

## Etude histochimique de l'incompatibilité au microgreffage et greffage de boutures herbacées chez la vigne

par

B. D'KHILI<sup>1</sup>), NICOLE MICHAUX-FERRIÈRE<sup>2</sup>) et S. GRENAN<sup>3</sup>)

<sup>1</sup>) Chaire de Viticulture, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, France

<sup>2</sup>) Laboratoire d'Histologie Végétale BIOTROP CIRAD, Montpellier, France

<sup>3</sup>) Etablissement National Technique pour l'Amélioration de la Viticulture, Grau du Roi, France

**R é s u m é :** Dans les buts de mieux connaître le phénomène de l'incompatibilité au greffage chez la vigne et de valider une technique de caractérisation précoce, des analyses histologique, histochimique et histoenzymologique ont été réalisées au niveau de la zone de jonction sur des microgreffes de tiges *in vitro* et sur des greffes herbacées appartenant à des assemblages de type compatible et incompatible. L'étude anatomique montre que l'absence de connexions vasculaires conduit toujours à l'incompatibilité; par contre, la mise en place de raccords vasculaires n'est pas obligatoirement suffisante pour assurer la réussite ultérieure de la greffe. La répartition inégale de l'amidon entre le greffon et le porte-greffe caractérise l'incompatibilité, mais elle n'est pas observable avant son expression morphologique et ne peut donc servir de marqueur précoce. La mise en évidence d'une activité peroxydasique dans nos conditions expérimentales ne peut pas être envisagée pour caractériser rapidement l'incompatibilité.

### Histochemical study on the incompatibility of micrografting and green grafting of grapevines

**S u m m a r y :** In attempt to have a better knowledge of graft incompatibility in grapevine and to develop an early characterization technique, a histochemical and histoenzymological analysis of the union zone has been performed on *in vitro* micrografts and on green grafts of compatible and incompatible combinations.

Anatomical studies showed that vascular connections were absolutely necessary but not sufficient for the success of the graft. The abnormal starch distribution allows incompatibility characterization but only after its morphological manifestation. Our histoenzymological study shows that peroxidase activity should not be used and generalized for rapid characterization of incompatibility.

**K e y w o r d s :** micrografting, green grafting, histology, starch, peroxidase activity.

### Introduction

Depuis l'invasion phylloxérique à la fin du siècle dernier, le greffage de la vigne européenne (*Vitis vinifera* L.) sur des porte-greffs issus de vignes américaines, tolérantes au phylloxera, est devenu une pratique indispensable pour la multiplication végétative de la vigne. Cependant, l'association de certaines variétés greffons/porte-greffe se heurte parfois à différents accidents de végétation souvent attribués au phénomène d'incompatibilité au greffage sans que la démonstration en ait été faite. Nous nous sommes intéressés à deux cas confirmés d'incompatibilité:

le Jaoumet (*V. vinifera*) greffé sur 57 Richter (*V. rupestris* x *V. berlandieri*) dont l'incompatibilité est de type «transloqué» (BOUBALS et HUGLIN 1950; MOSSE 1962)

la Syrah (*V. vinifera*) clone 101 greffée sur SO 4 (*V. riparia* x *V. berlandieri*) clone 5 dont l'incompatibilité est de type différé (GRENAN et VALAT 1987).

Dans ce dernier cas, les symptômes n'apparaissent qu'après trois ou quatre ans de culture et la mise en évidence de la présence d'un agent phytopathogène non identifié pourrait expliquer en partie cette incompatibilité.

Afin de contribuer à une meilleure connaissance des mécanismes de l'incompatibilité et dans le but de rechercher des techniques de caractérisation précoce, une étude histologique et histochimique a été réalisée sur plusieurs assemblages, de nature compatible et incompatible, réalisés selon des méthodes de greffages différentes (D'KHILI 1994).

Trois méthodes ont été mises en oeuvre: Le greffage de matériel ligneux, traditionnel, sert de témoin et permet de conforter les observations faites au vignoble antérieurement. Le greffage de boutures herbacées et le microgreffage de tiges *in vitro* sont deux méthodes utilisées dans le but de favoriser une extériorisation plus rapide des symptômes.

