

# L'AZOTE CHEZ LA VIGNE :

## DYNAMIQUE DES BESOINS, DE L'ASSIMILATION, DU STOCKAGE ET DE LA REDISTRIBUTION VERS LES FRUITS

JEAN-PASCAL GOUTOULY

INRA BORDEAUX - ISVV - UMR 1287 EGFV, Institut des Sciences de la Vigne et du Vin  
210 Chemin de Leysotte CS 50008, 33882 Villenave d'Ornon Cedex, jean-pascal.goutouly@bordeaux.inra.fr

### INTRODUCTION

L'azote, facteur principal pour la production et la satisfaction des besoins des cultures, occupe la première place dans la démarche d'optimisation des productions végétales. Pour la vigne, les effets de la gestion de l'azote sur les processus physiologiques ont fait l'objet de nombreuses revues (Stefanelli et al., 2010 ; van Leeuwen, 2010, pour les plus récentes) montrant que l'azote minéral (nitrate et ammonium) est le principal facteur limitant de la production, agissant à la fois sur les composantes quantitatives et qualitatives. En effet, se pose le problème de sa disponibilité dans le sol. Celle-ci évolue notamment en fonction des facteurs pédo-climatiques et culturaux. Les caractéristiques physiques du sol, sa texture, son pH, conditionnent le fonctionnement du système racinaire, modifiant sensiblement les capacités d'assimilation, le niveau de nutrition des systèmes végétatifs et fructifères. Mais l'élaboration du produit final, la grappe, nécessite aussi de connaître les besoins de la plante au cours de son cycle végétatif.

Confronter « besoin de la plante » et « offre du sol », compléter cette offre, la maintenir et l'améliorer sont les objectifs de la fertilisation raisonnée. A cela s'ajoute la nécessité d'une meilleure gestion de l'écosystème à propos des facteurs de pollution effective ou potentielle. La vigne est cependant l'espèce fruitière pour laquelle la fertilisation azotée demeure la plus faible. Les analyses de sols et le diagnostic pétiolaire et/ou du limbe sont les outils incontournables (Spring et al., 2003). Mais actuellement et contrairement au cas des plantes annuelles, le viticulteur ne possède pas encore d'outil d'analyse dynamique d'aide à la décision, pour ajuster les intrants aux besoins de la vigne (très faibles en vignoble de cru) et au climat de l'année. Outre les risques de pollution, la surfertilisation présente le risque d'un excès de végétation et d'une baisse dans la qualité des fruits (retard de maturité, répercussions néfastes sur le goût et la coloration, susceptibilité accrue aux pathogènes...). Il conviendrait donc de disposer des méthodes de pilotage de la fertilisation azotée « au vignoble » permettant in fine l'efficacité des apports d'azote, comme cela a déjà été entrepris pour l'eau.

Dans cet article, quelques points essentiels du fonctionnement de la vigne en termes de besoins azotés au cours des différents stades phénologiques vont être abordés. Il s'agit d'un schéma général de fonctionnement, vers lequel convergent les différents travaux de recherche, tout en restant soumis à discussions. La grande variété des pédo-climats, des modes de conduite (densité, charge, architecture...) et de variété, à laquelle s'ajoutent les stress environnementaux peuvent modifier ce schéma.

### LE CYCLE ANNUEL DE LA VIGNE.

La figure 1 schématise la dynamique de croissance complexe et imbriquée des principales parties pérennes et annuelles de la vigne, en dehors de toute contrainte environnementale. L'interception des principales ressources du milieu en « carbone » et en « azote », ainsi que le métabolisme et la distribution des composés qui en résultent, dépendent de processus multi-factoriels. Certains de ces facteurs, comme la disponibilité en eau, la lumière, la température, la concentration de tel composé peuvent affecter, voire réguler, une multitude de réactions enzymatiques.

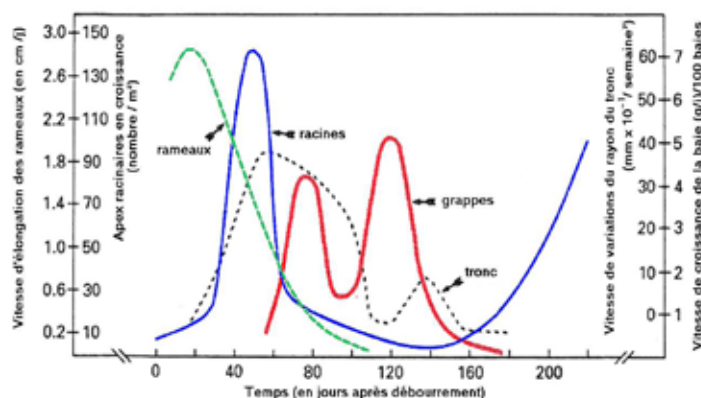


Figure 1 : Dynamique de croissance des principales parties d'un cep de vigne (d'après Williams et Matthews, 1990).

