

COMPOSITION ET TENEUR EN ACIDES GRAS DES FEUILLES DE *VITIS VINIFERA* L. var. CABERNET SAUVIGNON ATTEINTES D'EUTYPIOSE

COMPOSITION AND CONTENT OF FATTY ACIDS IN *VITIS VINIFERA* L. var. CABERNET SAUVIGNON LEAVES INFECTED WITH THE EUTYPIOSIS FUNGUS, *EUTYPYA LATA*

T. KOUSSA*¹, Monique CHERRAD**, D. ZAOUI*** et M. BROQUEDIS**

*Laboratoire de Physiologie et Pathologie Végétales ; *** Laboratoire de Biochimie Métabolique. Département de Biologie, Université Chouaib Doukkali, Faculté des Sciences, 24000 El Jadida (Maroc).

**Institut de la Vigne de Bordeaux, Laboratoire des Sciences de la Vigne, Université Bordeaux I, Avenue des Facultés, 33405 Talence cedex (France).

Résumé : Globalement, l'eutypiose ne modifie ni le classement ni l'évolution des teneurs et des proportions des acides gras des feuilles de Vigne du stade boutons floraux séparés au stade fermeture de la grappe. En revanche, l'eutypiose paraît provoquer une inhibition de la synthèse de l'acide linoléique au profit de l'acide linoléique (C18:2) dans les feuilles portées par les pieds malades, présentant ou non des symptômes. L'eutypiose semble finalement induire une réduction de la désaturation du C18:2 mais aussi de celle de l'acide stéarique. Elle semble aussi provoquer la diminution de l'allongement de la chaîne aliphatique au niveau de l'acide palmitique.

Abstract : On Cabernet sauvignon, eutypiosis sensible variety, we have compared fatty acids content in healthy leaves (S: leaves beared by healthy vine stock), in leaves seeming healthy (Ap.S: leaves beared by arm without symptoms, the other arm is diseased) and in diseased leaves (M: leaves beared by diseased arm). The results show that disease does not alter the fatty acids order. Linolenic acid (C18:3) content is always the most important, followed by palmitic (C16:0) and linoleic acids, then by stearic (C18:0) and oleic acids and at last by arachidic acid (C20:0). During the three stages studied (flowers buds: H, flowering: I and closed cluster: L), only the development of C18:3 content was modified by disease. It increases in healthy leaves at stage I, while in Ap.S and M leaves there is a decrease from H to L stages. Otherwise, development of fatty acids proportions does not seem to be changed by eutypiosis.

Proportions and content comparison in S, Ap.S and M leaves show a decrease of C18:3 synthesis benefit of C18:2. This increase is important as well as the symptoms are evident. These results seem to be in relationship with decrease of leaves size caused by eutypiosis. At the end, the disease induces a desaturation decrease of C18:0 and C18:2 as well as an aliphatic chain lengthening of C16:0. These inhibitions are showed by more increase of C16:0 and C18:2 in diseased leaves than in healthy leaves. No action is observed in C18:1 desaturation.

Mots clés : Eutypiose, *Vitis vinifera* L., acides gras, limbes

Key words : Eutypiosis (Dying arm disease), *Vitis vinifera* L., fatty acids, leaves

INTRODUCTION

Il est actuellement bien connu que la composition en acides gras des feuilles varie en fonction de leur développement (EBERHARDT et KATES, 1957 ; NEWMAN, 1966 ; MADERO-TAMARGO, 1979) de l'intensité de l'éclaircissement (NICHOLS *et al.*, 1967), de l'alimentation minérale ou azotée (NEWMAN, 1966) et des pratiques culturales (MADERO-TAMARGO, 1979 ; MIELE, 1986). En revanche, peu

de travaux ont été effectués quant aux variations des teneurs en acides gras des feuilles lors d'attaques fongiques (PANAGOPOULOS *et al.*, 1992 ; GERNNS et ALTEN, 1996) et aucun dans le cas de l'eutypiose de la Vigne. Cette maladie de dépérissement causée par *Eutypya lata* (Pers: Fr.) se traduit notamment par une réduction de la croissance des feuilles qui prennent un aspect plus ou moins chlorotique et cela suggère que le métabolisme des acides gras a été perturbé. Il était donc intéressant d'étudier les teneurs et les pro-