Le microgreffage de tiges *in vitro* a conduit effectivement à un dépistage précoce de l'incompatibilité du Jaoumet greffé sur 57 R caractérisée par une absence totale de développement racinaire et caulinaire après un mois de culture. Cette technique a également permis de révéler la nature physiologique de cette incompatibilité qui apparaît liée à un problème de déséquilibre hormonal. Par contre, dans le cas de l'assemblage Syrah clone 101/SO 4 clone 5, les microgreffes n'ont jamais manifesté de symptômes d'incompatibilité.

Le greffage de boutures herbacées conduit à un dépistage moins rapide qu'avec le microgreffage (3 mois contre 1, cas du Jaoumet) mais tout de même plus précoce que dans le cas du greffage ligneux témoin (3 mois contre 6 pour le Jaoumet, et 12 mois contre 36 pour la Syrah). Par ailleurs, l'étude du comportement des greffes herbacées de l'assemblage Syrah/SO 4 a conforté l'hypothèse de l'origine virale de cette incompatibilité.

Les microgreffes et les greffes herbacées offrent un matériel plus adapté que les greffes ligneuses aux examens histologiques et histochimiques. Elles ont été utilisées dans ce travail pour étudier, aux cours du temps, la mise en place des tissus, la localisation des réserves amylacées et la présence d'une activité peroxydasique, dans l'objectif de caractériser le plus précocement possible l'incompatibilité.

### Matériel et méthodes

**Matériel :** Pour chacune des deux associations étudiées, plusieurs assemblages de nature compatible et incompatible ont été utilisés. Pour chaque cas, l'assemblage incompatible est comparé à l'assemblage inverse et à un assemblage témoin compatible.

Soit pour le cas du Jaoumet/57 Richter: 57 Richter/Jaoumet, Jaoumet/110 Richter et pour le cas de la Syrah clone 101/SO 4 clone 5: SO 4 clone 5/Syrah clone 101, Syrah clone 300/SO 4 clone 5.

**Techniques de greffage :** Le microgreffage de tiges *in vitro* est réalisé à l'oeil nu à l'aide d'un scalpel et de deux petites pinces. Il consiste à insérer un greffon, constitué d'un bourgeon et d'une portion de mérithalle sous-jacente en biseau, dans une fente réalisée sur un mérithalle du porte-greffe. Les deux éléments de la greffe sont issus de plantes cultivées *in vitro* (D'KHILI 1994).

Le greffage herbacé est réalisé à l'aide d'une machine selon la technique mise au point par l'Institut National de la Recherche Agronomique et le Groupement Champenois d'Exploitations Viticoles (WALTER *et al.* 1990).

**Techniques histologiques et histochimiques :** Les échantillons prélevés au niveau de la zone de greffage sont fixés par un mélange de glutaraldéhyde à 1 %, paraformaldéhyde à 2 %, caféine à 1 %, tamponné par le phosphate de Na 0,1 M (pH 7,2). Après déshydratation, les échantillons sont inclus dans une résine LKB "Technovit 8100" qui permet une polymérisation à froid assurant ainsi une bonne conservation des activités enzymatiques. Des sections de 3 µm d'épaisseur sont réalisées à l'aide d'un microtome "Historange LKB".

Dans le but de bien visualiser les structures tissulaires et de mettre en évidence les réserves, une double coloration est réalisée à l'aide de l'acide periodique-Schiff qui révèle en rouge les polysaccharides pariétales et l'amidon présent dans le cytoplasme et le "naphthol blue black" qui colore spécifiquement en bleu noir les protéines solubles ou non.

Les peroxydases sont révélées selon la méthode de

GRAHAM *et al.* (1965), en utilisant comme donateur d'hydrogène le 3-amino-9-éthylcarbazole. La spécificité de la réaction enzymatique est vérifiée en réalisant des réactions témoins par ajout dans la solution de révélation d'un inhibiteur enzymatique, le cyanure de potassium à 0,01 M, ou par omission du substrat.

### Résultats et discussion

**Evolution histologique de la zone de greffage :** L'étude de l'évolution histologique de la zone de greffage, réalisée sur les microgreffes de tiges *in vitro* et sur les greffes herbacées des assemblages témoins compatibles, montre que le processus d'union s'effectue selon les trois phases classiquement décrites (FALLOT 1970):

- prolifération d'un cal de soudure à partir des cellules du greffon puis du porte-greffe (Fig. 1)

- formation, au sein des cellules du cal, d'un «néocambium» situé dans le prolongement du cambium des deux éléments de la greffe (Fig. 2)

- différenciation de connexions vasculaires à partir du néocambium permettant ainsi la jonction puis les échanges entre les deux constituants de la greffe (Fig. 3).

