



HAL
open science

Impact du stress hydrique sur la qualité de la vendange : l'exemple des flavonoïdes

Agnes Ageorges, Nancy Terrier

► To cite this version:

Agnes Ageorges, Nancy Terrier. Impact du stress hydrique sur la qualité de la vendange : l'exemple des flavonoïdes. Innovations Agronomiques, 2014, 38, pp.87-95. hal-01837718

HAL Id: hal-01837718

<https://hal.science/hal-01837718>

Submitted on 27 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0
International License

Impact du stress hydrique sur la qualité de la vendange : l'exemple des flavonoïdes

Ageorges A., Terrier N.

INRA, 2, place Viala - UMR Sciences Pour l'Œnologie- Bat 28, F-34060 Montpellier Cedex 01

Correspondance : terrier@supagro.inra.fr ; ageorges@supagro.inra.fr

Résumé

La qualité des vins dépend étroitement de la composition des raisins dont ils sont issus. Les flavonoïdes sont des métabolites secondaires de la plante influant directement sur cette qualité, impliqués notamment dans leur couleur et la stabilité de cette couleur, et leur astringence. Comme de nombreux métabolites, leur synthèse dans la baie peut varier en fonction des conditions environnementales, et en particulier de l'état hydrique de la plante. Nous présenterons les structures et propriétés de ces flavonoïdes, comment ils sont synthétisés dans la baie et comment un stress hydrique peut modifier leur synthèse dans la baie et la composition de la vendange.

Mots clés : raisin, anthocyanes, proanthocyanidines, stress hydrique, biosynthèse

Abstract: Influence of water stress on the grape quality, the example of the flavonoids

Wine quality depends strongly on the composition of the grapes from which they are produced. Flavonoids are secondary plant metabolites that directly affect the quality, being involved in their color and stability of this color, and astringency. As many metabolites, their synthesis in the berry may vary depending on environmental conditions, especially water status of the plant. We will present the structures and properties of these flavonoids, how they are synthesized in the berry and how water stress can alter their synthesis in the berry and the composition at harvest.

Keywords: grape berry, anthocyanins, proanthocyanidines, water stress, biosynthesis

Introduction

La qualité et la typicité des vins et notamment des vins rouges sont largement imputables à leur composition polyphénolique. Cependant, la chaleur, la sécheresse et l'intensité de lumière et notamment le rayonnement UV affectent de façon importante le métabolisme phénolique et, par conséquent, la composition et le développement du raisin. Comprendre comment et quand les composés phénoliques spécifiques s'accumulent dans la baie, et comment ils répondent à l'environnement est de la plus haute importance pour ajuster les pratiques agricoles et ainsi modifier le profil organoleptique des vins.

Nous nous intéressons principalement à leur composition en flavonoïdes. Les anthocyanes sont les pigments rouges des cépages rouges qui sont donc de première importance pour la couleur des vins. Les flavonols sont des pigments jaunes intervenant dans la protection de la plante contre les UV. Les proanthocyanidines, également appelés tannins condensés interviennent dans les phénomènes d'astringence mais également dans la stabilité de la couleur des vins.

1. Nature des molécules, localisation et voie de biosynthèse

1.1 Structure et propriétés

Les flavonoïdes sont caractérisés par une structure en C₆-C₃-C₆ (Figure 1). Ils se différencient par la position et le degré d'hydroxylation et de saturation des différents noyaux. Dans le raisin, trois types de flavonoïdes sont accumulés, les flavan-3-ols, les flavonols et les anthocyanes.

