes sont souvent abondamment commentées afin qu'elles constituent un paragraphe en elles-mêmes. Certaines planches sont imprimées en couleur afin qu'elles expriment tout leur potentiel. La *bibliographie* est très large, faisant appel aux revues internationales majeures, et si nécessaire, à des synthèses de publications. Il est à noter l'apport particulièrement riche des travaux du GiESCO (Groupe international d'experts en systèmes vitivinicoles pour la coopération).

Cet ouvrage résulte d'un travail d'*équipe* réalisé entre collègues enseignants-chercheurs ou chercheurs, chacun spécialiste reconnu au plan international d'un champ scientifique ou technologique de la *viticulture*, et membre actif de l'Institut des Hautes études de la Vigne et du Vin – IHEV et du Pôle Vigne et Vin de l'Institut Agro de Montpellier qui associe les principaux organismes de recherche et d'enseignement supérieur du centre de Montpellier.

Les auteurs sont :

- Alain CARBONNEAU – Coordinateur de l'ouvrage – Professeur de viticulture à l'Institut Agro de Montpellier, Président honoraire fondateur du

© Dunod – Toute reproduction non autorisée est un délit.

GiESCO et Directeur de ses éditions, Publications et actualités vitivinicoles (PAV), spécialiste d'écophysiologie et de conduite de la vigne.

- Laurent TORREGROSA – Coordinateur de l'ouvrage – Professeur de biologie et de génétique de la vigne de l'Institut Agro de Montpellier, Directeur de l'Institut des Hautes Études de la Vigne et du Vin, Président du GiESCO, expert auprès de l'OIV (Office international de la Vigne et du Vin), spécialiste de biologie du développement des organes reproducteurs.
- Alain DELOIRE, Professeur de physiologie de la vigne et du raisin de l'Institut Agro de Montpellier ; Directeur du National Wine and Grape Industry Centre (Charles Sturt University, Australie, 2013-2016), Professeur et Chef du département viticulture-œnologie (Stellenbosch University, Afrique du Sud, 2009-2012), chercheur en biotechnologie vigne (Moët & Chandon – Moët-Hennesssy Louis Vuitton, 1984-1993).
- Anne PELLEGRINO, Maître de conférences en écophysiologie à l'Institut Agro de Montpellier, UMR Laboratoire d'écophysiologie des plantes sous stress environnementaux, spécialiste d'écophysiologie de la vigne sous contraintes environnementales. Directrice scientifique du master international Vinifera.
- Florent PANTIN, Maître de conférences en écophysiologie à l'Institut Agro de Montpellier, UMR Laboratoire d'écophysiologie des plantes sous stress environnementaux, spécialiste des relations hydriques et de la croissance foliaire.
- Charles ROMIEU, Chercheur PhD HDR à l'INRAE de Montpellier travaillant sur les bases physiologiques et moléculaires du développement des raisins. Il s'intéresse à l'élaboration de la qualité des baies, à sa réponse aux facteurs environnementaux et à sa diversité génétique. Les principales méthodes et techniques utilisées sont le phénotypage de différentes ressources génétiques, y compris la descendance de micro-vignes et l'analyse du transcriptome par séquençage ARN.
- Benoît JAILLARD, Directeur de recherches INRAE, UMR Écologie fonctionnelle et biogéochimie des sols et des agro-écosystèmes, spécialiste de l'approche fonctionnelle de l'écologie des sols fondée sur l'observation des écosystèmes naturels et la modélisation de leur fonctionnement.
- Aurélie METAY, Professeure en agronomie à l'Institut Agro de Montpellier, UMR System, spécialiste du fonctionnement et de la conduite des systèmes viticoles enherbés.
- Hernán OJEDA, Docteur, Ingénieur de recherches INRAE, Directeur des unités expérimentales INRA de Pech Rouge et Vassal, Vice-président du GiESCO, spécialiste d'écophysiologie de la vigne et de qualité du raisin.
- Philippe ABBAL, Docteur, Ingénieur de recherches INRAE, UMR Sciences pour l'œnologie, spécialiste de statistiques probabilistes et de modélisation de la qualité, expert auprès des Conseils interprofessionnels des vins du Languedoc et du Roussillon.

Les auteurs tiennent à rendre un hommage particulier à leur collègue Éric LEBON†, tragiquement décédé en décembre 2016, à ses grandes qualités

humaines et scientifiques, en soulignant le vide qu'il a laissé parmi nous. Nous avons tenu à maintenir l'essentiel du message qu'il avait rédigé lors des précédentes éditions au niveau du micro-environnement et de l'écophysiologie de la vigne et de leur modélisation, en complétant naturellement par les résultats nouveaux parus depuis, en particulier grâce à nos collègues Florent PANTIN et Anne PELLEGRINO.

© Dunod – Toute reproduction non autorisée est un délit.

A

Physiologie de la vigne

1 • BASES DU FONCTIONNEMENT

Alain Carbonneau

1.1 Introduction

Cet ouvrage a pour but de rassembler et d'expliquer les connaissances sur la physiologie de la vigne, avec d'un côté un approfondissement théorique autour du fonctionnement de la plante entière « vigne » dans son environnement, et d'un autre côté un apport concret au raisonnement de sa culture et de son terroir en présentant les dernières technologies viticoles.

Cet ouvrage a une vocation universelle, y compris dans ses composantes les plus applicatives, et s'adresse à un public averti ayant des bases en biologie végétale et désireux de se situer au niveau des programmes de formation d'ingénieurs ou de masters spécialisés en viticulture ; il s'inscrit dans les actions de formation initiale ou continue de l'Institut des hautes études de la vigne et du vin.

En introduction, quelques précisions utiles sur le langage viticole sont rassemblées dans le tableau 1.1.

Il convient en particulier de distinguer :

- la charge en bourgeons ou la production de raisins/ha et/cep ;
- la vigueur au niveau individuel du rameau ou du sarment ;
- l'expression végétative ou la puissance au niveau du cep ou du m^2.

1.2 Le concept du triptyque biologique fonctionnel

Le fonctionnement d'une plante est assuré par l'existence :

- d'une série d'éléments de base de diverse nature associés par paire avec leur régulation spécifique dans le cadre de leur échange (ex. la relation « source-puits ») ;
- d'une régulation globale surimposée à certains éléments majeurs permettant la cohérence de la plante entière (ex. le gradient de contrainte ou de potentiel hydrique) ;

© Dunod – Toute reproduction non autorisée est un délit.

Tableau 1.1 – Expressions du rendement.

Quelques définitions s'imposent d'emblée.

1) RENDEMENT : poids de récolte par unité

– Rendement/ha (t/ha) : productivité globale de l'association « cépage/porte – greffe – terroir – technologie viticoles »

N.B. **:** pour la production de vin le rendement théorique en t/ha peut être divisé par 0,15 environ afin d'exprimer des hl/ha pratiques compte tenu des pertes d'occupation de la parcelle de 1 ha théorique et du rendement en jus.

– Rendement/m de rang ou/m de palissage : productivité en rapport avec des capacités de fonctionnement de la partie aérienne (exposition du feuillage).

– Rendement/cep : productivité de l'individu pouvant être un facteur limitant dans des cas extrêmes ; mais en aucune façon le rendement/cep n'exprime la productivité ou les capacités réelles de la population.

2) PUISSANCE : poids de matière sèche totale produite. En pratique on l'estime pour la population ou pour l'individu par la somme :

50 % du poids des bois de taille (t/ha ou kg/cep) + 20 % du poids de récolte (t/ha ou kg/ha)

3) EXPRESSION VÉGÉTATIVE : fraction de la puissance due aux organes végétatifs. En pratique on l'estime pour la population ou pour l'individu par le poids des bois de taille (t/ha) ou (kg/cep).

4) VIGUEUR : rythme et intensité de la croissance du rameau. En pratique on l'estime le plus souvent par le poids moyen du sarment après la taille.

- d'un réseau de connexions entre ces éléments échangeant des substances utilisées par d'autres éléments pour l'alimentation du fonctionnement, la croissance des structures, la signalétique du développement (ex. la régulation des équilibres hormonaux).

Cette analyse classique du fonctionnement est résumée dans le terme de « triptyque biologique » (figure 1.1) qui réduit l'élément fonctionnel à 3 éléments : « source », « structure », « système de régulation » (Carbonneau, 1996, 2000a). La raison de cette simplification à trois éléments est issue de l'observation montrant que l'essentiel du résultat d'une relation « source-puits » notamment est explicable par le niveau de la source, celui du puits, et par celui d'un élément majeur à effet régulateur de l'état de la source **et** du puits, qui dans le cas de la vigne et des plantes en général est souvent la contrainte hydrique (Carbonneau, 1999, 2004). Les chapitres suivants illustreront ces phénomènes.