L'observation de ce processus de mise en place «normale» des tissus au niveau du point de greffe a servi de repère pour l'étude des greffes incompatibles.

Les deux associations étudiées présentent deux évolutions anatomiques distinctes.

a) Pour le Jaoumet greffé sur 57 Richter, la zone de jonction des microgreffes se caractérise par la formation d'un cal uniquement du côté du greffon (Fig. 4, G) ; le porte-greffe demeure inactif (Fig. 4, PG). Chez les greffes herbacées (Fig. 5 et 6), le cal formé au niveau de la zone de greffage est issu des deux éléments de la greffe.

Cependant, dans aucun des deux types de greffage le processus d'union n'aboutit à la mise en place de connexions vasculaires. Pour les greffes herbacées, la différence observée au niveau de la callogenèse pourrait être la conséquence d'un trempage du talon du porte-greffe dans une solution auxinique (acide  $\alpha$ -naphtalène acétique à 0,5 mg · l<sup>-1</sup>) au moment du greffage.

b) Pour la Syrah clone 101 greffée sur SO 4 clone 5, l'évolution anatomique est similaire à celle de l'assemblage témoin compatible. Les connexions vasculaires s'établissent normalement quelle que soit la méthode de greffage employée. Ceci montre, d'une part, que l'incompatibilité de cette association n'a pas de bases anatomiques et d'autre part, que la mise en place des connexions vasculaires constitue une étape indispensable mais non suffisante pour la réussite ultérieure de la greffe. D'autres causes, telle que la présence d'un agent phytopathogène de type viral dans le clone 101 de la Syrah pourraient être à l'origine de cette incompatibilité (GRENAN et VALAT 1987; D'KHILI 1994; D'KHILI *et al.* 1994).

Par ailleurs l'étude des greffes inverses a montré la même évolution que celle observée pour les greffes témoins compatibles. Les greffes inverses apparaissent donc comme de type compatible.

