

Relation entre les variations du contenu en acides gras des bourgeons latents et des entre-nœuds de la vigne (*Vitis vinifera* L. var. Merlot) et leur teneurs en eau et en acide abscissique

T. KOUSSA¹⁾ et MONIQUE CHERRAD²⁾

¹⁾Laboratoire de Physiologie et Pathologie Végétales, Faculté des Sciences, Université Chouaïb Doukkali, El Jadida, Maroc

²⁾Institut de la Vigne de Bordeaux, Laboratoire des Sciences de la Vigne, Université Bordeaux I, Talence, France

Résumé

Au cours du cycle annuel, la teneur en acide arachidique (C20:0) des entre-nœuds de vigne est faible et stable. Dans les bourgeons latents, le C20:0, identifié ici pour la première fois dans ces organes, est présent en forte quantité pendant la phase de dormance et en teneur plus faible pendant le reste du cycle. Les teneurs des autres acides gras des bourgeons sont généralement supérieures à celles des entre-nœuds avec des variations similaires.

Chaque diminution de la teneur en eau dans les bourgeons au cours du cycle annuel s'accompagne d'une augmentation de la proportion du C20:0. Cet allongement de la chaîne aliphatique est concomitant de l'accumulation de l'acide abscissique (ABA), phénomène qui a pu être reproduit par déshydratation des bourgeons à 25 °C. La diminution de la teneur en eau s'accompagne également de l'augmentation de la proportion de l'acide oléique et de celle de l'acide linoléique. Cette dernière commence à diminuer dès que la déshydratation devient excessive. Au contraire, lorsque la teneur en eau augmente au cours du cycle annuel ou lorsque les bourgeons sont traités à 2 °C, la teneur en ABA diminue s'accompagnant d'une accumulation des acides palmitique et linoléique. Tous ces phénomènes, très nets dans le cas des bourgeons, le sont beaucoup moins dans le cas des entre-nœuds. Le rôle de l'ABA dans les modifications de la composition des acides gras des bourgeons et des entre-nœuds et son influence sur les échanges hydriques avec le milieu extérieur sont discutés.

Levels and composition of fatty acids in buds and internodes of *Vitis vinifera* L. cv. Merlot and their relationship with ABA and water content

S u m m a r y : During the annual cycle, the level of arachidic acid (C20:0) in internodes of *Vitis vinifera* cv. Merlot was low and stable, while in buds the level of C20:0 was increased during the period of dormancy

compared to the growth period. To our knowledge, this is the first report identifying C20:0 in buds of grapevines. In most cases, levels of other fatty acids were increased in buds compared to internodes, with a development similar to C20:0.

Each decrease of water content in buds during the annual cycle was accompanied by an increase of the C20:0 proportion and the endogenous abscisic acid (ABA) level. These results have been reproduced on buds exposed to conditions favouring dehydration (25 °C). The decrease of water content was also accompanied by an increase of the proportions of oleic and linolenic acids (C18:3). If dehydration was intensive and accompanied by an irreversible loss of the bud burst ability, the C18:3 proportion decreased. If however the water content of buds increased during the annual cycle or if buds were stored at 2 °C, the ABA content decreased and was accompanied by an increase of the proportions of palmitic and linoleic acids. All these phenomenons were observed in internodes, but were less clear than in the buds. The effect of ABA on the composition of fatty acids in buds and internodes is discussed in relation to water exchange between grape and ambient air.

Key words : fatty acids, abscisic acid, water content, chilling, buds, internodes, *Vitis vinifera*.

A b r é v i a t i o n s : Acides gras totaux (AGT), acides gras insaturés (AGI), acides gras saturés (AGS). Acides palmitique (C16:0), stéarique (C18:0), oléique (C18:1), linoléique (C18:2), linoléique (C18:3) et arachidique (C20:0). Matière sèche (MS), acide abscissique (ABA).

A b b r e v i a t i o n s : Total fatty acids (AGT), unsaturated fatty acids (AGI), saturated fatty acids (AGS). Palmitic (C16:0), stearic (C18:0), oleic (C18:1), linoleic (C18:2), linolenic (C18:3) and arachidic (C20:0) acids. Dry weight (DW), abscisic acid (ABA).