Ce concept est surtout utile pour aider à la rigueur de l'analyse d'un phénomène. L'expérience montrant que chaque élément du fonctionnement global peut être représenté par un triptyque, toute modélisation devrait tirer avantage à être ainsi organisée à la base. Par exemple, une relation « binaire » entre photosynthèse et

éclairement de la feuille est à concevoir d'emblée en interaction avec un niveau de régulation comme la contrainte hydrique, afin de pouvoir la relier au fonctionnement global de la plante et ainsi représenter un « fonctionnement » qui est alors régi par une relation ternaire.

1.2.1 Le concept d'interaction « génotype × environnement »

Le schéma de la figure 1.1 est applicable à l'analyse de tout produit d'une plante ou d'un de ses organes qui est la résultante générale d'une *interaction « génotype × environnement »,* les gènes fonctionnels ne s'exprimant (ou ne s'exprimant pas) que sous les effets de l'environnement interne ou externe à la plante (voir chapitre 6). La « source » est l'environnement ; la « structure » est le génotype ; le « système de régulation » est l'ensemble des facteurs d'adaptation, avec un dominant généralement ; le produit considéré est le résultat de ce fonctionnement.

Le génome lui-même peut être appréhendé sur la base d'un triptyque. Par exemple, l'ADN génique, l'ARN messager correspondant, la régulation de l'activité du gène par le produit final ou par une autre substance (voir chapitre 6).

Il est important de comprendre que les études des variétés et celles de l'environnement ne trouvent leur pleine réalisation dans l'explication de la réalité que lorsqu'on les relie dans une étude de l'interaction « génotype × environnement ». Ces deux grands champs disciplinaires doivent donc développer des recherches ensemble, avec l'autre grand champ qui concerne les facteurs physiologiques d'adaptation.

1.2.2 Le concept cultural de « source – structure – système de régulation – produit »

Le schéma précédent est aussi applicable à l'échelle de la population de ceps qui assure la production agronomique composée de diverses substances. Par exemple, un cépage de vigne (structure), absorbant de l'énergie solaire et de l'eau (source), produit le sucre du raisin (substance), avec un système régulateur qui peut être l'architecture de la plante.

Les régulations globales de ces phénomènes se relient en priorité au bilan énergétique de la culture où s'équilibrent les apports énergétiques du rayonnement, les échanges thermiques et le bilan hydrique. Le fonctionnement s'inscrit à ce niveau dans le continuum « sol-plante-atmosphère ».

La notion complexe de « terroir » elle-même s'inscrit à son niveau le plus haut dans cette vision de la réalité. L'environnement naturel possède des caractéristiques particulières, parfois uniques ; l'homme intervient, non seulement avec son savoir technologique, mais aussi avec sa propre réaction face à l'environnement dans lequel il vit ; le terroir est le résultat de la construction que l'homme réalise en interaction spatio-temporelle avec l'environnement, et de l'affinement de ses choix techniques.

© Dunod – Toute reproduction non autorisée est un délit.

La figure 1.1 présente le schéma d'un triptyque biologique ; la figure 1.2 illustre les principaux cas de connexion entre deux triptyques, le premier produisant la substance « S1 ».

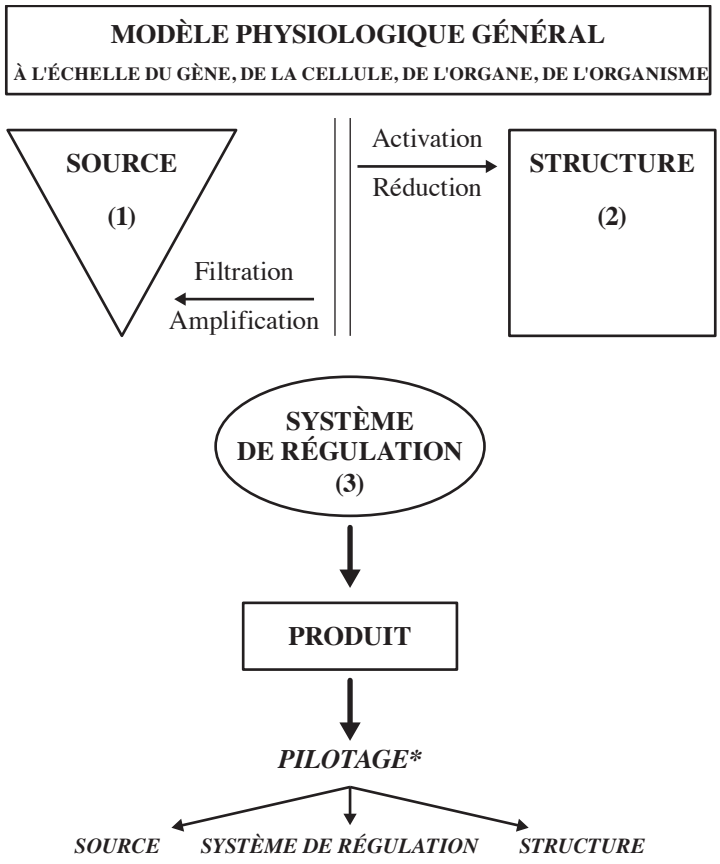


Figure 1.1 – Triptyque biologique de base applicable à diverses échelles, ou relation « source-puits » dominée par une régulation globale « plante entière » comme la contrainte hydrique (Carbonneau, 1996 ; Carbonneau et Deloire, 2001).

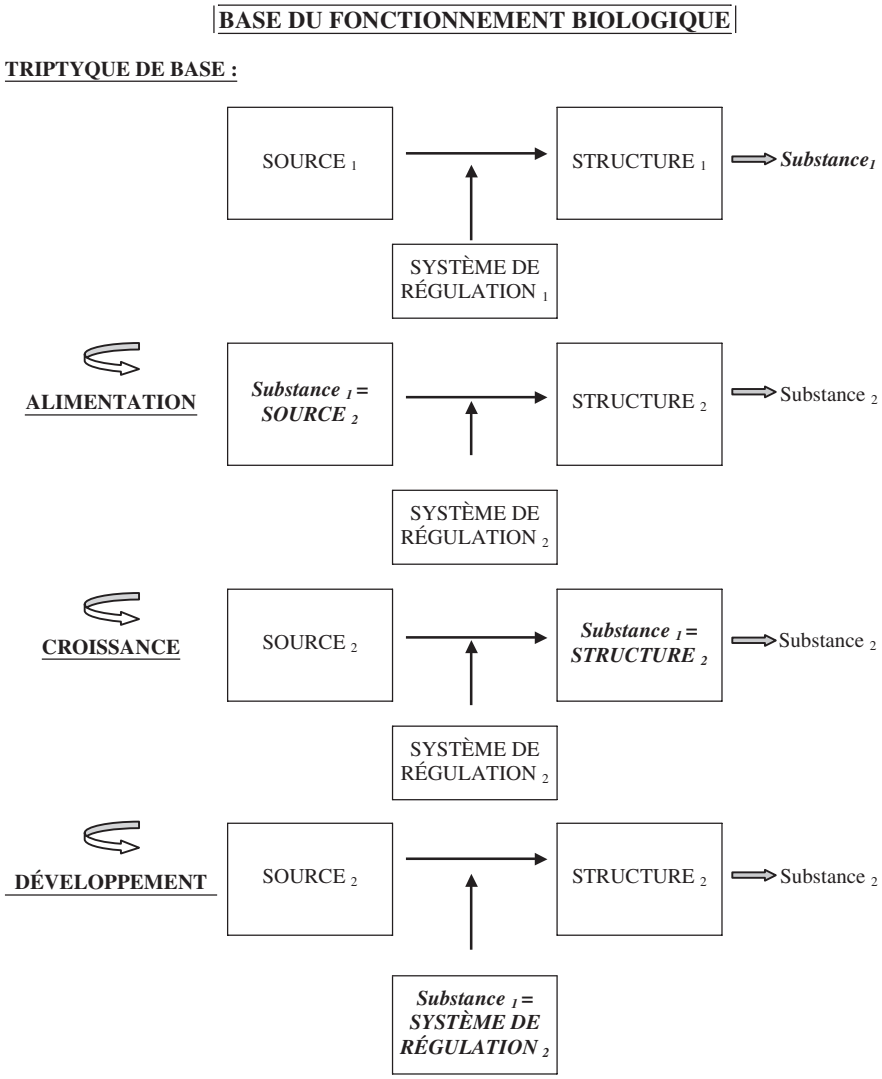


Figure 1.2 – Enchaînement de différents triptyques lors d'événements de développement, de croissance ou de nutrition (Carbonneau, 2004b).

