

Importance de l'acide abscissique dans le développement des bourgeons latents de vigne (*Vitis vinifera* L. var. Merlot) et plus particulièrement dans la phase de levée de dormance

par

T. KOUSSA, M. BROQUEDIS et J. BOUARD

Institut de la Vigne de Bordeaux, Laboratoire des Sciences de la Vigne de l'Université Bordeaux I,
Talence, France

R é s u m é : Les variations de teneur en ABA dans les bourgeons latents du Merlot au cours du cycle végétatif se superposent remarquablement aux six phases de leur développement (pré-dormance, entrée en dormance, dormance, levée de la dormance, post-dormance et pré-débourrement). Par ailleurs, il existe une corrélation hautement significative entre l'aptitude au débourrement des bourgeons et leurs teneurs en ABA libre. L'action inhibitrice de ce régulateur de croissance sur le débourrement semble être exercée plus particulièrement par l'isomère *cis* (*cis*-ABA) alors que le *cis*-ABA-GE (absicissate de β -D-glucopyranose) intervient plutôt dans le stockage de la forme active et la régulation de sa teneur. Le rôle des formes *trans* (*trans*-ABA et *trans*-ABA-GE), présentes en teneurs faibles durant tout le cycle, reste encore obscur. L'entrée en dormance correspond à une augmentation des teneurs en *cis*-ABA, alors que la levée de la dormance correspond à une diminution de cette forme. Cette diminution, par estérification sous forme de *cis*-ABA-GE, nécessite une période de froid ($t \leq 10$ °C) de 9 jours consécutifs. Cependant, même après la levée de la dormance, pour que le débourrement ait lieu, il faut non seulement que le contenu en *cis*-ABA des bourgeons soit faible, mais aussi que la teneur en *cis*-ABA-GE ait fortement diminué et que les conditions externes soient favorables.

Changes of abscisic acid level during the development of grapevine latent buds, particularly in the phase of dormancy break

S u m m a r y : The changes of ABA level in Merlot latent bud during the course of the vegetative cycle corresponded with the six phases of bud development (pre-dormancy, onset of dormancy, dormancy, end of dormancy, post-dormancy and pre-bud burst). There was also a significant correlation between the time of bud burst and the content of free ABA. The growth regulator in the form of *cis*-ABA appeared to be responsible for the inhibition of bud burst. The *cis*-ABA-GE form (*cis*-absicissyl- β -D-glucopyranoside) however appeared to intervene in the storage of the active form thereby regulating its content. The role of *trans* form present in trace amounts during the whole cycle was not clear. The onset of dormancy was associated with an increase in the content of *cis*-ABA, while the dormancy break was associated with a decrease. This decrease by esterification of *cis*-ABA to *cis*-ABA-GE required a period of cold weather ($T \leq 10$ °C) for 9 consecutive days. However, for bud burst the levels of both *cis*-ABA and *cis*-ABA-GE in the bud must decrease and weather should be favorable.

K e y w o r d s : *Vitis vinifera*, latent buds, ABA, ABA-GE, dormancy, cold, bud burst.

Introduction

L'existence d'une relation entre la teneur en acide abscissique (ABA) des bourgeons de la vigne et leur aptitude au débourrement a été signalée par différents auteurs (REUTHER *et al.* 1971; ALLEWELDT et DÜRING 1972; DÜRING et ALLEWELDT 1974; DÜRING et BACHMANN 1975; DÜRING et KISMALI 1975; EMMERSON et POWELL 1978). On a pensé notamment que l'ABA pourrait intervenir dans le contrôle de l'induction de la dormance des bourgeons et, selon DÜRING et BACHMANN (1975), l'aptitude au débourrement serait maximale lorsque la teneur en ABA libre est minimale. Cependant, sur d'autres plantes, la relation entre l'aptitude au débourrement des bourgeons et la diminution de la teneur en ABA ne serait pas aussi nette (MIELKE et DENNIS 1978; SAUNDERS 1978; DUMBROFF *et al.* 1979;

WEILER 1980). Il était donc intéressant, en ce qui concerne la vigne, de reprendre cette question d'une façon plus précise, en tenant compte des différentes phases du cycle végétatif des bourgeons latents telles qu'elles ont été définies par POUGET (1963).

