J. Int. Sci. Vigne Vin, 1996, **30**, n°3, 121-131

INFLUENCE D'UN APPORT EXCESSIF D'AZOTE SUR LES TENEURS EN POLYAMINES, LIBRES ET CONJUGUÉES, DES LIMBES DES FEUILLES DE VIGNE ET DES BAIES DE RAISIN AU COURS DE LEUR DÉVELOPPEMENT

EFFECT OF EXCESSIVE NITROGEN NUTRITION ON FREE AND CONJUGATED POLYAMINES CONTENT OF LEAVES AND BERRIES OF *VITIS VINIFERA* L. DURING THEIR DEVELOPMENT

Laurence GENY*, M. BROQUEDIS*, J.-P. SOYER** et J. BOUARD*

*Institut de la Vigne de Bordeaux, Laboratoire des Sciences de la Vigne, avenue des facultés, Université Bordeaux I, 33405 Talence cedex (France)
** Unité d'agronomie, INRA, 33883 Villenave d'Ornon cedex (France)

Résumé : Les effets de la fertilisation azotée sur les teneurs en polyamines des limbes des feuilles de vigne et des baies de raisin sont analysés à différents stades de leur développement chez deux cépages (Sauvignon et Sémillon). Deux niveaux de fertilisation azotée, dont l'un volontairement exagéré, sont comparés (0 et 90 kg N/ha/an). La fertilisation azotée influence directement les teneurs en polyamines libres et conjuguées des limbes et des baies. Dans tous les cas, l'apport d'azote entraîne une augmentation des teneurs en azote total des organes étudiés. Pour les polyamines libres et conjuguées, les réactions sont variables selon les organes et leur stade de développement.

Abstract : Nitrogen is the most important element for higher plants, and plant productivity is to a large extend determined by nitrogen nutrition. Effects of nitrogen nutrition on levels of polyamines in leaves and grappes of two vines (Semillon and Sauvignon) are studied at different stages of their development (flowering, fruit set process, veraison and maturity). Two N-fertilizations are compared : N0 (0 kgN/ha/year) and N90 (90 kgN/ha/year). Analysis concerned the total level of nitrogen and polyamines (free and conjugates). Polyamines (putrescine, spermidine, spermine and diaminopropane) were derived by dansylation and analysed by CLHP. The results show that N-nutrition induces major changes in the total level of nitrogen and polyamines in various parts of plants. In all organs, excess of N-nutrition increases the total level of nitrogen. Concerning polyamines, these changes differe according to tissue and stage of development. In flowers and green berries, N-excess increases free polyamines whereas in berries during maturation N-excess increases total level of polyamines and particularly free and wall-bound polyamines. In opposite, in leaves, total level of polyamines increases under N-deficiency. These results reflect different rates of metabolism of polyamines between tissues. They suggest that in berries a restricted polyamines synthesis induced by nitrogen deficiency ; whereas in leaves, N-deprivation can induce an accumulation of putrescine as do many others stress. The roles of polyamines in berries and in leaves are discussed.

Mots-clés : fertilisation azotée, azote total, Sauvignon blanc, Sémillon, polyamines libres et conjuguées, putrescine, spermidine, spermine, diaminopropane, fleurs, baies, limbes

Key words : nitrogen fertilization, total level of nitrogen, white Sauvignon, Semillon, free polyamines, conjugated and wall bound polyamines, putrescine, spermidine, spermine, diaminopropane, flowers, berries, leaves

INTRODUCTION

L'azote joue un rôle particulièrement important chez les végétaux, notamment chez les plantes cultivées, dont les capacités de croissance et de production dépendent étroitement du niveau de nutrition azotée.

Cet effet de l'azote conduit à ne l'utiliser qu'avec prudence en viticulture, puisqu'il est bien connu que tout excès de fertilisation azotée favorise le développement végétatif de la vigne au détriment de la qualité de la récolte. En outre, plusieurs travaux ont montré que le niveau de fertilisation azotée de la vigne serait susceptible de modifier les teneurs en amines biogènes et en carbamate d'éthyle des vins (KLIEWER et COOK, 1974 ; CAPUTI, 1988 ; BERTRAND *et al.*, 1991).

©Vigne et Vin Publications Internationales (Martillac, France)

Il était donc intéressant d'étudier l'influence de la fertilisation azotée sur les teneurs en polyamines (PA) libres et conjuguées de la vigne puisque ces composés qui contiennent plusieurs fonctions amines, jouent un rôle important dans le développement de la baie (BROQUEDIS et BOUARD, 1990 ; LESPY-LABAYLETTE, 1994 ; GENY *et al.*, 1996). Pour cela, nous avons suivi l'évolution de ces teneurs dans les fleurs, les baies et les limbes de deux cépages soumis à deux niveaux très différents de nutrition azotée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I — MATÉRIEL VÉGÉTAL

Il provient du domaine expérimental INRA de Couhins, situé à Villenave d'Ornon (Gironde), où une expérimentation sur la fertilisation azotée a été établie en 1990. Pour cette étude, nous avons utilisé deux cépages de *Vitis vinifera* greffés sur Fercal : le Sauvignon et le Sémillon.

Deux traitements par cépage, appelés N0 et N90, ont été retenus. Les parcelles N0 n'ont jamais reçu de fumure azotée et les parcelles N90 reçoivent (en deux applications, moitié au débourrement, moitié après la floraison) 90 kg d'azote/ha/an, ce qui est une dose très exagérée puisque dans le vignoble bordelais il est conseillé de ne pas dépasser 30 kg N/ha/an (DELAS, 1989).

Les prélèvements, réalisés en 1994, ont porté sur 5 grappes de rang 1 et sur les feuilles opposées à ces grappes, et cela à 4 stades : floraison, quelques jours après la nouaison, mi-véraison et maturité. Seules 2 répétitions analytiques par échantillons ont été réalisées et ont montré que l'erreur moyenne pour le dosage des polyamines était au maximum égale à 6 p. cent.

Une partie des organes prélevés a été immédiatement plongée dans HCl 1N et conservée au froid en vue de l'extraction et de l'analyse des polyamines, alors que le reste a été déshydraté à 80°C jusqu'à poids constant pour effectuer la minéralisation et le dosage de l'azote.

Les analyses ont porté sur les feuilles, les fleurs, les jeunes baies (diamètre # 3 mm) ainsi que sur les péricarpes (pulpe et pellicules) et les pépins pour les deux derniers stades.

II — DOSAGE DES POLYAMINES

Les analyses ont portées sur la putrescine (PUT), la spermidine (SPM), la spermine (SPM) et le diaminopropane (DAP).

Ces polyamines, libres et conjuguées, ont été extraites et dérivées par dansylation selon la méthode de FLORES et GALSTON (1982).

Elles ont ensuite été identifiées et quantifiées par chromatographie liquide à haute performance (CLHP) couplée à un détecteur fluorimétrique selon la méthode de SMITH et DAVIES (1985) adaptée à notre matériel végétal.

RÉSULTATS

I — INFLUENCE D'UN EXCES D'AZOTE SUR LES TENEURS EN POLYAMINES DES FLEURS

Le sens des variations des teneurs en PA, en fonction des deux types de traitements est le même pour les PA totales, dont les teneurs sont élevées, et pour les 3 catégories de PA, libres, liées aux macromolécules et liées aux molécules de faible poids moléculaire (figure 1). Cette dernière catégorie de PA est peu abondante comparée aux 2 autres.

