

Laboratorio Radioisotópico de la Escuela de Vitivinicultura,
Universidad del Trabajo, El Colorado, Uruguay

Translocación de fotosintatos en sarmientos de la vid durante el período vegetativo

por

J. BALCAR y J. HERNANDEZ

Translocation of photosynthate in grapevine shoots during the growth period

S u m m a r y : During 4 years, translocation of photosynthate was studied in shoots of three grape varieties supported with 3-wire trellis (2 m) and in five growth stages: pre-flowering, fruit set, prior to ripening, ripening and post-harvest. $^{14}\text{CO}_2$ was applied on the middle leaf of the basal, middle or apical third of the shoot, respectively (volume 200 ml under a plastic bag, 300 ppm of $^{14}\text{CO}_2$ of 3.7×10^6 Bq, 30 min, four shoots per variant). After 5 d, the radioactivity of the triturated tissues of the leaves of each third (excluding the treated leaf), of the clusters and of the growing tip was assayed in cpm/g in a Geiger Müller counter and dpm/mg of dry matter in a liquid scintillation counter. The maximum value of radioactivity within each shoot was taken as 100 % and all other data were related to it.

Photosynthate produced in the basal third of the shoot is always translocated to the cluster. The apical third does not export photosynthate. The cluster becomes the principal sink for photosynthate produced in the middle third of the shoot after fruit set, during its most intensive growth.

Key words: isotope, photosynthesis, assimilation product, translocation, shoot, leaf, bunch, growth, variety of vine.

Introducción

El método directo para estudiar la formación, translocación y distribución de fotosintatos en plantas es a través del empleo de carbono radiactivo. Para la vid, este conocimiento es de importancia económica y también es básico para el manejo de sus sarmientos. La vid es un modelo para este tipo de experimentación en la cual, además, se puede provocar un aumento de la riqueza de azúcares del racimo por medio de trabajos culturales (acortamiento de sarmientos etc).

El presente trabajo tuvo como objetivo el estudio del patrón de la distribución de fotosintatos formados en distintas partes del sarmiento. Este estudio se realizó en condiciones de campo, a lo largo del ciclo vegetativo desde la brotación hasta la post-cosecha.

Utilizando autoradiografía (HALE y WEAVER 1962), elaboraron un esquema de distribución de fotoasimilados en vid:

- El movimiento de los asimilados en un sarmiento muy joven es en sentido acrópeto.
- En prefloración y floración, dos o tres hojas del tramo apical exportan fotosintatos en ambos sentidos. Por debajo de estas hojas, el transporte es basípeto.
- Después del cuajado del fruto se mantiene el esquema anterior de translocación, pero se observa un transporte de fotoasimilados desde las hojas basales hacia el racimo.
- Varias semanas después, cuando el crecimiento del sarmiento decrece, los fotosintatos se mueven en sentido basípeto desde la zona apical.

Según KOBLET y PERRET (1971), las hojas inferiores del sarmiento exportan sus asimilados hacia la madera vieja. Hasta la época de floración, las hojas del tramo basal exportan sus asimilados tanto hacia la base como hacia la zona apical del sarmiento. En la época de maduración de los racimos, las hojas basales y centrales exportan hacia la base y racimos.

Estos autores no estudiaron la formación ni la translocación de asimilados de hojas apicales.

Otros trabajos que utilizaron ^{14}C en vid fueron consultados parcialmente. En el estudio de la translocación de fotosintatos, el ^{14}C fue utilizado por STOEV e IVANTCHEV (1977), para elaborar el ciclo anual de la vid. DURING y ALLEWELDT (1980), utilizaron este método para estudiar el efecto de hormonas vegetales sobre el transporte floemático en la viña.

Materiales y métodos

Variedades estudiadas

Se estudiaron variedades de mayor importancia para la viticultura nacional, conducidas en espaldera alta de 2 m: Tannat, la cepa más difundida en el país, con sarmientos y hojas medianas. Moscatel de Hamburgo de hojas grandes y sarmientos largos. Sauvignon de hojas pequeñas y sarmientos cortos.

Etapas de crecimiento

Se estudió la distribución de fotosintatos en el sarmiento en las etapas de: prefloración (15 d antes de la floración), cuajado, premaduración (15 d antes de la maduración), maduración y post-cosecha.

