

UNIVERSITÉ BLAISE PASCAL
N° D.U. 1573

UNIVERSITÉ D'Auvergne
ANNEE 2005

ÉCOLE DOCTORALE
DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTÉ
N° d'ordre 418

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELotas

Thèse

Présentée à l'Université Blaise Pascal
pour l'obtention du grade de

DOCTEUR D'UNIVERSITE

(Spécialité : Physiologie et Génétique Moléculaires)
Soutenue le 16 juin 2005

Gilberto Luíz PUTTI

Capacité de croissance de la partie aérienne du fraisier (*Fragaria X ananassa* Duch.) sous conditions naturelles et traitement au froid en automne, et sous longue conservation au froid : évaluation de la respiration et de la chaleur métabolique comme marqueurs de capacité de croissance.

Président du jury:

Monique BODSON, Professeur, FUSAG, Gembloux, Belgique

Rapporteurs:

M. Darcy CAMELATTO, Professeur/Chercheur, EMBRAPA /Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, Brésil

M. Jean-Claude MAUGET, Professeur, INH, Angers, France

Mme. Monique BODSON, Professeur, FUSAG, Gembloux, Belgique

Directeurs de thèse:

M. Gilles PÉTEL, Professeur, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, France

M. Flavio HERTER, Professeur/Chercheur, EMBRAPA/Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, Brésil

Examineurs:

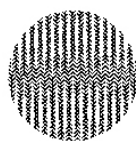
M. José Luiz PETRI, Professeur/Chercheur, EPAGRI/Universidade do Contestado, Caçador, Brésil

M. Rémy RAGEAU, Chargé de Recherches, INRA, Clermont-Ferrand, France

Co-encadrants:

M. Rémy RAGEAU, Chargé de Recherches, INRA, Clermont-Ferrand, France

M. Marc BONHOMME, Ingénieur de Recherches, INRA, Clermont-Ferrand, France



INRA

Centre de Recherches
de Clermont-Ferrand-Theix



Université Blaise Pascal

U.M.R. PIAF

Remerciements

Ce travail fait partie d'un projet de coopération interuniversitaire entre le Brésil (Universidade Federal de Pelotas) et la France (Université Blaise Pascal) au sein du programme de coopération (CAPES-COFECUB), soutenu par les Ministères de l'Education des deux pays, Il m'a donné le soutien financier pour mon séjour en France. Je les en remercie.

Merci à Hervé Sinoquet, Directeur de l'UMR PIAF, de m'avoir accueilli au sein de l'Unité.

Je remercie Rémy Rageau et Marc Bonhomme pour le grand soutien dans tout le travail de thèse, et dans la vie de tous les jours.

Je voudrais remercier les techniciens du PIAF pour leur aide en particulier Jean-Pierre Richard, Norbert Frizot, Stéphane Ploquin, Marc Vandame et Patrice Chaleil.

Merci à tout le personnel du PIAF pour l'aide apportée et la gentillesse. Un merci plus large à tous ceux qui, à l'INRA de Croüel et à l'Université Blaise Pascal, m'ont bien accueilli.

Je tiens à remercier le CIREF, pour son support financier et technique qui m'a permis de réaliser ce travail.

A ma famille (parents, frère, sœur, beau frère, belle sœur, petit nouveau...), merci pour le soutien de toujours.

Enfin, je ne peux pas oublier mon épouse Moseila, qui a laissé un peu de côté ses objectifs, pour me suivre dans cette belle aventure.

TABLE DES MATIERES

I – INTRODUCTION.....	8
II - SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE.....	11
II.1 - Situation botanique.....	12
II.2 - Description morphologique.....	12
II.3 - Cycle annuel ‘normal’ du fraisier	14
II.3.1 – Croissance des feuilles.....	14
II.3.2 – Croissance des stolons.....	14
II.3.3 – Morphogenèse florale.....	15
II.4 - L’endormance : un état des bourgeons particulièrement important au cours du cycle annuel.....	16
II.4.1 - Entrée en endormance.....	16
II.4.2 - Elimination de l’endormance.....	17
II.5 – Préparation des plants pour des productions désaisonnées : problèmes de l’artificialisation du cycle.....	18
II.5.1 – Plants pour la production précoce : levée artificielle d’endormance	18
II.5.2 – Plants pour la production tardive : conservation en chambre froide.....	18
II.5.3 – Insuffisance des connaissances sur le déterminisme de l’état des bourgeons.....	19
II.6 - Méthodes de quantification de l’endormance.....	19
II.6.1 - Méthodes de ‘forçage de croissance’.....	19
II.6.2 - Méthodes de substitution de l’approche d’endormance.....	21
II.6.2.1 – Contenu en divers glucides.....	21
II.6.2.2 – Métabolisme énergétique.....	22
II.6.2.3 – Respiration.....	23

II.6.2.4 – Approche de croissance par mesures combinées de respiration et chaleur métabolique.....	24
II.6.2.5 – Etat hydrique.....	25
III – OBJECTIFS.....	28
IV – MATERIEL ET METHODES.....	29
IV.1 – Sites.....	30
IV.2 - Matériel végétal.....	30
IV.3 – Traitements.....	30
IV.3.1 – Conditions naturelles (CN).....	30
IV.3.2 – Traitement froid (TF).....	31
IV.3.3 – Stockage au froid (SF).....	31
IV.3.4 – Acclimatation.....	31
IV.4 – Test et mesures.....	32
IV.4.1 - Test biologique de capacité de croissance des bourgeons (test ‘pétiole’).....	32
IV.4.2 –Mesures de flux de chaleur métabolique.....	32
IV.4.3 –Mesures de flux de respiration	33
IV.4.4 –Mesures de l’humidité pondérale (HP).....	33
IV.5 – Expression des résultats.....	33
IV.5.1 – Longueur de référence du pétiole.....	33
IV.5.2 –Flux de chaleur métabolique, flux de respiration et potentiel de croissance.....	34
IV.5.3 – Humidité pondérale (HP).....	34
IV.6 - Analyses statistiques.....	34

V – RESULTATS.....	38
V.1 – Suivi des capacités de croissance des bourgeons par la méthode de référence (test ‘pétiole’)	39
V.1.1 – Conditions naturelles (CN).....	39
V.1.2 – Traitement froid (TF).....	39
V.1.3 – Stockage au froid (SF).....	41
V.2 – Evolution du flux de chaleur métabolique (Q), du flux de respiration (RCO₂) et du potentiel de croissance (RsgΔHb)....	43
V.2.1 – Comparaison des mesures faites à 18 et 20°C.....	43
V.2.2 – Mesures faites sans acclimatation (‘0h’).....	47
V.2.2.1 – Conditions naturelles (CN).....	47
V.2.2.2 – Traitement froid (TF).....	51
V.2.2.3 – Stockage au froid (SF).....	51
V.2.3 – Mesures faites après acclimatation (‘48h’ et ‘72h’).....	55
V.2.3.1 – Conditions naturelles (CN).....	55
V.2.3.2 – Traitement froid (TF).....	55
V.2.3.3 – Stockage au froid (SF).....	56
V.2.4 – Comparaison des valeurs obtenues sur pétioles et bourgeons sous acclimatation longue (‘216h’).....	56
V.3 – Suivi de l’humidité pondérale (HP) et relations avec les flux de chaleur métabolique et de respiration	59
V.3.1 – Conditions naturelles (CN).....	59
V.3.2 – Traitement froid (TF).....	61
V.3.3 – Stockage au froid (SF).....	63

VI – DISCUSSION.....	66
VI.1 – Capacité de croissance des bourgeons	67
VI.1.1 - Sous CN et TF	67
VI.1.2 - Sous SF.....	69
VI.2 - Flux de chaleur métabolique (Q), respiration (RCO₂) et paramètre ‘potentiel de croissance’ (RsgΔHb) des bourgeons..	70
VI.2.1 - Comparaison des mesures faites à 18°C et 20°C.....	70
VI.2.2 - Problème de la variabilité des valeurs de Q et RCO₂.....	70
VI.2.3 - Paramètres mesurés sans acclimatation des plants (‘0h’).....	71
VI.2.3.1 - Les valeurs de paramètres mesurés sans acclimatation (‘0h’) ne correspondent pas à la capacité de croissance des bourgeons	71
VI.2.3.2 - Les valeurs des paramètres Q et RCO₂ mesurés sans acclimatation (‘0h’) sont fortement déterminées par le niveau de température des quelques jours précédant la mesure.....	72
VI.2.3.3 - Le différentiel entre valeurs ‘0h’ et ‘48h’/‘72h’ des paramètres est un bon indicateur de la capacité de croissance des bourgeons.....	73
VI.2.3.4 - Pour tous les traitements de fortes corrélations existent entre les valeurs de HP et celles de Q et RCO₂.....	75
VI.3 - Quelques réflexions sur la ‘physiologie’ des réponses de Q, RCO₂ et HP à la température observées dans notre travail...	77
VI.3.1 - Les réponses de la respiration ne cadrent pas avec l’acclimatation thermique telle que la décrivent les écophysiologistes.....	77
VI.3.2 - Les évolutions des paramètres en réponse aux changements de température ont une certaine inertie.....	78
VI.3.3 - Les évolutions des paramètres en réponse aux températures tièdes (acclimatation à 20°C) dépendent de l’état des bourgeons et/ou du plant entier.....	78
VI.3.4 - L’état hydrique des bourgeons et leur activité métabolique ont des liens étroits, mais qui peuvent varier un peu.....	79

VII - CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.....	80
VIII - REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	84
IX – ANNEXES.....	91
Liste des figures.....	92
Tableaux statistiques.....	97
Manuscrit d’article soumis à Plant Science.....	108
Manuscrit d’article soumis à Revista Brasileira de Fruticultura.....	124
Abstract de communication au III International Symposium on Plant Dormancy.....	130

I – INTRODUCTION

Peut être plus encore que dans d'autres secteurs de production végétale, en horticulture les contraintes économiques imposent une technicité croissante. C'est bien le cas pour la fraisculture et en particulier pour le secteur de la production de plants. Les producteurs ont pour objectifs incontournables de mettre à disposition des producteurs de fraise, des plants 'prêts à produire' :

- à pratiquement toute époque de l'année. On est donc bien au delà du travail d'adaptation 'variété – milieu' qui a suffi autrefois, dans une optique de maîtrise, en conditions artificialisées, de désaisonnements qui peuvent être importants ;

- ayant une 'qualité' la plus constante possible. La 'qualité' du plant peut être définie comme la potentialité de celui-ci à développer rapidement un maximum de fruits (de bonne qualité eux aussi). Les trois composantes principales en sont :

- l'aptitude à la reprise après installation dans les conditions de production ; dans la filière 'plants frigo', qui est importante en France, cette aptitude dépend beaucoup de la capacité à régénérer des racines.

- la vigueur de croissance de la partie aérienne.

- la quantité d'ébauches florales à se développer.

Pour assurer ces deux grands objectifs, l'artificialisation des productions de plants a commencé depuis longtemps. L'empirisme a permis de mettre au point des pratiques qui ont longtemps suffi. Mais, de plus en plus, cette artificialisation demande une maîtrise raisonnée car les erreurs dans les systèmes de production sophistiqués d'aujourd'hui coûtent très cher. Leur conduite doit donc reposer de plus en plus sur des connaissances précises de l'écophysiologie des plants.

Parmi les questions d'actualité dans les systèmes de production des plants :

- assurer la qualité des plants conservés en chambres frigorifiques sur de longues durées. Des connaissances concernant le déterminisme physiologique de la capacité de reprise et la vigueur des plants après reprise ont été accumulées en ce qui concerne le statut trophique (glucidique) des plants. Mais l'évolution au cours du stockage du paramètre 'capacité de croissance intrinsèque' du bourgeon du plant qui peut théoriquement contrôler la vigueur, n'est pas connue, ni bien sûr, l'influence de l'état initial des plants et/ou des conditions de stockage sur cette évolution.

- optimiser la préparation des plants, sortis d'endodormance, destinés à un forçage précoce. Nous présenterons les connaissances qui sont déjà disponibles sur l'évolution d'endodormance des bourgeons de fraisier et son déterminisme, et peuvent servir de base à cette optimisation mais pas uniquement à celle-ci ; en effet la dynamique d'endodormance est

supposée déterminer également l'évolution du statut glucidique des plants à l'automne (ratio partie aérienne / racines en particulier) donc l'état des plants destinés au stockage au froid. Toutefois elles n'ont pas encore permis d'établir les bases de modèles d'évolution d'endodormance un peu moins empiriques que celui qui est utilisé actuellement, qui ne donne pas suffisamment satisfaction. Ainsi, la prise de décision en ce qui concerne les dates d'arrachage pour transfert de plants sous traitement substitutif de froid ou dans les chambres froides de conservation, est-elle encore largement empirique.

D'autre part, des recherches ont été faites en vue de définir des marqueurs de capacité de croissance des bourgeons, inspirées de celles faites sur les bourgeons des arbres. Nous les présenterons succinctement nous verrons que certains paramètres biologiques ont été caractérisés comme des marqueurs valables. Mais dans une optique finalisée, en particulier au niveau de l'intérêt pour les professionnels, ces marqueurs impliquent des méthodes encore trop lourdes. D'autres marqueurs plus faciles à mesurer semblaient des candidats valables, mais seulement des études préliminaires ont été faites.

Il était donc intéressant de contribuer à ;

- confirmer les connaissances en ce qui concerne la capacité de croissance des bourgeons ;
- tester la pertinence des intensités de respiration et chaleur métabolique (et d'un paramètre combinant les deux) comme marqueurs de cette capacité.

L'étude s'est déroulée à l'Unité UMR-PIAF au sein de l'équipe 'Dormance et Ramification' (DORAM). Les modèles végétaux pour l'Unité sont essentiellement les arbres, mais le fraisier partage avec eux une caractéristique essentielle ; la pérennité. Il peut être un modèle intéressant pour l'étude des phénomènes associés à celle-ci, comme la capacité de croissance du bourgeon au cours du repos.

L'étude s'inscrit par ailleurs dans le prolongement d'études suscitées par une collaboration avec le 'Centre interrégional de recherche et d'expérimentations de la fraise' (CIREF), qui est déjà ancienne.

II - SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

II.1 - Situation botanique

Le fraisier actuellement cultivé (*Fragaria X ananassa* Duch.), résulte d'un croisement entre un fraisier nord américain (*Fragaria virginiana* Duch.) et un fraisier sud américain (*Fragaria chiloensis* (L) Duch.). Cinq exemplaires de cette dernière espèce furent rapportés du Chili par le Français Frézier en août 1714. Ce croisement qui fut décrit en premier par Antoine Duchesne, est vigoureux et produit de grosses fraises.

L'obtention de *Fragaria X ananassa* Duch. présente un intérêt économique plus important que *F. vesca*, *F. moschata* ou *F. virginiana*. La découverte de nouvelles espèces a permis d'effectuer d'autres croisements mais *Fragaria x ananassa* Duch. est actuellement l'espèce la plus cultivée.

Les fraisiers (genre *Fragaria*) sont des Angiospermes de la classe des Dicotylédones et de la famille des Rosacées. Les fleurs qui possèdent calicule, calice et corolle présentent un réceptacle charnu.

II.2 - Description morphologique

Le fraisier est une plante pérenne herbacée chez laquelle les différents organes sont très proches les uns des autres y compris entre partie aérienne et partie souterraine, contrairement aux arbres. Encore contrairement aux arbres, les bourgeons ne sont jamais écailleux et leur délimitation par rapport aux autres parties de la plante n'est pas vraiment facile (Figure 1). Un bourgeon terminal assure le développement de nouvelles feuilles en période de croissance. Ce bourgeon assure également la reproduction. A la base des pétioles des feuilles, des bourgeons axillaires inhibés assurent, le cas échéant, le développement de stolons ou de cœurs secondaires dont les méristèmes pourront eux-mêmes devenir reproducteurs.

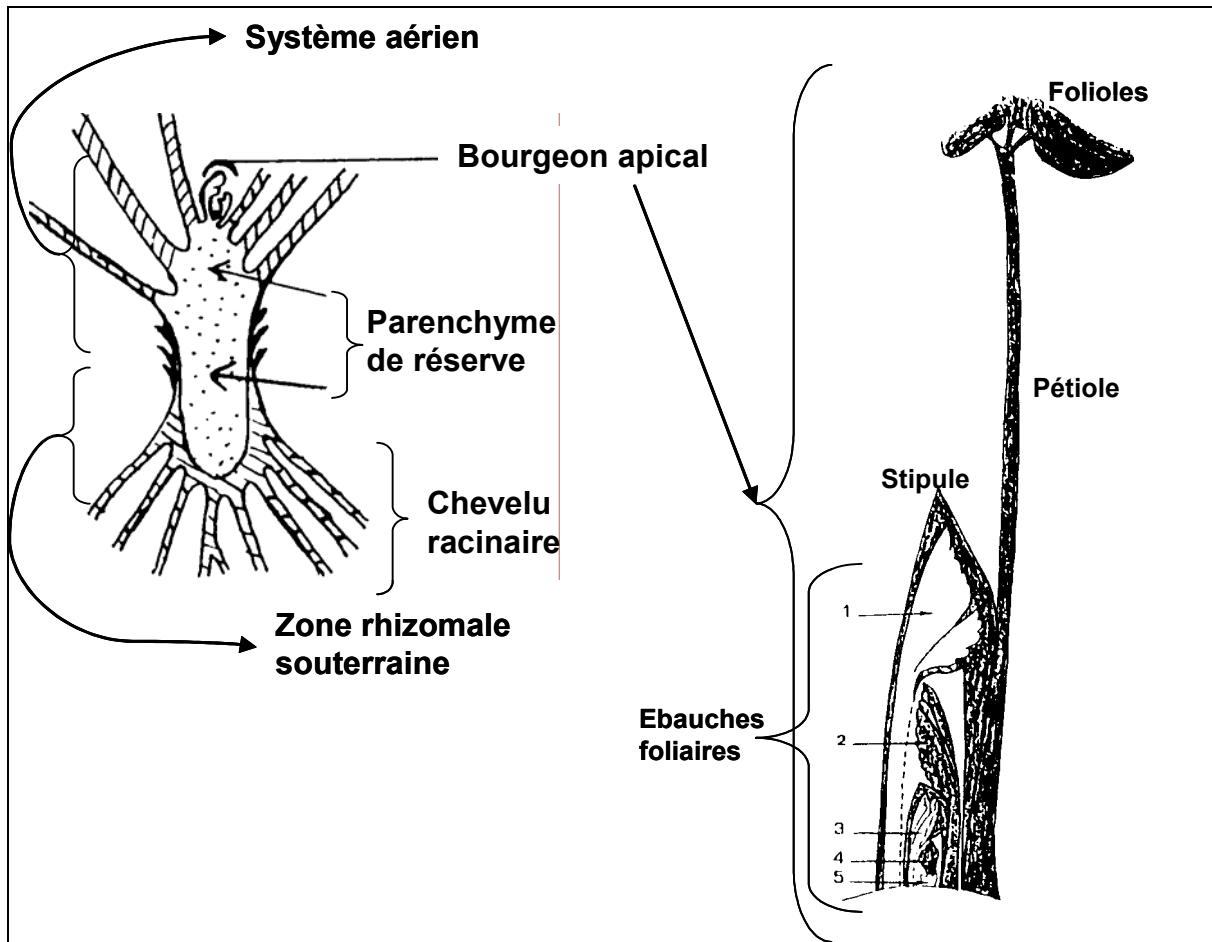


Figure 1 – Coupe schématique du cœur d'un fraisier (d'après (Dovilliers, 1991; Robert, 1996).

II.3 – Cycle annuel ‘normal’ du fraisier

II.3.1 – Croissance des feuilles

A partir de la fin de l’hiver, la croissance devient manifeste au niveau du bourgeon terminal. La croissance des feuilles devient importante (allongement des pétioles, augmentation de la surface des feuilles). De nouvelles feuilles sont émises (élaboration de primordia et d’ébauches foliaires). De même, si une inflorescence est présente, elle va croître ; la floraison se produira, puis la croissance et la maturation des fruits.

La vitesse de croissance végétative mais aussi les dimensions finales des feuilles sont toujours sous le contrôle instantané des facteurs de l’environnement ; en particulier la photopériode exerce une influence positive sur la multiplication et l’allongement cellulaires. Mais bien sûr, l’alimentation hydrique et minérale peut moduler la croissance, ainsi que les facteurs biotiques (maladies, parasites, ...), mais pas le rythme d’émission des feuilles (Guttridge, 1970). Les températures optimales pour la croissance se situeraient dans une plage de 18 à 28°C (Heide, 1977). En ce qui concerne les racines la plage optimale des températures serait la même, les effets devenant vite négatifs au dessus de 30°C.

A l’automne la diminution de la vitesse de croissance et des dimensions finales des feuilles paraît logique. Mais derrière le contrôle instantané des facteurs climatiques, un autre type de facteur apparaît, endogène. Il est reconnu depuis longtemps (Guttridge, 1968) ; il s’exprime par une incapacité intrinsèque de croissance, qui est nommée endodormance depuis un certain temps pour suivre la terminologie introduite par (Lang et al., 1987). Parallèlement l’allocation des glucides par la photosynthèse se modifie en faveur de la partie souterraine du plant.

Avant de retrouver le plant dans l’état qu’il avait à la fin de l’hiver et boucler le cycle annuel sous climat tempéré, il faudra que le bourgeon ait été libéré de cette endodormance d’une façon ou d’une autre. Ce facteur joue donc un grand rôle dans la biologie du fraisier comme dans celle des plantes pérennes en général. Nous détaillerons son action plus loin.

D’autres évènements morphogénétiques interviennent au cours de ce cycle.

II.3.2 – Croissance des stolons

La formation de stolons correspond à un type de ramification du plant de fraisier. Ce phénomène est d’une grande importance pratique, car il est la base de la multiplication

végétative des plants de production ; en effet, certains nœuds de stolons (qui sont des rameaux longs) peuvent s'enraciner, puis devenir à terme indépendants de la plante-mère. Nous ne dirons rien ici des connaissances sur le déterminisme environnemental d'émission des stolons.

II.3.3 – Morphogenèse florale

L'induction florale marque le début d'un destin morphologique différent pour les méristèmes qui la subissent. Les conditions environnementales de réalisation ont été assez abondamment étudiées et sont du domaine des connaissances largement diffusées (Anonyme, 2003).

Le photopériodisme joue un rôle prépondérant, mais la température peut aussi moduler ou contrôler complètement le phénomène. Les températures fraîches au début de l'automne le favorisent ; au contraire des températures froides prolongées le bloquent.

Le facteur variétal est très important. Le genre *Fragaria* compte de nombreuses espèces et variétés qu'on peut distinguer selon leur particularité dans l'induction florale (Anonyme, 2003) :

- les variétés non remontantes (de jours courts) : en conditions classiques de production, l'induction florale se fait au cours de l'automne lorsque la longueur du jour est inférieure à une longueur du jour critique (environ 13h). La plante fleurit et produit alors au printemps ;
- les variétés semi-remontantes : la longueur du jour critique se situe aux environs de 14h30. L'induction commence au mois d'août et le développement des premières hampes peut s'achever avant l'hiver ;
- les variétés remontantes : la longueur du jour critique est d'environ 16 heures. L'induction florale se produit toute l'année avec une floraison théorique continue.

L'induction florale débouche sur l'initiation florale, transformation rapidement visible du méristème végétatif en méristème floral, étape dont l'écophysiologie est moins connue (Durner et Poling, 1987).

La différenciation florale est la phase de mise en place des pièces florales dans le bourgeon. La différenciation florale est activée par les jours longs et serait due à l'effet promoteur de l'augmentation des gibbérellines dans ces conditions. Le froid n'aurait pas d'effet sur cette différenciation, si ce n'est qu'il retarderait la mise en place des pièces florales des bourgeons, notamment en fin d'hiver (Durner et Poling, 1987).

II.4 - L'endodormance : un état des bourgeons particulièrement important au cours du cycle annuel.

La suspension temporaire de croissance visible de toute structure contenant un territoire méristématique est désignée par le terme 'dormance' (Lang et al., 1987). Selon les facteurs qui contrôlent la croissance à l'instant considéré, on aura affaire à :

- l'endodormance : la source instantanée du contrôle de croissance est interne à la structure considérée ;
- la paradormance : la source instantanée du contrôle de croissance est externe à la structure considérée, mais se trouve dans une autre structure de l'organisme ;
- l'écodormance : la source instantanée du contrôle de croissance réside dans le manque d'une ou plusieurs conditions environnementales à un niveau autorisant la croissance (il s'agit de celles directement ressenties par la structure considérée).

Il n'est pas facile de dresser un tableau des connaissances sûres sur telle ou telle dormance chez le fraisier. Nous en verrons les raisons.

L'endodormance a une importance particulière parmi les dormances car elle constitue pendant toute une phase de la biologie de chaque bourgeon et, partant de là, souvent pendant toute une période du cycle annuel des plantes pérennes en général, un facteur à part entière du contrôle exercé sur la croissance du bourgeon à l'instant considéré.

II.4.1 - Entrée en endodormance

Un certain nombre d'auteurs ont montré que chez le fraisier l'entrée en endodormance est sous la dépendance particulièrement forte de la photopériode (Guttridge, 1968; Risser, 1987; Robert et al., 1999). Elle est induite par le passage de la durée de la photopériode au dessous de certaines valeurs, différentes chez les différentes variétés.

Toutefois, la température agit également, et c'est l'interaction de la photopériode et de la température qui est décisive (Kronenberg et Wassenaar, 1972; Heide, 1977). L'endodormance n'a pas chez le fraisier le caractère d'impossibilité absolue de croissance qu'elle a souvent chez les bourgeons des arbres : une certaine croissance reste possible (Arney, 1955).

II.4.2 - Elimination de l'endodormance

Chez les fraisiers comme chez les plantes ligneuses, il est établi depuis très longtemps que sous les conditions naturelles des régions tempérées, c'est l'action prolongée des températures fraîches qui est le facteur qui détermine l'élimination de l'endodormance. Cependant, les études expérimentales précisément quantifiées sur un éventail de températures suffisamment large de l'action de la levée d'endodormance de la température, sont peu nombreuses par rapport à ce qui a été fait chez les arbres. (Risser et Robert, 1993) ont trouvé que -1°C et $+5^{\circ}\text{C}$ avaient des effets similaires en matière de récupération de capacité de croissance des pétioles des feuilles. Ces auteurs ont conclu, peut être un peu vite, que l'effet des températures sur la levée d'endodormance sous nos climats pourrait être simulé par un niveau d'action uniforme pour toutes les températures inférieures à 8°C , idée reprise du modèle proposé par Weinberger (1950) pour les arbres fruitiers. Cette modélisation, qui n'apparaît pas avoir été sérieusement validée, constitue la base courante des quantifications de besoins de froid des variétés ou des doses reçues dans tel ou tel contexte.

Chez le fraisier comme chez les arbres, la constatation que les durées d'action des températures fraîches nécessaires pour lever l'endodormance dépendent du génotype a très tôt débouché sur la notion de besoin de froid (Kronenberg et Wassenaar, 1972; Risser, 1987). Malheureusement, il n'est souvent pas compris que le degré de validité des calculs de besoin en froid des plantes pérennes, et de quantités de froid apportées jusqu'à tel moment dans les conditions rencontrées par les plants, est limité par celui du modèle choisi et par celui de la méthode d'approche de l'endodormance. Ces limitations sont particulièrement vraies pour le fraisier. Certes, les classements des variétés selon leurs besoins en froid établis par les professionnels (Bigey, 2002) donnent certainement des classements relatifs valables de ces variétés, mais la modélisation sur laquelle ils reposent n'est pas validée pour autant, et les valeurs trouvées n'ont donc pas de validité absolue.

Que la photopériode puisse théoriquement conditionner la sortie d'endodormance est indiqué par quelques travaux chez les arbres, en particulier le hêtre, mais (Heide, 1993) a montré qu'une photopériode longue ne favorise nettement le débourrement des bourgeons que s'ils ont déjà subi une importante action du froid. Chez le fraisier ce serait aussi le cas pour les variétés les plus exigeantes en froid. Cependant pour les variétés peu exigeantes, la possibilité de sortir d'endodormance uniquement sous l'action de photopériode longues (ou de ruptures de nuits par des flashes de lumière sous photopériode courte (Bigey, 2002)) semble établie.

II.5 – Préparation des plants pour des productions désaisonnées : problèmes de l’artificialisation du cycle

II.5.1 – Plants pour la production précoce : levée artificielle d’endormance

La levée artificielle d’endormance en octobre/novembre répond à l’objectif professionnel de mise en production sous abri ou sous serre dès le début du mois de décembre pour une production de fruits attendue fin mars – début avril. La levée d’endormance se fait par l’application de froid artificiel : passage des plants en chambre froide (classiquement à 2°C) pour une durée dépendant de l’exigence en froid de la variété (environ 1 mois pour les variétés à exigence moyenne). Le problème posé par la maîtrise de ce traitement est celui de la date à laquelle il peut être commencé pour que les doses de froid apportées aient l’efficacité attendue ; il faut théoriquement pour cela que l’entrée en endormance soit terminée. Mais, faute de méthodes opérationnelles pour le suivi d’état des plants, les professionnels choisissent empiriquement les dates d’entrée en chambre froide, avec des résultats parfois mauvais. Demené (2004) indique qu’avec le même temps de traitement froid, mais pour des dates de début de traitement différents, la production de fruits a été très différente chez différents producteurs ; l’auteur fait l’hypothèse que chez certains des producteurs, une partie de la dose de froid apportée a servi pour achever l’entrée en endormance et ensuite a manqué pour lever complètement l’endormance.

II.5.2 – Plants pour la production tardive : conservation en chambre froide

La conservation en chambre froide qui répond aux objectifs professionnels de protection des plants des conditions adverses de l’hiver puis de disponibilité de ces plants pour les producteurs, allant jusqu’au milieu de l’été, pose des problèmes par rapport à la qualité agronomique souhaitée de ces plants. Parmi ceux-ci, l’évolution de cette qualité au cours de la conservation. Les connaissances sur cette évolution et l’influence des conditions de conservation sont assez limitées. L’évolution à long terme de l’état physiologique des plants qui détermine la capacité de croissance des racines, la capacité à développer le feuillage, les organes floraux, et finalement à assurer la croissance des fruits, est mal connue. Les études ont surtout porté sur les relations entre les divers aspects de la qualité

physiologique du plant et des paramètres comme ceux du statut glucidique du plant, et de plus essentiellement sur la partie souterraine.

Les résultats indiquent nettement que les paramètres concernant la partie souterraine sont importants. Toutefois, certains résultats laissent supposer que la capacité intrinsèque de croissance de la partie aérienne pourrait jouer un rôle. Aucune étude n'a été faite sur cet aspect de la biologie des plants en longue conservation.

II.5.3 – Insuffisance des connaissances sur le déterminisme de l'état des bourgeons

Au total, les connaissances sur les dynamiques des capacités de croissance des bourgeons des plants et sur le déterminisme en fonction des facteurs climatiques sont souvent encore assez imprécises, en tout cas gardent un caractère qualitatif. Les modélisations de ces dynamiques restent bien problématiques.

Une raison générale à cela : la caractérisation et la quantification de ces potentialités de croissance ne sont pas souvent faites avec les méthodes suffisamment cohérentes avec le concept de capacité de croissance. Nous allons voir que des méthodes permettent de se rapprocher du concept, mais qu'elles sont de mise en oeuvre lourde. Des méthodes de substitution sont recherchées depuis longtemps ; nous ferons le point sur celles-ci.

II.6 - Méthodes de quantification de l'endormance

II.6.1 - Méthodes de 'forçage de croissance'

Ce sont *a priori* les méthodes phénoménologiquement au plus près des concepts des différentes dormances, bien que, paradoxalement comme l'ont noté (Champagnat, 1983) et (Lang, 1989) par exemple, elles soient toutes basées sur l'observation d'une croissance (ou le résultat d'une croissance). Ce sont les caractéristiques des moyens utilisés pour l'obtenir, ou celles de la croissance obtenue qui donnent la nature et "mesurent" éventuellement l'intensité de telle ou telle dormance.

(Dennis, 2003) a récemment fait une brève revue de ces méthodes. Il souligne la complexité possible du contrôle de croissance des bourgeons observés à certains moments dans telle ou telle situation naturelle ou expérimentale (en particulier dans les tests de capacité de croissance eux-mêmes), donc la difficulté à analyser correctement les données obtenues.

Chez les arbres, le test ‘boutures de nœuds isolés’ a été utilisé dans un nombre important d’études. Il est basé sur l’obtention de délai de débourrement des bourgeons ‘isolés’ (portés en fait par une portion de tige) en conditions d’environnement standard. (Rageau, 1978) a analysé les bases à partir desquelles les données de délai de débourrement qu’il fournit pour chaque bourgeon peuvent indiquer par référence à une valeur seuil (dépendant du génotype) si le bourgeon est soumis à l’endodormance ou non, et si oui, avec quelle intensité. Il apparaît encore comme le test le plus pertinent par rapport au concept d’endodormance (Dennis, 2003).

Chez le fraisier, un test de croissance en conditions standard a été élaboré plus tardivement que chez les arbres. Il a été construit un peu différemment du test ‘boutures’ pour diverses raisons. Chez le fraisier la notion d’endodormance des bourgeons ne peut avoir le caractère absolu qu’elle a chez les arbres. En effet, à condition que la température ne soit pas très basse, une certaine croissance des feuilles est toujours possible. D’autre part, comme nous l’avons signalé, cette croissance dépend aussi de la photopériode appliquée. Ainsi, chez des plants conditionnés à deux moments différents à la même température, des différences de croissance des feuilles peuvent être observées sous photopériode courte et ne pas l’être sous photopériode longue (Robert, 1996). Les conditions d’un test de croissance doivent donc être choisies pour qu’elles ne masquent pas des différences d’état des bourgeons qui existent bien.

Par ailleurs chez le fraisier, l’isolement du bourgeon pour un test de croissance n’est pas envisageable en pratique. On doit se contenter en fait d’un test de croissance ‘plante entière’.

Les modalités d’un test de capacité de croissance du bourgeon de fraisier ont progressivement été mises au point à partir des observations faits par (Dovilliers, 1991), Risser (1992) cité dans (Robert, 1996), (Risser et Robert, 1994) et (Robert et al., 1999). Il s’agit de placer les plants en conditions standard de photopériode plutôt courte et de température tiède, et de mesurer soit à la fin de leur croissance (on fait alors cette mesure au bout de quelques mois), soit au bout d’un délai standard, la longueur des pétioles des premières feuilles émergées après le début du test (la longueur des pétioles des feuilles déjà émergées, plus anciennes, a été déjà beaucoup déterminée par les conditions subies par les plants juste avant le test). En fait, les tests de capacité de croissance concrètement mis en oeuvre ont souvent présenté des variantes concernant la valeur des températures données, le nombre des feuilles prises en compte, le délai pour la mesure de la longueur des pétioles.

Ces tests ont permis de préciser les connaissances sur les dynamiques de capacité de croissance des bourgeons de fraisiers de différentes variétés sous climat naturel (Dovilliers,

1991; Robert, 1996; Robert et al., 1997; Robert et al., 1999; Bodson, 2002). Chez la plupart de celles-ci, les bourgeons manifestent une claire diminution de capacité de croissance au mois de septembre, celle-ci atteint en quelques semaines une valeur minimum, et reste autour de cette valeur quelques semaines ; elle remonte ensuite assez vite, en général en décembre.

Les auteurs ont en général difficilement déduit de ces évolutions de la capacité de croissance des dates précises de début et de fin d'endodormance. La raison est qu'il est difficile de fixer pour les longueurs des pétioles atteints dans les conditions du test, une valeur repère marquant la frontière entre état endodormant et état non endodormant.

Ces tests sont lourds à mettre en œuvre ; en particulier ils ne donnent leurs indications qu'au bout de longues durées (quelques mois), ce qui ne permet pas de les utiliser comme outils de pilotage des opérations dans les itinéraires de production.

Les chercheurs, depuis longtemps ont essayé de caractériser qualitativement et si possible, quantitativement les différents dormances autrement que par les tests où on observe la croissance sur des échelles d'espace et de temps importantes ; c'est-à-dire qu'ils ont cherché à établir des méthodes pouvant estimer rapidement la croissance sur des échelles limitées d'espace et de temps, ou à trouver des marqueurs, paramètres valablement témoins de la capacité de croissance.

II.6.2 - Méthodes de substitution de l'approche de l'endodormance

La plupart des travaux à ce sujet ont été faits chez les arbres. Nous n'aborderons pas, ni même citerons, toutes les caractérisations physiologiques, biochimiques, biophysiques qui ont été associées aux états de dormance du bourgeon chez les plantes pérennes. Des revues bibliographiques sur ce sujet ont été régulièrement publiées (Wang et Faust, 1987; Faust et al., 1997; Arora et al., 2003), sont parmi les plus récentes. Nous ne tenterons pas de les résumer ; nous voulons juste faire une présentation très succincte des caractérisations qui ont été les plus souvent essayées. Nous n'en dirons un peu plus que sur celles qui nous paraissent marquantes et, en particulier, celles qui ont été faites chez le fraisier.

II.6.2.1 – Contenu en divers glucides

Chez les arbres les études à ce sujet se sont montrées décevantes bien que des auteurs aient mesuré les concentrations dans des territoires très précis (Bonhomme, 1998; Brunel, 2001; Maurel et al., 2004).

Chez le fraisier, les études ont concerné surtout les organes à fort pouvoir de stockage de glucides : les rhizomes et racines. Ainsi, (Raynal-Lacroix et al., 1999) ont trouvé que les racines principales accumulent de l'amidon jusqu'à 170 mg/gMS, et les rhizomes jusqu'à 70 mg/gMS. Beaucoup de données ont été obtenues au cours d'études cherchant à caractériser la tenue des plants durant le stockage au froid et la 'qualité' finale de ces plants. Il a été montré que les quantités totales de sucres augmentaient jusqu'à l'hiver chez les plants restés en pépinière (Lopes et al., 2002), et aussi qu'elles diminuaient assez régulièrement dès le passage en chambre froide (Verpont, 2003), avec, toutefois, souvent une accélération de la diminution au bout d'environ 6 mois (Lieten et al., 1995). Les proportions respectives d'amidon et de sucres solubles sont évidemment reliées aux conditions de température subies, à travers l'interconversion amidon – saccharose ; cela a été confirmé y compris dans les tissus du bourgeon par (Robert et al., 1999). (Menoud, 1992) avait trouvé la même chose chez le rosier, avec le renseignement supplémentaire que cette interconversion peut être assez rapide et que, par la suite, les concentrations en saccharose et en hexoses diminuaient.

II.6.2.2 – Métabolisme énergétique

Les travaux de (Gendraud, 1975; Gendraud, 1977) sur topinambour ont été à la base de la mise au point d'un test (le test 'nucléotides') qui relie en principe étroitement la capacité de croissance des tissus à leur capacité d'augmenter le pool de leurs nucléosides triphosphates adényliques (ATP) et non adényliques (NTP) quand on leur fournit de l'adénosine exogène. Ce test a donné dans pas mal d'études chez les arbres des résultats cohérents avec les autres approches (dont des tests de référence) de la dormance des bourgeons (Herter, 1992; Balandier et al., 1993; Bonhomme, 1998).

Ce test a aussi été appliqué chez le fraisier par Robert (1996); Robert et al. (1997) ; ces auteurs ont conclu qu'il était pour cette espèce un test valable de la capacité de croissance. Toutefois, les données disponibles du test 'pétiole' et 'nucléotides' ne donnent pas des parallélismes d'évolution toujours bien nets. En rapport avec le métabolisme énergétique, (Robert et Petel, 2000) ont suivi les activités adénine phosphoribosyltransferase et adénosine kinase, concluant que la première pouvait être un bon marqueur de la sortie d'endodormance et la seconde un marqueur du démarrage effectif de la croissance.

II.6.2.3 – Respiration

Un certain nombre d'études ont été faites pour caractériser les relations entre respiration et croissance chez les plantes pérennes pendant la phase de repos. Comme pour la période de végétation active, ces études sont basées sur l'idée que la respiration des tissus potentiellement en croissance est la somme d'une composante 'respiration de maintenance', proportionnelle à la masse de matière sèche et d'une composante 'respiration de croissance' proportionnelle au taux de croissance (Johnson, 1990; Laercher, 1995). Chez un tissu non en croissance, la respiration spécifique mesurée est donc une 'ligne de base' ; une augmentation de la valeur de la respiration de ce tissu mesurée dans les mêmes conditions (en particulier de température) révèle qu'il présente de la croissance.

L'ensemble des études montre de façon assez claire, qu'il est difficile de mettre en coïncidence la sortie de l'endodormance et une augmentation de respiration mesurée sans forçage préalable.

Dans certaines de ces études, c'est déduit seulement sur la base de la constatation que l'augmentation n'a lieu que peu de temps avant le débourrement dans les conditions naturelles ; ainsi, (Fielder et Owens, 1992) chez le sapin Douglas, (Tamura et al., 1992) chez le nashi, (McPherson et al., 1997a) chez le kiwi, (Myking, 1998) chez diverses espèces forestières.

Dans certaines études la non synchronisation est mieux prouvée, à partir du suivi parallèle par test de référence de la capacité de croissance des bourgeons. Ainsi chez le pêcher (Hatch et Walker, 1969) et (Leite, 2004), et (Bachelard et Wightman, 1973) chez *Populus balsamifera* ont trouvé que les bourgeons étaient sortis d'endodormance dès fin décembre pour le pêcher, ou janvier pour *P. balsamifera*, alors que leur respiration n'a pas augmenté avant, respectivement, début février et avril.