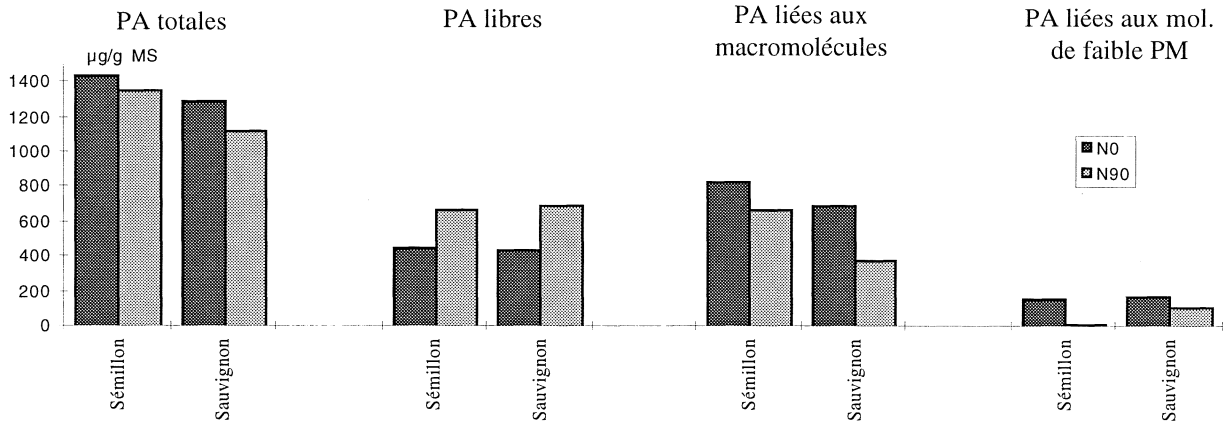


Fig. 1 — Influence des traitements N0 ET N90 sur le total des PA et des trois catégories de PA des fleurs.

Fig. 1 — Effects of N0 et N90 treatments on total PA levels and on total levels of 3 PA classes of flowers

©Vigne et Vin Publications Internationales (Martillac, France)

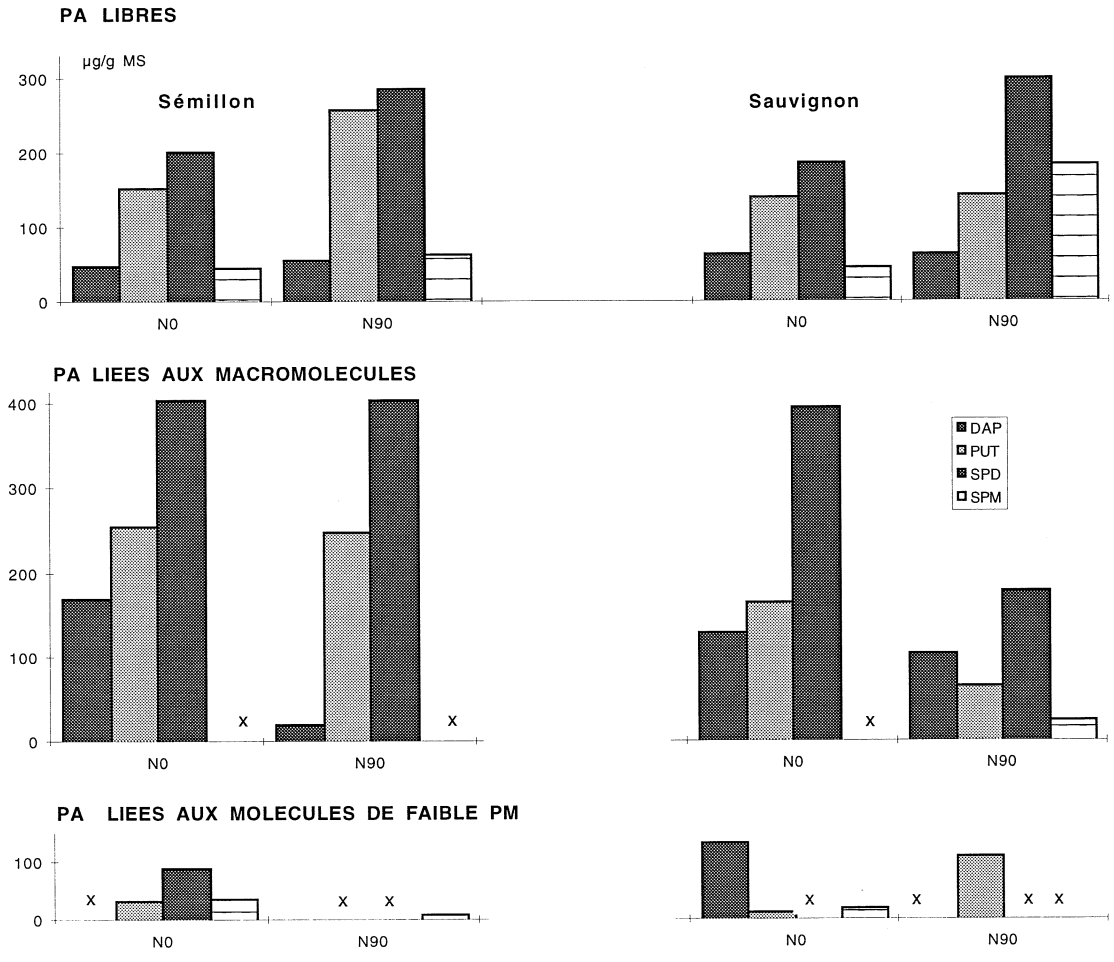


Fig. 2 — Influence des traitements N0 et N90 sur les différentes PA libres et liées des fleurs de Sémillon et de Sauvignon (l'absence de PA est indiquée par des X)

Fig. 2 — Effects of N0 et N90 treatments on levels of PA in flowers of Semillon and Sauvignon (X indicates the absence of PA)

Sous l'influence du traitement N90, il se produit une légère diminution de la teneur totale en PA, due à une diminution des teneurs en PA liées. Au contraire (figure 2), les PA libres augmentent et cela est dû essentiellement à l'accumulation de la SPD. La quantité de PUT augmente aussi chez le Sémillon et celle de la SPM chez le Sauvignon, ce qui suggère que des différences variétales peuvent se manifester.

Pour les PA liées aux macromolécules, on observe une diminution du DAP quand on passe de N0 à N90. C'est le seul point commun aux deux cépages concernant l'effet des deux fumures.

Les PA liées aux molécules de faible PM sont peu abondantes. Le seul point commun aux deux cépages est ici la chute des teneurs en SPM lorsque l'on passe de N0 à N90. Les autres PA, quand elles sont présentes, ne semblent pas être influencées par le niveau de fertilisation.

II — INFLUENCE D'UN EXCÈS D'AZOTE SUR LES TENEURS EN POLYAMINES DES BAIES QUELQUES JOURS APRÈS LA NOUAISON

A ce stade, les deux cépages se comportent encore de la même façon pour les deux traitements (figure 3). Le traitement N90 entraîne ici une augmentation des PA totales, des PA libres et liées aux macromolécules, et une diminution des PA liées aux molécules de faible PM. On note que les variations entre N0 et N90 semblent un peu plus importantes chez le Sémillon que chez le Sauvignon.

En ce qui concerne les PA libres (figure 4), l'excès d'azote entraîne dans les jeunes baies des deux cépages une accumulation de DAP et de SPM, alors que la PUT diminue fortement. Pour la SPD, le comportement des deux cépages est différent, puisqu'elle augmente chez le Sémillon sous l'effet d'un apport d'azote et diminue chez le Sauvignon.

