Connaissance Vigne Vin 1976, **10,** N° 3, 249-267.

MISE AU POINT BIBLIOGRAPHIQUE SUR LA PHOTOSYNTHESE CHEZ LA VIGNE

A. CARBONNEAU

Institut National de la Recherche Agronomique
Station de recherches de viticulture - Centre de recherches de Bordeaux
33140 Pont de la Maye (France)

Les principaux travaux relatifs à la photosynthèse chez la Vigne concernent l'étude des facteurs externes, des corrélations internes ainsi que la translocation des divers métabolites. Les références aux auteurs citées dans le texte représentent souvent la synthèse de plusieurs de leurs publications.

PHOTOSYNTHESE ET FACTEURS EXTERNES

Lumière

KRIEDEMANN et LENZ situent l'optimum de la photosynthèse vers des intensités de 35.000 lux, dans les conditions australiennes sur Sultanine (cf. fig. 1).

STOEV, MOTORINA, pour l'Europe centrale, avancent les chiffres de 20.000 — 30.000 lux.

KRIEDEMANN estime la vitesse de la photosynthèse entre 8,5 et 10,5 mg $CO^2/h/dm^2$ à la saturation de lumière.

MOTORINA, elle, parle de 2,5 à 3.3 mg $CO^2/h/dm^2$.

KRIEDEMANN et SMART font remarquer que la photosynthèse est saturée très au-dessous du plein soleil. Lorque la lumière est faible, les feuilles réagissent en se mettant perpendiculairement aux rayons lumineux.

SMART insiste sur la prépondérance du rayonnement direct dans l'énergie solaire absorbée par la plante (dont 1 ou 2 p. 100 se transforme

en énergie chimique). Le rayonnement diffus joue un rôle non négligeable dans les végétations peu denses, d'autant plus que les feuilles s'orientent alors pour capter le maximum d'énergie.

KLIEWER et LIDER notent que des faibles intensités lumineuses (< 1.200 f.c.), en diminuant la photosynthèse, abaissent la production en général, la taille des baies, le pH, la teneur en proline, mais augmentent les teneurs en acide malique, arginine et azote libre, et ce, à toutes les températures.

SPARKS et LARSEN observent que l'éclairement des feuilles augmente la teneur en sucre des baies, et ce, plus fortement que par éclaircissage de grappes.

KRIEDEMANN, TÖRÖKFALVY et SMART étudient l'importance des éclairements intermittents. Des éclairs de 0,6 seconde toutes les 1,2 secondes améliorent l'utilisation de la lumière dans la photosynthèse pourvu que le flux dépasse 25-50 w/m². De ce fait, les feuilles qui sont enfouies au milieu de la végétation et dont les échanges de CO^2 sont proches du point de compensation peuvent accroître leur activité photosynthétique si 1 p. 100 de leur surface reçoit périodiquement des éclairs de densité saturante. A ce niveau, le mouvement de l'air joue un rôle.

BUTTROSE indique que les jours longs sont de nature à prolonger l'activité photosynthétique et à favoriser la croissance. Il existe des variétés tolérantes aux jours courts (Muscat Gordo Blanco) et intolérantes (Rhine Riesling). Ces données rejoignent celles d'ALLEWELDT.

La Température

KRIEDEMANN situe l'optimum de température entre 25 et 30 °C. (Cf. fig. 1).

STOEV parle de l'intervalle 25-28 °C.

MOTORINA de 22-30 °C. Au niveau des basses températures, les espèces résistantes au froid sont caractérisées par une photosynthèse importante dans ces conditions.

KLIEWER et LIDER analysent les conséquences des basses températures (à préciser : 20 °C dans les conditions californiennes, les hautes températures étant de 30 °C) : augmentation de la taille des baies, de

l'acide malique, diminution du PH, de la teneur en arginine, proline et azote libre; l'acide tartrique, lui, est peu affecté.

ALEXANDER indique que les fortes températures diminuent photosynthèse, croissance des rameaux et des fruits.

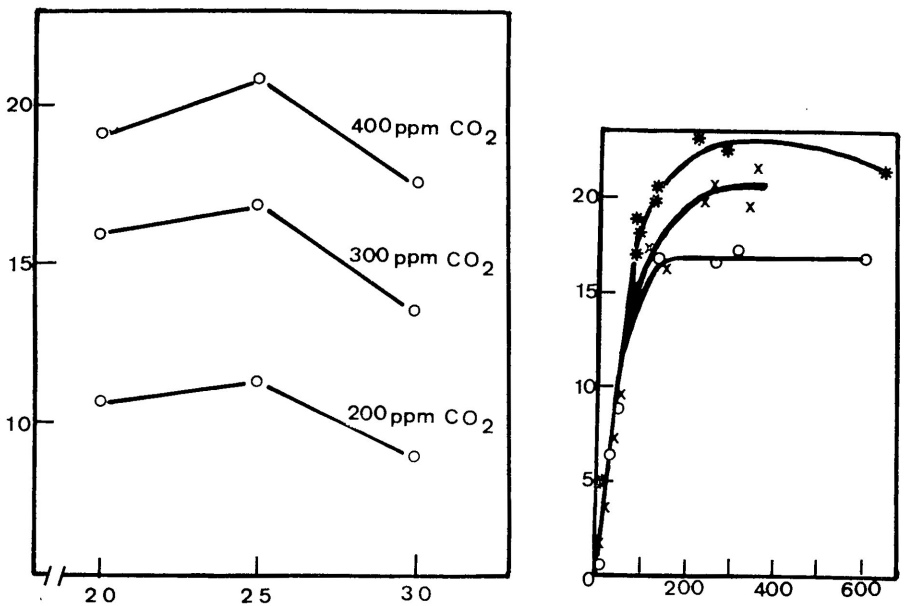


Fig. 1. — (D'après KRIEDEMANN P.E. et LENZ F.)