Divers cas de connexions : alimentation (S = source) point développé en chapitres 4 et 5, croissance (S = structure) point développé en chapitre 2, développement (S = signal ou système de régulation) point développé en chapitre 3.

N.B. :

- L'Écophysiologie est présentée comme le fonctionnement lié aux facteurs de l'environnement (eau, CO_2/O_2, rayonnement, température, bilan C et minéraux) ; pour chacun, la présentation comporte une approche globale, les caractéristiques des « sources », celles des « structures », celles des « systèmes de régulation » aboutissant au fonctionnement ou au dysfonctionnement de la plante entière. Des

© Dunod – Toute reproduction non autorisée est un délit.

approfondissements et diverses applications de cette notion de triptyque biologique sont dans Carbonneau (2016).

- Divers niveaux d'échelle sont utilisés, notamment en rapport avec l'environnement climatique ; MACRO, ou région grande (Midi méditerranéen français) à moyenne (plaine du Languedoc) ; MÉSO, ou petite région (pic Saint-Loup) ou lieu (Sauteyrargues) ; MICRO ou BIO, ou niveau de la parcelle (ou groupe de parcelles), de la population de plantes (échelle du sol), de la plante entière ou de l'organe.

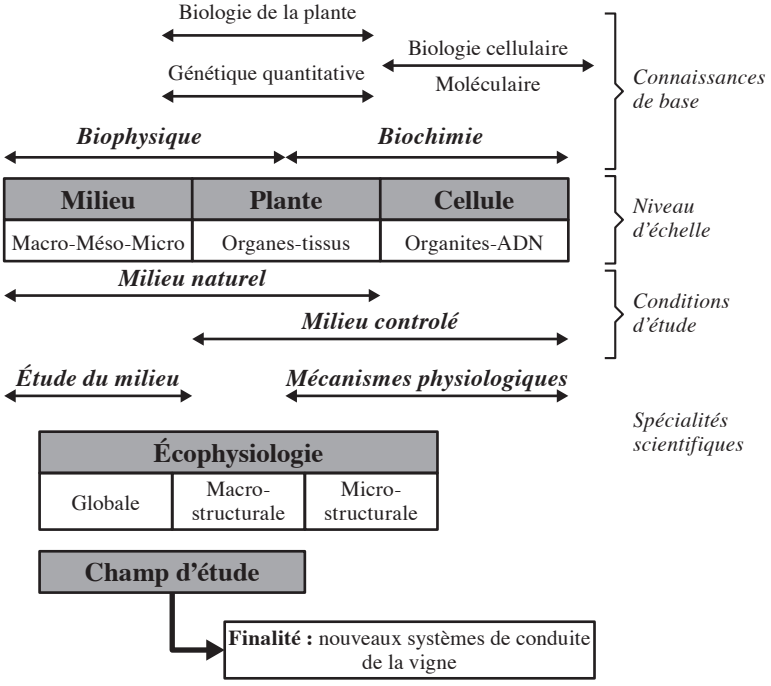


Figure 1.3 – Écophysiologie ou fonctionnement de la plante entière dans l'environnement, dans un continuum d'échelles « population-plante-organe-cellule-gène » (Carbonneau).

2 • STRUCTURES ET DÉVELOPPEMENTS

Alain Deloire, Laurent Torregrosa, Alain Carbonneau

2.1 Cycle de développement et stades phénologiques

Le cycle végétatif de la vigne est décrit morphologiquement par les stades phénologiques. Les stades repères selon l'échelle de Baggiolini (1952) sont exposés à la figure 2.1a. Pour les travaux scientifiques, l'échelle de Eichhorn & Lorenz (1995) est préférée car elle plus détaillée sur les stades de développement clés (figures 2.1b, c, d).

Les figures 2.2 à 2.5 illustrent les phases d'évolution de la physiologie de la plante « entière » vigne, avec une cohérence sur l'ensemble des organes. La notation des dates de ces stades phénologiques fait normalement appel à une estimation du début et de la fin du stade, étendue qui permet d'établir une date moyenne. Cette moyenne est aussi estimée directement, mais souvent avec peu de précision.

La notation du débourrement est particulière. D'abord il est possible de noter le début du débourrement, mais pas la fin puisque le taux de débourrement est significativement inférieur à 100 %. L'estimation porte généralement sur 50 % de la population de bourgeons débourrés sur un bois de taille de vigueur moyenne. Suite aux travaux de Roger Pouget, il est important de noter le phénomène du débourrement au stade B de Baggiolini qui correspond à l'époque où le bourgeon réagit à la température indépendamment de la plante. La notation au stade C de Baggiolini qui est la plus courante correspond en fait, non pas au débourrement, mais au début de la croissance des tiges qui résulte de la réaction du bourgeon et aussi de l'entrée en activité de la plante entière, notamment des racines.

Le calendrier moyen présenté correspond à celui d'un cépage de moyenne époque sous un climat tempéré, avec une indication de l'amplitude de variation en fonction de l'année.

© Dunod – Toute reproduction non autorisée est un délit.



A - bourgeon d'hiver



B - bourgeon dans le coton



C - pointe verte



D - sortie des feuilles



E - feuilles étalées



F - grappes visibles



G - grappes séparées



H - boutons floraux séparés



I - floraison



J - nouaison



K - petits pois



L - grappe fermée



M - véraison



N - maturité

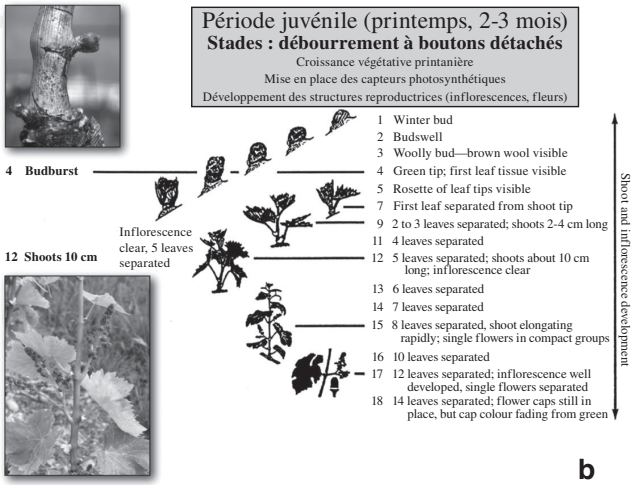


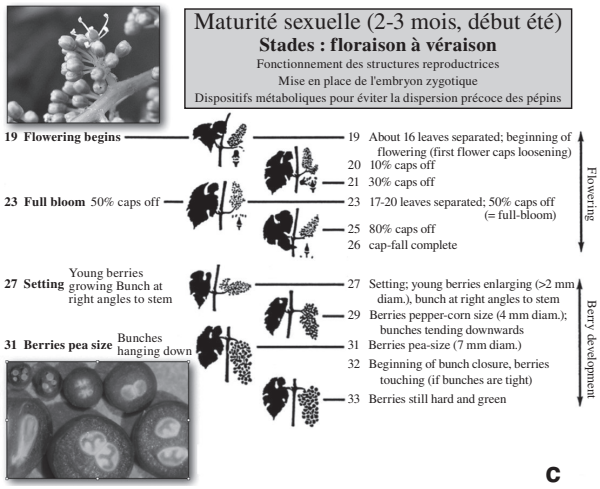
O - aoûtement

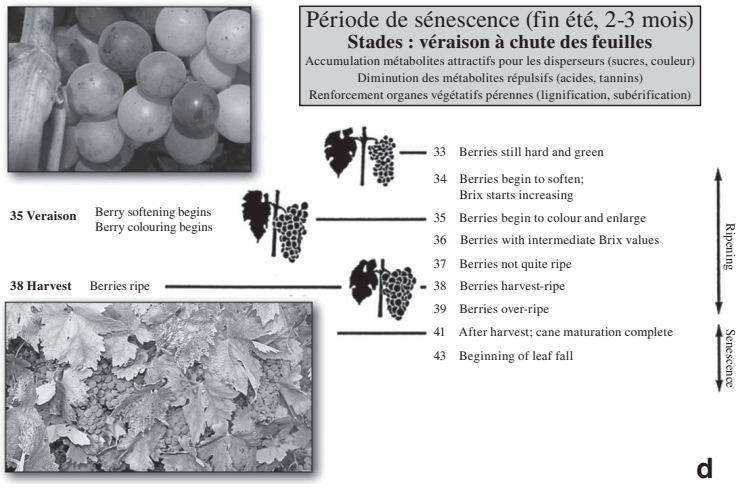


P - chute des feuilles

Figure 2.1 – **(a [ci-dessus])** Les stades phénologiques repères de la vigne, d'après Baggiolini (Ctifl, modifié), **(b, c et d [page suivante])** L'échelle phénologique proposée par Lorenz *et al*. (Lorenz *et al.,* 1995), d'après Eichhorn et Lorenz *et al*. (1977). (*Voir cahier couleur.*)







© Dunod – Toute reproduction non autorisée est un délit.

