

Etude du folletage des grappes sur le cépage Humagne rouge

Vivian ZUFFEREY¹, Jean-Laurent SPRING¹, Francine VOINESCO², Olivier VIRET², Katia GINDRO²

¹Agroscope, Institut des sciences en production végétale IPV, 1009 Pully, Suisse

²Agroscope, Institut des sciences en production végétale IPV, 1260 Nyon 1, Suisse

Renseignements: Vivian Zufferey, e-mail: vivian.zufferey@agroscope.admin.ch, tél. +41 58 468 65 62, www.agroscope.ch



Grappe d'Humagne rouge saine (à gauche) et folletée (à droite).

Introduction

Le folletage des grappes est un accident physiologique qui semble en recrudescence depuis plus d'une dizaine d'années dans les vignobles septentrionaux, notamment en Europe. Il se caractérise par une interruption des processus normaux de la maturation, qui laisse les grappes peu sucrées et très acides (Krasnow *et al.* 2009; Knoll *et al.* 2010). La synthèse des arômes et des composés colorants de la baie est également perturbée (Bondada et Keller 2007; Krasnow *et al.* 2009). Les symptômes peuvent apparaître déjà peu après la véraison et ont été observés chez un grand nombre de cé-

pages, dont le Pinot noir, le Gamay, le Cabernet sauvignon, le Grüner Veltliner, le Sauvignon (blanc et gris) et d'autres encore. En Suisse, le Chasselas et des variétés cultivées localement comme l'Humagne rouge et le Cornalin présentent également une sensibilité élevée à cet accident.

Chez les cépages rouges, les grappes restent généralement roses, notamment lorsque le phénomène intervient tôt durant la maturation du raisin. Celui-ci est souvent associé à une perte de turgescence et au flétrissement des baies. Cependant, chez certains cépages comme le Sauvignon, les grappes peuvent rester fermes et les baies ne pas présenter de flétrissement. Le folle-

tage des grappes se manifeste sur tout ou partie de la production de certains céps, et de manière préférentielle à l'extrémité des grappes. Contrairement à ce qui se produit en cas de dessèchement, la rafle ne porte pas de lésions nécrotiques (Redl 2007), reste verte et visuellement saine. A l'analyse, les rafles des grappes atteintes ne présentent pas le déséquilibre entre le potassium, le magnésium et le calcium qui caractérise le dessèchement de la rafle (Bachteler *et al.* 2013).

La sensibilité des cépages au folletage est influencée par des facteurs environnementaux tels que les précipitations et la température (Reisenzein 1998; Raifer et Roschatt 2001; Schumacher *et al.* 2007), la réserve hydrique des sols (Spring et Siegfried 2007) et les pratiques culturales (Bachteler *et al.* 2013; Raifer *et al.* 2014). Néanmoins, les causes de cet accident restent mal connues et, à ce jour, aucun agent pathogène identifié n'y a été associé (Krasnow *et al.* 2009). La forte baisse d'accumulation des sucres et d'eau observée dans les baies atteintes parle en faveur d'un dysfonctionnement du phloème (tissu conducteur de la sève élaborée), l'afflux des sucres et de l'eau dans les baies durant la maturation des raisins dépendant essentiellement de ce dernier (Greenspan *et al.* 1994, 1996; Keller *et al.* 2006). Certains auteurs (Bondada et Keller 2012; Hall *et al.* 2011) ont d'ailleurs démontré que l'arrêt de l'accumulation des sucres et d'eau dans les baies atteintes de folletage était dû à la mort ou à une fonctionnalité réduite du phloème dans les rafles des grappes.

Cette étude avait pour but d'évaluer les causes physiologiques du folletage des baies, notamment par la mesure de la conductivité hydraulique des rafles en cours de saison, et d'observer l'anatomie des tissus conducteurs de sève brute (xylème) et de sève élaborée (phloème) sur des grappes saines et atteintes de folletage. Les mesures ont été effectuées au champ sur des vignes adultes d'Humagne rouge, très sensible à cet accident physiologique, soumises à différents régimes hydriques durant la saison (irrigation différenciée).

