

Glucides et Azote chez la Vigne Quelques informations de bases

Les réserves carbonées chez la vigne

Comment sont produites les molécules carbonées chez la vigne ?

Abordons sommairement la question des molécules carbonées chez la vigne, sujet qui a déjà fait l'objet de nombreuses études et publications et qui n'est pas simple compte tenu de la variabilité des situations et interactions rencontrées au vignoble ! Néanmoins, il est possible de proposer une hiérarchisation des principaux paramètres impactant le gain de carbone (C) au vu des connaissances actuelles : climat > état hydrique et azoté de la vigne > > cépage > porte-greffe > rapport surface foliaire exposée/rendement par cep (SFE/P).

La surface foliaire exposée (SFE) influe sur le gain de C au travers de l'efficacité photosynthétique. Pour rappel, la première molécule carbonée (ou photoassimilat) formée par la photosynthèse au niveau des feuilles est le glucose.

L'éclairement saturant pour la photosynthèse nette d'une feuille de vigne exposée est généralement atteint pour une densité de flux de photons (PFD) > 1200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Ce seuil PFD est toutefois variable selon l'âge de la feuille et son acclimatation au rayonnement (Zufferey *et al.*, 2000). Rappelons aussi que la photosynthèse d'une feuille isolée est supérieure à la photosynthèse moyenne totale d'une canopée dans laquelle il y a des feuilles exposées et acclimatées à différents niveaux de rayonnement (Intrieri *et al.*, 1997). La performance photosynthétique d'une canopée (qui est difficile à estimer !) dépendra de nombreux paramètres qui interagissent: climat, cépages, stades phénologiques, systèmes de conduite (architecture de la végétation versus % de feuilles exposées et à l'ombre), SFE/P, statut hydrique et nutrition azotée de la vigne (et Magnésium disponible).

Pour savoir comment calculer/estimer simplement la surface foliaire exposée (SFE) d'un couvert végétal pour un système de conduite palissé de type Espalier, se référer à la formule publiée par Carbonneau (1995) ; il y a bien sûr d'autres méthodes de calcul de la SFE ou de la surface foliaire totale d'un couvert végétal que nous ne développerons pas ici.

La surface foliaire exposée (SFE) est généralement estimée à partir de la véraison où un arrêt ou ralentissement de la croissance végétative s'opère.

Le rapport feuille-fruit par cep peut se calculer dès la nouaison et surtout dès le début de la véraison (ramollissement des baies) donc dès le début du chargement en sucres des fruits. Selon la valeur de ce rapport, un rééquilibrage de la vigne peut être envisagé en enlevant des feuilles et/ou des parties de tiges (donc en réduisant SFE par exemple pour économiser de l'eau en limitant la surface foliaire transpirante) où à l'inverse en enlevant des grappes afin de limiter les puits. La dynamique du chargement en sucres des baies (mg/baie) est un indicateur physiologique vigne-raisin supplémentaire utile pour apprécier l'équilibre de la vigne (Deloire, 2013).

Qu'en est-il de la mise en réserve du carbone (sucres : sucres solubles, amidon) chez la vigne ?

Pour apporter quelques informations de base, citons en les complétant, les conclusions de l'étude de Zufferey *et al.* (2012) sur Chasselas.