D'autres études comportant du forçage préalable aux mesures de respiration ont permis de retrouver un synchronisme.

Young et al. (1987), ont vu que chez des pommiers et des pêchers initialement en endodormance et soumis à des traitements froid, la respiration de rameaux et de racines entières n'augmentait qu'après un passage en forçage, et en proportion de la 'dose' de froid reçue, quand celle-ci avait dépassé la dose correspondant aux 'besoins en froid'.

Dans une autre étude sur kiwi, (McPherson et al., 1997b) ont montré que la respiration répondait en étant augmentée après quelques jours de forçage chez des bourgeons dont la respiration mesurée immédiatement après prélèvement avait encore la valeur de l'automne,

ceci une quinzaine de jours avant la date de prélèvement à laquelle cette respiration immédiate apparaît augmentée. Un préalable à l'augmentation de la respiration semble donc être une certaine "action" des températures tièdes. Cela correspondrait-il à un début de croissance effective ou à autre chose ? On ne peut malheureusement pas décider, car les valeurs de respiration ne sont pas rapportées à la masse des bourgeons, et les données de masse ne sont pas disponibles.

Gardea et al. (1994a) par une méthode de mesure microcalorimétrique, ont montré chez des bourgeons de vigne, que la respiration par unité de masse sèche augmentait beaucoup au cours de la croissance précédant le débourrement.

Chez le pommier, Gardea et al. (2000) montrent que la respiration des bourgeons (mesurée à 25°C) révèle l'évolution de leur état sur des pommiers ayant reçu des "doses" de froid croissantes, à condition qu'ils subissent préalablement un certain forçage. Mesurée après un forçage de 30 jours, la respiration augmente régulièrement avec la dose de froid reçue même pour de faibles doses ; dans cette étude encore, le manque de données même indirectes sur la croissance effective des bourgeons, ne permet pas de décider si le niveau de respiration est étroitement lié au stade de croissance atteint au moment de la mesure (et seulement lui) ou non. Les données disponibles dans l'étude de (Llamas et al., 2001), également sur pommier, semblent indiquer que la première hypothèse est plus vraisemblable.

Au total les augmentations de respiration mêmes spécifiques semblent n'être perceptibles que pour des taux de croissance déjà assez importants.

II.6.2.4 – Approche de croissance par mesures combinées de respiration et chaleur métabolique

Un groupe de chercheurs autour de Hansen de l'Université de Provo (Utah) a exploré les raisons de manque de constance des relations entre la respiration, l'activité métabolique et la croissance. Il a publié un assez grand nombre d'articles qu'on ne peut tous citer. La théorie qu'il développe est bien exposée en particulier par (Criddle et al., 1997; Hansen et al., 1998).

Les chercheurs ont établi les équations basées sur la balance énergétique (expression enthalpique) entre métabolisme anabolique et métabolisme catabolique, qui relie la croissance au flux respiratoire et à l'efficacité de la respiration pour la croissance. En faisant l'hypothèse que le substrat à partir duquel se fabrique la biomasse structurale est presque uniquement glucidique, l'équation :

$$R_{sg\Delta Hb} = 455.R_{CO_2} - Q$$

relie pour un tissu donné, son taux spécifique de croissance ($R_{sg\Delta Hb}$) au flux respiratoire (R_{CO_2}) et à la chaleur métabolique (Q) qu'il produit.

Cette approche a été validée par la vérification de la justesse de l'équation dans un certain nombre d'études sur les plantes annuelles (Criddle et al., 1997) et des tissus foliaires d'arbres (Anekonda, 2001; Hansen et al., 2002) ; pour ces derniers, il faut quand même noter que les approches de la croissance elle-même, ont été le plus souvent assez indirectes.

Quelques chercheurs ont appliqué cette approche aux bourgeons d'espèces fruitières : (Gardea et al., 1994) chez la vigne, (Gardea et al., 2000) et (Llamas et al., 2001) chez le pommier. Là encore le suivi de la croissance elle-même a été indirect (au mieux notations des stades phénologiques depuis 'bourgeons d'hiver' jusqu'à 'bourgeons débourrés'). Nous avons déjà expliqué ce que les mesures de la respiration révélaient par elles-mêmes dans ces études. L'équation ci-dessus apparaît validée dans les études sur le pommier, mais pas dans celle sur la vigne. On peut noter par ailleurs que ces études montrent que les dynamiques de respiration et de chaleur métabolique sont très parallèles.

Chez le fraisier, quelques premières données ont été obtenues par (Henry, 1999). En conditions naturelles, la respiration et la chaleur métabolique des bourgeons de plants de la variété 'Gariguette' diminuent jusqu'en décembre, puis augmentent ; cette dynamique apparaît décalée par rapport à celle de la longueur de référence donnée par le test 'pétiole' (cette longueur est à son minimum début novembre et augmente à partir de cette date). Le paramètre $R_{sg\Delta Hb}$ a à peu près la même dynamique que la respiration et la chaleur métabolique. Henry note que l'écart-type des valeurs est très élevés. Au cours du stockage en chambre froide à $-1^{\circ}C$ de plants à 'racines nues' de cette même variété, les valeurs de chaleur métabolique et de respiration ont été mesurées après 48 heures et 72 heures de forçage : une diminution notable de ces valeurs a été vue entre 5 et 8 mois de stockage, mais pour le paramètre $R_{sg\Delta Hb}$ (qui reste très proche de 0), les valeurs mesurées ne sont pas significativement plus élevés après 72 heures qu'après 48 heures de forçage.

II.6.2.5 – Etat hydrique

L'eau et ses produits d'ionisation, les ions H^+ et OH^- , influencent profondément les propriétés de nombreux composants importants des cellules comme les enzymes, les protéines, les acides nucléiques et les lipides. L'activité catalytique des enzymes, par exemple, dépend de la concentration des ions H^+ et OH^- (Lehninger, 1985). Il n'est donc pas difficile de

comprendre que l'état hydrique peut jouer un rôle important dans la physiologie de la dormance.

Un certain nombre d'études ont caractérisé l'évolution de la teneur en eau des bourgeons au cours du repos jusqu'au débourrement, chez pas mal d'espèces dans les conditions naturelles : érable, bouleau, aulne, hêtre, frêne ((Essiamah et Eschrich, 1986), *Pyrus calleryana* ((Cole et al., 1982), noyer ((Ameglio, 1994), pêcher ((Monet, 1983). Ces auteurs ont mis en évidence, qu'à un moment plus ou moins proche du débourrement, la teneur en eau augmente. Beaucoup des auteurs en concluent que cette augmentation peut être prise pour marqueur de la fin d'endodormance, mais il n'y avait dans ces études, pas de données obtenues par des méthodes valables pour la caractérisation de l'endodormance.

D'autres études ont inclus ces méthodes : (McPherson et al., 1997a) sur kiwi, (Bonhomme, 1998) et (Leite, 2004) sur pêcher, (Brunel, 2001) sur pommier ; elles confirment la précédente conclusion.

Ces résultats suggèrent un parallélisme entre les dynamiques de respiration et celles de teneur en eau chez les bourgeons. Dans certaines études, ces dynamiques ont été obtenues simultanément, les valeurs étant mesurées sur les mêmes tissus ; (Myking, 1998) sur quelques espèces forestières, (Leite, 2004) sur le pêcher, ont aussi vérifié directement le degré de liaison important de ces paramètres dans toutes les conditions observées.

(De-Fay et al., 2000) ont fait une intéressante étude sur les mouvements d'eau dans le bourgeon apical de *Picea abies* (emploi de colorant, observations au microscope et en RMN du proton), qui montre que la même séquence de phénomènes se produit toujours, commençant quelques semaines avant le débourrement.

Chez le frêne, à l'échelle cellulaire, (Cottignies, 1983; Cottignies, 1987) a corrélé la reprise des divisions des cellules, bloquées pendant le repos en phase G1 du cycle, avec le passage de la teneur en eau au dessus de la valeur 60-65%, précédé lui même de l'augmentation des potentiels hydrique et osmotique (ce qui souligne le lien possible avec les approches des contenus en sucres). Ces phénomènes se passent très peu de temps avant le débourrement. La question se pose donc : la division cellulaire est-elle une composante essentielle du débourrement ? Les données de Cottignies ne permettent pas d'argumenter.

Les aspects de liaison de l'eau au sein des cellules ou des tissus des bourgeons ont aussi été explorés grâce à la RMN du proton, et, dans une première période, le degré de liaison a été associé à l'état endodormant des bourgeons : chez le pommier, (Faust et al., 1991), (Liu et al., 1993) ; chez le myrtillier, (Rowland et al., 1992) ; chez la vigne, (Gardea et

al., 1993; Gardea et al., 1994b). Mais des études ultérieures ont montré que le lien n'était pas si clair. Aujourd'hui, on pense que l'état de liaison de l'eau est plutôt à relier à la résistance au gel qu'aux états de dormance proprement dit (Bonhomme et al., 1996 ; Erez et al., 1998).

III - OBJECTIFS

Suite à l'aperçu bibliographique les points suivants apparaissent comme dignes d'intérêt et ont constitué les objectifs de notre travail :

1 - Caractérisation par une méthode de référence du bourgeon de fraisier du point de vue de l'évolution de la capacité de croissance :

- dans les conditions d'automne et début d'hiver lors du passage par l'endormance (entrée et sortie) et sous application contrôlée de froid pendant l'endormance ;
- en conservation longue durée des plants au froid (démarrant après la sortie d'endormance).

2 – Evaluation des paramètres respiration, chaleur métabolique, potentiel 'énergétique' de croissance et humidité pondérale comme marqueurs de la capacité de croissance des bourgeons au cours de ces évolutions.

IV - MATERIEL ET METHODES

IV.1 - Sites

La pépinière d'origine de tous les plants utilisés était localisée sur le site du CIREF/CTIFL à Lanxade (44,51°N, 0°28'W, 37 mètres d'altitude). C'est là aussi que se sont déroulés les traitements CN (voir ci-dessous). Les autres traitements ainsi que les mesures ont été réalisées à l'INRA de Clermont Ferrand (45°47'N, 3°05'E, 350 mètres d'altitude), au cours des années 2002, 2003, 2004 et 2005.

IV.2 - Matériel végétal

Les plants de fraisier (*Fragaria X ananassa* Duch.) utilisés ont été des plants à racines nues des variétés 'Gariguettes' et 'Elsanta' et des « trayplants » des variétés 'Gariguettes' et 'Darselect' (Figure 3).

Les trayplants, ainsi désignés couramment par les professionnels, sont des plants préparés avec racines sur motte de substrat. Ils ont été préparés à Lanxade. Les plants-fils portés par les stolons de plants-mères de la pépinière de Lanxade, ont été séparés de ceux-ci au début de l'été, mis en plaques d'élevage (DMS noire, volume 0,25l/plant), avec substrat et arrosage (fertirrigation) classiques.

Les plants à racines nues, dénommés « plants frigo », sont des plants-fils enracinés, portés par les stolons de plants-mères de la pépinière de Lanxade. Ils ont été séparés des plants-mères et arrachés seulement pour le stockage au froid de longue durée (en janvier).

IV.3 – Traitements

IV.3.1 – Conditions naturelles (CN)

Des tray plants des variétés 'Gariguettes' et 'Darselect' ont été utilisés en 2002/2003, 2003/2004 et 2004/2005. Ces plants ont été élevés en fait sous tunnels plastiques à la pépinière à Lanxade. Les températures maximales et minimales de la station météorologique du site sont données à la figure 2.

Toutes les semaines, entre septembre et janvier, des colis de plants ont été envoyés à Clermont Ferrand (avec un délai d'acheminement de 24 heures) pour les mesures et analyses (chaque semaine, une variété différente 'Gariguette' ou 'Darselect', en alternance).

IV.3.2 – Traitement froid (TF)

Des tray plants 'Gariguette' élevés sous CN à Lanxade ont été transférés à Clermont Ferrand, où ils ont été placés en chambre réfrigérée (+2°C sans lumière) les 29/10, 13/11 et 12/11 pour les années 2002, 2003 et 2004 respectivement. Les plants ont été laissés dans cette chambre froide pendant environ 1 mois. Les plants ont déjà subi un début d'action du froid à la pépinière induisant l'entrée en endodormance et un début de levée d'endodormance. Ce traitement froid supplémentaire est censé correspondre à peu près au complément de quantité de froid requise par la variété pour lever son endodormance.

Les prélèvements ont été faits en général toutes les semaines en 2002 et 2003/2004 et environ toutes les 3 semaines en 2004/2005.

IV.3.3 – Stockage au froid (SF)

Des plants frigo, récoltés et conditionnés à Lanxade ont été transférés à Clermont Ferrand, où ils ont été mis en chambre frigorifique à -2°C sans lumière pour un stockage de longue durée. Ils ont été mis en chambre frigorifique le 12/12/01 pour la variété 'Gariguette' et le 07/01/02 pour la variété 'Elsanta' pour l'étude de 2002. En 2003 les plants ont été mis au frigo le 06/01/03 pour les deux variétés. L'ensemble des plants frigo de 'Gariguette' et 'Elsanta' ont été placés dans un seul sac plastique (permettant malgré tout l'aération) pour éviter une déshydratation excessive.

Par ailleurs, des trayplants de la variété 'Darselect', transférés de Lanxade à Clermont Ferrand, ont également été conditionnés les 07/01/03 et 06/01/04 pour les études de 2003 et 2004 respectivement. Ils ont été placés par lots de 30 dans des sacs plastiques.

Pour chaque variété et chaque année, ce traitement a duré de janvier à août.

IV.3.4 – Acclimatation

Il s'agit d'un conditionnement réalisé pour une partie des plants prélevés avant que soient faites les mesures de flux de chaleur métabolique, de respiration, et de masses fraîche et

sèche. Les plants sont placés en chambre climatisée à 20°C (16h de lumière, intensité 190 moles.m⁻².s⁻¹), avec arrosage à l'eau pure.

Pour tous les différents cas de 'traitement x année x variété', un conditionnement de 2 jours est fait ; en 2002/2003, s'y ajoute un conditionnement de 3 jours. Un conditionnement de 9 jours a été fait en 2002 pour le traitement SF. Nous avons appelé ces conditionnements acclimations '48h', '72h' et '216h'. Par extension nous avons désigné le cas où les mesures étaient faites sans acclimation par acclimation '0h'.

IV.4 – Test et mesures

IV.4.1 - Test biologique de capacité de croissance des bourgeons (test 'pétiole')

Le test biologique a été fait en chambre climatisée à 25°C le jour et 15°C la nuit, sous un éclairage de 190 μmoles.m⁻².s⁻¹ et 12 heures de photopériode. Les plants ont été repiqués en pots d'un volume de 1,5 l.

En 2002/2003 et 2003/2004, les nouvelles feuilles (et pétioles) ont été marquées chaque quinzaine, et on a mesuré 4 mois après le début du test la taille des pétioles qui avaient émergé au cours du premier mois de test, selon la méthode décrite dans le travail de thèse de Robert (1996).

En 2004/2005 les plants ont été placés dans les mêmes conditions que les années précédentes, mais les pétioles émis ont été marqués après 21 jours en chambre de croissance, et la mesure des pétioles a été faite 21 jours après le marquage, méthode plus rapide et qui est celle utilisée par le CIREF.

IV.4.2 – Mesures de flux de chaleur métabolique

Nous disposons de 2 microcalorimètres différentiels SETARAM DSC VII, avec chacun une cellule de référence et une cellule de mesure d'un volume d'environ 1 cm³ (Figure 4).

Les mesures ont été faites sur les bourgeons à 2 températures 18 et 20°C. Les apex des plants (méristème et primordiaux foliaires : entre 15 et 60 mg matière fraîche) ont été disséqués, immédiatement pesés (donnant la masse de matière fraîche MF), et introduits dans la cellule de mesure avec 10 μl d'eau (pour la saturation de la cellule et éviter la déshydratation). Après stabilisation du signal, on mesure la chaleur dégagée par le tissu (q1) (il faut environ 20 minutes).

En 2002, des mesures ont été faites aussi sur les pétioles, pour le traitement SF. Le prélèvement a porté sur les pétioles ayant émergé au cours de l'acclimatation '216h', donc âgés au maximum de 9 jours et d'un poids de matière fraîche compris entre 15 et 60 mg.

IV.4.3 – Mesures de flux de respiration

Après la mesure de q_1 , on ouvre la cellule de mesure et on insère une petite capsule contenant 20 μ l de solution de NaOH 1N qui piège le CO_2 libéré par la respiration du tissu. Cette réaction est exothermique ce qui entraîne une nouvelle stabilisation du signal mesuré à un niveau plus élevé (q_{RCO_2}). Après stabilisation et mesure, on retire la capsule de NaOH et on vérifie que le signal se stabilise à nouveau au niveau précédent (celui de la mesure du flux de chaleur métabolique) ou à un niveau proche (q_2). Pour la chaleur métabolique la valeur retenue q est alors la moyenne entre q_1 et q_2

L'ensemble de la procédure dure environ une heure, ce qui limite de fait le nombre de répétitions possibles.

IV.4.4 – Mesures de l'humidité pondérale (HP)

Les mesures de l'humidité pondérale ont été faites sur les tissus de chaque prélèvement individuel sur lesquels on a fait les mesures de flux de chaleur métabolique et de respiration. La masse de matière fraîche était mesurée avant ces mesures (cf IV.4.2). Ensuite les tissus étaient séchés individuellement à l'étuve 80°C pendant 24 heures. La masse de matière sèche était alors mesurée (MS)

IV.5 – Expression des résultats

IV.5.1 – Longueur de référence du pétiole

La longueur moyenne de référence des pétioles correspond à la moyenne des longueurs de pétioles (émergés dans le premier mois en 2002/2003 et 2003/2004, ou émergés dans les 21 jours en 2004/2005 après mise en chambre climatisée). On la calcule d'abord par plante puis par date ; la moyenne et l'erreur-type pour chaque date ont été calculées sur 5 répétitions (5 plants).

IV.5.2 – Flux de chaleur métabolique, flux de respiration et potentiel de croissance

Toutes les mesures sont rapportées à la matière sèche contenues dans le tissu (apex ou pétiole) selon la méthode décrite par Hansen et al. (1989).

Ainsi, le flux de chaleur métabolique (Q) correspond à q/MS et est exprimé en $\mu W/mgMS$

Le flux de respiration (RCO_2) est obtenu en rapportant $qRCO_2$ à la matière sèche d'une part et en divisant cette valeur par 108.5 qui correspond à la chaleur dégagée quand une mole de CO_2 est piégée par la solution de NaOH. Ce flux est exprimé en $nmol/gMS/s$.

Le potentiel de croissance $Rsg\Delta Hb$ est un paramètre calculé à partir des 2 paramètres précédents par $Rsg\Delta Hb = 455.RCO_2 - Q$. Il est exprimé en $\mu W/mgMS$ et correspond à l'énergie produite par la respiration et destinée à la croissance (sous hypothèse d'utilisation de glucide comme substrat énergétique). 455 est la valeur (en $kJ.mole^{-1}$) de la constante de Thornton. Les valeurs de ces paramètres sont calculées d'abord par tissu mesuré. Puis on calcule la moyenne et l'erreur-type pour la date de mesure.

Le nombre de répétitions est spécifié dans le tableau 1.

IV.5.3 – Humidité pondérale (HP)

L'humidité pondérale a été d'abord calculée individuellement pour les bourgeons.

$$HP = (MF - MS) / MS$$

Puis on a calculé pour chaque date la moyenne et l'erreur-type

Le nombre de répétitions est spécifié dans le tableau 1.

IV.6 - Analyses statistiques

Les analyses statistiques des résultats ont été faites en utilisant l'analyse de variance (ANOVA) par rang avec test de Duncan (au seuil de 5%) du logiciel Statgraphics (Statistical Graphics Corporation and STSC, Inc.). Des analyses de régression linéaire ont été utilisées pour évaluer les corrélations entre paramètres et les tendances (croissance, décroissance).

Tableau 1 - Nombre de répétitions, réalisées pour les mesures de Q, RCO₂ et HP selon les traitements, années et type de plants

CN = Conditions Naturelles

TF = Traitement Froid (+2°C)

SF = Stockage au Froid (-2°C)

TP*Gar* = Tray Plant variété ‘Gariguette’

TP*Dar* = Tray Plant variété ‘Darselect’

PF*Gar* = Plant Frigo variété ‘Gariguette’

PF*Els* = Plant Frigo variété ‘Elsanta’

Traitements	Année	Type de Plant	Nombre de répétitions par date de mesure
CN	2002/2003	TP <i>Gar</i> et TP <i>Dar</i>	3 et 3
	2003/2004	TP <i>Gar</i> et TP <i>Dar</i>	5 et 5
TF	2002/2003	TP <i>Gar</i>	3
	2003/2004	TP <i>Gar</i>	5
	2004/2005	TP <i>Gar</i>	5
SF	2002	PF <i>Gar</i> et PF <i>Els</i>	3 et 3
	2003	PF <i>Gar</i> et PF <i>Els</i> et TP <i>Dar</i>	3 et 3 et 5
	2004	TP <i>Dar</i>	6

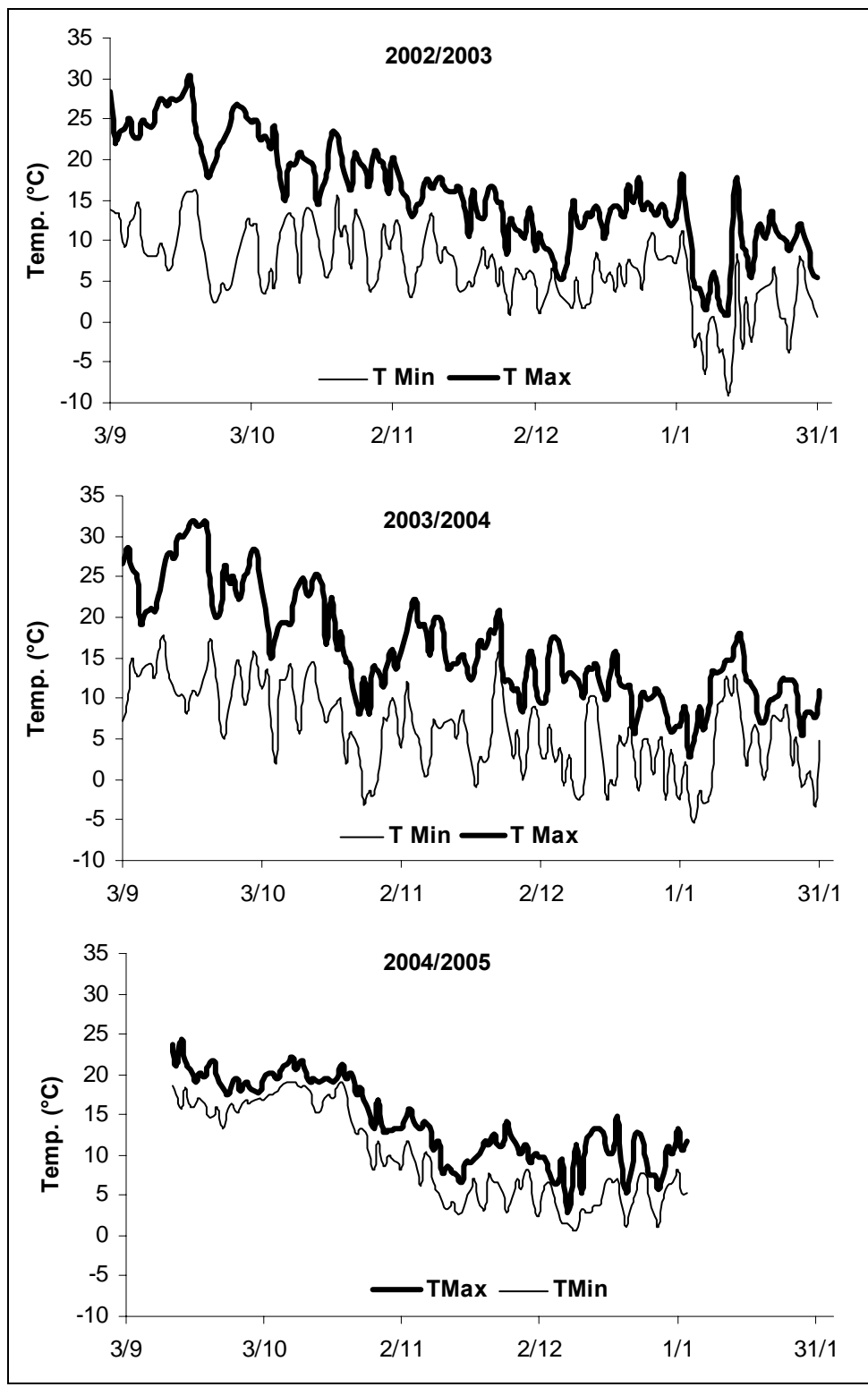


Figure 2 – Evolution des températures maximales et minimales journalières dans les années 2002/2003 et 2003/2004 en conditions naturelles (CN) à la pépinière (Lanxade) et en serre contrôlée 2004/2005 (Clermont Ferrand).



Figure 3 – Plants type tray plants (a) et plants frigo (racines nues) (b).

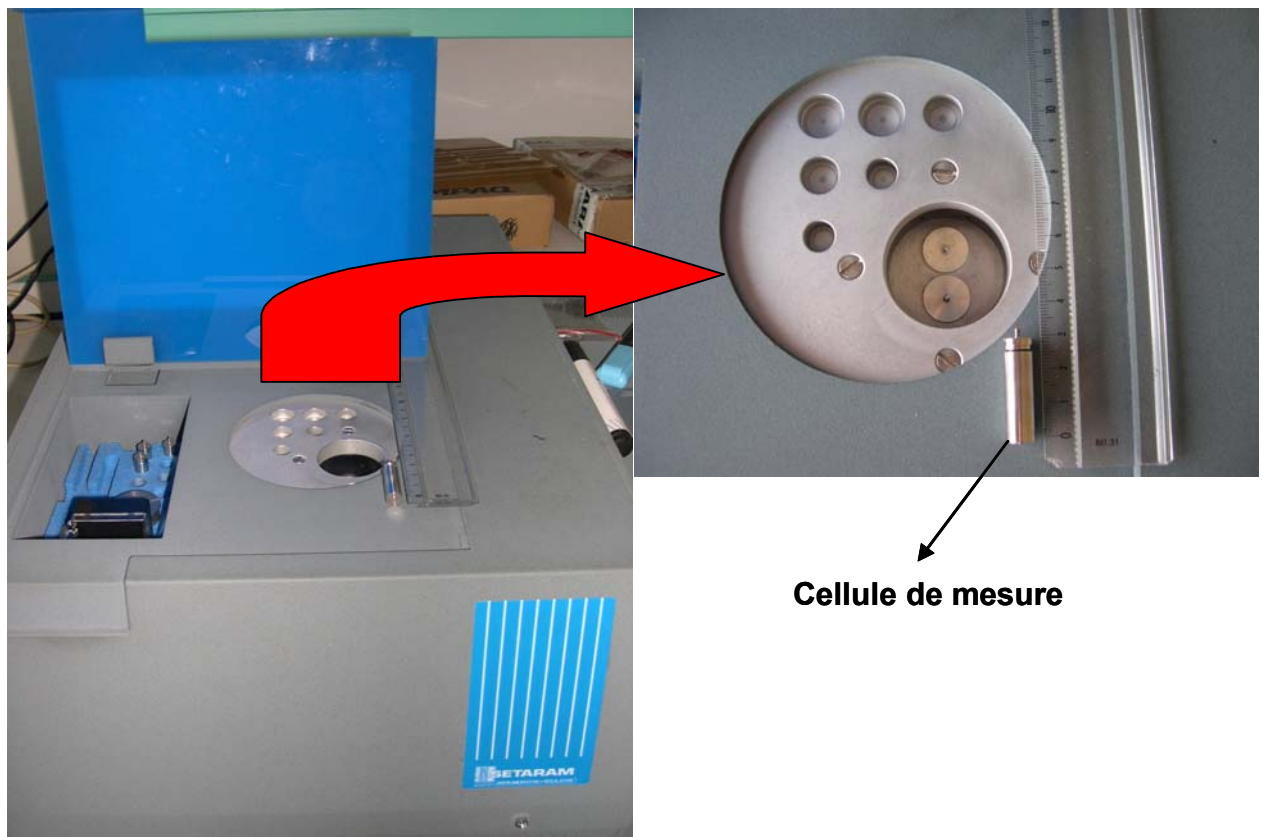


Figure 4 – Microcalorimètre Setaram DSC VII.

V - RESULTATS

Les résultats de l'analyse statistique des valeurs données dans les figures (faite selon le test de Duncan, au seuil de 5%), apparaissent dans des tableaux fournis dans la partie 'Annexes' et indiquant la correspondance tableau – figure. Pour alléger le texte, les références de ces tableaux ne seront pas mentionnées.

V.1 – Suivi des capacités de croissance des bourgeons par la méthode de référence (test 'pétiole')

V.1.1 – Conditions naturelles (CN)

Pour la variété Gariguette, la longueur de référence du pétiole est en diminution dès septembre (2002) ou début octobre (2003) et arrive à un minimum (entre 7 et 9 cm) entre mi-octobre (2003) et début novembre (2002). En 2004, on ne connaît pas l'évolution avant la mi-octobre, mais à cette date, la longueur du pétiole a la même valeur que les valeurs minimales atteintes en 2002 et 2003. Une augmentation de la taille des pétioles est observée à partir de mi-novembre en 2003 et 2004, à partir de la fin de novembre pour 2002 (Figure 5). Ces changements sont statistiquement significatifs. Les valeurs semblent atteindre un plafond vers 13 cm, à partir de fin novembre pour 2003 et mi-décembre pour 2004.

Pour la variété Darselect la longueur du pétiole est déjà basse au mois de septembre (8 à 9 cm) et arrive à son minimum à la mi-octobre (7 cm). Ensuite, la taille des pétioles commence à augmenter et à partir de mi-novembre l'augmentation est statistiquement significative par rapport à mi-octobre ; il y a un plateau dès début décembre puis une nouvelle augmentation dans la deuxième quinzaine de janvier (Figure 6).

V.1.2 – Traitement froid (TF)

Pour l'ensemble des traitements TF la longueur de référence des pétioles est autour de 9 cm en début de traitement (Figure 7). Après une semaine du traitement TF, la longueur des pétioles a déjà augmenté d'environ 1 cm en 2002/2003 et 3 cm en 2003/2004. Peu après, une période d'arrêt de cette augmentation est visible de mi-novembre à mi-décembre en 2003/2004, au niveau 12 cm environ ; en 2002/2003 elle est moins nette, mais semblerait se produire vers 11 cm, environ 15 jours plus tôt ; elle n'apparaît pas en 2004/2005 (mais les dates du test sont beaucoup plus espacées). En 2002/2003 et 2003/2004 l'augmentation

'Gariguette' CN

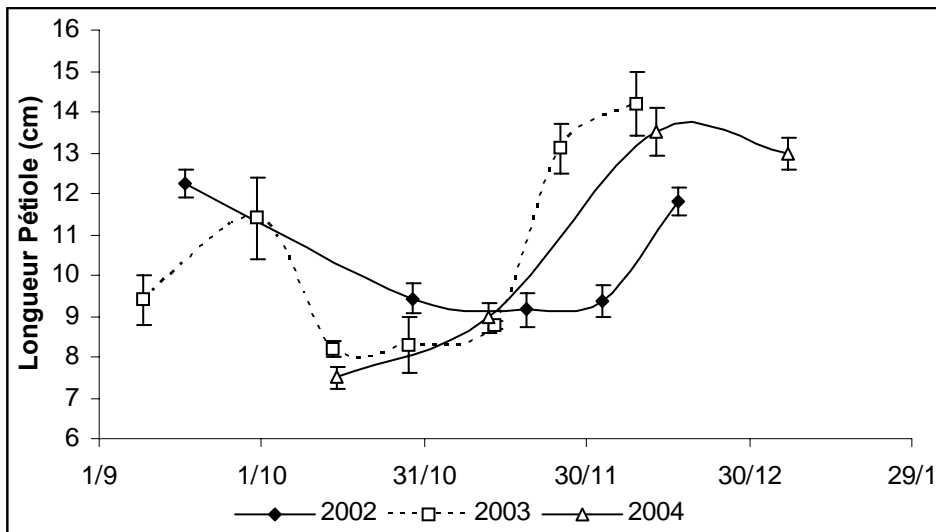


Figure 5 – Test ‘pétiole’ : longueur moyenne de référence des pétioles pour les plants ‘Gariguette’ (tray plants) sous traitement CN au cours des automnes 2002, 2003 et 2004. La barre représente l’erreur-type.

'Darselect' CN et SF

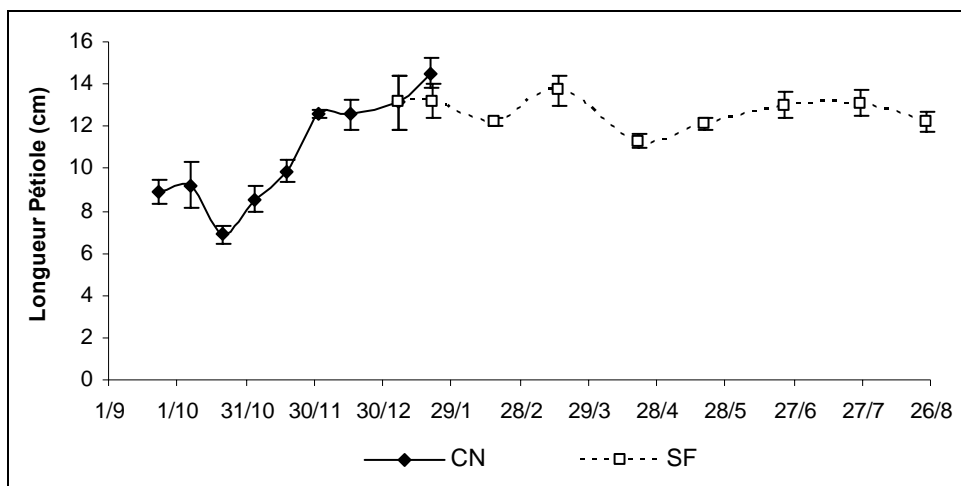


Figure 6 – Test ‘pétiole’ : longueur moyenne de référence des pétioles pour les plants ‘Darselect’ (tray plants) sous traitement CN et SF en 2003/2004. La barre représente l’erreur-type.

reprend ensuite. Les valeurs des derniers tests sont respectivement de 12, 15 et 16 cm à mi-décembre (2002/2003), mi-janvier (2004/2005) et fin décembre (2003/2004).

‘Gariguette’ TF

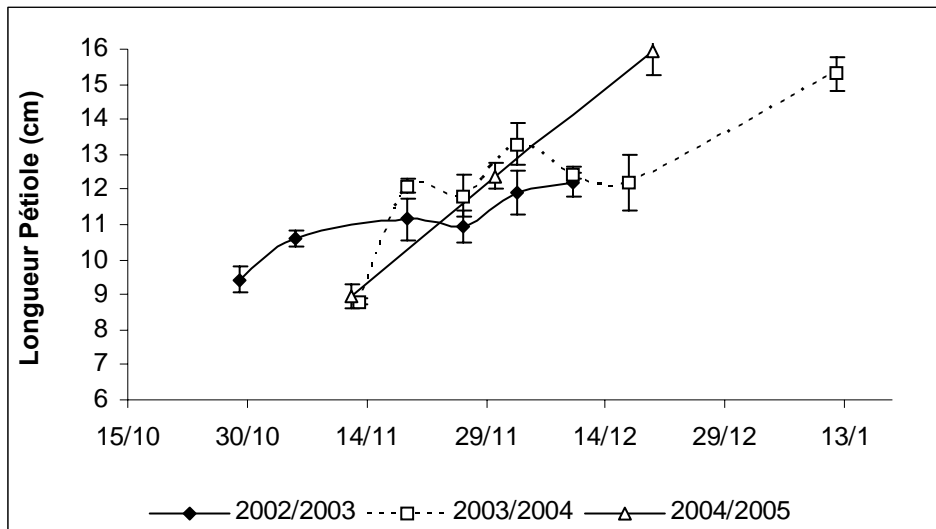


Figure 7 – Test ‘pétiole’ : longueur moyenne de référence des pétioles pour les plants ‘Gariguette’ (tray plants) sous traitement TF en 2002/2003, 2003/2004 et 2004/2005. La barre représente l’erreur-type.

V.1.3 – Stockage au froid (SF)

La longueur des pétioles reste globalement élevée au cours du traitement. Chez la variété Gariguette les niveaux varient entre 13 et 17 cm pour 2002 et entre 12 et 14 cm en 2003 (Figure 8). Pour la variété Elsanta, les niveaux varient entre 10 et 15 cm en 2002 et entre 13 et 15 cm en 2003 (Figure 9). En 2003 les variations sont donc faibles (non significatives) ; en 2002 des variations significatives existent, et elles sont simultanées pour Gariguette et Elsanta.

Le stockage au froid des tray plants Darselect (Figure 6) ne provoque pas des variations dans la taille des pétioles (entre 10 et 13 cm).

'Gariguette' SF

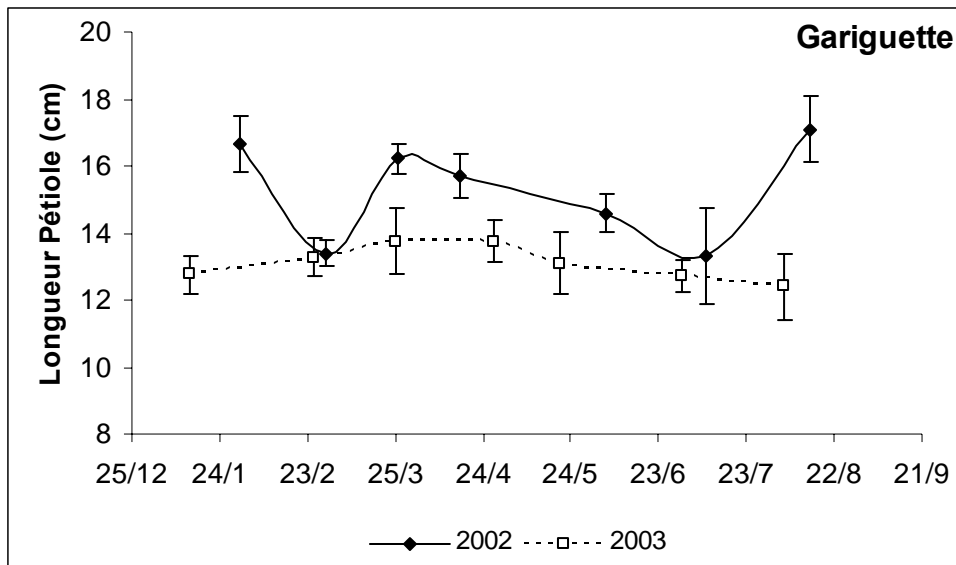


Figure 8 – Test ‘pétiole’ : longueur moyenne de référence des pétioles pour les plants ‘Gariguette’ (plants frigo) sous traitement SF en 2002 et 2003. La barre représente l’erreur-type.

'Elsanta' SF

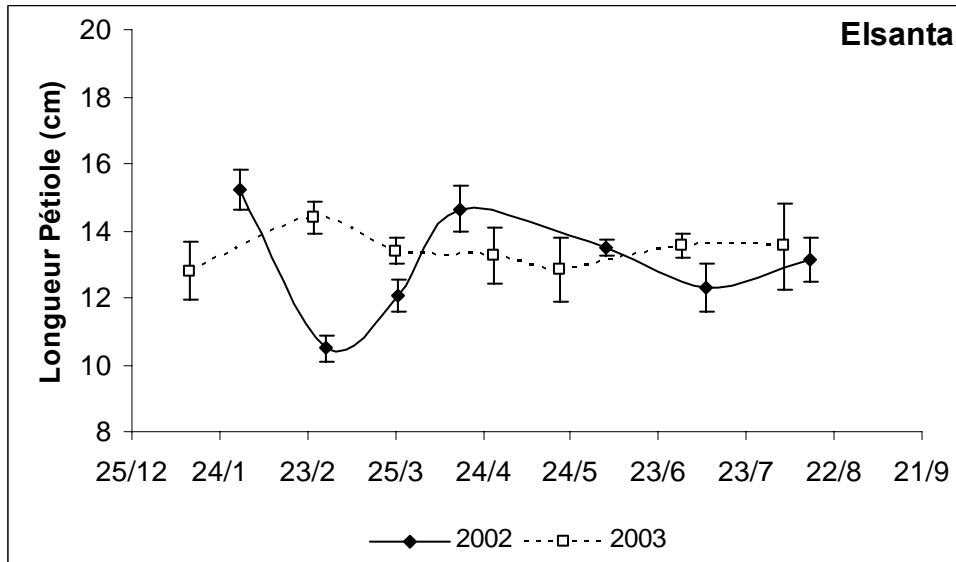


Figure 9 – Test ‘pétiole’ : longueur moyenne de référence des pétioles pour les plants ‘Elsanta’ (plants frigo) sous traitement SF en 2002 et 2003. La barre représente l’erreur-type.