Après les mois de repos hivernal, la vigne va assurer simultanément jusqu'à la floraison, le développement et la croissance de ses organes végétatifs (tiges, feuilles, racines) et reproducteurs (inflorescences). A partir du débournement, les feuilles et rameaux commencent à croître. Pendant leur croissance, les feuilles sont d'abord hétérotrophes (utilisation majoritairement des réserves), puis elles deviennent autotrophes vis-à-vis du carbone (utilisation des glucides issus de la photosynthèse). On considère que lorsque les feuilles atteignent la moitié de leur taille finale, leur activité photosynthétique devient excédentaire : d'organes « puits » (utilisateurs de réserves), elles deviennent alors organes « sources » (exportateurs de glucides). La plus grande partie de la croissance durant cette période débournement-floraison s'effectue à partir des réserves, tant azotées que carbonées. Environ 2-3 semaines avant la floraison, on assiste à un basculement entre l'hétérotrophie et l'autotrophie (Zapata et al., 2004).

La source d'azote utile au développement et à la croissance des organes des plantes pérennes (comme la vigne), se fait à partir de deux processus : i) l'absorption racinaire, ii) la mobilisation de réserves azotées situées dans les structures pérennes que sont les racines et le tronc. Ces deux processus peuvent se dérouler en même temps ou être découplés dans le temps comme c'est le cas dans la première partie du cycle. La vigne, comme tous les ligneux, est un végétal très tributaire de ses réserves azotées (et carbonées), qui jouent un rôle crucial dans la croissance en début de cycle (Tromp, 1983 ; Loeschner et al., 1990). La contribution (en %) de chaque compartiment (racines/tronc) aux réserves varie selon les auteurs : de 40/60 pour Wermelinger (1991), 65/35 pour Schreiner et al. (2006), à près de 80/20 Bates et al. (2002). Bien que les protéines soient utilisées, les réserves azotées sont préférentiellement constituées par des amino-acides qui sont la forme la plus économique de stockage (C/N faible). L'arginine est prédominante, représentant jusqu'à 60% de la quantité d'azote total. Les réserves carbonées sont quant à elles sous la forme d'amidon qui est stocké essentiellement au niveau des rayons parenchymateux des cellules des racines et représentent 1/3 de la masse sèche des racines (Zapata et al., 2004). 90% du stockage en amidon se fait dans les racines.

La figure 2 montre sur deux millésimes, l'évolution générale de la teneur en azote des différents compartiments d'un cep de vigne. Les ré-

servent azotées sont mobilisées à partir du débourrement et servent la croissance des feuilles, chez lesquelles la Rubisco, enzyme clé de l'assimilation du carbone, représente 50% des protéines solubles. Ces réserves décroissent ensuite plus ou moins régulièrement jusqu'à la véraison. Elles se reconstituent lors d'une reprise de l'absorption racinaire d'azote dans la dernière partie du cycle végétatif et lors de la remobilisation de l'azote des feuilles sénescentes. L'absorption maximale d'azote a lieu durant la période « post-floraison véraison » ; les feuilles, les rameaux et les grappes sont alors de forts puits pour l'azote. Un deuxième pic d'absorption se met en place à partir du retrait de la vendange.

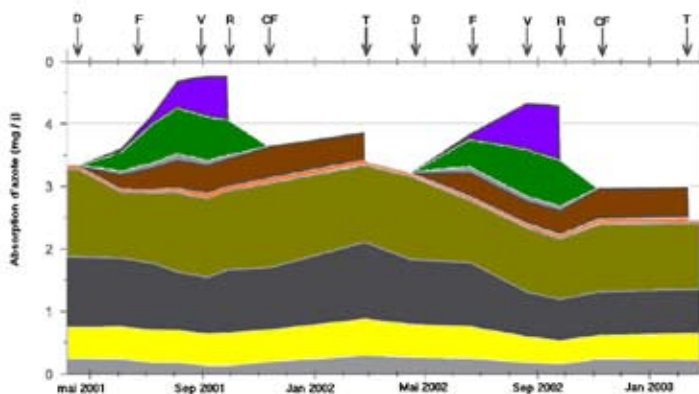


Figure 2 : Dynamique de la teneur en azote des différents compartiments d'un cep de vigne au cours de deux millésimes (Schreiner et al, 2006).  
D : débourrement ; F : floraison ; V : véraison ; R : récolte ; CF : chute des feuilles ; T : taille.