Selección del material vegetal

Para cada etapa de aplicación se eligieron sarmientos (cuatro por variante) lo más homogéneos posibles, en base a su número de hojas, longitud, vigor, sanidad y presencia de racimo. Estos sarmientos fueron evaluados mediante descripción biométrica: longitud, número y tamaño de hojas y masa seca de hojas por tramo (Cuadro 1).

Lugar de aplicación

Cada sarmiento se dividió en tres tramos de igual número de hojas, denominándose cada tramo: I = basal, II = medio, III = apical. Excepto en la etapa de prefloración en que se dividió el sarmiento en dos tramos, por su escasa longitud. En cada sarmiento se dejó un sólo racimo.

El $^{14}\text{CO}_2$ fue aplicado a la hoja central de uno de los tramos.

Aplicación del CO_2 marcado

El $^{14}\text{CO}_2$ se desarrolla a partir de $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ (actividad específica de $1,39 \times 10^6$ Bq/ μml) en reacción con ácido láctico 2 N. El CO_2 liberado se almacena en un balón plástico (FERNÁNDEZ 1978 a). Por hoja se aplicaron 200 ml de aire de 300 ppm de $^{14}\text{CO}_2$ de $3,7 \times 10^6$ Bq. La hoja elegida para ser marcada se introdujo en una bolsa transparente de polietileno de cierre hermético, en la cual se inyectó el aire marcado y permaneció en estas condiciones expuesta al sol por 30 min.

Cuadro 1

Descripción biométrica de las variedades Moscatel de Hamburgo (M) año 1980/81, Sauvignon (S) años 1981/82 y 1982/83, Tannat (T) año 1983/84 · Longitud media de los tramos (cm) y número medio de hojas por tramo (N°)

Biometry of the cultivars Moscatel de Hamburgo (M) year 1980/81, Sauvignon (S) years 1981/82 and 1982/83, Tannat (T) year 1983/84 · Average length of the thirds of the shoot (cm) and average number of the leaves in individual thirds (N°)

| Etapa Variedad Año | ¹⁴ CO ₂ aplicado tramo basal | | | | | | ¹⁴ CO ₂ aplicado tramo medio | | | | | | ¹⁴ CO ₂ aplicado tramo apical | | | | | |
|--------------------------|--|----|-------------|----|--------------|----|--|----|-------------|----|--------------|----|---|----|-------------|----|--------------|----|
| | Tramo basal | | Tramo medio | | Tramo apical | | Tramo basal | | Tramo medio | | Tramo apical | | Tramo basal | | Tramo medio | | Tramo apical | |
| | cm | N° | cm | N° | cm | N° | cm | N° | cm | N° | cm | N° | cm | N° | cm | N° | cm | N° |
| Prefloración | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| M 1980/81 | 12,9 | 6 | — | — | 33,0 | 6 | — | — | — | — | — | — | 12,0 | 6 | — | — | 30,1 | 6 |
| S 1981/82 | 33,5 | 8 | — | — | 42,0 | 7 | — | — | — | — | — | — | 25,3 | 7 | — | — | 39,3 | 8 |
| S 1982/83 | 31,2 | 8 | — | — | 31,0 | 8 | — | — | — | — | — | — | 25,8 | 7 | — | — | 30,4 | 8 |
| Cuajado | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| M 1980/81 | 23,7 | 7 | 39,1 | 7 | 46,5 | 9 | 21,1 | 7 | 38,4 | 7 | 41,7 | 8 | 25,5 | 7 | 48,7 | 7 | 55,6 | 9 |
| S 1981/82 | 32,0 | 7 | 46,0 | 7 | 39,7 | 8 | 24,3 | 7 | 42,0 | 7 | 39,3 | 8 | 24,0 | 7 | 40,7 | 7 | 38,3 | 7 |
| S 1982/83 | 24,8 | 7 | 25,0 | 7 | 25,8 | 7 | 24,5 | 7 | 26,5 | 7 | 26,5 | 7 | 26,5 | 7 | 28,8 | 7 | 33,8 | 9 |
| Premaduración | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| M 1980/81 | 73,5 | 14 | 93,9 | 14 | 75,8 | 14 | 64,4 | 14 | 91,8 | 14 | 73,9 | 14 | 72,0 | 13 | 96,5 | 13 | 75,3 | 14 |
| S 1981/82 | 53,7 | 10 | 46,3 | 10 | 46,3 | 12 | 56,4 | 11 | 57,2 | 11 | 57,6 | 11 | 53,0 | 11 | 60,2 | 12 | 57,8 | 12 |
| S 1982/83 | 41,3 | 10 | 42,5 | 11 | 31,5 | 11 | 48,0 | 10 | 46,8 | 12 | 34,0 | 12 | 47,5 | 10 | 49,5 | 13 | 46,0 | 13 |
| T 1983/84 | 71,0 | 13 | 53,0 | 12 | 49,5 | 13 | 102,7 | 14 | 61,0 | 14 | 47,7 | 13 | 91,7 | 15 | 58,5 | 16 | 65,3 | 15 |
| Maduración | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| M 1980/81 | 83,0 | 18 | 106,7 | 17 | 94,0 | 19 | 93,0 | 19 | 105,7 | 19 | 104,3 | 19 | 107,0 | 19 | 134,0 | 20 | 122,3 | 20 |
| S 1981/82 | 76,7 | 14 | 70,0 | 15 | 48,7 | 16 | 73,3 | 15 | 80,0 | 15 | 82,4 | 16 | 83,4 | 16 | 73,3 | 16 | 51,3 | 16 |
| S 1982/83 | 58,3 | 12 | 52,5 | 12 | 43,0 | 17 | 64,8 | 14 | 52,0 | 13 | 41,0 | 17 | 64,3 | 13 | 49,3 | 13 | 44,2 | 18 |
| T 1983/84 | 83,6 | 11 | 73,6 | 11 | 60,0 | 11 | 74,0 | 13 | 60,6 | 15 | 48,0 | 14 | 72,0 | 12 | 58,6 | 12 | 63,3 | 12 |
| Post-cosecha | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| M 1980/81 | 116,7 | 23 | 124,0 | 23 | 94,0 | 24 | 124,0 | 24 | 139,0 | 24 | 148,7 | 25 | 116,5 | 25 | 158,0 | 24 | 120,0 | 25 |
| S 1981/82 | 68,0 | 13 | 72,7 | 14 | 57,0 | — | 66,3 | 15 | 61,0 | 15 | 42,0 | 11 | 92,3 | — | 69,0 | 15 | 65,7 | 18 |
| S 1982/83 | 85,0 | 13 | 65,5 | 17 | 43,5 | 15 | 74,8 | 13 | 62,5 | 15 | 47,8 | 17 | 77,8 | 13 | 68,8 | 17 | 45,2 | 16 |