V.2 – Evolution du flux de chaleur métabolique (Q), du flux de respiration (RCO₂) et du potentiel de croissance (RsgΔHb)

V.2.1 – Comparaison des mesures faites à 18 et 20°C

Les valeurs obtenues à 18°C sont en moyenne plus faibles que celles faites à 20°C, et l'écart entre les valeurs au sein de l'ensemble des couples 18 et 20°C est assez peu variable comme l'indiquent les régressions linéaires calculées entre ces valeurs. A titre d'exemple, chez la variété Darselect en 2003/2004 et 2004 (Figures 10 et 11), elles donnent les coefficients de corrélation suivants : sous CN, pour Q : 0,94 et 0,51 après 0 et 48 heures d'acclimatation et pour RCO₂ : 0,91 et 0,3 après 0 et 48 heures d'acclimatation respectivement ; sous SF pour Q : 0,58 et 0,97 à 0 et 48 heures d'acclimatation et pour RCO₂ : 0,68 et 0,88 à 0 et 48 heures d'acclimatation respectivement. D'autre part, à 20°C, les variations entre les valeurs correspondant à des traitements, variétés, années, dates différents sont accentuées en général par rapport à 18°C et en conséquence plus significatives et plus exploitables. On ne présentera dans ce mémoire que les données obtenues à 20°C.

'Darselect' CN

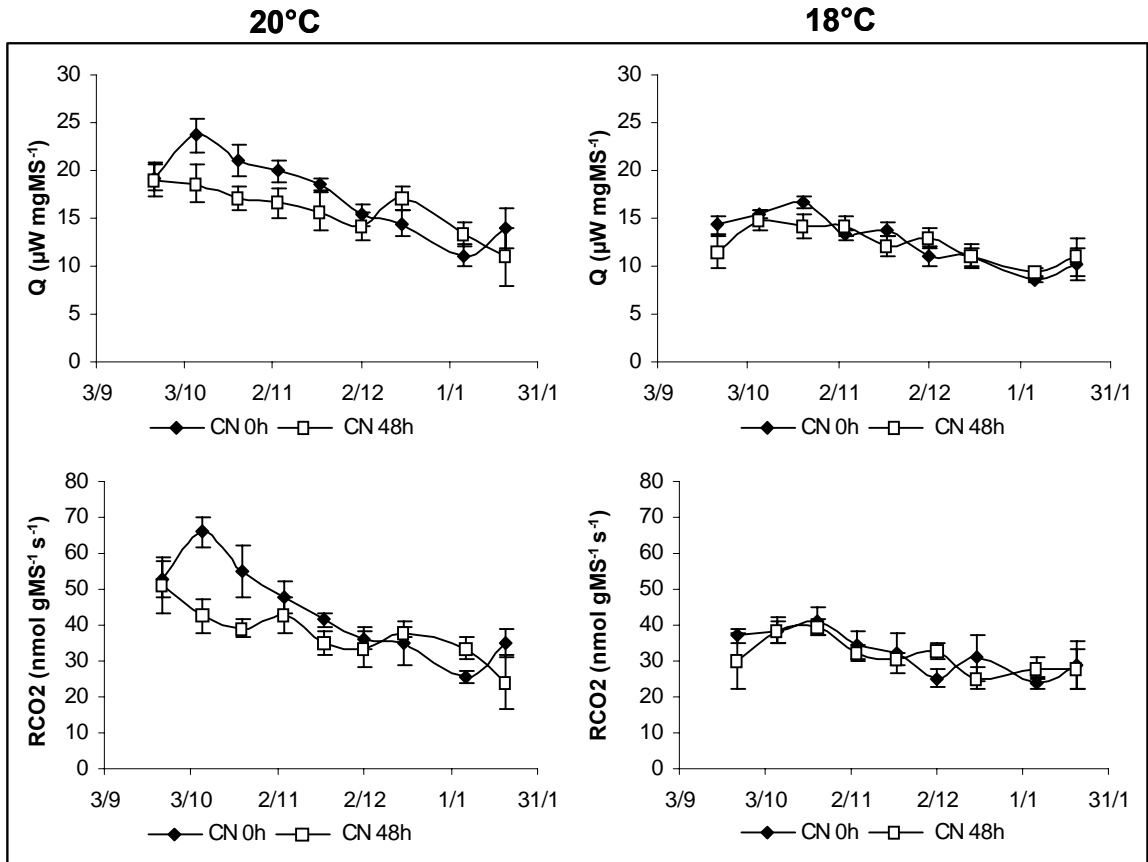


Figure 10 – Flux de chaleur métabolique (Q) et respiration (RCO₂), mesurés à 20°C et 18°C, à 0 et 48 heures d'acclimation, chez les bourgeons des plants 'Darselect' sous traitement CN en 2003/2004. La barre représente l'erreur-type.

'Darselect' SF

20°C

18°C

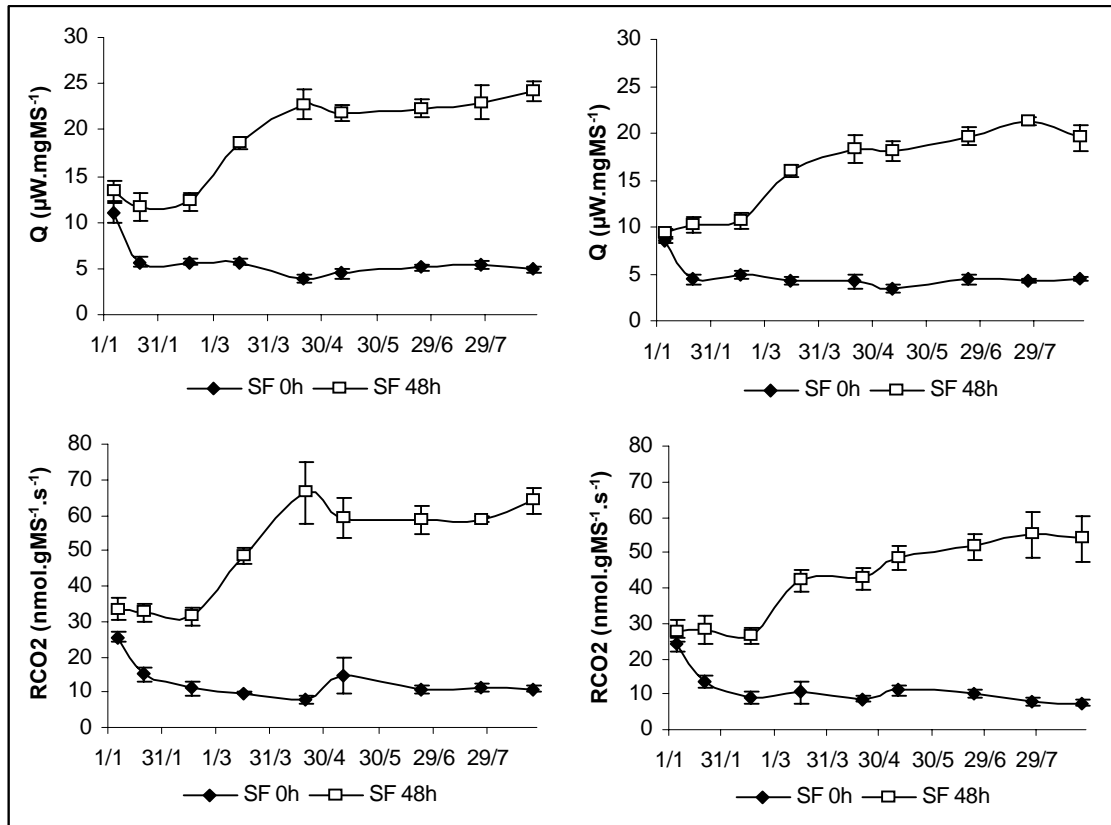


Figure 11 - Flux de chaleur métabolique (Q) et respiration (RCO₂), mesurés à 20°C et 18°C, à 0 et 48 heures d'acclimation, chez les bourgeons des plants 'Darselect' sous traitement SF en 2004. La barre représente l'erreur-type.

‘Gariguettes’ CN

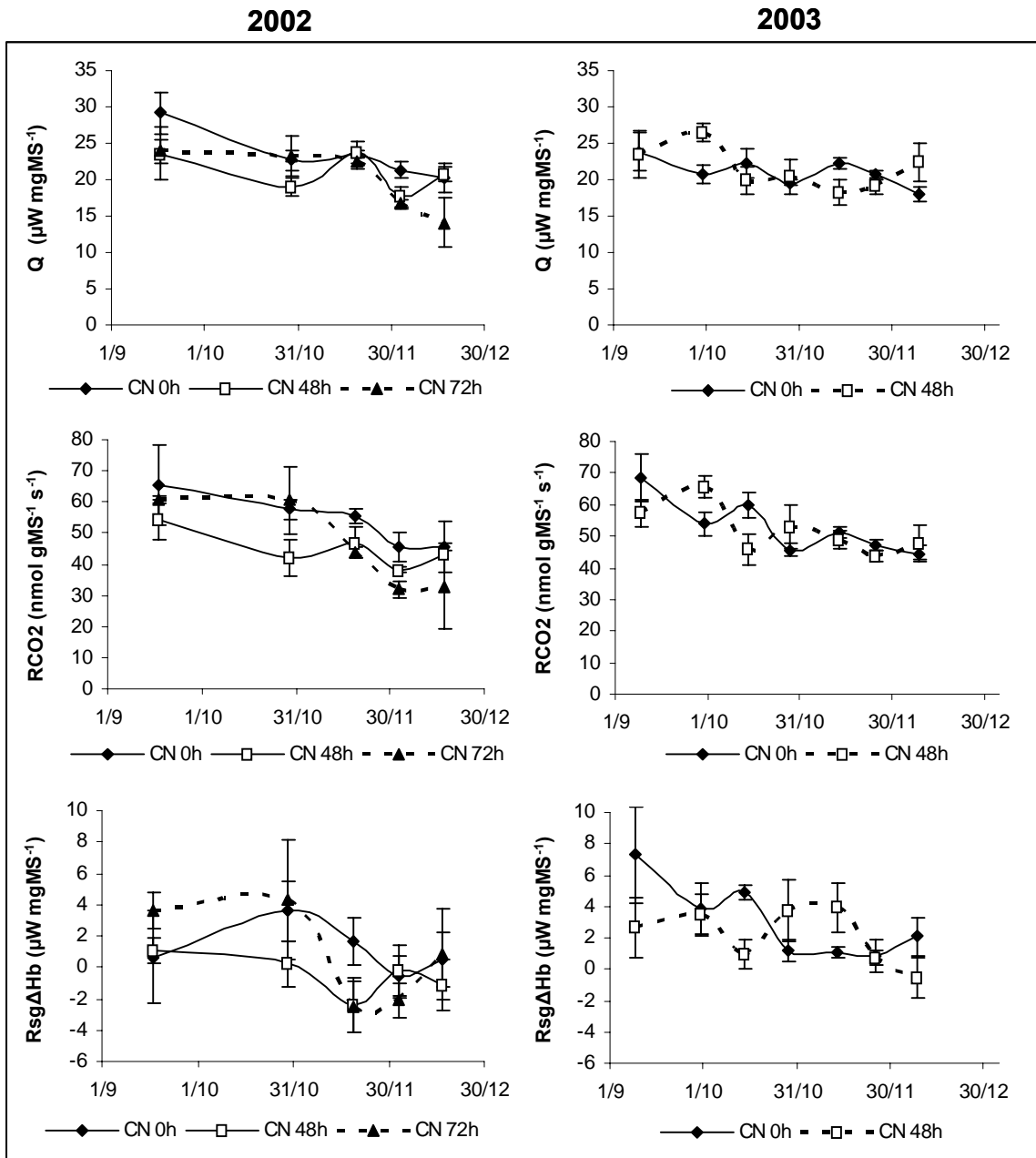


Figure 12 – Flux de chaleur métabolique (Q), respiration (RCO₂) et potentiel de croissance (Rsg Δ Hb) mesurés à 20°C, après 0, 48 (2002 et 2003) et 72 (2002) heures d’acclimatation, chez les bourgeons des plants ‘Gariguettes’ sous traitement CN. La barre représente l’erreur-type.

V.2.2 – Mesures faites sans acclimatation ('0h')

V.2.2.1 – Conditions naturelles (CN)

Pour l'ensemble des cas étudiés (2 variétés, 2 années), à quelques fluctuations près, les mesures faites sans acclimatation (0h) indiquent pour Q et RCO₂ une tendance claire de décroissance des valeurs sur toute la période d'automne et de début d'hiver (septembre à décembre/janvier) (Figures 12 et 13). Pour Rsg Δ Hb la tendance existe mais est bien moins nette. On notera les écarts par rapport à la tendance générale à la décroissance de Q et RCO₂, pour les valeurs obtenues à la mi-septembre 2003 et à la mi-janvier 2004 chez Darselect.

Nous avons remarqué intuitivement le lien qui pourrait exister entre la diminution en tendance des températures au cours d'automne et début d'hiver et celles des valeurs de Q et RCO₂. Nous avons voulu voir de quelle durée pouvaient être l'influence de la température sur les variations observées de ces paramètres (quelle 'portée' dans le temps). Nous avons ainsi calculé les coefficients de corrélation entre Q ou RCO₂ et les températures moyennes calculées sur des périodes de 3, 5 et 10 jours précédant les mesures (il s'agit des moyennes des températures moyennes journalières). Les meilleures corrélations sont obtenues pour une période de 5 jours. Les coefficients de corrélation entre Q, RCO₂ d'une part, et température moyenne des 5 jours précédant les mesures d'autre part, sont pour la variété Gariguette, pour les années 2002 et 2003 respectivement, de 0,83 et 0,79 pour RCO₂ (Figure 14) et de 0,93 et 0,83 pour Q. Pour la variété Darselect ils sont de 0,91 et 0,79 pour RCO₂ (Figure 15) et de 0,85 et 0,76 pour Q pour les années 2002/2003 et 2003/2004 respectivement.

Les points correspondant aux mesures faites peu après le début du traitement TF (7 jours pour Gariguette) et SF (13 jours pour Darselect) ont été portés sur les figures 14 et 15 (ils ont été inclus dans les calculs de régression).

‘Darselect’ CN

2002/2003

2003/2004

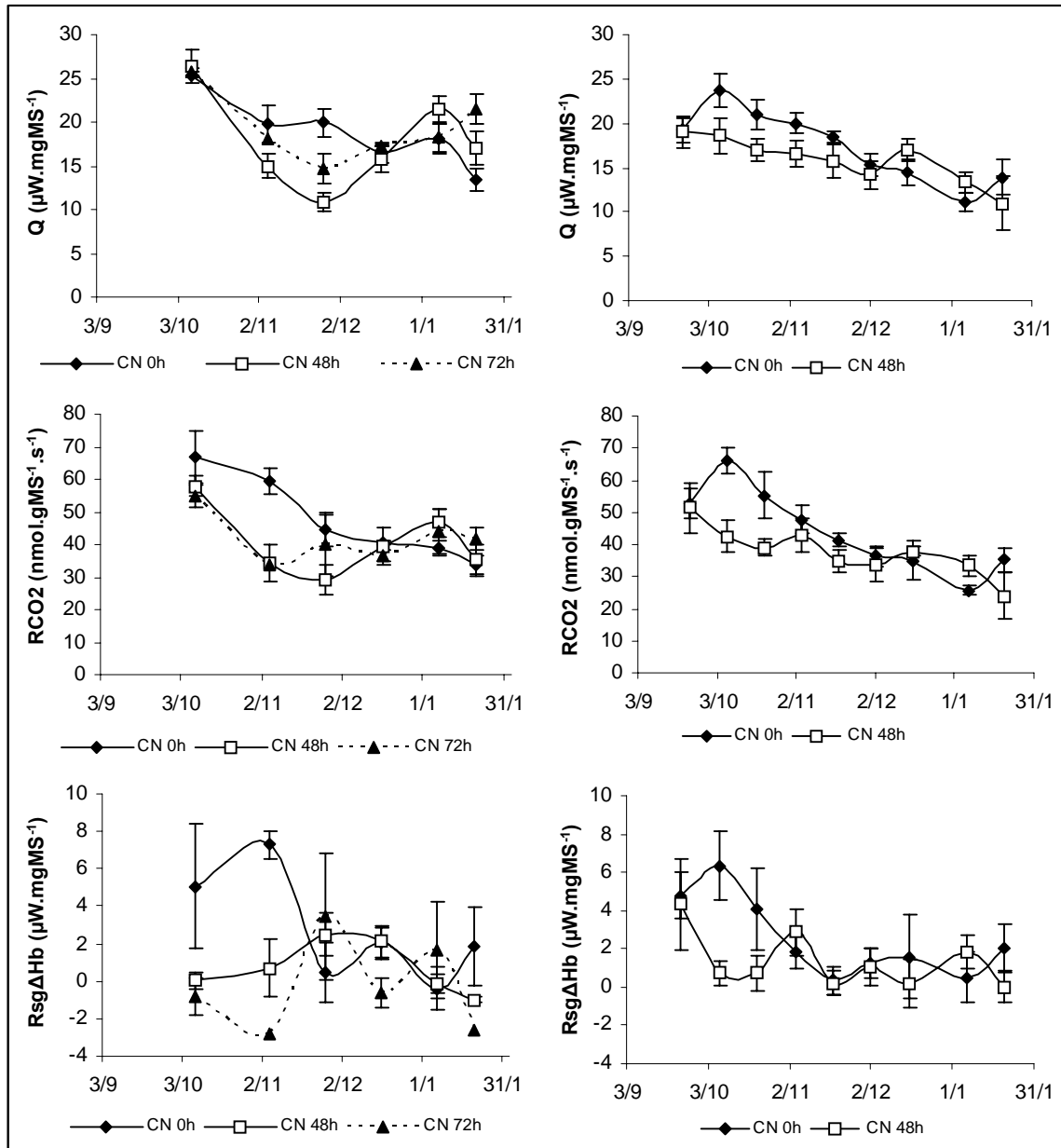


Figure 13 – Flux de chaleur métabolique (Q), respiration (RCO₂) et potentiel de croissance (RsgΔHb) mesurés à 20°C, après 0, 48 (2002/2003 et 2003/2004) et 72 (2002/2003) heures d’acclimatation, chez les bourgeons des plants ‘Darselect’ sous traitement CN. La barre représente l’erreur-type.

'Gariguette' CN

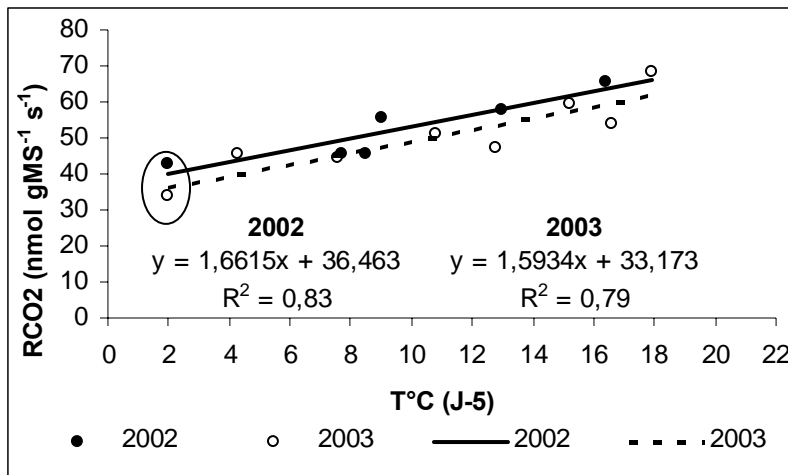


Figure 14 – Régressions entre les températures moyennes des périodes de 5 jours précédant les mesures de flux de respiration et les valeurs de ce flux chez les bourgeons de plants 'Gariguette' sous traitement CN en 2002 et 2003. Les points à l'intérieur du cercle sont des points additionnels (inclus dans la régression) correspondant aux mesures faites au bout de 7 jours sous traitement TF.

'Darselect' CN

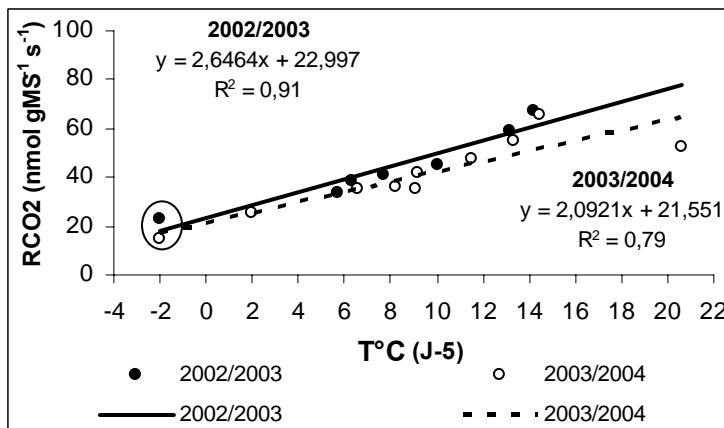


Figure 15 – Régressions entre les températures moyennes des périodes de 5 jours précédant les mesures de flux de respiration et les valeurs de ce flux chez les bourgeons de plants 'Darselect' sous traitement CN en 2002/2003 et 2003/2004. Les points à l'intérieur du cercle sont des points additionnels (inclus dans la régression) correspondant aux mesures faites au bout de 13 jours sous traitement SF.

'Gariguette' TF

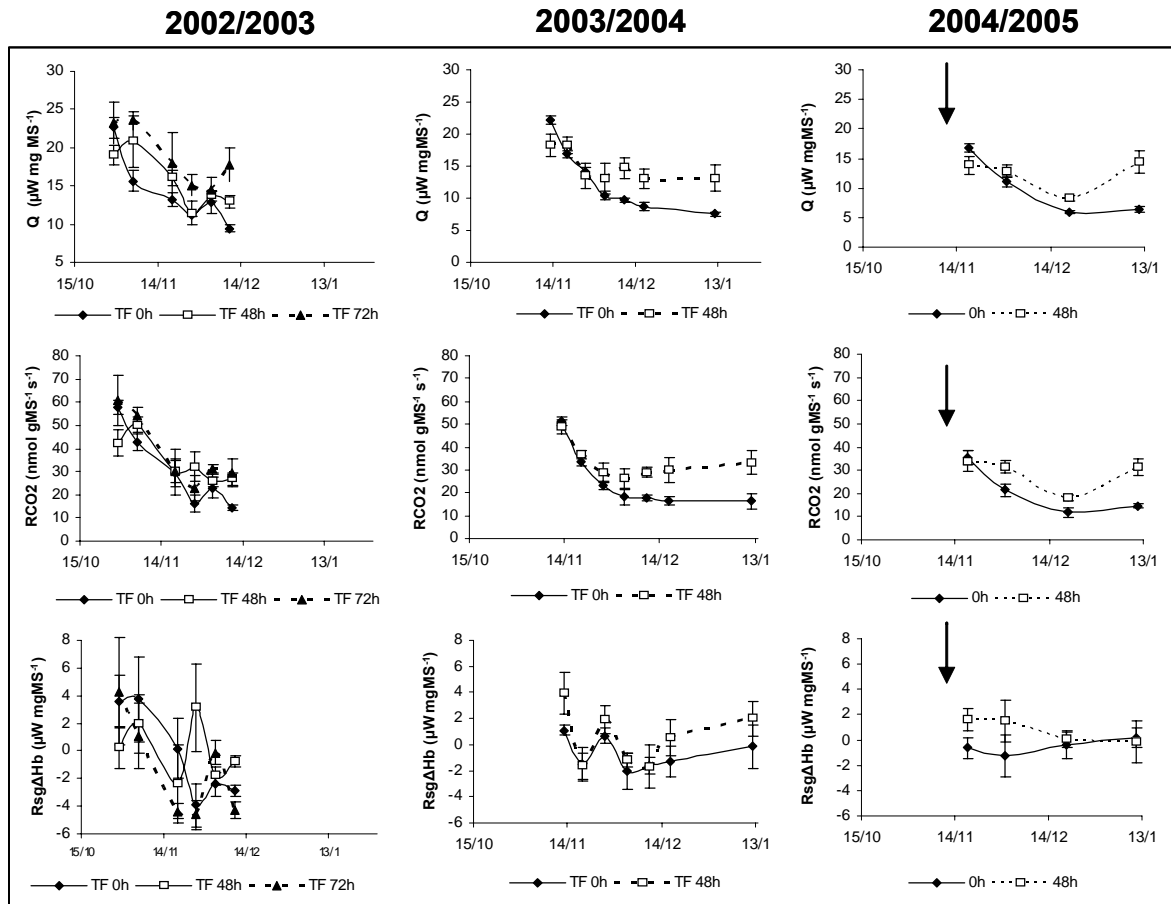


Figure 16 – Flux de chaleur métabolique (Q), respiration (RCO₂) et potentiel de croissance (RsgΔHb) mesurés à 20°C, après 0, 48 (2002/2003 et 2003/2004 et 2004/2005) et 72 (2002/2003) heures d'acclimatation, chez les bourgeons des plants 'Gariguette' sous traitement TF. Les flèches indiquent pour 2004/2004 le début du traitement (13/11/04). La barre représente l'erreur-type.

V.2.2.2 – Traitement froid (TF)

Chez les bourgeons des plants ‘Gariguettes’, tout au long des premières semaines du traitement TF, les valeurs de Q et RCO₂ ont diminué fortement, chaque année où il a été réalisé. Les dynamiques sont remarquablement régulières et similaires en 2003/2004 et 2004/2005 (bien que le point 0 manque en 2004). En 2002/2003 les diminutions de valeurs sont plus irrégulières et moins rapides que les autres années. En général la vitesse de décroissance des valeurs semble s’amortir, une certaine valeur plancher étant atteinte pour chacun des 2 paramètres, au bout d’environ 7 semaines en 2002 et 5 semaines pour 2003/2004 et 2004 : environ 8 $\mu\text{W}/\text{mgMS}$ pour Q et 15 $\text{nmol}/\text{gMS}/\text{s}$ pour RCO₂ (Figure 16).

Pour Rsg ΔHb une certaine décroissance initiale des valeurs est perceptible, statistiquement significative en 2002/2003, mais pas pour les autres années.

V.2.2.3 – Stockage au froid (SF)

Pour les ‘plants frigo’ des variétés Gariguettes et Elsanta (Figures 17 et 18) en 2002, les valeurs de Q et de RCO₂ montrent des fluctuations simultanées chez les 2 variétés au mois de juin et à la fin du traitement en août. En 2003 on observe une petite diminution de Q et RCO₂ pendant les deux premiers mois pour la variété Elsanta et pendant le premier mois pour Gariguettes, et par la suite des fluctuations faibles avec une tendance à l’augmentation de juin à la fin du traitement. En 2002, bien que la première date de mesure à 0h soit seulement le début du mois de mars, il semble que les valeurs de Q et RCO₂ n’aient jamais été au-dessous respectivement de 8 $\mu\text{W}/\text{mgMS}$ et 20 $\text{nmol}/\text{gMS}/\text{s}$ pour Gariguettes et de 5 $\mu\text{W}/\text{mgMS}$ et 10 $\text{nmol}/\text{gMS}/\text{s}$ pour Elsanta. En 2003, les minima atteints sont, respectivement, de 2,5 $\mu\text{W}/\text{mgMS}$ et 5 $\text{nmol}/\text{gMS}/\text{s}$ pour Gariguettes et de 3 $\mu\text{W}/\text{mgMS}$ et 5 $\text{nmol}/\text{gMS}/\text{s}$ pour Elsanta.

Pour les ‘tray plants’ de la variété Darselect les valeurs de Q et RCO₂ montrent, en 2003 et 2004, une forte diminution dans les 15 premiers jours du traitement, diminution qui continue (en ralentissant cependant) pendant encore 5 semaines en 2003 (Figure 19). Par la suite, les valeurs sont bien stables jusqu’à la fin août en 2004 : environ 5 $\mu\text{W}/\text{mgMS}$ pour Q et 10 $\text{nmol}/\text{gMS}/\text{s}$ pour RCO₂ ; en 2003 une remontée des valeurs est perceptible à la fin des traitements, simultanée à celle signalée pour Gariguettes et Elsanta.

Pour 2002 et 2003 les valeurs de Rsg ΔHb sont autour de 0 $\mu\text{W}/\text{mgMS}$ au début du traitement et n’évoluent pas significativement.

‘Gariguettes’ SF

2002

2003

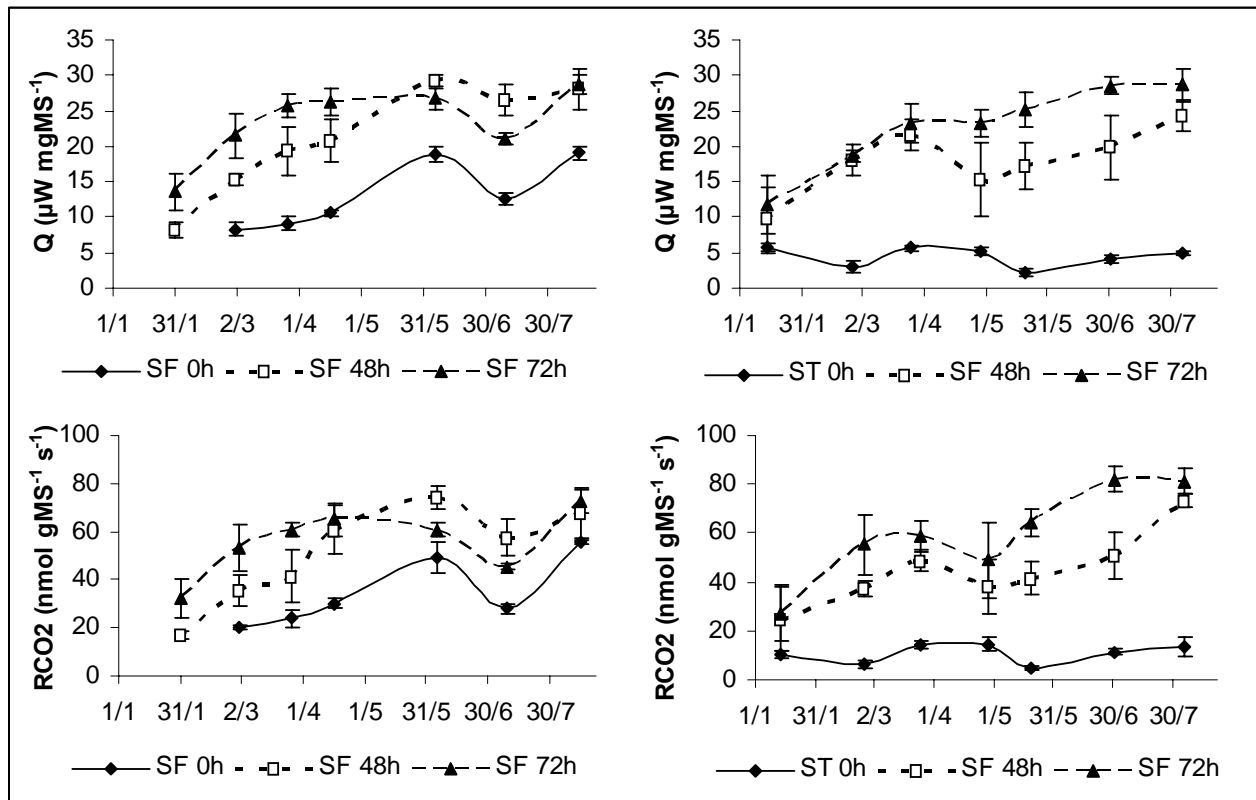


Figure 17 – Flux de chaleur métabolique (Q) et respiration (RCO₂), mesurés à 20°C, après 0, 48 (2002 et 2003) et 72 (2002) heures d’acclimatation, chez les bourgeons des plants ‘Gariguettes’ sous traitement SF. La barre représente l’erreur-type.

‘Elsanta’ SF

2002

2003

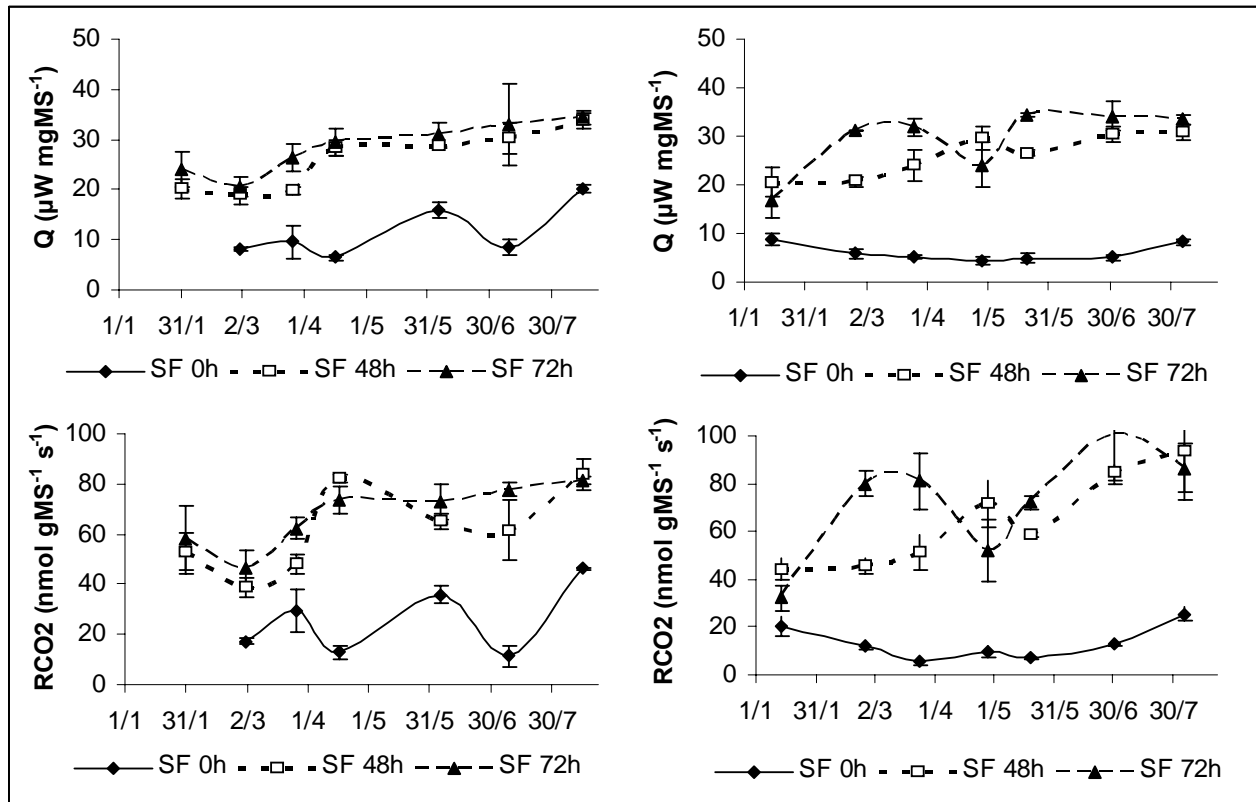


Figure 18 – Flux de chaleur métabolique (Q) et respiration (RCO₂), mesurés à 20°C, après 0, 48 (2002 et 2003) et 72 (2002) heures d’acclimatation, chez les bourgeons des plants ‘Elsanta’ sous traitement SF. La barre représente l’erreur-type.

‘Darselect’ SF

2003

2004

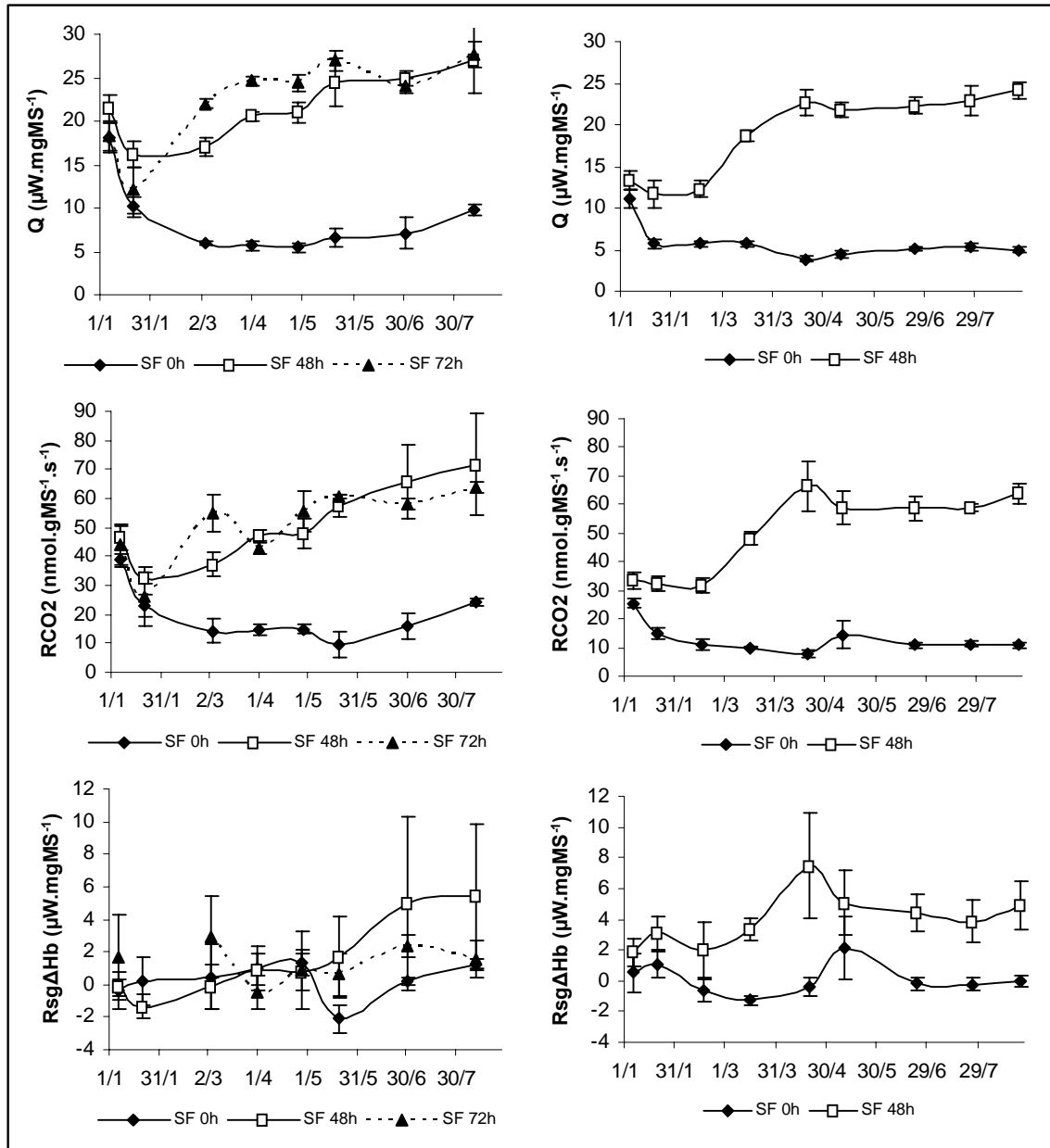


Figure 19 – Flux de chaleur métabolique (Q), respiration (RCO2) et potentiel de croissance (RsgΔHb), mesurés à 20°C, après 0, 48 (2003 et 2004) et 72 (2003) heures d’acclimatation, chez les bourgeons des plants ‘Darselect’ sous traitement SF. La barre représente l’erreur-type.

V.2.3 – Mesures faites après acclimatation ('48h' et '72h')

V.2.3.1 – Conditions naturelles (CN)

Dans tous les cas étudiés, pendant l'automne et jusqu'à début décembre, le passage des plants à l'acclimatation à 20°C se traduit par des valeurs de Q et RCO₂, au plus égales et très généralement plus faibles, après acclimatation (mesures '48h' ou '72h') qu'avant (mesures '0h'), (Figures 12 et 13). En 2002 les valeurs '72h' sont très généralement entre les valeurs '0h' et '48' heures.

Par la suite un changement de l'effet de l'acclimatation peut être observé, sauf pour Gariguette en 2002. Dès la mi-décembre on peut remarquer soit un regroupement des valeurs '0h' et '48h' (et '72h' en 2002) (Darselect 2002/2003), soit même des valeurs plus élevées après acclimatation qu'avant celle-ci (Gariguette et Darselect en 2003/2004). Seules les valeurs correspondant à la dernière date d'étude pour Darselect en 2003/2004 ne confirment pas cette évolution.

La transition repérée pour Q et RCO₂ entre début décembre et fin décembre, n'a pas de correspondance pour RsgΔHb ; les différences entre les valeurs '0h' et les valeurs '48h' (et '72h') apparaissent chaotiques avec des erreurs types très élevées.

V.2.3.2 – Traitement froid (TF)

Chez Gariguette, le passage au froid (2°C) des plants se traduit par un changement plus ou moins rapide et net des écarts observés entre valeurs de Q et RCO₂ avant et après acclimatation en faveur des valeurs après acclimatation. En 2003/2004 et 2004/2005 les écarts sont perceptibles au bout de 2 semaines ; ensuite ils s'accroissent pendant les 6 autres semaines de traitement, avec une régularité remarquable en 2003/2004 ; ils sont statistiquement significatifs pour les 3 dernières dates de mesure (Figure 16). En 2002/2003 les effets de l'acclimatation sont très irréguliers mais toujours orientés à la hausse des valeurs de Q et RCO₂ ; les écarts sont statistiquement significatifs pour Q à la dernière date de mesure (Figure 16).

