

## **Données nouvelles sur le problème de la translocation descendante et ascendante des produits de la photosynthèse de la vigne**

par

K. STOEV et V. IVANTCHEV

### **Neue Erkenntnisse zum Problem der basi- und akropetalen Translokation der Photosyntheseprodukte bei der Rebe**

**Zusammenfassung.** — In der vorliegenden Arbeit wird die Translokation radioaktiv markierter Assimilate aus den Rebenwurzeln am Ende der 4. und zu Beginn der 5. Phase des Vegetationszyklus der Rebe untersucht. Ferner wird die Verlagerung markierter Photosynthate in ansteigender Richtung vor der Periode des Saftstromes bearbeitet.

Mit Beginn der Beerenreife wird — vorausgesetzt, daß ein bestimmter Traubenbehang vorhanden ist — der Saftstrom in Richtung auf die Wurzel eingestellt. Schon ehe die Periode des Saftstromes beginnt, setzt eine Translokation in ansteigender Richtung ein.

Unter Berücksichtigung früherer Forschungen und der Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung behandeln die Autoren die Frage der natürlichen Zuckereinlagerung in die Traube zu Beginn der Beerenreife. Das Problem der genauen Bestimmung der Phase, die den Beginn des Vegetationszyklus kennzeichnet, wird ebenfalls diskutiert.

Die Autoren legen ein neues Grundkonzept für den Begriff des Jahreszyklus der Rebe vor, das auf den physiologischen und biologischen Besonderheiten der Pflanze beruht.

### **Introduction**

De nombreuses recherches (STOEV 1948, 1952, HALE et WEAVER 1962, KOBLET 1969, 1971, 1975, etc.) ont été faites sur le problème de la circulation des assimilats dans la vigne, qui montrent, en général, leur dynamisme ascendant et descendant pendant le cycle annuel d'un côté, et d'autre côté la nature des substances organiques, qui transportent les assimilats. La monographie sur les «Bases physiologiques de la viticulture» (STOEV 1971—1973) constitue un aperçu détaillé de l'état du problème considéré et fait le point des résultats d'une multitude d'auteurs. Les ouvrages parus postérieurement n'apportent pas de changements aux points de vue établis. Mais il en est toujours deux problèmes qui gagneraient à être approfondis. Le premier concerne le processus d'accumulation naturelle des glucides dans le raisin à la fin de la quatrième et au début de la cinquième phase du développement annuel (Fig. 7). Quant au deuxième problème, son étude doit apporter la réponse à la question de savoir quelle est la source du courant abondant en sucres, accusant une allure se faisant presque par sauts.

On sait depuis longtemps que le processus de grossissement des baies et leur enrichissement en sucres ne sont pas réguliers mais présentent plutôt un caractère cyclique. Telle est la conclusion de nombre d'auteurs, parmi lesquels on peut citer

MACH et PORTELE (1880) (cité d'après BERG 1940), PORTELE (1882) (voir BERG 1940), STOEV et ZANKOV (1958), COOMBE (1960), GUÉORGUIEV et YANKOV (1960), SAULNIER (1963), KOZENKO (1964) etc. Ils ont tous établi que le début de la véraison coïncide avec un saut dans le processus d'accumulation des glucides.

D'après WINKLER (1962) la phase de véraison marque un tournant dans le développement des baies, au cours duquel il survient d'importants changements au niveau des baies, affectant la couleur et la consistance de celles-ci. Ces changements présentent la particularité de se dérouler d'une manière brusque, presque par sauts (STOEV et ZANKOV 1958).

Par ailleurs, durant la véraison on assiste à des changements notables dans la composition chimique des grains (teneur en tannins, substances colorantes, pectines et autres) et surtout dans le bilan des acides et des glucides (STOEV et DIMITROV 1957).

Les points de vue des différents auteurs ayant tenté d'apporter la réponse à ce phénomène bizarre sont à première vue contradictoires. D'après quelques-uns, pour la plupart français ou américains — MOREAU et VINET (1932), RIBÉREAU-GAYON et PEYNAUD (1960), WINKLER (1962) — la migration de quantités importantes de sucres vers le raisin serait réalisée pour le compte des hydrates de carbone contenus dans les parties vivaces et qui, en partie, cessent de remplir leur fonction de réserves au cours de la véraison. Dès lors, ils subissent une dégradation et sont vite acheminés vers les baies. Les auteurs cités plus haut rapportent des données également sur le bilan des produits de l'assimilation, données plaidant en faveur d'un déplacement des hydrates de carbone depuis les parties vivaces jusqu'au raisin.