Graphique de gauche :

. ordonnée : absorption nette du CO_2 par des plantes entières (mg CO_2 dm^{-2} de feuille h^{-1})
. abscisse : température de la feuille en °C

Graphique de droite :

. ordonnée : vitesse de la photosynthèse nette (mg CO_2 dm^{-2} h^{-1})
. abscisse : intensité des radiations actives sur la photosynthèse (W m^{-2})

✲ Sultanine au vignoble
O Sultanine en serre ombrée
× Shiraz au vignoble

KRIEDEMANN et SMART insistent sur le lien entre température et humidité. L'optimum est situé vers 30 °C ; mais au-delà, la photosynthèse diminue très vite en raison de la fermeture des stomates lorsque la tension hygrométrique baisse.

L'eau

TSE-HORNG LIU (cf. fig. 2) a mis en évidence l'étroite relation

existant entre l'alimentation en eau, l'ouverture des stomates, la photosynthèse et la teneur faible en acide abscissique.

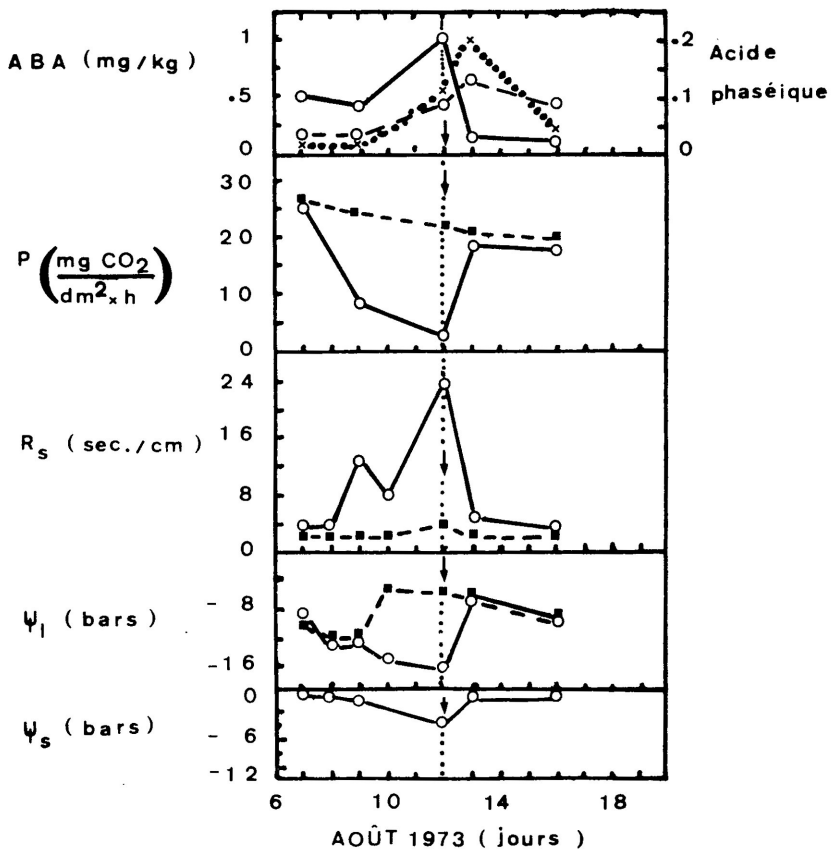


Fig. 2. — Variation du potentiel hydrique dans le sol et dans les feuilles ω_s et ω_l, de la résistance des stomates r_s, de la photosynthèse P, de l'acide abscissique A B A o——o (et ses produits de dégradation : acide phaséique X — — X, et des trans A B A) en fonction d'un apport d'eau. L'irrigation a lieu le 12 août 1973, la comparaison est effectuée sur vigne irriguée ■ — — —■. (D'après TSE-HORNG LIU W).

STOEV note également la corrélation très étroite entre l'eau, la lumière, l'ouverture des stomates et la photosynthèse. L'optimum hygrométrique est environ 60 à 70 p. 100 d'humidité de l'air, l'alimentation en eau par le sol n'étant pas le seul facteur conditionnant l'ouverture des stomates.

Rappelons les effets favorables sur l'ouverture des stomates de l'eau, de la lumière, de faibles teneurs en CO^2 des tissus (liées à une bonne

photosynthèse), du potassium au niveau des cellules compagnes, de l'énergie chimique (ATP) ; et les effets défavorables de l'acide glycolique et de l'acide abscissique (LOVEYS et KRIEDEMANN).

BRAVDO, LAVEE et SAMISCH analysent l'efficience de l'eau. En conditions d'alimentation en eau non limitante, l'efficience de l'eau (quantité d'eau nécessaire à la production de 1 gramme de matière sèche) augmente avec la vigueur globale de la plante. Dans ces conditions, les vignes vigoureuses exigent relativement moins d'eau que les faibles.