Durant la période « véraison–maturité », l'absorption d'azote décline fortement. A partir de la véraison, les grappes deviennent de forts compétiteurs pour les photoassimilats. Les ceps avec grappes présentent généralement une diminution de la croissance non seulement des rameaux, mais aussi des racines, principalement les fines d'un diamètre inférieur à 2 mm, qui sont le siège de plus actif de l'absorption azotée. Il y a ainsi une distribution préférentielle des glucides néoformés aux grappes, diminuant par conséquent la distribution aux racines. L'absorption d'azote, mécanisme demandant beaucoup d'énergie, ne pourrait donc que stagner, voire se réduire. Des ceps sans grappe ne présentent pas un ralentissement aussi marqué. Par ailleurs, ce sont les racines fines (< 2mm) qui assureraient la plus grande part de l'absorption d'azote. Ces jeunes racines possèdent une capacité d'absorption racinaire bien plus efficace que celles plus âgées et de diamètre plus important. La quantification de la production de racines et de leur mortalité est difficile et reste controversée (Norby et Jackson, 2000). Sur 1 m de profondeur, on estime que 40% du système racinaire est remplacé chaque année (Lehnart et al., 2008). Ce taux peut être plus ou moins prononcé selon les travaux. La plasticité du système racinaire est d'ailleurs un gage d'adaptation (Volder et al., 2005). Cette plasticité permet à la plante d'une part de ne maintenir des racines que dans les zones de sols qui sont effectivement pourvoyeuses de nutriments (eau, azote...) et d'autre part d'ajuster le pool de racines aux besoins effectifs dictés par les parties aériennes sièges de la photosynthèse, moteur de la croissance. Quant au pool de racines mortes, il entre dans le turnover de la matière organique du sol.

Différents travaux montrent que l'absorption de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> par une partie du système racinaire peut être modifiée quand l'autre partie du système racinaire (1/4 ou 1/2 du système racinaire total) est soumise à un « stress azoté » (limitation de la fertilisation). Il y a une augmentation de 50% de l'absorption au sein du système bien alimenté, mettant en évidence une réaction de « compensation » au sein du système racinaire permettant de répondre à la demande en N des parties aériennes (Goutouly, 1995). Ce type de réponse peut résulter de 2 processus : (i) augmentation de la capacité d'absorption racinaire (vitesse d'absorption par unité de racine), (ii) stimulation de la croissance des zones racinaires bien pourvues, traduite par une augmentation de la masse sèche racinaire et du nombre de racines latérales. Le premier effet est spécifique au prélèvement en azote, tandis que pour le deuxième, la spécificité « azote » des modifications morphologiques du système ra-

cinnaire est plus floue : les stress minéraux et même le stress hydrique produisent des effets similaires.

## DYNAMIQUE DE L'OFFRE EN AZOTE DU SOL

Le sol est un milieu non uniforme et non isotrope où la forte variabilité spatiale et temporelle des propriétés hydrodynamiques et physico-chimiques rend leur description difficile à appréhender même sur sol nu. L'absorption de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> dépend de la concentration en NO<sub>3</sub><sup>-</sup> de la solution du sol, du volume de sol exploité par les racines, de la densité racinaire et de capacités d'absorption de ces racines. Le flux de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> vers les racines dépend quant à lui de la qualité du contact sol-racine et de la teneur en eau du sol qui permet la diffusion du NO<sub>3</sub><sup>-</sup> vers la racine. La disponibilité en azote dans le sol dépend de nombreuses transformations biologiques car résultant de l'action des microorganismes du sol sur les différentes matières organiques du sol, ou non biologiques (lessivage, volatilisation...). Ces mécanismes sont dépendants de divers facteurs physiques qui relèvent de la caractérisation du pédoclimat (température, humidité des sols, pluviométrie, taux d'argiles et de calcaire, pH, compacité des sols...). Il existe deux sources principales de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> dans le sol : i) la minéralisation de composés humiques, ii) l'application d'engrais minéraux contenant de l'azote facilement utilisable par la plante.

Dans un système de culture à bas niveau d'intrants comme la vigne, il est donc nécessaire de connaître assez précisément la dynamique saisonnière de la minéralisation des matières organiques du sol pour évaluer la fourniture en azote par le sol et ajuster en conséquence les modes de conduite. La fertilisation azotée étant fortement réduite voire absente en vignoble de qualité, l'estimation de la minéralisation de l'azote du sol doit donc être encore plus précise que pour les systèmes de culture conventionnels afin de réaliser des prévisions de déroulement du cycle végétatif et reproducteurs. Il existe différents outils, plus ou moins complexes, qui permettent, à des degrés divers de précision : (i) de quantifier la dynamique de minéralisation nette in situ de l'azote organique du sol durant une année calendaire au champ, et (ii) d'expliquer et de prédire cette minéralisation in situ dans la large gamme de pédoclimats et de viticulture.