Recolección de muestras

Al cabo de 5 d de la aplicación del $^{14}\text{CO}_2$ se recogieron los sarmientos. La hoja marcada y 2 cm de madera en el lugar de su inserción fueron separados del resto del sarmiento.

En cada tramo se determinó el promedio del eje central de las hojas individuales y la masa seca de las hojas. Se midió la longitud y masa seca del tallo de cada tramo. Las feminelas se agruparon en una única muestra por tramo. El ápice fue muestreado por separado e incluía la parte del tramo III desde la yema apical hasta la última hoja plegada. Se determinó la inserción del racimo en el sarmiento y se midió su longitud y masa seca.

Determinación de la radiactividad

Las muestras se secaron a 80 °C, se trituraron manualmente en bolsas de polietileno y se determinó su masa seca.

100 mg de tejido fue digerido en 5 ml de HNO_3 (al 35 %) a 90 °C durante 6 h (FERNÁNDEZ 1978 a). Una alícuota de la solución radiactiva con 10 ml de Instagel (Packard) se midió en el contador de centelleo líquido LS 100 Beckman con ventana totalmente abierta. Para determinar la actividad absoluta se utilizó el método de standard interno preparado a partir de hexadecano marcado con ^{14}C .

La radiactividad también se midió bajo el tubo Geiger Müller, en 1 g de materia seca triturada de hojas y racimos.

Los resultados obtenidos se expresan como actividades específicas referidas a 1 mg o 1 g de tejido seco, dpm/mg o cpm/g respectivamente, como medida de acumulación de fotosintatos.

Los datos obtenidos en las distintas partes del sarmiento se expresaron en porcentaje, referidos al valor máximo de la actividad específica determinada en el sarmiento.

Para los datos biométricos se calculó el valor promedio con la correspondiente desviación típica.

Resultados

Los resultados de la distribución de fotosintatos se resumen en el Cuadro 2 y se analizan según el lugar de aplicación de $^{14}\text{CO}_2$ y según la etapa de crecimiento.