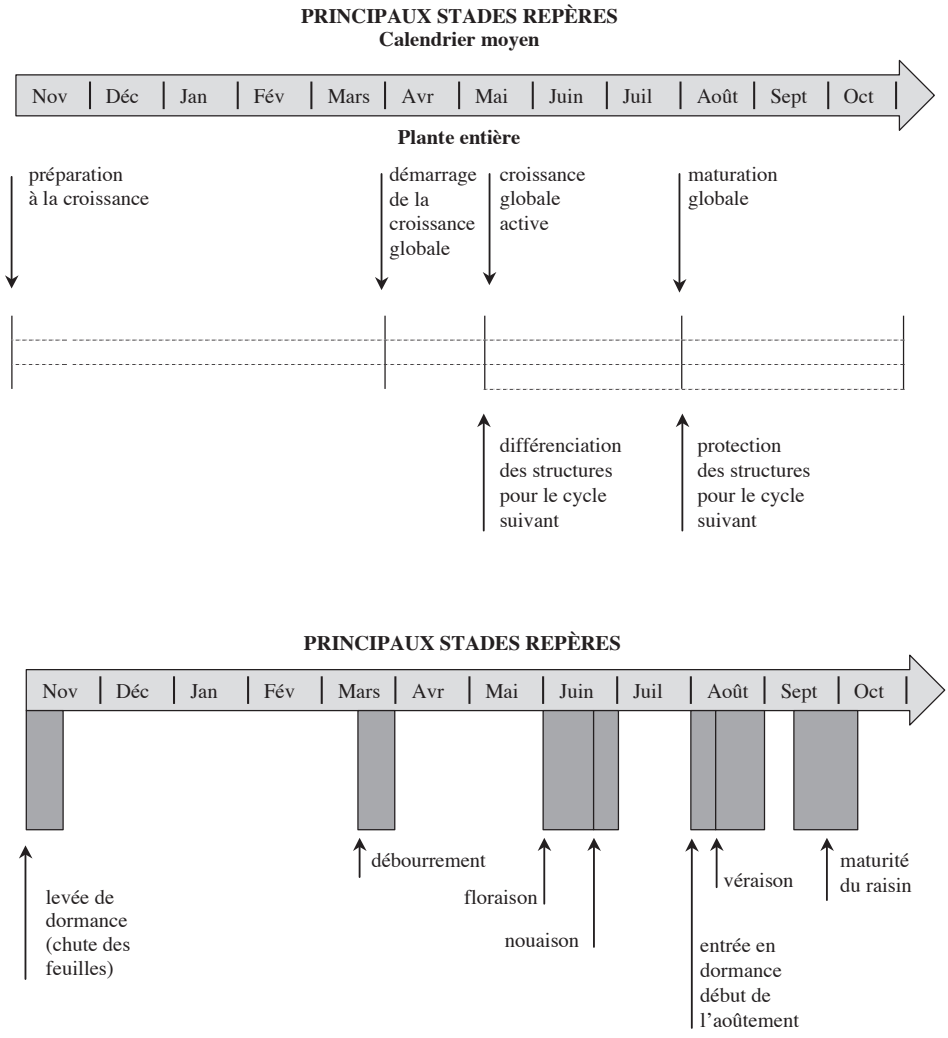


Figure 2.2 – Cycle biologique de la vigne ; événements « plante entière » majeurs.
N.B. : les phases de la partie haute du schéma concernent la plante entière et font ressortir une cohérence physiologique globale.

À noter la cohérence au sein de la plante (Carbonneau *et al.,* 1992).

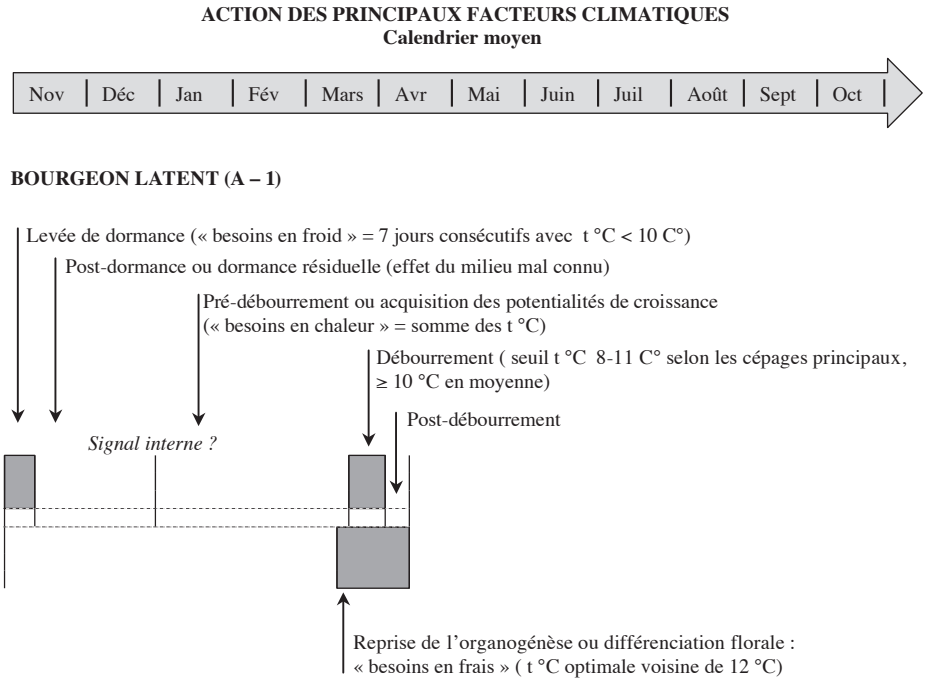


Figure 2.3 – Cycle biologique de la vigne ; événements au niveau du bourgeon latent (année de différenciation et année de développement).

À noter les rôles spécifiques de la température et de l'éclairement (Buttrose, 1970 ; Carbonneau *et al.,* 1992 ; Olivain et Bessis, 1987 ; Pouget, 1963, 1981), parfois de l'eau (Carbonneau et Castéran, 1979). Une revue bibliographique des facteurs influençant la différenciation des primordia inflorescentiels dans les bourgeons latents est proposée par Li-Mallet *et al*. (2016).

© Dunod – Toute reproduction non autorisée est un délit.

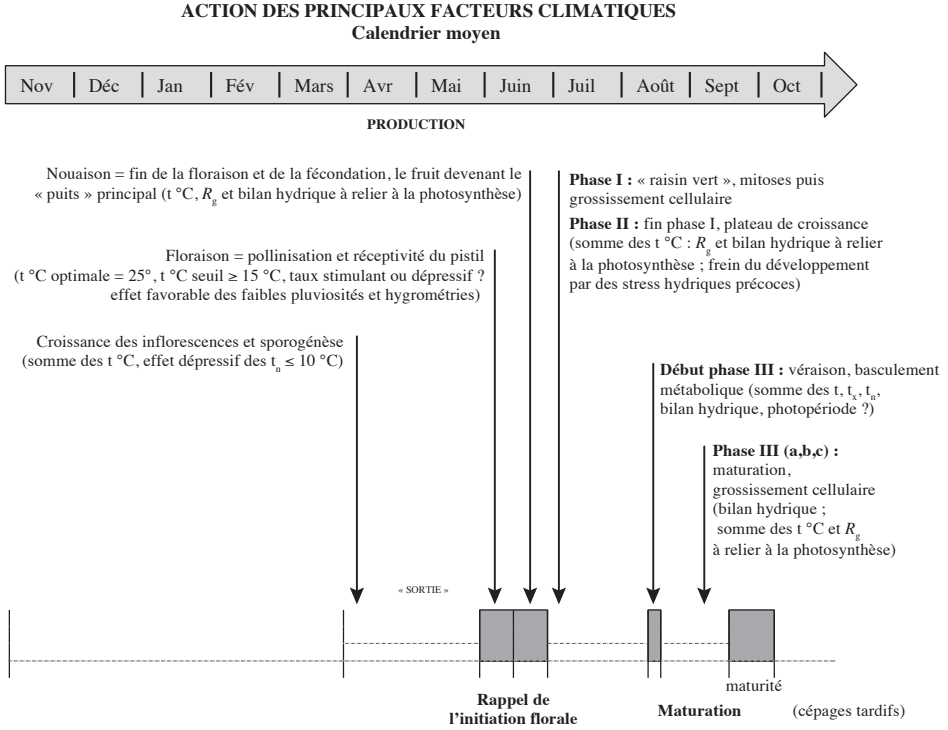


Figure 2.4 – Cycle biologique de la vigne ; événements au niveau des inflorescences, des grappes, des raisins.

