Réponse de la vigne (*Vitis vinifera* L) aux températures inférieures à 0°C. II. Effets d'un refroidissement contrôlé sur des bourgeons latents avant le débourrement

C Leddet ¹, JC Audran ², J Dereuddre ¹, E Ait Barka ², O Brun ³

¹ Université P-et-M Curie, laboratoire de Cryobiologie végétale, 12, rue Cuvier, F75005 Paris;

² UFR sciences, laboratoire de Biologie et Physiologie végétales, BP 347, F51062 Reims;

³ Mumm Perrier-Jouet, Vignobles et Recherches, 11, av de Champagne, F51200 Epernay, France

(Reçu le 30 juin 1992; accepté le 15 mars 1993)

Résumé — Des bourgeons latents de vigne (*Vitis vinifera* L cv Chardonnay) soumis à un refroidissement progressif (1°C•min⁻¹) entre +5°C et -50°C et étudiés en analyse thermique présentent un profil de cristallisation constitué de 3 exothermes successifs. Le premier se situe vers -12,9°C, le second, plus important, vers -17,0°C et le troisième, plus étendu, vers -21,4°C. À l'échelle histologique, les observations réalisées en microscopie photonique montrent que les cristallisations affectent successivement les tissus de la base du bourgeon (1^{er} exotherme), ceux du bourgeon primaire (2^e exotherme) et enfin ceux du bourgeon secondaire (3^e exotherme).

gel / bourgeon latent / analyse thermique / tolérance / *Vitis vinifera* = vigne

Summary — Analysis of the response of grapevine latent buds to controlled freezing. The effects of controlled freezing on latent grapevine buds (*Vitis vinifera* L Chardonnay) were studied by means of differential scanning microcalorimetry and histological techniques. Buds were excised from shoots taken from plants in a Champagne vineyard and frozen progressively from + 5°C to -50°C (1 °C/min). Figure 1 presents a simplified scheme of the organization of a latent bud. Each bud includes a primary bud with a secondary and eventually a tertiary bud. Thermograms of an entire bud (fig 2A) generally display 3 exotherms at ≈ -12.9 , -17.0°C and -21.4°C . Exothermic peaks obtained during programmed freezing of different parts of the buds differed markedly. Bud scales (fig 2B) showed no exotherm. Two exotherms at -18.2°C and -26°C respectively were obtained when the bud was devoid of its basal part (fig 2C), whereas the 2 peaks of the basal part of the bud occurred at -13.3 and -20°C (fig 2D). When the principal and the secondary buds were frozen separately without their basal parts, they presented only 1 crystallization peak which occurred 3.2 degrees higher in the main bud than in the axillary bud (fig 2E, F). The first exotherm induced histological alterations in the pith of the basal part of the bud (figs 3–5). The second exotherm induced some ruptures of the cell wall (fig 6) and an extension of the cytoplasm contraction to the cells through the basal third of the pith; the other parts of the bud remained apparently intact (fig 7). The third exotherm produced irreversible alterations throughout the main bud (figs 8–11), whereas the meristematic cells seemed to remain intact (fig 12).

frost / latent bud / thermal analysis / tolerance / *Vitis vinifera* = grapevine

INTRODUCTION

Le bourgeon latent présent sur les rameaux d'hiver a une structure composite (fig 1). Il est constitué d'un bourgeon primaire, bien développé, formé d'une tige rudimentaire portant les ébauches de feuilles et d'inflorescences ou de vrilles, d'un bourgeon secondaire et éventuellement d'un bourgeon tertiaire (contre-bourgeon) d'organisation moins avancée. Chacun de ces bourgeons est enveloppé par des stipules scléreuses et l'ensemble du bourgeon latent est limité à l'extérieur par 2 écailles lignifiées recouvertes intérieurement de longs poils bruns constituant la bourre. Ainsi constitué, le bourgeon latent est donc structuré intérieurement en 3 compartiments gemmaires bien individualisés.