POSSINGHAM, KERRIDGE et BOTTRILL remarquent que les anti-transpirants augmentent la résistance à la sécheresse en diminuant la consommation en eau et la production de matière sèche.

Les substances minérales

ALLEWELDT trouve pour plusieurs éléments (N, P, K) et pour plusieurs de leurs associations une relation avec la photosynthèse faisant apparaître un optimum indiscutable.

POUGET, en ce qui concerne la chlorose ferrique dans les sols calcaires, note que le blocage du fer dans le sol et dans la plante, diminue la teneur en chlorophylle et sans doute la photosynthèse.

Le CO^2

Rappelons qu'en général l'optimum de photosyntèse se situe vers des teneurs de 0,3 p. 100, alors que celle de l'atmosphère naturelle est de 0,03 p. 100.

Variations en fonction du temps

STOEV signale l'existence de 2 maxima journaliers à 10 h et 15 h (POGOCIAN ne note pas de dépression de midi pour les feuilles à l'ombre). Au niveau des saisons, la photosynthèse globale augmente du débourrement jusqu'au mois de Juin puis décroît progressivement.

PHOTOSYNTHESE ET CORRELATIONS INTERNES

En fonction de l'âge des Feuilles

KRIEDEMANN observe que les jeunes feuilles terminales petites ont une faible photosynthèse et une forte respiration à l'obscurité (point de

compensation : 300 ppm CO^2). Les feuilles adultes présentent une photosyntèse plus importante et une respiration à l'obscurité moins intense : leur point de compensation est plus bas. Les feuilles sénescentes ont une très faible activité photosynthètique.

KRIEDEMANN, KLIEWER et HARRIS montrent que le maximum photosynthétique a lieu lorsque la feuille est totalement développée : après, cette activité décroît graduellement. L'augmentation de la photosynthèse en début de croissance n'est pas liée à l'augmentation de la teneur en chlorophylle, ni à une apparition de pigments différents, ni à aucune sorte de changement anatomique. Il doit s'agir de corrélations et de régulations métaboliques nouvelles.

KOBLET situe le maximum photosynthétique vers la limite du 2e et du 3e tiers du rameau (en partant de la base).

GRIFFON montre que la photosynthèse existe chez les très jeunes feuilles lors du débourrement.

BOUARD en apporte la confirmation en montrant que les réserves des boutures comptent moins que la photosyntèse pour la croissance de l'œil.

RIBÉREAU-GAYON G. signale des différences de métabolisme entre jeunes feuilles et feuilles adultes ; les premières présentant la particularité de synthétiser de l'acide tartrique en plus des composés communs aux deux types (sucres, acide malique, etc...).

STOEV apporte des précisions de détail. Avant floraison, le maximum journalier de la photosynthèse est atteint plus tôt qu'après floraison. A partir de ce stade, il apparaît deux maxima. En général, les jeunes feuilles atteignent le maximum journalier plus tôt que les feuilles âgées. D'autre part, le maximum de photosynthèse nécessite, aux premiers stades de développement, des températures plus élevées que par la suite. Enfin, une photosynthèse assez intense se produit même après la chute partielle des feuilles et à des températures assez basses.

POPOVA signale que les monosucres sont nombreux dans les feuilles avant et après floraison ; quant au saccharose, sa teneur dans les feuilles est faible avant floraison et augmente après.

Au niveau de différents organes

KOBLET insiste sur l'intérêt de la photosynthèse des entre-cœurs. Si

ces derniers s'établissent assez tôt, leur effet parasite de départ s'estompe et leur présence devient positive pour la plante.

STOEV souligne que la photosynthèse d'un rameau fructifère est supérieure à celle d'un rameau stérile ; mais ce phénomène s'inverse en fin de végétation.

KRIEDEMANN et BUTTROSE notent que la chlorophylle existe et est active dans les sarments et les bois aoûtés. Le niveau de chlorophylle dans les bois aoûtés n'est pas affecté par l'obscurité, contrairement à ce qui se produit au niveau des feuilles. Dans les sarments, c'est le CO^2 dégagé par la respiration qui est absorbé par la photosynthèse.

Bien que les jeunes baies soient faiblement pourvues en stomates, KRIEDEMANN observe qu'elles absorbent O^2 et rejettent CO^2 avec un quotient respiratoire $CO^2/O^2 < 1$. Ceci met en lumière la présence d'une photosynthèse active. Cette activité décroît lorsque la baie devient translucide (baisse de teneur en chlorophylle) et se colore lors de la véraison. La respiration des sucres et des acides diminue également, mais le quotient respiratoire est > 1. En même temps, la teneur en acides diminue, les sucres s'accumulent et les acides (malique), en partie, évoluent en sucres.

DERENDOVSKAYA mesure des activités photosynthètiques variant avec la nature du porte-greffe et du greffon, mais ne trouve pas une relation nette entre la teneur en chlorophylle et la photosynthèse.

Effets de l'effeuillage

De nombreux auteurs depuis RAVAZ et WINKLER suivis de KHALIL, d'américains : SHAULIS, KLIEWER et OUGH et d'australiens : KRIEDEMANN, MAY, ANTCLIFF, LENZ ont montré l'effet dépressif de l'effeuillage précoce sur l'appareil végétatif et reproducteur (rendement et degré en général). L'effeuillage tardif au niveau des grappes, par contre, présenterait un intérêt pour la couleur des baies (RAVAZ).