Matériel et méthodes

Etant donné les travaux déjà réalisés sur le Merlot noir à Bordeaux, c'est ce cépage qui a été choisi pour réaliser cette étude. Les rameaux principaux ont été prélevés régulièrement de novembre 1988 à décembre 1990 au centre de recherches INRA de Bordeaux.

A chacune des 27 dates de prélèvement, 25 rameaux ont été récoltés. Sur 15 de ces rameaux, les 10 premiers

bourgeons ont été prélevés pour les dosages de l'ABA. Les 10 autres rameaux ont été fractionnés à 3 cm au-dessous de l'oeil et à 0,5 cm au-dessus (POUGET 1963), de façon à obtenir de petites boutures à un bourgeon. 10 boutures ont ainsi été prélevées sur chacun des 10 sarments, à partir de sa base, et plantées dans un substrat neutre ("Perlite"), humidifié. Au total, 27 lots de 100 boutures ont été placés dans une salle de culture où la température était maintenue à 25 ± 1 °C et le degré hygrométrique à 90 %, afin de pouvoir suivre leur aptitude au débourrement en fonction des dates de prélèvement.

Pour ce travail, la définition du stade "débourrement" était évidemment très importante. Nous avons adopté celle de POUGET (1963): gonflement du bourgeon et apparition de la "bourre". Ce stade n'est visible que pendant 1 à 3 jours. Le pourcentage de débourrement de chacun des lots a été noté chaque jour, ainsi que la durée de débourrement de 50 % (DD50) des bourgeons d'un même lot.

L'extraction de l'ABA libre et de l'ABA-GE (absorbance de β -D-glucopyranose) a été réalisée au moyen de la méthode mise au point par BROQUEDIS (1987 b), légèrement modifiée: en effet, pour éviter toute perte d'ABA, la poudre de cellulose utilisée pour la purification des extraits a été remplacée, avant la dialyse, par le polyvinyl polypyrrolidone insoluble (PVPP). Les différentes formes d'ABA séparées après extraction ont été analysées par chromatographie en phase liquide à haute pression.

Cinq répétitions (extraction + analyse) ont été réalisées pour chaque échantillon. L'écart entre les résultats obtenus était de 10 % au maximum.

Résultats et discussion

I. Variations de la teneur en ABA des bourgeons latents au cours de leur cycle végétatif

Les résultats obtenus pour les différents cycles (1988-1989, 1989-1990, 1990-1991) présentant les mêmes caractéristiques (KOUSSA 1992) nous nous limiterons au cycle 1989-1990 pour lequel les résultats sont les plus complets.

En fonction des variations subies à la fois par le cis-ABA et le cis-ABA-GE, variations qui se font soit dans le même sens soit en sens inverse, 4 étapes ont été distinguées au cours de la période étudiée (Fig. 1).

L'étape 1 (21 juillet - 26 septembre) est caractérisée par une évolution inverse des teneurs des 2 formes cis. Cela suggère l'existence d'un phénomène d'interconversion entre le cis-ABA et le cis-ABA-GE. Cependant, la chute des teneurs en cis-ABA ne relève pas uniquement de ce phénomène puisque l'ABA total diminue lui aussi. Pour expliquer cette diminution du cis-ABA, on peut alors penser qu'il est en partie dégradé ou estérifié sous une forme de stockage autre que l'ABA-GE.