Selon Pouget (1963), le cycle végétatif du bourgeon latent, depuis sa formation jusqu'au printemps suivant, époque à laquelle il débourre et génère un rameau généralement fructifère, se subdivise en 6 phases. Parmi celle-ci, la phase de dormance, durant laquelle le bourgeon latent ne subit aucune modification anatomique importante, s'étend sur près de 4 mois. L'entrée en dormance intervient dans le courant du mois d'août, à la fin de la période de croissance des sarments et corrélativement avec le début de leur aoûtement. La levée de dormance, qui nécessite l'action du froid automnal, s'effectue durant le mois de novembre et comme le rapporte Pouget (1963) «à partir de ce moment là, les bourgeons sont sensibles à toutes les températures extérieures favorables à la croissance».

Grâce à son organisation anatomique compartimentée, le bourgeon latent forme un espace

clos, protégé du milieu extérieur et résistant aux conditions climatiques défavorables, en particulier aux basses températures d'hiver. Cette résistance est toutefois relative, puisque ce bourgeon peut subir des dégâts partiels à partir de -12°C . À l'intérieur d'un même bourgeon, c'est généralement le bourgeon primaire qui est tué le premier, les bourgeons secondaires étant plus résistants.

Selon Branas (1974), le bourgeon primaire gelé, de couleur noirâtre à brunâtre, est affecté depuis son sommet. L'apex et les inflorescences sont détruits en premier, la base du bourgeon demeurant généralement intacte.

Les résultats présentés ici concernent l'analyse thermique et histologique du phénomène de cristallisation au sein des bourgeons latents soumis artificiellement à un refroidissement progressif, de $+5^{\circ}\text{C}$ à -50°C .

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les analyses ont été effectuées chez le cv Chardonnay (*Vitis vinifera* L.). Ce cépage est cultivé à Avize (Marne) et taillé en Chablis. Les bourgeons latents (stade 1) selon le code d'Eichhorn et Lorenz (1977) ou stade A selon Baggiolini (1952) ont été récoltés en 1988-1989. Ces bourgeons ont été soumis à un refroidissement programmé de $1^{\circ}\text{C}\cdot\text{min}^{-1}$, de $+5^{\circ}\text{C}$ à -50°C . Dix à 12 échantillons ont été analysés dans chaque condition.

L'analyse microcalorimétrique différentielle à balayage (DSC), dont le principe a déjà été décrit (Audran *et al*, 1993) permet une étude fine du comportement de petits fragments de matériel biologique. Les exothermes sont matérialisés sous la forme d'une courbe au profil caractéristique.

L'analyse histologique a été faite sur des bourgeons entiers coupés longitudinalement. Les techniques préparatoires à leur examen en microscopie photomique sont celles décrites dans un article précédent (Audran *et al*, 1993).

RÉSULTATS

Étude de la cristallisation dans un bourgeon de vigne

Le profil de cristallisation du bourgeon latent, obtenu en DSC, présente en général 3 exothermes successifs. Le premier pic (E_1) apparaît vers $-12,9^{\circ}\text{C}$ (écart type : 1,5), le second pic (E_2), plus important et dénommé pic principal, vers -17°C (2,2) et le troisième pic (E_3), d'étendue plus grande, entre -20°C et -30°C (fig 2A).

Fig 1. Coupe schématique longitudinale dans un bourgeon latent.

Fig 2. Exemples de thermogrammes obtenus en DSC d'un bourgeon entier (**A**) et de ses différentes parties : écailles (**B**), bourgeon entier sans base (**C**), base du bourgeon (**D**), bourgeon primaire (**E**), bourgeon axillaire (**F**). E_1 , E_2 et E_3 , exothermes de cristallisation. La flèche indique le sens des dégagements de chaleur (en unités arbitraires).