©Vigne et Vin Publications Internationales (Martillac, France)

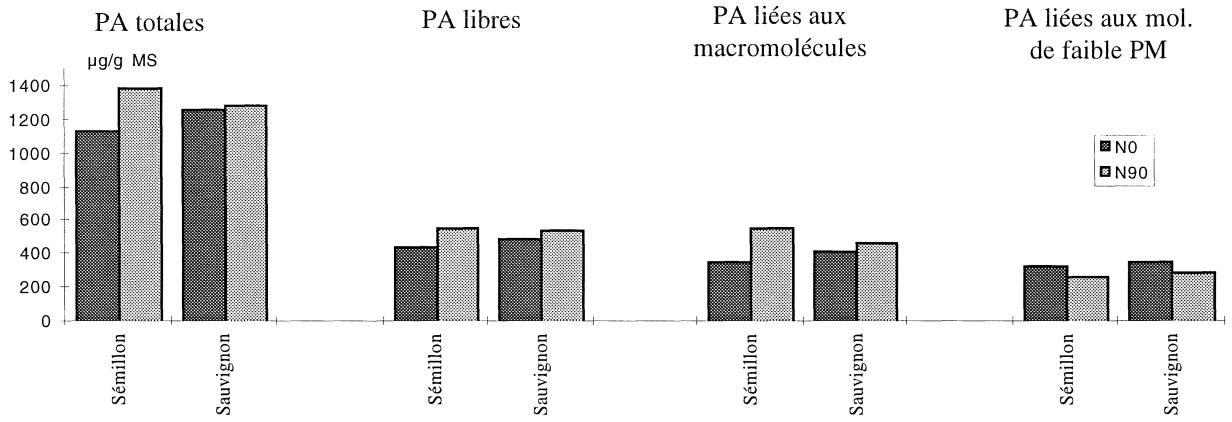


Fig. 3 — Influence des traitements N0 et N90 sur le total des PA et des trois catégories de PA des baies nouées

Fig. 3 — Effects of N0 and N90 treatments on total PA levels and on 3 PA classes of berries after fruit set process

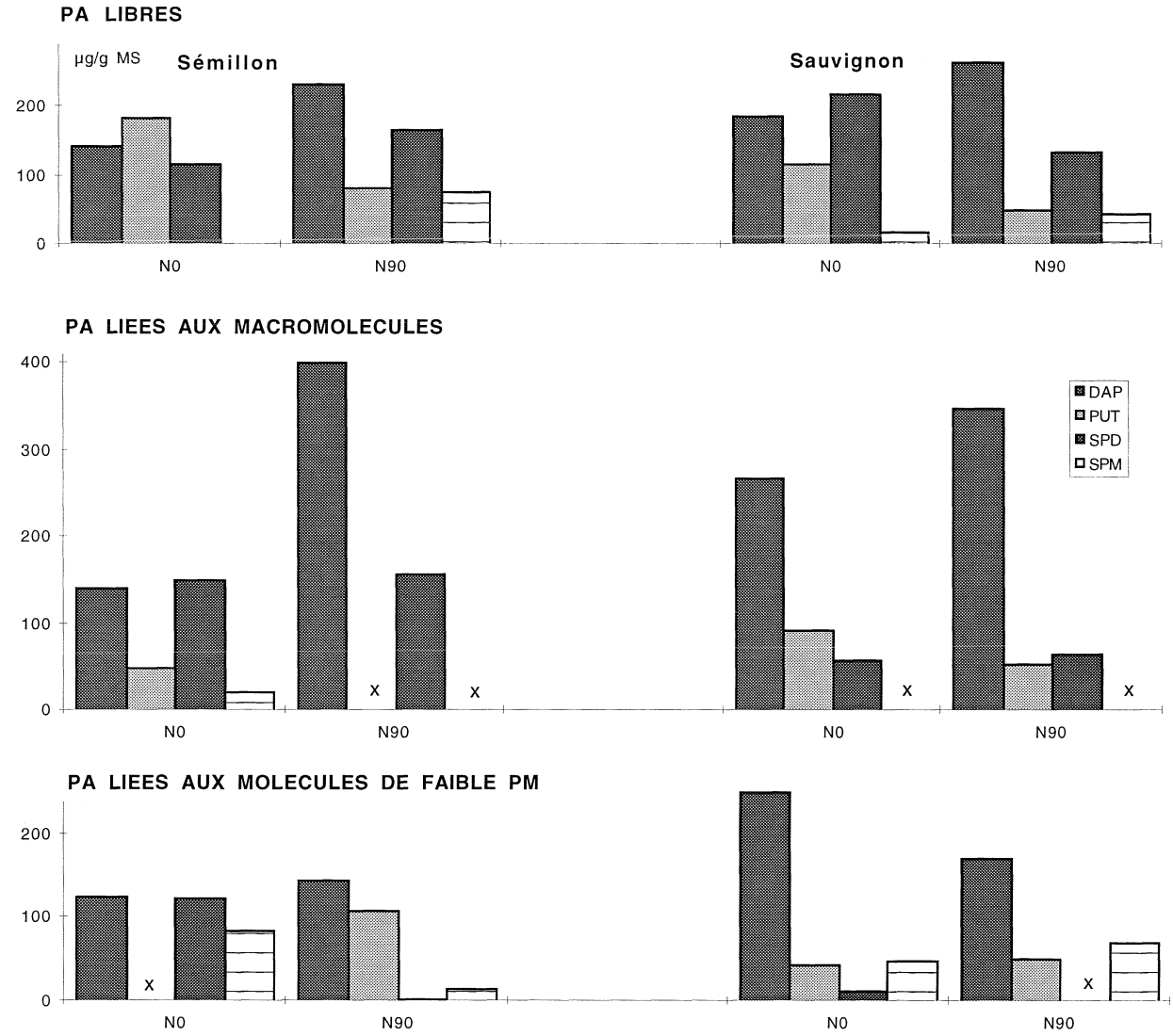


Fig. 4 — Influence des traitements N0 et N90 sur les teneurs des différentes PA libres et liées des baies de Sémillon et de Sauvignon quelques jours après la nouaison

Fig. 4 — Effects of N0 and N90 treatments on levels of PA in green berries of Semillon and Sauvignon

©Vigne et Vin Publications Internationales (Martillac, France)