MIKFAJLYUK souligne que l'effeuillage de la zone des grappes modifie le microclimat des raisins et des feuilles environnantes (augmentation de température et diminution d'hygrométrie) et freine le développement de **Botrytis cinerea. Pers.**

Surface foliaire et productivité des feuilles

L'augmentation de la surface foliaire augmente la photosynthèse

globale de la plante en général. Peu de données sûres sont enregistrées au niveau de la photosynthèse par unité de surface, du rendement et de la teneur en sucre des raisins.

AMIRDZHANOV pense que les caractéristiques de la vendange sont en liaison avec le rapport « surface foliaire / nombre de grappes ».

KRIEDEMANN et LENZ démontrent que l'élimination d'un « puits » à assimilats photosyntétiques (racines, grappes) provoque un accroissement de la teneur en assimilats au niveau des feuilles et une chute de leur photosynthèse. La diminution de la surface foliaire par excision des sommets des rameaux (rognage) change peu l'activité photosynthétique des feuilles restantes mais augmente la densité du feuillage.

HARTMAIR, lui, observe que le rognage ne diminue pas la production de matière sèche.

YANIN et STOEV trouvent que la diminution de la superficie feuillée accroît photosynthèse, transpiration, épaisseur des feuilles restantes. Ils insistent sur la notion de productivité des feuilles déjà mise en exergue par NEGRUL qu'ils citent.

Le rendement photosynthétique chez la Vigne est-il susceptible de varier notablement, avec certaines pratiques agronomiques ? Y a-t-il un intérêt et des possibilités de sélection de génotypes à haut rendement photosynthétique ? Les cépages à baies très sucrées, ne les ont-ils que parce qu'ils ont de faibles pertes par respiration, ou des translocations bien orientées vers ces organes ?

TRANSLOCATION DES PRODUITS DE LA PHOTOSYNTHESE

Vitesse, polarité et direction

TCHANICHVILI établit que la jeune feuille est au début parasite et utilise les matériaux de réserve du tronc et des racines. Dès la formation des feuilles adultes, le mouvement des substances élaborées est au début absolument acropète. Plus tard, une seconde polarité basipète s'établit vers le raisin, les pousses latérales et les organes de réserve, en plus de celles vers les feuilles disposées au-dessus des grappes et le sommet du rameau. Le maximum de métabolites arrive dans la grappe de la feuille qui lui est opposée. Après l'arrêt de croissance des rameaux, seule la polarité basipète subsiste. Ces données sont confirmées par STOEV.

Dans la sève descendante, les substances se déplacent à une vitesse comprise entre 34 et 44 cm/h, et dans le sens ascendant entre 15 et 17 cm/h.

WINKLER, ainsi que de nombreux auteurs, insistent sur le fait que les assimilats se répandent dans la plante entière.

HALE et WEAVER indiquent à ce niveau l'existence de compétitions entre les divers organes (fruits et rameaux, en particulier).

RAVAZ fait également remarquer les effets de barrage de l'incision annulaire auxquels peuvent se rattacher ceux des courbures et des arcures.

KOBLET note que les feuilles ne commencent pas à exporter pendant ou juste après l'assimilation. La vitesse de translocation est voisine de 30 cm/h. L'enlèvement des feuilles a peu d'effet sur la direction de transport.

VASEV et PANDELIEV analysent l'influence des facteurs externes sur les translocations. L'abaissement de la température et le raccourcissement des jours sont de nature à stopper la croissance et à orienter les migrations vers les baies et les bois. Ces résultats rejoignent ceux d'ALLEWELDT.

REMARQUE : des températures trop basses freinent tout de même la maturation.

Voies de passage

KRIEDEMANN observe que si l'on apporte du ^{3}H-glucose au pédicelle d'une feuille ou du $^{14}CO^{2}$ à cette feuille, la radioactivité se retrouve dans le fruit opposé au bout d'une heure. Les voies de passage se situent dans les vaisseaux et dans l'écorce. En ce qui concerne les fruits, la radioactivité est présente dans les vaisseaux, les graines, les parois des cellules et l'épiderme.

MEYHNART et MALAN insistent sur le fait que la translocation est à la fois verticale et latérale et que la greffe ne constitue pas un obstacle.

HARDY note qu'une partie des métabolites élaborés va dans la sève montante et est utilisée par les tissus voisins des vaisseaux du bois au sommet du sarment.

Influence du stade de développement

STOEV ainsi que HALE et WEAVER montrent que tant qu'une feuille n'atteint pas 50 p. 100 de sa grandeur normale, elle n'exporte pas d'assimilats.

KOBLET rectifie ces données. Les feuilles commencent à exporter vers le 1/3 de leur surface finale, mais l'importation à partir d'autres feuilles ne cesse que vers la moitié de leur surface finale et vers les 3/4 pour les entre-cœurs.

L'action des hormones qui peuvent être reliées au développement de la Vigne, a été testée par de nombreux chercheurs : SHINDY, KLIEWER, WEAVER, QUINLAN, SKENE. Tous s'accordent pour reconnaître que les assimilats s'orientent de préférence vers les zones traitées aux cytokinines ou aux gibberellines.

Rôle des divers composés métaboliques

STOEV trouve que la forme de transport principale des assimilats est le saccharose. Mais la radioactivité du $^{14}CO^2$ se retrouve également dans le glucose, le fructose ainsi que dans les acides organiques : malique, tartrique, citrique, succinique et oxalique, puis dans les acides aminés (ac. aspartique, proline, tyrosine, etc...). Le saccharose s'accumule dans les baies (puis s'invertit en glucose et fructose), l'amidon dans les bois et racines.