Or, STOEV (1971—1973), s'appuyant sur les données concernant la teneur en hydrates de carbone et leur transformation dans la plante, trouve cette hypothèse peu vraisemblable. Il justifie son point de vue par le fait qu'à l'époque de la véraison toutes les réserves contenues dans les parties vivaces, de même que dans le système racinaire de la vigne sont déjà acheminées vers les parties aériennes et qu'elles commencent à effectuer un mouvement descendant. D'après ce chercheur, en ce moment les organes vivaces de la vigne n'assumeraient qu'un rôle de transporteurs et ne pourraient pas, par conséquent, servir de source à un courant de glucides supplémentaire vers le raisin. Se basant sur les résultats de ses longues recherches, STOEV (1971—1973) émet l'hypothèse que le déplacement de fortes proportions de sucres vers les baies observé lors de la véraison présente un caractère cyclique et serait conditionné par des facteurs génétiques s'étant constitués le long du processus d'évolution.

D'après SISSAKYAN et MARUTYAN (1948), lors de la véraison les feuilles de vigne subissent des modifications fondamentales: elles ne sont pas le site d'une production d'acides mais plutôt de glucides.

Vers cette hypothèse convergent les points de vue de MARTEAU (1955). Il considère que la migration intense de glucides vers les baies, observée lors de la véraison, est, selon toute vraisemblance, le fait d'une baisse du taux des sucres de réserve, accumulés au niveau des feuilles. C'est dire qu'ici interviennent les produits de l'assimilation chlorophyllienne. A l'opposé de MARTEAU (1955), LAFON-LAFOURCADE et PEYNAUD (1959) admettent qu'à l'époque de ralentissement de la croissance des rameaux, la migration des glucides a ses origines non seulement à partir des feuilles, mais aussi à partir des rameaux eux-mêmes.

Ce problème litigieux nous a incités à une nouvelle série de recherches qui devraient apporter sa solution définitive. Par ces études nous visions à analyser plus particulièrement le déplacement et l'accumulation des produits de la photosynthèse au niveau des racines lors de la véraison, phase caractérisée, comme nous

l'avons vu précédemment, par une brusque poussée dans le processus d'accumulation de sucres dans les baies.

Le deuxième problème qui nous intéresse se rapporte à l'époque coïncidant avec la phase de véraison. Pouvoir la déterminer avec précision aurait une importance capitale pour deux raisons, dont la première est étroitement liée à l'élaboration du schéma du cycle annuel de la vigne. Par ailleurs, cette question présente de l'intérêt également sur le plan pratique, puisque sa réponse permettrait de mieux choisir l'époque de la taille. Ajoutons encore qu'elle reste à désirer pour ce qui est de la différenciation de divers stades de végétation. Il ressort ici deux points de départ reposant sur des principes différents. Le premier utilise, en tant que repère, les signes morphologiques: circulation de la sève, gonflement des bourgeons, floraison, véraison, maturité physiologique du raisin, chute des feuilles. Le deuxième principe fait appel aux moments, où, suite à de profondes transformations de nature physiologique et biochimique, la plante présente des particularités toutes nouvelles.

D'après BRANAS *et al.* (1946), la circulation de la sève constituerait le premier signe de la végétation. La chute des feuilles en serait le dernier. Dans l'intervalle compris entre ces deux moments se situent toutes les autres phases. Cette manière de voir les choses peut être retrouvée dans les travaux de MERJANIAN (1951),

KOZMA (1964) partage lui-aussi l'opinion suivant laquelle la végétation active coïncide avec le début de la circulation de la sève et se termine au moment de la chute des feuilles. Pour lui la croissance des rameaux débute en même temps que la circulation de la sève et s'arrête vers la période de la maturation physiologique du raisin. D'après cet auteur la croissance des rameaux présenterait deux phases: rapide et lente. L'hypothèse de KOZMA fait ressortir un point particulièrement intéressant. D'après lui, dans la période de croissance des rameaux et de la formation des fleurs il convient d'inclure également la croissance inapparente des rameaux et des inflorescences dans les bourgeons non encore débourrés durant la phase de gonflement et de débourrement.