Introduction

L'importance des acides gras (AG) dans la régulation de la perméabilité des membranes végétales à l'eau et aux solutés a été évoquée à plusieurs reprises, notamment lors

d'une exposition des plantes à un stress hydrique (STEWART et BEWLEY 1982; PUKACKA 1989; PHAM THI *et al.* 1990; TETTEROO *et al.* 1996). Les travaux relatifs à cet aspect, ont porté généralement sur les feuilles et les graines.

Chez la vigne, les principaux travaux réalisés sur les AG ont concerné les modifications de leur composition dans les pépins sous l'influence du froid ou au cours de l'hydratation nécessaire à la germination (LAVAUD 1984, 1989). En revanche, à notre connaissance, aucun travail n'a été effectué sur les AG des bourgeons ou des entre-nœuds en relation avec les variations de leur teneur en eau. Cela était pourtant intéressant, puisque le degré d'hydratation de ces deux organes est élevé pendant la phase de croissance et à l'approche du débourrement, alors qu'il est faible pendant l'hiver. Ces variations de la teneur en eau laissent supposer l'implication de certaines propriétés des membranes des deux organes, et notamment celles de leurs AG constitutifs, dans le contrôle des échanges hydriques avec le milieu extérieur.

Par ailleurs, certains auteurs ont signalé que l'acide abscissique (ABA) pouvait agir sur la composition lipidique des cellules végétales en augmentant la rigidité de la membrane plasmique (LESHEM *et al.* 1990) ce qui réduit sa perméabilité à l'eau et aux solutés (LEA et COLLINS 1979; STILWELL *et al.* 1990).

Dans ce travail, nous avons cherché à établir une relation entre les variations de la teneur en eau des bourgeons et des entre-nœuds et leur contenu en AG et en ABA au cours du cycle annuel et sous l'influence d'une déshydratation et d'un traitement au froid.

Matériel et Méthodes

Cette étude a été réalisée sur une variété de *Vitis vinifera* L., le Merlot noir. Les prélèvements, effectués dans la collection du Centre INRA de Bordeaux, ont porté sur deux périodes couvrant le cycle annuel de la vigne.

Pour chaque prélèvement, les 10 bourgeons à partir de la base d'un sarment de l'année ainsi que les trois premiers entre-nœuds de type N1-N2, compris entre deux vrilles consécutives (BOUARD 1967), ont été prélevés, immédiatement fixés dans de l'azote liquide, puis lyophilisés.

L'extraction des AG et leur dosage par chromatographie en phase gazeuse ont été réalisés selon la méthode précédemment décrite (KOUSSA *et al.* 1998 b). Celle de l'ABA libre et son dosage par chromatographie liquide à haute performance ont été effectués au moyen de la méthode et des conditions décrites par KOUSSA *et al.* (1994 a). La teneur en eau des deux organes, exprimée en pourcentage par rapport au poids frais, a également été déterminée.

Les résultats présentés dans ce travail représentent la moyenne de trois répétitions. L'erreur standard est toujours inférieure à 8 %.

Résultats et Discussion

Comparaison du contenu en acides gras au cours du cycle annuel: Les résultats obtenus (Fig. 1) confirment la présence et le type d'évolution des acides palmitique (C16:0), stéarique (C18:0), oléique (C18:1), linoléique (C18:2) et linoléinique (C18:3) tels qu'ils ont été signalés dans les entre-nœuds (ATALAY *et al.* 1978) et dans les bourgeons (ALSAIDI 1975) de la vigne. Ils montrent aussi que l'acide arachidique (C20:0), signalé auparavant dans les entre-nœuds de la vigne pendant la phase de post-dormance (LAVAUD 1982), est toujours présent dans ces organes, en quantité très faible et stable tout au long du cycle annuel. De plus, cet acide a pu être mis en évidence, pour la première fois, dans les bourgeons latents où il est présent en forte quantité entre début septembre et début novembre (Fig. 1 a), c'est-à-dire pendant les phases d'entrée en dormance et de dormance (KOUSSA *et al.* 1994 a). Cette forte teneur est atteinte suite à une brusque accumulation qui débute vers la fin juillet. Une diminution tout aussi intense et rapide entre le début et la mi-novembre, puis plus lente par la suite réduit fortement la teneur en C20:0 pour atteindre des valeurs très faibles au débourrement (22 mars). Cette chute brutale de la teneur en C20:0 ne semble pas due à une simple transformation en l'un des AG analysés puisque la quantité des acides gras totaux (AGT) diminue également (Fig. 2 b).

