

## Nouvelles hypothèses sur la synthèse des anthocyanes dans les baies et dans les feuilles de vigne

par

G. DARNÉ

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

**Résumé :** La réalisation, peu après la nouaison, de 2 incisions annulaires qui isolent la grappe centrale des rameaux de Merlot noir portant 3 grappes entraîne, à la vendange, des différences dans les teneurs en anthocyanes et en tanins des baies et des feuilles par rapport aux baies et aux feuilles témoins de mêmes rangs sur des rameaux non incisés. L'étude de ces modifications montre que les variations de la teneur en tanins des pépins et des péricarpes sont inverses de celles de la teneur en anthocyanes de ces mêmes péricarpes: ainsi, les baies des grappes isolées qui ne parviennent pas à vérer accumulent des tanins dans leurs pépins. Dans le cas des feuilles, les variations de la teneur en tanins suivent celles des anthocyanes et ces composés s'accumulent ensemble plus vite et plus intensément dans les feuilles insérées au-dessus de l'incision supérieure. Si l'influence de la double incision s'est toujours traduite de la même manière pour les cycles étudiés, les conditions annuelles ont profondément modifié l'intensité des synthèses des composés phénoliques analysés. L'ensemble des résultats obtenus conduit à suggérer l'existence de 2 voies de synthèse des anthocyanes différentes selon les organes: celle des baies pourrait s'effectuer indirectement à partir d'une fraction des tanins accumulés avant la véraison dans les pépins et les péricarpes; celle des feuilles sénescentes proviendrait directement des sucres qui ne peuvent plus être exportés après la maturation des raisins.

### New hypotheses on anthocyanin biosynthesis in berries and leaves of the grapevine

**Summary :** Two girdlings isolating the central grape of 3-grape Merlot canes led to modifications of anthocyanin and tannin contents in pericarps, seeds and leaves. Results suggest the existence of two different metabolic pathways for anthocyanin synthesis: from seed tannins in the berries and from carbohydrates in senescent leaves, under the effect of a substance liberated into the phloem by the leaves.

**Key words :** anthocyanins, grapevine tannins.

### Introduction

Dans les conditions normales de véraison des raisins des cépages noirs, on observe une augmentation de la teneur en anthocyanes dont la synthèse, dans les pellicules des baies, débute 2 à 3 semaines environ avant que la coloration ne soit visible (DARNÉ 1988). Simultanément, se produit une diminution de la teneur en tanins proanthocyaniques dans les pépins depuis une valeur maximale acquise avant la véraison, jusqu'à une valeur plus faible et relativement stable lorsque les pépins sont mûrs (DARNÉ 1991).

Par des expériences d'incisions annulaires (DARNÉ et BOUARD 1985), nous avons montré que les tanins s'accumulent dans les pépins des baies qui ne parviennent pas à vérer. Nous avons également montré qu'une substance d'origine foliaire doit parvenir aux grappes par le liber pour que la synthèse des anthocyanes s'effectue (DARNÉ et GLORIES 1986).

Ces faits nous ont conduit à reconsidérer le déterminisme de la synthèse des anthocyanes de la baie de raisin et à émettre l'hypothèse d'une intervention des feuilles et des pépins. Pour la vérifier, nous avons comparé les variations des teneurs en anthocyanes et en tanins des feuilles et des différentes parties des baies prélevées sur des rameaux témoins et sur des rameaux soumis à une double incision annulaire.

### Matériel et méthodes

L'expérimentation nécessaire à cette étude a été réalisée sur des rameaux de Merlot noir portant 3 grappes. La grappe de rang 2 (Gia2) a été isolée par 2 incisions annulaires de façon que la grappe de rang 1 (Gia1) reste en relation avec le tronc et que la grappe de rang 3 (Gia3) reste en relation avec les feuilles de la portion apicale du rameau. La feuille de rang 5, opposée à la grappe Gia2, a été supprimée (Fig. 1).