portions des différents acides gras de ces feuilles et ce sont les résultats obtenus qui font l'objet de ce travail.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude a porté sur les limbes des feuilles d'un cépage sensible à l'eutypiose : le Cabernet sauvignon. Les feuilles situées en face des grappes ont été prélevées dans la région de Bordeaux au château Léoville Las Case, à 10 h du matin, dans des vignes âgées d'une cinquantaine d'années, puis fixées à l'azote liquide et lyophilisées. Les prélèvements ont été effectués en 1993 et 1994 aux stades boutons floraux séparés, floraison et fermeture de la grappe correspondant respectivement aux stades H, I et L de BAGGIOLINI (1952). À chaque prélèvement, nous avons récolté des feuilles malades (M) portées par un bras malade, des feuilles saines (S) portées par un pied ne présentant pas de symptômes et des feuilles dites "apparemment saines" (Ap.S) portées par un bras ne présentant pas de symptômes alors que le second bras était malade.

L'extraction des acides gras a été réalisée selon la méthode de BLIGH et DYER (1959) adaptée aux organes de la Vigne par DARNÉ et MADERO (1979). Leur dosage, après saponification et méthylation, a été effectué par chromatographie en phase gazeuse suivant la technique décrite par METCALFE *et al.* (1966), modifiée par ATALAY (1975). Les conditions chromatographiques utilisées nous ont permis d'analyser non seulement les cinq acides gras dont la présence est constante dans les feuilles, les acides palmitique (C16:0), stéarique (C18:0), oléique (C18:1), linoléique (C18:2), linoléinique (C18:3), mais aussi l'acide arachidique (C20:0) mis en évidence dans les organes de Vigne par LAVAUD (1982).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les résultats obtenus pour les deux années étudiées n'étant pas significativement différents, nous ne présenterons que les résultats relatifs à l'année 1993.

I - EUTYPIOSE ET ACIDES GRAS TOTAUX DES FEUILLES

La figure 1a montre clairement qu'il existe une relation entre l'évolution des teneurs en acides gras totaux (AGT) des feuilles au cours de leur développement et l'état pathologique de la plante. Au stade H, des feuilles S contiennent moins d'AGT que les feuilles M, alors qu'au stade L c'est l'inverse qui se produit. Les

teneurs en AGT des feuilles Ap. S sont toujours intermédiaires.

Par ailleurs, alors que dans les feuilles saines, les teneurs en AGT augmentent du stade H au stade I puis diminuent du stade I jusqu'au stade L - ce qui confirme les résultats obtenus par MADERO-TAMARGO (1979) sur le même cépage - dans les feuilles Ap. S et M, au contraire, c'est une diminution des teneurs qui se produit du stade H au stade L.

Dans les 3 catégories de feuilles étudiées, les acides gras insaturés (AGI) représentent 70 p. cent à 80 p. cent des AGT. Les variations du rapport AGS/AGI (AGS = acides gras saturés) montrent que les proportions de ces AGI dépendent non seulement du stade du développement des feuilles mais aussi de leur état pathologique (figure 1b).

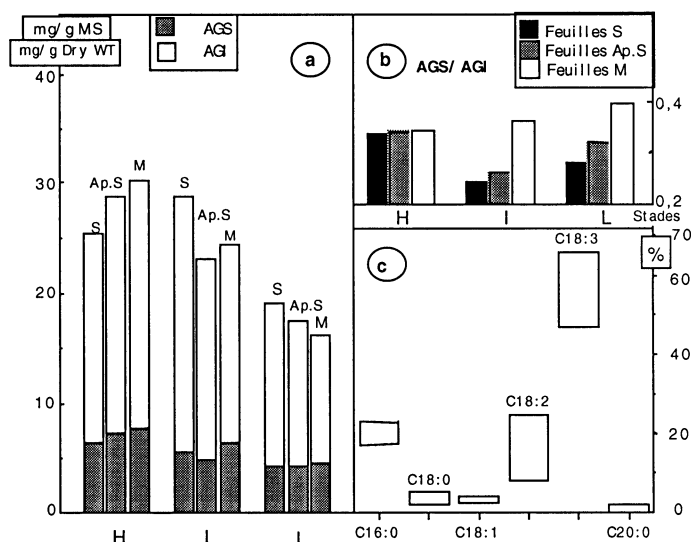


Fig. 1a - Comparaison des teneurs en AGS, en AGI et en AGT des feuilles S, Ap.S et M au cours de leur développement

Fig. 1b - Comparaison des variations du rapport AGS/AGI au cours du développement des feuilles S, Ap.S et M

Fig. 1c - Intervalles de fluctuations des proportions des différents acides gras dans les feuilles au cours de leur développement et selon leur état pathologique.