Courbe de croissance du raisin = sigmoïde surmontée d'une exponentielle à plateau.

À noter les rôles de la température, de l'eau et de l'azote aux différents stades de croissance du fruit (Buttrose et Hale, 1973 ; Carbonneau *et al.,* 1992 ; Carbonneau et Ollat, 1993 ; McCarthy and Coombe, 1999, 2000 ; Ojeda *et al.,* 2001 ; Guilpart *et al.,* 2014).

L'enchaînement des phases de développement est perçu par l'observation des stades phénologiques majeurs : débourrement (D), floraison (F), véraison (V), maturité ou récolte (R). La date d'apparition de ces stades ou la durée entre deux stades (DF, FV, VR, RD) est fonction des variables du milieu, le climat pour l'essentiel, mais aussi éventuellement d'un rythme biologique annuel.

Ce dernier peut être, soit d'origine purement interne, soit sous la dépendance du phytochrome, lui-même régi par l'équilibre des radiations « rouge clair » (660 nm) et « rouge sombre » (730 nm). Celles-ci ont une action à très faible énergie, ce qui rend leurs effets relativement inéluctables. En outre, la fraction « proche infrarouge » du spectre solaire est modifiable par les espèces adventices présentes dans les vignobles et le couvert végétal de la vigne (Smart, 1995).

Tout ceci peut donc globalement concourir à établir un rythme annuel de développement relativement stable au cours du temps, ou bien relativement indépendant des conditions climatiques, en supposant que la quantité ou l'effet du phytochrome iraient croissant au cours du développement, rendant ainsi l'autocontrôle de ce dernier plus efficace et donc plus indépendant du milieu.

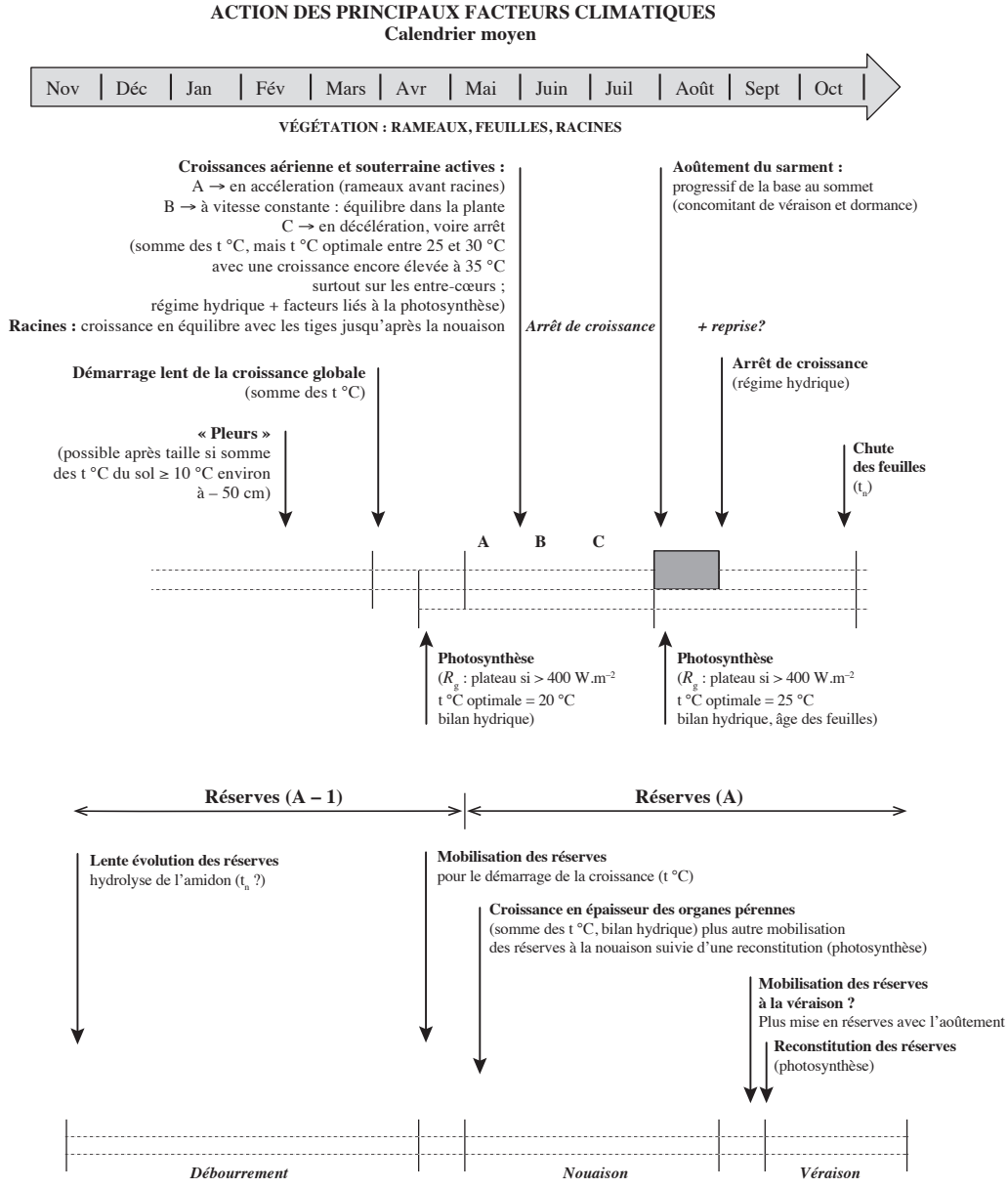


Figure 2.5 – Cycle biologique de la vigne ; événements au niveau de la végétation et des réserves.

Courbe de croissance du rameau = sigmoïde.

N.B. : la croissance des racines est pratiquement achevée vers le stade « fermeture de la grappe ».

À noter les rôles de la température, de l'éclairement et de l'eau (Bouard, 1966 ; Carbonneau *et al.*, 1992 ; Rives et Lafon, 1972).

© Dunod – Toute reproduction non autorisée est un délit.

Pour s'en convaincre, il est utile de comparer d'une année à l'autre, d'une part les variations des durées des périodes précitées (DF, FV, VR, RD et le cycle végétatif tout entier), et d'autre part les fluctuations des températures moyennes (en base 0 °C et en base 10 °C) et des précipitations. Le tableau 2.1 présente de tels résultats. Il ressort en particulier à l'examen des coefficients de variation, que :

- ceux relatifs aux durées des stades phénologiques sont de l'ordre de 5 % ;
- ceux relatifs aux sommes de températures moyennes en base 0 °C sont de l'ordre de 8 % ;
- ceux relatifs aux sommes de températures moyennes en base 10 °C (qui reflètent sans doute mieux les effets sur le métabolisme) sont de l'ordre de 23 % ;
- ceux relatifs aux sommes de précipitations sont de l'ordre de 33 %.

De façon purement qualitative, il est donc possible de constater que les durées des phases de développement sont moins variables que les principaux facteurs climatiques (températures en base 10 °C notamment) au cours des mêmes périodes : ceci tend à démontrer l'existence d'un rythme biologique annuel. Il est donc de la première importance, en agrométéorologie viticole notamment, de découper la séquence climatique, non pas en fonction du seul calendrier civil, mais mieux en sommes de températures actives, et surtout en fonction des stades phénologiques qui mesurent le « temps biologique » en sachant que certaines durées sont assez fixes.

Pour le Bordelais par exemple, il ressort dans le tableau 2.1 :

- FV = 66 ± 2 jours environ ;
- VR = 44 ± 2 jours environ.

Ceci rejoint les données de Peynaud (1971).

À titre d'illustration pratique : un calendrier cultural en Bordelais (figure 2.6).

2.2 Histomorphologie, organes végétatifs, raisin

Le développement d'un organisme, c'est-à-dire son évolution au cours du temps, se traduit par deux types de modifications (Heller *et al.*, 1995) :

- des modifications quantitatives, augmentation des dimensions (longueur, surface, volume ou masse) dont l'ensemble constitue la croissance ;
- des modifications qualitatives, qui se traduisent par l'acquisition de propriétés nouvelles, morphologiques et fonctionnelles, et que l'on peut appeler différenciation.