Pour RsgΔHb il est bien difficile de dégager l'effet de l'acclimatation. En 2003/2004 la dynamique des écarts de RsgΔHb semble être semblable à celles de Q et RCO₂ (augmentation progressive des écarts), mais ce n'est pas le cas en 2004/2005 (diminution finale des écarts) alors que les effets d'acclimatation sur Q et RCO₂ sont, cette année là,

semblables à ceux de 2003/2004 comme nous venons de le dire. En 2002/2003 les écarts sont chaotiques.

V.2.3.3 – Stockage au froid (SF)

Rapidement après le début du traitement SF, l'acclimatation à 20°C se traduit soit par l'apparition des écarts entre valeurs de Q et RCO₂ avant et après acclimatation (en faveur des derniers), c'est le cas de Darselect au cours des 2 premières semaines, soit par l'augmentation de cet écart s'il était déjà existant au moment de l'entrée des plants en chambre froide (Figure 19), augmentation très nette chez Gariguettes et Elsanta en 2003 (en 2002, l'absence de mesures à '0h' à ce moment ne permet pas de trancher entre ces 2 cas) (Figures 17 et 18). Cette phase d'augmentation importante des écarts se poursuit sur des durées du traitement variables avec la variété et l'année ; au total elle dure environ 3 mois chez Gariguettes en 2002 et 2003 et chez Elsanta en 2002, environ 4 mois chez Elsanta en 2003 et chez Darselect en 2004 et environ 5 mois chez Darselect en 2003. Par sa suite, soit l'augmentation des écarts est beaucoup plus faible (cas de Gariguettes en 2003 et Elsanta en 2003) soit les écarts ne changent plus.

L'allongement de la durée de l'acclimatation de 48 à 72 heures se traduit par des effets sur les écarts de valeurs variables selon le cas expérimental. Globalement, l'écart entre les valeurs d'avant et après acclimatation s'accroît avec la durée de l'acclimatation, mais cela est rarement vrai sur toute la durée d'un traitement. C'est même une diminution de l'écart qui se produit sur les 3 derniers mois du traitement chez Gariguettes en 2002.

En ce qui concerne RsgΔHb les résultats ne sont pas clairs. Dans le cas de Darselect, le seul montré (Figure 19), l'apparition de juin à août en 2003 d'un écart des valeurs avant et après l'acclimatation, perceptible pour 48 heures, n'est pas du tout confirmée pour '72h' d'acclimatation ; en 2004 pour 48 heures d'acclimatation, l'écart apparaît vite au début du traitement et se consolide jusqu'à la fin (Figure 19).

V.2.4 – Comparaison des valeurs obtenues sur pétioles et bourgeons sous acclimatation longue ('216h')

Cette comparaison a été faite en 2002 pour des plants Gariguettes et Elsanta sous traitement SF. Les valeurs de Q et RCO₂ mesurées après 216 heures d'acclimatation sont

constamment inférieures chez les pétioles, les différences étant plus importantes pour Elsanta que pour Gariguette (Figures 20 et 21 et tableau 1).

Ces mesures montrent aussi que l'acclimatation au-delà de 72 heures dans la plupart des cas entraîne plutôt une diminution des valeurs de Q et RCO₂ des tissus (Figures 20 et 21 et tableau 1).

Tableau 2 – Degré de signification des différences de valeurs de Q et RCO₂ entre mesures sur bourgeons faites à 72h (3 jours) et 216h (9 jours) et entre mesures faites à 216h (9 jours) sur bourgeons et pétioles, les cas de différence significatives (p<0,05) sont indiqués par un +.

Dates	Gariguette SF				Elsanta SF			
	Q Δ 72h - 216h bg.	Q Δ 216bg - 216 pét.	RCO ₂ Δ 72h - 216h bg.	RCO ₂ Δ 216bg - 216 pét.	Q Δ 72h - 216h bg.	Q Δ 216bg - 216 pét.	RCO ₂ Δ 72h - 216h bg.	RCO ₂ Δ 216bg - 216 pét.
31/01/02	-	-	-	-	-	+	-	+
01/03/02	-	+	-	-	+	+	+	+
26/03/02	+	-	+	-	-	+	-	+
14/04/02	-	+	-	+	-	+	-	+
05/06/02	+	+	-	+	-	+	-	+
09/07/02	-	-	-	-	+	+	+	+
14/08/02	+	+	+	-	+	+	-	+

‘Gariguette’ SF

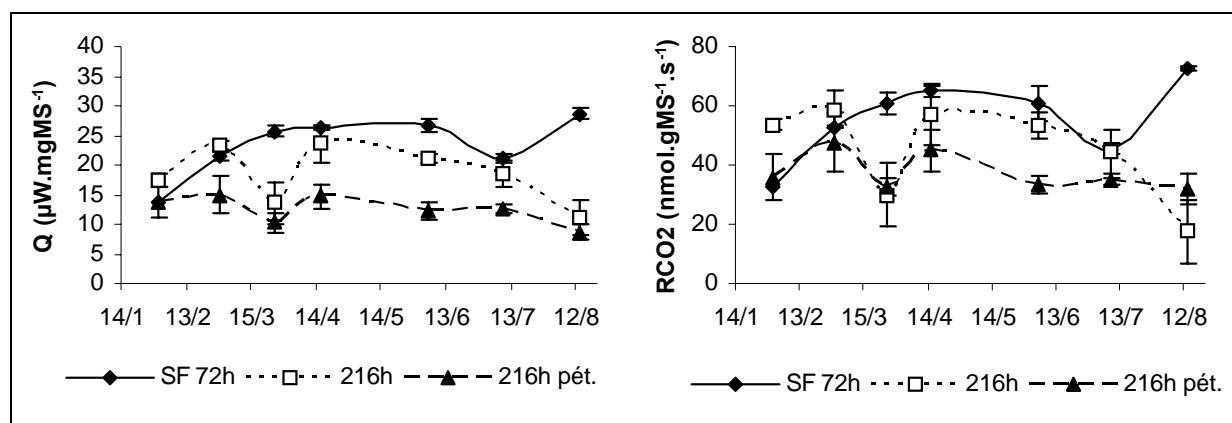


Figure 20 – Flux de chaleur métabolique (Q) et de respiration (RCO₂), mesurés à 20°C, à 72h (3 jours) et 216h (9 jours) d'acclimatation pour les bourgeons et à 216h (9 jours) d'acclimatation (20°C) pour les pétioles (216h pét), variété Gariguette sous traitement SF, pour l'année 2002. La barre représente l'erreur-type.

‘Elsanta’ SF

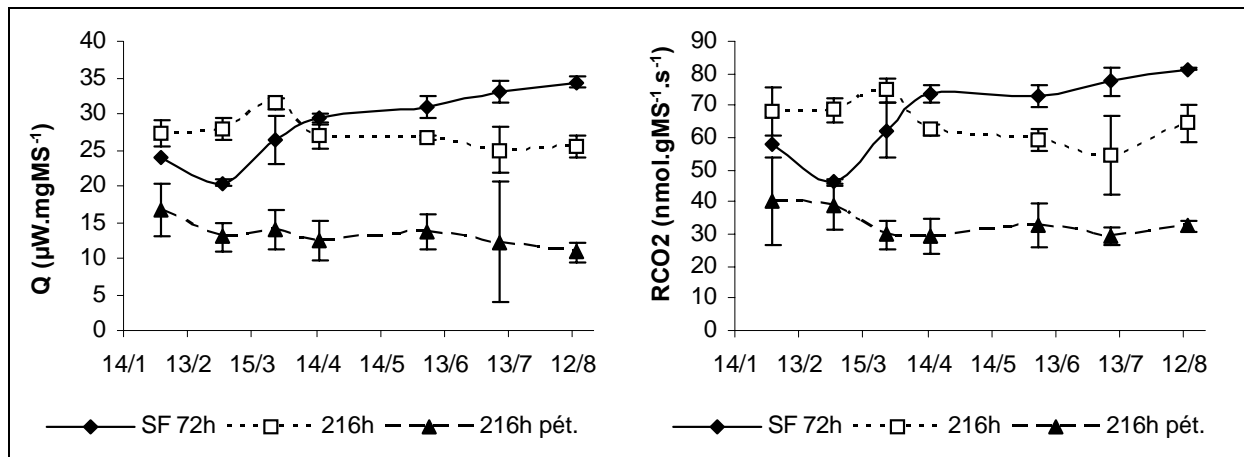


Figure 21 – Flux de chaleur métabolique (Q) et de respiration (RCO₂), mesurés à 20°C, à 72h (3 jours) et 216h (9 jours) d’acclimatation pour les bourgeons et à 216h (9 jours) d’acclimatation (20°C) pour les pétioles (216h pét), variété Elsanta sous traitement SF, pour l’année 2002. La barre représente l’erreur-type.

V.3 – Suivi de l’humidité pondérale (HP) et relations avec les flux de chaleur métabolique et de respiration

V.3.1 – Conditions naturelles (CN)

Dans tous les cas étudiés (2 variétés, 2 années), pour les valeurs d’humidité pondérale des bourgeons mesurées sans acclimatation (0h) la tendance est très clairement une diminution sur toute la période d’automne et début d’hiver (Figures 22 et 23).

Dans tous les cas, les niveaux de valeurs à un moment donné sont assez comparables entre le début d’octobre (entre 5 et 6) et début de décembre (autour de 4). Chez Darselect la diminution est par la suite entre décembre et janvier plus accentuée en 2003/2004 (jusqu’à 2) qu’en 2002/2003 (jusqu’à 2,5).

On peut, au cours de l’automne et début de l’hiver, distinguer 2 périodes au cours desquelles les effets du passage des plants en acclimatation (mesures ‘48h’ et ‘72h’) à 20°C sont différents : jusqu’à début décembre, l’acclimatation entraîne soit une diminution des valeurs de HP, soit pas de changement ; ensuite elle entraîne une augmentation de valeurs, en général significative.

Les dynamiques sont apparemment très proches de celles de Q et RCO₂. Nous avons calculé les corrélations entre les valeurs de HP et celles de Q et RCO₂. Pour Darselect, les graphiques correspondant à 2002/2003 et 2003/2004 pour les valeurs ‘0h’ de Q et RCO₂ sont donnés à la figure 24.

Pour Gariguettes les valeurs des coefficients de corrélation sont :

		0h	48h	72h
2002/2003	Q x HP =	0,80	0,53	0,98
2002/2003	RCO₂ x HP =	0,91	0,78	0,85
2003/2004	Q x HP =	0,68	0,52	
2003/2004	RCO₂ x HP =	0,78	0,65	

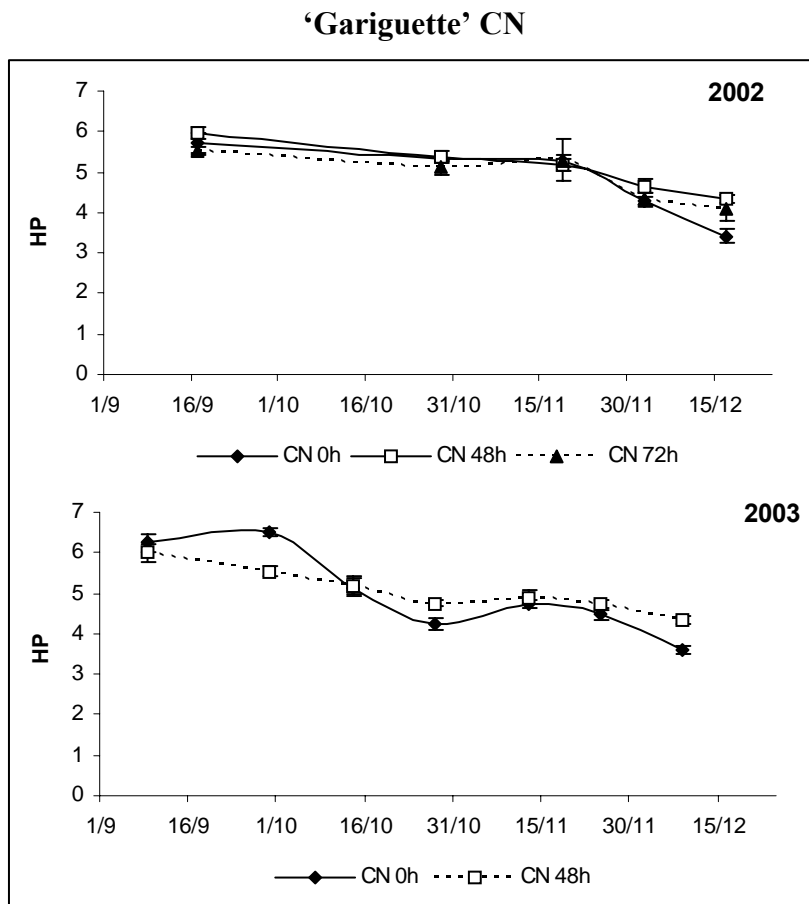


Figure 22 – Humidité pondérale (HP) des bourgeons de la variété Gariguette pour les années 2002 et 2003, mesurés après 0, 48 (2002 et 2003) et 72 (2002) heures d’acclimatation, plants du traitement CN. La barre représente l’erreur-type.

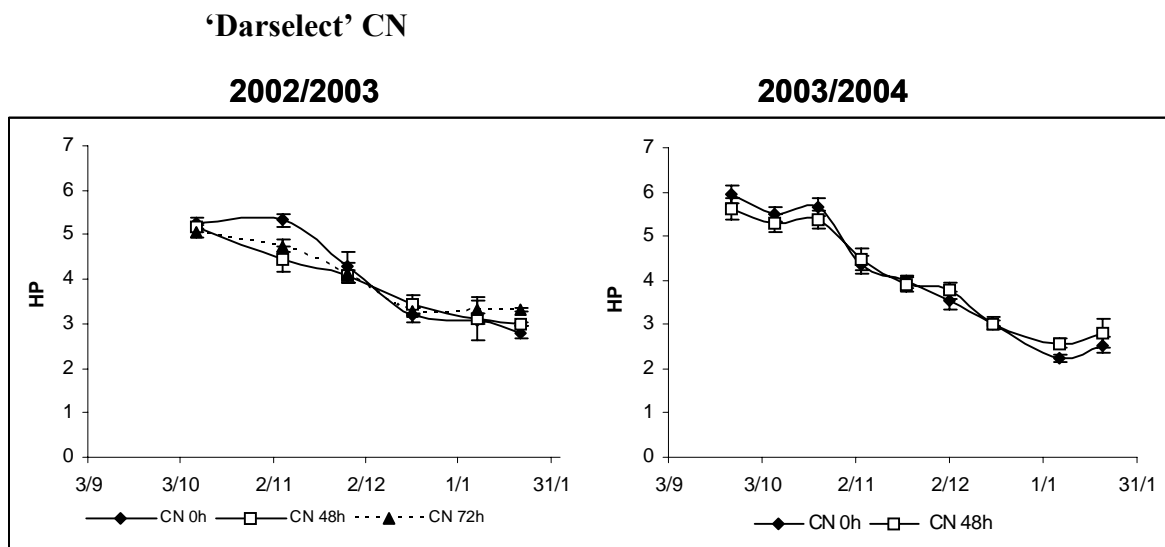


Figure 23 – Humidité pondérale (HP) des bourgeons de la variété Darselect pour les années 2002/2003 et 2003/2004, mesurés après 0, 48 (2002/2003 et 2003/2004) et 72 (2002/2003) heures d’acclimatation, plants du traitement CN. La barre représente l’erreur-type.

'Darselect' CN

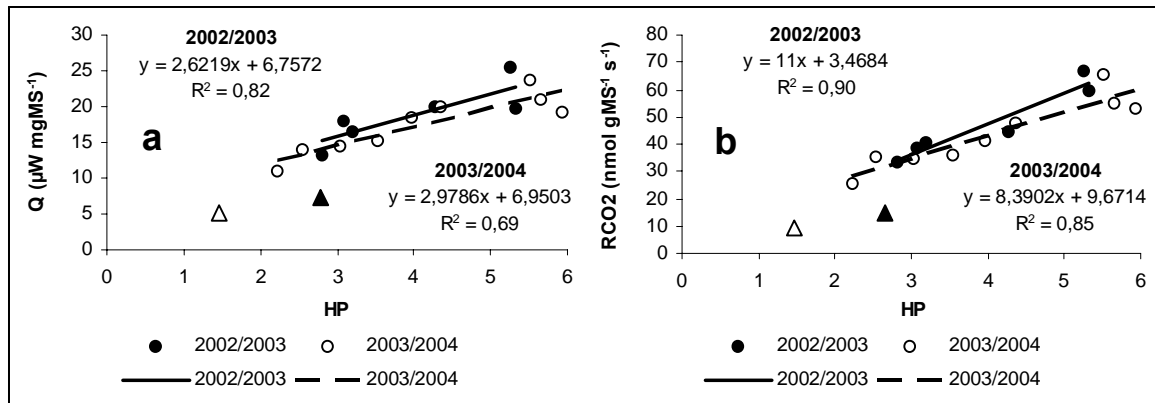


Figure 24 – Régression entre l'humidité pondérale (HP) et le flux de chaleur métabolique 'Q' (a) et le flux de respiration (RCO₂) (b) mesurés sans acclimatation, chez les bourgeons des plants 'Darselect' sous traitement CN en 2002/2003 et 2003/2004. Les triangles représentent les valeurs mesurées après 13 jours de traitement SF: ▲ 2002/2003; △ 2003/2004 (non incluses dans la régression).

V.3.2 – Traitement froid (TF)

La tendance générale pour les 3 années de traitements TF appliqués à Gariguette est une diminution de l'humidité pondérale mesurée sur les bourgeons sans acclimatation (Figure 25). On note cependant une remontée des valeurs à la mi-décembre 2003 (mais la valeur de janvier de 2004 est à nouveau en diminution) et en janvier de 2005. Parmi les effets de l'acclimatation on peut distinguer la tendance à l'augmentation des valeurs à la fin des traitements.

'Gariguette' TF

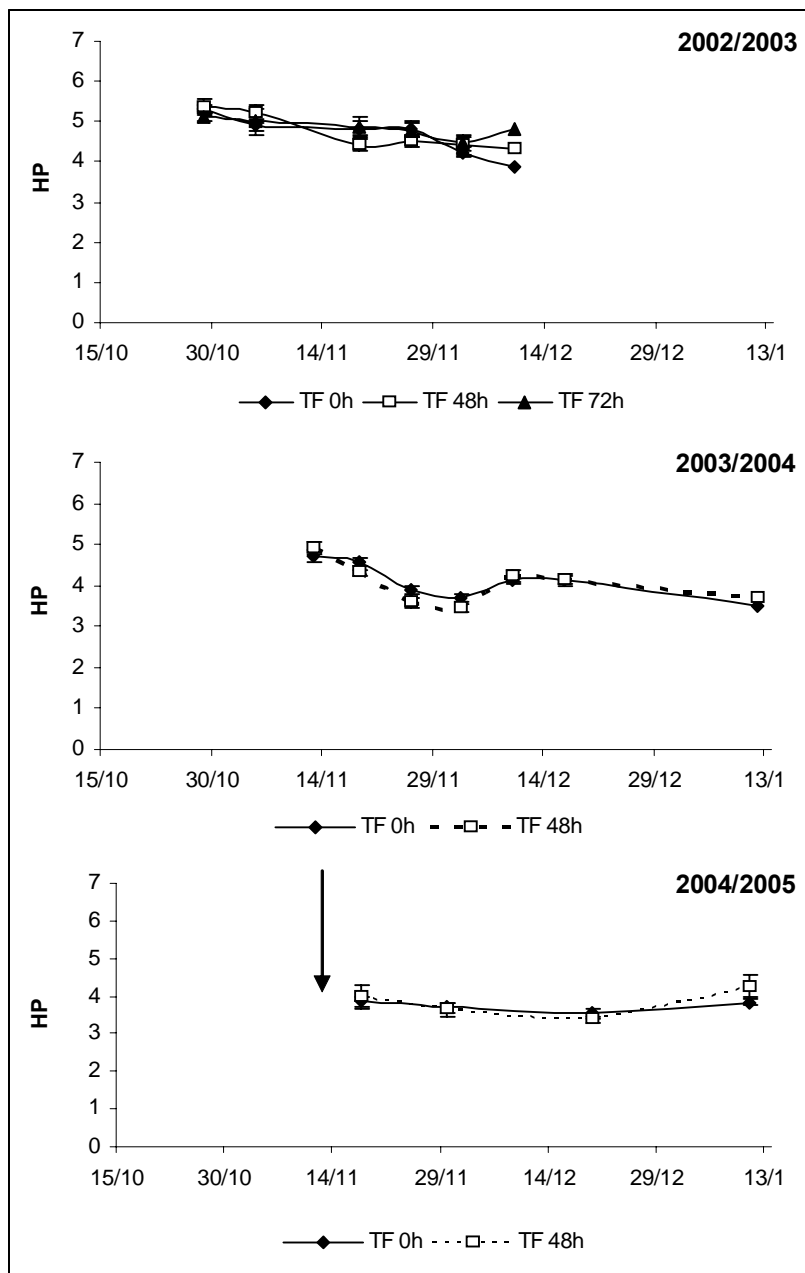


Figure 25 – Humidité pondérale (HP) des bourgeons de la variété Gariguette pour les années 2002/2003, 2003/2004 et 2004/2005, mesurés après 0, 48 (2002/2003, 2003/2004 et 2004/2005) et 72 (2002/2003) heures d’acclimatation, plants du traitement TF. La barre représente l’erreur-type.

V.3.3 – Stockage au froid (SF)

Au cours des traitements SF les dynamiques de l'humidité pondérale des bourgeons mesurés sur les bourgeons sans acclimatation (valeur '0h'), ainsi que les écarts induits à chaque date par l'acclimatation entre les valeurs '0h' et les valeurs '48h' et '72h' éventuellement, sont qualitativement très semblables pour tous les cas où les mesures ont été faites : Gariguette et Elsanta (plants frigo à racines nues) en 2002 et 2003, Darselect (tray plants) en 2003 et 2004. Nous ne montrons à titre d'exemple que les résultats de Darselect.

Les valeurs '0h' d'HP diminuent nettement au début des traitements et atteignent, au bout de 2 mois au maximum, des valeurs qui restent ensuite en général assez stables jusqu'à la fin des traitements SF (Figure 26). Rapidement après le début des traitements, l'acclimatation à 20°C se traduit par l'apparition et/ou l'augmentation des écarts entre les valeurs avant et après acclimatation (les dernières étant plus élevées). Cette augmentation se poursuit pendant des durées variables selon la variété et l'année (quelques mois) puis s'affaiblit beaucoup ou s'arrête.

D'une façon générale, ces dynamiques et ces écarts apparaissent bien parallèles à ceux des valeurs de Q et RCO₂. Nous avons alors calculé les corrélations entre les valeurs de HP, et celles de Q et RCO₂ pour l'ensemble des cas expérimentaux ; les graphiques correspondants sont les figures 27, 28 et 29. On note que les paramètres de ces régressions sont différents (en particulier, pentes plus fortes) de ceux des régressions entre HP, Q et RCO₂, pour les valeurs '0h' des traitements CN (Figure 24).

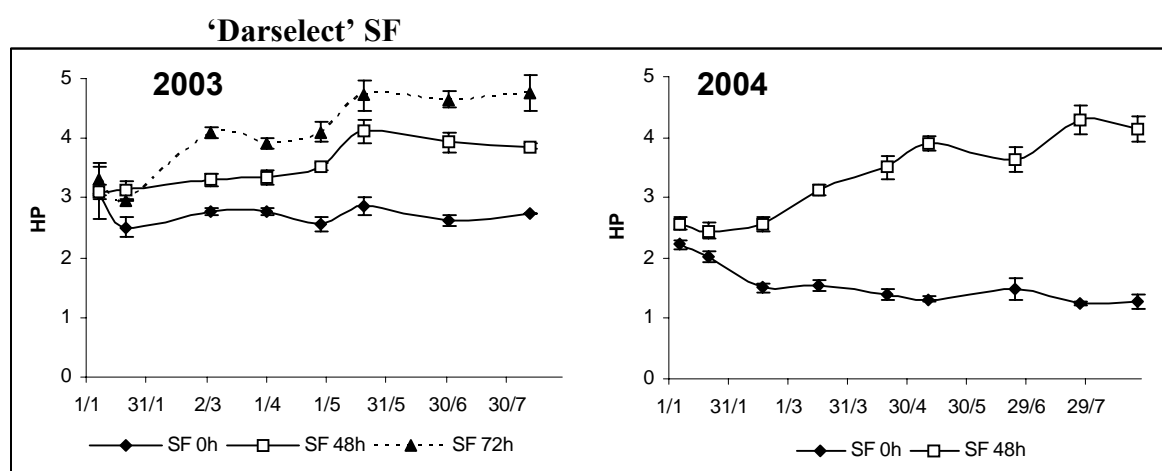


Figure 26 – Humidité pondérale (HP) des bourgeons de la variété Darselect pour les années 2003 et 2004, mesurés après 0, 48 (2003 et 2004) et 72 (2003) heures d’acclimatation, plants du traitement SF. La barre représente l’erreur-type.

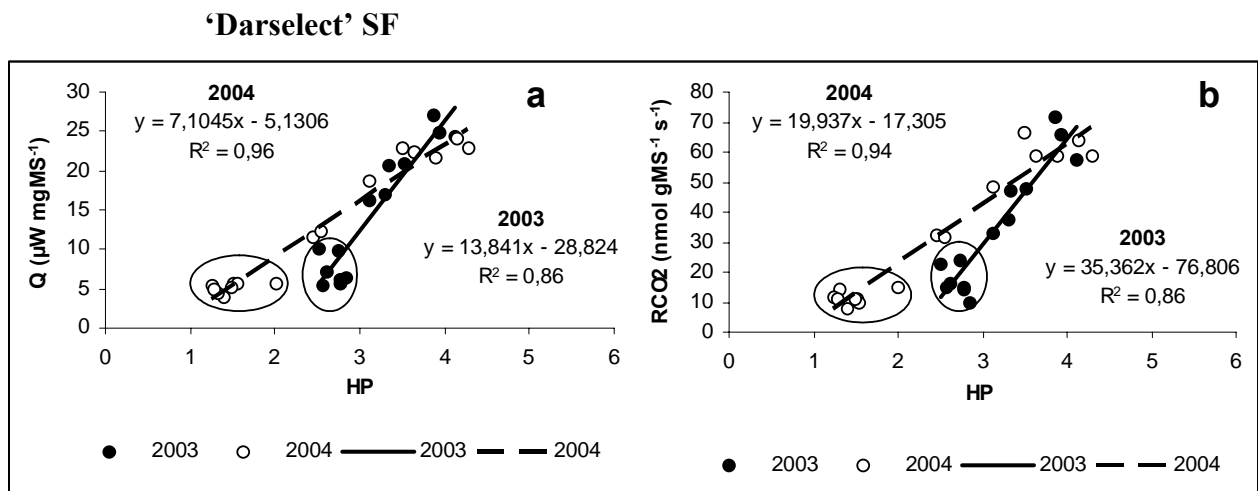


Figure 27 – Régression entre l’humidité pondérale (HP) et le flux de chaleur métabolique (Q) (a) et le flux respiratoire (RCO₂) (b) chez les bourgeons des plants ‘Darselect’ sous traitement SF en 2003 et 2004. Les points correspondent aux valeurs mesurées avant acclimatation sont dans le cercle ; les autres points correspondent aux valeurs mesurées après 48 heures d’acclimatation.

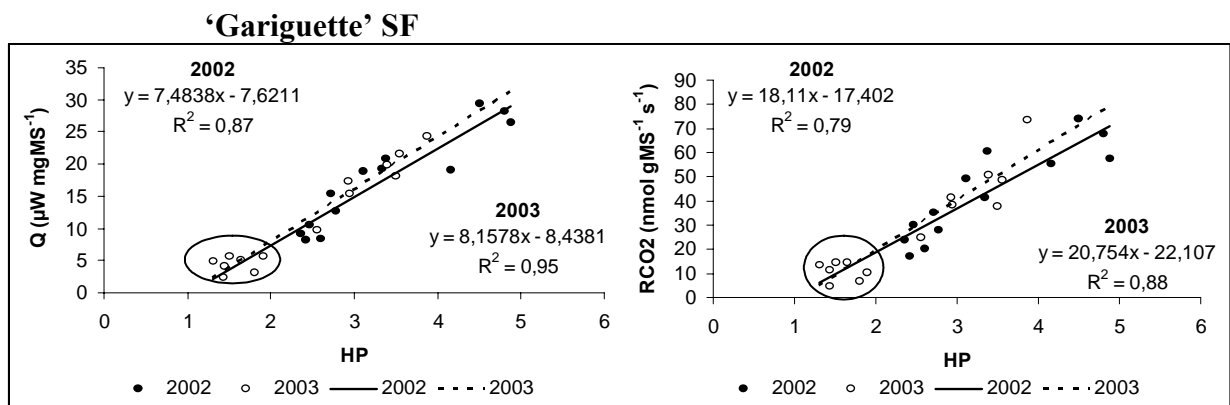


Figure 28 – Régression entre l’humidité pondérale (HP) et le flux de chaleur métabolique (Q) et le flux respiratoire (RCO₂) chez les bourgeons des plants ‘Gariguette’ sous traitement SF en 2002 et 2003. Valeurs mesurées avant acclimatation : en 2002 les points sont ‘dispersés’ au milieu des autres points (48 heures d’acclimatation); en 2003 les points sont dans le cercle.

'Elsanta' SF

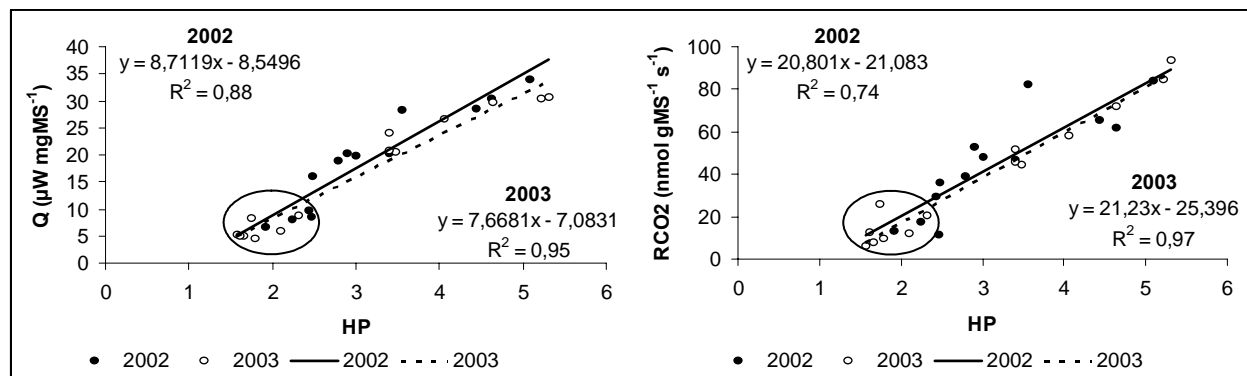


Figure 29 - Régression entre l'humidité pondérale (HP) et le flux de chaleur métabolique (Q) et le flux respiratoire (RCO₂) chez les bourgeons des plants 'Elsanta' sous traitement SF en 2002 et 2003. Valeurs mesurées avant acclimatation : en 2002 les points sont 'dispersés' au milieu des autres points (48 heures d'acclimatation); en 2003 les points sont dans le cercle.

VI – DISCUSSION

VI.1 – Capacité de croissance des bourgeons

VI.1.1 - Sous CN et TF

Le résultats du test pétiole pour le traitement CN indiquent pour les 2 variétés étudiées, que pendant l'automne, sous les conditions de climat tempéré, la capacité de croissance diminue, atteint un niveau minimal qu'elle garde plus ou moins longtemps, puis remonte. Cette dynamique générale correspond bien aux dynamiques d'endodormance qui ont été décrites sous climat tempéré chez les bourgeons de nombreuses espèces d'arbre (Arias et Crabbé, 1975; Barnola et al., 1976; Rageau, 1978; Brunel, 2001). Cependant le problème qui n'est pas résolu encore pour le test pétiole apparaît bien : nous n'avons pas de valeur seuil du paramètre utilisé, permettant de déterminer un début et une fin à l'endodormance.

Un ensemble de données pourrait indiquer une piste pour solutionner ce problème. Nous avons indiqué que, soit sous CN soit sous TF, quand les dates des suivis par le test pétiole sont suffisamment tardives et pas trop espacées (sous CN : Gariguettes et Darselect en 2003, Gariguettes en 2004 – Figures 5 et 6 ; sous TF : Gariguettes en 2002 et 2003 – Figure 7), la remontée des valeurs semble atteindre un plafond. Tout se passe comme si l'évolution d'état des bourgeons sous l'influence du facteur actif de cette évolution à cette époque (la température), était arrivée à un terme : des doses 'supplémentaires' du facteur ne changent plus cet état.

Les données du traitement SF confirmeraient bien cela : les 'doses' prolongées de froid n'entraînent pas d'augmentation de la longueur des pétioles. Il est tentant d'associer la fin de l'endodormance à ce phénomène; les valeurs de longueur de pétiole correspondant à ces paliers pourraient être les valeurs seuils qui font défaut jusqu'à maintenant. Ces valeurs seuils pourraient être des caractéristiques variétales, comme le sont les délais de débourrement des bourgeons de arbres pour le test 'boutures' (Balandier et al., 1993).

Nos données ne sont pas suffisamment répétées, même pour Gariguettes, pour que l'on puisse déjà proposer des valeurs sûres et précises, mais on peut indiquer quelle est probablement aux environs de 13 cm pour Gariguettes, Darselect et même pour Elsanta si on se base sur les valeurs observées pour le traitement SF, seules données du test 'pétiole' que nous avons pour cette variété. Cette valeur plafond est approximativement celle que montrait la variété Favette dans l'étude de (Dovilliers, 1991).

Il y a dans nos résultats un élément qui relativise ce que nous venons d'exposer : à la fin du traitement TF, la longueur de référence des pétioles chez Gariguettes en 2003/2004 et

fin 2004 a dépassé cette valeur ; en 2003/2004 on voit clairement qu'il s'agit d'une reprise d'augmentation de la valeur après un palier d'un mois. On peut aussi imaginer que la dernière valeur obtenue sous CN chez 'Darselect' en 2003 est l'amorce d'une telle reprise. De tels paliers, suivis de nouvelles augmentations dans les évolutions sous CN des valeurs fournies par test 'pétiole', sont visibles dans les figures du travail de (Risser et Robert, 1993), du moins chez 2 des 3 variétés étudiées, à des niveaux par ailleurs inférieurs à 13 cm (environ 9 cm pour 'Belrubi' et 8 cm pour 'Redgauntlet'). On peut aussi en voir dans les résultats de (Robert, 1996) sur quelques variétés soumises à des traitements de froid artificiel assez longs ; cependant les paliers sont assez peu marqués au milieu d'augmentations assez continues des valeurs de longueur de pétioles.

Il est difficile d'interpréter de telles dynamiques. Toutefois, nous proposons une piste de réflexion qui repose sur un point faible du test pétiole, supposé mesurer la capacité de croissance intrinsèque du bourgeon. En réalité, les mesures de croissance sont faites sur les pétioles des bourgeons en place sur la plante entière. La réponse de croissance du bourgeon peut donc dépendre des 'influences' du reste de la plante au cours même du test ; la nature et l'intensité de ces influences peuvent changer avec le temps, en suivant des lois de réponse aux conditions d'environnement qui peuvent être différentes de celles qui déterminent l'évolution de la capacité de croissance proprement dite. On peut à ce sujet penser aux statuts trophiques des différentes parties du plant de fraisier. On sait que les teneurs en glucides solubles du rhizome et des racines dépendent de la température sur la base du phénomène d'hydrolyse progressive de l'amidon sous température fraîche (Raynal-Lacroix et al., 1999). La possibilité qu'ont les bourgeons de s'alimenter en sucres solubles pendant le test 'pétiole' pourrait donc se retrouver augmentée au cours de la fin de l'automne puis de l'hiver, ou bien au cours de traitements au froid, ce qui se traduirait par une croissance plus forte au cours du test.

Il resterait, c'est vrai, à expliquer pourquoi l'augmentation de longueurs des pétioles ne se produit pas sous les traitements SF. Est-ce parce que le niveau de température de ces traitements ($\leq -2^{\circ}\text{C}$) ne permet pas l'hydrolyse de l'amidon avec la même vitesse que sous les conditions naturelles ou les traitements à $+2^{\circ}\text{C}$? Il semble que cette hydrolyse soit en fait assez importante au début des stockages au froid (Lieten et al., 1995; Raynal-Lacroix et al., 1999).

Si l'on prend 13 cm comme valeur seuil permettant de décider si les bourgeon sont en endodormance ou pas, et qu'on admet que cette limite vaut autant pour l'installation que pour la sortie de l'endodormance, alors dans tous les cas que nous avons étudiés, les bourgeons subissaient déjà l'endodormance dès les premières dates d'observation. Celle-ci semblerait

donc commencer couramment dès avant septembre. En 2003 une surprenante augmentation initiale au cours de septembre, est observée chez Gariguette et Darselect. Ne pourrait-on pas voir là un arrière - effet des températures particulièrement élevées du mois d'août 2003 (maxima de plusieurs journées $>40^{\circ}\text{C}$ – données non présentées), ayant induit un stress chez les plants ?

La phase d'intensification de l'endodormance semble dans tous les cas être achevée vers la mi-octobre. En 2002 chez Gariguette, elle semble se terminer seulement à la fin d'octobre mais le manque de valeurs disponibles entre mi-septembre et fin octobre rend incertaine cette conclusion. Cette quasi similitude des dynamiques d'entrée en dormance conforterait alors l'idée que la photopériode décroissante est un facteur majeur du déterminisme de l'entrée en endodormance. Nous n'avons, en tout cas, pas trouvé de relation quantifiée intéressante entre l'entrée en endodormance et les températures : la période d'entrée en endodormance que nous mettons en évidence de façon générale, correspond tout à fait à celles qui sont approchées par le test 'pétiole' dans les études en conditions naturelles de (Dovilliers, 1991; Henry, 1999) et (Bodson, 2002), ce dernier auteur étudiant *Elsanta* sous des conditions contrôlées simulant un été et un automne 'moyens'.

Pour la sortie d'endodormance, il est clair que les températures froides ont joué le rôle prépondérant dans les cas que nous avons observés. Sur la base des premières observations, nous pensons, que les valeurs d'action-froid calculés sur la base du modèle couramment utilisé pour le fraisier (somme des heures à température $\leq 8^{\circ}\text{C}$), ne sont pas en cohérence avec les dynamiques de sortie d'endodormance. Nous n'avons toutefois, pas vraiment exploré la question.

VI.1.2 - Sous SF

En considérant globalement les données, on peut conclure que le stockage à environ -2°C ne modifie pas la capacité de croissance des bourgeons, même au terme de près de 8 mois. Nous avons déjà indiqué que sous ces conditions, la longueur de référence du pétiole reste bien d'environ 13 cm (pour Gariguette en 2002, elle serait un peu plus forte – 15 cm).

En ce qui concerne les fluctuations particulières à l'année 2002, (valeurs élevées début juin et fin août) leur parallélisme étroit entre Gariguette et *Elsanta*, incite à en chercher la cause dans des 'perturbations' ayant pu affecter en même temps Gariguette et *Elsanta*, c'est-à-dire les conditions soit du test pétiole, soit du stockage au froid lui-même. Le suivi qui a été fait, sur la chambre climatisée utilisée pour le test 'pétiole' (en particulier le relevé des

températures) semble exclure la première hypothèse. Malheureusement, nous n'avons aucun relevé continu des conditions de stockage au froid cette année là ; la surveillance de la chambre froide n'a pas permis de détecter de telles perturbations, mais elle a été très irrégulière. Cette hypothèse ne peut donc être directement testée.

VI.2 - Flux de chaleur métabolique (Q), respiration (RCO₂) et paramètre 'potentiel de croissance' (RsgΔHb) des bourgeons

Quand on voudra désigner l'ensemble des paramètres, on écrira 'les paramètres'.

VI.2.1 - Comparaison des mesures faites à 18°C et 20°C

L'augmentation de la respiration et de la chaleur métabolique des organes végétaux avec la température, sous un éventail de températures assez large, montant en général au moins jusqu'à 25°C, est classique (Hansen et al., 1989; Atkins et Tjoelker, 2003). Nos résultats confirment cela entre 18 et 20°C.

La plus grande significativité des différences de valeurs pour les mesures à 20°C par rapport à 18°C trouvées entre traitements, variétés, années, dates, pose la question de l'intérêt qu'il y aurait à augmenter la température de mesure de ces paramètres, dans l'optique de comparaison de ces traitements, variétés, années, dates... Un travail intéressant pourrait être de rechercher l'optimum de température dans cette optique, qui bien sûr dépendrait étroitement de l'optimum thermique de chacun des paramètres Q et RCO₂.

VI.2.2 - Problème de la variabilité des valeurs de Q et RCO₂

Il apparaît bien que la variabilité des valeurs (indiquée par l'erreur-type) est plus grande pour RCO₂ que pour Q. Comme les mesures des deux paramètres se font toujours au cours d'une séquence sur le même échantillon, il est probable que cette différence de variabilité provient d'aléas particuliers à la mesure de RCO₂. Elle implique, c'est vrai, quelques manipulations supplémentaires et un processus de piégeage du CO₂ par la soude dans une capsule, dont toutes les conditions ne sont pas forcément contrôlées. C'est un problème méthodologique que nous avons probablement négligé.