Les teneurs des différents AG des bourgeons sont généralement supérieures à celles des entre-nœuds avec des variations analogues (Fig. 1). Des exceptions sont, néanmoins, observées essentiellement pendant la phase de dormance où la teneur en C18:2 devient plus élevée dans les entre-nœuds que dans les bourgeons suite à des variations inverses (Fig. 1 b). De même, le contenu en C16:0 des bourgeons devient sensiblement égal à celui des entre-nœuds entre la mi-novembre et fin janvier (Fig. 1 a). La prédominance des teneurs en AG des bourgeons par rapport à celles des entre-nœuds laisse donc apparaître un comportement inverse à celui observé pour ces deux organes concernant les glucides (KOUSSA *et al.* 1998 a). Cette différence est probablement due à la nature des tissus constituant les deux organes puisque l'utilisation des AG semble surtout liée à l'expansion et à la différenciation des organes photosynthétiques (DOMAN *et al.* 1982).

Relation entre les variations des différents acides gras et le teneur en eau au cours du cycle annuel: Les teneurs en eau des bourgeons et des entre-nœuds évoluent généralement à l'inverse de leur contenu en AGT (Fig. 2 a, b), ce qui semble en accord avec ce qui a été signalé par TETTEROO *et al.* (1996) chez *Daucus carota* L..

Lorsque l'on exprime les différents AG saturés (AGS) en proportions par rapport aux AGS totaux, il ressort qu'à toute diminution de la teneur en eau des bourgeons, correspond à une augmentation de la proportion du C20:0 et à une diminution de celle du C16:0 et c'est l'inverse pour toute augmentation du degré d'hydratation (Fig. 2 a, c). La

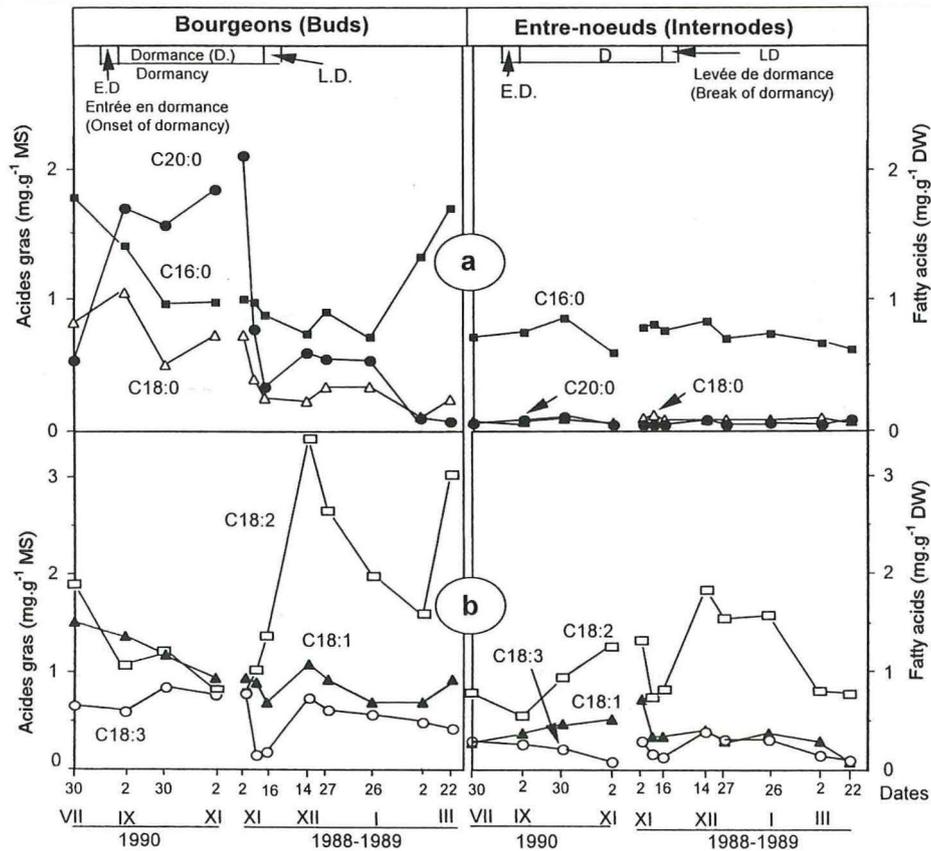


Fig. 1: Évolution des teneurs des différents acides gras dans les bourgeons et dans les entre-nœuds au cours du cycle annuel.