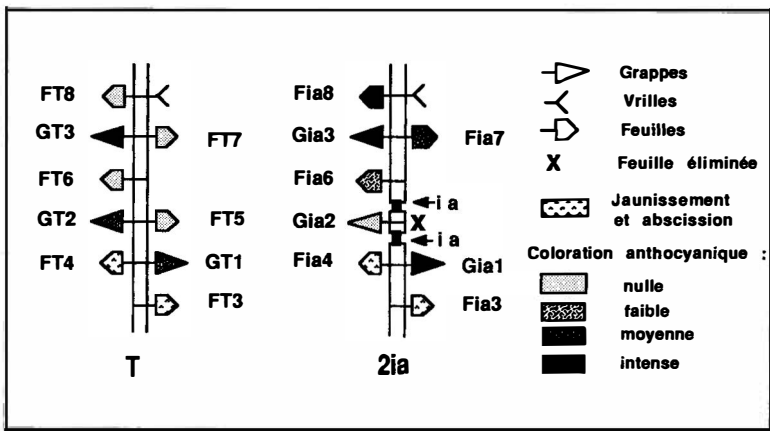


Fig. 1: Schéma d'une double incision annulaire sur un rameau portant 3 grappes (1987). T: Rameau témoin portant 3 grappes (GT1, GT2, GT3); FT $n$  = Feuille de rang  $n$  sur le rameau témoin; GT $n$  = Grappe de rang  $n$  sur le rameau témoin. 2ia: Rameau portant 3 grappes (Gia $n$ ) et soumis à 2 incisions isolant la grappe de rang 2 (Gia2); Fia $n$  = Feuille de rang  $n$  sur le rameau incisé; Gia $n$  = Grappe de rang  $n$  sur le rameau incisé.

Diagram of a double girdling of a 3-grape cane (1987). T: Control cane with 3 grapes (GT1, GT2, GT3); FT $n$  = leaf of position  $n$  on control cane; GT $n$  = grape of position  $n$ . 2ia: three-grape cane with grape 2 isolated by girdling (Gia2); Fia $n$  = leaf of position  $n$  on girdled cane; Gia $n$  = grape of position  $n$  on girdled cane.

Ces incisions ont été effectuées peu après la nouaison, le 16 juillet en 1986 et le 23 juillet en 1987: Le prélèvement des grappes a été fait à la maturité des raisins, le 29 septembre en 1986 et le 2 octobre en 1987. Aux mêmes dates, nous avons aussi prélevé les feuilles portées par les nœuds de rangs 6, 7 et 8 (Fia6, Fia7 et Fia8), situées au-dessus de l'incision supérieure, et les feuilles Fia3 et Fia4 qui subsistaient encore sur les nœuds de rangs 3 et 4 situés au-dessous de l'incision inférieure. Les feuilles les plus vieilles situées sur les nœuds de rangs 1 et 2 à la base du rameau, tombées avant la maturité des raisins, n'ont pu être analysées. Des feuilles témoins de mêmes rangs (FT3, FT4, FT6, FT7 et FT8) situées aussi sur des rameaux portant 3 grappes mais non incisés ont également été prélevées.

Les extractions et les analyses des anthocyanes, des tanins proanthocyaniques (T.P.A.) et des composés phénoliques solubles totaux (C.P.S.T.) ont été réalisées selon les techniques déjà décrites par DARNÉ et MADERO-TAMARGO (1979) et par DARNÉ et

GLORIES (1988). Elles ont porté d'une part sur les péricarpes et les pépins des 3 grappes prélevées sur des rameaux incisés (Gia1, Gia2 et Gia3) et sur des rameaux témoins (GT1, GT2 et GT3), d'autre part sur les différentes feuilles insérées le long de ces mêmes rameaux (Fig. 1).

### Résultats

#### I — INFLUENCE DE L'ISOLEMENT DE LA GRAPPE CENTRALE PAR UNE DOUBLE INCISION ANNULAIRE SUR LES COMPOSÉS PHÉNOLIQUES DES 3 GRAPPES

**Anthocyanes des péricarpes:** La teneur en anthocyanes des péricarpes varie selon le rang de la grappe (Tab. 1). Les péricarpes témoins les plus riches se trouvent sur la grappe de rang 3, les moins riches sur la grappe de rang 1. La réalisation des incisions de part et d'autre de la grappe de rang 2 entraîne des modifications de la teneur en anthocyanes dans les 3 grappes. Les effets constatés sont les mêmes pour les 2 années étudiées:

Tableau 1

Teneurs en phénols totaux (C.P.S.T.), en tanins (T.P.A.) et en anthocyanes des différentes parties des 3 grappes de Merlot noir prélevées en 1986 et en 1987, à la vendange, sur des rameaux témoins (GT) et sur des rameaux incisés (Gia). Les résultats sont exprimés pour 1 gramme de matière sèche.