VI.2.3 - Paramètres mesurés sans acclimatation des plants ('0h')

VI.2.3.1 - Les valeurs de paramètres mesurés sans acclimatation ('0h') ne correspondent pas à la capacité de croissance des bourgeons

Sur l'ensemble des cas 'traitement x année x variété x date' nous ne pouvons trouver de correspondance entre la longueur de référence du test 'pétiole' et les valeurs '0h' de Q, RCO₂ ou RsgΔHb.

- Pour Q et RCO₂

Sous CN les dynamiques de Q et RCO₂ ont toutes présenté une décroissance quasi continue (jusqu'à janvier compris chez Darselect), alors que la longueur des pétioles décroissait en général jusqu'en novembre, puis augmentait. (Henry, 1999) avait trouvé la même chose.

Les traitements TF entraînaient immédiatement une descente brutale des valeurs de Q et RCO₂, tandis que la longueur des pétioles augmentait.

Sous SF les valeurs de Q et RCO₂ restaient très faibles alors que la longueur des pétioles était élevée.

- Pour RsgΔHb

On peut jusqu'à un certain point, parler de parallélisme, assez lâche, entre les évolutions de Q et RCO₂ et celles de RsgΔHb.

Mais les dynamiques de RsgΔHb sont beaucoup moins évidentes à décrire que celles de Q et RCO₂ ; elles sont plus fluctuantes et l'erreur-type des valeurs est généralement très grande. Il est donc clair que dans les conditions méthodologiques de l'étude, les valeurs de RsgΔHb ne peuvent servir d'indicateur de la capacité de croissance des bourgeons de fraisier.

On peut remarquer que ces valeurs sont autour de zéro ou plutôt négatives pour les bourgeons de plants qui subissent des températures froides (conditions naturelles en fin d'automne et début d'hiver, traitement de froid ou conservation au froid).

- Conclusion

Nos résultats sur fraisier apportent donc une forte confirmation à la conclusion qu'avaient tiré un certain nombre d'auteurs ayant mesuré la respiration des organes d'arbres pendant l'automne et l'hiver : les valeurs de la respiration chez les bourgeons d'arbres soumis

à des températures froides (conditions naturelles, traitement froid), n'indiquent pas les changements de la capacité de croissance des bourgeons qui se produisent. (Henry, 1999) chez le fraisier et (Gardea et al., 2000) chez le pommier ont, en plus de RCO_2 , mesuré Q ; les conclusions sont les mêmes (en fait, Henry écrit que la remontée des valeurs à la fin de janvier coïncide avec la sortie de l'endodormance, mais le test 'pétiole' qu'il a réalisé semble bien indiquer que cette sortie a eu lieu plus tôt).

(Gardea et al., 2000) ont également calculé $R_{sg}\Delta H_b$: son évolution au cours du traitement au froid a été chaotique, ses valeurs restent proches de 0, tout comme le montrent nos données.

VI.2.3.2 - Les valeurs des paramètres Q et RCO_2 mesurés sans acclimatation ('0h') sont fortement déterminées par le niveau de température des quelques jours précédant la mesure

Les corrélations trouvées entre la température des périodes précédant les mesures et les valeurs retrouvées sont assez remarquables (Figures 14 et 15). Les valeurs observées après le transfert des plants des conditions naturelles vers les conditions des traitements TF et SF, (Figures 16 et 19 en particulier), apportent des indications supplémentaires sur la réponse de ces paramètres à un abaissement de la température. Ce qui semble en fait déterminé par la température ce sont les niveaux vers lesquels les valeurs tendent asymptotiquement, d'autant plus faibles que la température est basse. Le délai avec lequel elles deviennent proches de ces niveaux dépend des niveaux de départ (valeurs au moment du transfert) ; à titre d'exemple pour les plants de Darselect entrant sous SF (Figure 19), le délai est d'environ 7 semaines en 2003 et de 3 semaines en 2004. On peut noter que les dynamiques sont similaires pour les bourgeons que nous avons caractérisés endodormants (dynamiques sous TF) et pour les bourgeons sortis d'endodormance (dynamiques sous SF). Il serait intéressant de savoir si des transferts au froid de plants avant l'entrée en endodormance des bourgeons donneraient les mêmes dynamiques.

Il est donc clair que les corrélations entre températures et valeurs de paramètres, qu'on a trouvées optimales pour des périodes de 5 jours précédant la mesure, ne sont qu'un reflet du déterminisme exact de la température sur ces valeurs.

Les figures 16 à 19 indiquent que les niveaux caractéristiques d'une température donnée peuvent différer d'une année à l'autre, d'une variété à l'autre, ce que répercutent les différences entre paramètres des corrélations (pentes et R^2 - Figures 14 et 15). Ces dernières

semblent indiquer que les différences entre variétés naissent au niveau des températures faibles, étant peu perceptibles pour les températures de l'ordre de 20°C.

Notons que pour Darselect en 2003/2004 (Figure 13), la mesure de fin septembre 2003 qui correspond à la mesure la plus haute en température (21°C) donne le point avec l'écart le plus important par rapport à la droite de tendance ; c'est à la même date qu'une valeur 'anormalement' faible a été fournie par le test 'pétiole', ce qui conforte l'hypothèse qu'à cette date les bourgeons étaient dans un état 'anormal'.

Ce type de réponse n'a pas, à notre connaissance, été mis en évidence jusqu'à maintenant. Cependant, dans un certain nombre de travaux, les données montrées peuvent facilement être interprétées sur la base des réponses que nous venons de caractériser. Ce serait le cas de la diminution de RCO₂ observées par (Fielder et Owens, 1992) entre septembre et décembre chez les zones terminales de rameaux de sapin Douglas ; et aussi par (Myking, 1998) chez les bourgeons de diverses espèces, d'octobre à février ; de celle de Q qu'indiquent les données fournies par (Gardea et al., 1994a) entre septembre et janvier pour les bourgeons de la vigne. Ces auteurs font la relation avec l'entrée en endormance sur la période septembre et novembre, mais ne commentent pas la diminution qui se poursuit alors que l'endormance se lève. (Gardea et al., 2000), ont transféré des pommiers endormants des conditions naturelles vers une chambre à 4°C ; Q et plus clairement encore RCO₂ ont diminué pendant les premières 600 heures de traitement (*Figure 1 et 2, 0 day forcing, p 91* de leur publication).

Est-ce que cette influence de la température sur les valeurs des paramètres Q et RCO₂ mesurées avant acclimatation pourrait expliquer les 'anomalies' de leurs dynamiques sous SF en 2002 (on observe des valeurs élevées à la fois chez Gariguette et Elsanta, début juin et fin d'août) ? Nous avons déjà évoqué l'hypothèse de perturbations dans les conditions de SF comme base des irrégularités de longueur des pétioles observées dans les mêmes cas. Bien sur, cela ne peut, aussi pour les anomalies de Q et RCO₂, rester pour l'instant qu'une hypothèse. Notons par ailleurs qu'il n'y a pas coïncidence entre les anomalies de longueur de pétiole et de valeurs de Q et RCO₂.

VI.2.3.3 - Le différentiel entre valeurs '0h' et '48h'/'72h' des paramètres est un bon indicateur de la capacité de croissance des bourgeons

Nous avons vu que des auteurs ont fait le rapprochement chez les arbres entre l'apparition en conditions naturelles d'un différentiel entre valeurs mesurées avant et après

l'acclimatation (à des moments où les valeurs mesurées sans acclimatation ont encore les bas niveaux qu'elles ont eu en général depuis l'automne) et la fin de l'endodormance : mais la mise en relation précise avec l'évolution d'état des bourgeons n'a jamais vraiment été faite ; faute d'utilisation par les chercheurs de méthode de référence pour l'évaluation parallèle de la capacité de croissance des bourgeons, l'époque de fin d'endodormance est restée une approximation.

Dans l'étude de (Gardea et al., 2000) l'évolution des bourgeons n'a été suivie que par une méthode peu précise (taux de débourrement des bourgeons en un temps donné des plants entiers forcés), mais l'utilisation d'un traitement de froid contrôlé permet tout même de cerner assez bien cette évolution tout au cours du forçage (30 jours). Ce différentiel des valeurs de Q et RCO₂ augmentait avec une vitesse proportionnelle à la dose de froid reçue auparavant ; jusqu'à 15 jours de forçage l'augmentation visible de RsgΔHb était la même quelle que soit la dose de froid reçue ; c'est seulement entre 15 et 30 jours de forçage que l'augmentation de RsgΔHb dépendait de cette dose (augmentation accrue même jusqu'à 1200 heures de froid, puis semblant plafonner).

Nos résultats permettent de mettre en parallèle directement les évolutions des différentiels de valeurs de Q, RCO₂ et RsgΔHb entre '0h' et '48h'/'72h' d'acclimatation et celles de la capacité de croissance grâce à la mise en oeuvre du test 'pétiole' parallèlement aux autres méthodes.

En ce qui concerne Q et RCO₂, nous pouvons dire que nous confirmons les résultats de la littérature en précisant l'existence du lien entre récupération de la capacité de croissance des bourgeons et apparition d'un différentiel d'augmentation entre valeurs avant et après acclimatation. Toutefois, il faut reconnaître les limites de nos résultats : ce sont essentiellement ceux des traitements TF qui donnent les indications les plus nettes, surtout en 2003/2004 et 2004/2005. Pour les traitements CN les indications de mesures de Q et RCO₂ sont beaucoup moins assurées. Pour Gariguet, le différentiel n'apparaît pas à la dernière date de mesure en 2002 alors que le test 'pétiole' indique que les bourgeons sont sortis d'endodormance. Pour Darselect, à la dernière date de mesure en 2003/2004 le différentiel qui coïncidait bien avec la sortie de l'endodormance depuis la mi-décembre, change de sens.

En ce qui concerne RsgΔHb, seul le cas du traitement TF en 2003/2004 fait apparaître un différentiel des valeurs '0h' – '48h' qui pourrait coïncider avec la sortie d'endodormance des bourgeons. Dans tous les autres cas, le caractère chaotique de l'évolution du différentiel (les valeurs ayant par ailleurs de fortes erreurs-type) empêche toute mise en correspondance.

La difficulté d'obtention de différentiels significatifs pourrait-elle être résolue par une augmentation de la durée de l'acclimatation ? Les résultats de (Gardea et al., 1994; Gardea et al., 2000) indiquent que chez les bourgeons ayant reçu des doses de froid suffisant en principe à lever leur endodormance, l'augmentation de valeurs des paramètres se poursuit sous forçage sur des durées assez longues (10 jours pour Q et RCO₂ chez la vigne ; 30 jours pour Q, RCO₂ et RsgΔHb chez le pommier) ; rien n'indiquant qu'elle ne continue pas au-delà. Nos résultats sont assez différents. L'examen des différentiels des valeurs des paramètres entre '48h' et '72h' dans les cas où elles ont été mesurées, indique qu'ils n'apparaîtraient à peu près clairement que pour certains des traitements SF. Leur sens et leur amplitude ne sont d'ailleurs pas tout à fait constants au long de ces traitements-là (on approche le plus de la régularité en 2003).

Les valeurs de Q et RCO₂ ont été mesurées à '72h' et '216h' au cours du traitement SF sur Gariguette en 2002. Au début du traitement, le différentiel était en faveur des valeurs '216h', mais la tendance s'est vite inversée.

Une explication à cette limitation dans le temps de l'augmentation des valeurs des paramètres sous acclimatation peut être recherchée au niveau du conditionnement des plants au cours de l'acclimatation : (Gardea et al., 2000), ont forcé à 25°C leurs jeunes pommiers alors qu'ils étaient plantés sur un 'milieu de propagation standard' ; nos plants de fraisiers ont été mis sous acclimatation avec la partie racinaire telle qu'elle était au cours du traitement d'où provenaient les plants (soit à racines nues pour les plants type 'plants frigo', soit en motte pour les 'tray plants') et simplement baignée dans l'eau pure. On peut penser que les plants ont souffert d'une certaine carence minérale, qui a limité en quelques jours l'activité générale des plants, et des bourgeons en particulier. Cette hypothèse serait facilement testable. Si elle se vérifiait cela suggérerait une modification dans les conditions d'acclimatation : une fourniture minérale pourrait permettre aux plants et aux bourgeons d'exprimer complètement leurs potentialités, ce qui pourrait améliorer le pouvoir de la méthode pour caractériser la capacité de croissance des bourgeons.

VI.2.3.4 - Pour tous les traitements de fortes corrélations existent entre les valeurs de HP et celles de Q et RCO₂

L'examen des paramètres des régressions permet de distinguer le comportement des bourgeons, d'une part de plants sous les traitements CN, d'autre part au cours d'acclimatation

réalisées sur des plants sous traitement SF (on peut se reporter aux figures 24 et 27 illustrant cela chez la variété Darselect).

Dans le cas des traitements CN les différences dans les paramètres des droites de régression permettent de dire qu'un effet année (Figure 24) et un effet variété existent.

Dans les cas de l'acclimatation des plants sous traitement SF, les pentes des droites de régression sont nettement plus accentuées. On peut se rendre compte que c'est parce que Q et RCO₂ ont des valeurs minimales plus basses et maximales plus élevées que dans le premier cas, sur un éventail comparable des valeurs de HP. Cela signifie que la physiologie des bourgeons n'est probablement pas la même dans les 2 cas. On peut comprendre que le changement se produit dans les premiers temps d'entrée des plants sous traitement SF. En effet, pour ces plants, les points correspondant aux valeurs stabilisées (2 à 4 semaines selon l'année) sont déjà éloignés des droites de régression établies pour les bourgeons des plants sous CN (Figure 24). Tout se passe comme si le traitement SF parvenait à faire baisser les valeurs de Q et RCO₂ plus rapidement que celles de HP.

On peut par ailleurs remarquer que les points qui correspondent aux 'anomalies' des dynamiques des valeurs '0h' de Q et RCO₂ chez Gariguette et Elsanta sous traitement SF en 2002, ne sont donc pas regroupés comme ils le sont en 2003 (points dans les cercles, Figures 27, 28 et 29), mais qu'ils restent bien proches des droites de régression. Tout se passe comme si les phénomènes subis par les bourgeons pendant les anomalies avaient eu la même base physiologique que l'acclimatation (forçage). Nous avons donné (en absence de suivi direct des conditions effectives du traitement SF) l'hypothèse de perturbations dans ces conditions pour expliquer les anomalies de 2002 (Figures 17 et 18), et évoqué la possibilité que la température soit impliquée, avec l'idée qu'il y a eu des problèmes de régulation thermique. Les résultats que nous venons de donner confortent cette hypothèse : des réchauffements ont pu entraîner la montée des valeurs des paramètres ; le réchauffement de fin mai – début juin aurait été temporaire, le retour à la température de consigne ayant entraîné le retour des valeurs à leurs niveau antérieur. Si l'hypothèse est bonne, on notera qu'elle indique que les évolutions des paramètres en fonction de la température sont réversibles chez les bourgeons (sortis d'endodormance).

Les variations des valeurs des paramètres de droites de régression permettent de dire qu'il y a :

- un effet 'année' : les différences entre 2003 et 2004 chez 'Darselect' sont très accentuées (Figure 27).

- un effet 'variété' : Gariguettes semble se comporter de façon assez proche d'Elsanta (Figures 28 et 29), mais ces deux variétés semblent se comporter de façon bien différente de Darselect (sur la base des valeurs de 2003).

VI.3 - Quelques réflexions sur la 'physiologie' des réponses de Q, RCO₂ et HP à la température observées dans notre travail

VI.3.1 - Les réponses de la respiration ne cadrent pas avec l'acclimatation thermique telle que la décrivent les écophysiologistes

Les réponses d'acclimatation des plantes à la température classiquement décrites, sont une augmentation de la respiration (au moins sur la plage de températures tièdes à élevées) en réponse à un abaissement de température pendant quelques jours et, inversement, une diminution de la respiration en réponse à une élévation de la température (Atkins et Tjoelker, 2003). Nous constatons l'inverse dans presque tous les cas expérimentaux de notre étude. Les figures 14 et 15 en sont des illustrations claires en ce qui concerne les phénomènes en conditions naturelles. Pour l'acclimatation à 20°C, qui correspond toujours à un réchauffement dans notre étude, une augmentation de la respiration a été constatée sauf pour les bourgeons que nous venons de caractériser comme endodormants (mais dans ce cas l'éventuelle diminution de la respiration reste faible).

Il nous est difficile de proposer une explication à cette divergence. Nous pouvons suggérer que l'acclimatation classiquement étudiée concerne des tissus en phase de croissance très active alors que notre matériel d'étude est au mieux en croissance faible. Nous pouvons, ainsi signaler que les données de Robert (1996) montrent une diminution des teneurs en nucléotides des bourgeons des plants en conditions naturelles en automne et, surtout de ceux stockés au froid (diminution forte juste après passage au froid). Le métabolisme nucléotidique serait donc affecté par les changements de température, parallèlement aux changements du métabolisme général reflétés par la respiration.

VI.3.2 - Les évolutions des paramètres en réponse aux changements de température ont une certaine inertie

Nous avons déjà commenté à ce sujet les résultats (pour les valeurs '0h') sous traitement TF et SF, c'est-à-dire les situations d'abaissement des températures.

Pour les situations d'augmentation des températures, il est évident que l'augmentation correspondante des valeurs n'est pas instantanée, sinon dans les minutes ou dizaines de minutes correspondant à l'attente des plants avant mesure au laboratoire et aux délais des mesures elles-mêmes (sans parler des cas où il y a eu transfert entre Lanxade et Clermont Ferrand) les tissus auraient manifesté ces augmentations avant la fin des mesures.

On peut en déduire que le fonctionnement métabolique des tissus est piloté lui-même par la température avec cette même inertie. Cela signifie que, même si on admet qu'un bourgeon a récupéré sa pleine capacité de croissance, s'il est resté depuis constamment à faible température, alors la machinerie métabolique ne peut 'exprimer' instantanément cette capacité de croissance.

VI.3.3 - Les évolutions des paramètres en réponse aux températures tièdes (acclimatation à 20°C) dépendent de l'état des bourgeons et/ou du plant entier

C'est une façon de rappeler ce que nous avons dit sur la possibilité de caractériser la capacité de croissance des bourgeons, par l'existence ou non d'un accroissement entre les valeurs 0h et 48/72h. Dans les cas où le bourgeon est en endodormance, la machinerie métabolique ne peut pas répondre, même avec du délai, à l'augmentation de température.

Il semble que l'état du bourgeon n'est pas seul en cause dans la réponse d'acclimatation. En effet nous avons observé des évolutions dans l'importance des différentiels, même après que l'endodormance des bourgeons a été éliminée. Nous avons signalé cela pour les traitements TF en 2003/2004 et 2004/2005 et pour presque tous les traitements SF.

Nous pouvons risquer une hypothèse d'interprétation en rappelant que l'acclimatation que nous avons réalisée dans notre travail, concernait le plant entier. Ce qui se passe dans le bourgeon au cours de l'acclimatation peut dépendre de l'état du reste du plant. Si on se place au niveau trophique, on peut se souvenir que le statut glucidique des parties racinaires a été décrit comme évoluant au cours des conservations au froid, en particulier le passage au froid

entraîne une augmentation des concentrations en sucres solubles du moins pendant un certain temps (Verpont, 2003).

VI.3.4 - L'état hydrique des bourgeons et leur activité métabolique ont des liens étroits, mais qui peuvent varier un peu

Nous avons trouvé une bonne relation entre Q , RCO_2 et HP au cours de l'acclimatation des bourgeons dont l'endodormance était levée (cas des traitements SF, pour lesquels nous avons montré les régressions (Figures 27 et 28), de la fin des traitements TF et éventuellement de la fin des traitements CN). Nous confirmons ainsi les résultats de (Myking, 1998) et (Leite, 2004) sur les bourgeons des arbres, qui portent sur la période qui suit l'endodormance.

Nous avons aussi trouvé une relation entre les valeurs de ces mêmes paramètres mesurés avant acclimatation, au cours de la période automnale, et nous avons indiqué que les liens physiologiques entre Q , RCO_2 et HP n'étaient probablement pas les mêmes chez les bourgeons au cours de cette période et plus tard, après la levée d'endodormance (différence déduite des valeurs des paramètres des droites de régression). Les résultats sont rares sur les relations entre Q , RCO_2 et HP des organes de plants pérennes pendant la période où se situe majoritairement l'endodormance (l'automne sous climat tempéré). (Leite, 2004) a trouvé les évolutions de tous ces paramètres chez le pêcher assez faibles et n'a pas calculé de corrélation pour cette période. Toutefois, les données montrent des tendances à la diminution parallèle des valeurs. C'est la même chose dans le travail de (Myking, 1998).

Tout comme pour Q et RCO_2 , aucune relation pertinente ne semble pouvoir être établie entre la capacité de croissance d'un bourgeon et la valeur de son HP , sans passage par un certain forçage. Par ailleurs, les relations fortes entre HP et croissance effective ne permettent pas d'éclairer la question de la cause et de l'effet, en ce qui concerne l'eau dans le déterminisme de la croissance.

Les changements de température conduisant à des changements dans la croissance des tissus, semblent être associés obligatoirement à des changements de leur HP . Est une loi générale ? Les changements peuvent-ils être décorrélés ? Ces questions restent ouvertes, en dépit des résultats de l'expérience intéressante de Myking (1998), qui est arrivé à changer l'état hydrique des bourgeons d'arbres (par trempage) au cours d'un court forçage de 24 heures et a constaté que leur respiration était alors plus élevée que celle des bourgeons 'non humidifiés', mis à la même température.

VII - CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Notre travail conforte quelques acquis et apporte aussi des aspects nouveaux, qui indiquent des directions de recherche possibles au niveau scientifique, et qui, par ailleurs, peuvent même avoir une répercussion assez immédiate au plan finalisé. Cependant, les limites des résultats que nous avons obtenus sont bien évidentes et ceux-ci soulèvent beaucoup de questions d'ordre méthodologique.

*** Nous avons confirmé et précisé grâce au test 'pétiole', test de référence, les grands traits de la dynamique de capacité de croissance du bourgeon de fraisier sous conditions tempérées (en particulier la précocité par rapport aux bourgeons des arbres de l'entrée puis de la sortie d'endormance).** Cependant, nous n'avons pas apporté d'élément nouveau à la connaissance quantitative du déterminisme climatique de cette dynamique. Nous n'avons effectivement qu'assez peu de cas expérimentaux différents sous CN, et les traitements TF n'ont certainement pas été assez différenciés au niveau date d'application. Mais des données existent que nous n'avons pour l'instant pas réellement exploitées, par exemple du point de vue de l'essai de modèles d'évolution d'endormance ; ce travail peut être fait à brève échéance. Nous pensons au modèle classiquement utilisé pour le fraisier (sommes d'heures avec $T^{\circ}\text{C} \leq 7^{\circ}\text{C}$ ou 8°C , cette variante indiquant d'ailleurs que le modèle n'est pas vraiment 'fixé') ; mais d'autres, courants chez les arbres fruitiers, sont à tester.

Nous pensons qu'une meilleure connaissance du déterminisme climatique de la dynamique d'endormance nécessitera par ailleurs des compléments expérimentaux en conditions contrôlées (essentiellement la température), à ce qui a été fait par Risser et Robert (1993) et nos propres traitements TF ; il faut en particulier diversifier les dates et températures des traitements.

* Nous avons des interrogations quant à la 'lecture' des données du test 'pétiole' lui-même : le problème de la valeur de référence par rapport à la frontière endormance / non endormance, n'est pas réglé (par exemple le palier existe-t-il vraiment dans tous les cas). D'autre part, quels pétioles mesurer et au bout de quel délai ? Enfin, les données qu'il fournit apparaissent comme dépendantes des conditions du test. Une vraie exploration de ces questions méthodologiques ne peut être considérée comme ayant été faite jusqu'à aujourd'hui ; elle mérite d'être faite. D'ailleurs l'intérêt pourrait être assez important au plan finalisé, par exemple si on trouvait que des mesures faites au bout de délais plus courts que ceux actuellement utilisés étaient pertinentes.

* Nous avons confirmé ce qui avait été vu chez les bourgeons d'arbres : **les valeurs de RCO₂, Q et RsgΔHb mesurées sans acclimatation à température tiède ne peuvent être des indicateurs de la capacité de croissance des bourgeons.**

* Confirmation également par nos résultats des quelques données fournies par la littérature sur ce point chez les arbres : **les différentiels des valeurs de Q et de RCO₂ entre les mesures avant acclimatation et après un certain délai d'acclimatation peuvent être de bons indicateurs de la capacité de croissance des bourgeons.** On peut souligner un point qui pourrait être exploité rapidement au plan finalisé : **les évolutions de Q et RCO₂ sont très parallèles.** La mesure de Q implique moins de manipulation au niveau du microcalorimètre ; elle pourrait suffire à caractériser la capacité de croissance des bourgeons. Nous avons trouvé que les différentiels de valeurs atteignent rapidement un plafond, contrairement à la longue durée possible de l'augmentation de ces différentiels montrée dans quelques travaux chez le ligneux. Cela entraîne des interrogations sur l'influence des conditions de l'acclimatation (substrat des plants, température), la nature des tissus observés, etc ... et donc suggère des études méthodologiques qui n'ont guère été tentées jusqu'à présent (notre essai de remplacer le bourgeon par un fragment de pétiole n'a été que très préliminaire et assez peu cadré – fragment mal défini, par exemple).

* Les résultats concernant l'influence des températures de la période précédant la mesure, que nous avons obtenus dans le contexte, d'une part, des conditions naturelles de l'automne et, d'autre part, des acclimatations nous paraissent intéressants au plan scientifique, par les questions qu'ils soulèvent au plan du contrôle thermique du métabolisme : proportionnalité des températures et des niveaux vers lesquels tendent les valeurs, inertie assez importante de la dynamique d'ajustement des valeurs aux températures. Le fraisier pourrait être un modèle végétal intéressant pour préciser ces phénomènes et les analyser à des échelles plus fines. A court terme une question à laquelle nos conditions expérimentales n'ont pas permis de répondre pourrait être abordée par expérience en conditions contrôlées : la réversibilité des évolutions de Q et RCO₂ constatées après la sortie d'endodormance, existe-t-elle aussi avant l'entrée en endodormance ?

* La variabilité des valeurs de Q, RCO₂ et a fortiori RsgΔHb a posé le problème du nombre de répétitions par rapport au niveau de signification recherché des valeurs mesurées. C'est ainsi qu'on ne peut encore réellement conclure quant à la pertinence ou non de RsgΔHb par rapport à la capacité de croissance. Deux types de solution du problème sont envisageables:

- on peut essayer de diminuer la variabilité des valeurs dans la mesure où une de ses sources serait l'incertitude des mesures. On a vu que la mesure de RCO₂ induisait une augmentation de la variabilité par rapport à celle de Q. Une optimisation méthodologique des mesures microcalorimétriques peut donc être un objectif intéressant, en particulier pour RCO₂. L'optimisation de la température des mesures du point de vue du pouvoir discriminant entre traitements, date, variété, fait partie de cette recherche (essai de températures supérieures à 20°C).

- si la variabilité des valeurs est essentiellement d'origine biologique, alors il faudrait augmenter beaucoup le nombre de répétitions. La contrainte la plus forte est certainement le rythme possible des mesures microcalorimétriques et elle ne peut guère être réellement dépassée avec les instruments classiques à une ou quelques cellules de mesure. La solution technique permettant d'augmenter beaucoup ce rythme existe cependant : Wadso (2002) a utilisé un appareil comportant 48 cellules de mesure.

* Nous avons aussi conforté un résultat qui commence à être assez connu chez les bourgeons d'arbre : **les valeurs de l'humidité pondérale sont étroitement corrélées à celles de la respiration** ; toutefois, nous avons trouvé chez le fraisier que la relation pouvait être un peu différente suivant les conditions et/ou l'époque d'observation. Là encore, le fraisier pourrait-il être une plante modèle intéressant pour des recherches sur ces relations. Au plan finalisé, ce résultat pourrait déboucher sur la possibilité d'utiliser le différentiel des valeurs d'humidité pondérale, mesurées avant et après une certaine acclimatation comme marqueur de la capacité de croissance. Toutefois, il faudrait d'abord un complément d'étude sur la variabilité des valeurs.

Au plan appliqué les mesures de Q, et éventuellement, HP seraient des paramètres faciles et rapides à mesurer pour déterminer la capacité de croissance.

Nous sommes conscients que nous n'avons abordé qu'un des secteurs de la biologie du plant de fraisier, puisque notre étude a été focalisée sur le bourgeon de la partie aérienne. L'origine des problèmes de la production de plants ne se trouve bien sûr pas que dans ce secteur. Les progrès pour résoudre ces problèmes passent par une identification claire des phénomènes biologiques impliqués, qui doit associer professionnels et scientifiques.

Toutefois, au total, nous espérons avoir contribué un peu aux connaissances sur la biologie du bourgeon de fraisier qui pour certaines pourraient servir de base à l'amélioration des méthodes de suivi de leur état, utilisables par les professionnels.

VIII - REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Ameglio, T. (1994). Fonctionnement hydrique du noyer durant la période non feuillée : conséquences sur le développement de l'arbre. In: P. Cruiziat (Ed), '**L'eau dans la vie de l'arbre**'. Colloque du Groupe d'Etude de l'Arbre, Theix, Clermont Ferrand (FRA), 1994/04/14 - 15, p 99-129.

Anonyme (2003). **La culture du fraisier sur substrat**. Paris, Editions Centre technique interprofessionnel des fruits et légumes, 165p.

Anekonda, T. S. (2001). Extreme growth phenotypes of trees are caused by differences in energy metabolism. **Thermochimica Acta**: 373, 125-132.

Arias, O. et Crabbé, J. (1975). Les gradients morphogénétiques du rameau d'un an des végétaux ligneux en repos apparent. **Physiol. Vég.** (1): 13, p. 69-81.

Arney, S. E. (1955). Studies of growth and development in the genus *Fragaria*. **IV. Winter growth**: 74, Ann. Bot., 74, p. 265-276.

Arora, R., Rowland, L. J. and Tanino, K. (2003). Induction and release of bud dormancy in wood perennials: a science comes of age. **HortScience** (5): 38, 911-921.

Atkins, O. K. and Tjoelker, M. G. (2003). Thermal acclimation and the dynamic response of the plant respiration to temperature. **Trends in Plant Science** (8): 7, 343-351.

Bachelard, E. P. and Wightman, F. (1973). Biochemical and physiological studies on dormancy release in tree buds. I. Changes in degree of dormancy, respiratory capacity and major cell constituents in overwintering vegetative buds of *Populus balsamifera*. **Canadian Journal of Botany** (12): 51, 2315-2326.

Balandier, P., Bonhomme, M., Rageau, R., Capitan, F. and Parisot, E. (1993). Leaf bud endodormancy release in peach trees: evaluation of temperature models in temperate and tropical climates. **Agricultural and Forest Meteorology**: 67, 95-113.

Barnola, P., Champagnat, M. et Lavarenne, S. (1976). Taille en vert des rameaux et dormance des bourgeons chez le noisetier. **C.R. Acad. Agric. Fr.**: 62, 1163-1171.

Bigey, J. (2002). Chilling requirements and compensation for the lack of chilling in strawberry. **Acta Horticulturae**: 567, 269-272.

Bodson, M. (2002). Physiologie du fraisier à l'automne: dormance et induction florale. **Communication à la Commission Technique Nationale Fraise 2002**, Montpellier (FRA), 2002/11/13 - 14.

Bonhomme, M. (1998). Physiologie des bourgeons végétatifs et floraux de Pêcher dans deux situations thermiques contrastées pendant la dormance: capacité de croissance, force de puits et répartitions des glucides. **Thèse de doctorat**, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand (FRA), Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé, 114p.

Bonhomme, M., Rageau, R. and Erez, A. (1996). Débourrement généralisé de pêchers sous privation de froid. In: V. D. Viemont (Ed), 'Activité meristématique caulinaire: de la cytologie

et de la biologie moléculaire à la morphogenèse'. **Colloque du Groupe d'Etude de l'Arbre'**, Angers (FRA), 1996/04/16 - 17, p. 126 - 129.

Brunel, N. (2001). **Etude du déterminisme de la préséance des bourgeons le long du rameau d'un an chez le pommier (*Malus domestica* [L.] Bork.): Approches morphologique, biochimique et moléculaire.** Thèse de Doctorat. Université d'Angers, Angers (FRA), Ecole Doctorale d'Anger, 212p.

Champagnat, P. (1983). Bud dormancy, correlation between organs, and morphogenesis in woody plants. **Soviet Plant Physiol.**: 30, 458-471.

Cole, M. E., Solomos, T. and Faust, M. (1982). Growth and respiration of dormant flower buds of *Pyrus communis* and *Pyrus calleryana*. **J. Amer. Soc. Hort. Sci.** (2): 107, 226-231.

Cottignies, A. (1983). Teneur en eau et dormance dans les bourgeons de de frêne. **Z. Pflanzenphysiol.**: 111, 133-139.

Cottignies, A. (1987). Dormance. **Annales des Sciences Naturelles, Botanique** (13): 8, 93-142.

Criddle, R. S., Smith, B. N. and Hansen, L. D. (1997). A respiration based description of plant growth rate reponses to temperature. **Planta**: 201, 441-445.

De-Fay, E., Vacher, V. and Humbert, F. (2000). Water-related phenomena in winter buds and twigs of *Picea abies* L. (Karst.) until bud-burst : a biological, histological and NMR study. **Annals of Botany**: 86, 1097-1107.

Demene, M.-N. (2004). **Origine des Tray Plants.** Communication à la Commission Technique Nationale Fraise, Bénodet (FRA), 2004/11/24.

Dennis, F. G. (2003). Problems in standardizing methods for evaluating the chilling requirements for the breaking of dormancy in buds of woody plants. **HortScience** (38): 3, 347-350.

Dovilliers, S., (1991). Etude de la dormance du fraisier "*Fragaria x ananassa* Duch." **Mémoire de DEA**, Université Blaise Pascal, Clermont Ferrand (FRA), 30p.

Durner, E. F. and Poling, E. B. (1987). Flower bud induction, initiation, differentiation and development in the "Earliglow" strawberry. **Scientia Horticulturae**: 31, 61-69.

Erez, A., Faust, M. and Line, M. J. (1998). Changes in water status in peach buds on induction, development and release from dormancy. **Scientia Horticulturae**: 73, 111-123.

Essiamah, S. and Eschrich, W. (1986). Water uptake in deciduous tree during winter and role of conducting tissues in spring reactivation. **IAWA Bull** (1):7, 31-38.

Faust, M., Erez, A., Rowland, L. J., Wang, S. Y. and Norman, H. A. (1997). Bud dormancy in perennial fruit trees : physiological basis of dormancy induction, maintenance, and release. **HortScience** (4): 32, 623-629.

- Faust, M., Liu, D., Merle, M. M. and Sutte, G. W. (1991). Bound versus free water in dormant apple buds - a theory for endodormancy. **HortScience**: 26, 887-890.
- Fielder, P. and Owens, J. P. (1992). Shoot-tip respiration of 1st-year interior and coastal Douglas-fir seedlings during bud development. **Canadian Journal of Forest Research**: 22, 765-768.
- Gardea, A. A., Carvajal-Millan, E., Orozco, J. A., Guerrero, V. M. and Llamas, J. (2000). Effect of chilling on calorimetric response of dormant vegetative apple buds. **Thermochimica Acta**: 349, 89-94.
- Gardea, A. A., Daley, L. S., Kohnert, R. L., Soeldner, A. H., Ning, L., Lombard, P. B. and Azarenko, A. N. (1993). In situ proton NMR methods in plant science. Following the development of winegrape buds. **Spectroscopy** (1): 8, 27-35.
- Gardea, A. A., Daley, L. S., Kohnert, R. L., Soeldner, A. H., Ning, L., Lombard, P. B. and Azarenko, A. N. (1994b). Proton NMR signals associated with eco- and endodormancy in winegrape buds. **Scientia Horticulturae**: 56, 339-358.
- Gardea, A. A., Moreno, Y. M., Azarenko, A. N., Lombard, P. B. and Daley, L. S. (1994a). Changes in metabolic properties of grape buds during development. **J. Amer. Soc. Hort. Sci.** (4): 119, 756-760.
- Gendraud, M. (1975). Contribution à l'étude du métabolisme des nucléotides di- et triphosphates de tubercules de Topinambour cultivés in vitro en rapport avec leurs potentialités morphogénétiques. **Plant Science Letters**: 4, 53-59.
- Gendraud, M. (1977). Etude de quelques aspects du métabolisme des nucléotides de pousses de Topinambour en relation avec leurs potentialités morphogénétiques. **Physiol. Veg.** (1): 15, 121-132.
- Guttridge, C. G. (1968). Hormone physiology of growth regulation in strawberry. "**Plant growth regulators**" (31)157-169.
- Guttridge, C. G. (1970). Interactions of photoperiod, chilling and gibberellic acid on growth of strawberry petioles. **Ann. Bot.**: 34, 349-364.
- Hansen, L. D., Breidenbach, R. W., Smith, B. N., Hansen, J. R. and Criddle, R. S. (1998). Misconceptions about the relation between growth and respiration. **Botanica Acta**: 111, 255-260.
- Hansen, L. D., Church, J. N., Matheson, S., McCarlie, V. W., Thygerson, T., Criddle, R. S. and Smith, B. N. (2002). Kinetics of plant growth and metabolism. **Thermochimica Acta**: 388, 415-425.
- Hansen, L. D., Lewis, E. A., Eatough, D. J., Fowler, D. P. and Criddle, R. S. (1989). Prediction of long-term growth rates of larch clones by calorimetric measurement of metabolic heat rates. **Canadian Journal of Forest Research**: v.19, p.606-611.

- Hatch, A. H. and Walker, D. R. (1969). Rest intensity of dormant peach and apricot leaf buds as influenced by temperature, cold hardiness and respiration. **J. Amer. Soc. Hort. Sci.**: 94, 304-307.
- Heide, O. M. (1977). Photoperiod and interactions in growth and flowering of strawberry. **Physiol. Plant.**: 40, 21-26.
- Heide, O. M. (1993). Dormancy release in beech buds (*Fagus sylvatica*) requires both chilling and long days. **Physiol. Plant.**: 89, 187-191.
- Henry, F., (1999). Suivi des potentialités de croissance du fraisier par des méthodes microcalorimétriques et morphologiques. **Diplôme Universitaire Supérieur**, Université Blaise Pascal, Clermont Ferrand, 35p.
- Herter, F. G. (1992). **Dormance des bourgeons et phenologie de quelques cultivars de pommier: effet de la température en interaction avec le génotype**. Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 82.
- Johnson, I. R. (1990). Plant respiration in relation to growth, maintenance, ion uptake and nitrogen assimilation. **Plant Cell and Environment** (4): 13, 319-328.
- Kronenberg, H. G. and Wassenaar, L. M. (1972). Dormancy and chilling requirement of strawberry varieties for early forcing. **Euphytica**: 21, 454-459.
- Laercher, W., (1995), **Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups**. Springer. Berlin 506p.
- Lang, G. A. (1989). Dormancy. Models and manipulations of environmental-physiological regulation. **Manipulation of fruiting**. C. J. Wright. London, University of Nottingham. 47: 79-98.
- Lang, G. A., Early, J. D., Martin, G. C. and Darnell, R. L. (1987). Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. **HortScience**: 22, 371-377.
- Lehninger, A. L. (1985). **Principes de Biochimie**. Paris, Flammarion.
- Leite, G. B. (2004). **Evolution des états des bourgeons et de leur hétérogénéité le long du rameau d'un an de pêcher sous différents régimes de températures après l'installation de l'endormance**. Université Blaise Pascal, Clermont Ferrand, Thèse, 168p.
- Lieten, F., Kinet, J.-M. and Bernier, G. (1995). Effect of prolonged cold storage on the production capacity of strawberry plants. **Scientia Horticulturae**: v.60, p.213-219.
- Liu, D., Faust, M., Millard, M. M., Line, M. J. and Stutte, G. W. (1993). States of water in summer-dormant apple buds determined by proton magnetic resonance imaging. **J. Amer. Soc. Hort. Sci.**: 118, 632-637.