(AGI : acides gras insaturés ; AGS : acides gras saturés ; AGT : acides gras totaux (AGI+AGS) ; S : saines ; Ap.S : apparemment saines ; M : malades.)

Fig. 1a - Comparison of the content of AGS, AGI and AGT during growth of S, Ap.S and M leaves.

Fig. 1b - Comparison of AGS/AGI ratio variations during growth of S, Ap.S and M leaves.

Fig. 1c - development space of fatty acids proportions in leaves during growth and with their pathological health.

(AGI : insaturated fatty acids ; AGS : saturated fatty acids ; AGT : total fatty acids (AGI+AGS) ; S : healthy ; Ap.S : seeming healthy ; M : diseased)

En outre, quels que soient le stade de développement et l'état pathologique des feuilles, c'est le C18:3 qui est majoritaire, puisqu'il constitue 47 p. cent à 66 p. cent de la totalité des AGT (figure 1c). Le C16:0 (8 p. cent) et le C18:2 (25 p. cent) viennent ensuite. L'importance du C18:1 et du C18:0 est beaucoup plus faible, leurs proportions relatives étant comprises entre 2 p. cent et 5,5 p. cent. Enfin le C20:0, l'acide gras le moins abondant, représente ici toujours moins de 2 p. cent des teneurs en AGT, quels que soient le stade et l'état pathologique considérés. Ce classement, déjà signalé pour d'autres cépages (CHERRAD *et al.*, 1974 ; CHERRAD et BOUARD, 1974 ; MADEROTAMARGO, 1979 ; MIELE, 1986 ; BENTCHIKOU, 1990), n'est donc pas perturbé ici par la maladie.

II - EUTYPIOSE ET ACIDES GRAS INSATURÉS DES FEUILLES

1) Acide linoléique

La figure 2a montre qu'il existe des différences de teneurs entre les 3 sortes de feuilles et que celles de type Ap.S ont toujours une teneur intermédiaire: au stade H les teneurs en C18:3 des feuilles portées par les pieds malades sont plus élevées que celles des feuilles saines et c'est l'inverse aux stades I et L. Cette différence est peut-être en relation avec l'activité photosynthétique. On sait, en effet, que le C18:3 entre dans la composition des chloroplastes (MAZLIAK, 1968). L'accumulation de cet acide gras polyinsaturé dans les feuilles saines, encore en croissance, du stade H au stade I serait en rapport avec l'augmentation de l'activité photosynthétique. Lorsque les feuilles ont atteint leur taille finale, ce qui est le cas au stade L, les teneurs en C18:3 deviennent plus faibles, certainement par dégradation car leur activité photosynthétique commence à diminuer. Une telle réduction de cette activité a, en effet, été signalée au cours du vieillissement des feuilles de Vigne (SCHOLEFIELD *et al.*, 1978 ; BERNARD, 1980). Il semble donc y avoir ici une relation entre la réduction de l'activité photosynthétique des feuilles et la diminution de leur teneurs en C18:3. Par conséquent, dans les feuilles Ap.S et M, il se produit donc un dérèglement du métabolisme des acides gras qui va induire, après le stade H, une diminution des teneurs en C18:3 et par suite de celles des AGI. Cette diminution qui serait la conséquence d'une dégradation précoce du C18:3, constituant les chloroplastes, se ferait selon NEWMAN (1966) et HOLDEN (1970) par activation des lipoxygénases.