Total phenol content (C.P.S.T), tannin content (T.P.A.) and anthocyanin content in different parts of 3 Merlot grapes gathered at harvests 1986 and 1987 from control (GT) and girdled canes (Gia) (per g dry matter).

| ANNÉES   | 1986          |      |      |               |      |      | 1987          |      |      |               |      |      |      |
|--|---------------|------|------|---------------|------|------|---------------|------|------|---------------|------|------|------|
|  | RAMEAU TÉMOIN |      |      | RAMEAU INCISÉ |      |      | RAMEAU TÉMOIN |      |      | RAMEAU INCISÉ |      |      |      |
|  | GRAPPES       | GT1  | GT2  | GT3           | Gia1 | Gia2 | Gia3          | GT1  | GT2  | GT3           | Gia1 | Gia2 | Gia3 |
| <b>C.P.S.T. (I.F.C./g)</b>                       |               |      |      |               |      |      |               |      |      |               |      |      |      |
| Péricarpes                                       | 1,7           | 1,6  | 1,8  | 2,4           | 5,9  | 2,3  | 2,9           | 2,5  | 3,4  | 2,4           | 14,2 | 3,4  |      |
| Pépins   | 11,0          | 12,1 | 10,6 | 14,1          | 31,1 | 20,6 | 25,0          | 25,5 | 27,1 | 24,2          | 40,3 | 26,9 |      |
| <b>T.P.A. (mg/g)</b>                             |               |      |      |               |      |      |               |      |      |               |      |      |      |
| Péricarpes                                       | 22            | 26   | 31   | 22            | 82   | 32   | 14            | 13   | 23   | 9             | 162  | 30   |      |
| Pépins   | 104           | 106  | 110  | 90            | 247  | 125  | 183           | 165  | 158  | 172           | 305  | 216  |      |
| <b>ANTHOCYANES TOTALES DES PERICARPES (mg/g)</b> |               |      |      |               |      |      |               |      |      |               |      |      |      |
|  | 16,5          | 19,0 | 24,1 | 17,2          | 1,2  | 24,0 | 11,9          | 11,3 | 13,5 | 14,8          | 1,1  | 12,5 |      |
| <b>ANTHOCYANINES NON ACYLÉES (mg/g)</b>          |               |      |      |               |      |      |               |      |      |               |      |      |      |
|  | 11,7          | 14,1 | 18,1 | 10,5          | 0,4  | 17,5 | 6,8           | 6,9  | 8,5  | 10,2          | 0,6  | 8,1  |      |
| <b>Pourcentages</b>                              |               |      |      |               |      |      |               |      |      |               |      |      |      |
|  | 70,8          | 74,2 | 75,2 | 61,3          | 29,2 | 72,5 | 56,1          | 60,7 | 62,6 | 68,9          | 56,0 | 64,5 |      |
| <b>ANTHOCYANES ACYLÉES (mg/g)</b>                |               |      |      |               |      |      |               |      |      |               |      |      |      |
|  | 4,8           | 4,9  | 6,0  | 6,7           | 0,8  | 6,6  | 5,1           | 4,4  | 5,0  | 4,6           | 0,5  | 4,4  |      |
| <b>Pourcentages</b>                              |               |      |      |               |      |      |               |      |      |               |      |      |      |
|  | 29,2          | 25,8 | 24,8 | 38,7          | 70,8 | 27,5 | 43,9          | 39,3 | 37,4 | 31,1          | 44,0 | 35,5 |      |

— La teneur en anthocyanes des péricarpes tend à augmenter dans la grappe Gia1 située au-dessous des incisions alors qu'elle tend à diminuer dans la grappe Gia3 située au-dessus des incisions.

— Les péricarpes de la grappe Gia2 isolée par les 2 incisions ne contiennent que des traces d'anthocyanes. La synthèse et l'accumulation de ces pigments sont donc contrariées par cet isolement des portions basale et apicale du rameau. Toutes les molécules d'anthocyanines sont cependant présentes mais en proportions inférieures à celles des péricarpes des grappes témoins (GT2). Les anthocyanes à base de malvidine 3-monoglucoside (Mv-mG), qui est la seule anthocyanine présente sous forme acylée, constituent près de 80 % des anthocyanes totales. Cela pourrait signifier que, dans ces conditions, la malvidine est la première anthocyanidine synthétisée.