L'étape 2, qui commence avec le début de l'accumulation rapide du cis-ABA (26 septembre) et s'achève le 27 octobre, est caractérisée par une évolution dans le même sens des deux formes cis. Une telle évolution

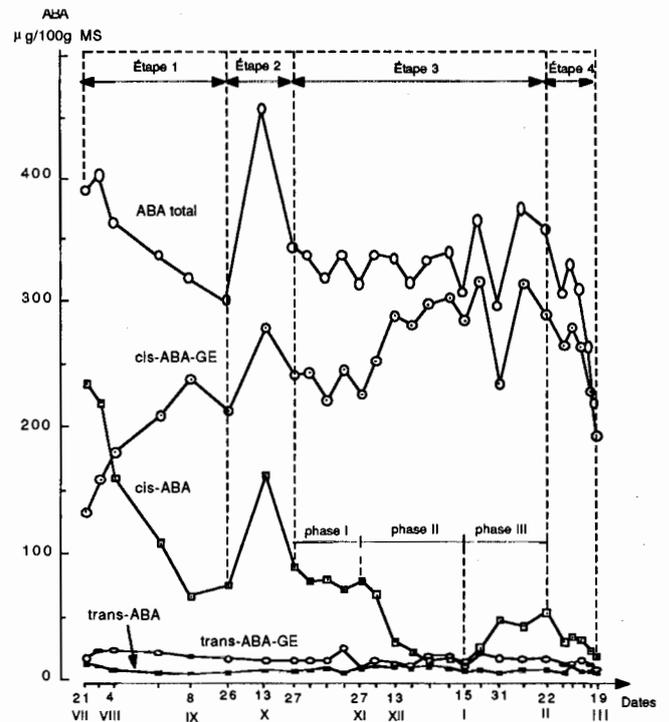


Fig.1: Evolution des teneurs en cis-ABA, en cis-ABA-GE, en trans-ABA-GE et en ABA total dans les bourgeons du Merlot (cycle 1989-1990).

Development of cis-ABA, cis-ABA-GE, trans-ABA, trans-ABA-GE and ABA total levels in Merlot latent buds (season 1989-1990).

suppose qu'il y ait en même temps accumulation et estérification de l'ABA libre. Les teneurs en cis-ABA et en cis-ABA-GE sont élevées et la teneur en ABA total est maximale à la mi-octobre. Cette forte accumulation des deux formes cis de l'ABA suppose un apport exogène d'ABA qui pourrait provenir des feuilles comme cela a été envisagé par certains auteurs pour d'autres plantes (PHILLIPS et WAREING 1959; TINKLIN et SCHWABE 1970; DAVISON et YOUNG 1974; WRIGHT 1975; MIELKE et DENNIS 1978). En revanche, la diminution des deux formes cis d'ABA suggère une migration vers les entre-noeuds et les racines.

L'étape 3 (27 octobre - 22 février) est caractérisée par la reprise de l'évolution inverse du cis-ABA et du cis-ABA-GE. La possibilité d'une interconversion entre les deux formes est fortement suggérée par le fait que l'ABA total, pendant une bonne partie de cette période, ne subit que des fluctuations de très faible amplitude. Les variations du cis-ABA permettent de distinguer trois phases au cours de cette étape:

La phase I (novembre) correspond à un fort ralentissement de la diminution du cis-ABA.

La phase II est caractérisée par une diminution de la teneur en cis-ABA, rapide au départ, plus lente ensuite, qui conduit aux valeurs minimales observées à la mi-janvier. Ces faibles valeurs s'expliquent certainement en grande partie par le stockage de l'ABA libre sous forme de cis-ABA-GE dont la teneur augmente pendant la même période, rapidement d'abord, plus lentement ensuite.

La phase III correspond à une légère accumulation de cis-ABA. Le cis-ABA-GE, évoluant de façon inverse, subit le 31 janvier une diminution forte difficilement explicable, mais qui est forcément due à une hydrolyse.