- La vigne met en réserve des glucides principalement sous forme d'amidon (figures 1 et 2) dans ses parties ligneuses (sarments, racines, bois de structure).
- Les réserves glucidiques hivernales assurent deux rôles principaux chez la vigne : la garantie du redémarrage de la croissance végétative permis par le flux de sucres après catalyse des réserves (via la sève) et la protection des structures avec un effet anti-froid des sucres solubles *in situ* après dégradation de l'amidon (Noronha *et al.*, 2018).
- L'amidon des racines et du tronc est fortement mobilisé du débourrement à la floraison, ce qui se traduit par une diminution des réserves en glucides dans ces organes.
- L'amidon (forme de réserve des sucres non mobiles dans la plante) doit être transformé en saccharose (grâce à une enzyme appelé « amylase ») pour la mobilité des sucres entre les organes via le phloème (système conducteur de la sève élaborée). Le saccharose peut ensuite être clivé dans les cellules en glucose + fructose (grâce à une enzyme appelé « invertase »)
- Dès la floraison, l'amidon s'accumule principalement dans les racines et les parties pérennes (tronc, cordon...) et plus tard dans les sarments et ce, jusqu'à la chute des feuilles.
- Le rapport feuille-fruit (surface foliaire exposée SFE/kg de raisin) détermine fortement la teneur en amidon et en glucides totaux des parties pérennes (tronc, cordon, sarments) et des racines à la récolte.
- Post récolte, le maintien de l'activité photosynthétique des feuilles sur une courte période de 10 à 15 jours par exemple sous climat froid ou à l'aide de l'irrigation en zone sèche, favorise la restauration des réserves carbonées (Greven *et al.*, 2015).
- Le taux d'amidon et de glucides totaux augmente avec l'accroissement du rapport feuille-fruit pour culminer autour de 1,5 m² SFE/kg.
- Un rapport feuille-fruit de 1 à 1,2 m² SFE/kg de raisin est optimal pour la maturation du raisin comme pour la pérennité des souches, grâce au stockage des glucides dans les racines et les bois de la vigne et si les feuilles poursuivent une activité photosynthétique suffisante !
- Rossouw *et al* (2017) ont montré que les grappes ne sont plus des puits pour les sucres dès que le plateau du chargement en sucres des baies est atteint. Autrement dit, suivant les cépages et la date de récolte, les baies ne sont plus des puits prioritaires dès qu'elles ont atteint le plateau du chargement en sucres (mg/baie), soit entre 10 et 60 jours avant la vendange.

Quelques conseils appliqués :

- 1) Les jeunes plantes avec une moindre SFE sont moins productives en sucres issus de la photosynthèse, et sont donc plus sensibles à une mauvaise mise en réserve. Il est important de soutenir la croissance végétative de ces jeunes plantes en accompagnant la

nutrition (azotée et Mg) et si besoin en limitant le nombre de grappes par pied (en cas de stress). En situation de sécheresse (niveau de contrainte hydrique à déterminer), il est également recommandé d'ajuster le rendement à la surface foliaire qui sera naturellement réduite par manque d'eau.

2) Lors d'une saison avec des accidents ou aléas climatiques impactant le métabolisme C, le maintien des feuilles en activité (photosynthèse) jusqu'à post vendange et à minima 10 à 15 jours post vendange peut favoriser la mise en réserve carbonée tardive (photoassimilats) et minimiser les effets néfastes sur l'année suivante.

Sélection de quelques publications :

