

TECHNIQUES RÉCENTES POUR AMÉLIORER LA MAÎTRISE DE LA MATURATION

(Pour plus de détails, veuillez vous référer aux documents PDF de chaque intervenant)

1 – Approches modernes de la physiologie de la Maturation

Facteurs physiologiques déclenchant la maturation

***JP Gaudillere
UMR Oenologie Ampélogie
INRA/Université Bordeaux2
BP 81 33883 Villenave d'Ornon***

gaudillere@bordeaux.inra.fr

Introduction

La véraison est une étape du développement des raisins qui initie les processus de maturation transformant les raisins verts, acides et astringents en fruit mûr, sucré, coloré attractif pour les animaux qui en les consommant assurent la dispersion des graines. Du point de vue technologique, à la véraison certaines caractéristiques de la vendange sont bien établies comme le nombre et la taille potentielle des baies. A cette date des interventions qualitatives importantes peuvent être décidées comme l'élimination d'une partie des fruits, l'effeuillage, l'élimination des rameaux secondaires...

Au moment de la véraison, le vigneron recherche l'arrêt de la croissance végétative des rameaux. Ces objectifs sont poursuivis en sélectionnant le type et le mode d'entretien du sol, l'architecture du vignoble, éventuellement par l'irrigation pour créer une contrainte hydrique raisonnée. Du point de vue de la vigne, la véraison correspond à une modification profonde de la physiologie du fruit face à des ressources importées de la vigne qui varient peu qualitativement et quantitativement.

Les événements associés à la véraison des raisins

La véraison est le point de départ du processus de maturation des raisins. Elle se manifeste par de multiples changements physiologiques dans les fruits. Par contre elle n'affecte pas la physiologie de la vigne dont les principales fonctions de capture des ressources (énergie, eau et éléments minéraux) ne sont pas modifiées par les phases de développement des raisins.

Après un arrêt temporaire de la croissance des baies vertes on observe,

(1) Ramollissement des parois,

Le ramollissement des parois est la manifestation la plus précoce de la véraison. Elle correspond à une modification des pectines des parois. Les variations d'activité de la polygalacturonase n'est pas en cause (l'inhibition de son expression chez la tomate ne modifie pas le ramollissement des parois, Huber, 1984; (Smith et al., 1989a Smith et al., 1989b). La pectine méthylesterase (Barnavon et al., 2001), xyloglucan endo-transglycosidase (Ishimatu and Kobayashi, 2002) and pectate lyase (Celia-Marin-Rodriguez et al., 2002) seraient impliquées dans ces étapes précoces du ramollissement.

(2) Synthèse des flavonoïdes,

La synthèse des anthocyanes est une des premières manifestations suivant le déclenchement de la véraison. Le contrôle de la voie de biosynthèse s'effectue à la dernière étape de la voie, la glycosylation des anthocyanidines par l'UGFT (Boss and Davies, 2001).

Les proanthocyanidines qui participent à la saveur et la conservation des vins

sont accumulées avant la véraison. Leur accumulation ne se poursuit que 1 à 2 semaines après la véraison (Downey et al., 2003).

(3) Les sucres changent de destination: au stade vert ils sont métabolisés et assurent la croissance des baies et des graines. A partir de la véraison plus de 50% du saccharose importé par les baies sont accumulés dans les vacuoles de la pulpe. Le métabolisme primaire des baies est fortement modifié. La chlorophylle est dégradée avec le métabolisme photosynthétique. L'expression, la quantité et l'activité et d'enzymes du métabolisme des sucres sont modifiés à la véraison. L'expression de gènes codant pour des transporteurs d'hexoses est activée au moment de la véraison. Cependant de nombreuses régulation post traductionnelles interviennent.

Des acides aminés sont accumulés principalement proline et arginine (Rodriguez-Lovelle and Gaudillère, 2002). Le rôle de la proline peut être lié à l'augmentation de la pression osmotique au sein de la baie à partir de la véraison. Cependant le mécanisme de régulation de sa synthèse semble différent de celui induit par un stress osmotique externe (sécheresse ou salinité, Stines et al., 2000).

L'accumulation massive de la proline est observée en fin de maturation.

L'accumulation d'arginine dès la véraison permet un stockage efficace de l'azote en excès dans la baie de raisin.

(4) Le métabolisme des acides organiques est altéré (répression de l'activité de la PEP carboxylase), arrêt de l'accumulation d'acides tartrique et malique. L'acidification de fruits semble être génétiquement programmée pour maintenir les fruits inapétants pendant la maturation des graines. C'est probablement leur fonction principale. A la véraison la compartimentation vacuolaire est moins efficace (Terrier et al., 2001) et l'acide malique relargué dans le cytosol peut être métabolisé par la respiration (Ruffner et al., 1984). On observe une corrélation entre les teneurs en acide maliques et tartriques qui peut indiquer une fonction commune (Diakou et al., 1997). Cependant leur origine biosynthétique est très différente. Les acides tartrique et oxalique sont issus du catabolisme de l'acide ascorbique (Debolt et al., 2004). Ce métabolisme peut être associées au métabolisme des parois ou intra vacuolaire (Green and Fry, 2005). Le contrôle de la synthèse de l'acide ascorbique est inconnu malgré son importance sur la qualité alimentaire des fruits.

(5) Arrêt de fonctionnement du xylème: une abscission partielle des vaisseaux du xylème romps les communications hydrauliques entre les baies et la vigne. La baie n'est plus alimentée que par le transport phloémien qui doit assurer l'intégralité des besoins trophiques des raisins: eau et sucres pour permettre le processus de maturation. La baie est un "cul de sac" qui métabolise ou stocke ce qu'elle importe. Il n'y a pas de moyens de communication de la baie vers la plante.