L'étape 4 commence le 22 février. Elle est caractérisée par une diminution des deux formes cis, si bien que les teneurs en cis-ABA lors du débourrement, au mois de mars, seront du même ordre de grandeur que celles de fin décembre. Comme les teneurs en cis-ABA-GE subissent une chute beaucoup plus forte, on peut penser que le cis-ABA qui résulte de cette hydrolyse, mais dont la teneur reste faible, serait rapidement métabolisé.

Les formes trans (t-ABA et t-ABA-GE) mises en évidence par BROQUEDIS et BOUARD (1993) dans les bourgeons de vigne pendant la phase de post-dormance ont été retrouvées ici pendant toute la durée du cycle. Leurs teneurs, pratiquement stables de juillet à mars, restent toujours faibles et très inférieures à celles des formes cis, à la seule exception de la fin de la phase II où elles sont sensiblement égales à celles du cis-ABA. Le t-ABA ne s'accumulant jamais, cela laisse penser qu'il serait, en grande partie, rapidement dégradé ou estérifié en t-ABA-GE, forme qui reste prédominante pendant tout le cycle. Il contribuerait probablement à réguler la teneur en cis-ABA, forme active, pour les maintenir à des niveaux moins élevés.

II. Relation entre les variations de la teneur en ABA des bourgeons et leur aptitude au débourrement

Etant donné le nombre de prélèvements effectués (27) et le nombre de boutures utilisées (100) par prélèvement, la durée de plantation dans la perlite a dû être limitée à 35 jours, sauf au début de la période de dormance des bourgeons (26 septembre - 13 octobre). Au bout de ce laps de temps, si la DD50 n'était pas atteinte, seul le pourcentage de débourrement était noté.

La durée de plantation de 35 jours n'a pas été suffisante pour que les bourgeons prélevés le 21 juillet débourent (Fig. 2). Au bout de ce même laps de temps, le pourcentage de débourrement atteignait un maximum de 81 % pour le prélèvement du 8 septembre. A partir de cette date, ce pourcentage a fortement diminué et il n'était plus que de 23 % pour le prélèvement du 13 octobre. Il a augmenté de nouveau très rapidement au cours des prélèvements suivants, atteint 100 % pour celui du 11 novembre et n'a plus varié.

La DD50 a été notée à partir du 25 août (Fig. 2). Jusqu'à ce que le pourcentage de débourrement soit maximal (100 %), la DD50 a évolué exactement à l'inverse de ce pourcentage avec un maximum le 13 octobre. Par la suite, la DD50 a diminué jusqu'au 19 mars, avec néanmoins une légère augmentation le 27 novembre.

Les six phases du cycle de développement des bourgeons latents décrites par POUGET (1963), en tenant compte de la DD50 - et retrouvées de la même façon dans notre expérimentation - semblent se superposer assez remarquablement à celles que nous avons décrites pour la variation de l'ABA dans ces organes.

La phase de pré-dormance, qui s'achève le 8 septembre dans notre expérimentation, correspond très