Les proportions de C18:3 dans les feuilles, quel que soit leur état pathologique, augmentent au cours du développement (figure 2b). Elles sont toujours plus fortes dans les feuilles S, même au stade H où les teneurs en C18:3 étaient les plus faibles. Cette aug-

mentation des proportions de C18:3 montre que sa synthèse se fait au détriment des autres acides gras. On remarque en outre que cette synthèse semble se faire de façon proportionnelle à la taille des feuilles qui augmente du stade H au stade L, ce qui laisse penser qu'elle doit être en relation avec leur croissance. Les feuilles S dont la taille est la plus grande ont donc les proportions de C18:3 les plus élevées alors que les feuilles M qui ont la taille la plus petite présentent les proportions les plus basses.

Finalement, aux 3 stades étudiés, on assiste à une réduction des proportions de C18:3 d'autant plus importante que les feuilles sont plus atteintes par la maladie. L'eutypiose pourrait donc avoir une action inhibitrice sur la synthèse de cet acide gras.

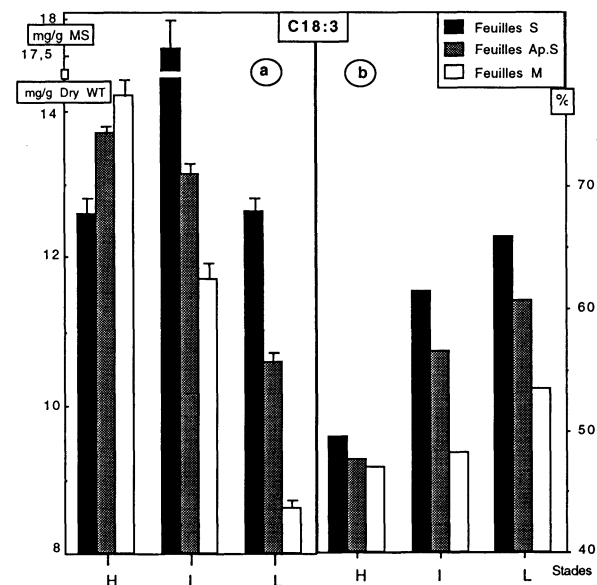


Fig. 2a, b - Comparaison des teneurs (a) en acide linoléique (C18:3) et des proportions de cet acide (b) dans les feuilles S, Ap.S et M au cours de leur développement.

(S : saines. Ap.S : apparemment saines. M : malades.)

Fig. 2a, b - Comparison of linolenic acid (C18:3) content and proportions during growth of S, Ap.S and M leaves.

(S : healthy. Ap.S : seeming healthy. M : diseased)

2) Acides linoléique et oléique

La figure 3a montre que les teneurs en C18:2 des différents types de feuilles diminuent fortement au cours de leur développement mais elles sont toujours plus importantes dans les feuilles malades. Il en est de même pour les proportions (figure 3b). Cela s'explique par l'augmentation des proportions relatives de C18:3 dont la synthèse s'effectue au dépens du C18:2.

La comparaison des teneurs en C18:2 des feuilles selon leur état pathologique montre que ces teneurs

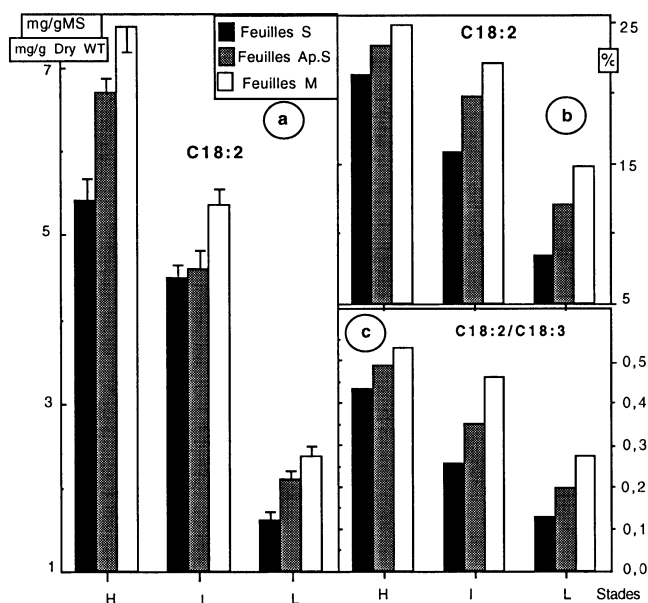


Fig. 3a, b - Comparaison des teneurs (a) en acide linoléique (C18:2) et des proportions de cet acide (b) dans les feuilles S, Ap.S et M au cours de leur développement.