**Tanins des péricarpes:** Dans le cas des grappes témoins, les péricarpes les plus riches en tanins sont ceux de la grappe GT3. Les péricarpes de la grappe isolée entre les 2 incisions (Gia2) contiennent de très fortes quantités de tanins. Les différences par rapport aux grappes témoins sont beaucoup plus importantes en 1987 (Gia2 = 12 × GT2) qu'en 1986 (Gia2 = 3 × GT2):

— Les modifications de la teneur en tanins des péricarpes vont dans le sens d'une diminution dans la grappe Gia1 située au-dessous des incisions et, au contraire, dans le sens d'une augmentation dans la grappe Gia3 située au-dessus des incisions. L'importance de ces variations reste relativement faible, mais elle paraît plus nette en 1987, année pour laquelle l'accumulation des tanins a été la moins forte dans les péricarpes témoins.

**Tanins des pépins:** Les variations les plus importantes dues à la double incision affectent encore la grappe isolée Gia2 dont les pépins contiennent toujours près de deux fois plus de tanins que ceux de la grappe témoin GT2:

— Les pépins de la grappe Gia3 située au-dessus des incisions possèdent également plus de tanins que ceux de la grappe témoin GT3.

— Les pépins de la grappe Gia1 située au-dessous des incisions sont un peu moins riches en tanins que ceux de la grappe témoin GT1.

Les modifications de la teneur en tanins des pépins dues aux incisions vont donc dans le même sens que celles des tanins des péricarpes. Elles sont inverses de celles des anthocyanes de ces mêmes péricarpes (Fig. 2).

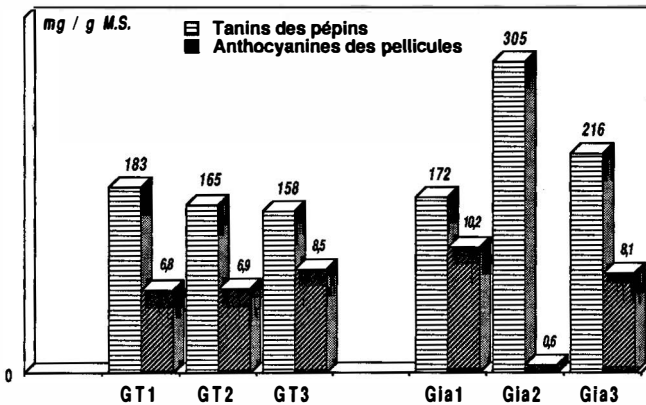


Fig. 2: Comparaison des teneurs en anthocyanes des péricarpes et en tanins proanthocyaniques des pépins des 3 grappes des rameaux témoins (GT) et des 3 grappes des rameaux soumis à une double incision (Gia) qui isole la grappe centrale Gia2 (Merlot noir, 1987).

Comparison of anthocyanin content of pericarps and tannin proanthocyanin content of seeds of 3 grapes from control canes (GT) and from girdled canes (Gia) of Merlot noir (1987).

## II — INFLUENCE DE L'ISOLEMENT DE LA GRAPPE CENTRALE PAR UNE DOUBLE INCISION ANNULAIRE SUR LES COMPOSÉS PHÉNOLIQUES DES FEUILLES

Les composés phénoliques des feuilles situées sur des rameaux non incisés: En 1987, les feuilles témoins les plus hautes, FT7 et FT8, ont exactement la même teneur en composés phénoliques totaux, quel que soit le mode d'expression (Tab. 2). Les feuilles FT6 en contiennent 2 fois plus et les feuilles basales (FT3 + FT4), 3 à 4 fois moins.

Tableau 2

Composition phénolique des feuilles du Merlot noir prélevées, à la vendange en 1987, sur des rameaux témoins (FT) et sur des rameaux soumis à une double incision (Fia) qui isole la grappe de rang 2.

Composition of leaf phenols of Merlot noir, gathered at harvest 1987 from control (FT) and girdled canes (Fia) with isolated grape 2.