Chez les végétaux, la croissance résulte des effets combinés de l'augmentation du nombre de cellules et du grandissement cellulaire.

Il est distingué trois processus pour le développement d'un organisme (Heller *et al.*, 1995) :

- la prolifération cellulaire ou mérèse (i.e. les mitoses dans les méristèmes) ;

Tableau 2.1 – Durée moyenne et variabilité interannuelle des périodes phénologiques en Bordelais. Exemple de variations de durées de périodes du cycle biologique et de facteurs climatiques en fonction des millésimes dans la période 1979-1988. (Données générales des parcelles expérimentales plantées en 1976 au Domaine INRA de Latresne en appellation « Premières Côtes de Bordeaux ».)

Légende : D = mi-débourrement, F = mi-floraison, R = récolte, *T* = somme des températures moyennes, *t* = somme des températures actives (base 10 °C), *P* = somme des précipitations.

À noter, la réduction de la variabilité à partir de la floraison (Carbonneau *et al.*, 1992).

Année / Paramètres	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	Moyenne	Coefficient de variation (%)
RD (jours)	168	164	178	177	171	189	184	181	180	178	177,0	4,0
DF (jours)	84	84	75	78	86	71	73	76	73	79	77,9	6,4
FV (jours)	66	71	70	66	64	66	66	64	67	63	66,3	3,6
VR (jours)	47	46	42	44	44	36	42	44	45	45	43,8	5,0
DR (jours)	197	201	187	188	194	176	181	184	185	187	188,0	3,8
T-RD (°C jours)	1791,0	1736,0	2022,5	1945,5	1940,5	2108,0	2063,5	2098,5	2099,0	1977,0	1978,2	6,2
T-DF (°C jours)	1117,5	917,5	1052,5	1019,0	1169,5	1006,0	1000,5	1073,5	1161,5	1193,5	1071,1	7,9
T-FV (°C jours)	1260,5	1159,0	1318,5	1312,0	1281,0	1486,0	1443,0	1476,5	1377,0	1294,5	1340,8	7,4
T-VR (°C jours)	820,5	763,0	766,5	833,5	781,5	638,5	866,0	839,0	883,5	835,0	802,7	8,3
T-DR (°C jours)	3198,5	2839,5	3137,5	3164,5	3232,0	3130,5	3309,5	3389,0	3422,0	3323,0	3214,6	4,9
t-RD (°C jours)	111,0	96,0	242,5	175,5	230,5	218,0	223,5	288,5	299,0	197,0	208,2	30,3
t-DF (°C jours)	277,5	77,5	302,5	239,0	309,5	296,0	270,5	313,5	431,5	403,5	292,1	31,1
t-FV (°C jours)	600,5	449,0	618,5	652,0	641,0	826,0	783,0	836,5	707,0	664,5	667,8	16,6
t-VR (°C jours)	350,5	303,0	346,5	393,5	341,5	248,5	446,0	399,0	433,5	385,0	364,7	15,5
t-DR (°C jours)	1228,5	829,5	1267,5	1284,5	1292,0	1370,5	1499,5	1549,0	1572,0	1453,0	1334,6	15,4
P-RD (mm)	511,5	474,8	307,5	540,3	673,5	535,2	460,3	429,1	332,4	614,6	487,9	22,2
P-DF (mm)	257,8	201,3	151,8	76,0	255,7	190,8	216,0	224,8	151,4	242,8	196,8	27,4
P-FV (mm)	83,7	112,8	83,6	134,0	159,3	148,5	102,8	63,7	89,0	120,4	109,8	26,8
P-VR (mm)	82,5	149,9	98,7	43,5	115,9	202,4	12,1	114,1	116,7	43,2	97,9	54,2
P-DR (mm)	424,0	464,0	334,1	253,5	530,9	541,7	330,9	402,6	357,1	406,4	404,5	21,3
Moyenne des paramètres pour DR												
$\overline{T}$ (°C)	16°2	14°1	16°8	16°8	16°7	17°8	18°3	18°4	18°5	17°8	17°1	7,4
$\overline{t}$ (°C)	6°2	4°1	6°8	6°8	6°7	7°8	8°3	8°4	8°5	7°8	7°1	17,7
$\overline{P}$ (mm)	2,15	2,31	1,79	1,35	2,74	3,08	1,83	2,19	1,93	2,17	2,15	21,6

© Dunod – Toute reproduction non autorisée est un délit.

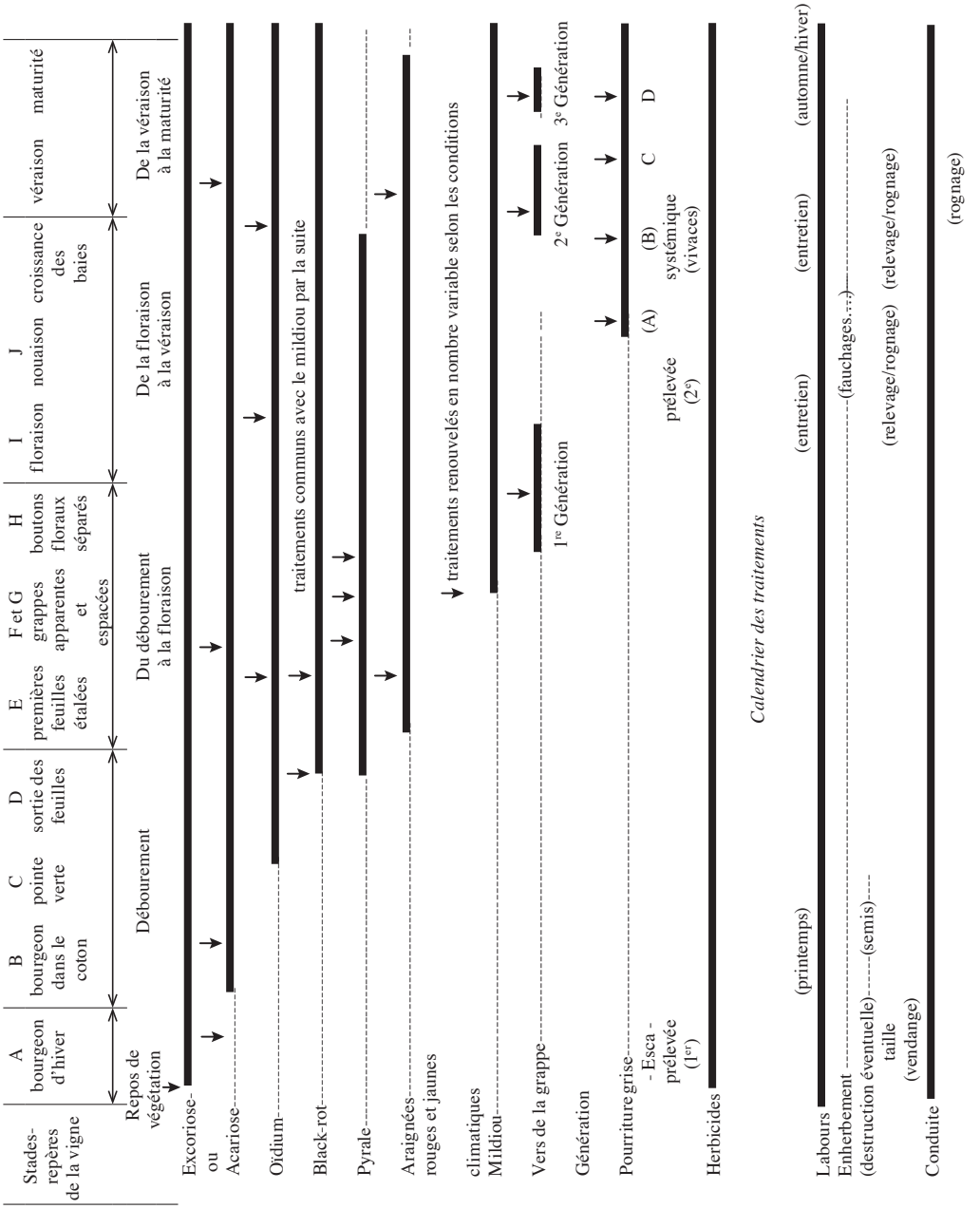


Figure 2.6 – Exemple de calendrier cultural le long de la saison.

À noter, les périodes générales de pointe pour les interventions, de la fin du printemps et de la fin de l'été (viticulture générale).