A l'encontre des auteurs cités, LAZAREVSKII (1962) établit que dans bien des cas la phase de débourrement peut se dérouler sans qu'il se manifeste quelque signe de circulation de la sève. Les recherches approfondies de cet auteur l'ont conduit à la conclusion que dans les régions climatiques où la vigne entre dans la phase d'hibernation sans avoir terminé son cycle végétatif, il est impossible de déterminer le début de la première phase de végétation en faisant appel au moment des pleurs. Dans les conditions citées les études phénologiques ont permis de situer uniquement la fin de la première phase, c'est-à-dire la période de débourrement.

LAZAREVSKII considère que le seuil thermique capable de lever la dormance forcée de la vigne et de déterminer le début du cycle végétatif suivant, se situe dans les environs des températures légèrement supérieures au zéro physiologique ou même correspondant à celui-ci. D'après cet auteur, une fois terminé le repos profond (physiologique) de la plante de vigne, celle-ci est capable de réagir à tous les niveaux thermiques situés au-dessus de zéro. Aussi bien la première phase de végétation s'en trouve-t-elle fortement influencée. Ceci étant, les sommes des températures les plus constantes pour cette phase correspondent à la valeur de la somme des actions journalières des températures moyennes supérieures à zéro, à partir du jour où la température est passée par 0 °C, jusqu'au début du débourrement.

Donc, pour LAZAREVSKII, la végétation débiterait avant l'époque de circulation de la sève et serait fonction du facteur thermique.

Tenant compte des principales périodes de transformation des hydrates de carbone et des périodes d'activité intense des enzymes, considérant par ailleurs leur

rapport fonctionnel, STOEV, sur la base de ses recherches personnelles (1948, 1952) et s'appuyant aussi sur les aspects positifs dans la manière de concevoir le cycle végétatif par une multitude d'auteurs (KONDO 1955, LAZAREVSKII 1962, WINKLER 1962, POUGET 1963, KONDO *et al.* 1964, KOZMA 1964, NÉGROUL et MOKHOVA 1964, etc.) suggère un principe nouveau de conception de la notion du cycle végétatif de la vigne. Dans le métabolisme des hydrates de carbone STOEV (1948) établit la présence de quelques phases fondamentales pendant lesquelles la teneur en hydrates de carbone subit certaines transformations qualitatives présentant un rapport étroit avec les principaux stades du cycle annuel.

Afin de mieux élucider le problème de la migration des glucides depuis les racines jusqu'aux parties aériennes de la vigne avant qu'elle n'ait atteint le stade de circulation de la sève, qui a fait l'objet d'études antérieures (STOEV 1948, 1952, STOEV et ZANKOV 1958), nous avons réalisé un essai spécial avec du glucose  $C^{14}$ .

### Méthodes

L'expérience a porté sur des vignes âgées de 8 ans et provenant de la combinaison hybride Cabernet Sauvignon  $\times$  Vigne large de Melnik. Comme mode de taille on a adopté le «Guyot double» en laissant deux bois longs à 10—12 yeux et 2—3 courçons à 2 yeux. En juillet, en août et au début de septembre les feuilles des rameaux situés de la 2ème à la 10ème place sur le sarment en commençant par le bas, ont été alimentées en  $^{14}CO_2$  (concentration 0,1 %, activité 1  $\mu Ci$ ). L'exposition commençait à 8 h 30 le matin et se poursuivait au cours de deux heures (Fig. 1). Les racines étaient elles-aussi traitées au glucose  $C^{14}$  (activité = 1  $\mu Ci$ ) en les y trempant. 72 h après le traitement l'autoradiographie de l'écorce des rameaux, des tiges et des racines devait fournir des données sur le chemin parcouru par les produits radioactifs, ainsi que sur leur translocation. La radioactivité des échantillons était mesurée à l'aide du radiomètre PP-8.