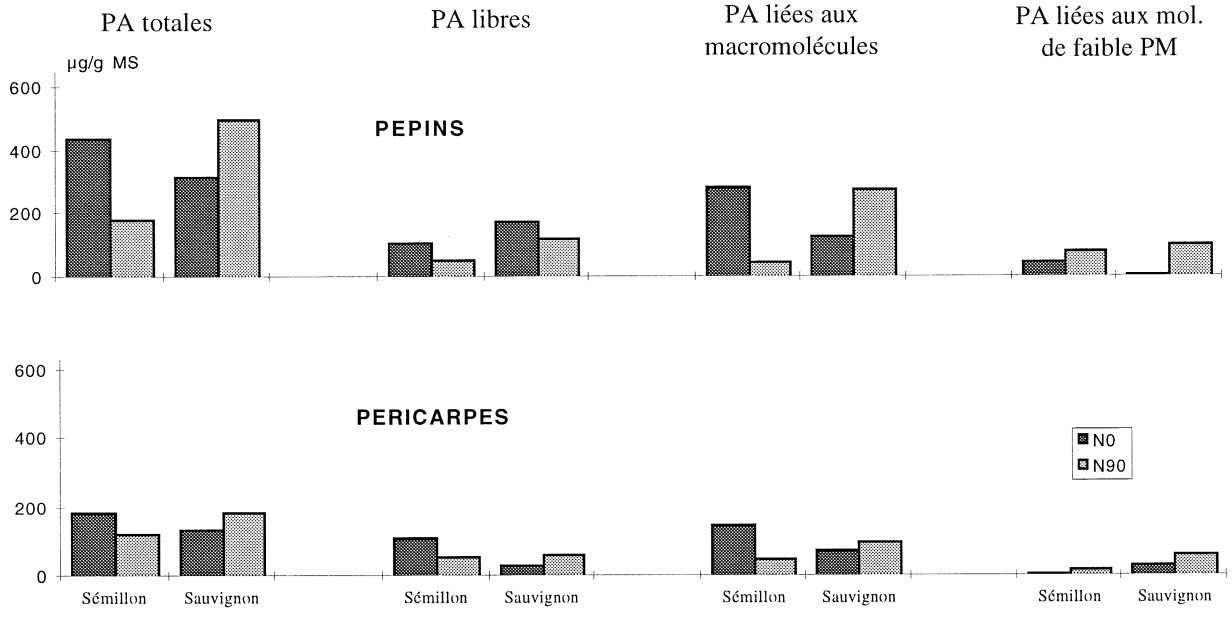


Fig. 5 — Influence des traitements N0 et N90 sur le total des PA et des trois catégories de PA des baies à la véraison

Fig. 5 — Effects of N0 and N90 treatments on total PA levels and on total levels of 3 PA classes of berries at veraison

Comme pour les PA libres, le DAP lié aux macromolécules augmente chez les deux cépages, très fortement pour le Sémillon et assez fortement pour le Sauvignon avec la fumure N90 ; la PUT au contraire diminue et la SPM est absente.

Les PA liées aux molécules de faible PM sont présentes en quantités plus importantes que dans les fleurs et l'influence de la fumure est différente selon les cépages. On observe une évolution inverse des teneurs en DAP et en SPM chez le Sémillon et le Sauvignon (figure 4) et on note que la SPD disparaît des deux cépages sous l'effet d'un apport d'azote.

III — INFLUENCE D'UN EXCÈS D'AZOTE SUR LES TENEURS EN POLYAMINES DES BAIES À LA VÉRAISON

Les deux cépages ne réagissent pas de la même manière aux deux types de fumure (figure 5). Pour les pépins et les péricarpes du Sémillon, l'excès d'azote entraîne une chute des teneurs en PA totales due à une diminution des teneurs en PA libres et conjuguées aux macromolécules, alors que chez le Sauvignon il se produit au contraire une augmentation des teneurs totales en polyamines, due aux deux catégories de PA liées.

L'étude des différentes PA permet tout de même de mettre en évidence quelques points communs (figure 6). Dans tous les cas, les teneurs en PA libres des pépins plus élevées en absence d'azote sont dues à une accumulation de DAP et de PUT alors que dans les péricarpes le DAP et la SPD diminuent au profit de la PUT.

Pour les PA liées aux macromolécules, même si le phénomène est plus marqué chez le Sauvignon, la fumure azotée induit une diminution du DAP dans les deux parties de la baie. Enfin, dans les pépins des 2 cépages, la SPD liée aux molécules de faible PM n'est présente que lorsqu'il y a fertilisation azotée alors que le DAP, dans cette catégorie, est la PA majoritaire en l'absence d'azote.

IV — INFLUENCE D'UN EXCÈS D'AZOTE SUR LES TENEURS EN POLYAMINES DES BAIES À MATURITÉ

En ce qui concerne les PA totales, les pépins et les péricarpes des deux cépages réagissent de la même manière aux deux niveaux de fumure (figure 7) : il y a augmentation des PA totales sous l'effet de N90. Cela est dû à une accumulation des PA liées aux macromolécules mais aussi à une augmentation des PA liées aux molécules de faible PM dans le cas des pépins et des PA libres dans le cas des péricarpes. Cette dernière catégorie diminue au contraire dans les pépins.

Pour les pépins des deux cépages (figure 8), l'excès d'azote est responsable de la diminution du DAP et de la SPM libres, ainsi que de l'accumulation du DAP lié (aux macromolécules et aux molécules de faible PM) et de la SPM liée aux molécules de faible PM. Pour les autres polyamines, les 2 cépages ne réagissent pas de la même façon mais ce sont toujours les PA liées aux molécules de faible PM qui s'accumulent de manière la plus importante.

Au contraire, dans les péricarpes des 2 cépages (figure 8), les PA liées aux molécules de faible PM sont

©Vigne et Vin Publications Internationales (Martillac, France)

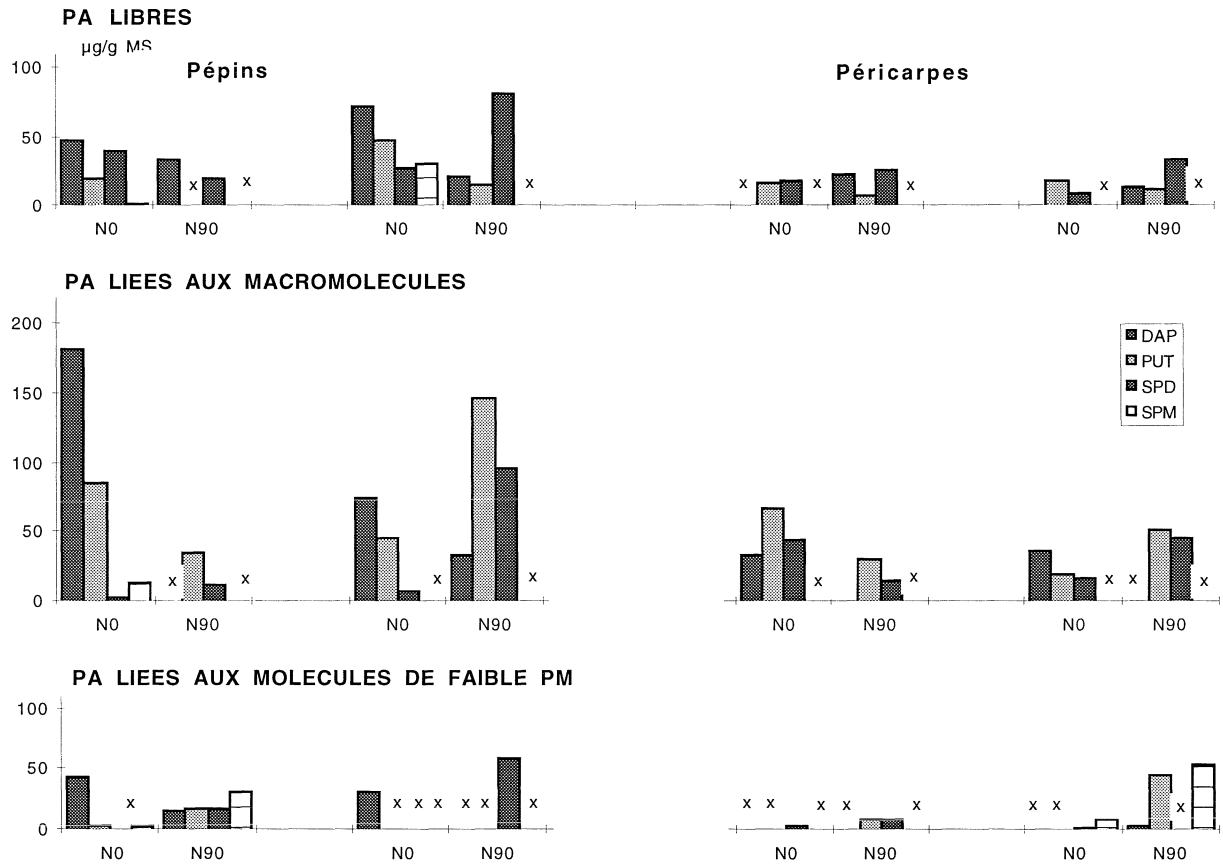


Fig. 6 — Influence des traitements N0 et N90 sur les différentes PA libres et liées des baies de Sémillon et de Sauvignon à la véraison