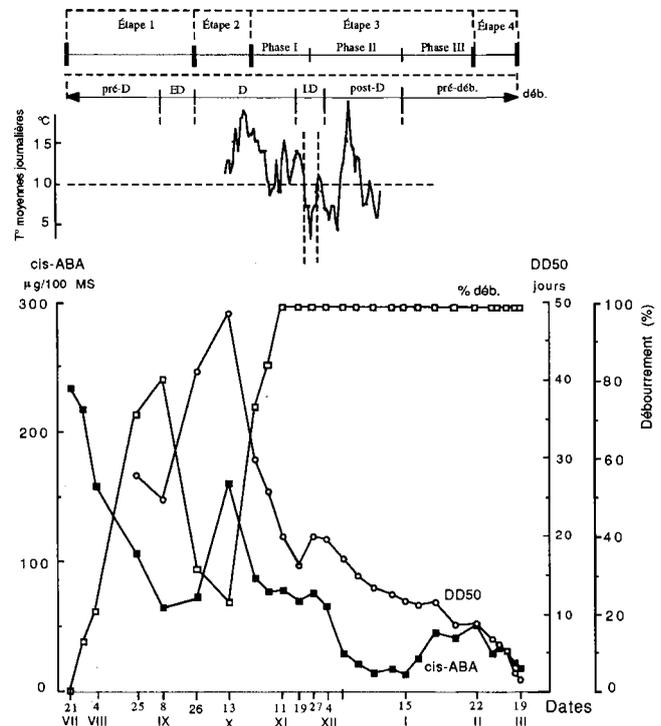


Fig. 2: Evolution de la teneur en cis-ABA, du pourcentage de débourrement de la DD50 des bourgeons latents de Merlot ainsi que les températures moyennes journalières (cycle 1989-1990). (pré-D: pré-dormance; ED: entrée de dormance; D: dormance; LD: levée de la dormance; post-D: post-dormance; pré-déb.: pré-débourrement; déb.: débourrement.

Development of cis-ABA levels, percentage bud burst, DD50 of Merlot latent buds and daily average temperatures (season 1989-1990).

exactement à la phase de diminution de la teneur en cis-ABA de l'étape 1 (Fig. 1). Cette diminution progressive serait en relation avec le développement de ces organes en cours d'organogenèse. Un phénomène analogue s'observe également dans les pépins au début de leur développement (BROQUEDIS 1987 a; KOUSSA 1992). Si une augmentation de la teneur en ABA début septembre ne survenait pas, le débourrement serait susceptible de se produire.

La phase d'entrée en dormance, qui se situerait entre le 8 et le 26 septembre, débiterait lorsque le cis-ABA commence à augmenter dans les bourgeons, ce qui correspond au début de l'hydrolyse de l'ABA-GE et à la fin de l'étape 1 de l'évolution de l'ABA.

La phase de dormance serait caractérisée à son début par une augmentation très rapide du cis-ABA et elle se terminerait le 19 novembre, se superposant ainsi à la fois à l'étape 2 et à la phase I de l'étape 3 de l'évolution de l'ABA.

La phase de levée de dormance, très courte, se situerait entre le 19 novembre et le 4 décembre, ce qui correspond à la reprise de la chute rapide de la teneur en ABA des bourgeons, c'est-à-dire à la transition entre les phases I et II.

Les températures moyennes journalières du cycle étudié ici (Fig. 2) montrent que la première période de

7 jours consécutifs où les températures ne dépassent pas 10 °C - période nécessaire, selon POUGET (1963), à la levée de dormance des bourgeons du Merlot, à Bordeaux - coïncide avec le départ de la deuxième chute importante des teneurs en cis-ABA par estérification sous forme de cis-ABA-GE. Tout se passe alors comme si le froid déclenchait cette estérification, provoquant ainsi une diminution des teneurs en ABA libre, phénomène déjà signalé pour les pépins et les entre-noeuds (BROQUEDIS 1987 a).

Mais, pour démontrer que cette diminution de la teneur en ABA se produit effectivement sous l'action du froid, des sarments ont été prélevés pendant la période de dormance (26 octobre 1989), alors que la température moyenne était de 16 °C, puis conservés au froid (2 °C) dans des sacs en polyéthylène et des analyses ont été faites

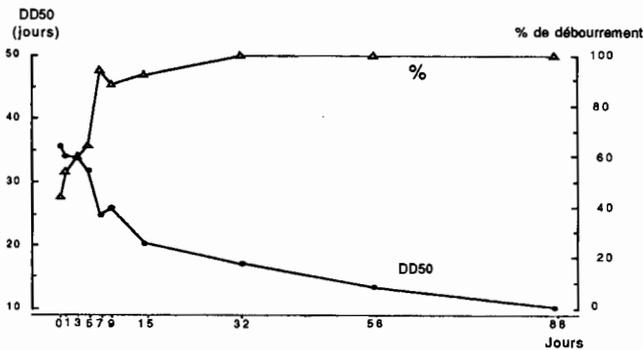


Fig. 3: Variation du pourcentage de débournement et de la DD50 des bourgeons du Merlot pour une durée de conservations à 2 °C allant de 1 à 88 jours.