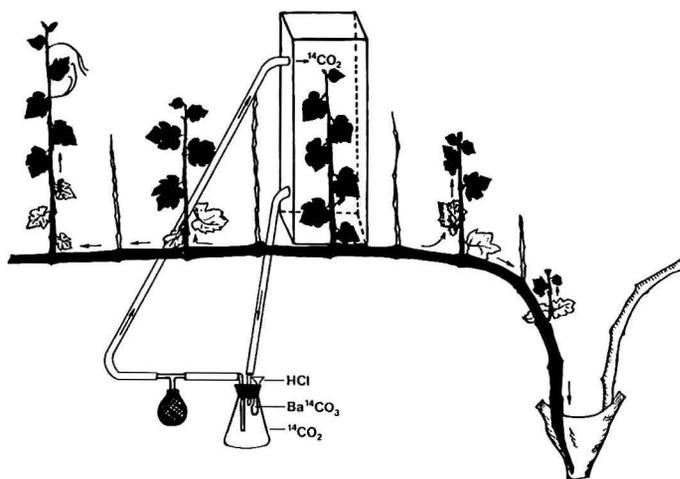


Fig. 1: Rameau de vigne traité par  $^{14}CO_2$ .  
Mit  $^{14}CO_2$  behandelter Rebentrieb.

Résultats et discussion

Les produits de la photosynthèse radioactifs contenus dans des rameaux alimentés en  $^{14}\text{CO}_2$  au début de juillet se déplacent tant vers le haut que vers le bas jusqu'à la véraison. Ils s'acheminent le long du long bois et de la tige souterraine pour s'accumuler dans une partie donnée du système racinaire de la vigne (Fig. 2).

Dans le cas des rameaux alimentés en  $^{14}\text{CO}_2$  lors de la véraison il a été établi que les matières élaborées cessent temporairement leur circulation vers le système

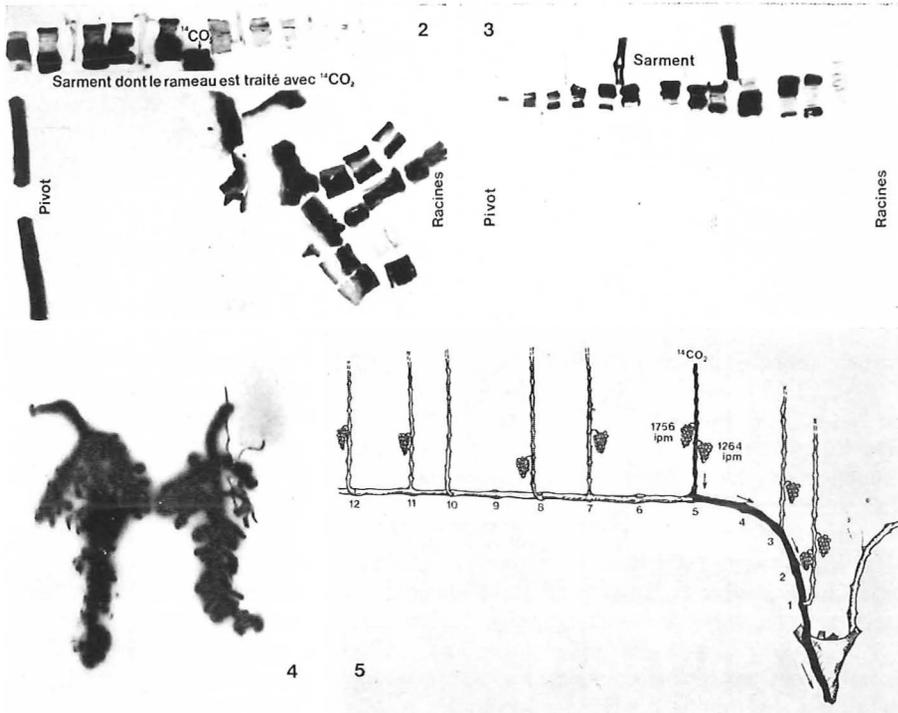


Fig. 2: Autoradiographie des bandes de l'écorce du sarment, du pivot et des racines, montrant la voie des produits de l'assimilation jusqu'à la phase «début de maturation du raisin» (2. VII. 1970). Les produits radioactifs de l'assimilation du rameau traité avec  $^{14}\text{CO}_2$  avancent d'une façon linéaire dans le sarment et dans le pivot et s'accumulent dans une partie déterminée des racines.

Fig. 3: Translocation des produits de la photosynthèse radioactifs lors de la véraison (le 29. VIII. 1970).