Afin de déterminer l'origine des 3 pics de cristallisation, les différentes parties constituant le bourgeon latent ont été analysées séparément. Dans le cas des écailles seules, les thermogrammes obtenus ne présentent aucun exotherme (fig 2B). Lorsque le bourgeon latent est privé de sa base (fig 2C), le thermogramme de refroidissement est réduit à 2 pics : le premier (E_2) apparaît en moyenne vers $-18,2^\circ\text{C}$ (2,2), le second (E_3) vers -26°C (2,7). Si la base du bourgeon seule est utilisée, le profil exothermique obtenu est caractérisé par un pic (E_1) de rupture de surfusion très net vers $-13,3^\circ\text{C}$ (3,2) et un second (E_3), plus étalé, entre -20°C et -30°C (fig 2D). Enfin, lorsque le bourgeon primaire (fig 2E) ou le bourgeon secondaire (fig 2F) sont congelés seuls, c'est-à-dire sans les tissus de la base, un seul exotherme apparaît vers $-21,4^\circ\text{C}$ (3,5) en moyenne, pour le bourgeon secondaire et vers $-18,2^\circ\text{C}$ (2,7) pour le bourgeon primaire. La température d'initiation de cet exotherme est toujours plus basse, de $3,2^\circ\text{C}$ en moyenne, pour le bourgeon secondaire que pour le bourgeon primaire.

Analyse histo-cytologique

À l'issue de chaque exotherme, les bourgeons entiers sont coupés longitudinalement et étudiés en microscopie photonique afin de déterminer la localisation et la nature des lésions occasionnées par les cristallisations successives.

Effets du premier exotherme

Les effets de cette première formation de glace sont limités au tissu médullaire de la base du bourgeon primaire et sont d'ordre essentiellement cytologique (figs 3 et 4). Les cellules ont un contenu protoplasmique faiblement rétracté qui se détache par endroit des parois squelettiques (fig 5). Ces dernières sont intactes et le tissu conserve sa cohérence, sans lésion apparente. Les autres composants du bourgeon latent ne semblent pas altérés.

Effets du second exotherme

Sur les bourgeons ayant subi successivement la première puis la seconde cristallisation, nous avons principalement constaté :

- une accentuation de la dégradation des cellules médullaires de la base du bourgeon pri-

maire dont certaines ont éclaté, en rompant leur paroi squelettique, ce qui fragilise cette région (fig 6) ;

- une extension basifuge des rétractions du cytoplasme. Ce phénomène s'étend jusqu'au tiers inférieur du tissu médullaire de l'axe caulinaire du bourgeon primaire. Les cellules nodales ont un contenu protoplasmique plus rétracté que les cellules des futurs mérithalles et de petites lésions longitudinales, généralement peu nombreuses, peuvent se développer dans le cortex, au contact des travées de procambium. Comme au stade précédent, les autres régions du bourgeon latent sont apparemment intactes (fig 7).

Effets du troisième exotherme

Sur des lots de bourgeons recueillis à différentes températures, comprises entre -24°C et -27°C , nous avons remarqué que cette troisième cristallisation s'étend à l'ensemble des tissus médullaires caulinaires et inflorescentiels du bourgeon primaire. Des déchirures d'importance variable se développent à la base du bourgeon primaire (figs 9–11, flèches). Par ailleurs, les lésions corticales, toujours de taille réduite, sont un peu plus nombreuses et un certain nombre de cellules méristématiques, tant au niveau de l'apex végétatif que des méristèmes floraux, sont nécrosées (fig 8). De plus, cette cristallisation atteint le tissu médullaire de la base des bourgeons secondaires dont les cellules sont rétractées. En revanche, les régions méristématiques et corticales de ces contre-bourgeons paraissent intactes (fig 12).

DISCUSSION

Dans les pays européens à climat continental, dont les températures hivernales sont susceptibles de descendre en dessous de -20°C , on constate souvent sur les vignes cultivées, cépages de *Vitis vinifera*, des dégâts dus au froid qui affectent en premier lieu l'appareil gemmaire. Si l'on sait actuellement apprécier la nature et l'importance des dommages occasionnés par les basses températures, l'aspect dynamique et les modalités de la congélation des bourgeons n'ont été que succinctement abordés (Pierquet *et al*, 1977; Andrew *et al*, 1984; Quamme, 1986 ; Wolf et Pool, 1987 ; Bourne et Moore, 1991).