Parmi ces outils, STICS, un modèle de culture adapté récemment à la vigne (Garcia de Corazar Atauri, 2007) permet de décrire le développement et la croissance de la vigne dans diverses situations de culture et de pédoclimats. En cours de développement, il est pour l'instant destiné à la Recherche. La figure 3 présente un exemple de modélisation de la minéralisation avec STICS pour deux millésimes distincts et pour une même parcelle. On constate l'extrême variabilité de la fourniture en azote tout le long de l'année, occasionnant en fonction des millésimes (caractérisés par leur bilan hydrique) des situations de carences azotées fortes ou à l'inverse une non limitation de cette fourniture. Les barres verticales de couleur représentent la date d'atteinte des 4 principaux stades phénologiques, calculée sur la somme de température en base 10°C : 80°C.j pour le débourrement, 400 °C.j pour la floraison, 1100 °C.j pour la véraison et 1500°C.j pour la récolte. La récolte n'est pas un stade phénologique à proprement parlé : 1500°C.j est une convention pour positionner cette étape. La forte dépendance des processus de minéralisation aux caractéristiques climatiques (pluviométrie et température) rend difficile le pilotage fin de la fertilisation de la vi-

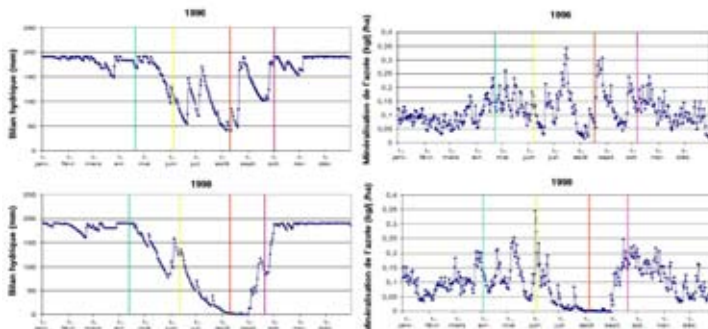


Figure 3 : Modélisation avec STICS vigne, de la dynamique de minéralisation de l'azote et du bilan hydrique sur une parcelle pour deux millésimes aux climats contrastés. (les barres verticales de couleur représentent les stades phénologiques, voir texte).

gne. La complexité du modèle STICS vigne fait qu'il reste pour l'instant un outil plutôt destiné à la recherche. D'autres modèles spécifiques à la viticulture sont en cours de développement, cherchant à donner à l'utilisateur un moyen de gestion de cette fertilisation. Ainsi le modèle développé par Nendel et al. (2004) permet, à partir d'un nombre limité de variables d'entrées de modéliser la dynamique de la minéralisation de l'azote. Outre la variabilité inter annuelle de la minéralisation, la figure 4 montre aussi la contribution des différentes couches de sols, avec comme attendu, la faible contribution des couches profondes (au-delà de 50 cm).

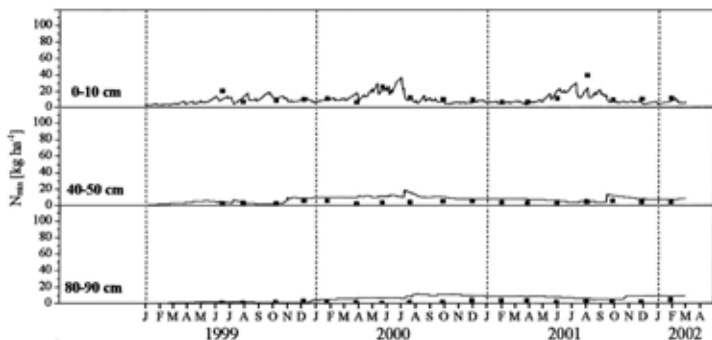


Figure 4 : Simulation de la teneur en azote de trois horizons de sols. (■) données mesurées ; (□) données simulées ;

#### NUTRITION AZOTÉE ET ACCUMULATION DE COMPOSÉS AZOTÉS

Les données d'accumulation d'azote dans la baie de raisin sont très variables selon les auteurs, mais un schéma général peut être mis en évidence. Ainsi les travaux de Schaller (1999) montrent que l'azote s'accumule régulièrement dans la baie de raisin depuis la nouaison jusqu'à la récolte, passant d'environ 100 µg N /baie à 1800 µg/baie à la récolte. Par contre le taux d'accumulation diminue à partir du stade petit pois jusqu'à la véraison, passant de 50 µg/baie/jour à 5.5µg/baie/jour. Ce taux reste faible durant la période de maturation, jusqu'à la récolte, remontant légèrement en fin de période. Le fort taux d'accumulation correspond à la période de division cellulaire et de croissance de la baie après la nouaison. Par contre, rapportée en % de la matière sèche, la quantité d'azote diminue depuis la floraison (cf fig 5 ; Schaller, 1999).