Fig. 4: Durant la véraison les grappes consomment des proportions élevées de matières élaborées. Afin d'en faciliter l'autoradiographie les baies ont été supprimées.

Fig. 5: Translocation des produits de la photosynthèse radioactifs après la véraison.

Abb. 2: Autoradiographie von Rindenstreifen eines Triebes, des Wurzelstammes und der Wurzeln, aus der die Assimilatwanderung bis zum Beginn der Beerenreife (2. 7. 1970) hervorgeht. Die mit  $^{14}\text{CO}_2$  markierten Assimilate breiten sich in Trieb und Wurzelstock linear aus und werden in einem bestimmten Wurzelbereich akkumuliert.

Abb. 3: Translokation markierter Photosynthate während des Reifebeginns (29. 8. 1970).

Abb. 4: Während des Reifebeginns nehmen die Trauben in gesteigertem Maße Assimilate auf. Um die Autoradiographie zu erleichtern, wurden die Beeren entfernt.

Abb. 5: Translokation markierter Photosynthate nach dem Reifebeginn.

Mouvement des produits de l'assimilation des rameaux traités vers les grappes des autres rameaux et vers les racines  
 Verlagerung von Assimilaten aus  $^{14}\text{CO}_2$ -behandelten Trieben in die Trauben anderer Triebe und die Wurzeln

Date	Place du rameau traité sur le sarment en commençant par la base	Radioactivité totale des grappes sur le rameau en ipm/g substance sèche	Radioactivité totale des grappes sur les autres rameaux en ipm/g substance sèche	Radioactivité totale des racines en ipm/g substance sèche	Remarques
Rameaux fructueux traités avec $^{14}\text{CO}_2$					
14. VII. 1970	5	13114	410	679	
16. VII. 1970	7	11513	321	396	sur le sarment 4
22. VII. 1970	5	10830	6	327	rameaux infructueux
15. VIII. 1970	10	7150	962	2242	
4. IX. 1970	4	11495	127	0	
Rameaux infructueux traités avec $^{14}\text{CO}_2$					
20. VII. 1970	9	—	1012	5249	
21. VII. 1970	4	—	1014	5197	sur le sarment 4
28. VII. 1970	8	—	411	7878	rameaux infructueux
13. VIII. 1970	10	—	1561	6805	
25. VIII. 1970	2	—	6534	2616	
29. VIII. 1970	8	—	9218	0	
3. IX. 1970	8	—	8564	270	

radiculaire de la vigne (Fig. 3). Au cours de cette période qui ne dure que quelques jours les grappes se comportent comme de très grands consommateurs de produits photosynthétisés (Fig. 4).

Les rameaux infertiles qui avant la véraison transportent la majeure partie de leurs produits élaborés vers les racines interrompent eux-aussi le transport dans

cette direction pour acheminer, dans leur presque totalité, les produits de l'assimilation vers les grappes des rameaux fertiles (Tableau).

Passée cette brève période d'accumulation active des produits élaborés au niveau des grappes de rameaux fertiles, ils sont à nouveau acheminés vers le système racinaire de la plante (Fig. 5).

Tout ce qui précède nous permet de conclure que l'accumulation intense des glucides dans le raisin, observée lors de la véraison est l'effet d'un arrêt provisoire du transport des matières élaborées vers les parties vivaces et le système racinaire, arrêt donnant lieu à un déplacement actif vers les grappes dans les conceptions d'une multitude d'auteurs. (Lorsque la charge est faible, la circulation des produits élaborés vers les racines n'est que partiellement interrompue, une faible part étant toujours transportée vers le bas.) Tout ceci vient une fois de plus à l'appui de l'hypothèse de STOEV et ZANKOV (1958), avancée il y a 20 années, à savoir que l'accumulation intense des glucides au niveau des baies observée lors de la véraison, présente un rythme annuel constitué au cours de l'évolution de la vigne. Cette phase peut être considérée comme un tournant dans le cycle annuel de la plante.

L'examen de plantes de vigne, dont les racines ont été alimentées en glucose- $^{14}\text{C}$  longtemps avant le début de la circulation de la sève (premiers jours de mars), examen fait au cours de 72 heures de suite, a permis de constater que les produits radioactifs se déplacent dans le sens des parties aériennes (Fig. 6). Il est à supposer que, lors de sa migration le long de la tige souterraine et du long bois, le glucose se transforme en saccharose, qui représente le principal transporteur des hydrates de carbone (KOURSANOV *et al.* 1964).