- Candolfi-Vasconcelos M. C. & Koblet W., 1990. Yield, fruit quality, bud fertility and starch reserve of the wood as a function of leaf removal in *Vitis vinifera*. Evidence of compensation and stress recovering. *Vitis* 29, 199 –221.
- Carbonneau A., 1995. La surface foliaire exposée potentielle. Guide pour sa mesure. *Progr. Agric. Vitic.* 112, 204–212.
- Deloire, A., 2013. Physiological indicators to predict harvest date and wine style. 15th Australian Wine Industry Technical Conference, Sydney, New South Wales. 47-50.
- Greven, Marc M., Sue M. Neal, D. Stuart Tustin, Helen Boldingh, Jeff Bennett, et Maria Carmo Vasconcelos. « Effect of postharvest defoliation on carbon and nitrogen resources of high-yielding sauvignon blanc grapevines ». *American Journal of Enology and Viticulture* 67, n° 3 (juillet 2016): 315-26. <https://doi.org/10.5344/ajev.2016.15081>.
- Intrieri, C, S Poni, B Rebucci, et E Magnanini. « Effects of canopy manipulations on whole-vine photosynthesis : Results from pot and field experiments ». *Vitis* 36, n° 4 (1997): 167-73.
- Noronha H., Silva A., Dai Z., Gallusci P., Rombolà A.D., Delrot S., Gerós H., 2018. A molecular perspective on starch metabolism in woody tissues, *Planta* 248:559–568 <https://doi.org/10.1007/s00425-018-2954-2>
- Rossouw G.C., Smith J.P., Barril C., Deloire A., 2017. Carbohydrate distribution during berry ripening of potted grapevine : impact of water availability and leaf o fruit ratio, *Scientia Horticulturae*, 216, 215-225.
- Zufferey V., Murisier F., Vivin P., Belcher S., Lorenzini F., Spring J.L. & Viret O., 2012. Réserves en glucides de la vigne (cv. Chasselas): influence du rapport feuille-fruit, *Revue suisse Viticulture, Arboriculture, Horticulture*, Vol. 44 (4): 216–224, 20.
- Zufferey, V, F Murisier, et H R Schultz. « A model analysis of the photosynthetic response of *Vitis vinifera* L. cvs Riesling and Chasselas leaves in the field: I. Interaction of age, light and temperature ». Vol. 39. *Vitis*, 2000.

Les réserves azotées et leurs liens avec les réserves carbonées chez la vigne

Pour la question des réserves azotées chez la vigne, résumons certains résultats des publications jointes en références notamment (Zapata *et al.*, 2004) et sous forme de points :

- Les métabolismes carboné (C) et azoté (N) sont étroitement corrélés (Verdenal *et al.*, 2001). Ainsi, une synergie est observée entre le stockage d'azote et de carbone et leurs réponses aux contraintes environnementales, bien que les niveaux d'azote soient beaucoup plus bas (ratio de 10 ou plus) que ceux de l'amidon (Zapata *et al.*, 2004).
- Le C stocké dans les organes pérennes (racines, tronc, sarments) est principalement constitué d'amidon, qui s'accumule dans le parenchyme des rayons du bois (figure 1). Les réserves d'azote sont principalement situées dans les racines et sont constituées d'acides aminés (principalement l'arginine) et de protéines.
- L'utilisation du marquage isotopique ^{15}N s'est avérée être un outil puissant pour étudier l'absorption, le stockage et la mobilisation de l'azote chez les espèces cultivées.
- Les dynamiques de mobilisation/déstockage du C et de l'N évoluent en fonction des périodes de croissance printanière.
- Lors de la première période (de l'écodormance au débourrement), des pertes importantes de C et de N se produisent principalement via la nécrose des racines. Une fraction du C et de l'N peut aussi être perdue par les pleurs de la vigne pré débourrement (ou mobilisée vers les organes en croissance).
- Lors de la deuxième période (de la première feuille étalée au début de la floraison), une forte mobilisation de l'amidon (et, dans une moindre mesure, de l'azote) a lieu pour soutenir la croissance végétative et reproductive. À ce stade, la plupart des réserves de C et de N utilisées pour la pousse printanière provient des racines, plutôt que du vieux bois (tronc, sarments). Ainsi, les teneurs en amidon et en azote total diminuent dès le début du développement (sève montante, débourrement). Toutefois, leurs concentrations diminuent peu avant le stade de 7 feuilles étalées.

NB : Bien que l'absorption d'azote commence tôt dans le cycle de développement, elle reste généralement faible jusqu'à la floraison, même en cas de forte disponibilité d'azote dans le sol. En effet, les racines fines, les plus efficaces dans l'absorption des minéraux, ne commencent à se différencier et à se développer que plusieurs semaines après le débourrement, le pic de croissance des racines se situant autour de l'anthèse (floraison). Ainsi, la remobilisation de l'azote lors de la croissance printanière pourrait être le principal processus responsable de l'allocation de l'azote aux organes/tissus en croissance de la vigne, du moins jusqu'à la floraison.