Fig. 3 c - Comparaison des variations du rapport C18:2/C18:3 au cours du développement des feuilles S, Ap.S et M

(C18:3 : acide linoléique. S : saines. Ap.S : apparemment saines. M : malades.)

Fig. 3 a, b - Comparison of the linoleic acid (C18:2) content (a) and proportion (b) of S, Ap.S and M leaves during growth.

Fig. 3 c - Comparison of C18:2/C18:3 ratio variations during growth of S, Ap.S and M leaves.

(C18:3 : linolenic acid ; S : healthy ; Ap.S : seeming healthy ; M : diseased)

sont plus fortes, à tous les stades étudiés, dans les feuilles M que dans les feuilles S et que les feuilles Ap.S ont toujours une teneur intermédiaire. Les rapports C18:2/C18:3, d'autant plus élevés que les feuilles sont plus atteintes (figure 3c), laissent penser que le processus de désaturation de C18:2 en C18:3 est ralenti par la présence du champignon dans les pieds de Vigne.

Les teneurs en C18:1, toujours légèrement plus fortes dans les feuilles S que dans les feuilles Ap.S et M, ont tendance à diminuer au cours de leur développement (figure 4a). Au stades I et L, elles ont tendance à être plus fortes dans les feuilles M que dans les feuilles Ap.S et il en est de même pour les proportions (figure 4b). L'eutypiose ne semble donc guère avoir d'action sur la désaturation du C18:1 dans les feuilles.

III - EUTYPIOSE ET ACIDES GRAS SATURÉS DES FEUILLES

Les teneurs en AGS diminuent faiblement au cours du développement des feuilles quel que soit leur état

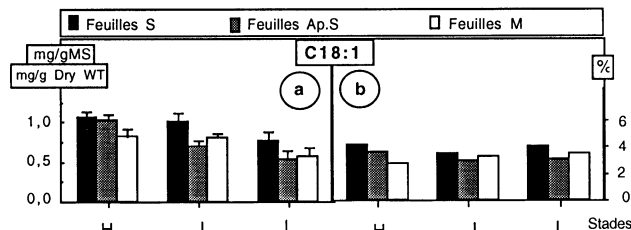


Fig. 4a, b - Comparaison des teneurs (a) en acide oléique (C18:1) et des proportions de cet acide (b) dans les feuilles S, Ap.S et M au cours de leur développement.

(S : saines ; Ap.S : apparemment saines ; M : malades.)

Fig. 4a, b - Comparison of the oleic acid (C18:1) content (a) and proportions (b) during growth of S, Ap.S and M leaves.
(S : healthy ; Ap.S : seeming healthy ; M : diseased)

pathologique (figure 1a). Au stade H, les rapports AGS/AGI des feuilles S, Ap.S et M sont pratiquement identiques (figure 1c). Par contre, aux autres stades, ce rapport augmente avec la maladie. Celle-ci semble donc diminuer le degré d'insaturation des acides gras.

1) Acide palmitique

Nous avons vu que l'augmentation des proportions des C18:3 au cours du développement des feuilles doit se faire aux dépens de celles du C18:2. La diminution des teneurs en C16:0 des 3 types de feuilles au cours de leur développement semble montrer que cet acide gras doit participer aussi à l'augmentation des proportions du C18:3 (figure 5a). La comparaison des proportions de C16:0 dans les 3 sortes de feuilles montre que les feuilles malades sont plus riches en cet acide (figure 5c). Un résultat similaire est observé en ce qui concerne les teneurs mais uniquement aux stades H et I. Au stade L, ces teneurs sont pratiquement égales dans les différents types de feuilles. L'augmentation, avec la gravité de la maladie, du rapport C16:0/C18 (C18 correspondant à la totalité des acides gras à 18 carbones) montre que la maladie entraîne une inhibition de l'allongement de la chaîne aliphatique, ce qui explique la très faible diminution des proportions en C16:0 dans les feuilles M (figure 5d).