Les études antérieures de STOEV (1948, 1952, STOEV et ZANKOV 1958) lui ont permis de constater que la phase du métabolisme actif des substances se déroule avant le début de la circulation de la sève. Au cours des premiers jours de mars, l'activité de l'amylase dévie vers l'hydrolyse, à la suite de quoi l'amidon se transforme en sucres et s'achemine dans le sens des parties aériennes. D'après l'auteur, ce moment marquerait la transition du repos à la végétation de la plante.

Un mois plus tard environ commence la circulation de la sève. Le gonflement des bourgeons déclenchant la croissance apparente dans les conditions de Pléven (R.P. de Bulgarie) a lieu plus tard encore (le 15 avril environ).

Donc, la croissance apparente est précédée par une période d'échange active des substances au niveau du système racinaire et par leur déplacement jusqu'aux organes aériens, ainsi que par la croissance inapparente de la pousse embryonnaire au sein des bourgeons et des ébauches florales. C'est un moment de transition de la dormance à la végétation. C'est la phase de la croissance se terminant avec l'époque de la floraison.

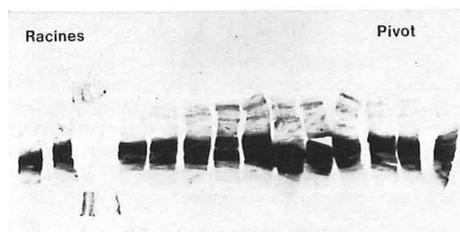


Fig. 6: Translocation du glucose- $^{14}\text{C}$  depuis les racines vers les parties aériennes de la vigne avant la période de la circulation de la sève.

Translokation von Glucose- $^{14}\text{C}$  aus den Wurzeln in die oberirdischen Teile der Rebe vor der Periode der Saftbewegung.

Un autre point culminant dans le métabolisme annuel de la plante de vigne est la transition de celle-ci de la phase de croissance à la fructification (c'est-à-dire la floraison). C'est à cette époque que la teneur en sucres des rameaux passe par son maximum. L'ensemble d'enzymes fonctionne en faveur de l'hydrolyse, ce phénomène étant le plus accentué au niveau des jeunes pousses et des inflorescences (hydrolyse unidirectionnelle). Durant cette période sont observés des phénomènes d'importance capitale: floraison très active, accompagnée d'une croissance intense des jeunes fleurs, des inflorescences et des rameaux. C'est à cette époque que débute l'initiation florale.

Le troisième stade culminant dans le métabolisme coïncide avec la véraison. Il est suivi par la phase de la maturation et se termine au moment de l'entrée en dormance. Ce moment est identifié grâce aux importants changements qualitatifs survenus dans les échanges: activité synthétique intense des enzymes du groupe des carbohydrates; début de l'accumulation des réserves; forte inhibition de la croissance des rameaux, accompagnée d'un processus de maturation intense, arrêt provisoire de la croissance des baies, etc.

Les phases biologiques énumérées ci-dessus sont très différentes l'une de l'autre. Chacune d'elles est caractérisée par des processus physiologiques et biologiques particuliers présentant des différences importantes par rapport aux processus propres à la phase précédente ou suivante et amenant finalement à des transformations notables dans le métabolisme de la plante.

S'appuyant sur les études antérieures de l'un des auteurs (STOEV 1948, 1952, STOEV et ZANKOV 1958), de même que sur les résultats renfermés dans le présent travail, on peut représenter le cycle annuel de la vigne comme la figure 7 le montre.

Les données obtenues grâce à la méthode des produits photosynthétisés radioactifs nous permettent de tirer les conclusions suivantes:

1. La véraison du raisin amène l'arrêt de la circulation des produits de la photosynthèse radioactifs vers les racines et les parties vivaces de la vigne.