Le raisin est isolé hydrauliquement de la plante. Il peut maintenir son statut hydrique en accumulant des solutés, en baissant la pression de turgescence et en baissant le potentiel osmotique. Cet isolement permet au raisin de maintenir un statut hydrique favorable même lorsque la vigne est soumise à un stress hydrique en maintenant un flux hydrique phloémien prioritaire vers les fruits.

(6) Induction de synthèses de protéines. Les GRIP sont principalement des chitinases, des protéines de transfert de lipides et des thaumatines (Davies and Robinson, 2000). Certaines induisent une résistance aux pathogènes (chitinases), aux stress abiotiques (osmotine, protéines de heat choc). L'accumulation des PR protéines commence à la véraison et se poursuit pendant toute la phase de maturation. Des protéines extracellulaires riches en proline sont impliquées dans la structure des parois (Burger et al., 2004). L'accumulation de ces protéines est partiellement induite par des facteurs de stress, (pathogènes, facteurs abiotique) et par la transformation du métabolisme cellulaire pendant la maturation (pression osmotique...). Ces protéines sont retrouvées dans le vin et participent à son instabilité (trouble).

(6) Modification des mécanismes de défense de la baie

Les raisins immatures sont résistants à *Botrytis cinerea*. Plusieurs fongitoxiques ont été identifiés dont les stilbènes (resveratrol, piceïdes). La capacité de synthèse diminue fortement après la véraison (Bais et al., 2000). Par contre la résistance aux champignons (et aux UV) peut être augmentée par l'accumulation de cires épicuticulaires à la surface des baies après la véraison (Rogiers et al., 2004)

Les facteurs et signaux

La nature des signaux qui déclenchent la véraison sont encore inconnus. La notation des dates de véraison dans des conditions variées montrent que ce phénomène de développement est programmé globalement selon une échelle de temps thermique qui démarre à l'anthèse. Il ne dépend pas d'un signal environnemental photopériode, signal thermique ou hydrique. Au niveau de la plante on peut distinguer les facteurs issus de la vigne et endogènes aux raisins. Le développement des raisins est déterminé par les importations trophiques (sucre et acides aminés) et les signaux chargés par le phloème dans les feuilles photosynthétiquement actives ou transportés par le flux transpiratoire (acides aminés, ABA, minéraux...). L'alimentation en sucre des baies au stade vert agit sur la réalisation du développement potentiel des baies (Ollat and Gaudillère, 1998). Les baies carencées en sucre ont une véraison retardée ou bloquée. La nutrition azotée et l'alimentation hydrique non limitante de la vigne prolonge l'activité végétative de la vigne et retarde l'expression de la véraison. Cet effet est dû à un effet de compétition pour les sucres entre la croissance végétative et les raisins, défavorable aux raisins, bien que la photosynthèse de ces vignes soit plus importante.

Au niveau du raisin les signaux endogènes identifiés sont de nature trophique ou hormonaux. Coombe et al 1973 montrent l'effet inducteur du saccharose sur la synthèse d'anthocyanes et de composés phénoliques. Les sucres agissent sur la régulation de la transcription de nombreux gènes ce qui explique l'induction de nouvelles voies métaboliques (Gollop et al., 2002).

Coombe et al 1973 montrent une corrélation entre la teneur en ABA et la synthèse des flavonoïdes. Les gibbérellines et l'auxine agissent aux phases précoces de développement du fruit. Ces hormones ne semblent pas impliquées dans le déclenchement de la maturation (Coombe and Hale, 1973). Des travaux récents montrent que l'éthylène est impliquée (Chervin et al., 2004, Tesnière et al., 2004). L'alcool déshydrogénase induite à la véraison génère de l'alcool qui participe à la régulation de la synthèse des flavonoïdes en interaction avec l'éthylène (El-Kereamy et al., 2002).

Le jasmonate qui participe à la signalétique hormonale n'est pas corrélé avec la véraison (Kondo and Fukuda, 2001).

Les polyamines sont abondantes au stade floraison elles décroissent tout au long des phases de développement des raisins (Aziz, 2003, Geny 1997). Sur ces bases expérimentales, on ne peut donc pas leur attribuer un rôle direct dans la réalisation de la véraison.

A partir des études des profils d'expression des gènes régulés par les hormones Terrier et al (2005) montrent que sur 37 isogènes candidats, sélectionnés, l'expression de la grande majorité (33) n'est pas modifiée à la véraison. Le rôle éventuel des hormones est donc ciblé sur des gènes à découvrir. Les modifications de l'expression des gènes codant pour des facteurs de transcription participent aux changements d'orientation métabolique à la véraison (Deluc et al., 2006, Cakir et al., 2003). Des protéines kinases semblent intervenir spécifiquement à la véraison (Shen et al., 2004).

Des signaux ou des régulateurs sont encore à découvrir. Récemment (Symons et al., 2006) ont montré que les brassinostéroïdes sont capables de déclencher la véraison et des gènes codant pour la biosynthèse de ces substances ont été détectés dans la baie de raisin.

Conclusions:

La véraison sépare 2 statuts métaboliques extrêmement différents. Au stade vert les baies ont un métabolisme végétatif. Après la véraison la baie devient un organe de stockage sénescant. Il y a donc de profondes modifications métaboliques à tous les niveaux (expression des gènes, protéines, métabolites, propriétés physico-chimiques). Les outils de la génomique révèlent une partie de cette complexité (GoesdaSilva et al., 2005, Terrier et al., 2005) et probablement donneront des moyens pour identifier la combinaison de signaux qui déclenchent cette transformation et expliquer les mécanismes de réorientation des sucres vers le stockage et la diversification du métabolisme secondaire vers les mécanismes de défense et les qualités organoleptiques des raisins.