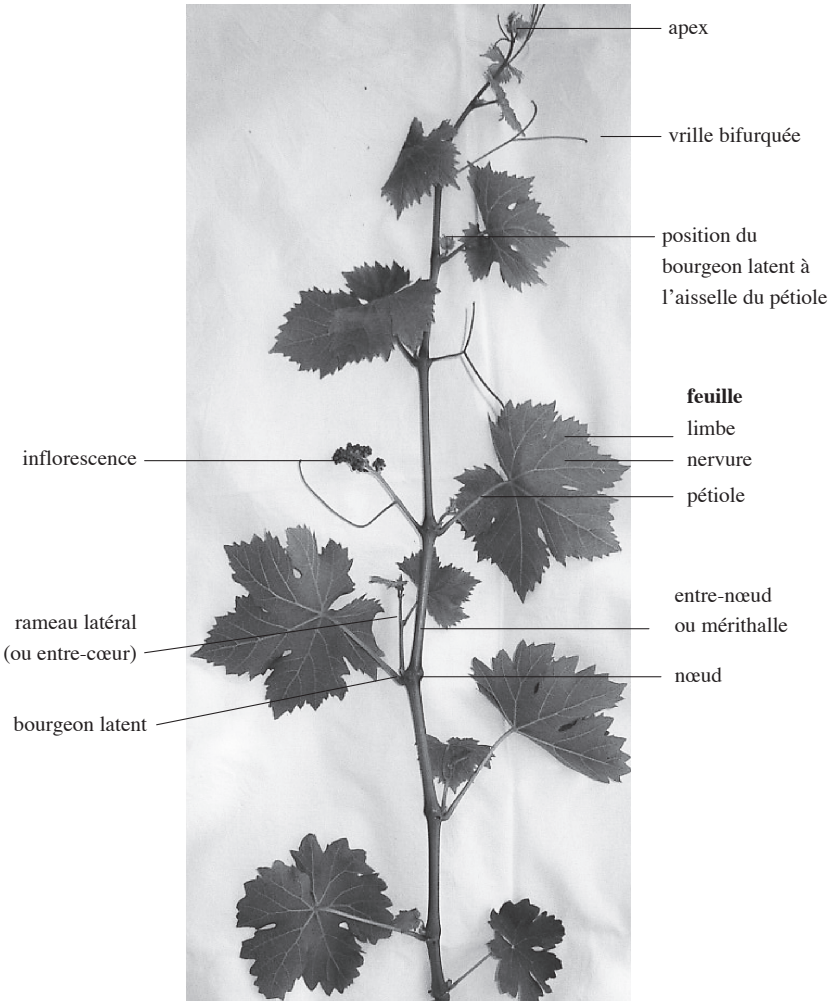


Figure 2.7 – Organisation du rameau principal de vigne.

- l'augmentation des dimensions des cellules ou auxèse (cas particuliers des végétaux avec la présence d'une paroi pectocellulosique) ;
- la différenciation des cellules (acquisition de caractères morphologiques et physiologiques particuliers : structure de la paroi ; capacité de synthèse de certains tissus [assimilation, réserve, sécrétion] ; acquisition de potentialités physiologiques nouvelles, la plus remarquable étant le virage floral).

2.2.1 Organes végétatifs

La vigne est une liane qui assure, comme tous les végétaux supérieurs, la croissance en longueur de ses tiges, ou rameaux (figures 2.7 et 2.8) et de ses racines par les méristèmes primaires (massifs de prolifération cellulaire à l'extrémité des apex), et

© Dunod – Toute reproduction non autorisée est un délit.

la croissance en épaisseur par les méristèmes secondaires (assises cambiales et subéro-phellodermiques).

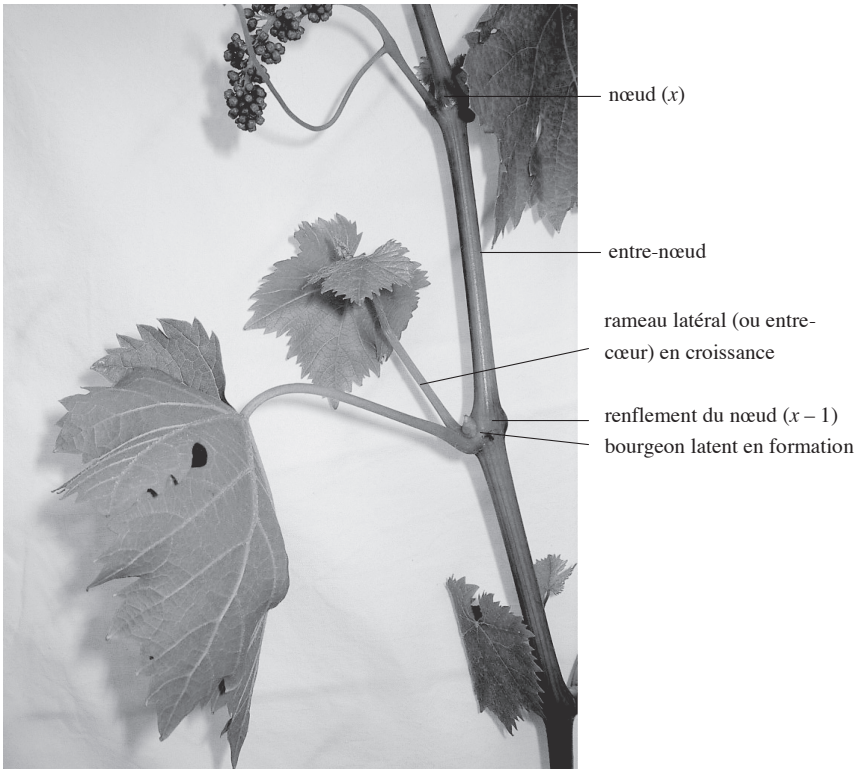


Figure 2.8 – Organisation d'un nœud du rameau principal de vigne.
Le plan phyllotaxique du bourgeon latent est parallèle à celui du rameau principal.
Le plan phyllotaxique du rameau latéral est perpendiculaire
à celui du rameau principal et de l'axe principal du bourgeon latent.

☐ Les bourgeons axillaires

Un complexe de bourgeons se forme au niveau de chaque nœud du rameau, à l'aisselle de la feuille (figure 2.9, b). La portion de tige située entre deux nœuds est appelée mérithalle ou entre-nœud. Le complexe axillaire comprend :

- un **prompt bourgeon** (ou bourgeon anticipé) qui peut se développer l'année de sa formation en rameau latéral ou entre-cœur. C'est un méristème sylleptique qui n'est pas un vrai bourgeon écailleux. Il se développe systématiquement l'année de sa mise en place au minimum sur quelques mm (parfois autant que les axes principaux s'il dispose de ressources végétatives) et sa fertilité est très faible. Son plan phyllotaxique est perpendiculaire au plan phyllotaxique du rameau porteur ou principal (figure 2.8). À sa base, il forme un bourgeon écailleux, aussi appelé bourgeon latent ou dormant (*winter bud* en anglais), méristème proleptique qui porte le potentiel de croissance et de fertilité du cycle végétatif suivant ;