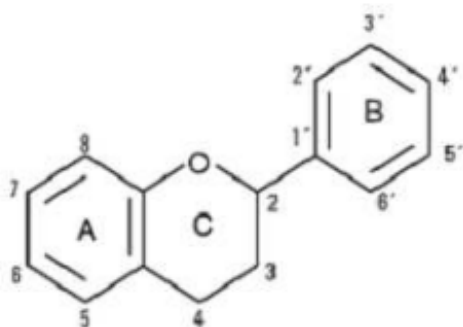


Figure 1 : Structure de base des flavonoïdes

1.1.1 Les flavan-3-ols

Les flavan-3-ols sont présents dans le raisin sous forme de monomères et de structures polymérisées, appelées proanthocyanidines ou tannins condensés. Les structures de base des proanthocyanidines, sont les flavan-3-ols monomères stéréo-isomères, (+)-catéchine et (-)-épicatéchine (Dixon *et al.*, 2005) qui peuvent être estérifiés en position 3 par l'acide gallique (Figure 2). Au sein du raisin, les proanthocyanidines se différencient entre les différents tissus par leur degré de polymérisation et par la proportion des différentes sous-unités. Au sein des pépins, les sous-unités des proanthocyanidines sont la (+)-catéchine et la (-)-épicatéchine avec des degrés de polymérisation inférieurs à 10 et des taux de galloylation de 10 à 20% (Prieur *et al.*, 1994). Au sein de la pellicule, les proanthocyanidines sont composées principalement d'unités de (+)-catéchine, de (-)-épicatéchine et de (-)-épigallocatechine avec des degrés de polymérisation aux alentours de 30 et des taux de galloylation inférieurs à 5% (Souquet *et al.*, 1996). Plus la chaîne est longue (DPM élevé) et plus les unités sont galloylées, plus les tanins sont jugés astringents (Vidal *et al.*, 2003).

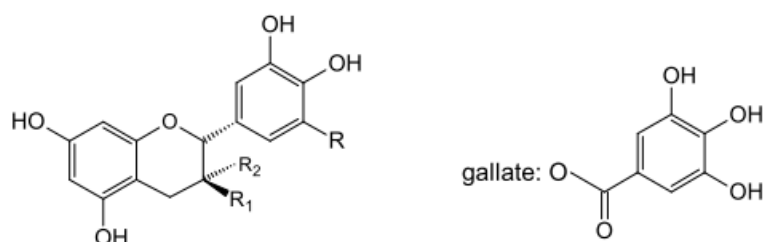


Figure 2 : Structure des flavan-3-ols monomères du raisin

	R ₁	R ₂	R
(+)-catéchine	OH	H	H
(-)-épicatéchine	H	OH	H
(-)-épicatéchine 3-gallate	H	gallate	H
(+)-gallocatechine	OH	H	OH
(-)-épigallocatechine	H	OH	OH

1.1.2 Les flavonols

Les flavonols sont des pigments jaunes qui peuvent s'accumuler dans les baies, notamment en réponse à l'exposition au rayonnement UV. Dans les cépages rouges, on détecte majoritairement la quercétine (44%), la myricétine (37%) et en plus faible quantité le kaempférol, la laricitine, l'isorhamnetine et la syringétine (Mattivi *et al.*, 2006). Dans les cépages blancs, on trouve principalement de la quercétine (81%) et du kaempférol (17%) et en plus faible quantité l'isorhamnetine (Mattivi *et al.*, 2006). Dans le raisin, les flavonols se trouvent globalement en quantité inférieure aux proanthocyanidines et aux anthocyanes (Downey *et al.*, 2003). Ils s'accumulent uniquement sous forme glycosylée, majoritairement quercétine 3-O-glucoside et quercétine 3-O-glucuronide (Cheynier et Rigaud, 1986 ; Price *et al.*, 1995 ; Downey *et al.*, 2003).

1.1.3 Les anthocyanes

Les anthocyanes ont une structure de base commune, le cation flavylum, l'aglycone de l'anthocyane est appelé anthocyanidine. Chez le raisin, seulement cinq anthocyanidines (delphinidine, cyanidine, péonidine, pétunidine et malvidine) sont détectées. Leurs structures se différencient par le nombre et la position de groupes hydroxyls et méthyls sur le noyau B. Ces molécules instables sont ensuite glucosylées en position 3 pour former des anthocyanes (Figure 3). Ceci augmente leur solubilité et leur stabilité. Ces anthocyanes peuvent être ensuite acylées par des acides aromatiques (acide β -coumarique ou caféique) ou aliphatiques (acide acétique) (Figure 3), augmentant ainsi la diversité de ces molécules (Brouillard, 1993). La principale caractéristique des anthocyanes est leur diversité de couleur allant du bleu, au rouge, mauve, rose et orange et est fonction de la nature des molécules et de l'environnement dans lequel elles se trouvent (Tanaka *et al.*, 2008) (Figure 4). La proportion des différentes formes d'anthocyanes est une caractéristique variétale et peut être utilisée comme critère taxonomique (Roggero *et al.*, 1988). Ainsi, les raisins des cépages Pinots ne contiennent pas d'anthocyanes acylées (Fong *et al.*, 1971), ceux de Gamays possèdent très peu d'acétylées, mais renferment des coumaroylés, les baies de Syrah sont riches dans tous les types d'anthocyanes et celles de cépages Muscats contiennent moins de dérivés malvidine que les autres cépages (Cravero *et al.*, 1994). Néanmoins, la malvidine 3-O-glucoside reste l'anthocyane majoritaire dans le raisin.