Changes in percentage bud burst and DD50 of Merlot latent buds during a period of conservation at 2 °C from 1 up to 88 days.

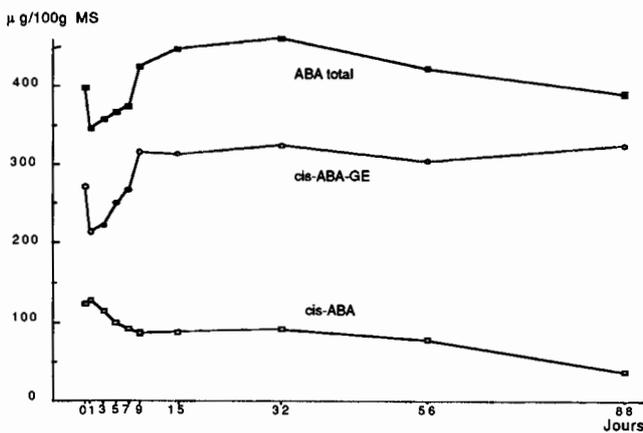


Fig. 4: Evolution des teneurs en ABA dans les bourgeons latents du Merlot en fonction des différentes durées de conservation à 2 °C.

Development of ABA levels in Merlot latent buds during conservation at 2 °C.

au bout de 1, 3, 5, 7, 9, 15, 32, 56 et 88 jours. On constate alors qu'il se produit une diminution importante de la DD50 (Fig. 3), de l'ordre de 10 jours au 88^{ème} jour de conservation au froid. Il se produit aussi une diminution de la teneur en cis-ABA et la Fig. 4 montre l'importance des 9 premiers jours dans la diminution de cette teneur.

On pouvait dès lors se demander ce qui se passerait si l'on procédait à une interruption du froid pendant ce laps de temps de 9 jours. Des lots de boutures ont donc été soumis à une alternance de traitements à 2 °C et 20 °C comme indiqué dans le Tableau et la DD50 ainsi que la teneur en ABA ont été déterminées.

Le Tableau montre clairement qu'un traitement à 2 °C pendant 3 jours consécutifs (lot 2), entraîne une diminution de la teneur en ABA et de la DD50 par rapport au lot 1 non soumis au froid. Il montre aussi que si les boutures sont ensuite immédiatement placées à 20 °C pendant 2 jours (lot 3), la teneur en ABA et la DD50 augmentent. En poursuivant l'expérimentation (lots 4, 5, 6) on constate que c'est toujours la dernière température qui est efficace, la température froide entraînant une diminution de l'ABA et

Tableau

Variations de la DD50 et des teneurs en ABA de bourgeons de Merlot sous l'influence d'une alternance de traitements à 2 °C et à 20 °C.

Influence of temperature treatment (2 °C, 20 °C) on DD50 and ABA level of cv. Merlot buds.

Lots	Nombre de jours consécutifs à					DD50	cis-ABA en µg/100gMS
	2°C	20°C	2°C	20°C	2°C		
1	0					35,5	154
2	3					33,7	103
3	3	2				39,1	270
4	3	2	3			27,2	177
5	3	2	3	2		42,2	303
6	3	2	3	2	3	27,6	163
7	9					25,9	85

de la DD50, la température chaude provoquant au contraire une augmentation de l'ABA et de la DD50. Lorsque les boutures (lot 7) sont laissées pendant 9 jours consécutifs à 2 °C, la teneur en ABA baisse beaucoup et la DD50 atteint sa valeur la plus faible. Il faut donc un certain nombre de jours pour qu'une diminution suffisante de la teneur en ABA soit obtenue et la dormance levée. Toute interruption de la température basse pendant ce laps de temps empêche que se produise une diminution suffisante de la teneur en ABA. Ces résultats sont donc en accord avec ceux de BENNETT (1949) et de OVERCASH et CAMPBELL (1955) qui signalaient, sans en donner d'explication satisfaisante, qu'une alternance de froid et de chaleur annulait l'effet du froid. Ils sont parfaitement en accord aussi avec les travaux de POUGET (1963) déjà cités et suivant lesquels la levée de la dormance des bourgeons de Merlot nécessite une période froide continue d'au moins 7 jours pour atteindre le seuil d'irréversibilité. Dans nos conditions expérimentales, cette durée est de 9 jours consécutifs.