Development of fatty acids content in buds and internodes during the annual cycle.

diminution de la teneur en eau au cours du cycle annuel, s'accompagne donc d'un allongement de la chaîne aliphatique des AG, résultat en accord avec les travaux de FINKELSTEIN et SOMMERVILLE (1989) et de HOLBROOK *et al.* (1992). Un tel fait semble attribuer au C20:0 un rôle dans la réduction de la perte en eau des bourgeons pendant la phase de dormance. L'hydratation ne serait alors possible que lorsque la proportion du C20:0 diminue fortement au profit de celle du C16:0 vers la fin janvier. Dans les entre-nœuds, les faibles variations des proportions du C20:0 et du C16:0 ne permettent pas de mettre en évidence de façon aussi évidente ce type de variation.

Par ailleurs, les teneurs en eau des bourgeons et des entre-nœuds varient généralement à l'inverse de leurs proportions en C18:3 et en C18:1 (par rapport aux AG saturés totaux) et dans le même sens que celles de leur C18:2 (Fig. 2 a, d). Ce type de variation de la proportion des AG insaturés peut être interprété comme étant le résultat d'une inhibition de la transformation du C18:1 en C18:2 et de l'augmentation du degré d'insaturation au profit du C18:3. Une telle hypothèse permet donc d'expliquer le ralentissement de la perte en eau puisque l'augmentation du degré d'insaturation provoque un encombrement stérique qui réduit la déshydratation (MAZLIAK 1992). Au contraire, lorsque la proportion du C18:2 augmente aux dépens de celles du C18:1 et du C18:3, l'hydratation des deux organes peut avoir lieu si les conditions d'environnement sont favorables.

Influence d'une déshydratation progressive sur la composition en acides gras: Pour confirmer l'existence de la relation mise en évidence entre les AG et la teneur en eau, 4 lots de sarments ont été récoltés le 26 octobre pendant la phase de dormance et conservés à 25 °C pour favoriser leur déshydratation. Des prélèvements de bourgeons et d'entre-nœuds ont été effectués au bout de 0 (témoin), 2, 16, 33 et 64 jours. Ce traitement fait passer la teneur en eau des bourgeons de 36 à 8 % et celui des entre-nœuds de 46 à 23 % en l'espace de 64 jours.

Au cours des deux premiers jours de déshydratation, la teneur des AGT augmente dans les deux organes (résultats non présentés) ce qui paraît être une réponse de défense de la plante pour réparer les dommages subis par les membranes comme c'est le cas des graines d'*Acer saccharinum* L. (PUKACKA 1989). Par la suite, alors que dans les bourgeons, l'accumulation des AGT est fortement ralentie c'est une diminution qui est notée dans les entre-nœuds.

Comme dans le cas du cycle annuel, la déshydratation des bourgeons s'accompagne d'un allongement de la chaîne aliphatique puisque la proportion du C20:0 augmente fortement aux dépens de celles du C16:0 et du C18:0 durant toute la période de dessiccation. En revanche, dans les entre-nœuds, les faibles variations des différents AG ne permettent pas de faire ressortir l'existence de ce même phénomène de façon nette.