| 1987                                 | RAMEAU TÉMOIN |        |        |        | RAMEAU INCISÉ |        |        |        |      |
|--------------------------------------|---------------|--------|--------|--------|---------------|--------|--------|--------|------|
|                                      | FEUILLES      | FT3+4  | FT6    | FT7    | FT8           | Fia3+4 | Fia6   | Fia7   | Fia8 |
| <b>C. P. S. T.</b>                   |               |        |        |        |               |        |        |        |      |
| IFC/g MS                             | 1,7           | 10,9   | 5,5    | 5,6    | 3,6           | 8,0    | 11,4   | 15,3   |      |
| IFC/feuille                          | 1,6           | 18,5   | 8,5    | 9,2    | 2,8           | 4,1    | 16,1   | 21,1   |      |
| <b>ANTHOCYANES<br/>TOTALES</b>       |               |        |        |        |               |        |        |        |      |
| en mg/g MS                           | 0,4           | 1,6    | 0,7    | 0,3    | 0,3           | 1,7    | 2,7    | 1,5    |      |
| en mg/feuille                        | 0,4           | 2,7    | 1,1    | 0,4    | 0,2           | 0,9    | 3,8    | 2,0    |      |
| <b>ANTHOCYANINES<br/>NON ACYLEES</b> |               |        |        |        |               |        |        |        |      |
| en mg/g MS                           | 0,4           | 1,5    | 0,7    | 0,2    | 0,3           | 1,5    | 2,5    | 1,2    |      |
| en mg/feuille                        | 0,4           | 2,5    | 1,0    | 0,4    | 0,2           | 0,8    | 3,5    | 1,7    |      |
| %                                    | 93,8          | 91,7   | 94,9   | 90,8   | 89,2          | 84,4   | 91,4   | 84,4   |      |
| Dp-mg                                | --            | 0,6    | 1,7    | 0,3    | 0,4           | 2,2    | 1,1    | 1,2    |      |
| Cy-mg                                | 58,3          | 43,7   | 53,5   | 47,6   | 38,3          | 34,4   | 52,3   | 35,7   |      |
| Pt-mg                                | --            | 0,2    | --     | 0,2    | 0,2           | 0,9    | 0,4    | 0,6    |      |
| Pn-mg                                | 30,9          | 45,0   | 34,9   | 32,8   | 37,2          | 42,6   | 35,8   | 42,7   |      |
| Mv-mg                                | 4,6           | 2,2    | 4,8    | 9,9    | 13,1          | 4,2    | 2,0    | 4,1    |      |
| <b>ANTHOCYANES<br/>ACYLEES</b>       |               |        |        |        |               |        |        |        |      |
| en mg/g MS                           | traces        | 0,1    | traces | traces | traces        | 0,3    | 0,2    | 0,2    |      |
| en mg/feuille                        | traces        | traces | traces | traces | traces        | 0,1    | 0,3    | 0,3    |      |
| %                                    | 6,2           | 8,3    | 5,1    | 9,2    | 10,8          | 15,6   | 8,6    | 15,6   |      |
| Acétates                             | 2,2           | 2,8    | 2,4    | 2,3    | 1,5           | 4,1    | 2,7    | 4,2    |      |
| Caféates                             | 1,4           | 2,9    | 1,2    | 2,2    | 2,0           | 4,0    | traces | traces |      |
| Coumarates                           | 2,6           | 2,6    | 1,5    | 4,7    | 7,3           | 11,5   | 5,8    | 11,4   |      |
| <b>TANINS (TPA)</b>                  |               |        |        |        |               |        |        |        |      |
| en mg/g MS                           | 21,1          | 64,6   | 32,4   | 36,2   | 28,6          | 49,5   | 89,2   | 125,1  |      |
| en mg/feuille                        | 20,4          | 109,8  | 50,3   | 59,8   | 22,3          | 25,2   | 125,8  | 172,7  |      |

Des anthocyanes sont détectées dans toutes ces feuilles témoins alors que leur pigmentation est à dominante verte. Les feuilles les plus riches sont les feuilles FT6, portées par un nœud sans organe oppositifolié, et les moins riches sont d'une part les feuilles FT8, physiologiquement plus jeunes, d'autre part les feuilles FT3 + FT4, les plus âgées.

— Les *anthocyanines* constituent plus de 90 % du total des anthocyanes de ces feuilles témoins. Cette proportion est toujours un peu plus forte (95 %) dans la feuille FT7 opposée à la grappe de rang 3 (GT3). L'anthocyanine la plus abondante est la

cyanidine 3-monoglucoside (Cy-mG) dont les teneurs sont supérieures à celles de la paeonidine 3-monoglucoside (Pn-mG), sauf dans les feuilles FT7 où ces teneurs s'inversent mais restent voisines. Dans toutes les feuilles, on trouve plus de malvidine 3-monoglucoside (Mv-mG) que de delphinidine 3-monoglucoside (Dp-mG), ce qui correspond à un profil anthocyanique un peu différent de celui trouvé jusqu'ici pour les feuilles rouges de Merlot noir au moment de la vendange (DARNÉ et GLORIES 1988). — Les *anthocyanes acylées* représentent de 5 à 9 % des anthocyanes totales. Les molécules les mieux représentées sont toujours des esters de malvidine 3-monoglucoside.