2. Le premier stade du cycle végétatif de la vigne, stade qui peut être appelé «phase de croissance», commence avec la mobilisation des réserves au niveau du

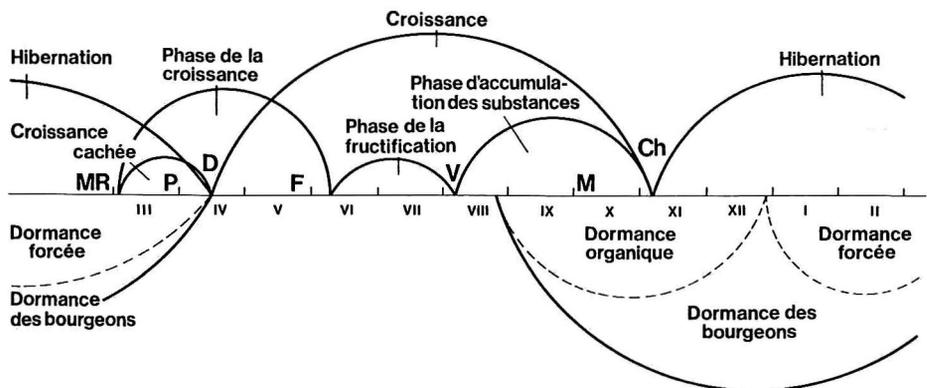


Fig. 7: Cycle annuel chez la vigne. MR: Début de mobilisation des réserves, P: Ascension de la sève, D: Débourement, F: Floraison, V: Véraison, M: Maturation, Ch: Chute des feuilles.

Jahreszyklus der Rebe. MR: Beginnende Mobilisierung der Reservestoffe, P: Aufwärtsgerichtete Saftbewegung, D: Austrieb, F: Blüte, V: Reifebeginn, M: Reife, Ch: Blattfall.

système racinaire et leur déplacement vers les organes aériens de la vigne. Cette phase précède de beaucoup le début de la circulation de la sève (d'un mois environ) et représente, au vrai sens du mot, une transition du repos à la végétation.

Nos recherches ultérieures viseront à déterminer la durée de la période d'arrêt du courant descendant, de même que l'effet de la charge de la vigne sur ce phénomène. Par ailleurs, nos études se proposeront de situer avec le plus d'approximation le début de la circulation ascendante des hydrates de carbone, c'est-à-dire depuis les racines jusqu'aux organes aériens de la vigne.

### Résumé

Le présent travail se propose d'étudier la translocation des matières élaborées radioactives depuis les racines de la vigne, et ceci au moment où elle est parvenue à la fin de la quatrième et au début de la cinquième phase de son cycle de végétation. Est étudié, par ailleurs, le déplacement dans le sens ascendant des produits de la photosynthèse radioactifs avant l'époque de la circulation de la sève.

Il a été établi que le stade de véraison a pour conséquence d'arrêter la circulation descendante (pour une charge donnée) vers les racines de la plante et que le mouvement ascendant débute avant l'époque de la sève.

S'appuyant sur des recherches antérieures et se référant également aux résultats de la présente étude, les auteurs abordent le problème de l'accumulation naturelle des glucides dans le raisin au stade de la véraison. Est également discutée la question relative à la détermination précise de l'époque coïncidant avec le début du cycle végétatif.

Les auteurs avancent un nouveau principe de conception de la notion de cycle annuel de la vigne reposant sur les particularités physiologiques et biologiques de la plante.