1. Aplicación de $^{14}\text{CO}_2$ por tramo

a) Tramo basal

- En prefloración se observaron dos sinks fisiológicos: racimo y hojas apicales con ápices.
- A partir de la etapa de cuajado hasta la maduración, el único sink observado fue el racimo.
- En la etapa de post-cosecha se observó una distribución regular de fotosintatos a lo largo del sarmiento.

b) Tramo apical

- Desde la prefloración hasta la maduración inclusive, las hojas apicales con ápices se mostraron como sink principal. Sólo en dos casos se observó que el racimo fue el sink principal para carbohidratos.

Cuadro 2

Radioactividad de las hojas y racimos triturados expresada en valores relativos (valor máximo = 100 %) de cpm/g de materia seca en las distintas etapas de crecimiento de diferentes variedades de vid: Moscatel de Hamburgo (M), Sauvignon (S) y Tannat (T)

Radioactivity of triturated leaves and clusters expressed in relative values (maximum = 100 %) of cpm/g of dry matter, in various stages of growth in cultivars Moscatel de Hamburgo (M), Sauvignon (S) and Tannat (T)

| ¹⁴ CO ₂ aplicado en el tramo | Basal | | | | Medio | | | | Apical | | | |
|--|-------|-------|--------|--------|-------|-------|--------|--------|--------|-------|--------|--------|
| | Basal | Medio | Apical | Racimo | Basal | Medio | Apical | Racimo | Basal | Medio | Apical | Racimo |
| Radioactividad en racimos y en hojas | | | | | | | | | | | | |
| Prefloración | | | | | | | | | | | | |
| M 1980/81 | 8,4 | — | 80,9 | 100 | — | — | — | — | 56,1 | — | 97,6 | 100 |
| S 1981/82 | 1,8 | — | 100 | 67,4 | — | — | — | — | 2,6 | — | 100 | 2,6 |
| S 1982/83 | 0,5 | — | 3,0 | 100 | — | — | — | — | 0,1 | — | 100 | 0,1 |
| Cuajado | | | | | | | | | | | | |
| M 1980/81 | 1,2 | 1,0 | 1,2 | 100 | 2,9 | 3,9 | 100 | 7,6 | 14,2 | 33,6 | 100 | 21,1 |
| S 1981/82 | 0,6 | 0,8 | 1,8 | 100 | 1,3 | 4,0 | 100 | 48,2 | 0,4 | 0,2 | 100 | 0,4 |
| S 1982/83 | 2,3 | 1,1 | 3,5 | 100 | 0,1 | 0,6 | 3,6 | 100 | 0,1 | 1,6 | 100 | 0,3 |
| Premaduración | | | | | | | | | | | | |
| M 1980/81 | 1,0 | 11,4 | 7,3 | 100 | 37,2 | 5,5 | 1,4 | 100 | 15,0 | 0,5 | 100 | 9,1 |
| S 1981/82 | 3,3 | 6,7 | 6,7 | 100 | 2,1 | 8,3 | 6,2 | 100 | 0,3 | 0,2 | 100 | 0,3 |
| S 1982/83 | 0,3 | 0,2 | 0,3 | 100 | 0,6 | 0,9 | 1,8 | 100 | 0,1 | 2,4 | 100 | 3,2 |
| T 1983/84 | 0,7 | 0,3 | 0,6 | 100 | 1,3 | 0,8 | 1,4 | 100 | 0,2 | 0,2 | 100 | 14,0 |
| Maduración | | | | | | | | | | | | |
| M 1980/81 | 5,2 | 3,1 | 6,3 | 100 | 70,0 | 67,4 | 100 | 97,7 | 2,5 | 3,7 | 100 | 4,1 |
| S 1980/81 | 25,0 | 15,0 | 21,3 | 100 | 9,6 | 8,2 | 10,5 | 100 | 1,0 | 1,1 | 100 | 1,2 |
| M 1981/82 | 2,0 | 2,0 | 2,0 | 100 | 50,0 | 50,0 | 75,0 | 100 | 1,0 | 1,1 | 100 | 1,1 |
| S 1981/82 | 10,3 | 3,4 | 4,3 | 100 | 3,1 | 3,1 | 6,2 | 100 | 2,2 | 3,3 | 100 | 14,4 |
| S 1982/83 | 0,9 | 0,8 | 0,6 | 100 | 3,1 | 8,5 | 6,8 | 100 | 14,8 | 19,0 | 87,3 | 100 |
| T 1982/83 | 3,4 | 3,8 | 2,1 | 100 | 3,7 | 9,6 | 14,1 | 100 | 7,3 | 9,4 | 100 | 29,2 |
| T 1983/84 | 4,3 | 2,4 | 6,7 | 100 | 3,2 | 3,2 | 3,9 | 100 | 5,3 | 2,8 | 12,6 | 100 |
| Post-cosecha | | | | | | | | | | | | |
| M 1980/81 | 100 | 68,6 | 88,2 | — | 100 | 53,3 | 96,7 | — | 30,3 | 100 | 23,0 | — |
| S 1981/82 | 100 | 66,7 | 66,7 | — | 50,0 | 83,3 | 100 | — | 16,7 | 16,7 | 100 | — |
| S 1982/83 | 100 | 28,6 | 83,3 | — | 6,6 | 9,6 | 100 | — | 42,2 | 35,9 | 100 | — |