POGOCIAN note que l'intensité de la photosynthèse est bien corrélée avec la teneur en glucides des divers organes.

VIGNES, CALMES et CARLES soulignent que les assimilats sont véhiculés via les nervures mais aussi de cellule à cellule à travers le limbe avec une succession d'hydrolyses et de resynthèses.

BUTTROSE signale le fait que l'amidon se dissout et se réaccumule dans les sarments, les racines et les feuilles. Et ceci ne serait pas dû à l'amylase.

RIBÉREAU-GAYON G. est l'auteur d'une synthèse de l'ensemble des translocations au niveau du cep entier, en soulignant les échanges réciproques entre feuilles, raisins et racines (cf. fig. 3).

KIRIKOI et SOKOLOV notent que les feuilles exportent aussi des acides aminés vers les grappes.

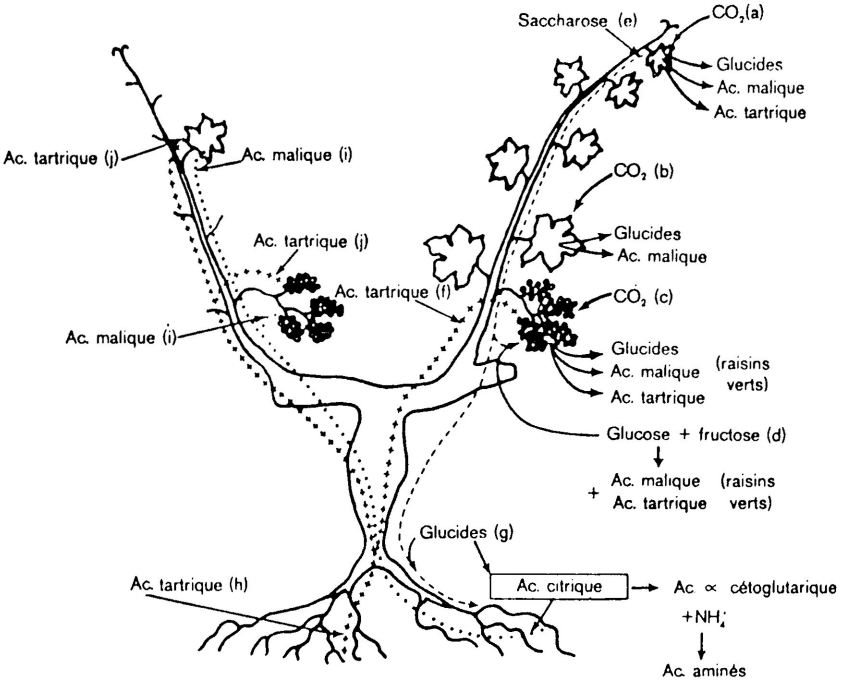


Fig. 3. — Caractéristiques du métabolisme dans les différents organes de la vigne.
(D'après RIBÉREAU-GAYON G.)

a) Le CO_2 fixé par les jeunes feuilles conduit à la formation de glucides, d'acido malique et d'acide tartrique.

b) Le CO_2 fixé par les feuilles adultes ne conduit pas à la formation d'acide tartrique.

c) Les raisins fixent CO_2 par β-carboxylation du phospho-énol-pyruvate, et forment ainsi l'acide malique; la réaction est plus importante que dans les feuilles. L'acide tartrique est également synthétisé.

d) Le glucose est le précurseur de l'acide malique et de l'acide tartrique, mais les mécanismes de formation de ces deux acides sont différents. L'acide tartrique est formé par une coupure de la molécule de glucose entre les atomes de carbone 4 et 5.

e) Le saccharose formé dans les feuilles est transporté vers les raisins et les racines.

f) L'acide tartrique formé dans les raisins est transporté vers les racines.

g) Dans les racines, les glucides sont oxydés partiellement en acide citrique qui est accumulé. L'acide citrique est le précurseur de l'acide α-cétoglutarique qui donne naissance aux acides aminés par fixation d'ammoniaque.

h) L'acide tartrique est accumulé dans les racines sans transformation.

i) L'acide citrique est transporté des racines vers les organes verts. Il est oxydé au cours de sa migration en acide malique qui s'accumule.

j) L'acide tartrique est également transporté des racines vers les organes verts, mais cette fois sans transformation.

CONSEQUENCES AGRONOMIQUES

Jusqu'à présent, la principale application rigoureuse des estimations de la photosynthèse chez la Vigne est l'œuvre de N. SHAULIS et de

R. SMART qui ont étudié, en outre, le microclimat (photographies hémisphériques, couples thermoélectriques, en particulier) dans 2 systèmes de conduite : le palissage retombant classique « Hudson River Umbrella » et le « Geneva Double Curtain » (palissage sur 2 plans parallèles très écartés avec rameaux retombants).

A Bordeaux, nous commençons une étude de ces problèmes sur une dizaine de systèmes de conduite et tentons de mesurer certains phénomènes physiologiques en conditions naturelles et en conditions contrôlées.

Manuscrit reçu le 31 août 1976.