Les feuilles témoins le plus riches en *tanins proanthocyaniques* sont aussi les feuilles FT6 insérées sur un nœud dépourvu de grappe. Les feuilles les plus pauvres sont celles situées à la base du sarment (FT3 + FT4).

Modifications provoquées par la double incision: Les 4 lots de feuilles prélevées à la vendange sur les rameaux soumis à une double incision en 1987 contiennent aussi des anthocyanes (Tab. 2).

— Les feuilles Fia3 et Fia4, situées au-dessous de l'incision inférieure et qui sont plus ou moins jaunes à l'époque des vendanges, n'en contiennent que des traces. Leur composition anthocyanique diffère de celle des feuilles témoins FT3 et FT4 par des proportions plus élevées de la malvidine 3-monoglucoside sous sa forme libre et sous ses formes acylées.

— Les feuilles Fia7 et Fia8, situées au-dessus de l'incision supérieure et qui ont rougi précocement — aussitôt après la véraison de la grappe de rang 3 (Gia3) restée en relation avec elles — sont aussi celles qui possèdent le plus d'anthocyanes. La double incision a donc entraîné une augmentation de la teneur en anthocyanes dans ces feuilles par rapport aux feuilles témoins de mêmes rangs, et cette augmentation est d'autant plus importante que les feuilles sont en position plus apicale sur les rameaux incisés (Fia8 = 5 × FT8; Fia7 = 4 × FT7).

La double incision a également provoqué une augmentation de la teneur en tanins dans les feuilles. Cette augmentation est plus importante dans les feuilles qui sont situées au-dessus de l'incision supérieure, que dans les feuilles basales qui restent toujours les plus pauvres en tanins.

Ces résultats montrent que dans le cas des feuilles, les variations des teneurs en tanins suivent celles des anthocyanes: lorsque les feuilles sont riches en tanins, elles contiennent aussi davantage d'anthocyanes, et inversement, moins elles accumulent de tanins et moins elles synthétisent d'anthocyanes.

### III — COMPARAISON DU CONTENU PHÉNOLIQUE DES FEUILLES ET DES GRAPPES DES RAMEAUX INCISÉS

Si l'on considère maintenant l'ensemble des résultats relatifs aux feuilles et aux grappes des rameaux incisés au cours des cycles 1986 et 1987 (Tab. 3), il en ressort les faits suivants:

a) Quelle que soit l'année, les incisions pratiquées ont toujours provoqué les mêmes types de modification des teneurs dans les organes situés le long du rameau.

b) Si l'influence de la double incision s'est toujours traduite de la même manière, les conditions annuelles ont profondément modifié l'intensité des synthèses des différents composés analysés:

— En 1986, les *phénols totaux* sont en quantités toujours plus faibles dans les grappes qu'en 1987, et en quantités toujours plus élevées dans les feuilles. Il en est de même pour les tanins proanthocyaniques.

— Les *anthocyanes totales* apparaissent en quantités toujours beaucoup plus fortes à la fois dans les grappes et dans les feuilles en 1986. Cela montre que les conditions climatiques de l'année 1986 ont été plus favorables aux synthèses anthocyaniques que celles de l'année 1987.

Tableau 3

Comparaison, en fonction des années, des teneurs en tanins proanthocyaniques (T.P.A.) et en anthocyanes totales des feuilles (Fia) et des grappes (Gia) de Merlot noir prélevées à la vendange sur les rameaux incisés.

Comparison of the contents of proanthocyanin tannins (T.P.A.) and total anthocyanins of leaves (Fia) and grapes (Gia) of Merlot noir gathered at harvest time in two different years from girdled canes.

| COMPOSÉS<br>ANALYSÉS  | T.P.A.        |      | ANTHOCYANES   |      |
|-----------------------|---------------|------|---------------|------|
|                       | mg / 1 organe |      | mg / 1 organe |      |
| ANNÉES                | 1986          | 1987 | 1986          | 1987 |
| FEUILLES<br>Fia3+Fia4 | 130           | 22   | 4,1           | 0,2  |
| GRAPPES Gia1          | 2769          | 2983 | 850           | 610  |
| GRAPPES Gia2          | 1606          | 1929 | 4,8           | 3,5  |
| FEUILLES Fia6         | 392           | 25   | 24            | 0,8  |
| GRAPPES Gia3          | 1296          | 1572 | 437           | 88   |
| FEUILLES Fia7         | 295           | 126  | 8,7           | 3,8  |
| FEUILLES Fia8         | 318           | 173  | 8,8           | 2,0  |