Les résultats obtenus en conditions artificielles avec un refroidissement rapide, apportent un cer-

Figs 3 à 7. 3-5. Aspects histocytologiques des portions sommitale et basale du bourgeon primaire à l'issue du premier exotherme. L'intégrité de l'organisation tissulaire est respectée (fig 3 : x 80 et 4 x 130). Les cellules médullaires de la base du bourgeon primaire sont légèrement contractées (fig 5 : x 140). 6. À l'issue du second exotherme, la rétraction du contenu cytoplasmique des cellules médullaires de la base du bourgeon primaire s'est accentuée et certaines parois squelettiques se sont rompues (flèches) (x 150). 7. Les ébauches inflorescentielles ne sont pas altérées après le second exotherme (x 150).

Figs 8 à 12. 8. Zones de nécrose se développant au niveau des tissus méristématiques d'une inflorescence après le troisième exotherme (flèches) (x 140). 9–11. Détails histologiques de la base du bourgeon primaire à l'issue du troisième exotherme. Des déchirures longitudinales et transversales (flèches) apparaissent dans le tissu médullaire (fig 9: x 150; fig 10–1 : x 130). 12. L'organisation histoanatomique du bourgeon secondaire n'est pas modifiée, même après le troisième exotherme (x 130).

tain nombre de précisions sur le comportement au froid des bourgeons, permettant de les comparer à ceux des autres plantes ligneuses pérennes, plus étudiées.

Profils de cristallisation

En DSC, le profil d'analyse thermique d'un bourgeon latent de vigne au stade 1 a toujours présenté 3 exothermes successifs. Les 2 premiers exothermes qui se manifestent respectivement pour des températures moyennes de $-12,9^{\circ}\text{C}$ et -17°C , se présentent sous l'aspect de 2 pics étroits résultant de ruptures de surfusion importantes. Le second pic ou exotherme principal (E_2) est toujours d'amplitude plus grande que le premier, indiquant une prise en glace plus importante. Le troisième exotherme, qui est initié vers -20°C , s'étend jusqu'à -35°C , résulte d'une cristallisation progressive.

Chez les végétaux ligneux, 2 catégories de bourgeons ont pu être mis en évidence en fonction du nombre d'exothermes et des températures de cristallisation. Cette distinction est en relation avec 2 types de cristallisation (Dereuddre et Gazeau, 1986). Dans la cristallisation intraorgane, la glace apparaît dans les espaces intercellulaires des différentes ébauches foliaires des bourgeons ; elle est caractérisée généralement par un profil thermique ne présentant qu'un seul exotherme qui se développe entre -3°C et -10°C . Se rattachent à ce type, les bourgeons végétatifs de bouleau et de sorbier (Dereuddre, 1977) et les bourgeons floraux de *Prunus virginiana* (Ashworth, 1984).

Lorsque la cristallisation est de type extraorgane, la glace se forme dans les écailles et les tissus médullaires situés à la base des bourgeons. Le profil thermique comporte alors 2 pics qui apparaissent entre -4°C et -10°C pour le premier et entre -15°C et -20°C pour le second. Se comportent ainsi les bourgeons végétatifs de nombreux conifères : épicéa (Dereuddre, 1978) ; mélèze (Sakai, 1982) et de plusieurs feuillus : frêne et érable (Dereuddre, 1979) ainsi que les bourgeons floraux du rhododendron (Ishikawa et Sakai, 1981), de l'azalée (Kaku *et al.*, 1983) des *Prunus cerasus* et *persica* (Ashworth, 1984) et du Forsythia (Ashworth, 1990).

Ainsi, le comportement au froid des bourgeons hivernaux de vigne s'écarte sensiblement de ceux habituellement décrits. Son profil d'analyse thermique se révèle en effet différent, sur 3 points.