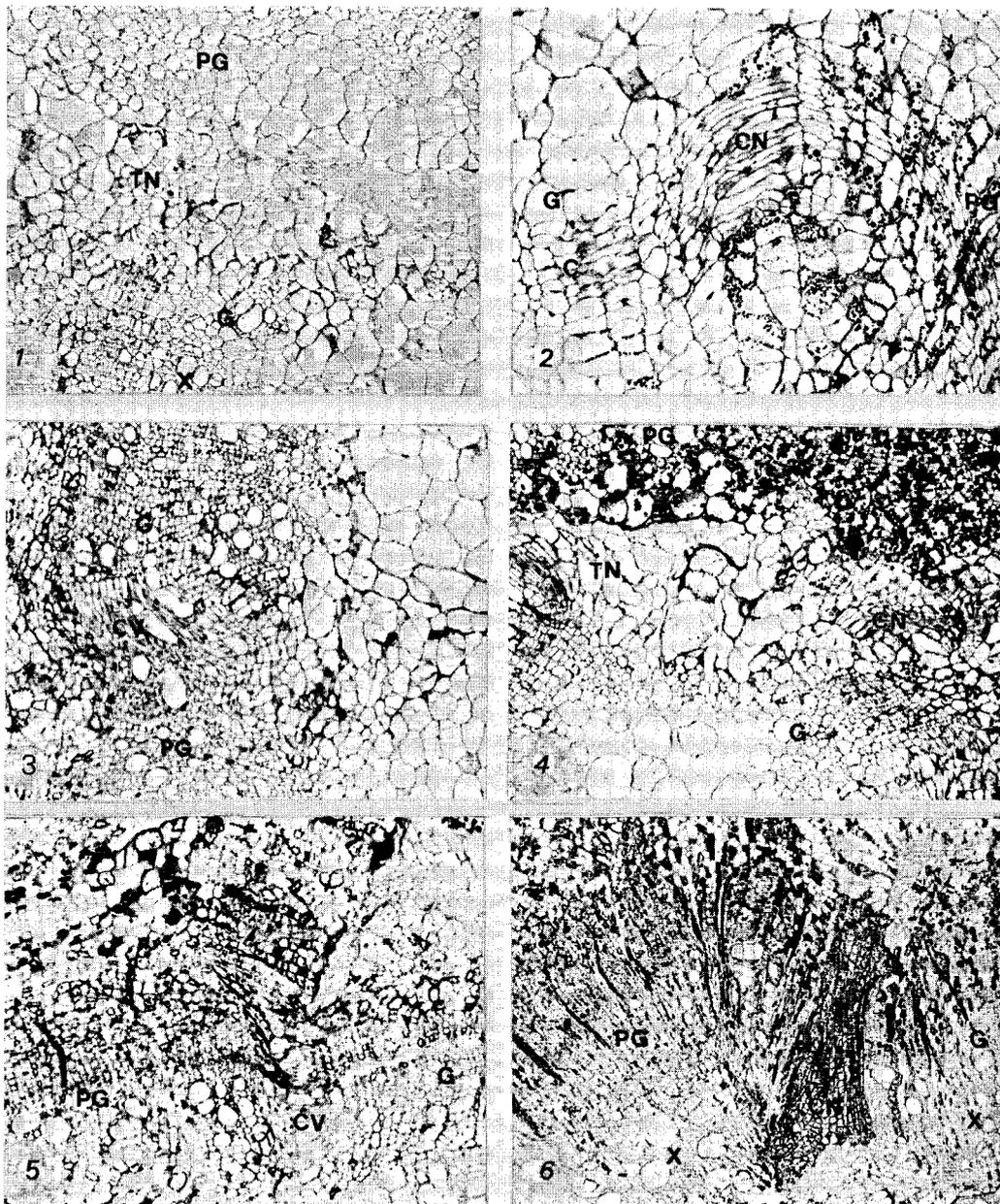


Fig. 1-3: Anatomie de la zone de jonction des microgreffes de tiges *in vitro* dans le cas d'un assemblage compatible. **1** Développement du cal, TN, issu du greffon G, et du porte-greffe PG, observé une semaine après le microgreffage (x170). **2** Différenciation d'un nouveau cambium CN à partir des cellules du cal, assurant la jonction entre les deux éléments de la greffe (3 semaines) (x170).

**3** Connexions vasculaires bien établies (5 semaines) (x170).

Fig. 4: Cas des microgreffes *in vitro* du Jaoumet/57 Richter: assemblage incompatible (36 jours) (5x170): Mise en place d'un cambium CN au sein du cal néoformé TN par le greffon - Absence de connexions vasculaires - Accumulation importante des grains d'amidon dans les tissus du porte greffe PG (Granules sombres).

Fig. 5-6: Anatomie de la zone de greffage des greffes herbacées. **5** Connexion vasculaire CV bien établie chez les assemblages compatibles (47 jours) (x170). **6** Cas d'incompatible Jaoumet/57 Richter: formation d'un cal CN par les deux éléments de la greffe mais sans aboutir à la mise en place d'une connexion vasculaire (47 jours) (x170).

C = cambium préexistant; CN= cambium néoformé; CV = connexion vasculaire; G = greffon; PG = porte-greffe; TN = tissus néoformés; X = xylème.

Figs. 1-3: Anatomy of the union of a compatible *in vitro* micrograft. **1** Formation of the callus TN, from the scion G, and the stock PG (x170). **2** A graft-binding cambium CN has differentiated within the callus (3 weeks after grafting) (x170). **3** Vascular connection between stock and scion is well established (5 weeks after grafting) (x170).

Fig. 4: Incompatible micro-graft: Jaoumet/57 Richter (36 d) (x170): newly formed cambium within the newly formed callus originates from the stock - absence of vascular connection - starch accumulation within the stock tissues PG (dark grains).

Figs. 5-6: Anatomy of the union zone of green-grafts. **5** Compatible grafts: vascular connection VC between stock PG and scion G is well established (47 d) (x170). **6** *in vitro* incompatible graft Jaoumet/57 Richter: The union between the two partners is ensured by a well developed callus, CN. Absence of a vascular connection (47 d) (x170).

C = cambium; CV = new cambium; CV = vascular connection; G = scion; PG = rootstock; TN = new tissue; X = xylem.

L'absence de participation des tissus du porte-greffe à l'élaboration du cal observée dès le 16<sup>e</sup> jour et le non établissement des connexions vasculaires après 45 jours sont deux indices précoces de la manifestation de l'incompatibilité du Jaoumet/57 R. Pour cette association, le microgreffage de tige *in vitro* apparaît comme une technique favorisant une révélation rapide de l'incompatibilité transloquée. A l'inverse, quelle que soit le mode de greffage utilisé, la mise en place de connexions vasculaires dans l'assemblage Syrah clone 101/SO 4 clone 5 ne permet pas de suspecter une possible évolution vers une incompatibilité différée.