### Références

- BERG, V. A., 1940: *Biochimiya vinograda*. Recueil *Biochimiya Koulournich Rasteni*.
- BRANAS, J., BERNON, G. et LEVADOUX, L., 1946: *Eléments de viticulture générale*. Montpellier.
- COOMBE, B., 1960: Relation of growth and development changes in sugars, auxins, and gibberellins in fruits of seeded and seedless varieties of *Vitis vinifera*. *Plant Physiol.* 35, 241—250.
- GUÉORGUEV, I. et YANKOV, A., 1960: Migration des principaux acides organiques, de l'acidité, du potassium et des glucides chez quelques cépages entre la nouaison et la véraison. *C. R. Inst. Supér. Ind. Aliment., Plovdiv*, 7.
- HALE, C. R. and WEAVER, R. J., 1962: The effect of developmental stage on direction of translocation of photosynthate in *Vitis vinifera*. *Hilgardia* 33, 89—131.
- KOBLET, W., 1969: Wanderung von Assimilaten in Rebtrieben und Einfluß der Blattfläche auf Ertrag und Qualität der Trauben. *Wein-Wiss* 24, 277—319.
- — —, 1971: Kohlenhydratwanderung in Geiztrieben von Reben. *Wein-Wiss.* 26, 202—211.
- — —, 1975: Wanderung von Assimilaten aus verschiedenen Rebenblättern während der Reifephase der Trauben. *Wein-Wiss.* 30, 241—249.
- KONDO, I. N., 1955: La dormance des bourgeons de la vigne. *C. R. Acad. Sci. URSS* 102 (3).
- — —, KRILOVA, V. V. et LITVAK, A. I., 1964: Changements anatomiques et morphologiques subis par les bourgeons lors de la dormance hivernale. *Sadovod. Vinogradar. i Vinodel. Moldavii (Kishinev)* 19.
- KOURSANOV, A. L., TOURKINA, M. V. et SOKOLOVA, S. V., 1964: Les transformations des glucides lors de leur incorporation dans les cellules de la plante. *Fiziol. Rast. (Moscou)* 11, 569—580.
- KOZENKO, E. M., 1964: Dynamique des glucides lors de la maturation du raisin. *Vinodel. i Vinogradar. SSSR (Moscou)* 24 (3), 10—11.
- KOZMA, P., 1964: *Szölötermesztés, I. Mezőgazdasági Kiado, Budapest*.

- LAFON-LAFOURCADE, S. et PEYNAUD, E., 1959: Dosage microbiologique des acides aminés des moûts de raisin et des vins. *Vitis* 2, 45—56.
- LAZAREVSKII, M. A., 1962: Rôle de la chaleur sur la vie de la vigne européenne. Rostov-sur-Don.
- MARTEAU, M. G., 1955: Evolution de la teneur en glucides solubles dans divers organes de la vigne au cours de la maturation des raisins. C. R. Hebd. Séances Acad. Agricult. France 41, 193—198.
- MERJANIAN, A. A., 1951: *Vinogradarstvo*. Selhozguiz, Moskva.
- MOREAU, L. et VINET, E., 1932: Contribution à l'étude du phénomène de véraison (au Gamay). C. R. Séances Acad. Agricult. France 18.
- NÉGROUL, A. M. et MOKHOVA, E. I., 1964: Les rythmes dans le cycle végétatif et la dormance chez la vigne. *Izv. Timiryazevsk. Sel'skokhoz. Akad. (Moscou)* 2, 122—130.
- POUGET, R., 1963: Recherches physiologiques sur le repos végétatif de la vigne (*Vitis vinifera* L.). La dormance des bourgeons et le mécanisme de sa disparition. Thèse Doc. Sci. Natl., Bordeaux.
- RIBÉREAU-GAYON, P. et PEYNAUD, E., 1960: *Traité d'oenologie, T. 1, Maturation du raisin, fermentation alcoolique, vinification*. Dunod (Paris).
- SAULNIER-BLACHE, P., 1963: Etude du développement du raisin. I. Croissance, accumulation des protéines et respiration pendant le passage de la phase végétative à la maturation. *Ann. Physiol. Vég.* 5, 217—228.
- SISSAKYAN, N. M. et MAROUTYAN, S. A., 1948: Le sucre du raisin. *Biochimiya Vinodeliya. Réc. II*.
- STOEV, K. D., 1948: Dynamique des hydrates de carbone de la vigne en liaison avec le sens de la formation et de la dégradation des disaccharides et polysaccharides. C. R. Acad. Sci. URSS 61.
- — —, 1952: Analyse biochimique de la plante de vigne durant le cycle de développement annuel. *Vinodel. i Vinogradar. SSSR (Moscou)* 12 (12).
- — —, 1971—1973: Bases physiologiques de la viticulture. Sofia.
- — — et DIMITROV, I. CH., 1957: Etude de quelques particularités biochimiques présentées par les cépages Gumza et Mavroud dans la région de Pléven. *Zemizdat*.
- — — et ZANKOV, Z. D., 1958: Sur le problème de la périodicité du cycle annuel de la vigne. *Agrobiologiya* (3), 136—139.
- WINKLER, A. J., 1962: *General viticulture*. Univ. Calif. Press, Berkeley.

*Eingegangen am 15. 3. 1977*

Prof. Dr. K. STOEV  
Institut de Viticulture  
et d'Oenologie  
Pleven  
Bulgarie