- En post-cosecha, la mayor cantidad de fotosintatos quedan en hojas apicales con ápices.

c) Tramo medio

- En la etapa de cuajado el sink principal está formado por hojas apicales y ápices (con una excepción).
- En las etapas de premaduración y maduración, el racimo es el sink principal de los fotosintatos.
- En post-cosecha los fotosintatos se distribuyen a lo largo del sarmiento o se translocan hacia los ápices.

2. Aplicación de $^{14}\text{CO}_2$ por etapa de crecimiento

a) Prefloración

El racimo funcionó como sink de fotosintatos formados en hojas basales. Las hojas apicales con ápices se comportaron como sink de fotosintatos formados en la parte apical del sarmiento (con una excepción, Moscatel de Hamburgo 1980/81).

b) Cuajado

Los fotosintatos formados en el tramo medio experimentaron una translocación diferente en años consecutivos, dirigiéndose hacia el racimo o hacia la parte apical. Este resultado se interpretó como que aún no existe un sink definido para los mismos, como existe en etapas posteriores.

Los fotosintatos formados en las hojas basales se translocaron en su totalidad al racimo, mientras que los fotosintatos formados en la parte apical permanecieron en ella.

c) Premaduración

El racimo acusó la máxima intensidad de crecimiento y actuó como sink exclusivo de los fotosintatos formados en los tramos basal y medio, mientras que los fotosintatos formados en el tramo apical no se exportaron del mismo.

d) Maduración

Durante esta etapa se destacó el racimo como sink principal que atrae los fotosintatos producidos en los tramos basal y medio. Para las variedades Sauvignon 1982/83 y Tannat 1983/84, el racimo fue también el sink de los fotosintatos producidos en las hojas del tramo apical.

e) Post-cosecha

Se observó una distribución variable de fotosintatos sin tendencia a la acumulación en alguna de las partes estudiadas de la planta.

Discusión

El racimo es el único sink para los fotosintatos formados en hojas del tramo basal, hecho que coincide con HALE y WEAVER (1962), KOBLET y PERRET (1971).

Los fotosintatos formados en el tramo apical, salvo las excepciones de Sauvignon 1982/83 y Tannat 1983/84, no se translocaron hacia el racimo. KOBLET y PERRET (1971), sugieren en su esquema un igual comportamiento de estos fotosintatos, aunque no lo probaron experimentalmente. HALE y WEAVER (1962), observaron también que los

fotosintatos formados en las 8 hojas apicales de un sarmiento de 22 hojas se translocaron hacia el ápice.

El comportamiento de los fotosintatos formados en la parte apical se explica por la demanda fisiológica de las hojas jóvenes en pleno crecimiento cuya actividad fotosintética todavía no logró su máximo (KRIEDEMANN 1968).

El racimo se transforma en el sink definitivo de los fotosintatos formados en el tramo medio cuando acusa el mayor crecimiento, después de la etapa de cuajado. Este mismo hecho también se gráfica en los esquemas elaborados por los autores mencionados.

En base a los resultados obtenidos se elaboró un esquema general de la translocación de fotosintatos durante el período vegetativo de la vid (Cuadro 3).