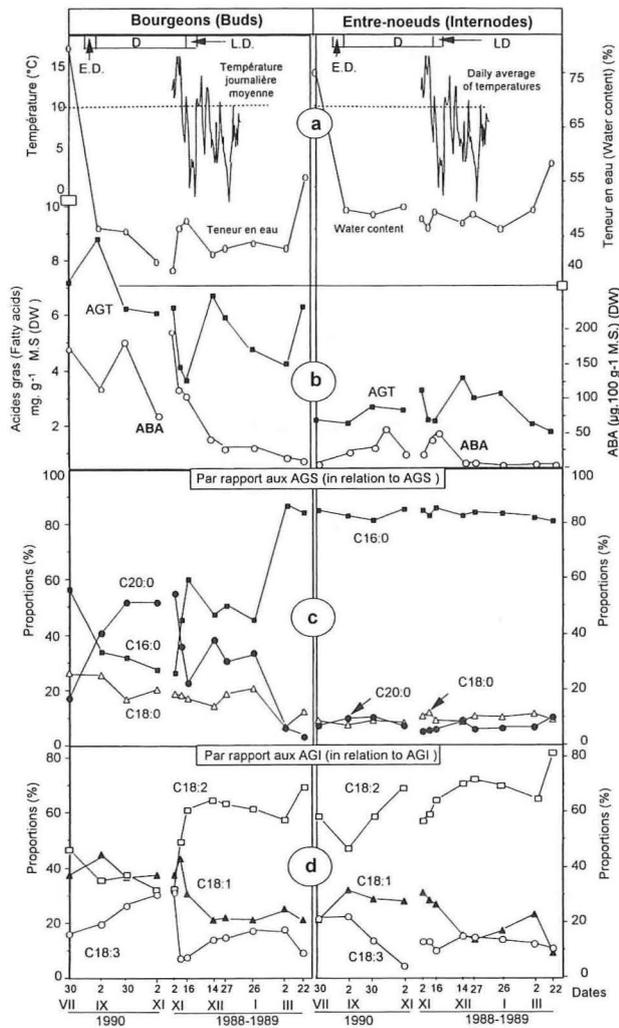


Fig. 2: Évolution des teneurs en eau et en ABA ainsi que des proportions des différents acides gras dans les bourgeons et dans les entre-nœuds au cours du cycle annuel. Les températures journalières moyennes ainsi que certaines phases du développement des bourgeons sont indiquées. (ED; D; LD: voir Fig. 1)

Development of water content, ABA levels and fatty acids percentages in buds and internodes during the annual cycle. The daily mean temperatures and some phases of bud development are showed. (ED; D; LD: see Fig. 1)

Dans les bourgeons, ce traitement provoque également une diminution de la proportion du C18:2 au profit du C18:1 et du C18:3 pendant les deux premiers jours. La déshydratation semble donc s'accompagner de l'inhibition de la transformation du C18:1 en C18:2 et d'une stimulation de la formation du C18:3 à partir du C18:2 comme c'est le cas du cycle annuel. Mais par la suite, quand cette déshydratation devient excessive provoquant une perte irréversible de l'aptitude au débourrement, la proportion du C18:3 commence à diminuer probablement par transformation en un autre AG de chaîne plus longue. Un tel fait suggère que le C18:3 s'oppose à la sortie de l'eau mais lorsque sa proportion diminue, la régulation des échanges avec le milieu extérieur ne peut plus avoir lieu convenablement. Dans les entre-nœuds, en revanche, on ne retrouve pas exactement les mêmes variations puisque la dessicca-

tion excessive induit une augmentation de la proportion du C18:2 et la diminution de celles du C18:1 et du C18:3.

Influence du froid sur la composition en acides gras: En présence des conditions favorables, le début de l'augmentation du pouvoir d'hydratation des bourgeons et des entre-nœuds n'est observé qu'après la phase de la levée de la dormance (KOUSSA 1994 b) c'est-à-dire lorsque la proportion du C18:2 a fortement augmenté et que celle du C20:0 a chuté (Fig. 2 c, d). Ces variations des proportions en AG coïncidant avec la diminution des températures moyennes journalières suggèrent que le froid en est la principale cause (Fig. 1 a) ce qui semble confirmer certains travaux concernant le C18:2 (SIMONOVITCH *et al.* 1968; THOMPSON 1980; LAVAUD 1989). L'hydratation des deux organes ne semble alors possible que lorsque la proportion du C18:2 augmente fortement aux dépens du C18:1 et du C18:3 et que celle du C20:0 chute au profit du C16:0. Les proportions, élevées pour le C18:2 et faibles pour le C20:0, observées dans les deux organes à l'approche du débourrement au moment où leurs teneurs en eau augmentent fortement est en faveur de cette supposition (Fig. 2).

Pour confirmer cette hypothèse, des lots identiques de sarments ont été récoltés le 26 octobre pendant la phase de dormance et conservés à 2 °C. Des prélèvements de bourgeons et d'entre-nœuds ont été effectués au bout de 0 (témoin), 9 et 56 jours.