- Llamas, J., Carvajal-Millan, E., Rascon-Chu, A., Orozco, J. A. and Gardea, A. A. (2001). Microcalorimetry: an accurate tool for expedite determinations of plant tissue metabolism. **Acta Horticulturae**: 565, 79-85.
- Lopes, S., Maroto, J. V., Bautista, A. S., Pascual, B. and Alagarda, J. (2002). Differences in carbohydrate content of waiting-bed strawberry plants during development in the nursery. **Scientia Horticulturae**: 94, 53-62.
- Maurel, K., Leite, G. B., Bonhomme, M., Guilliot, A., Rageau, R., Pétel, G. and Sakr, S. (2004). Trophic control of bud break in peach (*Prunus persica*) trees: a possible role of hexoses. **Tree Physiology**: 24, 579-588.
- McPherson, H. G., Manson, P. J. and Snelgar, W. P. (1997b). Non destructive measurement of dormant bud respiration rates. **Photosynthetica** (1): 33, 125-138.
- McPherson, H. G., Snelgar, W. P., Manson, P. J. and Snowball, A. M. (1997a). Bud respiration and dormancy of Kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). **Annals of Botany**: 80, 411-418.
- Menoud, M.-A. (1992). **Evolution de l'état physiologique de plants de *Rosa Hybrida* L., variétés "Mme A. Meilland" et "Beauté", au cours du stockage au froid. Influence d'une taille estivale.** Université Blaise Pascal, Clermont Ferrand, 161.
- Monet, R. (1983). **Le pêcher. Génétique et physiologie.** Actualités scientifiques et agronomiques, INRA. Paris.
- Myking, T. (1998). Interrelations between respiration and dormancy in buds of three hardwood species with different chilling requirements for dormancy release. **Trees-Structure and Function** (4): 12, 224-229.
- Rageau, R., (1978). Croissance et débourrement des bourgeons végétatifs de pêcher (*Prunus persica* L. Batsch) au cours d'un test classique de dormance. Paris, **C. R. Acad. Sci.**, 1119-1122.
- Raynal-Lacroix, C., Bardet, A. and Freixinos, E. (1999). Fraisier - La fertilisation azotée. **Infos-Ctifl**: 149,
- Risser, G. (1987). Physiologie du fraisier. In: "**La fraise : techniques de production**". Ed. CTIFL, Paris, p60 - 80.
- Risser, G. and Robert, F. (1993). What cold treatments promote growth in strawberry? **Acta Horticulturae**: 348, 381-383.
- Risser, G. and Robert, F. (1994). Dormance et besoin en froid chez le fraisier. **Infos-Ctifl**: 103, 39-43.
- Robert, F. (1996). **Recherche de marqueurs morphologiques et biochimiques de la dormance du fraisier (*Fragaria x ananassa* Duch.).** Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, Tèse, Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé, 172p.

- Robert, F., Gendraud, M. and Petel, G. (1999a). Using intracellular pH to evaluate growth inhibition of strawberry plants. **Plant Physiol. Biochem.**: 37 (2), 155-160.
- Robert, F. and Petel, G. (2000). Seasonal changes in adenine phosphoribosyltransferase and adenosine kinase activities as markers of the dormancy and the growth of *Fragaria x ananassa*. **Plant Physiol. Biochem.** (5): 38, 395-402.
- Robert, F., Petel, G., Risser, G. and Gendraud, M. (1997). Determination of the growth potential of strawberry plants (*Fragaria x ananassa Duch*), by morphological and nucleotids measurements in the relation to chilling. **Canadian Journal of Plant Science**: v.77, p.127-132.
- Robert, F., Risser, G. and Petel, G. (1999b). Photoperiod and temperature effect on growth of strawberry plant (*Fragaria x ananassa Duch.*): development of morphological test to assess the dormancy induction. **Scientia Horticulturae**: 82, 217-226.
- Rowland, L. J., Liu, D., Millard, M. M. and Line, M. J. (1992). Magnetic resonance imaging of water in flower buds of Blueberry. **HortScience**: 27, 339-341.
- Tamura, F., Tanabe, K. and Banno, K. (1992). Effect of chilling treatment on intensity of bud dormancy, respiration and endogenous growth regulators in Japanese Pear "Nijisseiki". **Journal of the Japanese Society of Horticultural Science**: 60, 763-769.
- Verpont, F. (2003). Incidence de la fertilisation azotée en pépinière. **Infos-Ctifl**: v.188, p.41-45.
- Wadso, I. (2002). Isothermal microcalorimetry in applied biology. **Thermochimica Acta**: 394, 305-311.
- Wang, S. Y. and Faust, M. (1987). Metabolic activities during dormancy and blooming of deciduous fruit trees. **Israel J. Bot.**: 37, 227-243.
- Young, E., Motomura, Y. and Unrath, C. R. (1987). Influence of root temperature during dormancy on respiration, carbohydrates, and growth resumption in apple and peach. **J. Amer. Soc. Hort. Sci.**: 112, 514-519.

IX – ANNEXES

Liste des Figures

Figure 1 – Coupe schématique du cœur d'un fraisier (d'après (Dovilliers, 1991; Robert, 1996).....	13
Figure 2 – Evolution des températures maximales et minimales journalières dans les années 2002/2003 et 2003/2004 en conditions naturel (CN) dans la pépinière (Lanxade) et en serre contrôlé 2004/2005 à Clermont Ferrand.....	36
Figure 3 – Plants type tray plants (a) et plants frigo (b) (racines nues).	37
Figure 4 – Microcalorimètre Setaran DSC VII.....	37
Figure 5 – Test ‘pétiole’ : longueur moyenne de référence des pétioles pour les plants ‘Gariguette’ (tray plants) sous traitement CN au cours des automnes 2002, 2003 et 2004. La barre représente l’erreur-type.....	40
Figure 6 – Test ‘pétiole’ : longueur moyenne de référence des pétioles pour les plants ‘Darselect’ (tray plants) sous traitement CN et SF en 2003/2004. La barre représente l’erreurtype.....	40
Figure 7 – Test ‘pétiole’ : longueur moyenne de référence des pétioles pour les plants ‘Gariguette’ (tray plants) sous traitement TF en 2002/2003, 2003/2004 et 2004/2005. La barre représente l’erreur-type.....	41
Figure 8 – Test ‘pétiole’ : longueur moyenne de référence des pétioles pour les plants ‘Gariguette’ (plants frigo) sous traitement SF en 2002 et 2003. La barre représente l’erreur-type..	42
Figure 9 – Test ‘pétiole’ : longueur moyenne de référence des pétioles pour les plants ‘Elsanta’ (plants frigo) sous traitement SF en 2002 et 2003. La barre représente l’erreur-type.....	42

- Figure 10** – Flux de chaleur métabolique (Q) et respiration (RCO₂), mesurés à 20°C et 18°C, à 0 et 48 heures d’acclimatation, chez les bourgeons des plants ‘Darselect’ sous traitement CN en 2003/2004. La barre représente l’erreur-type..... **44**
- Figure 11** - Flux de chaleur métabolique (Q) et respiration (RCO₂), mesurés à 20°C et 18°C, à 0 et 48 heures d’acclimatation, chez les bourgeons des plants ‘Darselect’ sous traitement SF en 2004. La barre représente l’erreur-type..... **45**
- Figure 12** – Flux de chaleur métabolique (Q), respiration (RCO₂) et potentiel de croissance (RsgΔHb) mesurés à 20°C, après 0, 48 (2002 et 2003) et 72 (2002) heures d’acclimatation, chez les bourgeons des plants ‘Gariguettes’ sous traitement CN. La barre représente l’erreur-type..... **46**
- Figure 13** – Flux de chaleur métabolique (Q), respiration (RCO₂) et potentiel de croissance (RsgΔHb) mesurés à 20°C, après 0, 48 (2002/2003 et 2003/2004) et 72 (2002/2003) heures d’acclimatation, chez les bourgeons des plants ‘Darselect’ sous traitement CN. La barre représente l’erreur-type..... **48**
- Figure 14** – Régressions entre les températures moyennes des périodes de 5 jours précédant les mesures de flux de respiration et les valeurs de ce flux chez les bourgeons de plants ‘Gariguettes’ sous traitement CN en 2002 et 2003. Les points à l’intérieur du cercle sont des points additionnels (inclus dans la régression) correspondant aux mesures faites au bout de 7 jours sous traitement TF..... **49**
- Figure 15** – Régressions entre les températures moyennes des périodes de 5 jours précédant les mesures de flux de respiration et les valeurs de ce flux chez les bourgeons de plants ‘Darselect’ sous traitement CN en 2002/2003 et 2003/2004. Les points à l’intérieur du cercle sont des points additionnels (inclus dans la régression) correspondant aux mesures faites au bout de 13 jours sous traitement SF..... **49**

Figure 16 – Flux de chaleur métabolique (Q), respiration (RCO ₂) et potentiel de croissance (RsgΔHb) mesurés à 20°C, après 0, 48 (2002/2003 et 2003/2004 et 2004/2005) et 72 (2002/2003) heures d’acclimatation, chez les bourgeons des plants ‘Gariguettes’ sous traitement TF. Les flèches indiquent pour 2004/2004 le début du traitement (13/11/04). La barre représente l’erreur-type.....	50
Figure 17 – Flux de chaleur métabolique (Q) et respiration (RCO ₂), mesurés à 20°C, après 0, 48 (2002 et 2003) et 72 (2002) heures d’acclimatation, chez les bourgeons des plants ‘Gariguettes’ sous traitement SF. La barre représente l’erreur-type.....	52
Figure 18 – Flux de chaleur métabolique (Q) et respiration (RCO ₂), mesurés à 20°C, après 0, 48 (2002 et 2003) et 72 (2002) heures d’acclimatation, chez les bourgeons des plants ‘Elsanta’ sous traitement SF. La barre représente l’erreur-type.....	53
Figure 19 – Flux de chaleur métabolique (Q), respiration (RCO ₂) et potentiel de croissance (RsgΔHb), mesurés à 20°C, après 0, 48 (2003 et 2004) et 72 (2003) heures d’acclimatation, chez les bourgeons des plants ‘Darselect’ sous traitement SF. La barre représente l’erreur-type.....	54
Figure 20 – Flux de chaleur métabolique (Q) et de respiration (RCO ₂), mesurés à 20°C, à 72h (3 jours) et 216h (9 jours) d’acclimatation pour les bourgeons et à 216h (9 jours) d’acclimatation (20°C) pour les pétioles (216h pét), variété Gariguettes sous traitement SF, pour l’année 2002. La barre représente l’erreur-type.....	57
Figure 21 – Flux de chaleur métabolique (Q) et de respiration (RCO ₂), mesurés à 20°C, à 72h (3 jours) et 216h (9 jours) d’acclimatation pour les bourgeons et à 216h (9 jours) d’acclimatation (20°C) pour les pétioles (216h pét), variété Elsanta sous traitement SF, pour l’année 2002. La barre représente l’erreur-type.....	58
Figure 22 – Humidité pondérale (HP) des bourgeons la variété Gariguettes pour les années 2002 et 2003, mesurées après 0, 48 (2002 et 2003) et 72 (2002) heures d’acclimatation, plants du traitement CN. La barre représente l’erreur-type.....	60

Figure 23 – Humidité pondérale (HP) des bourgeons la variété Darselect pour les années 2002/2003 et 2003/2004, mesurées après 0, 48 (2002/2003 et 2003/2004) et 72 (2002/2003) heures d’acclimatation, plants du traitement CN. La barre représente l’erreur-type..... **60**

Figure 24 – Régression entre l’humidité pondérale (HP) et le flux de chaleur métabolique ‘Q’ (a) et le flux de respiration (RCO₂) (b) mesurés sans acclimatation, chez les bourgeons des plants ‘Darselect’ sous traitement CN en 2002/2003 et 2003/2004. Les triangles représentent les valeurs mesurées après 13 jours de traitement SF: ▲ 2002/2003; △ 2003/2004 (non incluses dans la régression)..... **61**

Figure 25 – Humidité pondérale (HP) des bourgeons la variété Gariguette pour les années 2002/2003, 2003/2004 et 2004/2005, mesurées après 0, 48 (2002/2003, 2003/2004 et 2004/2005) et 72 (2002/2003) heures d’acclimatation, plants du traitement TF. La barre représente l’erreur-type..... **62**

Figure 26 – Humidité pondérale (HP) des bourgeons de la variété Darselect pour les années 2003 et 2004, mesurées après 0, 48 (2003 et 2004) et 72 (2003) heures d’acclimatation, plants du traitement SF. La barre représente l’erreur-type..... **63**

Figure 27 – Régression entre l’humidité pondérale (HP) et le flux de chaleur métabolique (Q) et le flux respiratoire (RCO₂) chez les bourgeons des plants ‘Darselect’ sous traitement SF en 2003 et 2004. Les points correspondent aux valeurs mesurées avant acclimatation sont dans le cercle ; les autres points correspondent aux valeurs mesurées après 48 heures d’acclimatation. **64**

Figure 28 – Régression entre l’humidité pondérale (HP) et le flux de chaleur métabolique (Q) et le flux respiratoire (RCO₂) chez les bourgeons des plants ‘Gariguette’ sous traitement SF en 2002 et 2003. Valeurs mesurées avant acclimatation ; en 2002 les points sont ‘dispersés’ au milieu des autres points (48 heures d’acclimatation); en 2003 les points sont dans le cercle..... **64**

Figure 29 - Régression entre l'humidité pondérale (HP) et le flux de chaleur métabolique (Q) et le flux respiratoire (RCO₂) chez les bourgeons des plants 'Elsanta' sous traitement SF en 2002 et 2003. Valeurs mesurées avant acclimatation ; en 2002 les points sont 'dispersés' au milieu des autres points (48 heures d'acclimatation); en 2003 les points sont dans le cercle..... **65**

Tableaux statistiques

(la figure correspondant à un tableau donné est indiquée au dessus de celui-ci)

Figure 5

Tableau 1 – Valeurs moyennes de la **longueur des pétioles** (cm) données par le test biologique chez les plants en conditions naturelles (CN), variété Gariguettes (trayplants), pour les années 2002, 2003 et 2004. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates (test de Duncan au seuil de 5%).

2002		2003		2004	
Date	Moyenne	Date	Moyenne	Date	Moyenne
17/09/02	12,3 b	09/09/03	9,4 a	15/10/04	7,50 a
29/10/02	9,4 a	30/09/03	11,4 b	12/11/04	8,96 a
19/11/02	9,2 a	14/10/03	8,2 a	13/12/04	13,49 b
03/12/02	9,4 a	28/10/03	8,3 a	06/01/05	12,98 b
17/12/02	11,8 b	13/11/03	8,8 a		
		25/11/03	13,1 bc		
		9/12/03	14,2 c		

Figure 6

Tableau 2 – Valeurs moyennes de la **longueur des pétioles** (cm) données par le test biologique chez les plants en conditions naturelles (CN) et des plants du traitement stockage au froid (SF), variété Darselect (trayplants), pour l'année 2003/2004. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates (test de Duncan au seuil de 5%).

CN		SF	
Date	Moyenne	Date	Moyenne
23/09/03	8,9 ab	06/01/04	13,1 NS
07/10/03	9,2 ab	21/01/04	13,2 NS
21/10/03	6,9 a	17/02/04	12,2 NS
04/11/03	8,6 ab	16/03/04	13,7 NS
18/11/03	9,9 b	20/04/04	11,3 NS
02/12/03	12,6 c	11/05/04	12,1 NS
16/12/03	12,6 c	23/06/04	13,0 NS
06/01/04	13,1 c	16/07/04	13,1 NS
20/01/04	14,5 c	24/08/04	12,2 NS

Figure 7

Tableau 3 – Valeurs moyennes de la **longueur des pétioles** (cm) données par le test biologique chez les plants du traitement froid (TF), variété Gariguettes (trayplant), pour les années 2002/2003, 2003/2004 et 2004/2005. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates (test de Duncan au seuil de 5%).

2002/2003		2003/2004		2004/2005	
Date	Moyenne	Date	Moyenne	Date	Moyenne
29/10/02	9,4 a	13/11/04	8,8 a	12/11/04	9,96 a
05/11/02	10,6 ab	19/11/03	12,1 b	30/11/04	12,38 b
19/11/02	11,2 bc	26/11/03	11,8 b	20/12/04	15,97 c
26/11/02	11,0 bc	3/12/03	13,3 b		
03/12/02	11,9 bc	10/12/03	12,4 b		
10/12/02	12,2 c	17/12/03	12,2 b		
		12/01/04	15,3 c		

Figure 10 et 13

Tableau 4 – Valeurs moyennes du flux de chaleur métabolique (Q ($\mu\text{W}\cdot\text{mgMS}^{-1}$)) mesurées à 20°C et 18°C des **bourgeons**, des plants en conditions naturelles (CN), variété Darselect (trayplants), pour l'année 2003/2004. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	20°C				18°C			
	0h		48h		0h		48h	
23/09/03	19,25	NS	19,03	b NS	14,33	NS	11,53	NS
07/10/03	23,65	NS	18,62	b NS	15,39	NS	14,81	NS
21/10/03	21,01	NS	17,04	b NS	16,71	NS	14,25	NS
04/11/03	19,96	NS	16,59	ab NS	13,28	NS	14,15	NS
18/11/03	18,49	NS	15,7	ab NS	13,85	NS	12,01	NS
02/12/03	15,32	NS	14,18	ab NS	10,96	NS	12,96	NS
16/12/03	14,39	NS	17,09	b NS	11,05	NS	10,98	NS
06/01/04	11,1	NS	13,34	ab NS	8,55	NS	9,35	NS
20/01/04	13,92	NS	10,97	a NS	10,23	NS	10,96	NS

Figure 10et 13

Tableau 5 – Valeur moyenne du taux respiratoire (RCO_2 ($\text{nmol}\cdot\text{gMS}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)) mesurées à 20°C et 18°C , des **bourgeons** des plants en conditions naturelles (CN), variété Darselect (trayplants), pour l'année 2003/2004. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	20°C				18°C			
	0h		48h		0h		48h	
23/09/03	52,83	NS	51,32	c NS	36,96	NS	29,83	ab NS
07/10/03	65,86	B	42,51	bc A	38,51	NS	38,24	b NS
21/10/03	55,14	NS	39,03	abc NS	41,03	NS	39,38	b NS
04/11/03	47,79	NS	42,75	bc NS	34,41	NS	32,31	b NS
18/11/03	41,41	NS	35	ab NS	32,26	NS	30,47	ab NS
02/12/03	36,36	NS	33,47	ab NS	25,23	A	32,62	ab B
16/12/03	35,06	NS	37,91	abc NS	31,01	NS	25,21	ab NS
06/01/04	25,55	B	33,4	ab A	24,02	NS	27,83	a NS
20/01/04	35,13	NS	24,04	a NS	29,02	NS	27,82	ab NS

Figure 11 et 19

Tableau 6 – Valeurs moyennes du flux de chaleur métabolique (Q ($\mu\text{W}\cdot\text{mgMS}^{-1}$)) mesurées à **20°C et 18°C** des **bourgeons** des plants du traitement stockage au froid (**SF**), variété Darselect (trayplants), pour l'année 2004. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	20°C		18°C	
	0h	48h	0h	48h
06/01/04	11,1 c NS	13,34 a NS	8,55 NS	9,35 NS
21/01/04	5,7 b A	11,67 a B	4,38 A	10,21 B
17/02/04	5,7 b A	12,27 a B	4,98 A	10,6 B
16/03/04	5,71 b A	18,62 b B	4,32 A	15,9 B
20/04/04	3,87 a A	22,75 bc B	4,15 A	18,35 B
11/05/04	4,44 ab A	21,75 c B	3,43 A	18,13 B
23/06/04	5,09 ab A	22,3 bc B	4,41 A	19,66 B
26/07/04	5,37 ab A	22,93 c B	4,23 A	21,32 B
24/08/04	4,94 ab A	24,19 c B	4,52 A	19,48 B

Figure 11 et 19

Tableau 7 – Valeur moyenne du taux respiratoire (RCO_2 ($\text{nmol}\cdot\text{gMS}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)) mesurées à **20°C et 18°C** des **bourgeons** des plants du traitement stockage au froid (**SF**), variété Darselect (trayplants), pour l'année 2004. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	20°C		18°C	
	0h	48h	0h	48h
06/01/04	25,55 c A	33,4 a B	24,02 NS	27,83 NS
21/01/04	14,94 b A	32,51 a B	13,44 A	28,28 B
17/02/04	11,08 ab A	31,43 a B	8,97 A	26,38 B
16/03/04	9,75 ab A	48,21 b B	10,51 A	42,2 B
20/04/04	7,68 a A	66,44 c B	8,61 A	42,69 B
11/05/04	14,47 ab A	58,95 bc B	11,2 A	48,61 B
23/06/04	10,72 ab A	58,7 bc B	10,1 A	51,61 B
26/07/04	11,33 ab A	58,85 bc B	7,84 A	55,13 B
24/08/04	10,76 ab A	64,04 c B	7,6 A	54 B

Figure 12

Tableau 8 – Valeurs moyennes du flux de chaleur métabolique (Q ($\mu\text{W}\cdot\text{mgMS}^{-1}$)) mesurées à **20°C** des **bourgeons** des plants en conditions naturelles (**CN**), variété Gariguette (tray plants), pour l'année 2002. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Dates	0h	48h	72h
17/09/02	29,2 b NS	23,6 ns NS	23,9 c NS
29/10/02	22,6 ab NS	19,0 ns NS	23,2 bc NS
19/11/02	23,6 b NS	23,7 ns NS	22,4 bc NS
03/12/02	21,3 ab B	17,7 ns A	16,6 ab A
17/12/02	20,3 ab NS	20,7 ns NS	14,1 a NS

Figure 12

Tableau 9 – Valeurs moyennes du taux respiratoire (**RCO₂** (nmol.gMS⁻¹.s⁻¹)) mesurées à 20°C des **bourgeons** des plants en conditions naturelles (CN), variété Gariguette (trayplants), pour l'année 2002. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Dates	0h	48h	72h
17/09/02	65,7 b NS	54,2 ns NS	60,6 b NS
29/10/02	57,6 ab NS	42,3 ns NS	60,5 b NS
19/11/02	55,6 ab NS	46,8 ns NS	43,7 ab NS
03/12/02	45,6 a NS	38,2 ns NS	32,0 a NS
17/12/02	45,8 a NS	43,0 ns NS	32,8 a NS

Figure 12

Tableau 10 – Valeurs moyennes du potentiel de croissance (**RsgΔhb** (μW.mgMS⁻¹)) mesurées à 20°C des **bourgeons** des plants en conditions naturelles (CN), variété Gariguette (trayplants), pour l'année 2002. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Dates	0h	48h	72h
17/09/02	0,7 ns NS	1,1 ns NS	3,6 ns NS
29/10/02	3,6 ns NS	0,2 ns NS	4,3 ns NS
19/11/02	1,7 ns NS	-2,4 ns NS	-2,5 ns NS
03/12/02	-0,6 ns NS	-0,3 ns NS	-2,1 ns NS
17/12/02	0,5 ns NS	-1,1 ns NS	0,8 ns NS

Figure 12

Tableau 11 – Valeurs moyennes du flux de chaleur métabolique (**Q** (μW.mgMS⁻¹)) mesurées à 20°C des **bourgeons** des plants en conditions naturelles (CN), variété Gariguette (trayplants), pour l'année 2003. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h	48h
09/09/03	23,8 ns NS	23,4 ns NS
30/09/03	20,7 ns A	26,4 ns B
14/10/03	22,2 ns NS	19,9 ns NS
28/10/03	19,6 ns NS	20,4 ns NS
13/11/03	22,2 ns NS	18,3 ns NS
25/11/03	20,7 ns NS	19,2 ns NS
9/12/03	18,1 ns NS	22,4 ns NS

Figure 12

Tableau 12 – Valeurs moyennes du taux respiratoire (**RCO2** (nmol.gMS⁻¹.s⁻¹)) mesurées à 20°C des **bourgeons** des plants en conditions naturelles (CN), variété Gariguetta (trayplants), pour l'année 2003. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h	48h
09/09/03	68,3 c NS	57,3 ab NS
30/09/03	53,9 ab NS	65,6 b NS
14/10/03	59,7 bc NS	45,9 a NS
28/10/03	45,7 a NS	53,0 ab NS
13/11/03	51,2 ab NS	48,9 a NS
25/11/03	47,3 a NS	43,8 a NS
9/12/03	44,4 a NS	48,0 a NS

Figure 12

Tableau 13 – Valeurs moyennes du potentiel de croissance (**RsgΔhb** (μW.mgMS⁻¹)) mesurées à 20°C des **bourgeons** des plants en conditions naturelles (CN), variété Gariguetta (trayplants), pour l'année 2003. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h	48h
09/09/03	7,3 b NS	2,6 ns NS
30/09/03	3,8 ab NS	3,5 ns NS
14/10/03	5,0 ab B	1,0 ns A
28/10/03	1,2 a NS	3,7 ns NS
13/11/03	1,1 a NS	3,9 ns NS
25/11/03	0,8 a NS	0,7 ns NS
9/12/03	2,1 a NS	-0,6 ns NS

Figure 13

Tableau 14 – Valeurs moyennes du flux de chaleur métabolique (**Q** (μW.mgMS⁻¹)) mesurées à 20°C des **bourgeons** des plants en conditions naturelles (CN), variété Darselect (trayplants), pour l'année 2002/2003. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h	48h	72h
08/10/02	25,38 NS	26,32 c NS	25,82 cd NS
05/11/02	19,77 NS	14,99 ab NS	18,11 ab NS
26/11/02	19,90 B	10,80 a A	14,67 a AB
17/12/02	16,53 NS	15,81 ab NS	17,29 ab NS
07/01/03	18,06 NS	21,42 bc NS	18,28 ab NS
21/01/03	13,34 A	17,05 ab AB	21,47 abc B

Figure 13

Tableau 15 – Valeurs moyennes du taux respiratoire (RCO_2 ($\text{nmol.gMS}^{-1}.\text{s}^{-1}$)) mesurées à 20°C des **bourgeons** des plants en conditions naturelles (CN), variété Darselect (trayplants), pour l'année 2002/2003. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h		48h		72h	
08/10/02	66,93	NS	57,96	b NS	54,90	NS
05/11/02	59,42	B	34,44	a A	33,65	A
26/11/02	44,68	NS	29,21	a NS	39,86	NS
17/12/02	40,74	NS	39,46	ab NS	36,64	NS
07/01/03	38,85	NS	46,71	ab NS	43,85	NS
21/01/03	33,43	NS	35,27	a NS	41,52	NS

Figure 16

Tableau 16 – Valeurs moyennes du flux de chaleur métabolique (Q ($\mu\text{W.mgMS}^{-1}$)) mesurées à 20°C des **bourgeons** des plants du traitement froid (TF), variété Gariguette (trayplants), pour l'année 2002/2003. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h		48h		72h	
29/10/02	22,6	c NS	19	bc NS	23,2	b NS
05/11/02	15,6	b NS	20,8	c NS	23,6	b NS
19/11/02	13,3	bc NS	16,1	abc NS	17,9	ab NS
26/11/02	11,3	ab NS	11,5	a NS	15,1	a NS
03/12/02	12,9	abc NS	13,7	ab NS	14,5	a NS
10/12/02	9,5	a A	13,0	ab AB	17,8	ab B

Figure 16

Tableau 17 – Valeurs moyennes du taux respiratoire (RCO_2 ($\text{nmol.gMS}^{-1}.\text{s}^{-1}$)) mesurées à 20°C des **bourgeons** des plants du traitement froid (TF), variété Gariguette (trayplants), pour l'année 2002/2003. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h		48h		72h	
29/10/02	57,6	d NS	42,3	ab NS	60,5	b NS
05/11/02	42,6	c NS	50,2	b NS	54,2	b NS
19/11/02	29,5	b NS	30,1	a NS	29,9	a NS
26/11/02	16,2	a NS	32,1	a NS	23,0	a NS
03/12/02	23,0	ab NS	26,1	a NS	31,6	a NS
10/12/02	14,4	a NS	26,9	a NS	29,5	a NS

Figure 16

Tableau 18 – Valeurs moyennes du potentiel de croissance ($R_{sg}\Delta hb$ ($\mu W.mgMS^{-1}$)) mesurées à 20°C des **bourgeons** des plants du traitement froid (TF), variété Gariguette (trayplants), pour l'année 2002/2003. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h	48h	72h
29/10/02	3,6 b NS	0,2 ns NS	4,3 b NS
05/11/02	3,7 b NS	2,0 ns NS	1,1 ab NS
19/11/02	0,2 ab NS	-2,4 ns NS	-4,3 a NS
26/11/02	-3,9 a AB	3,1 ns B	-4,6 a A
03/12/02	-2,4 ab NS	-1,8 ns NS	-0,2 ab NS
10/12/02	-2,9 a A	-0,8 ns B	-4,3 a A

Figure 16

Tableau 19 – Valeurs moyennes du flux de chaleur métabolique (Q ($\mu W.mgMS^{-1}$)) mesurées à 20°C des **bourgeons** des plants du traitement froid (TF), variété Gariguette (trayplants), pour l'année 2003/2004. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h	48h
13/11/03	22,2 e NS	18,3 ns NS
19/11/03	16,9 d NS	18,3 ns NS
26/11/03	14,1 c NS	13,5 ns NS
3/12/03	10,4 b NS	13,0 ns NS
10/12/03	9,8 b A	14,8 ns B
17/12/03	8,7 ab A	13,1 ns B
12/01/04	7,5 a A	13,1 ns B

Figure 16

Tableau 20 – Valeurs moyennes du taux respiratoire (RCO_2 ($nmol.gMS^{-1}.s^{-1}$)) mesurées à 20°C des **bourgeons** des plants du traitement froid (TF), variété Gariguette (trayplants), pour l'année 2003/2004. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h	48h
13/11/03	51,2 c NS	48,9 b NS
19/11/03	33,8 b NS	36,5 a NS
26/11/03	23,0 a NS	28,8 a NS
3/12/03	18,3 a NS	26,0 a NS
10/12/03	17,9 a A	28,8 a B
17/12/03	16,4 a A	30,0 a B
12/01/04	16,3 a A	33,1 a B

Figure 16

Tableau 21 – Valeurs moyennes du potentiel de croissance ($R_{sg}\Delta hb$ ($\mu W.mgMS^{-1}$)) mesurées à 20°C des **bourgeons** des plants du traitement froid (TF), variété Gariguette (trayplants), pour l'année 2003/2004. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h	48h
13/11/03	1,1 ns NS	3,9 b NS
19/11/03	-1,5 ns NS	-1,7 a NS
26/11/03	0,7 ns A	1,9 ab B
3/12/03	-2,1 ns NS	-1,2 a NS
10/12/03	-1,6 ns NS	-1,7 a NS
17/12/03	-1,3 ns NS	0,5 ab NS
12/01/04	-0,1 ns NS	2,0 ab NS

Figure 19

Tableau 22 – Valeurs moyennes du flux de chaleur métabolique (Q ($\mu W.mgMS^{-1}$)) mesurées à 20°C des **bourgeons** des plants du traitement stockage au froid (SF), variété Darselect (trayplants), pour l'année 2003. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h	48h	72h
07/01/03	18,06 d NS	21,42 ab NS	18,28 b NS
20/01/03	10,16 c NS	16,20 a NS	12,05 a NS
04/03/03	6,03 a A	17,03 a B	22,00 bc C
01/04/03	5,68 a A	20,55 ab B	24,60 cd C
28/04/03	5,47 a A	20,96 ab B	24,41 cd C
20/05/03	6,51 ab A	24,40 b B	27,00 d B
01/07/03	7,09 abc A	24,95 b B	24,06 cd B
11/08/03	9,77 bc A	27,12 b B	27,59 d B

Figure 19

Tableau 23 – Valeurs moyennes du taux respiratoire (RCO_2 ($nmol.gMS^{-1}.s^{-1}$)) mesurées à 20°C des **bourgeons** des plants du traitement stockage au froid (SF), variété Darselect (trayplants), pour l'année 2003. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h	48h	72h
07/01/03	38,85 c NS	46,71 ab NS	43,85 b NS
20/01/03	22,75 b NS	32,59 a NS	26,15 a NS
04/03/03	14,29 ab A	37,11 a B	54,85 bc C
01/04/03	14,68 ab A	47,20 ab B	43,01 bc B
28/04/03	14,85 ab A	47,81 ab B	55,55 c B
20/05/03	9,67 a A	57,25 ab B	60,73 bc B
01/07/03	16,03 ab A	65,74 ab B	58,11 bc B
11/08/03	24,16 b A	71,53 b B	64,04 c B

Figure 22

Tableau 24 – Valeurs moyennes d'humidité pondérale des bourgeons des plants en conditions naturelles (CN), variété Gariguetta (trayplants), pour l'année 2002. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h	48h	72h
17/09/02	5,71 b NS	5,97 d NS	5,51 b NS
29/10/02	5,3 b NS	5,37 cd NS	5,11 b NS
19/11/02	5,29 b NS	5,17 bc NS	5,27 b NS
03/12/02	4,29 a NS	4,64 ab NS	4,32 a NS
17/12/02	3,42 a A	4,32 a B	4,11 a AB

Figure 22

Tableau 25 – Valeurs moyennes d'humidité pondérale des bourgeons des plants en conditions naturelles (CN), variété Gariguetta (trayplants), pour l'année 2003. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h	48h
09/09/03	6,25 e NS	6,00 d NS
30/09/03	6,51 e B	5,54 c A
14/10/03	5,14 d NS	5,19 bc NS
28/10/03	4,24 b A	4,75 ab B
13/11/03	4,73 cd NS	4,90 b NS
25/11/03	4,48 bc NS	4,72 ab NS
9/12/03	3,60 a A	4,34 a B

Figure 23

Tableau 26 – Valeurs moyennes d'humidité pondérale des bourgeons des plants en conditions naturelles (CN), variété Darselect (trayplants), pour l'année 2002/2003. Les lettres majuscules indiquent les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h	48h	72h
08/10/02	5,25 NS	5,15 NS	5,07 NS
05/11/02	5,33 B	4,46 A	4,74 AB
26/11/02	4,27 NS	4,07 NS	4,14 NS
17/12/02	3,19 NS	3,43 NS	3,28 NS
07/01/03	3,08 NS	3,11 NS	3,31 NS
21/01/03	2,81 A	2,99 AB	3,31 B

Figure 23

Tableau 27 – Valeurs moyennes d'humidité pondérale des bourgeons des plants en conditions naturelles (CN), variété Darselect (trayplants), pour l'année 2003/2004. Les lettres majuscules indiquent les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h		48h	
23/09/03	5,93	NS	5,62	NS
07/10/03	5,5	NS	5,29	NS
21/10/03	5,65	NS	5,37	NS
04/11/03	4,35	NS	4,47	NS
18/11/03	3,97	NS	3,9	NS
02/12/03	3,53	NS	3,77	NS
16/12/03	3,03	NS	3,03	NS
06/01/04	2,22	A	2,57	B
20/01/04	2,54	NS	2,8	NS

Figure 25

Tableau 28 – Valeurs moyennes d'humidité pondérale des bourgeons des plants du traitement froid (TF), variété Gariguette (trayplants), pour l'année 2002/2003. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h		48h		72h	
29/10/02	5,3	c NS	5,37	b NS	5,11	ns NS
05/11/02	4,9	bc NS	5,19	b NS	5,0	ns NS
19/11/02	4,81	b NS	4,44	a NS	4,89	ns NS
26/11/02	4,82	b NS	4,52	a NS	4,78	ns NS
03/12/02	4,23	a NS	4,4	a NS	4,46	ns NS
10/12/02	3,89	a A	4,34	a AB	4,83	ns B

Figure 25

Tableau 29 – Valeurs moyennes d'humidité pondérale des bourgeons des plants du traitement froid (TF), variété Gariguette (trayplants), pour l'année 2003/2004. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d'acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h		48h	
13/11/03	4,73	d NS	4,9	c NS
19/11/03	4,58	d NS	4,31	b NS
26/11/03	3,90	bc B	3,58	a A
3/12/03	3,70	ab NS	3,46	a NS
10/12/03	4,11	c NS	4,23	b NS
17/12/03	4,12	c NS	4,15	b NS
12/01/04	3,50	a NS	3,71	a NS

Figure 26

Tableau 30 – Valeurs moyennse **d’humidité pondérale** des bourgeons des plants du traitement stockage au froid (SF), variété Darselect (trayplants), pour l’année 2003. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d’acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h	48h	72h
07/01/03	3,08 ns NS	3,11 ab NS	3,31 ab NS
20/01/03	2,51 ns A	3,12 a B	2,96 a AB
04/03/03	2,78 ns A	3,30 a B	4,09 bc C
01/04/03	2,78 ns A	3,34 abc B	3,92 bc C
28/04/03	2,57 ns A	3,52 abc B	4,11 bc C
20/05/03	2,85 ns A	4,12 cd B	4,72 c B
01/07/03	2,61 ns A	3,94 bcd B	4,65 c C
11/08/03	2,74 ns A	3,87 d B	4,76 c B

Figure 26

Tableau 31 – Valeurs moyennes **d’humidité pondérale** des bourgeons des plants du traitement stockage au froid (SF), variété Darselect (trayplants), pour l’année 2004. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences statistiquement significatives entre les dates et les majuscules les différences statistiquement significatives entre les traitements d’acclimatation (test de Duncan au seuil de 5%).

Date	0h	48h
06/01/04	2,22 d A	2,57 a B
21/01/04	2,01 c A	2,45 a B
17/02/04	1,51 b A	2,55 a B
16/03/04	1,55 b A	3,12 b B
20/04/04	1,4 a A	3,5 bc B
11/05/04	1,32 ab A	3,89 cde B
23/06/04	1,49 a A	3,63 cd B
16/07/04	1,25 a A	4,29 e B
24/08/04	1,29 a A	4,14 e B

Metabolic heat and respiration rates are good markers of bud growth capacity in strawberry plants when differentially measured before and after forcing

Gilberto Luiz Putti^a, Rémy Rageau^{a*}, Marc Bonhomme^a, Gabriel Berenhauser Leite^b
Gilles Pétel^c

^aU.M.R 547-PIAF, INRA site de Crouël, 234 avenue du Brézet, 63100 Clermont-Ferrand, France

^bEPAGRI/UnC, Caixa Postal 591, Caçador, SC, Brazil 89500-000.

^cU.M.R 547-PIAF, Université Blaise Pascal, 24 avenue des Landais, 63177 Aubière Cedex, France

*Corresponding author; email: rageau@clermont.inra.fr

Summary

Knowledge of the growth capacity of buds is required to improve the management of the strawberry cultivation. We investigated in strawberry plants the potential of biophysical markers of bud growth capacity so far studied only in trees: measurements of metabolic heat rate (Q) and respiration rate (RCO₂), parallel to approach of the growth capacity by a reference test.

We confirmed results obtained on tree buds: values of Q and RCO₂ at time t are not useful indicators of growth capacity at time t, but the differences between their values before and after a forcing period can be relevant ones. For strawberry buds, 48 hours seems to be a sufficient forcing duration. An over chilling response of Q and RCO₂ could be detected under cold storage. During autumn and early winter Q and RCO₂ showed a good relationship with the temperatures of the days before measurements. A close relationship was also found between Q, RCO₂ and water content during forcing, making water content a possible substitute for Q and RCO₂ as growth capacity marker.

Keywords: dormancy, growth capacity, microcalorimetry, metabolic heat rate, respiration rate, water content

1. Introduction

The management of strawberry cultures involves increasingly artificial conditions and requires a high technicality, particularly for preparing young plants at the nurseries. A good match between operational decisions and physiological plant status is critical. For example, the date of transfer for early forcing at the end of autumn or beginning of winter should be decided according to the growth capacity recovery of plants under cool shelters or stored in cold chambers. Such decisions have to be based on precise and immediate determination of plant state or on appropriate modelling of the evolution of the plant state related to environment, particularly climatic environment.

Many authors have studied the effects of environmental factors on the vegetative growth of strawberry plants. However, good models have yet to be developed because determinism is complex and analytical data are few. The main reason is the lack of precise, rapid and well established measures of plant growth capacity. For strawberry plants, growth capacity of the aerial part is an important parameter in order to determine the endodormancy period of the bud, and may also modulate the growth resumption of plants after cold storage. The intrinsic growth capacity of the apex during autumn and winter has been studied by few authors on strawberry [1, 2]. It has been studied mainly on the buds of trees for characterisation of their dormancies. The standard tests of bud growth give information only after long time (generally more than 1 month); therefore, many studies have been done to establish easier and more rapid methods of quantification of bud growth capacity. On strawberry, Robert et al [1], found that a biochemical method (nucleotides test) could be a useful measure of bud growth capacity; however, the method is rather sophisticated. The respiration measurement is one of the most investigated methods, based on the idea that respiration of growing tissues is the sum of a growth respiration component (proportional to the growth rate), and of a maintenance respiration component, proportional to the dry mass [3,4]. To a non-growing tissue corresponds a baseline value of specific respiration; an increase in respiration of this tissue, measured in the same standard conditions (especially temperature) reveals that it is growing.

The studies concerning the buds have concentrated on the dormancy period in trees. Most of the results are from buds between full endodormancy and bud break. Generally, the results showed that the increase of bud respiration was rather late, a few days or weeks before bud break [5, 6, 7]. Such dynamics are at odds with the

changes in bud state given by biological test of the growth capacity. For example, studies of peach trees [8, 9] and *Populus balsamifera* [10], found that buds were free of endodormancy as soon as the end of December (peach trees), or mid-January (*Populus*), whereas their respiration did not increase before the beginning of February (peach trees), or April (*Populus*).

The increase in respiration rate seems to be related more to actual growth initiation than to growth capacity recovery. Working on grape, Gardea et al [11] have observed that buds on twigs that had received their chilling requirements for dormancy release, remained with low respiration rates in winter. If the twigs were forced at 20°C, their bud respiration rates increased in parallel with growth (observed through phenological steps). On apple cv Golden [12] bud respiration rates on trees chilled at 4°C stayed low not only after 200 hours of chilling but also after 1600 hours. However, after 400 hours of chilling, a forcing treatment induced an increase of the respiration rate; the greater the chilling amount, the higher the increase.

Some authors have pointed out the reasons of poor relationships between respiration and growth capacity. Indeed, based on the enthalpy balance between anabolic and catabolic metabolisms, Criddle et al [13] and Hansen et al [14] indicated that growth rate could be better predicted from respiration flux and efficiency of respiration obtained by complementary measurement of metabolic heat flux. This approach has been accurately used in studies on annual plants growth [13] and on tree provenance and distribution [15, 16] according to temperature. To our knowledge, this approach has only been applied to tree buds by Gardea et al [11] working on grape, and by Gardea et al [12], Llamas et al [17] on apple. The results showed some inconsistency: after endodormancy release, a forcing treatment provoked a transitory decrease of respiration efficiency in grape buds and an increase in apple buds. In other respects, these studies showed that the dynamics of respiration and metabolic heat were very similar. If kept under cold temperatures, the buds displayed low respiration and metabolic heat rates, even after their endodormancy release; both parameters increased only after the buds were transferred to forcing temperature.