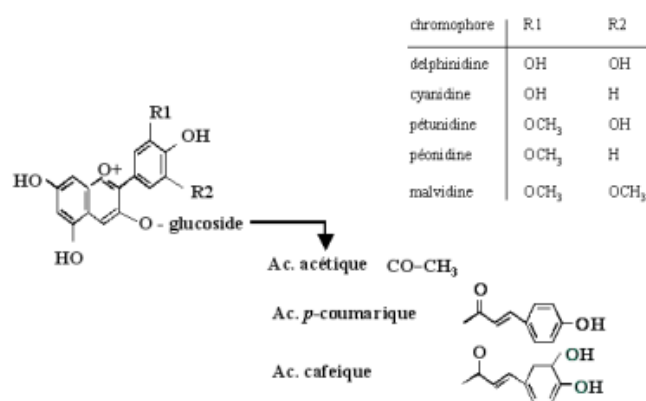


Figure 3 : Principales anthocyanes présentes dans la baie de raisin

1.2 Accumulation des flavonoïdes dans la baie

Le raisin accumule les différents flavonoïdes avec un schéma spatio-temporel spécifique. Les flavan 3-ols sont accumulés principalement dans le péricarpe et la pellicule (Kennedy *et al.*, 2001), et en très faible quantité dans la pulpe (Verries *et al.*, 2008).

Les flavonols sont uniquement présents dans la pellicule (Boss *et al.*, 1996a ; Downey *et al.*, 2003). Quant aux anthocyanes, elles sont localisées exclusivement dans la pellicule des cépages rouges.

Dans le cas des cépages dits "teinturiers", on observe aussi une accumulation d'anthocyanes dans la pulpe. Les flavan 3-ols sont synthétisés dans la pellicule pendant la phase herbacée et dans les pépins leur accumulation se poursuit jusqu'à environ une semaine après véraison (Kennedy *et al.*, 2001). Les flavonols sont accumulés en deux temps : une première phase de synthèse juste après floraison et une deuxième période de synthèse qui démarre à la véraison et se poursuit pendant toute la maturation (Downey *et al.*, 2003). L'accumulation des anthocyanes ne démarre qu'à partir de la véraison et se poursuit jusqu'à la maturité (Boss *et al.*, 1996b ; Kennedy *et al.*, 2002). Cette accumulation est concomitante à celle des sucres dans la pulpe (Roggero *et al.*, 1986 ; Fournand *et al.*, 2006). Les flavonoïdes ayant des périodes de synthèse distinctes, le stade de développement atteint par les baies au moment où la plante subira un stress hydrique aura un impact différent sur chaque type de métabolites.

1.3 Voie de biosynthèse

Les anthocyanes, flavonols et tanins condensés ont une origine et des voies métaboliques communes (Figure 4). La synthèse s'amorce à partir de la réaction entre un acide aminé et un acide coumarique. La voie de biosynthèse fait intervenir un grand nombre d'enzyme catalysant chacune une étape de la réaction.