Matériel et méthodes

Site expérimental et matériel végétal

Les essais ont été menés de 2000 à 2012 au domaine expérimental d'Agroscope à Leytron, en Valais, avec le cépage Humagne rouge greffé sur 5BB. Les vignes étaient conduites en Guyot simple, à une densité de 5500 souches/ha (1,8m x 1,0m). Le vignoble expérimental de Leytron repose sur un sol très caillouteux, décrit comme un peyrosol (>60 % d'éléments grossiers, graviers, cailloux, blocs) très profond (>2,5m de profondeur d'enracinement), dont la réserve utile en eau est estimée à

Résumé Une étude anatomique et physiologique des rafles de grappes saines et de grappes atteintes de folletage des baies a été menée au domaine expérimental d'Agroscope à Leytron (VS) sur le cépage Humagne rouge. Les symptômes de folletage (une perturbation de la maturation des baies) sont apparus une dizaine de jours après la véraison et ont largement dépendu du régime hydrique de la vigne durant la saison. Le folletage des baies a été plus prononcé dans les vignes qui n'ont subi aucune restriction en eau (irrigation importante avant et après la véraison) que dans celles exposées à une contrainte hydrique modérée à forte dès la véraison. De fortes alternances de température autour de la véraison ont en outre renforcé la sensibilité au folletage. Un phloème primaire déstructuré a été observé dans les rafles de grappes atteintes de folletage, avec apparition d'un liber dur (phloème secondaire) non fonctionnel, ainsi qu'une désorganisation du contenu cellulaire des tissus du phloème.

150 mm. Les précipitations annuelles enregistrées durant la période 1980–2010 s'élèvent à 570 mm. Les données météorologiques de la période d'étude proviennent de la station de Leytron (www.agrometeo.ch).

Deux variantes d'irrigation ont été mises en place de 2000 à 2005. La première ne comprenait aucun apport d'eau durant toute la saison (témoin, aucune irrigation) et la seconde comportait une irrigation au goutte-à-goutte de 9 l/m² de sol (16 l par souche) chaque semaine de la floraison jusqu'à la véraison. De 2006 à 2012, une troisième variante a été mise en place, avec une irrigation au goutte-à-goutte de 9 l/m² de sol (16 l par souche) chaque semaine de la véraison jusqu'à la récolte. L'expérimentation a été menée avec 40 souches par variante, disposée en split-plot de quatre répétitions de dix souches chacune.

Mesures hydriques

Le potentiel hydrique foliaire de nuit, nommé potentiel de base (ψ_{PD}), a été mesuré avec une chambre à pression (Scholander *et al.* 1965) en pleine obscurité sur huit feuilles adultes non sénescentes par variante. La conductivité hydraulique de la rafle (K_{rafle}) a été mesurée avec un appareil XYL'EM (Xylem Embolism meter, instrutec, Montigny-Les-Corneilles, France), selon la méthodologie proposée par Cochard *et al.* (2000). Pour chaque mesure du K_{rafle} au champ, une grappe a été coupée sous l'eau à partir d'un rameau plié dans un container rempli

d'eau. Les grappes saines et atteintes de folletage ont été prélevées sur des vignes irriguées n'ayant subi aucun stress hydrique ($\psi_{PD} > -0,3$ MPa). Seule la rafle principale de la grappe a été conservée pour la mesure du K_{rafle} tous les pédicelles de baie (et les baies elles-mêmes) étant éliminés sous l'eau à l'aide d'une lame de rasoir. Des détails complémentaires pour la mesure du K_{rafle} ont été publiés par Zufferey *et al.* (2015).

Observations anatomiques et histologiques

Les grappes saines et atteintes de folletage ont été échantillonnées dans le domaine expérimental d'Agroscope (Leytron, Valais, Suisse), immergées dans l'eau avant prélèvement afin d'éviter tout phénomène d'embolie. Les échantillons n'ont jamais été en contact avec l'air durant toutes les phases préparatoires, mais toujours maintenus immergés en milieu liquide. Les échantillons ont été préparés selon la méthode de Roland et Vian (1991), préfixés chimiquement avec une solution de 3 % de glutaraldéhyde et 2 % de paraformaldéhyde dans du tampon phosphate à 0,07 M pH 7, puis fixés avec une solution aqueuse d' OsO_4 à 1 %. Ils ont ensuite été déshydratés dans une série croissante de solutions éthanoliques 30-50-70-95-100 % (v/v), puis enrobés dans la résine LR White (14381-UC London Resin Company). Après polymérisation (24 heures à 60 °C), des coupes semi fines (0,8 μm) et fines (0,08 μm) ont été colorées dans une solution de bleu de méthylène à 1 %, de tétraborate de sodium et d'azure II ou de bleu de toluidine à 1 % pour les coupes semi fines et dans une solution d'acétate d'uranyl à 2 % suivie de citrate de plomb selon Reynolds (1963) pour les coupes fines. Les coupes semi fines ont été observées au microscope optique (Leica DMLB) équipé d'une caméra Leica DFC 490 FX et les coupes fines au microscope électronique à transmission (Philips CM10) équipé d'une caméra Mega View II.