- L'azote, bien connu comme élément central de la nutrition des plantes, a été récemment démontré comme ayant également un rôle clé dans l'activation des mécanismes de défenses (Verly *et al.*, 2020). Ainsi, la forme d'azote mise à disposition par les fertilisants (organique vs minérale) au cours de la période végétative influe directement sur les capacités d'autodéfenses des vignes (Saint-Macary *et al.*, 2021).

- Lors de la troisième période (floraison et début du développement des baies) : le processus de mobilisation devient faible et est compensé par l'absorption racinaire d'azote (et l'assimilation de CO₂), fournissant des nutriments aux organes puits. L'amidon peut commencer à s'accumuler à nouveau dans les tissus pérennes dès la floraison (à titre indicatif, lors de la floraison, il y a environ 15 à 17 feuilles sur un rameau primaire).
- L'azote est absorbé par les racines sous forme de NO₃⁻ (nitrate) et NH₄⁺⁺ (ammonium) puis transporté vers les différents organes de la plante et/ou stocké dans les vacuoles des cellules (figure 3).
- Une carence en azote se traduit par un jaunissement des feuilles (limbe et nervures), par une croissance ralentie des tiges et des baies et *in fine* par une carence en azote des moûts (figure 3).

Quelques conseils appliqués :

1) L'analyse des sarments permet de diagnostiquer l'état des réserves C/N avant débourrement et gérer la fertilisation azotée et minérale de la vigne (apports au sol et/ou fertilisation foliaire) dès le début de cycle.

2) Les analyses foliaires et des pétioles permettent respectivement d'apprécier l'efficacité du métabolisme nutritionnel et la mobilisation des éléments (flux) au cours de la croissance de la vigne afin d'adapter la fertilisation de la vigne (en particulier le pilotage des apports foliaires).

3) Les apports foliaires peuvent faire l'objet d'un programme raisonné en fonction des besoins physiologiques de la vigne, d'objectifs de santé de la plante, de rendement (composantes du rendement et développement des baies), d'amélioration ou de corrections de la composition des fruits et de développement/construction du système racinaire. Ces apports foliaires se raisonnent tout au long du cycle de croissance de la vigne (de post débourrement à post vendange) en prenant comme stades repères les principaux stades phénologiques de la vigne, et ce jusqu'à la préparation de N+1 (réserves)

4) Le respect des sols (santé des sols) et la connaissance des porte-greffes, du développement, de la morphologie et de l'implantation du système racinaire de la vigne (dont les racines fines) sont des points importants pour comprendre le fonctionnement vigne-raisin et adapter les pratiques culturales.

5) L'apport de fertilisants azotés organiques au sol est un levier intéressant pour la gestion des mécanismes d'auto-défenses des plantes (Saint Macary et al., 2021).

Sélection de quelques publications :

- Araujo FJ, Williams LE., 1988. Dry matter and nitrogen partitioning and root growth of young field-grown Thompson seedless grapevines. *Vitis*, 27:21–32
- Choné X., Lavigne-Cruege V., Tominaga T., Van Leeuwen C., Castagnede C., Saucier C., Dubourdiou D., 2006. Effect of vine nitrogen status on grape aromatic potential : flavor

precursors (S-cysteine conjugates), glutathione and phenolic content in *Vitis vinifera* L. cv. Sauvignon blanc grape juice. J. Int. Sci. Vigne Vin , 40, pp 1-6.