Il est intéressant de remarquer que les teneurs en C16:0 et en C18:2 sont pratiquement équivalentes aux stades H et I dans les différents types de feuilles, alors qu'au stade L ce sont les teneurs en C16:0 qui deviennent les plus élevées. Il en résulte que le rapport C16:0/C18:2, proche de 1 aux stades H et I (figure 5d) devient largement supérieur à 1 au stade L. L'augmentation de ce rapport est d'autant plus forte que les feuilles sont saines et cela est dû à des teneurs en C18:2 plus fortes dans les feuilles M que dans les feuilles S. Ce fait, confirme donc l'hypothèse d'une inhibition de la désaturation du C18:2 en C18:3 dans les feuilles malades.

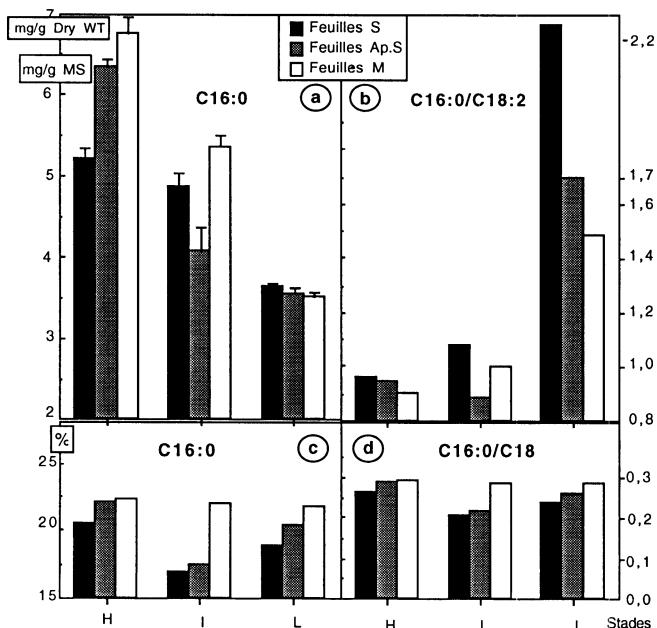


Fig. 5a, b - Comparaison des teneurs (a) en acide palmitique (C16:0) et des proportions de cet acide (b) dans les feuilles S, Ap.S et M au cours de leur développement.

Fig. 5c, d - Comparaison des variations des rapports C16:0/C18:2 (c) et C16:0/C18 (d) au cours du développement des feuilles S, Ap.S et M (C18:2 : acide linoléique. C18 : totalité des acides gras à 18 carbones. S : saines. Ap.S : apparemment saines. M : malades.)

Fig. 5a, b- Comparison of the palmitic acid (C16:0) content (a) and proportion (b) during growth of S, Ap.S and M leaves.

Fig. 5c, d - Comparison of C16:0/C18:2 ratio (c) and C16:0/C18 ratio (d) variations during growth of S, Ap.S and M leaves. (C18:2 : linoleic acid ; C18 : total fatty acids with 18 carbons ; S : healthy ; Ap.S : seeming healthy ; M : diseased)

2) Acides stéarique et arachidique

Les teneurs en C18:0, sont voisines de 0,5 mg/g MS et semblent varier dans le sens S < Ap.S < M. Aux stades I et L les feuilles M sont cependant plus riches en C18:0 que les deux autres catégories de feuilles (figure 6a). En outre, les proportions de cet acide gras semblent augmenter dans le cas des feuilles Ap.S et M au cours de leur développement (figure 6b). Ces résultats suggèrent que l'eutypiose inhibe la désaturation du C18:0 en C18:1. La forte augmentation du rapport C18:0/C18:1 des feuilles M et, dans une moindre mesure, des feuilles Ap.S s'accorde avec cette hypothèse (figure 6c). L'écart entre les valeurs de ce rapport des feuilles S et M s'intensifie avec le développement des feuilles puisqu'il passe de 0,18 au stade H à 0,95 au stade L. Les feuilles Ap.S se comportent de façon intermédiaire.