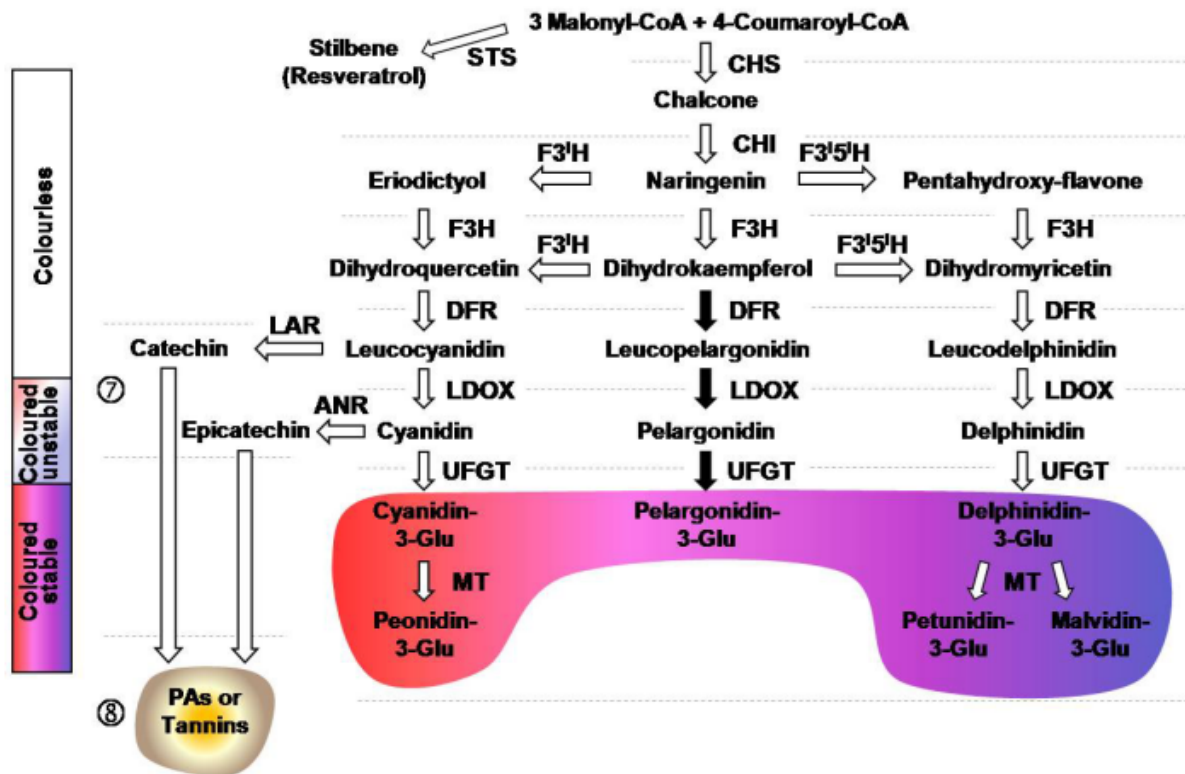


Figure 4 : Voies de biosynthèse des principales classes de flavonoïdes chez la vigne (d'après Petrusa *et al.*, 2013). CHS, chalcone synthase ; CHI, chalcone isomérase ; FLS, flavonol synthase ; F3H, flavanone 3-hydroxylase ; F3'H, flavonoïde 3' hydroxylase ; F3'5'H, flavonoïde 3'5'- hydroxylase ; DFR, dihydroflavonol réductase ; FLS, flavonol synthase ; LDOX, leucoanthocyanidine dioxygénase (aussi appelée ANS : anthocyanidine synthase ; ANR, anthocyanidine réductase ; LAR, leucoanthocyanidine 4- réductase ; UFGT, UDP-glucose: flavonoïde 3-O-glucosyltransférase ; MT, méthyltransférase.