**La localisation de l'amidon:** Pendant les trois premières semaines, tous les assemblages examinés, compatibles ou non, possèdent des grains d'amidon dans tous les tissus du porte-greffe. Au cours du temps, dans les microgreffes de tiges *in vitro*, seul l'assemblage incompatible Jaoumet/57 Richter montre une répartition de l'amidon différente de celle de l'ensemble des combinaisons compatibles et inverses (Tableau). En effet, une accumulation importante de grains d'amidon dans les tissus du porte-greffe est observée dès l'âge de 36 jours (voir Fig. 4, grains noirs, PG). L'absence de développement caulinaire et racinaire observée chez cette combinaison pourrait-être à l'origine de cette accumulation inhabituelle.

T a b l e a u

Evolution de l'accumulation des grains d'amidon au niveau de la zone de greffage des microgreffes de tiges *in vitro*. Cas du Jaoumet/57 Richter, de l'assemblage inverse et de l'assemblage témoin

PG = porte-greffe, G = greffon; 0 = absence de grain d'amidon, + = présence faible, +++ = présence importante

Evolution of starch accumulation at the union zone of *in vitro* micrograft of Jaoumet/57 Richter, inverse combination and compatible combination

PG = rootstock, G = scion; 0 = no starch, + = little starch, +++ = high starch concentration

Stade de prélèvement	Assemblage Incompatible		Inverse compatible		Témoin compatible		
	Jaoumet/57 Richter	57 Richter/Jaoumet	PG	G	Jaoumet/110 R	PG	G
16 jours	+	0	+	0	+	0	0
36 jours	+++	+	+	0	+	0	0
47 jours	+++	+	0	0	0	0	0

Les greffes herbacées Jaoumet/57 Richter, examinées durant les deux premiers mois au cours desquels un certain développement végétatif est observé, ne montrent pas de différence dans l'accumulation et la répartition des grains d'amidon en relation avec le degré d'incompatibilité.

Dans le cas de la Syrah clone 101 greffée sur SO 4 clone 5, le test de présence d'amidon réalisé au moment de la visualisation morphologique de l'incompatibilité (12 mois), caractérisée par un rougissement du feuillage, révèle une répartition inégale: le greffon est plus riche en amidon que le porte-greffe.

L'accumulation anormale d'amidon dans l'un des constituants de la greffe caractérise donc bien l'incompatibilité à ce stade d'évolution, mais elle ne peut pas être utilisée comme marqueur précoce.

**L'activité peroxydasique:** Plusieurs auteurs ont cherché à mettre en relation les peroxydases avec le phénomène d'incompatibilité au greffage en faisant appel à des méthodes histochimiques ou biochimiques (COPEL 1978; DELOIRE et HEBANT 1982; POESSEL 1983; QUESSADA et MACHEIX 1984; MASA 1986). Dans le même esprit, une étude histoenzymologique de l'activité peroxydase au niveau de la zone de greffage a été réalisée sur les microgreffes de tiges *in vitro* et sur les greffes herbacées de divers assemblages de nature compatible et incompatible.

Le marquage peroxydasique est localisable au niveau de la zone de greffage chez l'un ou les deux éléments de la greffe (Fig. 7 à 11, têtes de flèches). Il ne concerne que certains tissus: le cal néoformé à l'interface, le parenchyme cortical, le phloème et la moelle. Aucune réaction cytoplasmique n'a été observée, seules les parois et les lamelles moyennes sont concernées. Les marquages témoins réalisés se sont toujours révélés négatifs.

Pour les microgreffes de tiges *in vitro* (Fig. 7 et 8), les deux assemblages incompatibles étudiés présentent le plus souvent une activité peroxydasique relativement plus importante que celle des assemblages témoins compatibles et cette activité persiste au cours du développement (Fig. 7). Cependant, certaines associations de nature compatible présentent aussi une réaction enzymatique importante qui perdure au cours du développement (Fig. 8). La présence d'une activité peroxydasique n'est donc pas spécifique des assemblages incompatibles pour les microgreffes de tiges *in vitro*.