Le nombre d'exothermes enregistrés

Les 3 phases de cristallisation détectées sur le bourgeon de vigne au cours d'un refroidissement progressif peuvent s'expliquer par son organisation anatomique complexe et les qualités histo-cytologiques particulières des tissus constitutifs. Ainsi, dans le genre *Prunus*, Ashworth (1984) a montré que la présence d'un ou 2 exothermes au niveau du profil thermique était corrélé à l'architecture anatomique des bourgeons floraux, ainsi qu'à l'état de différenciation des tissus conducteurs, en particulier du xylème. Le bourgeon latent de vigne est en effet composé d'un ensemble d'unités gemmaires, à l'inverse du bourgeon unique des autres plantes ligneuses. Chez ces dernières, les bourgeons sont soit végétatifs, soit floraux ; chez la vigne, le bourgeon latent produit généralement des organes végétatifs et floraux. Ces différences anatomiques et physiologiques pourraient expliquer le caractère particulier de leur comportement au froid. Sur les bourgeons latents de cabernet sauvignon et de cabernet franc, Wolf et Cook (1991) ont aussi obtenu des profils de cristallisation comportant plusieurs exothermes successifs. Le comportement au froid des bourgeons de vigne apparaît comme le résultat de sa compartimentation en régions tissulaires indépendantes pouvant geler à des températures différentes.

Les températures de rupture de surfusion

Chez la vigne, ces températures se sont toujours révélées plus basses que celles rencontrées chez la majorité des végétaux ligneux dont les bourgeons manifestent une cristallisation extraorgane. Ainsi, chez le chardonnay (Wolf et Cook, 1991), le premier pic exothermique est initié pour des températures comprises entre -9°C et -12°C , chez le cabernet sauvignon et chez le cabernet franc entre -14°C et -18° alors que chez les végétaux ligneux il se manifeste entre -4°C et -7°C , quel que soit le type de bourgeon (Dereuddre, 1978 ; Ashworth, 1982, 1990). Par ailleurs, mis à part le cas du Forsythia (Ashworth, 1990), les températures de cristallisation inférieures à -20°C que nous avons détectées au niveau des bourgeons latents d'un cépage champenois n'ont pas été trouvées dans les bourgeons végétatifs des plantes ligneuses. Cela implique que certains tissus du bourgeon latent de vigne sont capables de développer au niveau des liquides intracellulaires un état de surfusion prolongé. Des températures de rupture

de surfusion similaires s'observent aussi chez le cabernet sauvignon et le cabernet franc (Wolf et Cook, 1991).

L'aspect des exothermes

Les 2 premiers exothermes apparaissent sous l'aspect de pics nettement définis et comparables dans leur forme à ceux obtenus chez les autres végétaux ligneux. Ils sont dus à un dégagement de chaleur important résultant de la formation de glace. Le troisième exotherme, profilé en un bombement étalé se retrouve aussi, plus ou moins marqué chez le cabernet franc et le cabernet sauvignon (Wolf et Cook, 1991). En revanche, un tel graphique exothermique ne paraît pas avoir été observé dans les bourgeons d'espèces ligneuses. Ce troisième exotherme est donc une caractéristique du bourgeon latent de vigne.

Localisation et propagation de la cristallisation

Chez la vigne, le profil à 3 exothermes obtenu montre que la congélation des bourgeons latents hivernaux n'est pas simultanée pour l'ensemble des tissus mais s'établit progressivement par paliers successifs, à des températures décroissantes. Cela est confirmé à la fois par nos analyses de bourgeons disséqués dont les composants sont traités séparément et par nos observations en microscopie photonique de bourgeons prélevés après chaque exotherme.

Ainsi, nous avons pu constater que la formation de la glace affecte tout d'abord, vers -11°C en moyenne, les tissus de la base du bourgeon, puis, vers -18°C , le tiers inférieur des tissus médullaires et corticaux du bourgeon primaire et du bourgeon secondaire (avec une destruction entre les deux bourgeons). La cristallisation progresse ensuite en fonction de l'abaissement de la température.