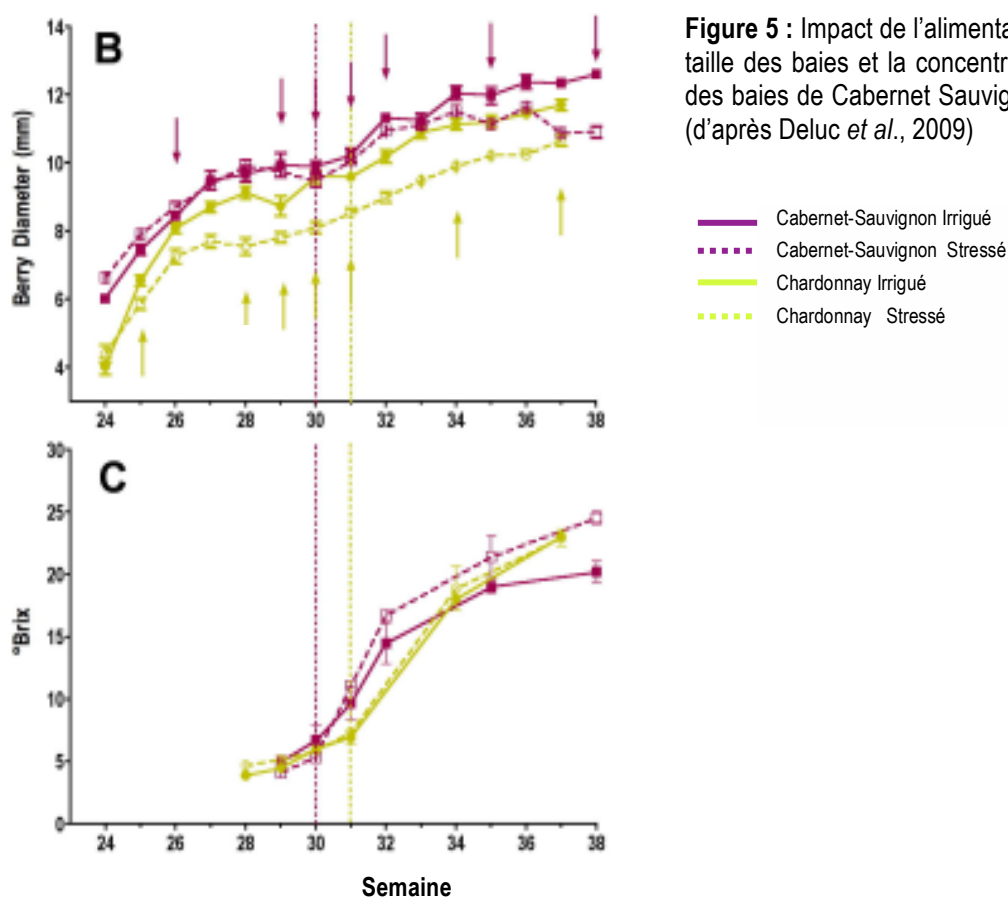
2. Impact du stress hydrique sur le développement des baies

De nombreux travaux rapportent le lien en modification de l'état hydrique et taille de la baie (Figure 5) : un déficit hydrique diminue la taille des baies (Castellarin *et al.*, 2007 a et b ; Deluc *et al.*, 2009). Dans certaines études, la diminution de la taille des baies lorsque le stress a lieu en début de développement de la baie est compensée lorsque le stress est levé pendant la maturation (Ollé *et al.*, 2011), alors que dans d'autres études ce retard n'est pas compensé (Hardie et Considine, 1976 ; Ojeda *et al.*, 2001 ; Castellarin *et al.*, 2007b).

D'autre part, plusieurs auteurs notent également une légère augmentation de la concentration en sucres dans les baies en conditions de stress hydrique (Figure 5) ; (Castellarin *et al.*, 2007a et b ; Deluc *et al.*, 2009).

Ces deux observations nous invitent à interpréter les résultats trouvés dans la littérature avec attention :

- Les sucres sont décrits dans la littérature comme des inducteurs de la voie de biosynthèse des anthocyanes chez *Arabidopsis* (Solfanelli *et al.*, 2006) ou chez la vigne (Zheng *et al.*, 2009). Il conviendra donc d'essayer de dissocier l'effet du régime hydrique sur l'accumulation des sucres de celui sur les anthocyanes ;
- Nous avons vu que les composés d'intérêt sont localisés pour la plupart dans la pellicule. Une diminution de la taille des baies provoque mécaniquement une augmentation de la teneur de ces composés dans le moût, par une simple augmentation du ratio pellicule/pulpe, et indépendamment de l'intensification de la synthèse de ces composés sous l'effet d'un stress. L'étude de la voie de biosynthèse peut être considérée comme un outil pour vérifier une intensification du métabolisme des composés d'intérêt.



3. Impact du stress hydrique sur la synthèse des flavonoïdes dans les baies

3.1 Anthocyanes

C'est probablement sur la teneur et la composition en anthocyanes dans les baies que l'effet du stress hydrique est le plus visible. Appliqué à la vigne, le stress hydrique peut significativement modifier la quantité totale et le profil en anthocyanes des baies de raisin, en affectant l'expression des gènes structuraux et des gènes régulateurs de la voie de biosynthèse.

Dans des baies de Merlot, en condition de stress hydrique, une augmentation de la teneur en anthocyanes de 37% à 57% a été observée sur deux années consécutives (Castellarin *et al.*, 2007a). Cette augmentation de la teneur en anthocyanes s'accompagne d'une expression des gènes codant pour la F 3'5'H et la MT, conduisant à des teneurs plus élevées en péonodine et malvidine.