En ce qui concerne les greffes herbacées, toutes les associations compatibles ou non présentent un marquage localisé le long de la ligne de contact entre les deux éléments de la greffe. Mais les deux assemblages incompatibles Jaoumet/57 Richter (Fig. 9) et Syrah clone 101/SO 4 clone 5 (Fig. 10) manifestent une activité peroxydasique égale ou plus importante que celle des assemblages témoins compatibles (Fig. 11 à comparer avec les Fig. 9 et 10). Cette activité intense, qu'il serait intéressant de pouvoir quantifier, pourrait être en relation avec la présence d'un agent viral. D'une façon générale, la réaction peroxydasique est toujours plus intense pour les greffes herbacées que pour les microgreffes.

Des travaux antérieurs sur l'incompatibilité de certaines variétés de poivron greffées sur la tomate ont révélé que l'activité peroxydasique persiste et augmente avec le temps, spécifiquement pour les associations incompatibles (DELOIRE et HEBANT 1982). Mais ce résultat a été obtenu en utilisant le 3-3 diamino benzidine comme substrat sur des sections de 12 µm d'épaisseur alors que les observations présentées ici ont été faites sur des coupes de 3 µm avec un substrat différent, le 3 amino 9 éthyl-carbazole, dont le produit de la réaction est d'une grande