RESUME

Une mise au point sur les connaissances relatives à la photosynthèse chez la Vigne est réalisée et porte sur l'étude de l'influence des facteurs externes, des corrélations internes et des translocations. Les points acquis jusqu'à ce jour sont nombreux et intéressants dans ces trois domaines, mais l'application de ces données physiologiques dans la pratique vinicole ne fait que commencer, notamment en ce qui concerne les systèmes de conduite.

SUMMARY

A clarification is made concerning knowledge relating to photosynthesis in the vine and bears on the study of the influence of external factors, internal correlations and translocations. The points acquired to date are numerous and interesting in these three fields, but these physiological date are only just beginning to be applied in viticulture, especially in so far as the systems of growing are concerned.

ZUSAMMENFASSUNG

Eine Richtigstellun über die Kenntnisse betreffend die Photosynthese bei der Weinrebe wird vorgenommen und erstreckt sich auf die Untersuchung des Einflusses externer Faktoren, interner Korrelationen und Translokationen. Die bis heute feststehenden Punkte sind zahlreich und interessant in diesen drie Gebieten, doch steht die Anwendung dieser physiologischen Gegebenheiten in der Weinbaupraxis noch am Beginn, besonder was die Verfahrenssysteme betrifft.

RESUMEN

Se realiza una actualización de los conocimientos relativos a la fotosintesis en la vid en lo que se refiere a la influencia de los factores externos, correlaciones internas y translocaciones. Los puntos estudiados hasta ahora son numerosos e interesantes en esos — tres aspectos, pero la aplicación de esos datos fisiologicos en la practica vinicola no ha hecho más que comenzar especialmente en lo que se refiere a los sistemas de cultivo.

RIASSUNTO

Una messa a punto sulle conoscenza relative alla fotosintesi presso la vigna è realizzata e porta allo studio dell'influenza dei fattori esterni, delle correlazioni interne e delle translacazioni. I punti acquisiti fino ad oggi sono numerosi e interessanti in questi tre domini, ma l'applicazione di questi dati fisiologici nella pratica vinicola non fa che cominciare, notamente per quanto riguarda i sistemi di condotta.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALEXANDER D. Mc. E., 1965. The effect of high temperature regimes or short periods of water stress on developement of small fruiting Sultana vines. **Austral. J. Agric. Res., 16,** 817-823.

ALLEWELDT G., 1963. On the after-effects of environmental factors on the growth of grape cuttings in the subsequent season. **Z. Acker-u. Pflanzenbau, Dtsch., 119,** 2, 178-194.

ALLEWELDT G., 1971. Einfluß der N P K düngung auf die photosynthese der reben. **Diplomlandurrt Lothar Sautter aus Göppingen,** 82 p.

AMIRDZHANOV A.G., 1965. The optimal relation between the leaf area and crop yield of grape plants. **Fiziol. Rasten, 12,** 13-21.

« AMPELOLOGIE », 1971. Sciences et techniques de la Vigne. **Ed. Dunod.** (POUGET R., BOUARD J., RIBÉREAU-GAYON G., CASTERAN P.)

ANTCLIFF A.J., WEBSTER W.J., MAY P., 1960. Studies on the Sultana vine. II — A comparison of crop regulation by pruning with crop regulation by disbunching. **Austral. J. Agric. Res., 12,** 69-76.

BOUARD J., 1966. Recherches physiologiques sur la Vigne et en particulier sur l'aoûtement des sarments. **Thèse n° 182,** 398 p.

BRAVDO B., LAVEE S., SAMISH R.M., 1972. Analysis of water consumption of various grapevine cultivars. **Vitis, 10,** 279-291.

BUTTROSE M.S.., 1966. The effect of reducing leaf area on the growth of roots, stems and berries of Gordo grape vines. **Vitis, 5,** 455-464.

BUTTROSE M.S., 1969. The dissolution and reaccumulation of starch granules in grape vine cane. **Austral. J. biol. sci., 22,** 1297-1303.

BUTTROSE M.S., 1969. Vegetative growth of grapevine varieties under controlled temperature and light intensity. **Vitis, 8,** 280-285.

DERENDOVSKAYA A.I., 1974. Relation entre certains caractères de l'activité photosynthétique de la Vigne et la variété porte-greffe. **Minist Sel'sk-Khoz. SSSR Kishinev. S. Kh. Inst. Frunze Tr., 114,** 40-42.

GRIFFON E., 1905. L'assimilation chlorophyllienne chez les jeunes pousses des plantes. Application à la Vigne. **C.R. Acad. Sci., 140.** 1148-1151.

HALE C., WEAVER R.J., 1962. The effect of developmental stage on direction of translocation of photosynthate in **Vitis vinifera. Hilgardia, 33,** n° 3.

HARDY P.J., 1967. Sucrose breakdown and synthesis in the ripening grape berry. **Austral. J. biol. sci., 20,** 465-470.

HARDY P.J., 1968. Metabolism of sugars and organic acids in immature grape berries. **Plant Physiol., 43,** 2, 224-228.

HARDY P.J., 1969. Selective diffusion of basic and acidic products of CO^2 fixation into the transpiration stream in grapevine. **J. experim. Bot., 20,** 65.

HARDY P.J., POSSINGHAM J.V., 1969. Studies on translocation of metabolites in the xylem of grapevine shoots. **J. experim. Bot., 20,** 63.

HARTMAIR V., 1972. Formation de la substance chez les porte-greffes en rapport avec la taille de la feuille. **Mitt., 22,** 6, 385-390.