Fig. 6 — Effects of N0 and N90 treatments on levels of PA in berries of Semillon and Sauvignon at veraison

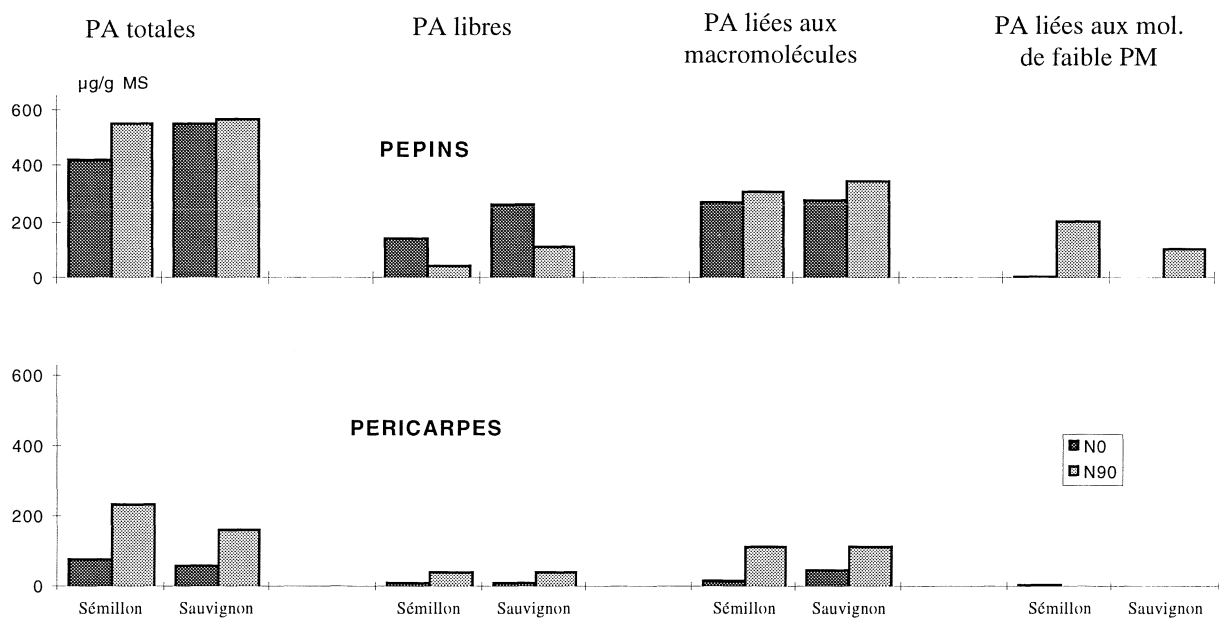


Fig. 7 - Influence des traitements N0 et N90 sur le total des PA et des trois catégories de PA des baies à maturité

Fig. 7 - Effects of N0 and N90 treatments on total PA levels and on total levels of 3 PA classes in berries at matutrity

©Vigne et Vin Publications Internationales (Martillac, France)

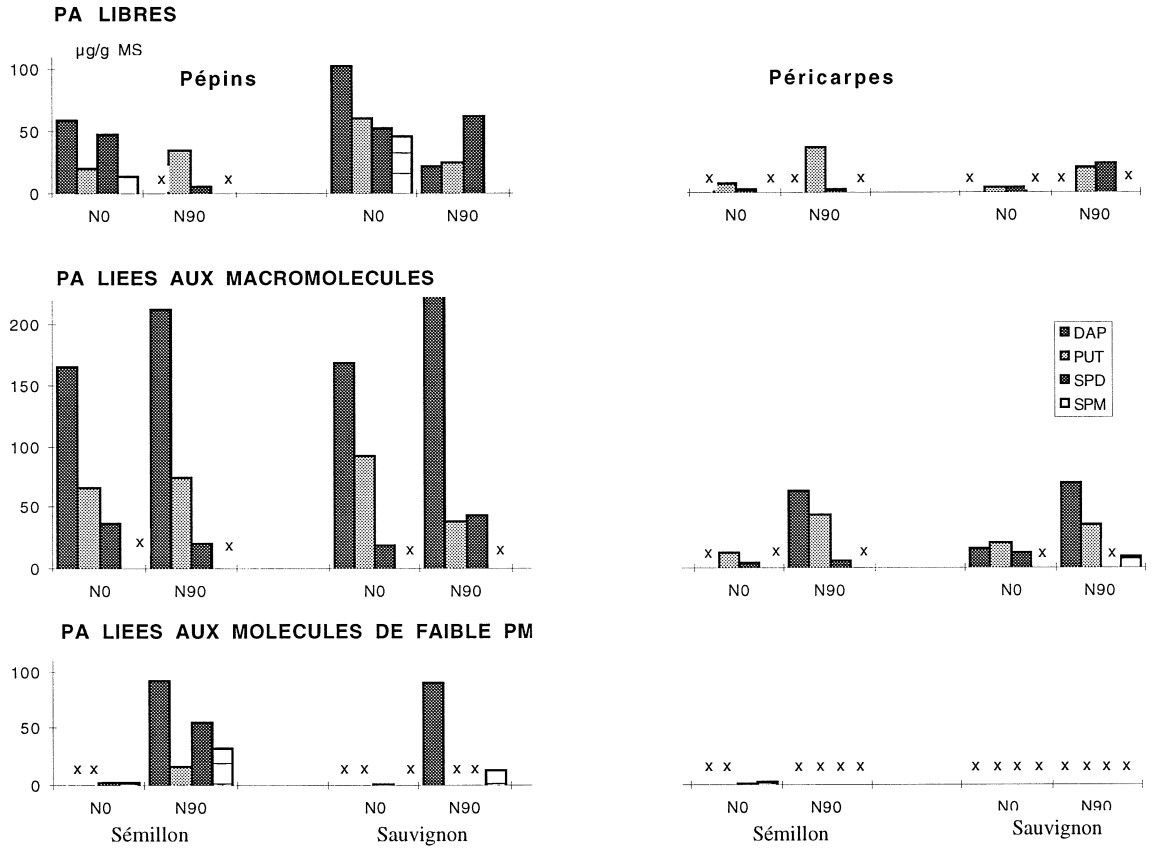


Fig. 8 - Influence des traitements sur les teneurs des différentes PA libres et liées des baies de Sémillon et de Sauvignon à maturité

Fig. 8 - Effects of N0 and N90 treatments on levels of PA in berries of Semillon and Sauvignon at maturity

quasi inexistantes. La fumure N90 entraîne une forte augmentation de DAP et de PUT liés aux macromolécules et, de manière moindre, de PUT libre.

V — INFLUENCE D'UN EXCÈS D'AZOTE SUR LES TENEURS EN POLYAMINES DES LIMBES

Les feuilles, nous le rappelons, ont été prélevées à 4 stades qui correspondent à la floraison, puis à la nouaison, à la véraison et à la maturité des baies.

Des différences de teneurs en PA apparaissent au cours de l'évolution de la feuille : les plus faibles teneurs s'observent à l'époque de la floraison et les plus fortes à la maturité (figure 9). Contrairement aux fleurs et aux baies, l'apport d'azote se traduit ici par une teneur en PA totales plus faible. Ce phénomène, particulièrement net à la maturité et beaucoup plus accentué chez le Sauvignon que chez le Sémillon, est dû essentiellement à une accumulation de PA libres. En outre, à maturité, on observe chez les deux cépages, la quasi-disparition des PA liées aux molécules de faible PM.