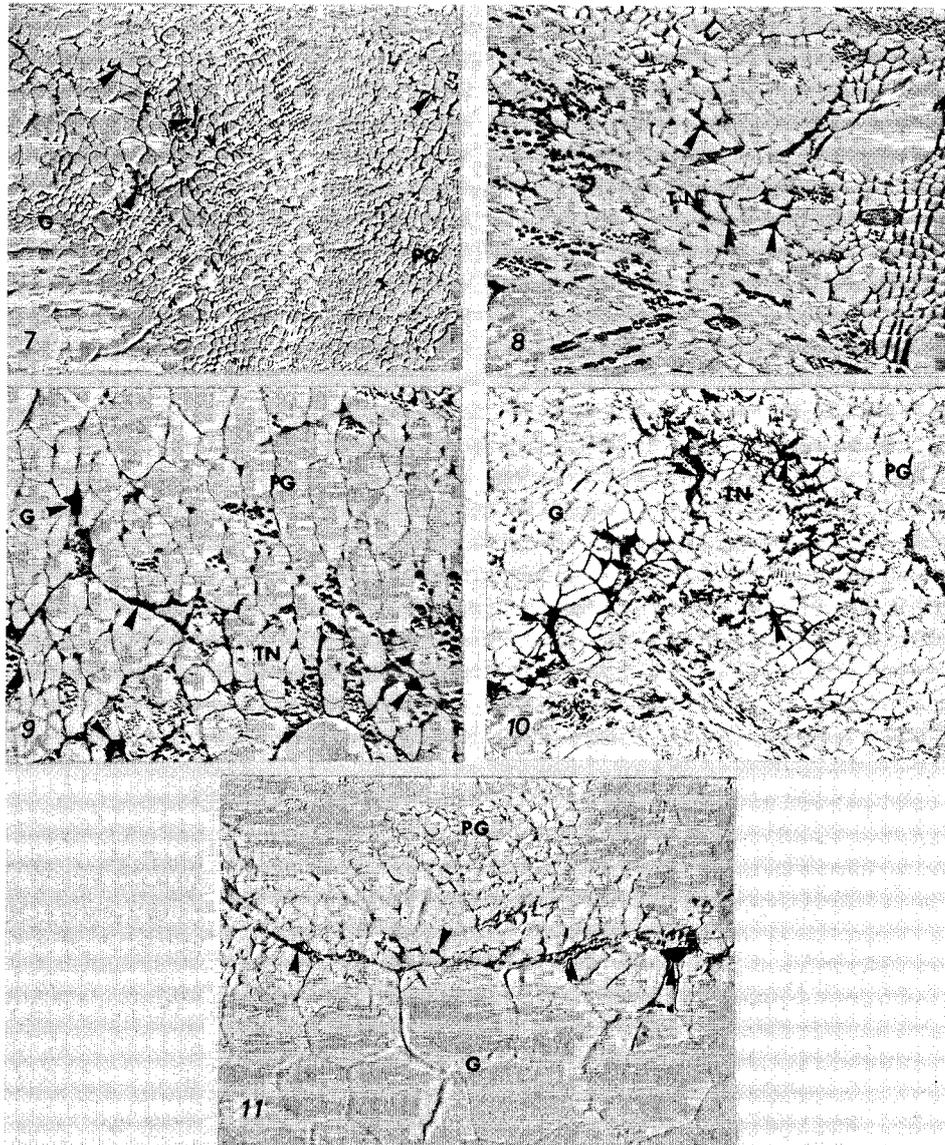


Fig. 7-11: **7** Marquage peroxydasique (têtes de flèche) observé au niveau de la zone de greffage des microgreffes de tiges *in vitro* de la Syrah clone 101 greffée sur le SO 4 clone 5 (47 jours) (x170). **8** Marquage peroxydasique (têtes de flèche) observé au niveau de la zone de greffage des microgreffes de tiges *in vitro* d'un assemblage de type compatible (47 jours) (x330). **9** Marquage peroxydasique observé au niveau de la zone de greffage des greffes herbacées du Jaoumet greffé sur 57 Richter (47 jours) (x330). **10** Marquage peroxydasique observé au niveau de la zone de greffage des greffes herbacées de la Syrah clone 101 greffés sur SO 4 clone 5 (47 jours) (x170). **11** Marquage peroxydasique observé au niveau de la zone de greffage des greffes herbacées d'un assemblage de type compatible (47 jours) (x170).

G = greffon; PG = porte-greffe; TN = tissus néoformés; ► = activité peroxydasique.

Figs. 7-11: **7** Peroxidase activity at the union zone of the *in vitro* micrografts of Syrah clone 101 on SO 4 clone 5 (47 d) (x170). **8** Peroxidase activity at the union zone of the *in vitro* micrografts of a compatible graft (47 d) (x330). **9** Peroxidase activity at the union zone of green-grafts of Jaoumet on 57 Richter (47 d) (x330). **10** Peroxidase activity at the union zone of green-grafts of Syrah clone 101 on SO 4 clone 5 (47 d) (x170). **11** Peroxidase activity at the union zone of a compatible green-graft (47 d) (x170).

G = scion; PG = rootstock; TN = new tissue; ► = peroxidase activity.

stabilité (GRAHAM *et al.* 1965). Dans ces conditions expérimentales, l'activité peroxydasique révélée ne semble pas spécialement liée à l'incompatibilité au greffage.

Il a été supposé que la lignification déficiente qui se produit dans l'assemblage incompatible de l'abricotier greffé sur le myrobolan pourrait être due à une peroxydase présentant une affinité particulière pour la syringaldazine (QUESSADA et MACHEIX 1984). En effet, l'activité peroxy-

dasique est liée à de nombreux processus physiologiques de la plante tels que la lignification ou le catabolisme auxinique (GASPAR *et al.* 1985) et les résultats obtenus, aussi bien biochimiques qu'histo-enzymologiques, ne seront significativement interprétables que dans la mesure où l'on pourra réellement préciser quelles sont les activités peroxydasiques spécifiques révélées selon les substrats utilisés.

## Conclusions

Si l'objectif fixé au début de ce travail à savoir, la caractérisation précoce de l'incompatibilité n'a pu totalement aboutir, les expérimentations qui ont été menées ont apporté quelques éléments de réponses et ouvert des pistes d'investigations futures.

Les microgreffes de tiges *in vitro* se caractérisent par un développement de type tout ou rien dans le cas du Jaoumet et sont donc particulièrement intéressantes pour mettre en évidence l'incompatibilité confirmée par l'étude histologique. En effet, l'absence d'activité du porte-greffe et la non-formation de connexions vasculaires peuvent être considérées comme deux marqueurs précoces de l'incompatibilité puisqu'ils permettent de dépister ce phénomène dans le mois qui suit le greffage.

Le greffage herbacé révèle l'incompatibilité plus rapidement qu'une greffe ligneuse mais l'étude histologique ne permet pas de déceler très précocement d'anomalies particulières.

La répartition inégale de l'amidon entre le sujet et le greffon est une caractéristique histochimique connue traduisant l'incompatibilité de nature "transloquée" (SCHNEIDER 1957; MOSSE 1962). D'après nos observations elle n'est évidente qu'au moment de la visualisation macroscopique de cette incompatibilité et de ce fait elle ne peut être considérée comme un marqueur précoce.