KHALIL W., 1961. Effects of defoliation and nitrogen manuring on buds differentiation and shoots chemical composition of grapevine. **Alliomia, 7.**

KIRIKOI Y.T. and SOKOLOV O.A., 1974. Localization of anabolism ; a possibility for conversion of organic acids into carbohydrates during ripening of grapes. **Fiziol. Rast., 21, 4,** 780-787.

KLIEWER W.M., ANTCLIFF A.J., 1970. Influence of defoliation, leaf darkening and cluster shading on the growth and composition of Sultana grapes. **Amer. J. Enol. Vitic., 21,** 1, 26-36.

KLIEWER W.M., LIDER L.A., 1970. Effects of day temperature and light intensity on growth and composition of **Vitis vinifera L.** fruits. **J. Amer. Soc. Hort. Sci., 95,** 6, 766-769.

KLIEWER W.M., OUGH C.S., 1970. The effect of leaf area and crop level on the concentration of aminoacids and total nitrogen in « Thompson seedless » grapes. **Vitis, 9,** 196-206.

KLIEWER W.M., 1973. Berry composition of **Vitis vinifera** cultivars as influenced by photo and nycto temperatures during maturation. **J. Amer. Soc. Hort. Sci., 98,** 2, 153-159.

KLIEWER W.M., FULLER R.D., 1973. Effect of time and severity of defoliation on growth of roots, trunk and shoots of « Thompson seedless » grapevines. **Amer. J. Enol. Vitic., 24,** 2, 59-64.

KOBLET W., 1969. Mouvement des assimilats dans les tiges de Vigne et influence de la surface foliaire sur le rendement et la qualité des raisins. **Wein Wissenschaft., 819,** 277-319.

KOBLET W., PERRET P., 1971. Amélioration des travaux en vert de la Vigne. **Rev. Suisse Vitic. Arbo., 3,** 112-117.

KOBLET W., 1976. Migration des produits d'assimilation dans la Vigne et les soins au feuillage. **Wädenswil (CH), sm-fed. Rech.,** 12 p. s.d.

KRIEDEMANN P.E., 1968. Photosynthesis in vine leaves as a function of light intensity, temperature and leaf age. **Vitis, 7,** 213-220.

KRIEDEMANN P.E., 1968. Observations on gas exchange in the developing sultana berry. **Austral. J. biol. sci., 21,** 907-916.

KRIEDEMANN P.E., 1969. Sugar uptake by the grape berry : a note on the absorption pathway. **Planta, 85,** 2, 111-117.

KRIEDEMANN P.E., KLIEWER W.M., HARRIS J.M., 1970. Leaf age and photosynthesis in **Vitis vinefera L. Vitis, 9,** 97-104.

KRIEDEMANN P.E., SMART R.E., 1971. Effects of irradiance, temperature and leaf water potential on photosynthesis of vine leaves. **Photosynthetica, 5,** 1, 6-15.

KRIEDEMANN P.E., BUTTROSE M.S., 1971. Chlorophyll content and photosynthetic activity within woody shoots of **Vitis vinifera L. Photosynthetica, 5**, 1, 22-27.

KRIEDEMANN P.E., LENZ F., 1972. The response of vine leaf photosynthesis to shoot tip excision and stem cincturing. **Vitis, 11,** 193-197.

KRIEDEMANN P.E., LOVEYS B.R., FULLER G.L. and LEOPOLD A.C., 1972. Abscissic acid and stomatal regulation. **Pl. Physiol., 49,** 842-847.

KRIEDEMANN P.E., TÖRÖKFALVY E., SMART R.E., 1973. Natural occurence and photosynthetic utilisation of sunflecks by grapevine leaves. **Photosynthetica, 7,** 1, 18-27.

LOVEYS B.R. and KRIEDEMANN P.E., 1973. Rapid changes in abscissic acid-like inhibitors following alterations in vine leaf water potential. **Physiol. Plant., 28,** 3, 476-479.

LOVEYS B.R., KRIEDEMANN P.E. and TÖRÖKFALVY E., 1973. Is abscissic acid involved in stomatal response to CO^2 ? **Plant Science letters, 1,** 335-338.

MAY P., SHAULIS N.J., ANTCLIFF A., 1969. The effect of controlled defoliation in the sultana vine. **Amer. J. Enol. Vitic., 20,** 4, 237-250.

MEYNHARDT J.T., MALAN A.H., 1963. Translocation of sugars in double-stem grape vines. **S. Afr. J. Agric. Sci., 6,** 337-338.

MIKHAJLYUY I.B., 1974. Influence d'une défoliation partielle sur certains processus biochimiques du raisin et sur le microclimat de la Vigne. **C.R. Symp. Int. sur la pourriture de la Vigne (Botrytis cinerea Pers.) Kishinev, Août 1972 ; éd. par Inst. Moldavie, Sci. Horti. Viti. et Viniculture, Kishinev, Kartya,** 106-112.

MOTORINA M.B., 1958. La photosynthèse et la respiration de la Vigne dans les conditions de la région de Moscou. **Izvestia Timirpazevskoj Selskohozjastvesroj Akademii, 1,** 123-140.

POGOCIAN S.A., MELKONIAN M.V., 1973. L'activité photosynthétique de la Vigne. **Prog. agric. vitic., 11,** 240-242.

POPOVA N.A., 1974. Rapport entre la dynamique saisonnière de la chloro-

phylle des feuilles de Vigne et leur productivité photosynthétique. **Minist. Sel'sk. Khoz. SSSR Kishinev.S.Kh. Inst. Frunze Tr., 114,** 35-39.