Une autre étude réalisée sur du Cabernet-Sauvignon (Castellarin *et al.*, 2007b) a montré qu'un déficit hydrique appliqué avant et après véraison induisait une augmentation des anthocyanes tri-hydroxylées, aboutissant à un enrichissement en pigments pourpres et bleus. Cette augmentation en anthocyanes tri-hydroxylées est due à une régulation différentielle des enzymes F 3'H et F 3'5'H. Si les deux modalités hydriques (stress avant et après véraison) ont le même effet sur l'augmentation de la vitesse d'accumulation des anthocyanes dans les baies, elles impactent différemment le démarrage de la biosynthèse des anthocyanes, le stress précoce accélérant le début de l'accumulation des anthocyanes. En finalité, le fait qu'en condition de stress hydrique précoce, la teneur en anthocyanes dans les baies soit plus importante dans les baies et soit associée à une surexpression des gènes de la voie de biosynthèse montre clairement que la biosynthèse des anthocyanes est augmentée en condition de stress hydrique, et que les concentrations plus élevées en anthocyanes dans les baies ne sont pas seulement le résultat d'une taille de baies plus petite.

Récemment, une étude menée sur une parcelle de Syrah a montré qu'un déficit hydrique appliqué au stade pré-véraison et post-véraison affectait spécifiquement le flux de biosynthèse des anthocyanes dans les baies de Syrah pour une teneur équivalente en sucres (Ollé *et al.*, 2011). Les baies stressées après véraison ont des teneurs en anthocyanes d'environ 25% supérieures par rapport au témoin. La composition finale des baies en anthocyanes est par conséquent aussi modifiée. Lorsque le stress hydrique est appliqué au stade pré-véraison, on observe une augmentation de l'accumulation des anthocyanes dans les baies, excepté pour la malvidine et les dérivés *p*-coumaroylés. A l'inverse, un déficit hydrique post-véraison augmente la synthèse globale des anthocyanes, en particulier celle des dérivés malvidine et *p*-coumaroylés (Ollé *et al.*, 2011).

Par contre, des résultats différents ont été obtenus sur une expérimentation menée sur des vignes de Tempranillo. Les plantes ont été soumises sur deux années consécutives à trois régimes d'irrigation différents (irrigation conventionnelle soutenue du déficit (DI), irrigation déficitaire réglementée (RDI) et non irriguées (NI)) (Zarouk *et al.*, 2012). Dans les baies à maturité, les concentrations en anthocyanes sont plus élevées dans la pellicule des baies provenant des vignes soumises à des régimes hydriques contrôlés (statut DI et RDI) que dans les baies provenant de vigne non irriguée. Par ailleurs, les paramètres poids frais des baies et rapport pellicule/pulpe sont peu affectés par les différents régimes hydriques appliqués.

Les conditions environnementales lors de ces expérimentations (pluies printanières importantes) pourraient expliquer que le régime hydrique « non irrigué » corresponde en fait à un stress hydrique très modéré, ce qui expliquerait les résultats obtenus sur ce cépage.

3.2 Flavonols

Il a été montré que les concentrations en flavonols dans la vendange augmentent dans des baies de Syrah ou de Chardonnay, mais pas de Cabernet-Sauvignon sous l'effet d'un stress hydrique (Ojeda *et al.*, 2002 ; Deluc *et al.*, 2009).

Une analyse transcriptomique sur le cépage Chardonnay a montré que cette augmentation s'accompagne d'une induction de gènes impliqués dans cette synthèse (Flavonol Synthase). Cependant, il est important de noter que la synthèse des flavonols est extrêmement sensible à la lumière. Il faudrait donc dans cette réponse pouvoir distinguer l'effet direct de l'état hydrique de la plante sur la synthèse métabolique de l'effet indirect sur le développement du feuillage qui a pour conséquence une modification de l'environnement lumineux des baies.