Cuadro 3

Los fotosintatos se translocan a lo largo del sarmiento siguiendo un determinado patrón de distribución

| Etapa (longitud cm) | Fotosintatos formados en . . . del sarmiento | Translocación de fotosintatos |
|---------------------------|---|---|
| Prefloración (60 cm) | la mitad basal la mitad apical | hacia el racimo no la hay |
| Cuajado (100 cm) | el tramo basal el tramo medio el tramo apical | hacia el racimo hacia la parte apical no la hay |
| Premaduración (180 cm) | los dos tramos basales | hacia el racimo |
| Maduración (240 cm) | el tramo apical | no la hay |

Photosynthates are translocated along the shoot according to a certain pattern of distribution

| Growth period (length cm) | Photosynthate produced in . . . of the shoot | Translocation of photosynthate |
|-------------------------------|---|--|
| Preflowering (60 cm) | basal half apical half | toward the cluster no translocation |
| Fruit set (100 cm) | basal third middle third apical third | toward the cluster toward the apical part of the shoot no translocation |
| Prior to ripening (180 cm) | two basal thirds | toward the cluster |
| Ripening (240 cm) | apical third | no translocation |

Resumen

Durante 4 años se estudió la translocación de fotosintatos en vid conducida en espaldera alta (2 m) y en cinco etapas de crecimiento: floración, cuajado, premaduración, maduración y post-cosecha. El $^{14}\text{CO}_2$ fue aplicado en la hoja central del tramo basal, medio y apical del sarmiento, respectivamente (volumen 200 ml en una bolsa de polietileno, 300 ppm de $^{14}\text{CO}_2$ de $3,7 \times 10^6$ Bq, 30 min, cuatro sarmientos por variante). Después de 5 d fue determinada la radiactividad en tejido triturado de hojas de cada tramo (excluyendo la hoja marcada), de racimos y de la yema apical en cpm/g en un contador Geiger Müller y en dpm/mg de materia seca en un contador de centelleo líquido. El valor máximo de radiactividad de cada sarmiento fue tomado como 100 % y los otros resultados se relacionan con él.

Fotosintatos producidos en el tramo basal del sarmiento se translocan siempre hacia el racimo. El tramo apical no exporta fotosintatos. El racimo se convierte en el sink definitivo para los fotosintatos producidos en el tramo medio del sarmiento después de la etapa de cuajado; durante esta etapa el racimo acusa mayor intensidad de crecimiento.

Agradecimientos

El trabajo se debió a un contrato de investigación entre la Universidad del Trabajo del Uruguay (UTU) y el Organismo Internacional de Energía Atómica (OIEA), N° 2679 de 1980 a 1984. El mismo fue sugerido por el experto del OIEA JESÚS FERNÁNDEZ, quien introdujo en Uruguay el uso de ^{14}C en estudios fotosintéticos.

El primer esbozo de este trabajo fue publicado por FERNÁNDEZ (1978 b) en su informe al OIEA AT N° 1407.

Durante los dos primeros años de este contrato de investigación participaron: Ing. Agr. LORENZO BAZZINO e Ing. Agr. RAÚL GOYENOLA. Las mediciones en centelleo líquido fueron realizadas por la Bach. BLANCA FALLER.

Expresamos nuestro agradecimiento a las personas anteriormente mencionadas, a las autoridades de la UTU y también a la Dirección y Personal de la Escuela de Vitivinicultura.

Bibliografía

- DURING, H.; ALLEWELDT, G.; 1980: Effects of plant hormones on phloem transport in grapevines. Ber. Dt. Bot. Ges. **93**, 339—347.
- FERNÁNDEZ, J.; 1978 a: A simple system to determine photosynthesis in field conditions by means of $^{14}\text{CO}_2$. Photosynthetica **12**, 145—149.
- —; 1978 b: Aplicación de isótopos en agricultura. Informe al Gobierno del Uruguay. Viena. OIEA. AT Informe N° 1407 (URU/5/08).
- HALE, C. R.; WEAVER, R. J.; 1962: The effect of developmental stage on direction of translocation of photosynthate in *Vitis vinifera*. Hilgardia **33**, 87—131.
- KOBLET, W.; PERRET, P.; 1971: Amélioration des travaux en vert de la vigne. Rev. Suisse Viticult. Arboricult. **3**, 112—117.
- KRIEDEMANN, P. E.; 1968: Photosynthesis in leaves as a function of light intensity, temperature, and leaf age. Vitis **7**, 213—220.
- STOEV, K.; IVANTCHEV, V.; 1977: Données nouvelles sur le problème de la translocation descendante et ascendante des produits de la photosynthèse de la vigne. Vitis **16**, 253—262.

Eingegangen am 22. 6. 1987

J. BALCAR
J. HERNANDEZ
Laboratorio Radioisotópico
Escuela de Vitivinicultura (UTU)
Ruta 48, km 18.500
El Colorado, Canelones
Uruguay