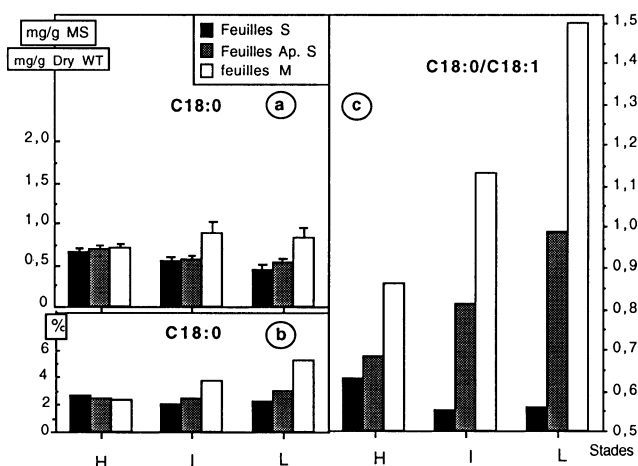


Fig. 6a, b - Comparaison des teneurs (a) en acide stéarique (C18:0) et des proportions de cet acide (b) dans les feuilles S, Ap.S et M au cours de leur développement.

Fig. 6c - Comparaison des variations du rapport C18:0/C18:1

au cours du développement des feuilles S, Ap.S et M (C18:1 : acide oléique. S : saines. Ap.S : apparemment saines. M : malades)

Fig. 6a, b- Comparison of the stearic acid (C18:0) content (a) and proportions (b) of S, Ap.S and M leaves during growth.

Fig. 6c- Comparison of C18:0/C18:1 ratio variations of S, Ap.S and M leaves during growth. (C18:1 : oleic acid ; S : healthy ; Ap.S : seeming healthy ; M : diseased)

Les teneurs en C20:0 sont très faibles, de l'ordre de 0,25 mg/g MS, aussi bien dans les feuilles S que dans les feuilles portées par des pieds malades. Il semble qu'elles diminuent légèrement dans les feuilles S au cours de leur développement alors qu'elles auraient tendance à augmenter dans les feuilles Ap.S et M.

CONCLUSION

Ces résultats obtenus montrent que l'Eutypiose induit un dérèglement du métabolisme des acides gras dans les feuilles du Cabernet sauvignon. Ce dérèglement concerne à la fois les feuilles présentant des symptômes et celles qui n'en présentent pas mais sont portées par des pieds malades. Ce phénomène est différent de celui observé dans le cas du dessèchement de la rafle (URETA, 1980), maladie physiologique qui provoque un dérèglement du métabolisme des acides gras uniquement dans les organes présentant des symptômes. Une action inhibitrice semble s'exercer sur la désaturation ou sur l'allongement de la chaîne aliphatique de certains acides gras, action plus intense dans les feuilles malades que dans les feuilles apparemment saines. L'origine de cette inhibition pourrait être en relation avec la synthèse accrue d'acide abscissique observée

dans les feuilles de Vigne en réponse à l'infection par *E. lata* (BROQUEDIS *et al.*, 1993). L'action inhibitrice de l'eutypine, toxine synthétisée par *E. lata* et présente dans tous les organes de la Vigne (TABACCHI, 1989), n'est pas à exclure.