Au bout de 56 jours, le traitement au froid a provoqué une augmentation des possibilités d'hydratation des deux organes ainsi qu'une accumulation des AGT, intense dans les bourgeons et faible dans les entre-nœuds (résultats non présentés), principalement due aux variations du C18:2. Dans les bourgeons, le froid semble également induire une augmentation de la proportion du C16:0 aux dépens du C20:0 et de celle du C18:2 aux dépens du C18:1 et du C18:3. Ces variations sont observées essentiellement pendant les 9 premiers jours de traitement. Dans les entre-nœuds, cette action du froid est beaucoup moins marquée et semble se produire durant toute la période de traitement. Ces résultats confirment donc que le froid est responsable de la diminution de la chaîne aliphatique des AG au profit du C16:0 ainsi que de l'augmentation de la proportion du C18:2. De tels faits suggèrent que l'augmentation des possibilités d'hydratation des deux organes observées au cours du cycle annuel (KOUSSA *et al.* 1994 b) est probablement la conséquence des modifications de la composition de leur AG.

Relation entre la teneur en acides gras et le contenu en acide abscissique: Dans les bourgeons, la teneur en ABA, de valeur élevée le 30 juillet, diminue pour marquer un premier minimum le 26 août (Fig. 2 b) suivie d'un maximum le 30 septembre. La teneur en ABA diminue de nouveau, fortement au départ et plus lentement par la suite. En revanche, la teneur en ABA des entre-nœuds, très faible le 30 juillet (Fig. 2 b), augmente lentement pour marquer un maximum entre fin septembre et début novembre. Par la suite, elle diminue jusqu'à la mi-décembre où sa valeur demeure très faible jusqu'au débourrement.

Pendant l'hiver, les teneurs en AGT des bourgeons et des entre-nœuds évoluent globalement dans le même sens que celles de leur ABA (Fig. 2 b). En accord avec certains auteurs (HOLBROOK *et al.* 1992; ZOU *et al.* 1995; TETTEROO *et al.* 1996), ces résultats suggèrent que l'ABA favorise l'accumulation des AGT. L'augmentation de la teneur en ABA observée dans les bourgeons pendant les 64 jours de leur conservation à 25 °C se faisant dans le même sens que les variations de leur teneur en AGT est en faveur de cette hypothèse. Il en est de même dans le cas des entre-nœuds où les variations de la teneur en ABA (accumulation pendant les 16 premiers jours de traitement et diminution par la suite) se font généralement dans le même sens que celle de leur AGT. Il convient, toutefois, de signaler que lorsque les températures journalières sont faibles, la diminution de la teneur en ABA s'accompagne d'une augmentation de celle des AGT aussi bien au cours du cycle annuel (Fig. 2 a, b) qu'à l'issue d'un traitement à 2 °C. Dans ces conditions, on est amené à penser que l'ABA favoriserait l'accumulation des AGT dans les deux organes, mais que cette action peut être remplacée par celle du froid.

Dans les bourgeons, la comparaison des variations de la teneur en ABA avec celles de la proportion du C20:0 fait apparaître une évolution généralement dans le même sens aussi bien au cours du cycle annuel (à partir de l'entrée en dormance) (Fig. 2 b, c) que dans le cas des traitements à 25 °C et à 2 °C. Toute réduction de la teneur en ABA s'accompagne d'une diminution de la proportion du C20:0 et c'est l'inverse lorsque la teneur en ABA augmente. Au contraire, la proportion du C16:0 présente une variation inverse à la teneur en ABA. Dans les entre-nœuds, en revanche, ce type de variation n'a pas pu être mis en évidence de façon nette. En accord avec les travaux de HOLBROOK *et al.* (1992), ces résultats suggèrent que l'accumulation de l'ABA stimule l'allongement de la chaîne aliphatique qui se ferait vers le C20:0 essentiellement aux dépens du C16:0 puisque la proportion du C18:0 ne varie que faiblement. Selon NORTON et HARRIS (1975), HOLBROOK *et al.* (1992) et WILMER *et al.* (1998), cette action de l'ABA sur le métabolisme lipidique se ferait par la stimulation de l'activité de l'élongase.

Par ailleurs, au cours du cycle annuel (particulièrement à partir de la phase de la levée de la dormance) ainsi que dans le cas de la conservation à 2 °C ou à 25 °C, les teneurs en ABA des bourgeons et des entre-nœuds varient généralement dans le sens inverse de leur proportion en C18:2 et dans le même sens que celles du C18:3 et du C18:1 (Fig. 2 b, d). L'ABA semble donc favoriser l'augmentation du degré d'insaturation en faveur du C18:3 aux dépens du C18:2 et inhiber la transformation du C18:1 en C18:2. L'augmentation de la proportion du C18:1 qui s'ensuit est en accord avec les travaux de QI *et al.* (1998) qui signalent qu'un traitement avec de l'ABA provoque une accumulation des AG de longues chaînes monoinsaturés et particulièrement le C18:1. En revanche, lorsque la teneur en ABA diminue, c'est l'effet inverse qui semble se produire. Il convient, toutefois, de noter que dans le cas d'une déshydratation excessive, la proportion du C18:3

diminue dans les deux organes indépendamment des variations de leur teneur en ABA.