Le comportement des PA liées aux macromolécules est différent pour les deux cépages. Chez le Sauvignon, leur teneur est très faible ; elles ne sont plus décelées à la véraison et réapparaissent à maturité.

L'évolution des teneurs des différentes PA est variable (figures 10 et11). Le seul point commun aux deux cépages s'observe à maturité puisqu'il y a une très forte accumulation de PUT libre pour le traitement N0, aussi bien chez le Sauvignon que le Sémillon, alors qu'il y en a très peu dans le cas du traitement N90.

Partout ailleurs les différences sont très grandes et peuvent être dues à des différences variétales mais aussi à une variabilité expérimentale importante en raison du mode d'échantillonnage pratiqué. Par exemple, il y a disparition de toutes les PA liées aux macromolécules sauf le DAP chez le Sauvignon à tous les stades et quelle que soit la fumure. Chez le Sémillon, le DAP est toujours présent.

DISCUSSION

Plusieurs travaux ont signalé l'existence d'une relation entre l'alimentation azotée et les teneurs en polyamines de certains végétaux (LE RUDULIER et GOAS, 1979 ; SLOCUM et WEINSTEIN, 1990).

©Vigne et Vin Publications Internationales (Martillac, France)

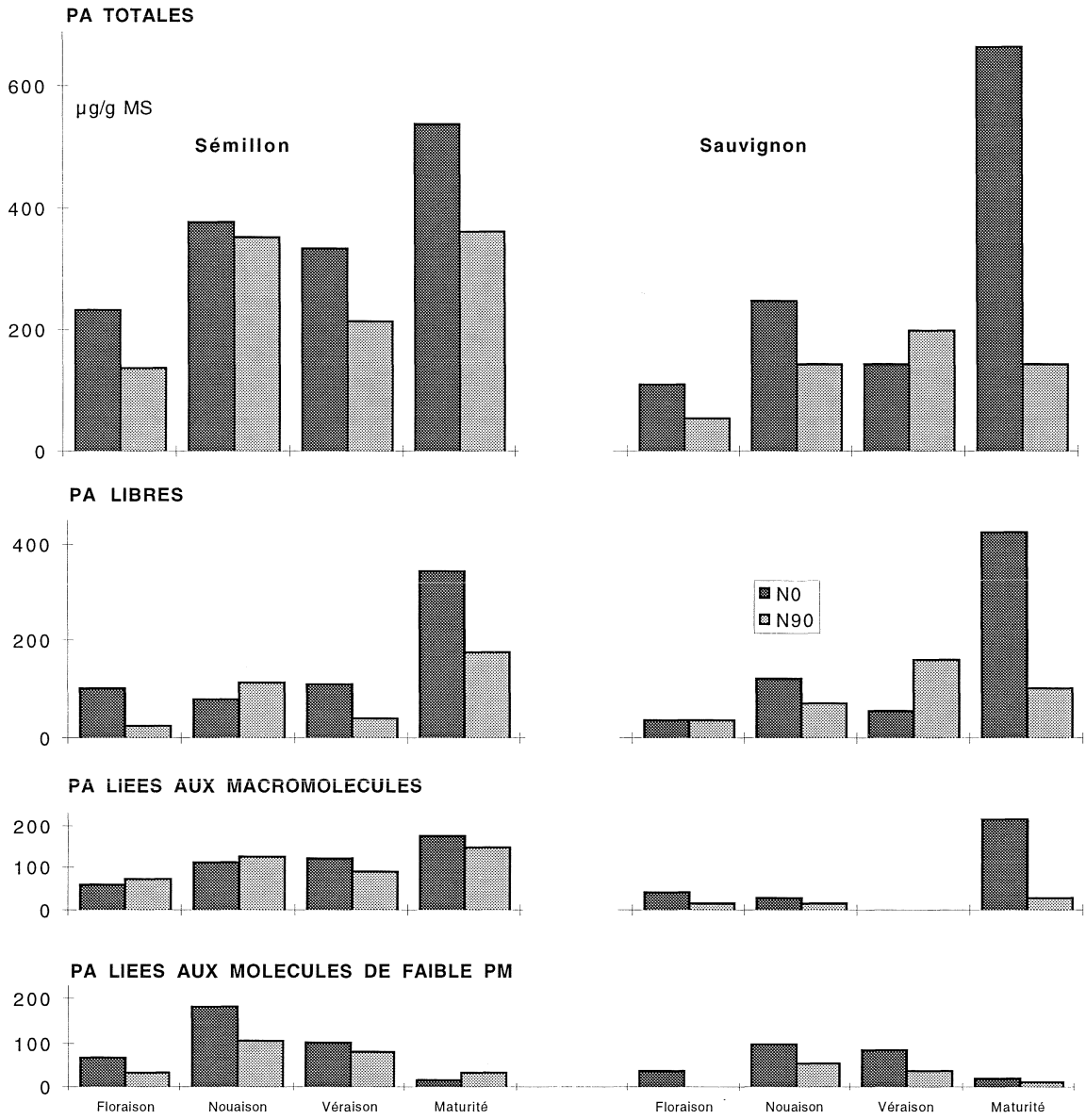


Fig. 9 - Influence des traitements N0 et N90 sur le total des PA et des trois catégories de PA des limbes aux 4 stades étudiés

Fig. 9 - Effects of N0 and N90 treatments on total PA levels and on total levels of 3 PA classes in leaves at 4 stages studied

Chez la vigne, les travaux de BERTRAND *et al.* (1991) ont montré qu'il pouvait y avoir une relation entre le niveau de fertilisation azotée et les teneurs en amines biogènes des vins. Il était donc intéressant de doser non seulement les polyamines libres et conjuguées dans les grappes et les feuilles de vigne au cours de leur développement mais aussi l'azote pour les deux niveaux d'alimentation azotée.

Les dosages d'azote ont été réalisés par spectrophotométrie d'absorption moléculaire avec un autoanalyseur à flux continu, après minéralisation par voie humide (H_2SO_4 + H_2O_2). Les résultats obtenus (tableau I) montrent que le traitement N90 agit rapidement sur la plante. Dès la floraison et pour les 2 cépages, on remarque en effet que l'excès de fertilisation entraîne une accumulation d'azote dans tous les organes étudiés. Les teneurs en azote des pétioles de Sauvignon à la véraison, passent de 0,46 p. cent MS pour les plantes N0 à 1,45 p. cent MS pour les plantes de type N90. Pour le Sémillon, le diagnostic pétiolaire à cette période indique une différenciation plus faible mais qui se confirme à maturité. Il apparaît donc que les deux traitements induisent des différences au niveau de l'alimentation azotée des plantes du même ordre que celles rapportées par DELAS *et al.* (1991).

©Vigne et Vin Publications Internationales (Martillac, France)

L'apport d'azote à forte dose ayant entraîné des modifications plus ou moins importantes dans le contenu en polyamines des organes étudiés, on peut penser qu'il existe une relation entre les teneurs en PA et en azote.

Les résultats mettent bien en évidence l'existence d'une relation entre les teneurs en polyamines et la teneur en azote pour tous les stades et les organes étudiés, mais on remarque qu'il existe des différences de comportement entre les organes et en fonction des catégories de polyamines. En effet, si l'excès d'azote provoque dans les fleurs une accumulation de PA libres (PUT, SPD et SPM), cette accumulation concerne plus particulièrement le DAP et la SPM libres et le DAP liées aux macromolécules dans les baies nouées.