3.3 Proanthocyanidines (PAs)

La grande majorité des études publiées jusqu'ici ne montre pas d'influence majeure d'un stress hydrique sur la teneur en tannins par baie, dans la pellicule ou le péricarpe, quelque soit son intensité, sa période d'application ou le cépage considéré (Kennedy *et al.*, 2002 ; Castellarin *et al.* 2007b ; Roby *et al.*, 2004 ; Ollé *et al.*, 2011). Certains auteurs ont noté une légère augmentation du degré de polymérisation des tannins (Ojeda *et al.*, 2002).

Conclusion

La gestion du déficit hydrique de la vigne apparaît comme un outil puissant pour gérer la teneur en métabolites secondaires dans la baie et par conséquent la qualité du vin (Kennedy *et al.*, 2002). Les effets du stress hydrique sur les baies dépendent de son intensité, la période et la durée du traitement. Ces données sont parfois peu renseignées ou pas comparables dans les travaux recensés. La réponse de la vigne à une irrigation modérée est également variable selon le cultivar (Koundouras *et al.*, 2006). Il est donc nécessaire de continuer à acquérir d'autres données pour compléter nos connaissances.

Cependant, il ressort assez nettement de la littérature que le métabolisme des anthocyanes est clairement affecté par le régime hydrique subi par la plante, à la fois quantitativement et qualitativement. Les effets sur les deux autres familles sont beaucoup moins nets et les modifications de composition de la vendange en ces métabolites peuvent être des effets indirects (modification de la taille des baies, modification de l'environnement lumineux).

Références bibliographiques

- Boss P.K., Davis C., Robinson S.P., 1996a. Expression of anthocyanin biosynthesis pathway genes in red and white grapes. *Plant Molecular Biology* 32, 565-569.
- Boss P.K., Davis C., Robinson S.P., 1996b. Analysis of the expression of anthocyanins pathway genes in developing *Vitis vinifera* L. cv Shiraz grape berries and the implication for pathway regulation. *Plant Physiology* 111, 1059-1066.
- Brouillard R., 1993. The Flavonoids, Advances in research since 1986. Ed J.B. Harborne. Chapman and Hall, London
- Castellarin S.D., Pfeiffer A., Sivilotti P., Degan M., Peterlunger E., Di Gaspero G., 2007a. Transcriptional regulation of anthocyanin biosynthesis in ripening fruits of grapevine under seasonal water deficit. *Plant, Cell and Environment* 30, 1381-1399.
- Castellarin S.D., Matthews M.A., Di Gaspero G., Gambetta G.A., 2007b. Water deficits accelerate ripening and induce changes in gene expression regulating flavonoid biosynthesis in grape berries. *Planta* 227, 101-112.
- Cheyrier V., Rigaud J., 1986. HPLC Separation and Characterization of Flavonols in the Skins of *Vitis vinifera* Var Cinsault. *American Journal of Enology and Viticulture* 37, 248-252.
- Cravero M.C., Guidoni S., Schneider A., Distefano R., 1994. Morphological and Biochemical Characterization of Colored Berry-Muscat Grapevine Cultivars. *Vitis* 33, 75-80.