Water is an important factor for growth capacity [18]. In various tree species, many authors have shown that the water content of the buds is low during dormancy and only increases shortly before bud break [19, 20, 21, 6, 22, 23, 7, 24]. This is similar to the dynamics of bud respiration reported previously. In three species, Myking [7] showed a close and positive relationship between the water content and respiration of buds during the dormancy and bud break period, including through a treatment with ‘artificially’ modified bud water content.

The aim of the present work was to apply some biophysical methods (including forcing periods) to strawberry buds, techniques previously used only for tree buds. We also explored the potential of the corresponding parameters as growth capacity markers, not only during the natural dormancy period, but also during long periods of cold storage, a frequent step in strawberry plant production.

2. Materials and Methods

2.1. Plant material:

Strawberry plants cv Darselect were used. They were tray plants, classically prepared at the CTIFL nursery of Lanxade near Bergerac (44°51’N, 0°28’W, 37 meters asl). Early August they were cut from ‘runners’ of mother plants and put on peat substrate into 0.25-litre pots (DMS plate).

Afterwards, they underwent the classical conditions of tray plants aimed at long cold storage, which constituted the 2 treatments of our study.

2.2. Treatments:

2.2.1. Treatments “natural climatic conditions” (NC)

The tray plants were grown under natural light conditions with fertirrigation (mineral solution prepared via Dosatron, pH 5.7, conductivity around 1.5 mS) in a plastic tunnel at the nursery at Lanxade. The air temperature was recorded at the nursery site (Fig. 1).

At around 2-week-intervals, between October and January for 2002/2003 or between September and January for 2003/2004, batches of plants were sent to the INRA-PIAF at Clermont-Ferrand (300 kilometres from Lanxade) for measurements and testing.

2.2.2. Treatments “cold storage” (CS)

Tray plants grown under the NC conditions at Bergerac were transferred to the INRA-PIAF at Clermont-Ferrand, January 7 in 2003 and 2004, and put into a dark cold chamber at -2°C; they were wrapped in plastic bags in order to avoid drying. At around 1-month-intervals between January and August, plants were sampled for measurements and testing.

2.3. Measurements:

2.3.1. Schedule

At the aforesaid intervals, plants were sampled for measurements of metabolic heat and respiration rates and to obtain the fresh and dry masses of their apices. In 2002/2003 the sampled plants were distributed in 3 batches: the plants of batch 1 were measured immediately; the plants of batch 2 were measured after they experienced 48 hours of forcing (temperature around 20°C, 16 hours photoperiod); the plants of batch 3 were measured after 72 hours of the same forcing conditions. In 2003/2004 the sampled plants were distributed in only 2 batches corresponding to the previous batches 1 and 2.

In 2003/2004, plants of an additional batch were sampled and immediately put through the petiole test.

2.3.2. Sequence of the microcalorimetric (metabolic heat and respiration) and mass measurements

In a previous study at the PIAF, metabolic heat and respiration were measured on strawberry buds at 15°C and 18°C; it appeared that the values obtained at 18°C allowed bud tissues to be distinguished at various times during treatments (or under different treatments) more easily than could values obtained at 15°C (results not published). In this study we decided to extend our range of temperatures by comparing data obtained at 18°C and 20°C.

At the scheduled times, the apical zone of each plant was extracted with a scalpel. Its fresh mass was rapidly weighed, and the apical zone was then transferred into a 1-cm³ microcalorimeter cell containing 20 µl of ultrapure water to avoid drying. Measurements were carried out using two differential scanning calorimeters (SETARAM micro DSC VII, France), each with one operating cell. The sequence of the microcalorimetric measurements was as described in Criddle et al [25]. After the apex tissues were put into the cell, heat fluxes generated in it were continuously recorded; the values stabilised after around 20 minutes at a level q1. A small capsule with 20µl of NaOH (1N) was then inserted into the cell; NaOH reacted with CO₂ released by respiration of the tissues and this reaction resulted in an additional heat flux giving a new stabilised level q2. After removal of the capsule the heat flux decreased to a new stabilised level q3 (equalling or near q1).

At the end of the sequence the tissues were dried at 80°C for 24 hours and the dry masses weighted. Three repetitions for each combination 'sampling date x forcing time x measurement temperature' were carried out in 2002/2003 and 5 repetitions were carried out in 2003/2004.

2.3.3. Petiole test

We used the classical biological test of growth capacity of the strawberry buds [24]. At the scheduled times, plants were transferred into a growth chamber (day: 12 hours, light intensity: 190 mole.m⁻².s⁻¹, temperature 25°C; night: 12 hours, temperature: 15°C). The petioles that were produced during the first month were labelled; after 4 months the length of each of these petioles was measured. We used 5 plants (repetitions) at each sampling date.

2.4. Calculated parameters

2.4.1. Metabolic heat (Q), respiration (RCO₂), and specific growth (RSG) rates

Individual bud Q values (µW.mgDW⁻¹) were calculated by dividing ((q1+q3)/2) by the dry masses. RCO₂ values (nmole.gDW⁻¹.s⁻¹) were calculated by dividing (q2-((q1+q3)/2)) by the dry masses and 108.5 (kJ.mole⁻¹), corresponding to the heat emitted when 1 mole of CO₂ reacts with NaOH. We could then calculate individual bud values of RSG in its enthalpic expression (µW. mgDW⁻¹), using $RSG = 455 RCO_2 - Q$ [11]. Means and standard-errors of Q, RCO₂ and RSG were calculated from the 3 or 5 repetitions.

2.4.2. Water content (WC)

Individual bud values were determined as (fresh mass – dry mass) / dry mass. Then, means and standard-errors were calculated from the 3 or 5 repetitions.

2.4.3. Petiole length after 4 months

The petiole length characterising a given plant was given by the mean of the lengths of the labelled petioles of that plant. Means and standard-errors were calculated from the 5 repetitions.

2.5. Statistics

Date and treatment effects were tested with ANOVA by rank and DUNCAN test (at 5 %) using Statgraphics software (Statistical Graphics Corporation and STSC, Inc.). Linear regression analysis was used to evaluate the relationships between bud traits.

3. Results

3.1. Influence of the measurement temperature on metabolic heat and respiration rates

The values of metabolic heat rate (Q) and respiration rate (RCO₂) given by measurements at 18°C were lower than those at 20°C and the differences between the values obtained with or without acclimation were also lower at 18°C, as shown by the examples of the 2003/2004 data in the Fig. 2 (NC treatment). However, under both the NC and CS treatments, the 18°C and 20°C dynamics were very similar. So the further results will be presented only based on the 20°C measurement data.

3.2. Specific growth rates calculated from metabolic heat and respiration rates

The values of specific growth rate (RSG) calculated from the values of respiration and metabolic heat rates, neither showed understandable dynamics under any treatment, nor allowed to significantly discriminate the treatments (data not shown). This was largely due to the high variability in RSG values obtained both within and between treatments. [It originated in the variability of the values of each of the 2 source parameters Q and RCO₂, each adding its variability to that of the other in the RSG computation.

Ideally a greater number of repetitions would have been used, but this was not possible in the current study for logistical reasons. Therefore, the further results will be drawn from the own values of Q and RCO₂.

3.3. NC treatment

3.3.1. Metabolic heat rate and respiration rate

3.3.1.1. Dynamics under NC treatment

In 2002/2003 and 2003/2004, Q and RCO₂ decreased from October to January (Fig. 3). Only the September and end of January values in 2003/2004 broke this strong trend. Correlations were calculated between Q and RCO₂ values and the mean temperature of periods extending from 3 to 10 days before the measurements (Fig. 4). In both years the best correlations were found with a period of 5 days (for Q, $r^2 = 0.85$ and 0.76 in 2002/2003 and 2003/2004 respectively and for RCO₂, $r^2 = 0.91$ and 0.79 in 2002/2003 and 2003/2004 respectively).

3.3.1.2. Influence of forcing at 20°C

In both the 2002/2003 and 2003/2004 observation periods, the same pattern of Q and RCO₂ dynamics could be seen under forcing (Fig. 3), particularly the reversal of the trend of the forcing response at the end of the autumn. From October onwards, the forcing during 48 hours resulted in a trend of decreasing Q and RCO₂ values strong enough to be significant (at $p = 0.05$) in November 2002 and for RCO₂ in October 2003 but only significant at $p = 0.10$ for Q in October 2003. The reverse was observed during December, when forcing resulted in an increase in the Q and RCO₂ values (significant at the end of January in 2003 for Q, and for RCO₂ early January 2004).

In 2002/2003 an increase in the forcing period did not result in significant changes of the values between 48 and 72 hours, except a significant increase for the mid January sample.

3.3.2. Water content

In 2002/2003 and 2003/2004 the water content (WC) exhibited a strong decrease almost continuously between October and January (respectively about from 5 to 3 and from 6 to 2.5 – Fig. 5). In both years, rather good correlations could be seen between Q, RCO₂ and WC values (Fig. 6). The slopes of the linear regressions were higher in 2003/2004 than in 2002/2003. Forcing did not significantly change the water content.

3.3.3. Petiole test (2003/2004)

The petiole length measured in the standard conditions of the petiole test (Fig. 10), was around 9 cm for plants tested in September and early October; it reached a minimum (around 7 cm) at the end of October; then, it increased and reached a maximum value (around 13 cm) in early December. At this date we can consider the apices to have broken their endodormancy. According to the petiole length increase, the endodormancy would have been progressively released between the end of October and early December. In September the petiole length was already lower than these measured from December onwards; we should then consider that in September the apices were already in endodormancy, the intensity of which increased up to the end of October. Chilling amounts were calculated using the “number of hours below 8°C” model [26]. The chilling amounts corresponding to the dates of the peak of endodormancy (late October) and of the end of endodormancy release (early December) were about 40 hours and 350 hours respectively.

3.4. CS treatment

3.4.1. Metabolic heat rate and respiration rate

3.4.1.1. Dynamics under CS treatment

In 2002/2003, both Q and RCO₂ values decreased to minima (about from 17 to 5 $\mu\text{W} \cdot \text{mgDW}^{-1}$ for Q and from 40 to 10 $\text{nmol} \cdot \text{gDW}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ for RCO₂) until early March, then stabilised until July (Fig. 7).

In 2003/2004, at the start of the treatment the values were lower (12 for Q, 25 for RCO₂) than in 2002/2003; their decrease stopped sooner (January for Q and February for RCO₂), so they reached the same minimum values as in 2002/2003 (Fig. 7).

3.4.1.2. Influence of the forcing at 20°C

In 2002/2003 and 2003/2004, in buds of plants sampled from the CS treatment, forcing resulted in increase of Q and RCO₂ values. During the first months of CS the later the sampling the higher the increase; the increase stabilised after 5 months of CS in 2002/2003 and 4 months in 2003/2004.

In 2003/2004, the lengthening of forcing from 48 to 72 hours resulted in a significant increase of the values in Q from March to April for Q. In contrast, values of RCO₂ only increased in March.

3.4.2. Water content

At the beginning of the cold storage, the water content of buds decreased for one month in 2003 and 2 months in 2004; then it stayed stable at values of about 2.5 in 2003 and 1.5 in 2004 (Fig. 8).

In both years the pattern of the WC dynamics under forcing paralleled that of Q and RCO₂. This was shown by the correlations between the Q, RCO₂ and WC values at 0 h and 48 h forcing. The slopes of the regression showed (Fig. 9) that the maximum relative increase of WC between 0 and 48 hours acclimation was never as important as it was for Q and RCO₂. The increase under acclimation was stronger in 2004 than in 2003; however, the values after 48 hours of acclimation reached the same maximum level in both years, the stronger increase proceeding then from the lower initial level in 2004 (around 1.5) than in 2003 (around 2.5).

The parameters of the regressions between Q, RCO₂ and WC values were different under NC (Fig. 6) and CS treatments (Fig. 9).

3.4.3. Petiole test (2003/2004)

The petiole test indicated a constant growth capacity throughout the cold storage period with the same petiole length value (about 12 cm) as the plants under NC had since early December (Fig. 10).

4. Discussion

Temperature measurements of metabolic heat (Q) and respiration (RCO₂) rates

Increases with temperature of respiration [27] and metabolic heat [28] of plant tissues have been reported to occur in large temperature ranges, most often up to 25°C. Our data showed that strawberry buds yield to this law between 18 and 20°C.

The potential for distinguishing buds at different times during a treatment or under different treatments was better at 20°C than at 18°C. This raises the question of whether the discrimination of physiological states in strawberry buds could be improved through measurements at temperature higher than 20°C.

The fact that Q and RCO₂ values showed the same trends could be interesting from an applied management perspective. Using the microcalorimetric tool, Q measurements are easier and less time consuming than RCO₂ measurements.

1 Specific growth rate (RSG) as calculated from metabolic heat (Q) and respiration RCO₂) rates is not valid as a physiological marker when based on few repetitions

The calculated values of RSG could not significantly detect any change in the buds during any treatment or between treatments. This likely reflects the low number of repetitions and high variation in measured values of RSG, originating in the variability of the individual values of the source parameters. Wadsö [29] pointed this problem of low sample throughput, that needs to be solved in view of practical applications; he proposed in particular, to use multi-channel microcalorimeters as technical improvement.

Under the explored conditions the levels and dynamics of Q and RCO₂ values measured without forcing did not correspond to the bud growth capacity

In 2003/2004, the petiole test data suggested that bud endodormancy in the NC treatment probably started before the end of September, with its intensity peaking at the end of October, and then decreasing. In early December dormancy had already been released; indeed, the petiole length given by the petiole test then stabilised, not only under the NC conditions of December and January, but also throughout the duration of the CS treatment. We did not use the petiole test in 2002/2003; however, the general traits of the growth capacity dynamics would probably have been similar to those for 2003/2004. These dynamics strongly differed from those of Q and RCO₂: they decreased almost continuously during autumn and early winter and stayed low in buds of plants put under cold storage. Our results on strawberry confirm the conclusion drawn from studies on trees [7, 12]: Q and RCO₂ are not relevant direct markers of the growth capacity of the buds.

During autumn and early winter the Q and RCO₂ values in buds are strongly determined by the mean temperatures of the days before measurements, irrespective of the bud growth capacity

The parameters of the linear regressions describing this relationship were similar for 2002/2003 and 2003/2004 (shown for RCO₂ at the Fig.4). They would have been still closer if the outlier corresponding to September 23 in 2003 had been excluded from the analysis; this outlier may have resulted from plant stress, due to the high maxima of temperature, reaching 33°C, during the preceding period (Fig. 1), or even to those during the heat wave of August 2003 (data not shown). The relationship seemed valid for determining RCO₂ irrespective of whether the buds were still in endodormancy (up to mid December) or had released it, included under the CS treatments (values after 2 weeks are shown at the Fig. 4).

Such a relationship has not been shown by any author studying Q and RCO₂ dynamics in tree buds. However, data in some publications can easily be interpreted on this basis. Fielder and Owens [5] found a decrease of the respiration of the shoot tips between early September and December in Douglas fir. Gardea et al [11] working on grape under natural conditions from September until January, while buds experienced endodormancy set up then release, recorded a continuous decrease of their Q (Fig. 1, p758), likely parallel to that of the temperatures. Gardea et al [12], at a date when no natural chilling had occurred, submitted apple trees to chilling in cold chamber (4°C); Q and, more clearly, RCO₂ values showed decreases between 200 and 600 hours of the treatment (Fig. 1 and 2, 0 day forcing, p91). This decrease agrees with our results in buds of strawberry plants under CS.

The difference between values of Q or RCO₂ measured at time t and time t+48 hours under forcing could be a useful indicator of the bud growth capacity

Under NC, the Q and RCO₂ responses of the buds to forcing at 20°C had clearly changed between mid November and mid December in 2003 (Fig. 3); this was the period when the petiole length given by the petiole test finished its increase and reached a ceiling value indicating the end of endodormancy (Fig. 10). We could not verify such a correspondence in 2002/2003, as we did not use the petiole test; however, the period of change in the response to acclimation at 20°C (between the end of November and early January) is likely to correspond to that of the end of endodormancy. Indeed, at the date the buds overcome it in 2003 (early December) they had

received a chilling amount of 350 hours below 8°C; this amount was reached at approximately the same date in 2002.

Unfortunately, no other study has directly measured bud metabolic heat and/or respiration after some forcing time, at the same time as bud growth capacity. Any relationships between these parameters are mentioned only indirectly in the literature. For example, McPherson et al [6] showed on kiwi that changes in the potential respiration of the buds at the end of winter, when they likely had overcome their endodormancy, could be detected through forcing them, while their respiration value under ‘immediate’ measurement was still the same as at former dates. In their study on apple, Gardea et al [12] found that Q and RCO₂ of vegetative buds could increase during forcing (25°C), in proportion with the chilling amount received by the trees prior to forcing, while the values of ‘immediate’ measurements did not change. Such results would indicate that the evolution induced by chilling was continuous and slow, making it difficult to characterise, in this case, the end of the endodormancy through the dynamics of the respiration values under forcing.

This work also showed that the bud Q and RCO₂ increases were generally as important between 15 and 30 days of forcing as they were between 0 and 15 days. Our results indicated that in strawberry the time for full development of the Q and RCO₂ increases seemed to be much shorter, as values after 72 hours of forcing were not significantly higher than after 48 hours.

The data obtained under the CS treatments showed that, up to some months of chilling, the greater the chilling amount, the greater the Q and RCO₂ increases during forcing. This ‘over-chilling’ effect is consistent with the aforesaid results of Gardea et al [12], and also those of Young et al [30], although these latter measured the respiration on entire shoots and roots.

Explaining the medium-term responses to temperature?

The changes in metabolic heat rate and respiration rate seen after changes of temperature could indicate plant acclimation. However, the classical theoretical frame for acclimation seems not to be valid as far as endodormancy is implicated in the organs behaviour. Indeed, the Q and RCO₂ changes parallel to the temperature changes in our study (decrease during fall, increase under forcing after endodormancy release) are inconsistent with the opposite changes described for classical acclimation [27].

Since total respiration is thought to result from maintenance plus growth respiration, the respiration level should reflect instantaneously the growth capacity. As soon as the endodormant buds have recovered some growth capacity, they should express an increase in their respiration level relative to the previous endodormant state when they experience favourable temperatures. The data we obtained at the end of the NC treatments and during the CS treatments did not confirm that. The bud tissues behaved as though there was some inertia in the response of the overall metabolism, and of the respiratory metabolism in particular, to the temperature variation. Does the growth response show the same inertia? In order to answer this, further work is required to obtain precise data on growth at fine time scale.

2 Water content is well correlated to metabolism intensity

In strawberry, we found a strong positive relationship between metabolic heat and respiration rates and water content in buds under favourable conditions once endodormancy was released; this confirms results such as those of Myking [7] and Leite [9]. During endodormancy, results on both the respiration and the water content of the buds are rare. Leite [9] found that the changes were small in peach buds during the autumn. On the contrary, we found that strawberry buds showed large variations of the Q, RCO₂ and WC during the end of summer and into autumn. As WC is easier to measure than Q and RCO₂, this parameter may serve as a useful proxy for Q and RCO₂, and thus as a good candidate marker of the strawberry bud growth capacity. The parameters of the linear regressions between Q and WC and between RCO₂ and WC changed when the plants went from the CN conditions to the CS and forcing conditions; some change in the physiology of the buds should have then occurred, parallel to endodormancy release and growth capacity recovery.

Neither our data, nor the results of other works dealing with these parameters could detect any causality in the relationship between them.

5. Conclusions

As in tree buds, metabolic heat rate (Q) and respiration rate (RCO₂) values at time t cannot be used as direct indicators of the growth capacity at time t in strawberry buds. We have shown that these values depend on the temperature of the days preceding time t. However, the differences of their values between measurements at time t and time t + some days under forcing can be relevant markers (Q proved as good as RCO₂ in this respect). This

could offer interesting applied prospects, as microcalorimetric measurements of Q and RCO₂ are fast (the method could be particularly fast if only Q was measured). The validity of replacing of Q and RCO₂ by the water content as marker should be further investigated.

The 'over chilling' response would be an interesting issue for further research.

2.1 Acknowledgements

Thanks to CAPES - Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nivel Superior (Brazil) for the Ph.D. scholarship of Gilberto Luiz Putti. This work received financial support from CIREF - Centre Interrégional de Recherche et d'Expérimentation de la Fraise and from COFECUB – Comité français d'évaluation de la coopération universitaire avec le Brésil. The authors are indebted to Juliette Bloor for revising the English language.

2.2 References

- [1] F. Robert, G. Pétel, G. Risser, M. Gendraud, Determination of the growth potential of strawberry plants (*Fragaria x ananassa* Duch) by morphological and nucleotide measurements in relation to chilling. *Can. J. Plant Sci.* 77 (1997) 127-132.
- [2] F. Robert, G. Risser, G Pétel, Photoperiod and temperature effect on growth of strawberry plant (*Fragaria x ananassa* Duch.): development of a morphological test to assess the dormancy induction. *Scientia Hort.* 82 (1999) 217-226.
- [3] I.R. Johnson, Plant respiration in relation to growth, maintenance, ion uptake and nitrogen assimilation. *Plant Cell and Environment* 13 (4) (1990) 319-328.
- [4] W. Larcher, *Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups.* Springer (1995), Berlin, 506 pp.
- [5] P. Fielder, J.P. Owens, Shoot-tip respiration of 1st-year interior and coastal Douglas-fir seedlings during bud development. *Can. J. For. Res.* 22 (1992) 765-768
- [6] H.G. McPherson, W.P. Snelgar, P.J. Manson, A.M. Snowball, Bud respiration and dormancy of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). *An. Bot.* 80 (1997) 411-418.
- [7] T. Myking, Interrelations between respiration and dormancy in buds of three hardwood species with different chilling requirements for dormancy release. *Trees* 12 (1998) 224-229.
- [8] A.H. Hatch, D.R. Walker, Rest intensity of dormant peach and apricot leaf buds as influenced by temperature, cold hardiness and respiration. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 94 (1969) 304-307.
- [9] G.B. Leite, Evolution des états des bourgeons et de leur hétérogénéité le long du rameau d'un an de pêcher sous différents réégimes de températures après l'installation de l'endodormance. Thèse Dr, UMR-PIAF. Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand II (2004), Clermont-Ferrand (FRA), 168 pp.
- [10] E.P. Bachelard, F Wightman, Biochemical and physiological studies on dormancy release in tree buds. I. Changes in degree of dormancy, respiratory capacity and major cell constituents in overwintering vegetative buds of populus balsamifera. *Can. J. Bot.* 51 (12) (1973) 2315-2326.
- [11] A.A. Gardea, Y.M. Moreno, A.N. Azarenko, P.B. Lombard, L.S. Daley, R.S. Criddle, Changes in the metabolic properties of grape buds during development. *J. amer. Soc. Hort. Sci.* 119 (1994) 756-760.
- [12] A.A. Gardea, E. Carvajal-Millan, J.A. Orozco, V.M. Guerrero, J. Llamas, Effect of chilling on calorimetric responses of dormant vegetative apple buds. *Thermochim. Acta.* 349 (2000) 89-94.
- [13] R.S. Criddle, B.N. Smith, L.D. Hansen A respiration based description of plant growth rate responses to temperature. *Planta* 201 (1997) 441-445.
- [14] L.D. Hansen, R.W. Breidenbach, B.N. Smith, J.R. Hansen, R.S. CRIDDLE, Misconceptions about the relation between plant growth and respiration. *Botanica Acta* (1998) 111:255-260.

- [15] T.S. Anekonda, Extreme growth phenotypes of trees are caused by differences in energy metabolism. *Thermochim. Acta.* 373 (2001) 125-132.
- [16] L.D. Hansen, J.N. Church, S. Matheson, V.W. McCarlie, T. Thygerson, R.S. Criddle, B.N. Smith, Kinetics of plant growth and metabolism. *Thermochim. Acta.* 388 (2002) 415-425.
- [17] J. Llamas, E. Carvajal-Millan, A. Rascon-Chu, J.A. Orozco, A.A. Gardea, Microcalorimetry: an accurate tool for expedite determinations of plant tissue metabolism. *Acta Hort.* 565 (2001) 79-85.
- [18] G.I. McIntyre, The role of water in the regulation of plant development. *Can. J. Bot.* 65 (1987) 1287-1297.
- [19] M.E. Cole, T. Solomos, M. Faust, Growth and respiration of dormant flower buds of *Pyrus communis* and *Pyrus calleryana*. *J. amer. Soc. Hortic. Sci.* 107 (1982) 226-231.
- [20] S. Essiamah, W. Eschrich, Water uptake in deciduous trees during winter and the role of conducting tissues in spring reactivation. *IAWA Bul.* 7 (1986) 31-38.
- [21] A. Cottignies, Potentiel osmotique et potentiel hydrique du bourgeon terminal de Frêne, au cours du cycle annuel. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série III: Sciences de la Vie.* 310 (1990) 211-216.
- [22] P. Rinne, H. Tuominen, O. Junttila, Seasonal changes in bud dormancy in relation to bud morphology, water and starch content, and abscisic acid concentration in adult trees of *Betula pubescens*. *Tree Physiol.* 14 (1994) 549-561.
- [23] M. Bonhomme, Physiologie des bourgeons végétatifs et floraux de pêcher dans deux situations thermiques contrastées pendant la dormance: capacité de croissance, force de puits et répartition des glucides. Thèse Dr, Unité Associée Bioclimatologie PIAF. Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand II (1998) Clermont-Ferrand (FRA) 114 pp.
- [24] N. Brunel, N. Etude du déterminisme de la présence des bourgeons le long du rameau d'un an chez le pommier (*Malus domestica* [L.] Bork): Approches morphologique, biochimique et moléculaire. Thèse Dr, Université d'Angers (2001) 212 pp.
- [25] R.S. Criddle, A.J. Fontana, D.R. Rank, D. Paige, L.D. Hansen, R.W. Breidenbach, Simultaneous measurement of metabolic heat rate, CO₂ production and O₂ consumption by microcalorimetry. *Analytical Biochemistry.* 194 (1991) 413-417.
- [26] J. Bigey, Chilling requirements and compensation for the lack of chilling in strawberry. *Acta Hort.* 567 (2002) 269-272.
- [27] O.K. Atkins, M.G. Tjoelker, Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends Plant Sci.*, 8 (7) (2003) 343-351.
- [28] L.D. Hansen, E.A. Lewis, D.J. Eatough, D.P. Fowler, R.S. Criddle, Prediction of long term growth rates of larch clones by calorimetric measurement of metabolic heat rates. *Can. J. For. Res.* 19 (1989) 606-611.
- [29] I. Wadsö, Isothermal microcalorimetry in applied biology. *Thermochim. Acta* 394 (2002) 305-311.
- [30] E. Young, Y. Motomura, C.R. Unrath, Influence of root temperature during dormancy on respiration, carbohydrates, and growth resumption in apple and peach. *J. am. Soc. hortic. Sci.* 112 (3) (1987) 514-519.

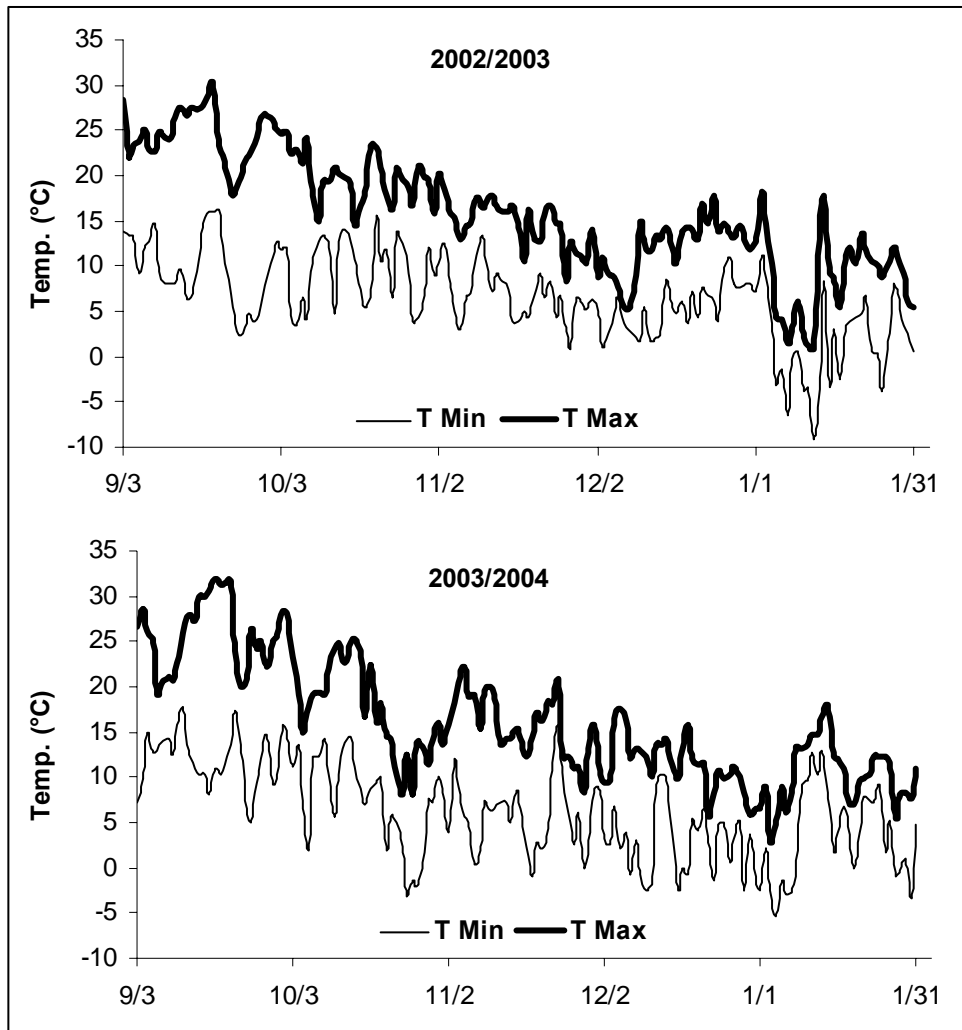


Figure 1 – Evolution of the daily maximum and minimum temperatures in the years 2002/2003 and 2003/2004 at nursery (Lanxade).

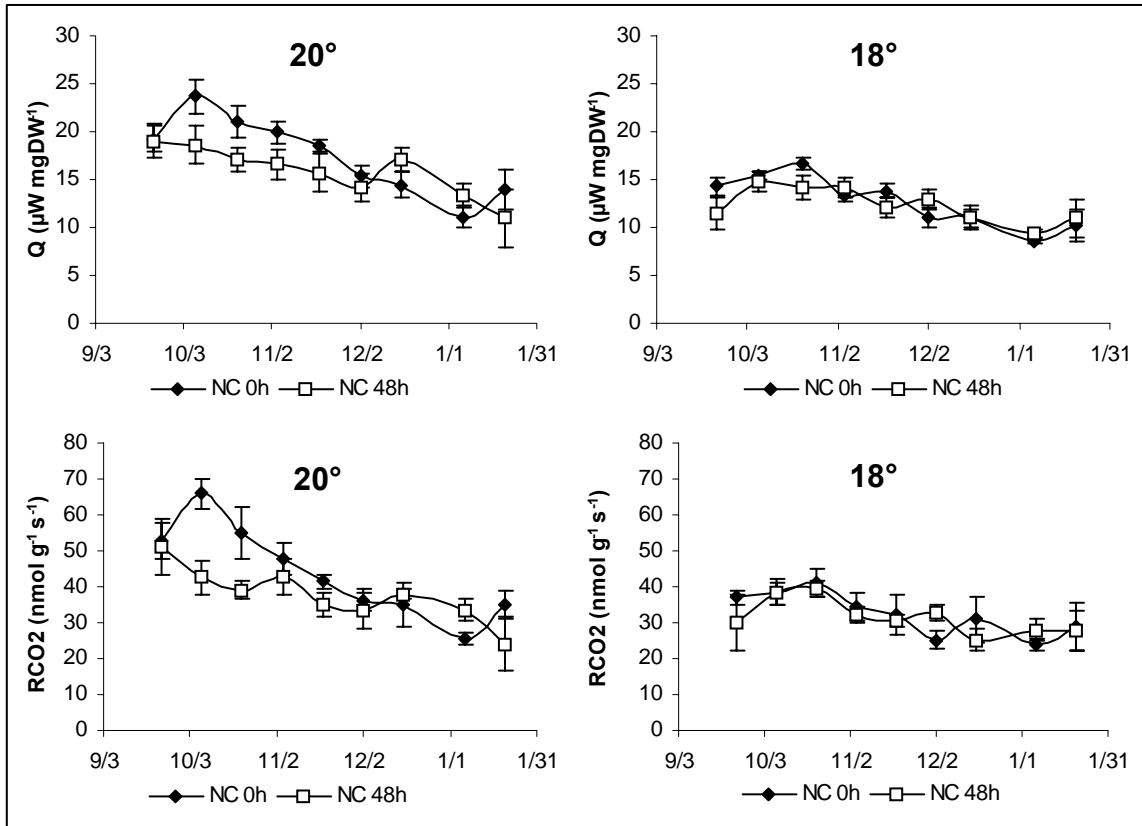


Figure 2 - Metabolic heat (Q) and respiration (RCO₂) rates of the buds measured at 20 and 18°C, at 0 and 48 hours forcing, plants under natural conditions (NC), 2003/2004.

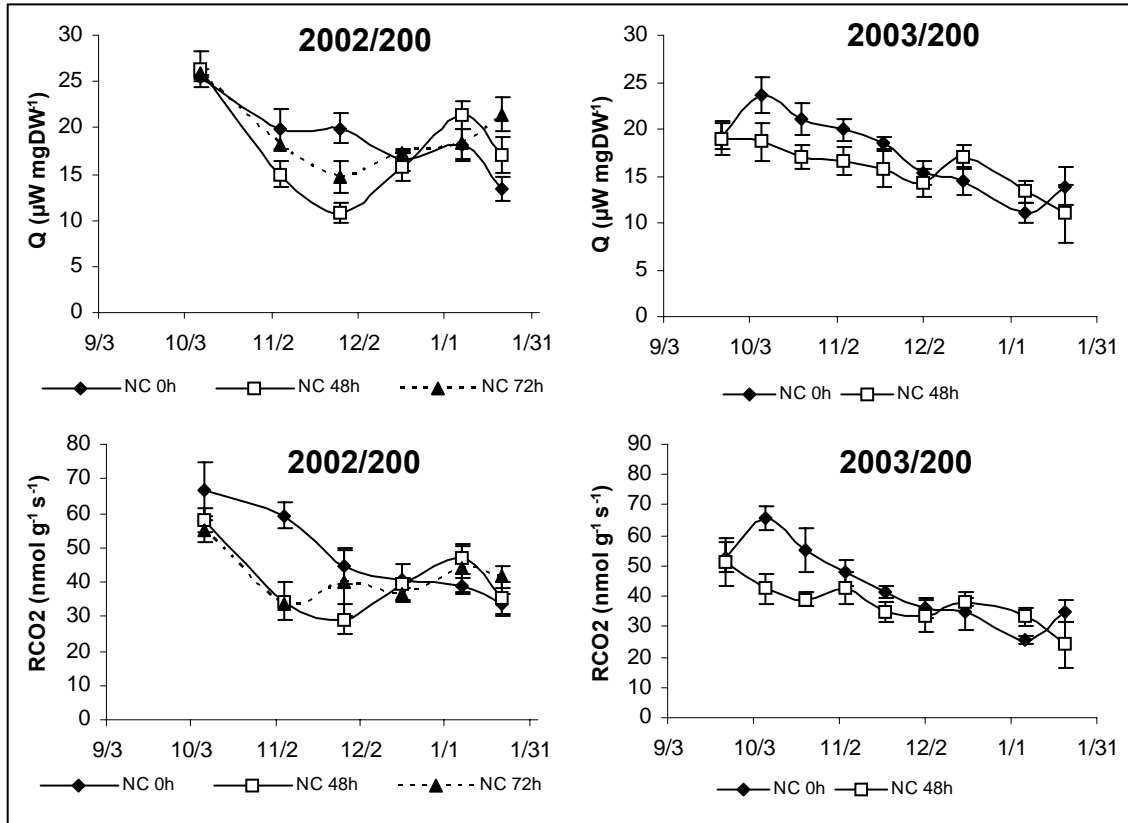


Figure 3 - Metabolic heat (Q) and respiration (RCO₂) rates of the buds, at 0, 48 (2002/2003 and 2003/2004) and 72 hours (2002/2003) forcing, plants under natural conditions (NS).

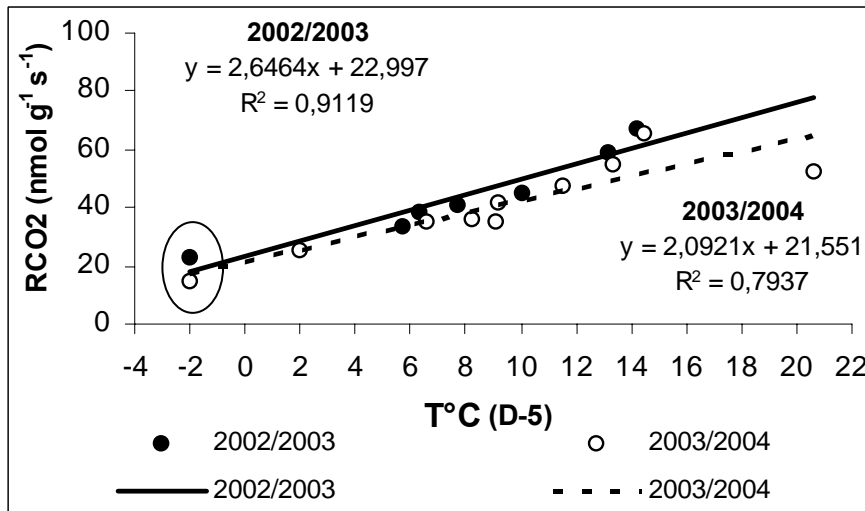


Figure 4 – Relationship between bud respiratory rate at 20°C (RCO2) and the mean temperature (T°C D-5) of the 5-day-period preceding the RCO2 measurement, under the natural conditions (NC) in 2002/2003 and 2003/2004 ; the additional points corresponding to the RCO2 values after 2 weeks of the cold storage (CS) treatment in 2003 and 2004 are shown inside a circle.

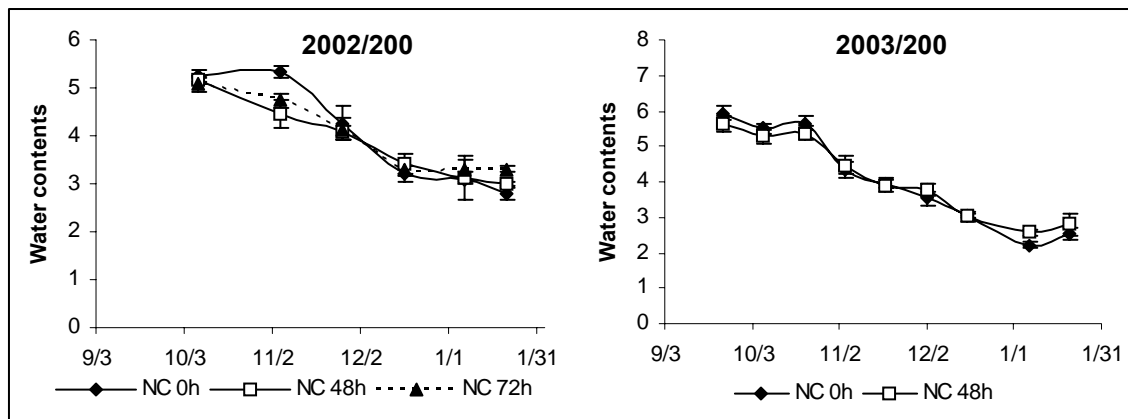


Figure 5 – Water contents of the buds at 0, 48 (2002/2003 and 2003/2004) and 72 hours (2002/2003) forcing, plants under natural conditions (NC).

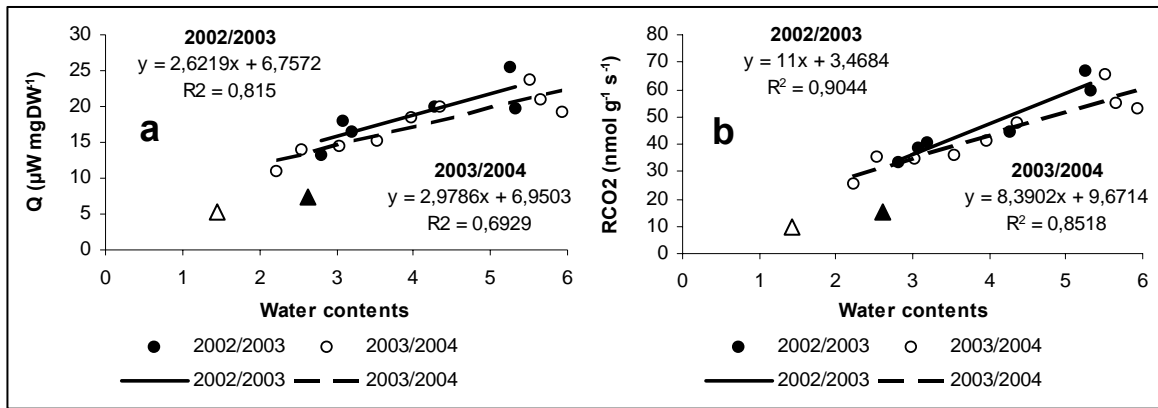


Figure 6 – Relationship between bud metabolic heat rates (a) or respiration rates (b) and water contents, measured at 0 hour forcing, under the natural conditions (NC), in 2002/2003 and 2003/2004. The triangles represent the values measured after 13 days of cold storage treatment : ▲ 2002/2003 ; △ 2003/2004 (not included in the regression).