Folletage des grappes et observations agronomiques

L'intensité d'attaque du folletage a été estimée en évaluant le pourcentage (%) de baies atteintes sur chaque grappe (échelle de 0-10-25-50-75-100 %). Toutes les grappes des 40 souches par variante ont été évaluées. Le suivi des poids de baie, de la teneur en sucres (g/l), de l'acidité totale (g/l, exprimée en acide tartrique) et de l'azote assimilable des raisins (mg/l) a été réalisé chaque semaine de la véraison à la récolte. 200 baies ont été prélevées hebdomadairement sur des grappes saines et symptomatiques, sur la totalité de la grappe. Les paramètres analytiques (teneur en sucres, acidité totale et azote assimilable) ont été mesurés en utilisant le WinScan (FOSS NIRSystems, Etats-Unis) au laboratoire d'Agroscope à Changins.

Résultats

Sucres, acidité et azote assimilable

Les premiers symptômes de folletage des baies ont été observés peu après la véraison (mi-août) sur le cépage Humagne rouge durant les treize années d'étude. La teneur en sucres des baies présentant des symptômes de folletage était plus faible que celle des baies saines, et ceci dès la fin du mois d'août (fig. 1A) et jusqu'à la récolte. En effet, chez les baies atteintes de folletage, l'accumulation des sucres a été fortement limitée au cours de la maturation. La teneur en acidité totale était plus élevée tout au long de la maturation chez les baies symptomatiques que chez les baies saines (fig. 1C). Les valeurs en azote assimilable des baies atteintes étaient moins élevées que celles des baies saines (fig. 1D), mais sont demeurées néanmoins très basses et caractéristiques du cépage. Le poids des baies a diminué progressivement peu après la véraison chez les baies atteintes de folletage (flétrissement visible), pour atteindre environ 1,1 g par baie à la récolte, soit la moitié du poids final des baies saines (fig. 1B).

Régime hydrique de la vigne et alternances thermiques

L'irrigation des vignes, réalisée de la floraison à la véraison, a généralement favorisé l'apparition des symptômes de folletage sur grappes par rapport aux vignes non irriguées (fig. 2). Dans la majorité des années, la manifestation du folletage à la récolte différait significativement entre les variantes irriguées et non irri-

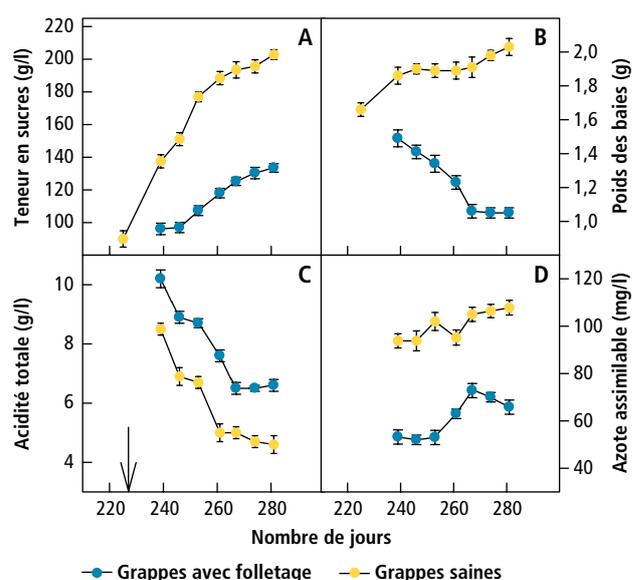


Figure 1 | Teneur en sucres (A), poids des baies (B), acidité totale (C) et azote assimilable (D) des baies saines et des baies présentant des symptômes de folletage. La flèche indique le début de la véraison. Moyennes \pm erreur standard. Humagne rouge, Leytron (Suisse), 2012.