### Discussion

L'ensemble des résultats obtenus conduit à suggérer l'existence de 2 voies de synthèse des anthocyanes différentes selon les organes:

Dans le cas des feuilles dont le métabolisme est perturbé par la sénescence ou par des incisions annulaires, cette synthèse proviendrait directement des sucres qui ne peuvent plus être exportés vers les raisins. Elle conduit aux molécules de cyanidine et de paéonidine, c'est-à-dire aux anthocyanidines les moins substituées qui semblent les premières formées, ainsi qu'à des flavanediols qui s'accumulent aux côtés des anthocyanes.

Dans le cas des baies, les données obtenues permettent d'envisager une voie de synthèse des anthocyanes pelliculaires indirectement à partir d'une fraction des tanins proanthocyaniques accumulés avant la véraison dans les pépins et les péricarpes, et non pas directement à partir des glucides de la baie comme cela a été suggéré jusqu'ici (PRIE et MULLINS 1976, 1980).

En effet, les premières molécules formées sont des molécules de malvidine et de delphinidine qui sont plus complexes car trisubstituées.

Par ailleurs, tous les résultats obtenus montrent qu'il existe une relation étroite entre l'accumulation des anthocyanes dans les pellicules et la disparition des tanins proanthocyaniques dans les pépins et les péricarpes:

— Sur les rameaux non incisés, les grappes qui vèrent les premières et qui, à la vendange sont les plus mûres, possèdent des pellicules plus riches en anthocyanes et des pépins pauvres en tanins par rapport aux baies dont la véraison est plus tardive. Précisons qu'une année «favorable» à la véraison (cas de 1986) détermine à la fois une forte synthèse d'anthocyanes pelliculaires et une forte diminution de tanins séminaux.

— Lorsque l'on pratique des incisions annulaires sur les rameaux principaux pour avancer la date de la véraison de certaines grappes, leurs baies prélevées à la vendange contiennent plus d'anthocyanes dans leurs pellicules et moins de tanins dans leurs pépins (Fig. 2).

— Inversement, lorsque des incisions permettent de retarder ou d'inhiber le phénomène de la véraison des baies: les baies qui ne parviennent pas à vérer accumulent des tanins dans leurs pépins (DARNÉ et BOUARD 1985).

Du point de vue physiologique, la capacité de synthèse des anthocyanes pourrait alors être liée à la capacité de pépins à exporter des précurseurs anthocyaniques préalablement accumulés au cours de la période comprise entre la nouaison (formation des pépins) et la véraison, c'est-à-dire pendant la phase de maturation de ces pépins.

La synthèse des anthocyanes dans les pellicules ne serait alors qu'un épiphénomène de la maturité des pépins et, de ce fait, dépendrait davantage des conditions climatiques qui, avant la véraison, influencent la formation et la maturation des pépins que de celles qui surviennent entre la véraison et la maturité des raisins. En outre, cette synthèse nécessite l'intervention d'une substance, émise par les feuilles, dont on peut penser qu'elle agit en activant une ou plusieurs des enzymes impliquées dans les étapes de la transformation des tanins en anthocyanes.

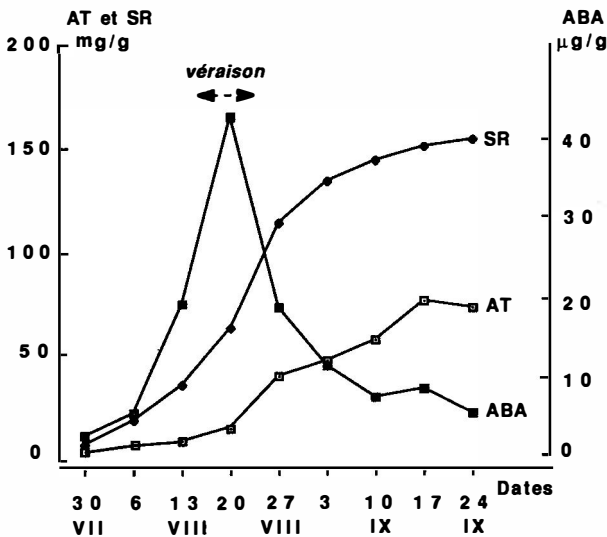


Fig. 3: Comparaison des courbes d'évolution des anthocyanes totales des pellicules (AT en mg/g M.S.), des sucres réducteurs (SR en mg/g M.F.) et de l'acide abscissique (ABA en µg/g M.S.) des péricarpes des baies de Cabernet Sauvignon (1985).