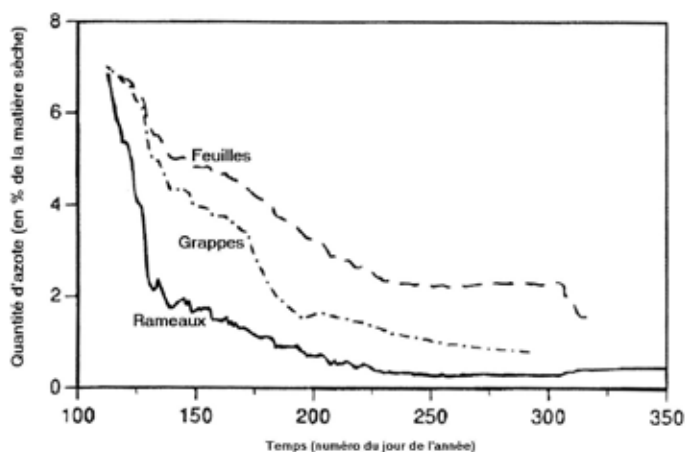


Figure 5 : a) dynamique de l'absorption d'azote au niveau de la baie (Schaller, 1999) ; b) évolution de la teneur en azote des 3 principaux compartiments de la vigne (Wermelinger, 1991).

De nombreux travaux montrent un lien étroit entre la quantité d'acides aminés et le niveau de fertilisation, en absence de toute contrainte hydrique (cf fig 6).

L'alimentation azotée de la grappe dépend essentiellement de l'azote absorbé par les racines pendant la phase de maturation. Cependant, en situation de fort stress ou si la charge est trop importante, certains travaux montrent une participation des réserves azotées.

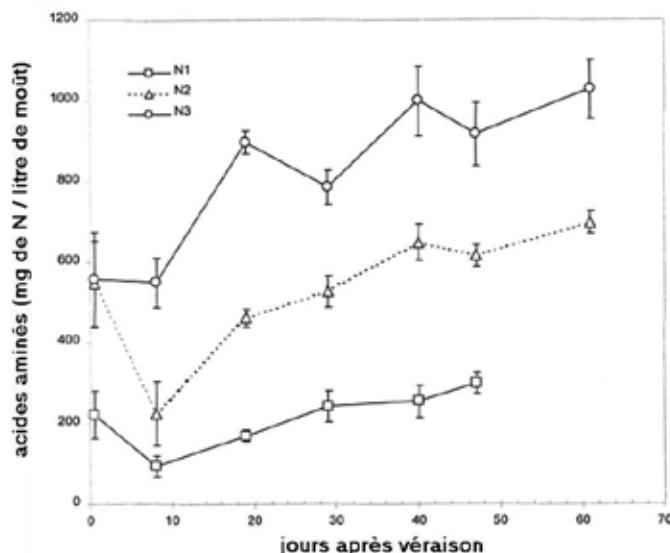


Figure 6 : Impact de la fertilisation azotée sur la teneur en acides aminés de baies de Merlot (Hilbert et al., 2003). N0 : 1.4 mM N1 : 3.6 mM N3 : 7.2 mM.

#### NUTRITION AZOTÉE ET MÉTABOLISME SECONDAIRE DANS LA BAIE

L'influence de la limitation de la nutrition azotée sur les teneurs en flavonoïdes et autres composés issus du métabolisme secondaire dans la baie, n'est plus à démontrer. Les enzymes clés de la voie du shikimate à l'origine de la phénylalanine, précurseurs de la voie des flavonoïdes et des lignines, sont régulées de façon post-transcriptionnelle par les acides aminés aromatiques et probablement aussi par le potentiel rédox issu de la photosynthèse (Lillo et al, 2008). Plus en aval de la voie du shikimate, la Phénylalanine ammonia-lyase (PAL) catalyse le premier composé de la voie des phenylpropanoïdes. Différents isoenzymes de cette PAL seraient à l'origine de différentes voies métaboliques, aboutissant soit aux anthocyanes, soit au kaempférol et ses glycosides, soit à la quercétine et ses glycosides.

De même des niveaux élevés d'alimentation azotée inhibent la synthèse des anthocyanes. Hilbert et al. (2003) montrent ainsi que les niveaux d'alimentation azotée influencent le type d'anthocyanes présents dans la pellicule des baies de Merlot. De faibles niveaux azotés favorisent la delphinidine 3-glucoside et la péonidine 3-glucoside et limitent les anthocyanes acylées. Inversement ces dernières sont favorisées lors de forts niveaux d'azote, limitant alors les anthocyanes non acylées. La quantité de malvidine 3-glucoside, est quant à elle peu affectée par les différents niveaux d'alimentation azotée. Un excès de vigueur modifie l'éclaircissement, la température et l'humidité ambiante de la zone des grappes. On sait par exemple que la lumière et la température ont un fort impact sur le métabolisme de la baie de raisin (revue de Bell et Henschke, 2005). Les faibles éclaircissements occasionnent une diminution des concentrations en sucres solubles, anthocyanes, terpènes et composés phénoliques totaux. Ils augmentent les concentrations en acides malique et tartrique et les taux de potassium. Les faibles températures augmentent l'acidité titrable et diminuent le pH en augmentant notamment les quantités d'acide malique.