La phase de post-dormance semble se terminer le 15 janvier, c'est-à-dire quand les teneurs en ABA libre deviennent minimales. Elle correspond donc pratiquement à la phase II de l'évolution de l'ABA.

La phase de pré-débournement se superposerait à fois à la phase III de l'étape 3 et à l'étape 4 que nous avons décrites et qui, après une remontée de la teneur en cis-ABA, aboutissent à sa disparition quasi totale dans les bourgeons.

Le parallélisme remarquable que l'on observe sur la Fig. 2 entre les courbes qui traduisent la diminution des teneurs en cis-ABA et celles qui représentent la diminution de la DD50 montre, à l'évidence, qu'il existe une relation entre les teneurs en ABA et la durée de débourrement des bourgeons. La même figure montre également l'existence d'une relation entre les teneurs en ABA et le pourcentage de débourrement.

La corrélation entre les teneurs en cis-ABA et la DD50, hautement significative au seuil d'erreur de 0,1 %, laisse penser que le cis-ABA exerce un rôle important dans le contrôle de la dormance. Il semblerait donc que le débourrement des bourgeons soit d'autant plus inhibé que la teneur en cis-ABA est plus élevée. C'est aussi ce qui ressortait du graphique donné par DÜRING et BACHMANN (1975) concernant le Riesling mais portant sur une période beaucoup plus courte. Autrement dit, l'entrée en dormance débiterait avec l'augmentation de la teneur en ABA libre et la dormance la plus profonde coïnciderait avec la teneur maximale en ABA libre. La diminution progressive de cette teneur qui se produit ensuite s'accorde bien avec le fait que la DD50 diminue progressivement au cours de la phase de dormance, qu'elle passe de 200 jours à 40, ainsi que l'a montré POUGET (1963).

On peut penser que les faibles teneurs en cis-ABA présentes à la fin de la période de post-dormance pourraient permettre la reprise de l'activité mitotique dans les bourgeons latents et par suite le débourrement de ces organes. Mais les conditions extérieures favorables au débourrement, indispensables, ne sont pas réunies à cette époque et l'augmentation du cis-ABA par hydrolyse d'une partie du cis-ABA-GE empêchent certainement cette activité, qui n'est, effectivement, pas observée pendant cette période (CAROLUS 1970). Cette activité ne débiterait qu'après une diminution importante de la teneur en ABA total, due à une hydrolyse de cis-ABA-GE, accompagnée d'une activité métabolique orientée dans le sens de la dégradation du cis-ABA.