guées. Durant les années particulièrement sèches (2000, 2003 et 2004) par contre, aucun symptôme de folletage n'a été relevé, quel que soit le niveau d'irrigation. En effet, l'intensité du folletage sur grappes a été fortement corrélée au régime hydrique de la vigne durant la saison et particulièrement autour de la véraison (fig. 3). Le folletage était plus important lorsque la vigne ne subissait aucune contrainte hydrique (vignes irriguées, années humides), ce qui se traduit par un potentiel hydrique de base (ψ_{pd}) de la véraison à la récolte de $-0,05$ à $-0,2$ MPa. L'intensité du folletage était beaucoup plus faible avec une contrainte hydrique modérée à forte (ψ_{pd} de $-0,3$ à $-0,8$ MPa). Les fortes alternances de température (périodes chaudes et sèches suivies de périodes fraîches et humides) autour de la véraison semblent également favoriser l'apparition du folletage (tabl. 1). Les années 2005 à 2008 ont présenté des alternances thermiques assez fortes à la mi-août, coïncidant avec la période de la véraison, qui ont engendré du folletage tout particulièrement dans les variantes irriguées sans contrainte hydrique pour la vigne.

Les mesures de conductivité hydraulique des rafles (K_{rafle}) faites en 2008 montrent que celle-ci était plus élevée avant la véraison pour diminuer ensuite durant la maturation du raisin (résultats non présentés). Lors des deux années d'observation, K_{rafle} a été un peu plus élevée chez les grappes saines que chez les grappes symptomatiques. Cependant, les différences étaient assez faibles et statistiquement non significatives.

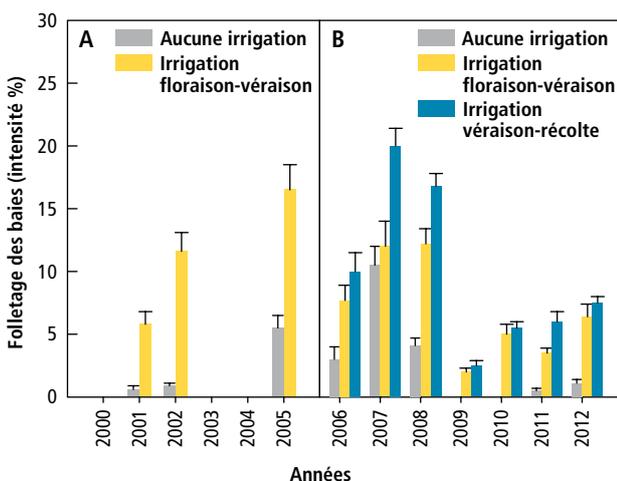


Figure 2 | Influence de l'irrigation sur l'intensité du folletage des grappes à la récolte: (A) période 2000 à 2005 avec irrigation de la floraison à la véraison et témoin non irrigué, (B) période 2006 à 2012 avec irrigation de la véraison à la récolte en plus des deux autres variantes. Moyennes \pm erreur standard. Humagne rouge, Leytron (Suisse), 2000-2012.

Anatomie du phloème de la rafle (fig. 4)

Les structures histologiques de la rafle des grappes saines et des grappes atteintes ont été comparées au microscope électronique à transmission en deux points distincts (pédoncule de la grappe et milieu de la rafle). Les coupes semi fines du pédoncule de grappes folletées ont révélé la présence de cellules allongées à paroi épaisse dans la zone du phloème, correspondant à du phloème secondaire (phloème dur) du faisceau conduc-

Tableau 1 | Température moyenne journalière, calculée durant la véraison (± 10 jours), coefficient de variation (CV) de la température et précipitations durant cette même période. Données de la Station météorologique de Leytron (Suisse), 2000–2012

An	Véraison ± 10 jours	Température moyenne journalière (°C)	Coefficient de variation pour la température (%)	Précipitations (mm)
2000	26.7–15.8	19,5	11,0	45
2001	27.7–16.8	20,4	12,1	44
2002	01.8–20.8	18,0	13,0	50
2003	11.7–31.7	22,8	8,5	16
2004	28.7–17.8	21,6	8,8	35
2005	24.7–13.8	19,5	17,0	53
2006	26.7–15.8	18,6	19,4	40
2007	01.8–20.8	18,7	16,2	64
2008	06.8–26.8	18,8	13,8	52
2009	21.7–10.8	20,9	6,7	27
2010	27.7–16.8	18,3	12,5	50
2011	23.7–12.8	18,8	13,0	18
2012	28.7–17.8	21,0	8,8	47