Lors de divers stress de nature biotique (agents pathogènes, blessure, symbiose) ou abiotique (lumière, rayonnements U.V., faible température, carences) les plantes mettent en place diverses réponses conduisant notamment à l'induction du métabolisme secondaire dont celui des phénylpropanoïdes. Ces composés ont de multiples fonctions chez les végétaux : protection contre les stress oxydatifs, protection contre les UV, signaux de communication, molécules de défenses contre les pathogènes... (revue de Wink, 1999). Leur production est soit constitutive, soit relevant d'une gestion du pool de carbone des feuilles, soit même induite par des stress biotiques ou abiotiques. Elle est stimulée par une faible nutrition azotée ou par de faibles éclaircissements, ce qui se traduit par le même résultat : une quantité surnuméraire de carbone par rapport à l'azote. Leur coût de fabrication par les cellules est très élevé (g glucides/g de comp. phénoliques), ce qui permet de stocker le carbone surnuméraire. De même dans le cadre des vins de cépages rouges, l'obtention d'un raisin de qualité réclame le maintien d'un fai-

ble niveau d'alimentation azotée. Ceci est généralement obtenu par contrainte hydrique ou azotée, via un enherbement maîtrisé ou le pilotage de la fertirrigation. C'est cette même voie des flavonoïdes qui est alors activée.

Le développement récent des outils de génétique quantitative et de génomique fonctionnelle apportent une masse énorme d'informations concernant les interactions génotype/milieu, interactions qui sont au cœur même de l'amélioration des plantes et de l'agronomie. Des travaux sur quelques plantes modèles, comme *Arabidopsis thaliana*, une crucifère choisie pour la petitesse de son génome, le premier d'une plante à avoir été séquencé (fin 2001), apportent de nombreux éclairages sur les interactions métaboliques et les impacts des facteurs du milieu sur ce métabolisme de la plante. La figure 7 montre un exemple des régulations de la voie de synthèse des composés phénoliques, qui sont qualitatifs pour la baie de raisin. La limitation d'azote, les forts éclaircissements et le saccharose jouent un rôle de régulation fine au niveau des transcrits de plusieurs enzymes de cette voie. La teneur en flavonoïdes augmente donc en situation de limitation azotée. Nous avons ici avec cette crucifère, la possibilité d'étudier une des voies les plus impliquées dans la typicité des vins, issus de terroirs déterminés. La dynamique de la constitution de la qualité de la baie tout le long du cycle de la vigne, trouve là ses premières bases génétiques et fonctionnelles, sachant que dans le cas de la vigne, plante greffée, nous avons à considérer la gestion de deux génomes en interaction, celui du cépage et celui du porte-greffe, avec une multitude de combinaisons greffon/porte-greffe.

## FERTILISATION

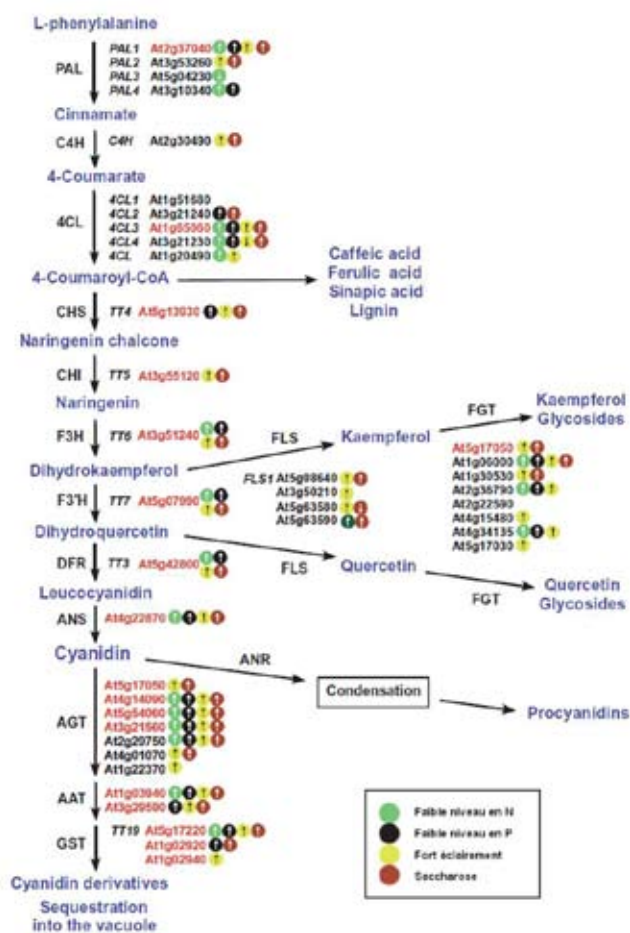


Figure 7 : Schéma simplifié des voies de synthèse des flavonoïdes et phénylpropanoïdes et de l'action des ressources du milieu sur les différents transcrits (Lillo et al, 2008).