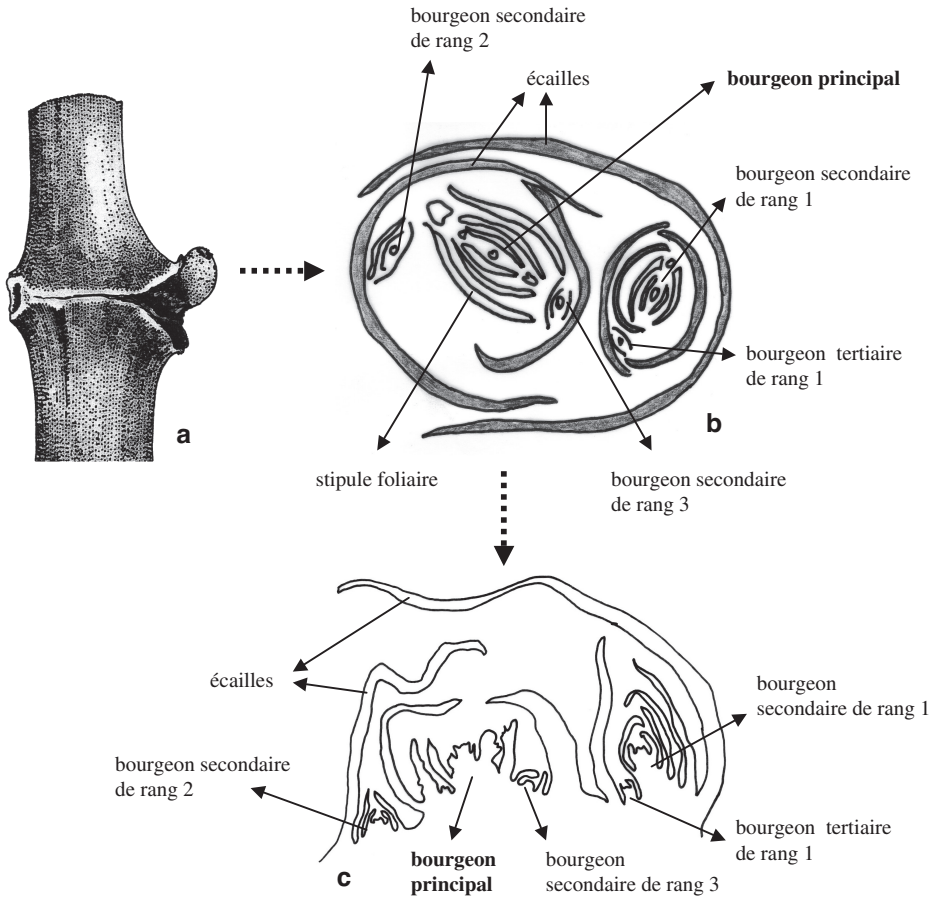


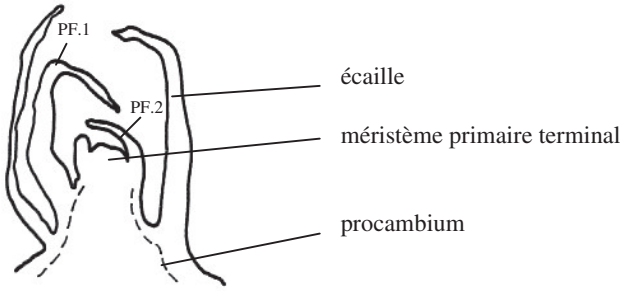
Figure 2.9 – **(a)** Morphologie du bourgeon latent à la fin de sa différenciation. **(b)** Diagramme en coupe transversale de l'organisation d'un bourgeon latent de vigne. **(c)** Coupe longitudinale du bourgeon latent.

À la fin du cycle végétatif, en août pour l'hémisphère nord, la différenciation des primordia de feuilles et d'inflorescences est terminée. À ce stade, les futures fleurs du cycle végétatif suivant ne sont pas encore différenciées (Cheema *et al.,* 1996a). Leur différenciation commencera au débourrement du printemps suivant par la formation de méristèmes floraux (Carolus, 1970 ; Cheema, 1996b).

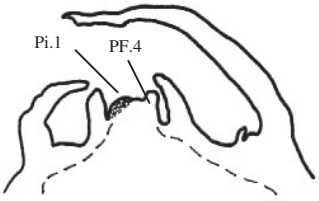
- le **bourgeon latent** (ou bourgeon d'hiver, terme plus communément employé en dehors de la France) comprend un bourgeon primaire (ou principal) et des bourgeons secondaires (axillaires du principal) et parfois tertiaires (axillaires des secondaires) (Olivain et Bessis, 1987). Ce complexe de bourgeons correspond au premier méristème axillaire du prompt bourgeon (le bourgeon latent n'est pas formé par le rameau porteur mais par le méristème de l'entre-cœur). Il est engainé par la préfeuille du prompt bourgeon qui deviendra la première écaille du bourgeon latent (d'autres écailles formées par le méristème du bourgeon latent complèteront

© Dunod – Toute reproduction non autorisée est un délit.

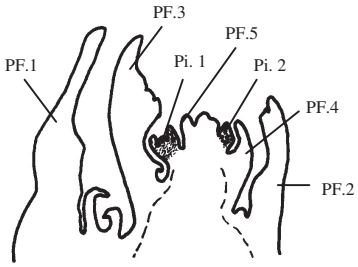
le dispositif écailleux). Le méristème latent met en place des ébauches d'organes (bractées, feuilles, vrilles et inflorescences, méristèmes secondaires) dont le développement est inhibé par la croissance du rameau principal et par le prompt bourgeon qui le porte (inhibitions entre organes). Il entre en dormance 2 à 4 mois après sa différenciation. Mais avant la dormance, en supprimant l'apex et entre-cœurs, on peut provoquer son développement et sa fructification anticipés. Comme chez la vigne, on décale de 90° le plan phyllotaxique entre chaque génération de méristèmes, son plan d'organogenèse est donc perpendiculaire à celui du prompt bourgeon et donc parallèle à celui du rameau principal (figure 2.7). Il est porteur du primordium du rameau principal de l'année suivante (année $n + 1$) et des inflorescences primordiales (figure 2.10).



a) Le méristème primaire terminal met d'abord en place les primordia des premières feuilles (3 ou 4). Puis ce méristème forme des cellules spéciales appelées « anlagen » qui vont donner naissance aux primordia des inflorescences, c'est l'initiation florale. (PF: primordium de feuille).



b) Premier primordium d'inflorescence (Pi.1) situé en face du primordium de la feuille 4 (PF.4).



c) Deuxième primordium d'inflorescence (Pi. 2) situé en face du primordium de la feuille 5 (PF.5).

Figure 2.10 – Schémas en coupe longitudinale dans le bourgeon latent montrant la mise en place des organes du futur rameau primaire (d'après Carolus, 1970).

La formation du bourgeon latent s'arrête lors de l'aoûtement du mérithalle porteur pour l'hémisphère nord.

Le nombre moyen d'inflorescences primordiales par axe primaire est appelé fertilité des bourgeons (1 à 3 en moyenne par bourgeon). Elle dépend du cépage, de la vigueur du rameau porteur (Huglin, 1986), des conditions climatiques et trophiques de l'année de la formation du bourgeon en particulier au printemps (Guilpart *et al.*, 2014). Au printemps suivant, les organes néoformés sur le primordium du rameau principal (inflorescences primordiales, feuilles primordiales et mérithalles) vont croître.

Les mérithalles (entre-nœuds) et les feuilles néoformées, au nombre de 4 à 12 (Huglin, 1986) correspondront à la partie préformée du futur rameau principal. Les bourgeons secondaires (ou contre-bourgeon, ou bourgeon de remplacement) sont situés à l'aisselle des écailles du bourgeon primaire. Potentiellement, ils peuvent avoir un comportement comparable à celui du bourgeon primaire, mais ils n'entrent en croissance que dans des circonstances exceptionnelles pour remplacer le bourgeon ou le rameau principal détruit par un accident climatique (gelée, grêle) ou donnant une double pousse quand il y a un excédent de puissance (surgreffage). La fertilité de ces bourgeons est en général faible (de l'ordre de 10 fois inférieure au bourgeon latent principal). Du fait de la taille de la vigne qui ne laisse qu'une faible partie des bourgeons produits au cycle précédent, la probabilité de démarrage au cycle suivant des bourgeons latents est élevée (le pourcentage de débourrement peut atteindre 90 % ou plus). Sur les parties anciennes, on trouve des bourgeons cryptiques (bourgeons du vieux bois) qui dérivent de bourgeons primaires et secondaires non développés se trouvant sous l'écorce (ils donneront les gourmands).

Les bourgeons latents sont dormants au plan physiologique dès l'aoûtement du mérithalle porteur, et ils ne peuvent plus se développer même en l'absence d'inhibitions corrélatives. Pour lever la dormance, le sarment et par conséquent les bourgeons doivent subir une période à basse température.

Par exemple, 7 jours à des températures < 10 °C, ou au moins 30 jours à des températures comprises entre 10 et 15 °C. (Huglin et Schneider, 1998). D'autres facteurs physiques peuvent lever la dormance, comme une forte contrainte hydrique applicable uniquement en serre sur vigne en pots, et à des fins expérimentales (en effet il n'est pas conseillé au vignoble d'appliquer des contraintes hydriques au moment du débourrement).

☐ L'apex des axes en croissance

L'apex est constitué par le méristème primaire à son extrémité terminale et par deux ébauches de feuilles (figure 2.11a, b). Il a une activité d'organogenèse. Pour visualiser la croissance de l'apex, il existe un moyen simple qui relève de l'observation des rameaux au vignoble : si les deux ébauches de feuilles dépassent l'extrémité de l'apex (figure 2.11, b), celui-ci est en croissance ; si les deux ébauches de feuilles sont à la même hauteur que l'extrémité, l'apex est en arrêt de croissance. Dans certaines situations de contrainte hydrique moyenne à forte ou dans des situations de déséquilibre trophique, l'apex se nécrose et choit. Le pourcentage d'apex chus dépend de l'importance de la contrainte subie par la

© Dunod – Toute reproduction non autorisée est un délit.