L'étude que nous avons faite mériterait d'être poursuivie sur d'autres cépages en fonction de leur résistance à l'*Eutypa lata* et d'être complétées par l'analyse des différentes catégories lipidiques, ce qui pourrait apporter des éléments d'interprétation supplémentaires pour la compréhension du mode d'action de l'agent pathogène.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ATALAY D., 1975. Recherches sur l'évolution des principaux acides gras des sarments de Vigne au cours du cycle végétatif et des boutures au cours de la rhizogénèse. *Thèse Docteur-Ingénieur*, Bordeaux. 182 p.
- BAGGIOLINI M., 1952. Les stades repères dans le développement annuel de la Vigne et leur utilisation pratique. *Rev. Rom. Agric. Vitic.*, **8**, 4-6.
- BENTCHIKOU M.E.M., 1990. Influence sur quelques aspects de la physiologie de la vigne d'un apport par voie foliaire de substances minérales et organiques. *Thèse d'Université*, Bordeaux II. 152 p.
- BERNARD A.C., 1980. Contribution à l'étude de la biologie et des méristèmes des Vitacées. *Thèse d'État*, Montpellier. 215 p.
- BLIGH E. et DYER W.S., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biophys.*, **37**, 911-917.
- BROQUEDIS M., CAUCHOIS A., DUBOS B. et BOUARD J., 1993. L'acide abscissique et les polyamines dans les mycéliums d'*Eutypa lata* et dans les feuilles et les grappes de Vigne atteintes d'Eutypiose. Colloque de l'Organisation Internationale de Lutte Biologique (OILB), Bordeaux, 2-5 mars 1993.
- CHERRAD M. et BOUARD J., 1974. Les acides gras des feuilles adultes de *Vitis vinifera* L. var. Ugni blanc. *Connaissance Vigne Vin*, n°3, 233-237.
- CHERRAD M., ATALAY D. ALSAIDI I. et BOUARD J., 1974. Sur la composition et la teneur en acides gras des racines et des divers constituants des rameaux de *Vitis vinifera* L. var. Ugni blanc avant le début de l'aouêtement. *C.R. Acad. Sc., série D*, **279**, 987-990.
- DARNÉ G. et MADERO J., 1979. Mise au point d'une méthode d'extraction des lipides solubles totaux, des glucides solubles totaux et des composés phénoliques solubles totaux des organes de la Vigne. *Vitis*, **18**, 221-228.
- EBERHARDT F.M. et KATES M., 1957. Incorporation of ¹⁴C or ³²P into the phosphatides of runner bean leaves. *Can. J. Bot.*, **35**, 907-915.
- GERNNS H. et ALTEN HV., 1996. Modification of plasma membrane of barley leaves by resistance induction : I. Fatty acid patterns. *Z. Pflanzenkran. Pflanzenschutz*, **103**, n°6, 590-595.
- HOLDEN M., 1970. Lipoxidase activity of leaves. *Phytochem.*, **9**, 507-512.
- LAVAUD J.J., 1982. Mise en évidence de l'acide arachidique dans les sarments et les boutures d'Ugni blanc. *Connaissance Vigne Vin*, **16**, n° 3, 165-169.
- MADERO TAMARGO J., 1979. Recherches sur l'influence de l'irrigation sur la composition en glucides solubles, en composés phénoliques et en acides gras des organes de la Vigne. *Thèse 3^e cycle*, Bordeaux. 250 p.
- MAZLIAK P., 1968. *Le métabolisme des lipides dans les plantes supérieures*. Masson et Cie, Paris. 219 p.
- METCALFE L.P., SCHMIDT A.A. et PELKA J.P., 1966. Rapid preparation of fatty acid esters from lipids for gas chromatographic analysis. *Ann. Chem.*, **38**, 514-515.
- MIELE A., 1986. Recherches sur la composition en acides aminés et en acides gras des feuilles et des raisins de *Vitis vinifera* L. CV. Cabernet sauvignon pendant la période de maturation et en fonction du système de conduite. *Thèse d'Université*, Bordeaux II. 153 p.
- NEWMAN D.W., 1966. Chloroplast fatty acid transformations in nitrogen-deficient and senescent tissues. *Plant Physiol.*, **41**, 328-334.
- NICHOLS B.W., JAMES A. et BREUER J., 1967. Interrelationships between fatty acid biosynthesis and acyl-lipid synthesis in *Chlorella vulgaris*. *Biochem. J.*, **104**, 486-497.
- PANAGOPOULOS I., BORNMAN J.F. et OLOF BJÖRN, 1992. Response of sugar beet plants to ultraviolet-B (280-320) radiation and *Cercospora* leaf spot disease. *Physiol. Plant.*, **84**, 140-145.
- SCHOLEFIELD P. B., NEALES T.F. et MAY P., 1978. Carbon balance of the sultana vine (*Vitis vinifera* L.) and the effects of autumn defoliation by harvest-pruning. *Aust. J. Plant Physiol.*, **5**, 561-570.
- TABACCHI R., 1989. Identification de métabolites secondaires phytotoxiques responsables de l'eutypiose, une maladie de la vigne. *Trav. chim. aliment. hyg.*, **80**, 12-21.
- URETA F., 1980. Recherche sur le dessèchement de la rafle des raisins (Influence sur le métabolisme des feuilles, des rafles et des baies et sur la qualité du vin). *Thèse 3^e cycle*, Bordeaux. 225 p.

Manuscrit reçu le 22 décembre 1997 ;
 Accepté pour publication le 16 janvier 1998.