Le raisonnement de la fertilisation azotée, comprenant les deux étapes clés que sont la détermination des phases du développement et les besoins en azote de la vigne au cours du cycle, doit avoir deux objectifs : i) prévenir des discordances entre valeur potentielle de prélèvement d'azote par la plante et valeur du flux d'azote disponible dans le sol,

afin d'assurer un déroulement satisfaisant des différentes phases du cycle annuel, ii) assurer un équilibre physiologique garant d'une part d'une production régulière, définie et de qualité, et d'autre part de la pérennité du cep de vigne. Dans le cadre de la viticulture, ce raisonnement doit être conduit sur deux échelles de temps : i) celle sur l'année pour la production de fruits et de la charpente végétative, qui dépend à la fois du statut du pied de vigne (réserves carbonées et azotées), et de la fertilisation de l'année 'n' et 'n-1', ii) celle sur la vie du cep (pérennité) pour le maintien d'un équilibre de l'ensemble de la charpente ligneuse au rôle de soutien et de réserves de nutriments pendant de nombreuses années.

Pour être efficace, au printemps, la fertilisation azotée de la vigne, ne doit pas être trop éloignée du stade 3-5 feuilles étalées. Plus en amont, la plante n'a pas, comme nous l'avons vu, les capacités de prélevées cet azote et les risques des pertes par lessivage sont élevés. Cet apport doit être modulé en fonction du climat de l'année et des types de sols. En années ou en zones tardives, en sol filtrant, l'apport peut être retardé, alors qu'en années ou zones plus précoces, sous des climats secs ou sur sol peu filtrant, il peut être avancé (Conradie, 1986 ; Spring et al., 2003). Toute fertilisation à des stades plus précoces se révèle quasi inopérante.

Cette fertilisation de printemps ne doit pas être pratiquée dans le but de résoudre les problèmes de carence azotée des moûts de certaines vignes à la récolte. Une trop forte charge d'azote au printemps ne fera que dynamiser la vigueur de la vigne avec tous les préjudices connus : retard de maturité, ombrage des feuilles entraînant une baisse de composés phénoliques et microclimat favorable aux maladies (particulièrement Botrytis)... En effet, l'azote qui entre dans la baie de raisin est généralement issu de l'absorption estivale. Ce n'est pas parce qu'il y a de l'azote dans le sol au contact même des racines que celui-ci sera automatiquement absorbé. Les mécanismes qui sous-tendent l'entrée d'azote sont soumis à de grandes régulations métaboliques dont les deux principales sont la nécessité de glucides néoformés et les relations source-puits entre organes. Les grappes, forts puits pour les glucides, deviennent alors très prioritaires à partir de la véraison, réduisant d'autant le flux vers les racines. L'ensemble de ces relations est d'autant plus accentué par le climat de cette période est orienté vers la contrainte hydrique. La contrainte hydrique estivale a trois effets majeurs : i) une baisse de la mobilité du NO<sub>3</sub><sup>-</sup> en situation de sols séchant, ii) un ralentissement des mécanismes de minéralisation, iii) une réduction de la croissance qui limite les besoins en azote. Tout concourt à limiter naturellement l'entrée d'azote durant la phase véraison-récolte.

La fertilisation ne doit pas être excessive. On dispose pour la contrôler de différents indicateurs « plantes » facilement utilisables que sont notamment le diagnostic pétiolaire ou sur limbe, à la floraison et/ou à la véraison (van Leeuwen et al., 2007 et ces actes-ci). Ces analyses, pratiquées sur pétioles ou limbes des feuilles matures prélevées sur les rameaux primaires permettent de mettre en œuvre les modes de conduites appropriés pour la maîtrise de la vigueur. Afin de ne pas fausser les résultats d'analyses, il ne faut pas prendre de feuilles issues de rameaux secondaires, feuilles qui sont plus riches en azote (jusqu'à 1/3 de plus).

## CONCLUSION

La complexité du métabolisme de la vigne, plante pérenne conduite non pas à son maximum de production mais à un optimum, obtenu par instauration de stress modérés en eau et en azote, rend difficile un pilotage fin de cette fertilisation. A cette complexité, s'en ajoute une autre, et pas des moindres, celle de la gestion des deux génomes en interaction, greffon et porte-greffe. Les outils de biologie moléculaire apportent déjà beaucoup d'informations sur les interactions du métabolisme au sein de la plante ainsi que sur les impacts des facteurs du milieu sur celui-ci. Leur développement permettra sans nul doute de mieux connaître les dynamiques des principales interactions qui ont été rapidement décrites dans cet article.

## BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- BATES T.R., DUNST R.M., JOY P. (2002). Seasonal dry matter, starch, and nutrient distribution in 'concord' grapevine roots. *HortScience* 37(2) : 313–316.
- BELL S.J., HENSCHLE P.A. (2005). Implications of nitrogen nutrition for grapes, fermentation and wine. *Aust. J. Grape. W. Res.*, 11 : 242-295.
- CONRADIE W.J. (1986). Utilization of nitrogen by the grapevine as affected by time of application and soil type. *South Afr J Enol Viticult* . 7 : 76–83.
- GARCIA DE CORTAZAR ATAURI I., 2007. Adaptation du modèle STICS à la vigne (*Vitis Vinifera* L.). Utilisation dans le cadre d'une étude d'impact du changement climatique à l'échelle de la France. Thèse ENSAM, pp 292
- GOUTOULY J.P. (1995). Régulation de l'absorption de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> chez le pècher. Etude en solution nutritive. Thèse. Nancy (FRA) : Institut National Polytechnique de Lorraine. 141p.
- HILBERT G. SOYER J.P., MOLOT C., GIRAUDON J., MILIN S. AND GAU-DILLÈRE J.P. (2003). Effects of nitrogen supply on must quality and anthocyanin accumulation in berries of cv. Merlot. *Vitis*, 2, 69-76.
- LEHNART R., MICHEL H., LÖHNERTZ O., LINSMEIER A. (2008). Root dynamics and pattern of 'Riesling' on 5C rootstock using minirhizotrons. *Vitis* 47 (4), 197–200.
- LILLO C., LEA U. S., RUOFF P. (2008). Nutrient depletion as a key factor for manipulating gene expression and product formation in different branches of the flavonoid pathway. *Plant, Cell and Environment* 31(5), 587-601.
- LOESCHER W.H., MCCAMAANT T., KELLER J.D. (1990) Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plant roots. *HortScience* 25, 274-281.
- NENDEL C.; KERSEBAUM K.C. (2004). A simple model approach to simulate nitrogen dynamics in vineyard soils. *Ecological Modelling* 177. 1–15
- NORBY R.J., JACKSON R.B. (2000). Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytol.* 147, 3-12
- SCHALLER K. (1999). L'influence des différents systèmes de labour du sol sur l'absorption de N, P, K, Mg, Ca et des composés organiques N par les baies du raisin pendant la croissance et le développement de la variété « Riesling blanc ». *Bul. OIV.*, 72, 823(24), 603-629.
- SCHREINER R.P., SCAGEL C.F., BAHAM J. (2006). Nutrient uptake and distribution in a mature 'pinot noir' vineyard. *Horstscience* 41(2) : 336-345
- STEFANELLI D., GOODWIN I., JONES R. (2008). Minimal nitrogen and water use in horticulture: Effects on quality and content of selected nutrients. *Food Res. Int.* 43 : 1833–1843.
- SPRING J-L ; RYSER J-P, SCHWAERZ J-J, BASCLER P, BERTSCHINGE L., HÄ-SELI A. (2003). Données de base pour la fumure en viticulture. *Revue suisse Vitic. Arboric. Hortic.* Vol. 35 (4).
- TROMP J. (1983) Nutrient reserves in root of fruit trees, in particular carbohydrates and nitrogen. *Plant Soil*, 71: 401–413.
- VAN LEEUWEN C., TREGOAT O., CHONE X., GAU-DILLÈRE J.-P., PERNET D. (2007). Different environmental conditions, different results : the effect of controlled environmental stress on grape quality potential and the way to monitor it. 13th Australian Wine Industry Technical Conference 29 July– 2 August 2007, Adelaide, Australia.
- VAN LEEUWEN C. (2010). Terroir : the effect of the physical environment on wine growth, grape ripening and wine sensory attributes. 273-315. In : *Managing wine quality. Vol1 : Viticulture and wine quality.* Ed. Brock University, Canada.
- VOLDER A., SMART DR, BLOOM AJ, EISENSTAT M. (2005). Rapid decline in nitrate uptake and respiration with age in fine lateral roots of grape : implications for root efficiency and competitive effectiveness. *New Phytol.* 165: 493–502
- WERMELINGER, B. (1991). Nitrogen Dynamics in grapevine Physiology and Modelling. *Int. Symp. Nitrogen in Grape & Wine*, 23-31, Seattle, USA.
- WINK M. 1999. Functions of plant secondary metabolites and their exploitation in biotechnology. *Ann.plant rev.* (3). 370 pp.
- ZAPATA C, DELÉENS E, CHAILLOU S, MAGNÉ C (2004). Mobilisation and distribution of starch and total N in two grapevine cultivars differing in their susceptibility to shedding. *Functional Plant Biology* 31(11), 1127-1135.
- SCHALLER K. (1999). L'influence des différents systèmes de labour du