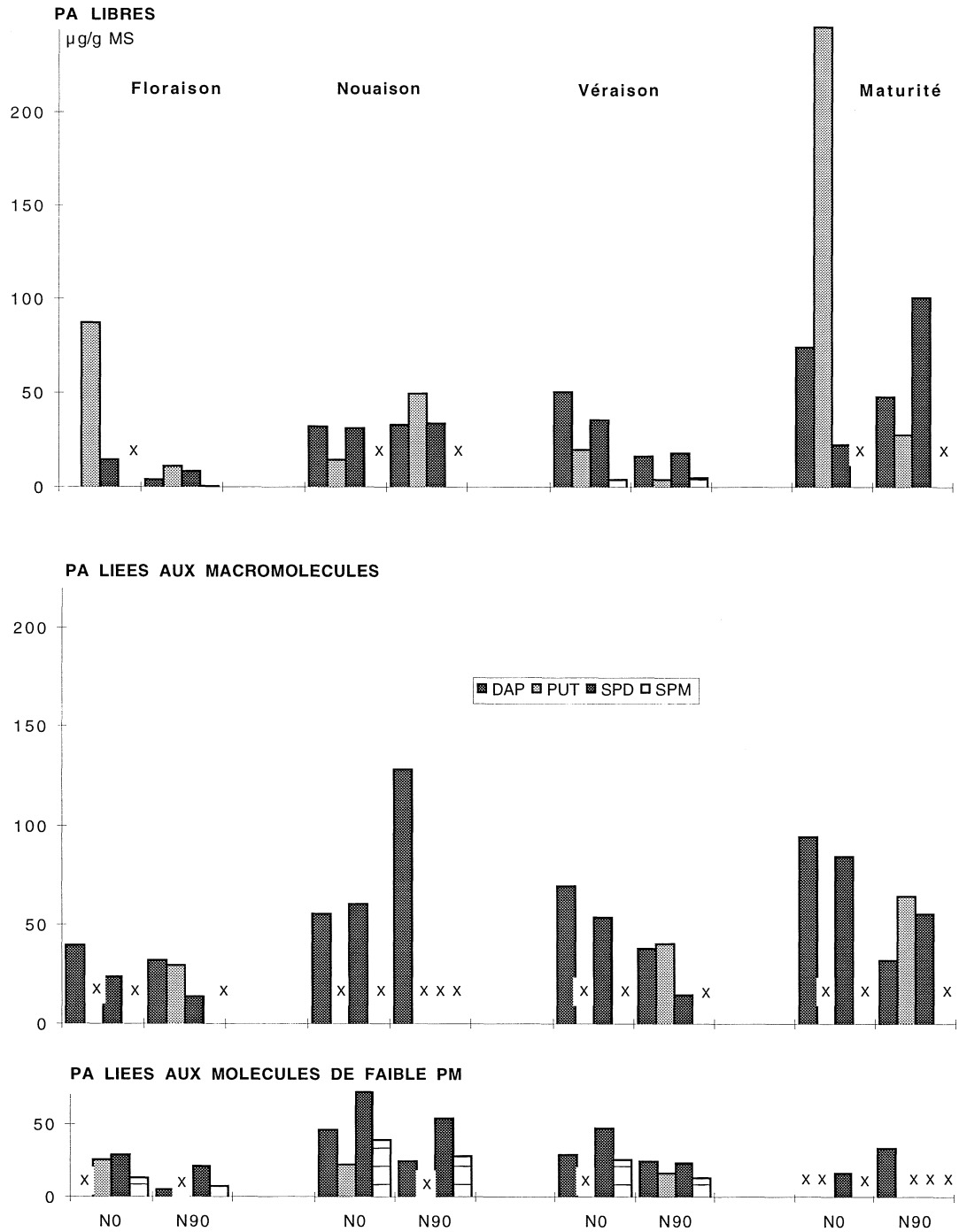


Fig. 10 - Influence des traitements N0 et N90 sur les teneurs des différentes PA libres et liées des limbes de Sémillon aux stades de la floraison, nouaison, véraison et maturité

Fig. 10 - Effects of N0 and N90 treatments on levels of PA in leaves of Semillon at flowering, fruit setting, veraison and maturity

©Vigne et Vin Publications Internationales (Martillac, France)

A maturité, l'excès d'azote se traduit par une augmentation des teneurs en PA totales des baies (péricarpes et pépins) principalement due aux PA liées dans les pépins et aux PA libres et liées aux macromolécules dans les péricarpes. En revanche, dans les feuilles, c'est en l'absence de fertilisation azotée qu'il y a accumulation de PA totales et principalement de la PUT libre et du DAP lié aux macromolécules chez le Sauvignon et de la SPD et du DAP chez le Sémillon.

Les résultats concernant les variations des teneurs en polyamines des baies en fonction de la nutrition azotée rejoignent ceux de BERTRAND *et al.* (1991) concernant des dosages d'amines biogènes dans les moûts et les vins issus de parcelles fortement alimentées en azote. On peut alors penser que les taux plus importants de PA dans ces vins sont effectivement dus, au moins en partie, à l'augmentation des teneurs en PA des baies.

Le rôle des PA est encore mal expliqué et deux hypothèses peuvent être émises. Tout d'abord, on peut