L'activité peroxydasique telle qu'elle a été révélée au cours de nos expérimentations ne peut pas non plus être considérée comme un marqueur. L'utilisation au cours du temps de substrats différents permettant de révéler et de localiser diverses activités peroxydasiques caractéristiques de certaines activités physiologiques pourrait conduire à la mise en évidence d'un marqueur spécifique et précoce de l'incompatibilité. Par ailleurs, des résultats préliminaires obtenus par la microscopie à fluorescence, montrant l'accumulation de certains composés polyphénoliques (flavonoïdes et acides phénoliques), au niveau de l'interface greffon/porte-greffe dans des assemblages herbacés âgés de 2 mois (Jaoumet/57 Richter) tendent à prouver que la présence ou non de ces substrats pourrait être considérée comme un marqueur. Une étude cinétique de l'accumulation de ces composés, complétée par des résultats quantitatifs obtenus par HPLC permettrait de préciser leur nature et leur importance.

## Remerciements

Les auteurs remercient J. ESCOUTE et D. TRIAIRE pour leur contribution à la réalisation technique et photographique de ce travail.

## Références

- BOUBALS, D.; HUGLIN, P.; 1950: Etude de l'incompatibilité au greffage de certains cépages et du 57 Richter. *Progr. Agric. et Vitic.* **67**, 183-189.
- COPEL, D. L.; 1978: Isoenzyme activities differ in compatible and incompatible Douglas-fir graft unions. *Forest Sci.* **24** (2), 297-303.
- DELOIRE, A.; HEBANT, C.; 1982: Peroxidase activity and lignification at the interface between stock and scion of compatible and incompatible grafts of *Capsicum on Lycopersicum*. *Ann. Bot.* **49**, 887-891.
- D'KHLI, B.; 1994: Etudes morphologiques, histochimiques et enzymologiques de l'incompatibilité au greffage chez la vigne: Recherche de techniques de caractérisation précoce. Thèse de Doctorat en Sciences Agronomiques, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier.
- ; BOUBALS, D.; GRENAN, S.; 1994: Etude de l'incompatibilité au greffage chez la vigne. *Progr. Agric. et Vitic.* **111**, 351-359.
- FALLOT, J.; 1970: Callogenèse. Soudure. Culture des tissus. *Bull. de l'O.I.V.* **475**, 900-918.
- GASPAR T.; PENEL, C.; CASTILLO, F. J.; GREPPIN, H.; 1985: A two-step control of basic and acidic peroxidases and its significance for growth and development. *Physiol. Plant.* **64**, 418-423.
- GRAHAM, R. C.; LUNDHOLM, U.; KARNOVSKY, M. L.; 1965: Cytochemical demonstration of peroxidase activity with 3-amino-9-ethylcarbazole. *Histochem. Cytochem.* **13**, 150-152.
- GRENAN, S.; VALAT, C.; 1987: Incompatibilité au greffage d'un clone de Syrah. IVème Symp. Intern. de la Sélection Clonale, 1 au 4 septembre 1986; Nyons-Changins. *La Recherche Agronomique en Suisse* **3** (26), 317-319.
- MASA, A.; 1986: Etude de la structure isoenzymatique de quelques enzymes de variétés de *Vitis vinifera* et de porte-greffe. Application à la détermination biochimique de l'affinité greffon-variété. *Conn. Vigne Vin* **20** (1), 1-16.
- MOSSE, B.; 1962: Graft-incompatibility in fruit trees. *Tech. Commun. Comm. Bur. Hort. Plant. Crops* **28**.
- POESSEL, J. L.; 1983: Composés phénoliques et peroxydases de l'abricotier (*Prunus armeniaca* L): étude comparative de deux variétés (Luizet et Canino) en relation avec l'incompatibilité au greffage. Thèse de Doctorat de Troisième Cycle en Agronomie, mention: Phytotechnie. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- QUESSADA, M. P.; MACHEIX, J. J.; 1984: Caractérisation d'une peroxydase impliquée spécifiquement dans la lignification, en relation avec l'incompatibilité au greffage chez l'abricotier. *Physiol. Végét.* **22** (5), 533-540.
- SCHNEIDER, H.; 1957: Chronic decline, a Tristeza-like bud-union disorder of orange trees. *Phytopathology* **47**, 279-284.
- WALTER, B.; BASS, P.; LEGIN, R.; 1990: Amélioration du dépistage des maladies de type viral de la vigne. Indexage à l'aide de la méthode de la greffe-bouture herbacée. *Progr. Agric. Vitic.* **107**, 367-370.

Reçu le 3 Février 1995