Comme le confirment les observations réalisées sur le terrain, les bourgeons secondaires sont moins sensibles au gel. Cela peut s'expliquer par leur faible degré d'organisation, associé à la nature essentiellement méristématique de leurs tissus. À l'opposé de ce qui a été observé sur les bourgeons végétatifs ou floraux d'autres plantes ligneuses (Anderson et Smith, 1989), la propagation de la formation de la glace au sein du bourgeon latent de vigne serait donc basi-

fuge, et non basipète comme le rapporte Branas (1974). Afin de vérifier si ce résultat apparemment contradictoire n'est pas une conséquence du dispositif expérimental (bourgeon isolé), une étude en analyse thermique est en cours, concernant les interactions sarment-bourgeon au cours d'un refroidissement contrôlé.

Le développement de plusieurs phases de cristallisation dans les bourgeons latents, et dans le sarment (Audran *et al*, 1992), au cours d'un refroidissement progressif, confirme l'existence d'une compartimentation en zones tissulaires gelant à des températures différentes. Le fait que ces exothermes ne sont que partiellement modifiés par les altérations induites par le gel ou par la mort des organes comme l'ont montré des expériences comportant plusieurs cycles de refroidissement et de réchauffement (résultats non publiés) suggère la présence de barrières relativement stables à la propagation de la cristallisation à l'intérieur des différents organes d'un plant de vigne.

Selon Ashworth (1982-1984), ce retard à la cristallisation, lié à une surfusion prolongée des liquides intracellulaires, est étroitement associé au degré de différenciation des vaisseaux conducteurs du xylème. Aussi, lorsque celui-ci est à l'état de procambium, c'est-à-dire non fonctionnel, il constituerait une barrière à l'apparition des cristaux de glace. Chez la vigne, où la vascularisation du bourgeon primaire est représentée par des faisceaux de procambium, une telle hypothèse peut aussi être envisagée. Elle n'explique pas, toutefois, la progression du phénomène qui pourrait se révéler être une conséquence de l'organisation histo-anatomique de la moelle de l'axe caulinaire embryonnaire, constitué par la succession de zones nodales et internodales. En effet, au niveau de ce tissu médullaire, nous constatons :

- que les régions internodales du bourgeon sont composées de petites cellules cytologiquement moins différenciées que les cellules constituant les nœuds ;
- que le degré de différenciation cytologique, marqué par le développement du vacuome, des régions nodales et internodales s'atténue à mesure que l'on se rapproche de l'apex gemmaire ;
- que les régions médullaires des ébauches de vrilles et des inflorescences portées par l'axe principal du bourgeon sont en continuité avec celles des nœuds et en possèdent les mêmes caractéristiques cytologiques.

Nous pouvons donc supposer que dans les bourgeons, les tissus internodaux de l'axe embryonnaire qui fragmentent la moelle, constituent des freins successifs à l'avancement de la cristallisation, et que la formation de glace dans les tissus nodaux affecte simultanément les tissus médullaires des organes associés à ces nœuds. Ainsi, initiée vers -18°C , la cristallisation dans le bourgeon primaire procéderait par étapes successives à des températures de plus en plus basses en fonction du degré de différenciation des tissus rencontrés. Notons qu'un certain nombre de cellules méristématiques ne semblent pas affectées par le gel.

Les dégâts provoqués par un refroidissement continu sur le bourgeon latent de vigne sont relativement discrets. En effet, nous n'avons jamais, sur les coupes examinées en microscopie photomicroscopique, observé de larges déchirures affectant la moelle et les écailles, comme cela a été rapporté chez certains bourgeons floraux (Ashworth *et al*, 1989; Ashworth, 1990). Cela pourrait s'expliquer par des différences entre les vitesses de refroidissement utilisées. Les lésions rencontrées sont toujours de taille réduite et situées dans le cortex de l'axe caulinaire du bourgeon primaire. La destruction des cellules de la base gemmaire fragilise la zone d'attache du bourgeon au sarment, ce qui explique que le bourgeon mort se détache facilement de son support. Les effets du froid se manifestent donc essentiellement par des altérations cellulaires, les tissus conservant dans leur ensemble leur intégrité.

En conclusion, l'existence de plusieurs exothermes en analyse thermique conduisant à des altérations cellulaires pour chacun d'eux semble étroitement liée à l'hétérogénéité structurale du bourgeon de vigne.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée dans le cadre d'un programme de recherche financé par la Commission nationale des calamités agricoles, que les auteurs remercient.