POPOVA N.A., 1974. Dynamique de la teneur en sucres des feuilles de Vigne des parents et des hybrides. **Minist. Sel'sk. Khoz. SSSR Kishinev.S.Kh. Inst. Frunze Tr., 114,** 54-57.

POSSINGHAM J.V., KERRIDGE G.H., BOTTRILL D.E., 1969. Studies with anti-transpirants on grapevines. **Austral. J. agric. Res., 20,** 57-64.

QUINLAN J.D., WEAVER R.J., 1969. Influence of benzyladenine, leaf darkening ant ringing on movement of ^{14}C-labeled assimilates into expanded leaves of **Vitis vinifera. Plant Physiol., 44,** 1247-1252.

QUINLAN J.D., WEAVER R.J., 1970. Modification of pattern of the photosynthate movement within and between shoots of **Vitis vinifera L. Plant Physiol., 46,** 527-530.

RAVAZ M.C., 1911. L'effeuillage de la Vigne. **Ann. Ec. Nle Montpelllier, 11.**

RIBÉREAU-GAYON G., 1966. Etude du métabolisme des glucides, des acides organiques et des acides aminés chez **Vitis vinifera L. Thèse série A**, n° 4712, n° ordre 5560.

SHAULIS N. and SMART R., 1974. Grapevine canopies : management. microclimate and yield responses. **Communication au Congr. Intern. de Varsovie** (septembre 1974).

SHINDY W.W.., KLIEWER W.M., WEAVER R.J., 1973. Benzyladenine induced movement of ^{14}C-labeled photosynthate into roots of **Vitis vinifera. Plant Physiol., 51,** 345-349.

SKENE K.G.M., 1971. Hormonal effects on sugar release from vine canes. **Ann. bot., 35,** 140, 277-286.

SMART R.E., 1973. Sunlight interception by vineyards. **Amer. J. Enol. Vitic.. 24,** n° 4, 141-147.

SMART R.E., 1974. Photosynthesis by grapevine canopies. **J. appl. Ecol., 11.** 3, 997-1006.

SPARKS D. and LASEN R.P., 1966. Effect of shading and leaf area on fruit

soluble solids of the Concord grape, **Vitis labrusca L. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 89,** 259-267.

STOEV K.D., 1952. Ananlyse biochimique de la Vigne au cours du développement de son cycle annuel. **Vitic. Enol., 12,** 42-49

STOEV K.D., MAMAROV P.T., BENCEV I.V., 1959. Chromotographic analysis of sugars and free aminoacids of the bleeding sap of grapevines. **Fiziol. rasten., 6,** 408-414.

STOEV K.D., MAMAROV P.T., BENCEV I.V., 1960. Sugars and free amino acids during ripening and dormancy of the grape plant. **Fiziol. rasten., 7,** 145-150.

STOEV K.D., DOBREVA S., ZEINALOV I., 1966. On the photosynthetic activity of vine leaves in different metameric positions. **Hortic. Vitic. Sci.. 3,** 4, 501-513.

STOEV K.D., 1966. Enrichissement en sucres et accroissement du volume des baies (mécanisme, facteurs : rôle du feuillage pour le rendement et la qualité du raisin ; productivité du feuillage). **Acad. Sci. Agric. Bulgarie,** 180 p.

STOEV K.D., 1973. Bases physiologiques de la viticulture. IIème partie. **Sofia, iz-vo Bolgarskoj Akademii Nauk,** 538 p.

STOEV K.D., DOBREVA S., SLAVCEVA T., GADEVSKA A., 1973. Etude de la photosynthèse chez la Vigne de formation haute. **Gradinar. Lozar. Nauka, 10,** 4, 89-97.

STOEV K.D. et DOBREVA S., 1976. Inffuence du mode de conduite de la Vigne sur la photosynthèse et la distribution des substances élaborées. **Conn. Vigne Vin, 2,** 125-139.

TCHANICHVILI, 1971. Dans Sciences et Techniques de la Vigne (Ed. Dunod), tome 2 « Conduite de la Vigne », 136-137.

TSE-HORNG LIU W., 1974. Soil plant water relations in a New-York vineyard. **Thesis. Cornell University,** 145 p.

VASEV V.. PANDELIEV S., 1972. Influence de la longueur du jour, de l'âge et du reflux des assimilats sur la structure des feuilles en tant

qu'appareil photosynthétique de la Vigne. **Gradinar. Lozar. Nauka, 102.**

VIGNES D., CALMES J., CARLES J., 1971. Eclairement et production végétale chez la vigne vierge. **C.R. Acad. Sci., 273,** 872, série D.

VIGNES D., CARLES J., 1972. Migration de l'amidon dans les feuilles de vigne vierge. **C.R. Acad. Sci., 275,** D. 1375 et 2869.

VIGNES D., CARLES J., 1973. Essais de bilans énergétique et glucidique journaliers d'une feuille de vigne vierge **(Parthenocissus tricuspidata. Œcologia Plantarum, 8,** 1, 71-93.

WINKLER A.J., 1932. The lateral movement of elaborated foods in the grape vine. **Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 29,** 335-338.

YANIN G.I., 1966. The quantitative regulation of the leaf surface of grape bushes. **Soviet. Pl. Physiol., 13,** 480-487.