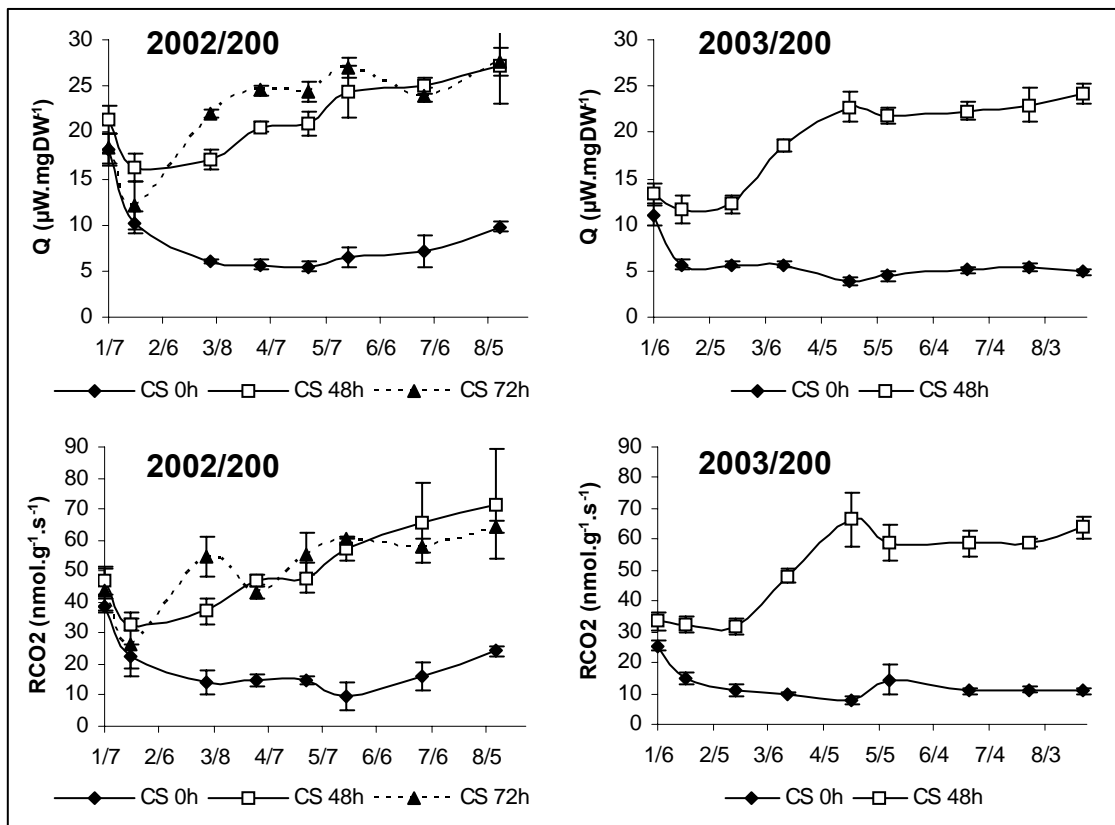


Figure 7 - Metabolic heat (Q) and respiration rate (RCO2) rates of the buds, measured, at 0, 48 (2002/2003 and 2003/2004) and 72 hours (2002/2003) forcing; plants in cold storage (CS).

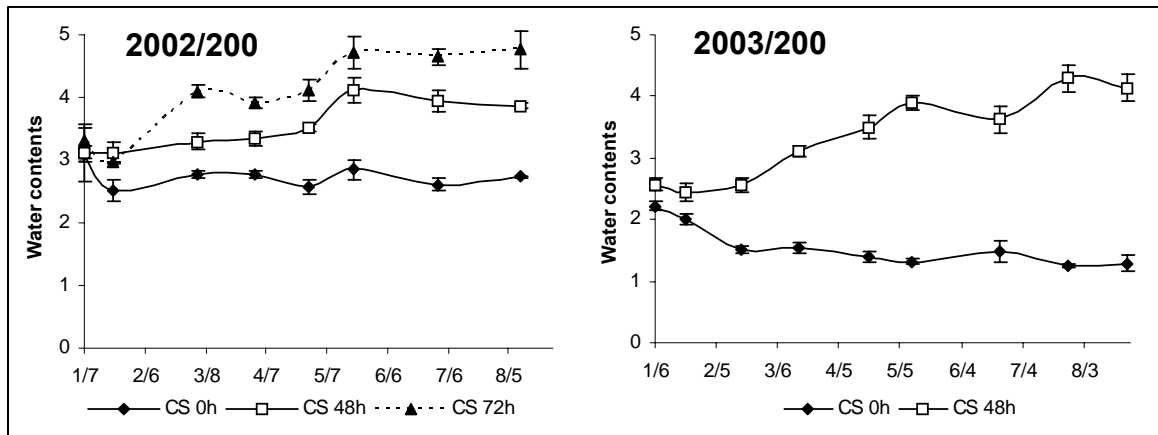


Figure 8 – Water contents of the buds at 0, 48 (2002/2003 and 2003/2004) and 72 hours (2002/2003) forcing ; plants in cold storage (CS).

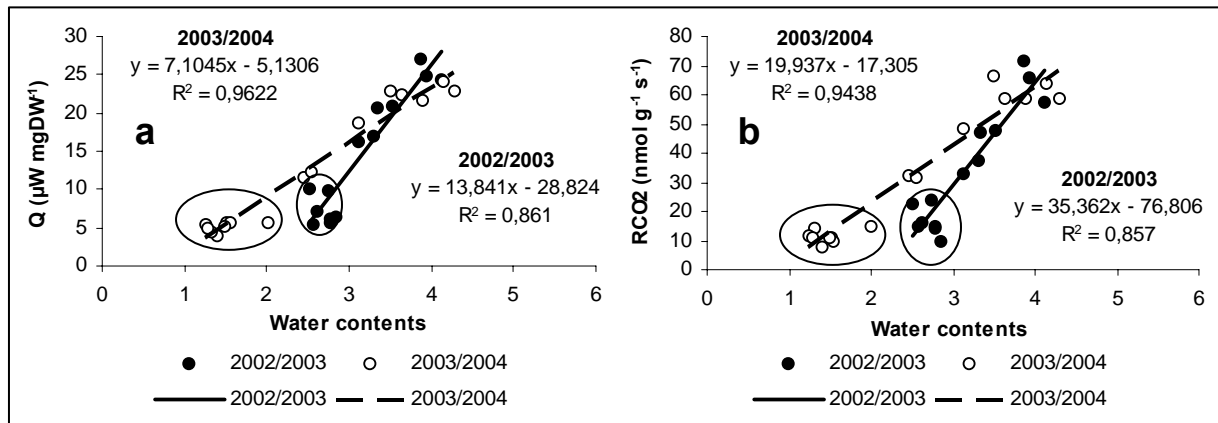


Figure 9 – Relationship between bud metabolic heat rates (a) or respiration rates (b) and water contents, measured at 0 hour (points inside circles) and 48 hours forcing after different cold storage (CS) durations in 2002/2003 and 2003/2004.

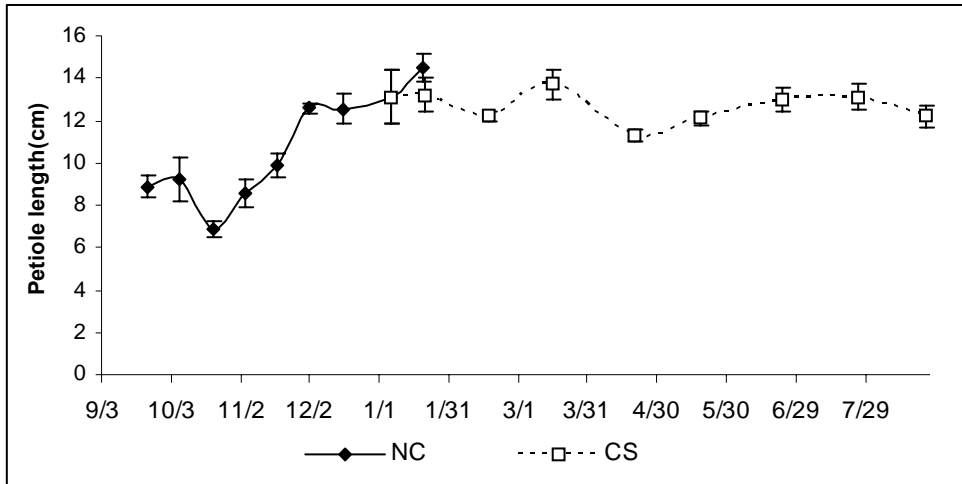


Figure 10 – ‘Petiole’ test in 2003/2004 : dynamics of the ‘specific’ petiole length given by the test applied to plants under natural conditions (NC) and in cold storage (CS).

EVOLUÇÃO DO ESTADO FISIOLÓGICO DA PARTE AÉREA DO MORANGUEIRO DURANTE A ARMAZENAGEM EM CÂMARA FRIGORÍFICA ¹

Gilberto Luiz Putti ²; Rémy Rageau ³; Marc Bonhomme ³;
Gabriel Berenhauser Leite ⁴; Gilles Petel ⁵

Resumo: O objetivo deste trabalho foi avaliar o estado fisiológico da parte aérea das plantas de morangueiro das cultivares Gariguette e Elsanta durante estocagem em câmara fria (-2°C) de janeiro a agosto. Pelo teste biológico, a capacidade de crescimento se manteve alta, sem evolução significativa durante a estocagem. O fluxo de calor metabólico (Q) e a intensidade respiratória (RCO₂) dos tecidos da zona apical, medidos pela microcalorimetria na saída da câmara fria não evoluíram significativamente, mas aumentaram após 48 e 72 horas de aclimação a 20°C. Existiu um estreito paralelismo entre os valores de Q e RCO₂ e da umidade ponderal (UP) dos tecidos. A parte aérea das plantas manteve a capacidade de crescimento mesmo após oito meses de estocagem.

Termos para Indexação: microcalorimetria, calor metabólico, respiração, umidade ponderal, capacidade de crescimento, teste biológico.

PHYSIOLOGICAL STATE EVOLUTION OF THE AERIAL PART OF STRAWBERRY PLANTS DURING COLD STORAGE

Abstract: The aim of this work was to know the physiological state of the aerial part of strawberry plants (varieties Gariguette and Elsanta) during storage in cold chamber (-2°C) from January until August. According to the biological test (petiole test), the growth capacity kept up without significant evolution. The flow of metabolic heat (Q) and the respiration intensity (RCO₂) of the apical zone tissues measured at the exit of the cold chamber did not change significantly. Their values measured after 48 and 72 hours of acclimatization at 20°C were higher than at the exit of the cold chamber. The differences between the values without acclimatization and after acclimatization increased during the first weeks of storage, showing an evolution of the state of the apex. There was a strict parallelism between the values of Q and RCO₂ and of the tissues water contents (UP). The growth capacity of the aerial part of the plants seemed to keep up even after 8 months of storage.

Index Terms: strawberry plant, microcalorimetric method, metabolic heat, respiration, water content, growth capacity, biological test.

A qualidade da muda tem influência sobre o desenvolvimento do morangueiro e a produção de morangos. Na Europa, onde o plantio do morangueiro pode ser feito desde o inverno, com a utilização de estufas aquecidas, até verão (Lieten et al., 1995), as mudas passam geralmente por um período de frio natural (podem também receber frio artificial para a quebra da dormência). Se não forem plantadas em seguida, são estocadas em câmaras frigoríficas, como é o caso das plantas chamadas *plants frigo*.

Para verificar as diferenças do potencial de crescimento do morangueiro utiliza-se atualmente um teste biológico conhecido como teste do pecíolo (Robert et al., 1997). Este teste é baseado no crescimento dos pecíolos das folhas em condições climáticas adequadas ao crescimento (temperatura e fotoperíodo), onde o menor desenvolvimento dos pecíolos indicaria a diminuição do potencial de crescimento, enquanto que o maior crescimento dos pecíolos indicaria a retomada do potencial de crescimento. Este teste geralmente é usado como indicador da dormência das gemas do morangueiro. Um ponto negativo deste teste é o tempo para obter a resposta que varia entre 45 e 120 dias.

Uma melhor condução do sistema de produção de morangueiros implica no conhecimento do estado fisiológico e, em particular, da capacidade de crescimento da planta nas diferentes etapas de produção. As diferenças na atividade fisiológica dos tecidos e órgãos podem ser parametrada pelo fluxo respiratório (CO₂ emitido e/ou O₂ absorvido) e/ou pelo fluxo de calor metabólico liberado. Segundo Hansen et al. (1989), a combinação destes dois parâmetros pode caracterizar a capacidade de crescimento (parte da energia fornecida pela respiração empregada no crescimento). A técnica de microcalorimetria permite medir estes fluxos de calor rapidamente em pequenas quantidades de material, possibilitando uma amostragem repetitiva na mesma planta.

¹ – Parte de trabalho de doutorado financiado pela Capes - Cofecub, Ciref e UBP.

² – Eng. Agr. M.Sc. Doutorando - Bolsista CAPES/Brasil. Endereço: UMR PIAF, INRA Domaine de Crouelle 234 avenue du Brézet F63039 Clermont-Ferrand Cedex 2 France. E-mail: gputti@clermont.inra.fr

³ – Eng. Agr. Dr. UMR PIAF, INRA Domaine de Crouelle 234 avenue du Brézet 63039 Clermont-Ferrand

Cedex 2 France. E-mails: rageau@clermont.inra.fr; bonhomme@clermont.inra.fr

⁴ – Eng. Agr. Dr. EPAGRI/UnC CP 591, Caçador, SC, Brasil 89500-000. E-mail: gabriel@epagri.rct-sc.br

⁵ Professor Dr. UMR PIAF, UBP Les Cèzeaux, 24 avenue des Landais 63177 Aubière France. E-mail: gilles.petel@sciences.univ-bpclermont.fr

As condições de temperatura durante as horas e/ou dias que precedem as medições podem influenciar os parâmetros das determinações microcalorimétricas. A possibilidade de aclimação do material vegetativo para padronizar estas condições são possíveis, mas depende de serem estudadas.

Atualmente as mudas são classificadas e comercializadas para o plantio somente pelo diâmetro na base da planta (rizoma). A constante procura por outros parâmetros que auxiliem nesta classificação se faz necessário, pois os métodos até hoje utilizados, como a medida dos teores de nucleotídeos (Robert, 1996) e o teste biológico (Robert et al., 1997), mostram alguma impertinência no seu emprego rotineiro.

O objetivo deste trabalho foi de avaliar a evolução da qualidade fisiológica das mudas de morangueiro durante a fase de estocagem utilizando: microcalorimetria (emissão de calor metabólico (Q) e taxa respiratória (RCO₂)), umidade ponderal e teste biológico de crescimento da parte aérea das plantas. Nas medidas microcalorimétricas e umidade ponderal, a avaliação do estado das plantas se apoiou sobre medidas feitas em plantas logo após saída da câmara fria e também em plantas que passaram por uma curta aclimação (48 e 72 horas) a temperatura de 20°C.

O trabalho foi desenvolvido em Clermont-Ferrand, centro da França, com as cultivares de morangueiro Gariguette e Elsanta no ano de 2003. As plantas tipo *plants frigo* de raízes nuas, das duas cultivares, foram arrancadas do campo, ensacadas em sacos plásticos e armazenadas à -2°C (±0,5) no dia 07/01/2003. As plantas foram colocadas em câmara frigorífica em pleno inverno quando há forte probabilidade destas estarem em repouso invernal (endo ou eco-dormentes).

Os seguintes parâmetros foram analisados:

1. Medidas microcalorimétricas. As zonas de crescimento da planta de morangueiro (meristema e os primórdios foliares e florais) foram extraídos e inseridos no microcalorímetro. Após a estabilização e determinação da emissão de calor metabólico (aproximadamente 20 minutos), inseriu-se uma cápsula com 20 µl com solução de NaOH a 1 N que reage com o CO₂ liberado pela respiração da planta resultando num adicional de calor. Após nova estabilização e determinação, utilizou-se estes valores para o cálculo da taxa respiratória. Os valores foram sempre relacionados ao peso seco do material. As medidas microcalorimétricas foram feitas uma vez por mês a 18 e 20°C (temperatura de medida no microcalorímetro), em diferentes tempos de aclimação, 0, 48 e 72 horas a 20°C, com 3 repetições (plantas) por tratamento;

2. Umidade ponderal. Esta foi calculada sobre o mesmo material que se utilizou nas medidas microcalorimétricas. A cada determinação, pesou-se a cada medida o peso fresco e o peso seco, depois se efetuou o cálculo, com seis repetições;

3. Teste biológico de capacidade de crescimento (teste do pecíolo). A cada data de medição microcalorimétrica colocou-se cinco plantas em sala de crescimento a 25°C durante o dia e 15°C durante a noite e fotoperíodo de 12 horas. A cada 15 dias os pecíolos emitidos foram marcados com barbante de cor diferente, e no fim de quatro meses efetuou-se a medida de comprimento de pecíolo. Para o cálculo do comprimento final do pecíolo, foram usados todos os pecíolos emitidos até o final do primeiro mês.

4. Necrose da cv. Gariguette. As observações das plantas com necrose interna foram feitas no momento de extração do ápice meristemático.

As médias foram comparadas entre si pelo teste de Duncan para determinar a diferença dos tempos de aclimação em cada data de avaliação. Para determinar as diferenças nas dinâmicas para cada curva, os dados foram submetidos à análise de regressão linear.

O teste do pecíolo indicou variações na capacidade de crescimento da parte aérea durante a armazenagem em câmara fria (Figura 2), em particular um aumento inicial (se prolongando durante 3 meses na cv. Gariguette, e somente 1 mês na cv. Elsanta), depois uma estabilização (Elsanta), ou uma diminuição (Gariguette). Contudo, é difícil deduzir se este aumento inicial dos valores se trata do fim da saída da dormência que não teria terminado no momento da entrada das plantas em câmara fria. Na verdade o tamanho do pecíolo está em nível considerado alto (durante o período de plena endo-dormência por exemplo o tamanho do pecíolo pode ficar muito menor, podendo chegar a mais ou menos 3 cm (Robert et al., 1997). Por outro lado as variações observadas não apresentaram diferenças significativas.

O fluxo de calor metabólico (Q) tem dinâmica semelhante ao fluxo respiratório (RCO₂), mas duas temperaturas medidas, mas os valores são maiores a 20°C que a 18°C (Figura 1).

A energia direcionada ao crescimento, também chamada de potencial de crescimento (RsgΔhb) pode ser calculada segundo as fórmulas já desenvolvidas em um certo número de artigos sobre a energética celular (Criddle et al., 1991; Hansen et al., 1996) utilizando Q e RCO₂. Este cálculo acumula os erros de medidas de cada um dos parâmetros (Q e RCO₂) que apresentam uma forte variabilidade. Sendo assim para se ter um cálculo confiável são necessários um número adequado de repetições. Segundo Henry (1999), o número de medidas necessárias para se ter um RsgΔhb confiável no morangueiro variaria entre 11 e 80 repetições, dependendo do tipo de planta e estado fisiológico. Esta quantidade de repetições é praticamente impossível de ser realizada utilizando-se um microcalorímetro com uma única célula de medição. Por este motivo o RsgΔhb foi desconsiderado neste trabalho.

No tratamento sem aclimação das plantas (0h), os valores de Q e RCO₂ da zona de crescimento não evoluíram significativamente durante a armazenagem, mesmo ao fim de oito meses. A aclimação a 20 °C, por 48 e 72 horas, aumentou os valores de Q e RCO₂. Esta resposta à aclimação pode ser interpretada como um tempo mínimo para a reativação do metabolismo da planta, visto que estas estavam armazenadas a -2°C. Há uma tendência de que os valores à 72 horas de aclimação sejam maiores que os valores à 48 horas, mas as diferenças não foram significativas na maioria das datas amostradas (Figura 1).

As diferenças entre os valores de Q e RCO₂ medidos sem aclimação e após aclimação aumentaram durante os dois primeiros meses de estocagem no frio, isto traduz uma mudança no estado do ápice meristemático.

O conteúdo de água na planta (umidade ponderal) no tratamento sem aclimação diminuiu significativamente (p<0,01) com a armazenagem, nas duas cultivares (Figura 2). Já nos tratamentos de 48 e 72 horas de aclimação, o conteúdo de água aumentou significativamente (p<0,05) nos primeiros dois meses de armazenagem (março/abril), mantendo-se, após, estável até o final do período de armazenagem. Foi observado um paralelismo entre a evolução dos valores de Q e RCO₂ com a evolução da umidade ponderal (Figuras 1 e 2).

O fluxo de calor metabólico é um inevitável produto secundário de todos os processos ligados ao crescimento (Criddle et al., 1991). Partindo-se desta base, uma maior emissão de calor está diretamente relacionado com um maior metabolismo da planta. É evidente que a atividade metabólica depende do estado de hidratação dos tecidos. Leite (2004), constatou, em gemas vegetativas de pessegueiro, uma correlação entre o aumento da umidade ponderal e da respiração com o início de brotação.

Os resultados obtidos não indicam deterioração das plantas em sete meses de armazenagem a -2°C, no que diz respeito à atividade metabólica ou a capacidade de crescimento da parte aérea. A partir de abril observou-se, em algumas plantas da cv Gariguette, uma necrose no interior do rizoma (Figura 3), problema conhecido como “Necrose da cv. Gariguette”. Esta necrose não é de origem patogênica, mas sim um distúrbio fisiológico correntemente observado em condições de armazenagem a -2°C. Outras variedades, como Elsanta, não apresentam este problema.

Os valores de Q (20°C) na “Gariguette” são menores que na “Elsanta”, atingindo, a 72 horas de aclimação, um máximo de 28,7 μW.mg.MS⁻¹ e 33,42 μW.mgMS⁻¹ respectivamente. Mesmo comportamento foi observado na umidade ponderal (UP) e comprimento do pecíolo (CP) que são respectivamente na última data de determinação, de 4,6 e 12,4 cm respectivamente na “Gariguette” e de 5,6 e 13,5 cm na Elsanta. Estas diferenças poderiam ser relacionadas a uma menor quantidade de reservas (açúcares e amido), no fim da estocagem, na cv Gariguette em comparação à cv. Elsanta (Bigey, 2000), e/ou estar relacionado com o problema de necrose que apareceu na primeira mas não na segunda cultivar.

Uma evolução significativa do estado da parte aérea das plantas durante a estocagem a -2°C pode ser deduzida dos diferentes valores medidos sem aclimação e após aclimação das plantas a 20°C durante 48 e 72 horas no que diz respeito aos parâmetros fluxo de calor metabólico, intensidade respiratória, umidade ponderal das zonas apicais. Os valores desses diferentes parâmetros são estreitamente correlacionados entre si.

As potencialidades metabólicas do ápice aumentaram durante as primeiras semanas de armazenagem no frio, e não se deteriorou ao longo dos oito meses de armazenagem, em ambas as cultivares.

A partir de quatro meses de armazenagem, ocorreu o aparecimento da necrose do rizoma em algumas plantas da cv. Gariguette, mas não na cv. Elsanta.

3 Referências Bibliográficas

BIGEY, J. The search for a criterion for assessing the quality of cold stored strawberry plants. **In: Taylor D., Neri D. Cost Action 836, Report of the 3rd Meeting of WG Plant Physiology.** Ancona (Italia). 9p. 2000

CRIDDLE, R. S., FONTANA, A. J., RANK, D. R., PAIGE, D., HANSEN, L. D., BREIDENBACH, R. W. Simultaneous measurement of metabolic heat rate, CO₂ production, and O₂ consumption by microcalometry. **Analytical Biochemistry** v.194, p.413-417, 1991.

HANSEN, L. D., LEWIS, E. A., EATOUGH, D. J., FOWLER, D. P. and CRIDDLE, R. S. Prediction of long-term growth rates of larch clones by calorimetric measurement of metabolic heat rates. **Canadian Journal of Forest Research** v.19, p.606-611, 1989.

HANSEN, L. D., TAYLOR, D. K., SMITH, B. N. and CRIDDLE, R. S. The relation between plant growth and respiration: applications to ecology and crop cultivar selection. **Russian Journal of Plant Physiology** (6) v.43, p.691-697, 1996.

HENRY, F. **Suivi des potentialités de croissance du fraisier par des méthodes microcalorimétriques et morphologiques.** Diplôme Universitaire Superior, Université Blaise Pascal, Clermont Ferrand, 35p, 1999.

LEITE, G. B. **Evolution des états des bourgeons et de leur hétérogénéité le long du rameau d'un an de pêcher sous différents régimes de températures après l'installation de l'endodormance.** Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé, Thèse, 168p. 2004.

LIETEN, F., KINET, J.-M., BERNIER, G. Effect of prolonged cold storage on the production capacity of strawberry plants. **Scientia Horticulturae.** v.60, p.213-219, 1995.

ROBERT, F. **Recherche de marqueurs morphologiques et biochimiques de la dormance du fraisier (*Fragaria x ananassa Duch.*).** Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, Thèse, Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé, 172p. 1996

ROBERT, F., PETEL, G., RISSER, G., GENDRAUD, M. Determination of the growth potential of strawberry plants (*Fragaria x ananassa Duch.*), by morphological and nucleotids measurements in the relation to chilling. **Canadian Journal of Plant Science.** v.77, p.127-132, 1997.

VERPONT, F. Incidence de la fertilisation azotée en pépinière. **Infos-Ctifl.** v.188, p.41-45, 2003.

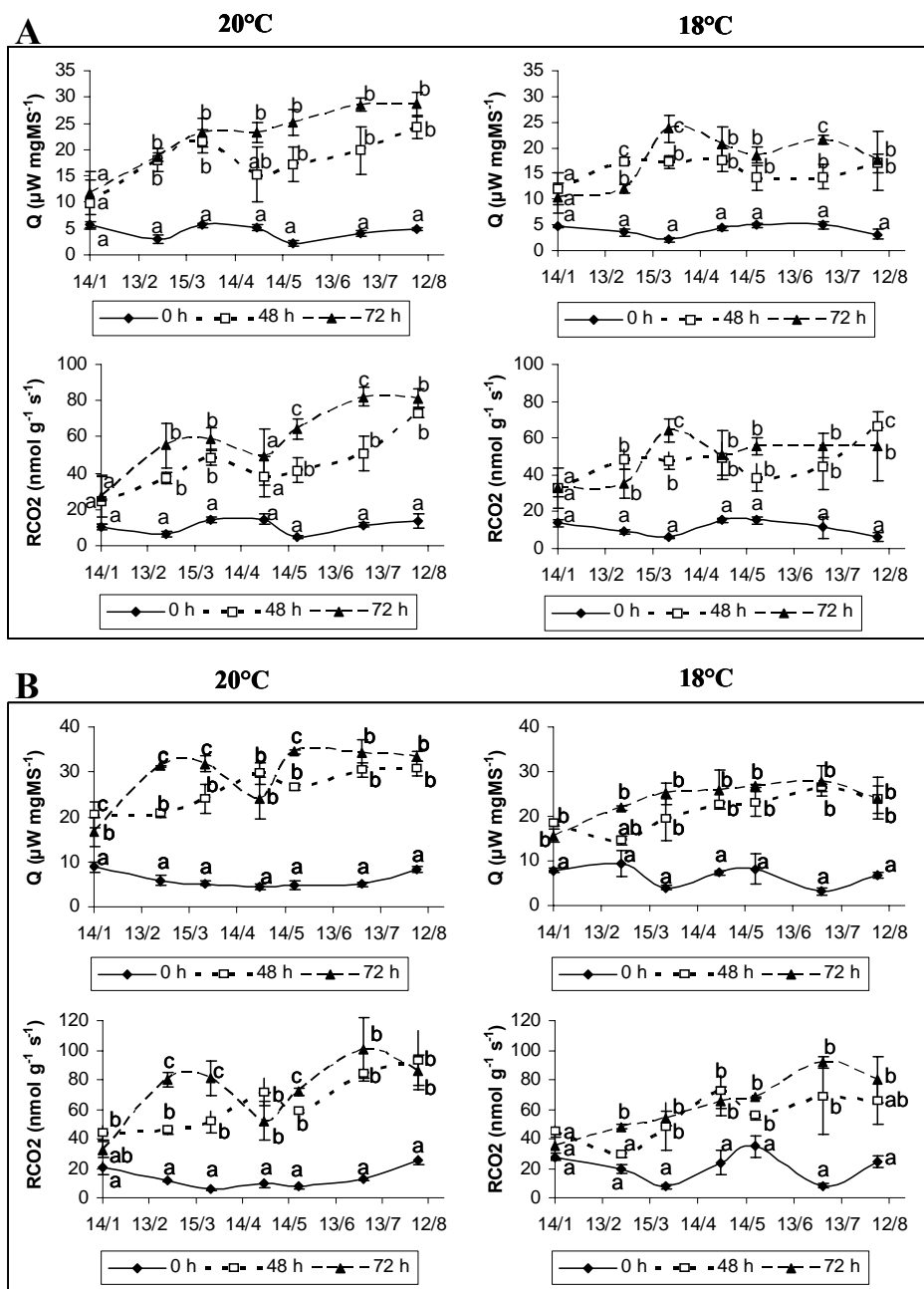


Figura 1 – Emissão de calor metabólico (Q) e fluxo respiratório (RCO₂) de gemas das cvs. **Gariguette (A)** e **Elsanta (B)** em 2003, medidas a 18 e 20°C após 0, 48 ou 72 horas de aclimação a 20°C. As barras representam o erro padrão. Letras iguais na mesma data não apresentam diferenças estatísticas entre si, pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade, para 0, 48 e 72 horas de aclimação

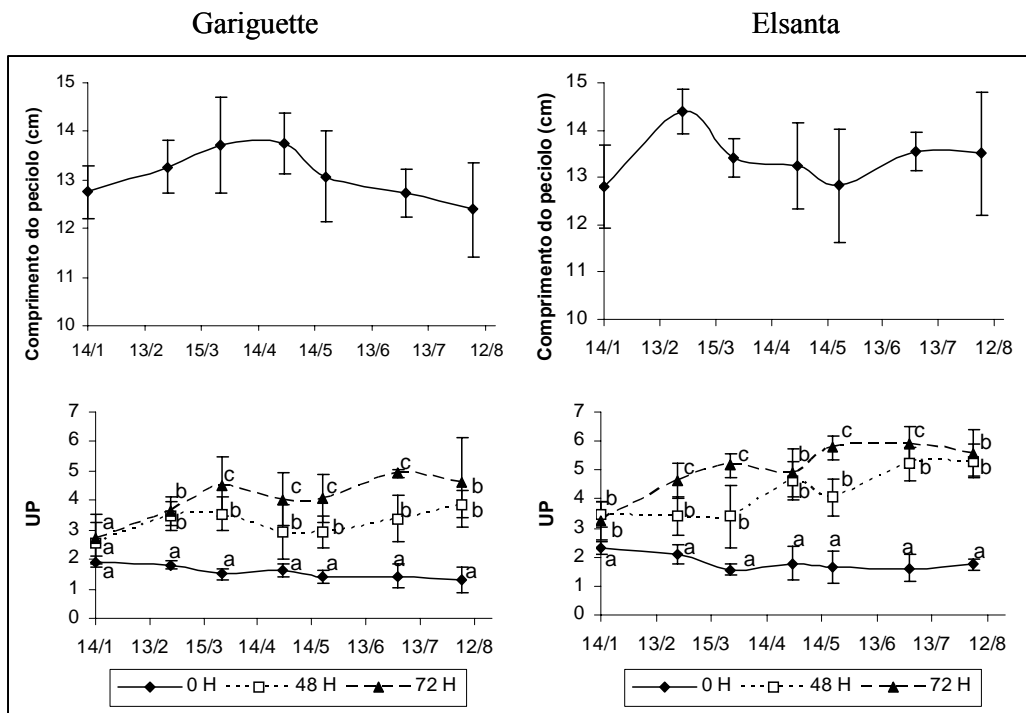


Figura 2 – Comprimento dos pecíolos após 4 meses e umidade ponderal (UP) das gemas, nas cvs. Gariguette e Elsanta, em 2003, após 0, 48 ou 72 horas de aclimação a 20°C. As barras representam o erro padrão. Letras iguais na mesma data não apresentam diferenças estatísticas entre si, pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade, para 0, 48 e 72 horas de aclimação



Figura 3 – Necrose no rizoma da planta da cv. Gariguette.

STUDY OF THE GROWTH CAPACITY OF THE STRAWBERRY PLANT BY MICROCALORIMETRIC APPROACH

Putti G.L.¹, Rageau R.², Bonhomme M.², Leite G.B.³, Sabbadini C.⁴, Petel G.⁵

¹ Doctor student, scholarship by CAPES/Brazil. Address: UMR PIAF, INRA Domaine de Crouelle 234 avenue du Brézet F63039 Clermont-Ferrand Cedex 2 France. Email: gputti@clermont.inra.fr

² UMR PIAF, INRA Domaine de Crouelle 234 avenue du Brézet F63039 Clermont-Ferrand Cedex 2 France. Email: rageau@clermont.inra.fr ; bonhomme@clermont.inra.fr

³ Doctor student, scholarship by CAPES/Brazil. UMR PIAF, INRA Domaine de Crouelle 234 avenue du Brézet F63039 Clermont-Ferrand Cedex 2 France. Permanent address EPAGRI/UnC CP 591, Caçador, SC, Brazil 89500-000.

Email: gleite@clermont.inra.fr

⁴ Centre Interrégional de Recherche et d'Expérimentation de la Fraîse (Ciref), Lanxade, 24130, Prignonrieux France. Email: sabbadini@ciref.asso.fr

⁵ UMR PIAF, INRA Les Cézéaux, 24 avenue des Landais 63177 Aubière France. Email: gilles.petel@sciences.univ-bpclermont.fr

Improvement and rational management of the strawberry plant production require knowledge of their physiological state, during the production stages and particularly of their growth capacity. How environmental factors influence the evolution of the physiological state of the plants is not satisfactorily documented; moreover the relevance of methods of characterization of this state, less heavy than the classic ones is yet to be tested. A candidate method is microcalorimetric measurement. The physiological activity of plant tissues can be assessed through the respiration intensity (for example the emitted CO₂ flux - RCO₂) and the flux (Q) of the emitted metabolic heat. Combining these two parameters can characterize the growth efficiency (part of the energy provided by respiration dedicated to growth). Microcalorimetry permits the quick measurement of these fluxes, on small quantities of material. However a methodological point is yet to be studied; the influence on the recorded parameters of the temperature conditions during the hours or days preceding measurement (acclimatization). We undertook to validate the approach of the dynamics of the plant state by the microcalorimetric method on trayplants cv Gariguettes (comparing natural conditions and short cold treatments - 1 month under 2°C). The analyzed organs were mainly the buds, but data were collected on petioles and roots as well. The microcalorimetric data (recorded without acclimatization or after 48 and 72 hours 20°C acclimatization) were compared to the data given by the classical approaches of the plant state; biological 'petioles' growth test and refractometric index measurement on roots. The 2002 data showed that the microcalorimetric values depended much on the temperatures that the plant experienced during the few days before measurement; accordingly, standard conditioning of the plants must come before measurement. The data also showed that the Q and RCO₂ values could be relevant for characterizing the dormancy dynamics. A replication of the experiment should confirm these results.

Abstract of III International Symposium on Plant Dormancy

Wageningen International Conference Centre (WICC)

Wageningen University, The Netherlands

May 25-28, 2004

Poster communication

Resumo

As imposições econômicas requerem um aumento do conhecimento técnico, que pode ser ainda maior que em outros setores agrícolas. A artificialização da produção de mudas de morangueiro já começou à algum tempo. Métodos empíricos permitiram criar algumas práticas que por um longo tempo foram suficientes. Mas, esta artificialização criou uma demanda maior do controle racional que baseia-se em conhecimentos precisos de ecofisiologia de plantas. De outro lado, as pesquisas permitiram definir um teste para determinar a capacidade de crescimento das gemas, inspirados dos testes feitos em gemas de árvores; nós utilizamos este teste como teste de referência (teste 'pétiole'). Infelizmente, em particular à nível de produtores de mudas, este teste é complicado a executar. Outros marcadores mais fáceis a serem executados são candidatos, mas somente estudos preliminares foram feitos. A medida do fluxo de calor metabólico (Q) e do fluxo respiratório (RCO₂) que testamos, em medidas imediatas e após aclimação das plantas a 20°C são algumas delas. Nossos resultados indicam que Q e RCO₂ medidos imediatamente, não podem constituir bons marcadores de capacidade de crescimento, pois seus valores são fortemente correlacionados às temperaturas médias que as plantas tiveram nos dias anteriores as medidas. Em revanche o diferencial obtido entre as medidas imediatas e as medidas feitas depois de 48 horas à 20°C, é potencialmente um marcador interessante de obtenção mais rápida que os resultados dos testes clássicos. Estudos suplementares serão precisos para otimizar as condições de realização da aclimação e das medidas microcalorimétricas; também o aumento do número de repetições das medidas. A utilização do parâmetro umidade ponderal, cuja dinâmica de evolução é muito próxima das dinâmicas de Q e RCO₂ pode constituir uma ferramenta interessante para os produtores de mudas.

Palavras chaves : morangueiro (*Fragaria X ananassa* Duch), capacidade de crescimento, respiração, calor metabólico, umidade ponderal, teste 'pétiole'.

Résumé

Peut être plus encore que dans d'autres secteurs de production végétale, en horticulture les contraintes économiques imposent une technicité croissante. L'artificialisation des productions de plants de fraisier a commencé depuis longtemps. L'empirisme a permis de mettre au point des pratiques qui ont longtemps suffi. Mais, cette artificialisation demande de plus en plus une maîtrise raisonnée qui doit reposer sur des connaissances précises de l'écophysiologie des plants. D'autre part, des recherches ont permis de définir un test de capacité de croissance des bourgeons, inspiré de ceux faits sur les bourgeons des arbres, et nous l'avons mis en œuvre comme référence. Cependant, en particulier au niveau de l'intérêt pour les professionnels, ce test implique des méthodes encore trop lourdes. D'autres marqueurs plus faciles à mesurer semblaient des candidats valables, mais seules des études préliminaires ont été faites. C'est le cas du flux de chaleur métabolique (Q) et du flux de respiration (RCO₂) que nous avons testé, en mesure immédiate et après acclimatation des plants à 20°C. Nos résultats indiquent que Q et RCO₂ en mesure immédiate ne peuvent constituer de bons marqueurs de capacité de croissance, car leurs valeurs sont très fortement corrélées aux températures moyennes subies par les plants dans les quelques jours précédant la mesure. En revanche le différentiel obtenu entre mesure immédiate et mesure réalisée après acclimatation pendant 48 h à 20°C est potentiellement un marqueur intéressant, d'obtention beaucoup plus rapide que les résultats des tests classiques. Il faudra cependant optimiser les conditions de réalisation de l'acclimatation et des mesures microcalorimétriques et augmenter sensiblement le nombre de répétitions des mesures. L'utilisation du paramètre humidité pondérale, dont la dynamique d'évolution est très proche de celles de Q et RCO₂, comme substitutif à ces paramètres peut constituer un autre outil intéressant les producteurs de plants.

Mots clés : Fraisier (*Fragaria X ananassa* Duch), capacité de croissance, respiration, chaleur métabolique, humidité pondérale, test 'pétiole'.

Abstract

Economical constraints require increasing technicality in horticulture, even more than in other areas of plant production. Strawberry plants began to be raised under artificial conditions long ago. Empirical base for production management was sufficient for long time. However, management and artificial conditions requires more and more to be based on accurate knowledge in plant ecophysiology. Studies allowed to design a test of growth capacity of strawberry buds, inspired by the tests designed for tree buds; we used it as reference test. Nevertheless, it involves methods too heavy to be really useful for the nurserymen. Other parameters easier to be measured seemed to be relevant candidate markers, but only preliminary studies have been done. The metabolic heat (Q) and the respiration flux (RCO₂) are examples of these parameters; we tested them through the values they gave when measured before and after 20°C acclimation of the plants. Our results showed that Q and RCO₂ measured before acclimation could not be relevant markers of the bud growth capacity; indeed, their values were closely related to the mean temperature that the plants underwent during the some days before measurement. On the other hand the difference between the values measured before and after 20°C acclimation during 48 hours, appeared to be an interesting marker, giving values much more rapidly than do classical tests. However, acclimation and microcalorimetric measurements conditions are still to be improved; also the repetitions numbers should be increased. The water content changes were closely parallel to the Q and RCO₂ ones; it could replace these parameters and be an interesting tool for the nurserymen.

Key words: Strawberry plants (*Fragaria X ananassa* Duch), growth capacity, respiration, metabolic heat rate, water contents, 'petiole' test.