RÉFÉRENCES

- Anderson JA, Smith MW (1989) Ice propagation in peach shoots and flowers. *Hortscience* 24, 480-482
- Andrew PK, Sandidge CR, Toyama TK (1984) Deep super cooling of dormant and deacclimating *Vitis* buds. *Am J Enol Vitic* 35, 175-177
- Ashworth EN (1982) Properties of peach flower buds which facilitate super cooling. *Plant Physiol* 70, 1475-1479
- Ashworth EN (1984) Xylem development in *Prunus* flower buds and the relationship to deep super cooling. *Plant Physiol* 74, 862-865
- Ashworth EN (1990) The formation and distribution of ice within forsythia flower buds. *Plant Physiol* 92, 718-725
- Ashworth EN, Davis GA, Wisniewski ME (1989) The formation and distribution of ice within dormant and deacclimated peach flower buds. *Plant Cell Environ* 12, 521-528
- Audran JC, Leddet C, Dereuddre J, Ait Barka E, Brun O (1993) Réponse de la vigne (*Vitis vinifera* L.) aux températures inférieures à 0°C . I. Effet d'un refroidissement contrôlé sur des sarments aoûtés. *agronomie* 13, 491-498
- Baggiolini M (1952) Les stades repères dans le développement annuel de la vigne et leur utilisation pratique. *Rev Rom Agric* VIII, 1
- Bourne TF, Moore JN (1991) Cold hardiness in grape cultivar development. *Fruit Variet J* 45, 26-28
- Branas J (1974) *Viticulture*. Dehan, Montpellier
- Dereuddre J (1977) Adaptations physiologiques des végétaux au froid. *Bull Soc Ecophysiol* 2, 5-15
- Dereuddre J (1978) Effets de divers types de refroidissement sur la teneur en eau et sur la résistance au gel des bourgeons de rameaux d'épicéa en vie ralentie. *Physiol Vég* 16, 469-489
- Dereuddre J (1979) Étude comparative du comportement de bourgeons d'arbres en vie ralentie pendant un refroidissement graduel des rameaux. *Bull Soc Bot Fr* 126 ; *Lettres Bot*, 399-412
- Dereuddre J, Gazeau C (1986) La résistance naturelle au gel chez les végétaux. *Bull Soc Bot Fr* 133 ; *Actual Bot* 3, 7-25
- Eichhorn KW, Lorenz DH (1977) Phänologische Entwicklungsstadien des Rebe. *Nachrichtenbl Dtsch Pflanzenschutzdienstes (Braunschweig)* 29, 119-120
- Ishikawa M, Sakai A (1981) Freezing avoidance mechanisms by super cooling in some rhododendron flower buds with reference to water relations. *Plant Cell Physiol* 22, 953-967
- Kaku S, Iwaya-Inoue M, Jeou KB (1983) Effects of temperature on cold acclimation and deacclimation in flower buds of evergreen azaleas. *Plant Cell Physiol* 24, 557-564
- Pierquet P, Stushnoff C, Burke MJ (1977) Low temperature exotherms in stem and bud tissues of *Vitis vinifera* Michx. *J Am Soc Hortic Sci* 102, 54-55
- 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 Dr Sc Nat Bordeaux. *Ann Amélior Plantes* (hors série) 247 p

Quamme HA (1986) Use of thermal analysis to measure freezing resistance of grape buds. *Can J Plant Sci* 66, 945-952

Sakai A (1982) Freezing tolerance of shoot and flower primordia of coniferous buds by extraorgan freezing. *Plant Cell Physiol* 23, 1219-1227

Wolf TK, Cook MK (1991) Comparison of «Cabernet Sauvignon» and «Cabernet Franc» grapevine dormant bud cold hardiness. *Fruit Variet J* 45, 17-21

Wolf TK, Pool RM (1987) Factors affecting exotherm detection in the differential thermal analysis of grapevine dormant buds. *J Am Soc Hortic Sci* 112, 520-527