- Conradie WJ, 1986. Utilisation of nitrogen by grape-vine as affected by time of application and soil type, S. Afr. J. Enol. Vitic., vol7 n°2, p76-83.
- Conradie WJ. 1980. Seasonal uptake of nutrients by Chenin blanc in sand culture. I. Nitrogen. South Afr J Enol Viticult., 1 :59–65
- Dufourcq T., Davaux F., Charrier F., Poupault P., Schneider R., 2011. La fertilisation foliaire en azote de la vigne et ses conséquences sur la composition des mouts et des vins, La Revue des Œnologues, N°141, Novembre 2011
- Etchebarne F., Ojeda H., Deloire A. 2009. Influence of vine water status and vintage effects on mineral supply to grape berries during ripening (*Vitis vinifera* L cv. Grenache Noir). *Vitis*, 48 (2), 63 – 68.
- Jreij R., Kelly M.T., Deloire A., Brenon E. & Blaise A., 2009. Effects of soil-applied and foliar-applied nitrogen on the nitrogen composition and distribution in water stressed *Vitis vinifera* L., cv sauvignon blanc grapes. Int. Sci. Vigne Vin, 43, n°4, 179-187
- Roubelakis-Angelakis KA, Kliewer WM. 1992. Nitrogen metabolism in grapevine. Hort Rev., 14:407–52.
- Saint-Macary M.E., Demarle O., Lascaux E. et Loiseau E., 2021. Tester le triptype nutrition/stimulation/AOD, Phytoma, N°747
- Verly C., Djoman A.C.R., Rigault M., Giraud F., Rajjou L., Saint-Macary M.E Dellagi A., 2020. Plant Defense Stimulator Mediated Defense Activation Is Affected by Nitrate Fertilization and Developmental Stage in Arabidopsis thaliana, Frontiers in Plant Science, doi: 10.3389/fpls.2020.00583
- Verdenal T., Dienes-Nagy A., Zufferey V., Spring J.L., Viret O., Marin-Carbonne J., & van Leeuwen C., 2021. Understanding and managing nitrogen nutrition in grapevine: a review, OenoOne, DOI:10.20870/oeno-one.2021.55.1.3866
- Zapata C., Deléens E., Chaillou S., Magne C., 2004. Partitioning and mobilization of starch and N reserves in grapevine (*Vitis vinifera* L.), Journal of Plant Physiology 161, 1031–1040.