- Deluc L.G., Quilici D.R., Decendit A., Grimplet J., Wheatley M.D., Schlauch K.A., Mérillon J.M., Cushman J.C., Cramer G.R., 2009. Water deficit alters differentially metabolic pathways affecting important flavor and quality traits in grape berries of Cabernet Sauvignon and Chardonnay. *BMC Genomics* 10, 212.
- Dixon R.A., Xie D.Y., Sharma S.B., 2005. Proanthocyanidins - a final frontier in flavonoid research? *New Phytologist* 165, 9-28.
- Downey M.O., Harvey J.S., Robinson S.P., 2003. Analysis of tannins in seeds and skins of Shiraz grapes throughout berry development *Australian Journal of Grape and Wine Research* 9, 15-27.
- Fong R.A., Kepner R.E., Webb A.D., 1971. Acetic-acid-acylated anthocyanin pigments in the grape skins of a number of varieties of *Vitis vinifera*. *American Journal of Enology and Viticulture* 22, 150-155.
- Fournand D., Vicens A., Sidhoum L., Souquet J.M., Moutounet M., Cheynier V., 2006. Accumulation and extractability of grape skin tannins and anthocyanins at different advanced physiological stages. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 54: 7331-7338.
- Hardie W.J., Considine J.A. 1976. Response of grapes to water stress in particular stages of development. *American Journal of Enology and Viticulture* 27, 55-61.
- Kennedy J.A., Hayasaka Y., Vidal S., Waters E.J., Jones G.P. 2001. Composition of grape skin proanthocyanidins at different stages of berry development. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 49, 5348-5355.
- Kennedy J.A., Matthews .M.A., Waterhouse A.L., 2002. Effect of maturity and vine water status on grape skin and wine flavonoids. *American Journal of Enology and Viticulture* 53, 268-274.
- Koundouras S., Marinos V., Gkoulioti A., Kotseridis Y., van Leeuwen C., 2006. Influence of vineyard location and vine water status on fruit maturation of nonirrigated cv. Agiorgitiko (*Vitis vinifera* L.). Effects on wine phenolic and aroma components. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 54, 5077-5086.
- Mattivi F., Guzzon R., Vrhovsek U., Stefanini M., Velasco R., 2006. Metabolite profiling of grape: Flavonols and anthocyanins. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 54, 7692-77.
- Ojeda H., Andary C., Kraeva E., Carbonneau A., Deloire A., 2002. Influence of pre- and postveraison water deficit on synthesis and concentration of skin phenolics compounds during berry growth of *Vitis vinifera* cv. Shiraz. *American Journal of Enology and Viticulture* 53, 261-267.
- Ollé D., Guiraud J.L., Souquet J.M., Terrier N., Ageorges A., Cheynier V., Verries C., 2011. Effect of pre- and post-veraison water deficit on proanthocyanidin and anthocyanin accumulation during Shiraz berry development. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 17, 90-100.
- Petrussa E., Braidot E., Zancani M., Peresson C., Bertolini A., Patui S., Vianello A., 2013. Plant Flavonoids—Biosynthesis, Transport and Involvement in Stress Responses. *International Journal of Molecular Science* 14, 14950-14973.
- Price S.F., Breen P.J., Valladao M., Watson B.T. 1995. Cluster Sun Exposure and Quercetin in Pinot-Noir Grapes and Wine. *American Journal of Enology and Viticulture* 46, 187-194.
- Prieur C., Rigaud J., Cheynier V., Moutounet M., 1994. Oligomeric and polymeric procyanidins from grape seeds. *Phytochemistry* 36, 781-784.
- Roby G., Harbertson J.F., Adams D.A., Matthews M.A., 2004. Berry size and vine water deficits in winegrape composition: anthocyanins and tannins. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 10: 100-107.
- Roggero J.P., Larice J.L., Rocheville-Divorne C., Archier P., Cohen S., 1988. Composition Anthocyanique des cépages : Essai de classification par analyse en composantes principales et par analyse factorielle discriminante. *Cahier Scientifique R.F.OE.*, 112: 277-284.
- Solfanelli C., Poggi A., Loreti E., Alpi A., Perata P., 2006. Sucrosespecific induction of the anthocyanin biosynthetic pathway in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 140, 637-646.
- Souquet J.-M., Cheynier V., Brossaud F., Moutounet M., 1996. Polymeric proanthocyanidins from grape skins. *Phytochemistry* 43, 509-512.

- Tanaka Y., Sasaki N., Ohmiya A., 2008. Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. *Plant Journal* 54, 733-749.
- Verries C., Guiraud J.L., Souquet J.M., Vialet S., Terrier N., Ollé D., 2008. Validation of an extraction method on whole pericarp of grape berry (*Vitis vinifera* L. cv. Shiraz) to study biochemical and molecular aspects of flavan-3-ol synthesis during berry development. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 56, 5896–5904.
- Vidal S., Cartalade D., Souquet J., Fulcrand H., Cheynier V., 2002. Changes in proanthocyanidin chain-length in wine-like model solutions. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 50, 2261-2266.
- Zarrouk O., Francisco R., Pinto-Marijuan M., Brossa R., Santos R.R., Pinheiro C., Costa J.M., Lopes C., Chaves M.M., 2012. Impact of irrigation regime on berry development and flavonoids composition in Aragonez (Syn. Tempranillo) grapevine. *Agricultural Water Management* 114, 18–29.
- Zheng Y.J., Tian L., Liu H.T., Pan Q.H., Zhan J.C., Huang W.D., 2009. Sugars induce anthocyanin accumulation and flavanone 3-hydroxylase expression in grape berries. *Plant Growth Regulation* 58, 251–260.