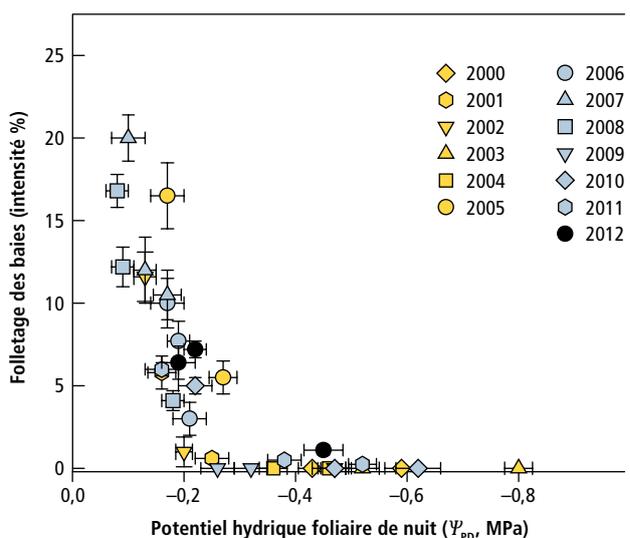


Figure 3 | Relation entre le statut hydrique de la vigne, mesuré par le potentiel hydrique de nuit (ψ_{pd} , MPa) autour de la véraison, et l'intensité du folletage sur grappes à la récolte. Moyennes \pm erreur standard. Humagne rouge, Leytron (Suisse), 2000-2012.

teur, l'existence d'un rayon secondaire séparant la zone du xylème du faisceau conducteur en deux parties, de même qu'une contraction importante des cellules du parenchyme et du sclérenchyme. Les coupes fines effectuées dans la zone du phloème primaire présentent une désorganisation des organelles et des membranes cellulaires de même qu'un épaissement des parois cellulaires comparativement à des pédoncules sains. Les coupes semi fines effectuées à d'autres niveaux de la rafle ont montré des déstructurations importantes des faisceaux conducteurs, essentiellement des altérations du phloème primaire et du xylème, par rapport à une rafle saine.

Discussion

Les conditions d'alimentation hydrique de la vigne durant la phase de maturation du raisin semblent déterminantes pour l'apparition du folletage des grappes. Aucun symptôme de folletage n'a été observé lors des étés chauds et secs (2000, 2003, 2004 et 2009). L'absence de contrainte hydrique, obtenue en irrigant les vignes avant et après la véraison, a été suivie d'une augmentation de la sensibilité au folletage, en particulier lorsque des à-coups thermiques s'étaient produits autour de la véraison (millésimes 2005 à 2008). Ainsi, des vignes vigoureuses sans restriction en eau et soumises à de fortes alternances climatiques durant la période de la véraison (forte évapotranspiration) s'avèrent vul-

nérables au développement d'accidents physiologiques tels que le folletage des grappes. A l'inverse, les vignes soumises à une contrainte hydrique modérée et progressive avant la véraison puis durant la maturation sont nettement moins sujettes au folletage.

La faible accumulation des sucres (Krasnow *et al.* 2009) et le flétrissement des baies (Bondada et Keller 2012) observés sur des grappes atteintes de folletage signifieraient que des perturbations de flux de sucres et d'eau et/ou des pertes partielles de fonctionnalité du système vasculaire (phloème-xylème) ont lieu probablement autour de la véraison et durant la phase de maturation du raisin (Hall *et al.* 2011). Ces auteurs ont conclu que la cessation de l'accumulation des sucres et de l'eau dans les baies folletées était associée à une perte de fonctionnalité du phloème due à une diminution de la viabilité cellulaire à travers la rafle. Les observations anatomiques et histologiques réalisées dans notre étude corroborent les résultats de ces auteurs, en montrant une importante désorganisation du contenu cellulaire et l'apparition d'un liber dur (phloème secondaire) qui n'est plus fonctionnel dans les rafles de grappes atteintes de folletage. Chez les grappes saines, par contre, il n'y a pas de traces de liber dur et l'ensemble des tissus conducteurs de sève élaborée est constitué uniquement de phloème primaire.

La conductivité hydraulique des rafles semble ne pas être trop fortement affectée par la présence de folletage. Les travaux de Chatelet *et al.* (2008) montrent que