Conclusion

Il ressort finalement de cette étude que les échanges d'eau des bourgeons et des entre-nœuds avec le milieu extérieur sont en étroite relation avec leur composition en AG. Les modifications de cette dernière déterminant la diminution ou l'augmentation de la teneur en eau des deux organes semblerait sous la dépendance de l'ABA. Cette hormone paraît agir comme le signal émis par la plante pour déclencher un mécanisme de défense permettant de limiter les échanges hydriques avec le milieu extérieur pour assurer notamment la vie ralentie des organes lorsque les conditions externes sont défavorables.

La détermination des différentes catégories lipidiques apporterait certainement des précisions complémentaires quant à la compréhension du mode d'action de l'ABA sur le métabolisme lipidique et par conséquent sur la régulation des variations de la teneur en eau des bourgeons et des entre-nœuds. La maîtrise des différents facteurs régissant ce phénomène pourrait, éventuellement, permettre d'établir un test biochimique pour la sélection des variétés résistantes à la sécheresse.

Références

- ALSAIDI, I.; 1975: Recherches physiologiques, histologiques et cytologiques sur les bourgeons de la Vigne (*Vitis vinifera* L. var. Ugni blanc) au cours de leur cycle végétatif. Thèse troisième Cycle, Bordeaux.
- ATALAY, D.; FERCHAUD, J.; BOUARD, J.; 1978: Caractérisation et interprétation des différentes phases de l'évolution des acides gras et notamment de l'acide linoléique dans les rameaux principaux de la vigne. C. R. Acad. Sci. série D **286**, 273-276.
- BOUARD, J.; 1967: Relation entre certains phénomènes rythmiques de croissance et la localisation des doubles noeuds sur les sarments de *Vitis vinifera* L. var. Ugni blanc. C. R. Acad. Sci., Paris **264**, 307-310.
- DOMAN, D. C.; WALKER, J. C.; TRELEASE, R. N.; MOORE, B. D.; 1982: Metabolism of carbohydrate and lipid reserves in germinated cotton seeds. *Planta* **155**, 502-510.
- FINKELSTEIN, R.; SOMERVILLE, C.; 1989: Abscisic acid or high osmoticum promote accumulation of long-chain fatty acids in developing embryos of *Brassica napus*. *Plant Sci.* **61**, 213-217.
- HOLBROOK, L. A.; MAGUS, J. R.; TAYLOR, D. C.; 1992: Abscisic acid induction of elongase activity, biosynthesis and accumulation of very long chain monounsaturated fatty acids and oil body proteins in microspore-derived embryos of *Brassica napus* L. cv. Reston. *Plant Sci.* **84**, 99-115.
- KOUSSA, T.; BROQUEDIS, M.; BOUARD, J.; 1994 a: Importance de l'acide abscissique dans le développement des bourgeons latents de vigne (*Vitis vinifera* L. var. Merlot) et plus particulièrement dans la phase de levée de dormance. *Vitis* **33**, 63-67.
- ; -; -; 1994 b: Relations entre la teneur en acide abscissique des bourgeons latents de vigne (*Vitis vinifera* L. var. Merlot noir) et leur teneur en eau. *J. Int. Sci. Vigne Vin* **28**, 203-211.
- ; CHERRAD, M.; BERTRAND, A.; BROQUEDIS, M.; 1998 a: Comparaison de la teneur en amidon, en glucides solubles et en acides abscissique des bourgeons latents et des entre-nœuds au cours du cycle végétatif de la vigne. *Vitis* **37**, 5-10.
- ; -; -; ZAOU, D.; BROQUEDIS, M.; 1998 b: Composition et teneur en acides gras des feuilles de *Vitis vinifera* L. var. Cabernet Sauvignon atteintes d'Eutypiose. *J. Int. Sci. Vigne Vin* **32**, 11-16.