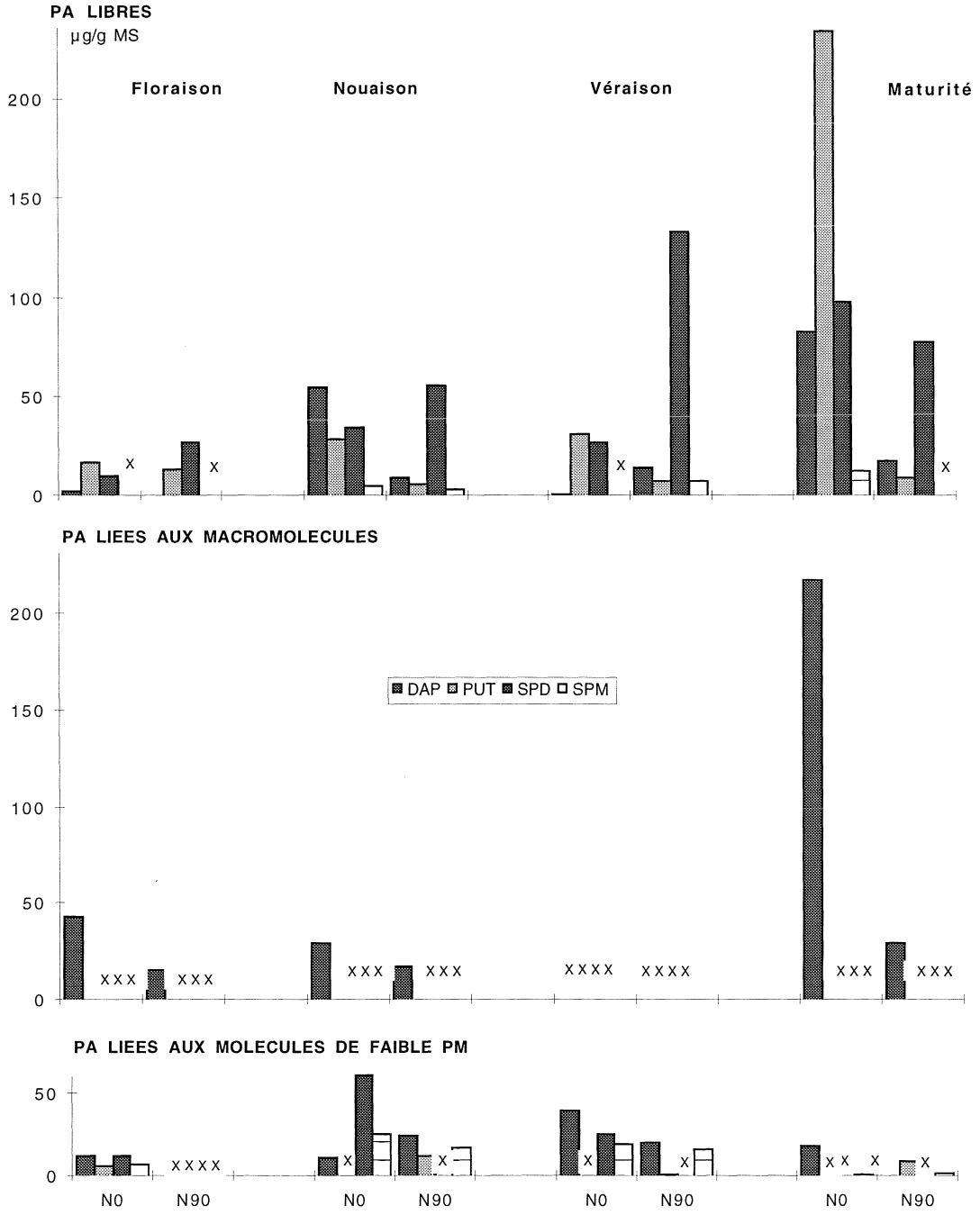


Fig. 11 - Influence des traitements N0 et N90 sur les teneurs des différentes PA libres et liées des limbes de Sauvignon aux stades de la floraison, nouaison, véraison et maturité

Fig. 11 - Effects of N0 and N90 traitements on levels of PA in leaves of Sauvignon at flowering, fruit setting, veraison and maturity

©Vigne et Vin Publications Internationales (Martillac, France)

penser que la quantité plus importante d'azote dans la plante résultant d'un excès de fertilisation pourrait contribuer à une synthèse plus importante de polyamines. On sait aussi, que les polyamines en tant que polycations, jouent un rôle dans la régulation du pH. En effet, chez *Avena sativa*, YOUNG et GALSTON (1983) ont montré qu'une diminution des pH s'accompagnait d'une augmentation de PUT et de l'activité Arginine décarboxylase (ADC). Chez la vigne, il est bien connu, qu'une fertilisation excessive en azote induit un retard de maturité qui se traduit à la récolte par des moûts plus acides (DELAS, 1991). Cette diminution du pH et les fortes teneurs en polyamines observées dans les baies pourraient donc être liées.

En ce qui concerne les limbes, les résultats obtenus paraissent plus contradictoires. En effet, en l'absence de fertilisation azotée, on observe une accumulation de PUT caractéristique d'un stress sans pour autant distinguer de symptômes foliaires de carence azotée. L'hypothèse selon laquelle les polyamines, principalement la PUT, exercent dans la plante une fonction régulatrice vis-à-vis du pH peut aussi être évoquée : avec la diminution des teneurs en azote, le pH interne des limbes pourrait être modifié et les polyamines auraient un rôle anti-stress, comparable a celui décrit précédemment (YOUNG et GALSTON, 1983) ou lors d'une carence potassique (SMITH 1983, LESPY-LABAYLETTE *et al.*, 1994).

Ainsi, une fertilisation azotée excessive entraîne une modification du métabolisme des polyamines chez la vigne. C'est la modification des teneurs en polyamines des baies qui pourrait expliquer en partie l'augmentation des teneurs en amines biogènes des vins, susceptibles de nuire à leur qualité hygiénique. Mais, à l'inverse, une nutrition azotée insuffisante pourrait également présenter des risques liés à l'augmentation des teneurs en polyamines des limbes caractéristique d'un état de stress.

Remerciements : Nous remercions très vivement le Conseil Interprofessionnel du Vin de Bordeaux qui à mis à notre disposition les moyens financiers nécessaires à cette étude.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BERTRAND A., INGARGIOLA M.C., DELAS J., 1991. Effects of nitrogen fertilization and grafting on the composition of must and wine from Merlot grapes, particularly on the presence of ethyl carbamate. *In* The American Society for Enology and Viticulture, éd., J.M. RANTZ, *Proc. Symp. on Nitrogen in grapes and wine*, Seattle (USA), 215-220.

BROQUEDIS M. et BOUARD J., 1990. Les polyamines et leurs relations avec l'acide abcissique au cours du développement de la baie de raisin. *In Actualités Œnologiques 89*, Dunod éd., Paris, 117-121.

CAPUTI A.F., 1988. The formation of ethyl carbamate in wine. Meeting of OIV, *Journée carbamate d'éthyle.*

DELAS J., 1989. La fertilisation des vignobles de qualité. Connaissance Vigne Vin, *n° hors série, « Aspects actuels de la viticulture »*, 33-36.

DELAS J., MOLOT C. et SOYER J.P., 1991. Effects of nitrogen fertilization and grafting on the yield and quality crop of *Vitis vinifera* L cv. Merlot. In The American Society for Eonology and Viticulture, éd., J.M. RANTZ, *Proc. Symp. on Nitrogen in grapes and wine*, Seattle (USA), 242-248.

FLORES H.E. et GALSTON A.W., 1982. Analysis of polyamines in higher plants by high performance liquid-chromatography. *Plant Physiol.*, **69**, 701-706.

GENY L, BROQUEDIS M., MARTIN-TANGUY J. et BOUARD J., 1996. Free, conjugated and wall-bound polyamines in various parts of fruiting cuttings of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon. *Am. J. Enol. Vitic.*, sous presse.

KLIEWER M. and COOK J.A., 1991. Arginine levels in grape canes and fruit as indicators of nitrogen statut of vineyards. *Am. J. Enol. Vitic.*, **25**, 116-126.

LE RUDULIER D. et GOAS G., 1979. Contribution à l'étude de l'accumulation de la putrescine chez les plantes cultivées en nutrition strictement ammoniacale. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 288-D, 1387-1389.

LESPY-LABAYLETTE Ph., 1994. Recherches sur les polyamines des baies de raisin au cours de leur développement et des pépins au cours de leur germination. *Thèse d'Université*, Bordeaux II, 112p.

LESPY-LABAYLETTE Ph., BROQUEDIS M., SOYER J.P. et BOUARD J., 1994. Influence d'une carence en potassium sur les polyamines libres des feuilles de vigne et des baies de raisin. *J. Inter. Sci. Vigne Vin*, **28**, n°4, 383-388.

SLOCUM M.A. et WEINSTEIN L.H., 1990. Stress-induced putrescine accumulation as a mechanism of ammonia detoxification in Cereal leaves. *In : Polyamines and ethylen : Biochemistry, Physiology and Interactions*. Flores H.E., Arteca R.N., Shannon J.C., éd., American Society of Physiologists, 157-165.

SMITH T.A., 1983. Putrescine and inorganics ions. *Recent Adv. Phytochem.*, **18**, 7-54.

SMITH M.A. and DAVIES P.J., 1985. Separation and quantification of polyamines in plant tissue by high performance liquid chromatography of their dansyl derivates. *Plant Physiol.*, **78**, 89-94.

YOUNG N.D. and GALSTON A.W., 1983. Are polyamines transported in etiolated peas ? *Plant Physiol.*, **73**, 912-914.

Manuscrit reçu le 10 juillet 1996 ;
accepté pour publication le 4 septembre 1996

©Vigne et Vin Publications Internationales (Martillac, France)