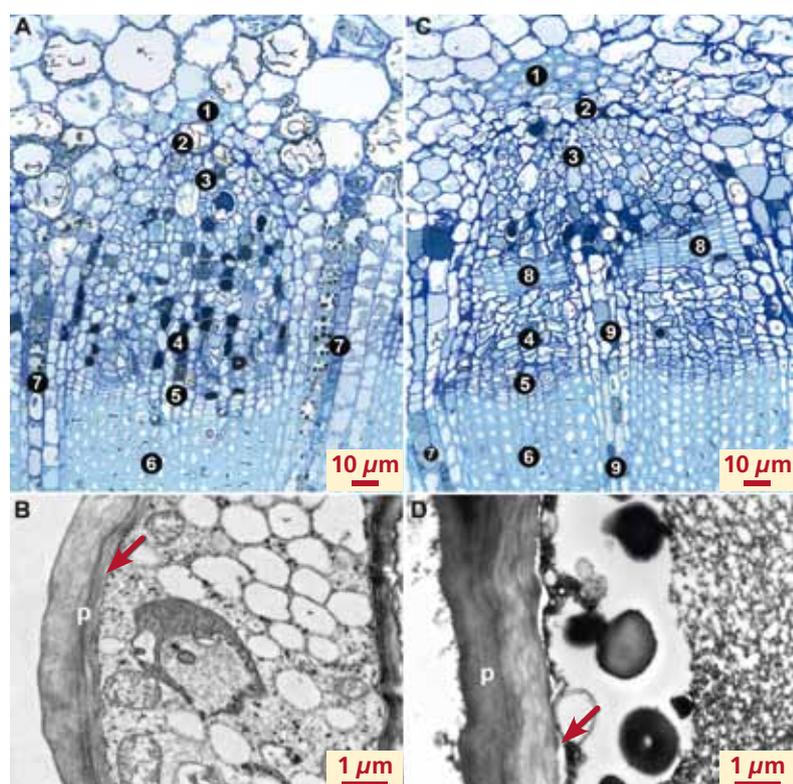


Figure 4 | Coupes semi fines du pédoncule de grappes, colorées avec 1 % de bleu de méthylène, et coupes fines du phloème primaire.
A et B: grappe sans symptômes de folletage des baies.
C et D: grappe atteinte de folletage des baies.
1. Fibres périlibériennes.
2. Périclerme (sclérenchyme).
3. Phloème primaire.
4. Phloème secondaire ou liber mou fonctionnel.
5. Cambium.
6. Rayon médullaire.
7. Xylème secondaire.
8. Phloème secondaire ou liber dur non fonctionnel.
9. Rayon secondaire (p = paroi).
La flèche montre la membrane cellulaire.

les conduits du xylème de la baie restent intacts et fonctionnels même après la véraison et suggèrent que le développement du xylème (formation de nouveaux vaisseaux) perdure après la période de véraison. Néanmoins, le flux d'eau parvenant à la baie à travers le xylème diminue largement après la véraison (Düring *et al.* 1987), les besoins en eau pour la transpiration des baies (Dreier *et al.* 2000) et leur croissance étant assurés principalement par le phloème (Land et Thorpe 1989; Greenspan *et al.* 1994, 1996; Ollat *et al.* 2002). L'étude microscopique des tissus xylémiens de la rafle n'a pas révélé d'anomalie particulière chez les grappes atteintes de folletage. Aucun phénomène d'embolie n'a été observé dans la présente étude durant les phases pré- et post-véraison. Il semble également peu probable que des phénomènes de thyllose dans les vaisseaux de rameaux puissent conduire à du folletage, sans pouvoir toutefois totalement l'exclure (Bondada et Keller 2012).

Possibilités de lutte

La lutte directe n'est pas possible pour l'instant. Dans les situations à risque, l'effort doit porter essentiellement sur les méthodes de lutte indirecte, en évitant les excès de vigueur (gestion de l'entretien des sols et de la fumure, choix du porte-greffe), de charge en raisin (rapport feuille-fruit équilibré) et d'alimentation en eau (gestion de l'irrigation). Le choix de cépages peu sen-

sibles s'avère nécessaire dans les situations où le risque est élevé. Le folletage affectant principalement l'extrémité des grappes, sur des cépages très sensibles comme l'Humagne rouge et le Cornalin, la limitation de la récolte par la suppression de la moitié inférieure des grappes permet de réduire efficacement ce problème.

Conclusions

- Les premiers symptômes de folletage des baies se sont manifestés généralement dix à quinze jours après la véraison, mais parfois également au cours de la maturation du raisin.
- Le folletage a fortement perturbé la maturation du raisin (faible teneur en sucres et en azote assimilable, acidité élevée, diminution de la synthèse des composés colorants).
- La restriction de l'alimentation en eau de la vigne (contrainte modérée à forte) peu avant la véraison et durant la maturation a réduit le folletage sur grappes.
- Des alternances thermiques marquées autour de la véraison ont favorisé le déclenchement et l'intensité du folletage.
- Une déstructuration du phloème primaire (transport de la sève élaborée) a été observée dans les rafles de grappes atteintes de folletage (apparition du phloème secondaire dur et non fonctionnel). ■

Remerciements

Les groupes de recherche en viticulture, œnologie et analyses des moultés et des vins d'Agroscope sont vivement remerciés pour leur assistance technique sur le terrain et en laboratoire.