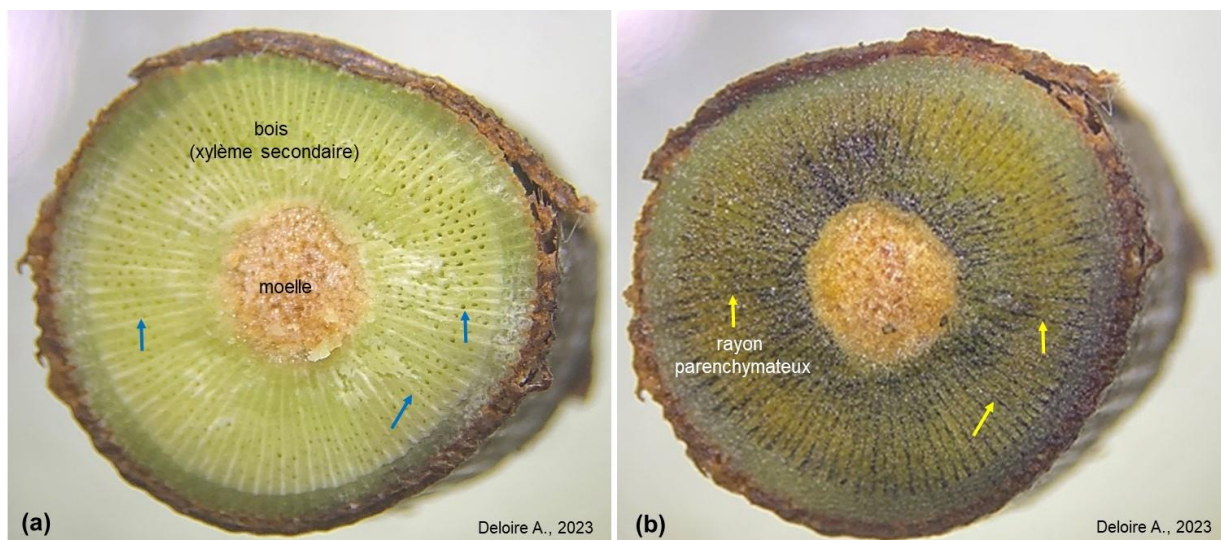
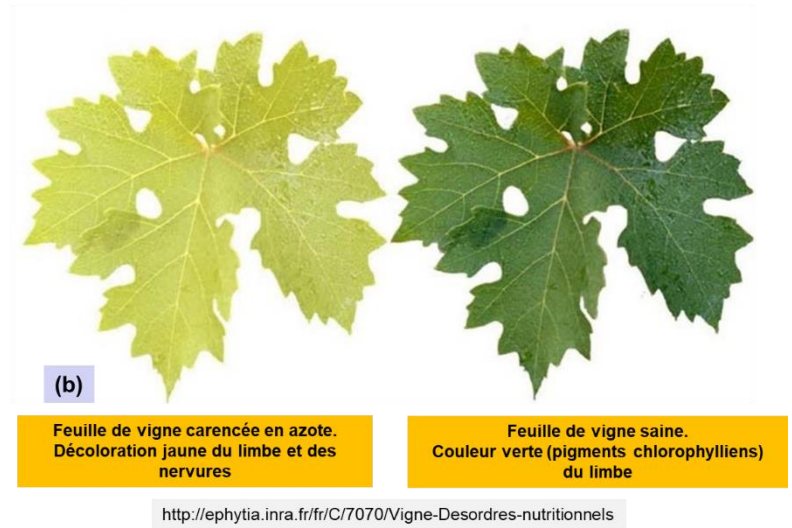
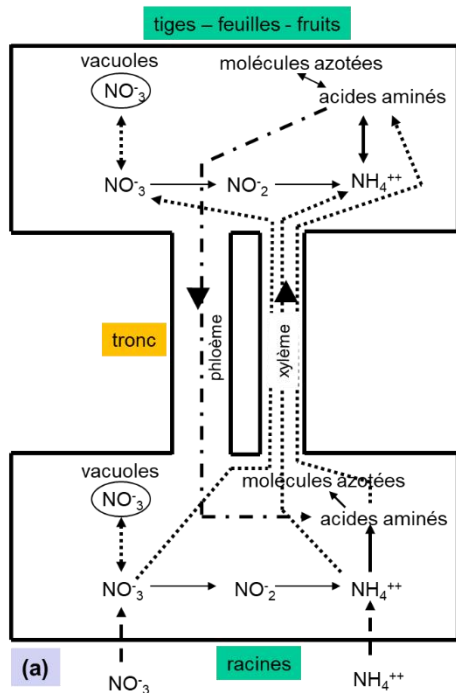


Figure 1 : (a) Exemple d'une coupe transversale d'un sarment de vigne d'un an (*Vitis vinifera* L., cv. Syrah ; les flèches bleues montrent des rayons parenchymateux) ; (b) La coloration au Lugol (bleu/violet) met en évidence la présence d'amidon dans les rayons parenchymateux (indiqués par des flèches jaunes) au niveau du xylème secondaire (bois).



Figure 2 : Mise en évidence visuelle par coloration spécifique de la présence d'amidon dans les rayons parenchymateux du bois (flèches jaunes) d'un jeune tronc de vigne (section transversale dans un jeune tronc d'environ 10 ans). L'amidon n'est pas la seule forme de stockage des sucres de réserve.



Carbonneau A., Deloire A., Torregrosa L., Jaillard B., Pellegrino A., Métay A., Ojeda H., Lebon E., Abbal P., 2015. Traité de la Vigne, Physiologie, Terroir, Culture. Editions Dunod (2^{ème} édition), pp573.

Figure 3 : (a) Schéma montrant les formes d'absorption de l'azote par les racines (NO_3^- et NH_4^{++}), puis sa distribution (NO_3^- , NH_4^{++} et acides aminés) dans les différents organes de la vigne et son stockage dans les vacuoles des cellules sous forme de NO_3^- ; (b) exemples de feuilles carencées en azote (gauche) et saines (droite).