- LAVAUD, J. J.; 1982: Mise en évidence de l'acide arachidique dans les sarments et les boutures d'Ugni blanc. *Conn. Vigne Vin* **16**, 165-169.
- -; 1984: Dégénération des réserves lipidiques des pépins de raisin au cours de la phase de réhydratation nécessaire à leur germination. *Conn. Vigne Vin* **4**, 283-286.
- -; 1989: Influence de la conservation au froid des sarments de *Vitis vinifera* L. var. Ugni blanc sur les constituants lipidiques des boutures au cours de la rhizogénèse. *Conn. Vigne Vin* **23**, 67-75.
- LEA, E. J. A.; COLLINS J. C.; 1979: The effect of the plant hormone abscisic acid on lipid bilayer membranes. *New Phytol.* **82**, 11-18.
- LESHEM, Y. Y.; COJOCARU, M.; MARGEL, S.; EL-ANI, D.; LANDAU, E. M.; 1990: A biophysical study of abscisic acid interaction with membrane phospholipid components. *New Phytol.* **116**, 487-498.
- MAZLIAK, P.; 1992: Les effets du froid sur les biomembranes. In: CÔME, D.: *Les Végétaux et le Froid*, 3-26. Hermann Ed. Paris, Sci. Arts.
- NORTON, G.; HARRIS, J. F.; 1975: Compositional changes in developing rape seed (*Brassica napus* L.). *Planta* **123**, 163-174.
- PHAM, THI A. T.; VIEIRA DA SILVA, J.; MAZLIAK, P.; 1990: The role of membrane lipids in drought resistance of plants. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **137** (1), 99-114.
- PUKACKA, S.; 1989: The effect of desiccation on viability and phospholipid composition of *Acer sacharinum* L. seeds. *Trees* **3**, 144-148.
- QI, Q.; ROSE, P. A.; ABRAMS, G. D.; TAYLOR, D. C.; ABRAMS, S. R.; CUTLER, A. J.; 1998: (+)-Abscisic acid metabolism, 3-ketoacyl-coenzyme A synthase gene expression, and very-long-chain monounsaturated fatty acid biosynthesis in *Brassica napus* embryos. *Plant Physiol.* **117**, 979-987.
- SIMONOVITCH, D.; RHEAUME, B.; POMEROY, K.; LEPAGE, M.; 1968: Phospholipid, protein, and nucleic acid increase in protoplasm and membrane structures associated with development of extreme freezing resistance in black locust tree cells. *Cryobiology* **5**, 202-225.
- STEWART, R. C.; BEWELEY, J. D.; 1982: Stability and synthesis of phospholipids during desiccation and rehydration of a desiccation-tolerant and desiccation-intolerant moss. *Plant Physiol.* **69**, 724-727.
- STILWELL, W.; CHANG, Y. F.; WASSALL, S. R.; 1990: Plant sterol inhibition of abscisic acid induced perturbations in phospholipid bilayers. *Biochem. Biophys. Acta* **1024** (2), 345-351.
- TETTEROO, F. A. A.; DE BRUIJN, A. Y.; HENSEMANS, R. N. M.; WOLKERS, W. F.; VAN AELST, A. C.; HOEKSTRA, F. A.; 1996: Characterization of membrane properties in desiccation-tolerant and -intolerant carrot somatic embryos. *Plant Physiol.* **111**, 403-412.
- THOMPSON, G. A. jr.; 1980: The regulation of membrane lipid metabolism. Chemical Rubber Company. West Palm Beach, Florida. (Cited in LAVAUD 1989, see above.)
- WILMER, J. A.; LESSIRE, R.; HELSPER, J. P. F. G.; VAN DER PLAS, L. H. W.; 1998: Regulation of elongase activity by abscisic acid and temperature in microspore-derived embryos of oil seed rape (*Brassica napus*). *Physiol. Plant.* **102**, 185-191.
- ZOU, J.; ABRAMS, G. D.; BARTON, D. L.; TAYLOR, D. C.; POMEROY, M. K.; ABRAMS, S. R.; 1995: Induction of lipid and oleosin biosynthesis by (+)-abscisic acid and its metabolites in microspore-derived embryos of *Brassica napus* L. Reston: Biological responses in presence of 8'-hydroxy abscisic acid. *Plant Physiol.* **108**, 563-571.

Reçu le 17 mars 2000