Bibliographie

- Bachteler K., Riedel M., Merkt N., Ullrich B., Erhardt M. & Wünsche J., 2013. Effect of soil fertilization on the incidence of berry shrivel and the quality of resulting wine. *Vitis* **52** (1), 1–7.
- Bondada B. & Keller M., 2007. Grape berry shrivel: symptoms, probable causes, and effect on fruit quality. Proceeding of the XV international GESCO Symposium. Porec, Croatia, 582–586.
- Bondada B. & Keller M., 2012. Morphoanatomical Symptomatology and Osmotic Behavior of Grape Berry shrivel. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* **137**, 20–30.
- Bondada B. & Keller M., 2012. Not all shrivels are created equal. Morpho-anatomical and compositional characteristics differ among different shrivel types that develop during ripening of grape (*Vitis vinifera* L.) berries. *American Journal of Plant Sciences* **3**, 879–898.
- Chatelet D. S., Rost T. L., Shakel K. A. & Matthews M. A., 2008. The peripheral xylem of grapevine (*Vitis vinifera*). 1. Structural integrity in post-veraison berries. *Journal of experimental Botany* **59**, 1987–1996.
- Cochard H., Bodet C., Ameglio T. & Cruziat P., 2000. Cryo-scanning electron microscopic observations of vessel content during transpiration in walnut petioles: facts or artefacts? *Plant Physiology* **124**, 1191–1202.
- Dreier L. P., Stoll G. S. & Ruffner H. P., 2000. Berry ripening and evapotranspiration in *Vitis vinifera* L. *American Journal of Enology and Viticulture* **51**, 340–346.
- Düring H., Lang A. & Oggioni F., 1987. Patterns of water flow in Riesling berries in relation to developmental changes in their xylem morphology. *Vitis* **26**, 123–131.
- Greenspan M. D., Shackel K. A. & Matthews M. A., 1994. Developmental changes in the diurnal water budget of the grape berry exposed to water deficits. *Plant, Cell and Environment* **17**, 811–820.
- Greenspan M. D., Schultz H. R. & Matthews M. A., 1996. Field evaluation of water transport in grape berries during water deficits. *Physiologia Plantarum* **97**, 55–62.
- Hall G. E., Bondada B. R. & Keller M., 2011. Loss of rachis cell viability is associated with ripening disorders in grapes. *Journal of experimental Botany* **62** (3), 1145–1153.
- Keller M., Smith J. P. & Bondada B. R., 2006. Ripening grape berries remain hydraulically connected to the shoot. *Journal of experimental Botany* **57**, 2577–2587.
- Knoll M., Achleitner D. & Redl H., 2010. Sugar accumulation in «Zweigelt» grapes as affected by «Traubenwelke». *Vitis* **49** (3), 101–106.
- Krasnow M., Weis N., Smith R. J., Benz M. J., Matthews M. & Shackel K., 2009. Inception, progression, and compositional consequences of a berry shrivel disorder. *American Journal of Enology and Viticulture* **60**, 24–34.
- Lang A. & Thorpe M. R., 1989. Xylem, phloem and transpiration flows in a grape: application of a technique for measuring the volume of attached fruits to high resolution using Archimedes' principle. *Journal of experimental Botany* **40**, 1069–1078.
- Ollat N., Diakou-Verdin P., Carde J. P., Barrieu F., Gaudillère J. P. & Moing A., 2002. Grape berry development: a review. *Journal international des Sciences de la Vigne et du Vin* **36**, 109–131. ▶

Summary

Study of Berry Shivel in the Humagne Rouge Grape Variety

An anatomical and physiological study of the rachis of healthy clusters and clusters affected by berry shivel was conducted on the Humagne Rouge grape variety at the Agroscope experimental farm in Leytron (canton of Valais). The symptoms of berry shivel (a berry-ripening disorder) appeared about ten days after veraison – the beginning of the ripening period, when clusters began to change colour – and depended to a large extent on the vine water status. Berry shivel was more pronounced in vines which were not subject to any water restrictions (i.e. those which were substantially irrigated before and after veraison) than in those subject to a moderate-to-strong water stress from veraison onwards. Moreover, strong fluctuations in temperature around veraison exacerbated susceptibility to berry shivel. A destroyed primary phloem was observed in the rachis of clusters affected by berry shivel, with the formation of a hard, non-functional secondary phloem and disorganised phloem-tissue cell contents.