Références bibliographiques

- ALLEWELDT, G.; DÜRING, H.; 1972: Einfluß der Photoperiode auf Wachstum und Abscisinsäuregehalt der Reben. *Vitis* **11**, 280-288.
- BENNETT, J. P.; 1949: Temperature and bud-rest period. *Calif. Agricult.* **3**, 9-12.
- BROQUEDIS, M.; BOUARD, J.; 1993: Identification of the trans isomers of abscisic acid and of abscisyl- β -D-glucopyranoside in latent buds of grapevine and their evolution during the post-dormancy phase. *Vitis* **32**, 223-228.
- ; 1987 a: L'acide abscissique et l'abscisate de β -D-glucopyranose dans le développement des baies de raisin, la germination des pépins et la formation des racines sur les boutures de vigne. Thèse Univ. Bordeaux, France.
- ; 1987 b: Utilisation de la dialyse et de la chromatographie ultra-rapide pour le dosage de l'acide abscissique: Application à la vigne. *Vitis* **26**, 19-26.
- CAROLUS, M.; 1970: Recherches sur l'organogenèse et l'évolution morphologique du bourgeon latent de la vigne (*Vitis vinifera* L.). Thèse Univ. Bordeaux, France.
- DAVISON, R. M.; YOUNG, H.; 1974: Seasonal changes in the level of abscisic acid in xylem sap of peach. *Plant Sci. Lett.* **2**, 79-82.
- DUMBROFF, E. B.; COHEN, D. B.; WEBB, D. P.; 1979: Seasonal levels of abscisic acid in buds and stems of *Acer saccharum*. *Physiol. Plant.* **45**, 211-214.
- DÜRING, H.; ALLEWELDT, G.; 1974: Abscisinsäureuntersuchungen in Blättern, Sproßachsen und Beeren von Reben. *Wein-Wiss.* **29**, 315-322.
- ; BACHMANN, O.; 1975: Abscisic acid analysis in *Vitis vinifera* in the period of endogenous bud dormancy by high pressure liquid chromatography. *Physiol. Plant.* **34**, 201-203.
- ; KISMALI, I.; 1975: Die Rolle der Abscisinsäure bei der Knospenruhe di- und tetraploider Rebsorten. *Vitis* **14**, 89-96.
- EMMERSON, J. G.; POWELL, L. E.; 1978: Endogenous abscisic acid in relation to rest and bud burst in three *Vitis* species. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **103**, 677-680.
- KOUSSA, T.; 1992: Recherches sur l'acide abscissique et l'abscisate de β -D-glucopyranose des feuilles et des bourgeons de vigne. Thèse Univ. Bordeaux, France.
- MIELKE, E. A.; DENNIS, F. G. jr.; 1978: Hormonal control of flower bud dormancy in sour cherry (*Prunus cerasus* L.). III. Effects of leaves, defoliation and temperature on levels of abscisic acid in flower primordia. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **103**, 446-449.
- OVERCASH, J. P.; CAMPBELL, J. A.; 1955: The effects of intermittent warm and cold periods on breaking the rest period of peach buds. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* **66**, 87-92.
- PHILLIPS, I. D.; WAREING, P. F.; 1959: Studies in dormancy of Sycamore. II. The effect of daylength on the natural growth-inhibitor content of the shoot. *J. Exp. Bot.* **10**, 104-114.
- POUGET, R.; 1963: Recherches physiologiques sur le repos végétatif de la vigne (*Vitis vinifera* L.): la dormance des bourgeons et le mécanisme de sa disparition. Thèse Univ. Bordeaux, France.
- REUTHER, G.; CHENG, C. Y.; SCHNEIDER, F.; 1971: Beziehungen unterschiedlicher Lagerungsbedingungen von Schnittholz zur Physiologie der Winterruhe bei der Gattung *Vitis*. *Weinberg Keller* **18**, 173-191.
- SAUNDERS, P. F.; 1978: The identification and quantitative analysis of abscisic acid in plant extracts. In: HILLMAN, J. R. (Ed.): Isolation of Plant Growth Substances, 115-134. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- TINKLIN, I. G.; SCHWABE, W. W.; 1970: Lateral bud dormancy in the blackcurrant (*Ribes nigrum* L.). *Ann. Bot.* **34**, 691-706.
- WEILER, E. W.; 1980: Radioimmunoassay for the differential and direct analysis of free and conjugated abscisic acid in plant extracts. *Planta* **148**, 262-272.
- WRIGHT, S. T. C.; 1975: Seasonal changes in the levels of free and bound abscisic acid in blackcurrant (*Ribes nigrum*) buds and beech (*Fagus sylvaticus*) buds. *J. Exp. Bot.* **26**, 161-174.

Reçu le 22 Septembre 1993