Comparison of the formation of total anthocyanins in berry skin (AT in mg/g dry matter), reducing sugars (SR, in mg/g fresh weight) and abscisic acid (ABA in µg/g dry matter) in pericarps of Cabernet Sauvignon (1985).



Etant donné que dans les conditions normales de la culture de la vigne, cette synthèse débute environ 3 semaines avant que le changement de la couleur des baies soit visible (DARNÉ 1988), cela revient à admettre que cette substance hypothétique est également émise par les feuilles 3 semaines environ avant la véraison. Les observations les plus récentes montrent que se produisent alors dans la baie non seulement une reprise de l'activité des enzymes du métabolisme phénolique, notamment de la phénylalanine ammonia lyase (HRAZDINA *et al.* 1984), mais aussi le début d'une accumulation de l'acide abscissique (ABA) dont la teneur augmente jusqu'à une valeur maximale qui marque la fin de la véraison (BROQUEDIS 1987).

La concomitance entre le début de la synthèse anthocyanique et celui de l'accumulation de l'ABA dans les baies étant très nette (Fig. 3), cela nous amène à penser que cet inhibiteur de croissance pourrait jouer un rôle dans le métabolisme anthocyanique en intervenant, par exemple, au niveau des enzymes comme l'ont déjà envisagé PIRIE et MULLINS (1976, 1980). Il est en effet possible, mais cela reste à démontrer, que l'ABA, dont on sait qu'il est synthétisé essentiellement dans les feuilles et qu'il agit sur la maturation des pépins (BROQUEDIS 1987), soit la substance foliaire mise en évidence par les expériences d'incisions annulaires.

### Références bibliographiques

- BROQUEDIS, M.; 1987: L'acide abscissique et l'abscissate de  $\beta$ -D-glucopyranose dans le développement des baies de raisin, la germination des pépins et la formation des racines sur les boutures de vigne. Thèse d'Etat Univ. Bordeaux I, France.
- DARNÉ, G.; 1987: La composition anthocyanique des feuilles vertes, rouges et jaunes de *Vitis vinifera* L. var. Merlot noir à différents stades du cycle annuel. *Connaiss. Vigne Vin* **21**, 289—294.
- —; 1988: Evolution des différentes anthocyanes des pellicules de Cabernet Sauvignon au cours du développement des baies. *Connaiss. Vigne Vin* **22**, 225—231.
- —; 1991: Recherches sur la composition en anthocyanes des grappes et des feuilles de vigne. Thèse d'Etat Univ. Bordeaux I, France.
- —; BOUARD, J.; 1985: Influence de l'incision annulaire sur la qualité des pépins de raisin: conséquences sur leur teneur en composés phénoliques. *Connaiss. Vigne Vin* **19**, 73—80.
- —; GLORIES, Y.; 1987: Considérations nouvelles sur la synthèse des anthocyanes des baies de raisin au cours de la véraison. In: *Physiologie de la Vigne*. 3. Symp. Intern. *Physiol. Vigne*, 24—27 Juin 1986, Bordeaux, France, 132—137. O.I.V., Paris.
- —; — —; 1988: Les anthocyanes des feuilles des différentes variétés de *Vitis vinifera* L. entre la véraison des raisins et la chute des feuilles. *Vitis* **27**, 71—78.
- —; MADERO-TAMARGO, 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.
- HRAZDINA, G.; PARSONS, G. F.; MATTICK, L. R.; 1984: Physiological and biochemical events during development and maturation of grape berries. *Amer. J. Enol. Viticult.* **35**, 220—227.
- PIRIE, A.; MULLINS, M. G.; 1976: Changes in anthocyanin and phenolics content of grape leaf and fruit tissues treated with sucrose, nitrate, and abscisic acid. *Plant Physiol* **58**, 468—472.
- —; — —; 1980: Concentration of phenolics in the skin of grape berries during fruit development and ripening. *Amer. J. Enol. Viticult.* **31**, 34—36.