Key words: berry shivel, plant water status, berry ripening, phloem anatomy, grapevine.

Zusammenfassung

Untersuchung der Traubenwelke bei der Rebsorte Humagne rouge

Auf dem Versuchsbetrieb von Agroscope in Leytron (VS) wurde eine anatomische und physiologische Untersuchung von gesunden Weintrauben und Weintrauben mit Traubenwelke der Rebsorte Humagne rouge durchgeführt. Die Symptome der Traubenwelke (Störung des Reifungsprozesses der Trauben) traten rund zehn Tage nach beginnender Beerenreife auf und hingen stark vom Wasserhaushalt der Rebe ab. Bei den Rebstöcken ohne Wassermangel war die Traubenwelke stärker ausgeprägt (starke Bewässerung vor und nach beginnender Beerenreife) als bei denjenigen mit mässig bis stark eingeschränkter Wasserversorgung bei beginnender Beerenreife. Zudem verstärkten starke Temperaturschwankungen rund um die Beerenreife die Anfälligkeit auf die Beerenwelke zusätzlich. Die Weintrauben mit Beerenwelke wiesen ein zerstörtes Primärphloem mit Bildung eines harten, nicht funktionalen Sekundärphloemes und einen desorganisierten Zellinhalt der Phloemgewebe auf.

Riassunto

Studio sul folletage dei grappoli nel vitigno Humagne rouge

Presso il vigneto sperimentale di Agroscope a Leytron (VS), sul vitigno Humagne rouge è stato condotto uno studio anatomico e fisiologico dei rachidi dei grappoli sani e dei grappoli colpiti dal disseccamento degli acini (folletage). La comparsa dei sintomi del folletage (un disturbo della maturazione degli acini) è avvenuta una decina di giorni dopo l'invaiaura ed è dipesa in larga parte dal regime idrico della vigna durante la stagione. Il folletage degli acini era più evidente nelle viti in cui non è stata operata nessuna limitazione della quantità d'acqua (irrigazione importante prima e dopo l'invaiaura) rispetto a quelle soggette a una restrizione idrica da moderata a forte a partire dall'invaiaura. Forti sbalzi termici nel periodo dell'invaiaura hanno inoltre incrementato la sensibilità al folletage. Si è osservato un floema primario destrutturato nei rachidi dei grappoli colpiti da folletage, con comparsa di un libro duro (floema secondario) non funzionale e con una disorganizzazione del contenuto cellulare dei tessuti del floema.

- Raifer B. & Roschatt C., 2001. Welkekrankheit bei Weintrauben. *Obst-Weinbau* **38**, 143–145.
- Redl H., 2007. Diagnosehilfe bei welken Beeren. *Der Winzer* **63** (8), 24–27.
- Raifer B., Haas F. & Cassar A., 2014. Influence of leaf canopy height on the occurrence of berry shivel. *Vitis* **53** (3), 117–123.
- Reizenzein H., 1998. Untersuchungen zum Auftreten und zur Bekämpfung der Zweigeltkrankheit. *Mitteilungen aus der biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft*, 51. Pflanzenschutztag, Heft **357**, 316.
- Reynolds E. S., 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.* **17**, 208–212.
- Roland J. C. & Vian B., 1991. General preparation and staining of thin sections. *In: Electron Microscopy of Plant Cells*. J. L. Hall, C. Hawes (Eds.), Academic press, London, 1–66.
- Scholander P. F., Hammel H. T., Bradstreet E. D. & Hemmingsen E. A., 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* **148**, 339–346.
- Schumacher P., Bircher J. & Indermaur D., 2007. Traubenwelke: eine neue Hypothese. *Schweiz. Z. Obst-Weinbau* **20**, 4–7.
- Spring J.-L., Siegfried W., 2007. Dessèchement de la rafle et folletage des grappes: deux accidents physiologiques de la vigne souvent confondus. *Revue suisse Vitic., Arboric., Hortic.* **39** (1), 71–74.
- Zufferey V., Spring J.-L., Voinesco F., Viret O. & Gindro K., 2015. Physiological and histological approaches to study berry shivel in grapes. *Journal international des Sciences de la Vigne et Vin* (acceptée).