

**UNIVERSIDAD DE CHILE**

**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**

**ESCUELA DE PREGRADO**

**MEMORIA DE TÍTULO**

**EFECTO DE DISTINTOS TIEMPOS DE OSCURECIMIENTO DE HOJAS SOBRE EL  
POTENCIAL HÍDRICO XILEMÁTICO DE TRES VARIEDADES DE *Vitis vinifera* L.**

**DANIELA ANDREA CORDERO CASTRO**

**SANTIAGO, CHILE.  
2015**

**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**  
**ESCUELA DE PREGRADO**

MEMORIA DE TÍTULO

**EFEECTO DE DISTINTOS TIEMPOS DE OSCURECIMIENTO DE HOJAS SOBRE EL  
POTENCIAL HÍDRICO XILEMÁTICO DE TRES VARIEDADES DE *Vitis vinifera* L.**

**EFFECT OF DIFERENT TIMES OF LEAF BROWNING ON STEAM WATER  
POTENTIAL IN THREE VARIETIES OF *Vitis vinifera* L.**

**DANIELA ANDREA CORDERO CASTRO**

SANTIAGO, CHILE.  
2015

**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**  
**ESCUELA DE PREGRADO**

Memoria de Título

EFFECTO DE DISTINTOS TIEMPOS DE OSCURECIMIENTO DE HOJAS SOBRE EL  
POTENCIAL HÍDRICO XILEMÁTICO DE TRES VARIEDADES DE *Vitis vinifera* L.

Memoria para optar al Título  
Profesional de Ingeniero Agrónomo.

**DANIELA ANDREA CORDERO CASTRO**

	<b>Calificaciones</b>
<b>PROFESOR GUÍA</b>	
Sr. Claudio Pastenes V. Ingeniero Agrónomo, Ph. D.	6,3
<b>PROFESORES EVALUADORES</b>	
Sr. Nicolás Franck B. Ingeniero Agrónomo, Ph. D.	4,5
Sr. Manuel Casanova P. Ingeniero Agrónomo, M. S.	6,8

Santiago, Chile.  
2015

*Quisiera agradecer, en primer lugar, a mis padres, Patricia Castro Retamal y Carlos Cordero Gutiérrez, quienes han impartido sus conocimientos y valores a mi hermano y a mí, formando una familia preciosa y llena de amor, y que sin su apoyo y compromiso, no podría haber logrado llegar a estas instancias.*

*En segundo lugar, agradecer a mi novio, Víctor Hurtado Pereira, quien estuvo conmigo desde el segundo año de carrera y que me ayudó y apoyó en todos los momentos difíciles de ésta, alentándome a seguir y a no fallar.*

*Agradecer también al Laboratorio de Fisiología Vegetal, por todo su apoyo en la redacción de esta memoria y en la paciencia y disposición que tuvieron hacia mí. A Mariana Muñoz, Luis Villalobos, Camila Ribalta y Alejandro Cáceres. También agradecer a los profesores Claudio Pastenes V. y Nicolás Franck B. por su guía y tiempo dedicado.*

*Y por último, pero no menos importante, a mis amigas de la Universidad, Nataly Apablaza G., Tania Brown M., Valeria Concha M. y Camila Rojas O., por alegrarme y apoyarme siempre.*

***Dedicada a mi hijo, Carlitos.  
Te amo.***

## ÍNDICE

RESUMEN .....	1
SUMMARY .....	2
INTRODUCCIÓN .....	3
<b>Hipótesis</b> .....	5
<b>Objetivo general</b> .....	5
MATERIALES Y MÉTODOS .....	6
<b>Lugar del estudio</b> .....	6
<b>Material vegetal</b> .....	6
<b>Métodos</b> .....	6
Diseño experimental y tratamientos .....	7
Determinación de Potenciales hídricos ( $\Psi$ ) .....	7
Determinación de variables de intercambio gaseoso .....	8
<b>Análisis estadístico</b> .....	8
RESULTADOS .....	9
<b>Variables ambientales</b> .....	9
<b>Potencial hídrico</b> .....	10
<b>Intercambio gaseoso</b> .....	14
<b>Correlaciones</b> .....	16
DISCUSIÓN .....	18
CONCLUSIONES .....	22
BIBLIOGRAFÍA .....	23

## RESUMEN

El agua es un recurso clave para el correcto crecimiento y desarrollo de una planta. En la producción comercial de vino, tanto el exceso como el déficit hídrico tienen efectos no deseados sobre la cantidad y calidad de la uva destinada a la producción del vino. Para conocer el estatus hídrico de una planta existen indicadores fisiológicos que muestran las condiciones hídricas tanto del suelo como climáticas. En el presente estudio se procedió a medir dos tipos de potencial hídrico: potencial hídrico foliar en prealba (7 AM) y potencial hídrico xilemático a medio día solar, con tres tiempos de embolsado distintos en vides de Cabernet Sauvignon, Malbec y Syrah. Además, se midió la tasa fotosintética, conductancia estomática y transpiración de la hoja a las 13:00 h. Esto, con el fin de identificar el momento óptimo para realizar mediciones de potencial hídrico, además de conocer cómo varía el estatus hídrico de plantas a lo largo del tiempo, luego de una restricción hídrica. Se encontraron diferencias significativas entre distintos tiempos de embolsado de las hojas en Cabernet Sauvignon y en Syrah. En cuanto al comportamiento a lo largo del tiempo, Syrah fue la variedad que alcanzó potenciales más negativos más rápido que Cabernet Sauvignon y Malbec, mostrando diferencias significativas desde 8 días después de suspendido el riego (DDR). Cabernet Sauvignon, en cambio, logra potenciales más negativos 15 DDR. Por su parte, Malbec, mostró un comportamiento intermedio entre las otras dos variedades.

**Palabras clave:** Estatus hídrico, indicadores fisiológicos, Cabernet Sauvignon, Malbec, Syrah.

## SUMMARY

Water is a key resource for the proper growth and development of a plant. In commercial wine production, both excess and water deficit have undesired effects on the quantity and quality of grapes for wine production. For assessing the plant water status there are physiological indicators that inform about the water conditions both the soil and the atmosphere. In this study were measured two types of water potential: predawn leaf water potential (7 AM) and stem water potential at solar noon, with three different bagging periods in Cabernet Sauvignon, Malbec and Syrah vines. Furthermore, the rate of photosynthesis, stomatal conductance and leaf transpiration were measured at 13:00 h. This, in order to identify the optimal moment to make measurements of water potential, besides knowing how the plant water status evolves with the time after a water restriction. Significant differences between different times of bagging the leaves were founded in Cabernet Sauvignon and Syrah. In terms of the behavior throughout the time, Syrah was the variety that reached more negative midday water potentials, faster than Cabernet Sauvignon and Malbec, showing significant differences after eight days of irrigation withdrawal (DDR, Spanish acronym). However, Cabernet Sauvignon achieved more negative potentials 15 DDR. Meanwhile, Malbec, showed an intermediate behavior between the other two varieties.

**Keywords:** Water status, physiological indicators, Cabernet Sauvignon, Malbec, Syrah.

## INTRODUCCIÓN

Las plantas obtienen el agua desde el sistema suelo, la cual se mueve a través de éste, ingresa al interior de los tejidos radicales y asciende a la parte aérea donde casi la totalidad se pierde a la atmósfera por el proceso de transpiración. En su conjunto, el agua del suelo, planta y atmósfera, constituyen un continuo en el que el agua se desplaza de acuerdo a gradientes de energía (Acevedo, 1979).

El actual modelo del continuo suelo-planta-atmósfera está basado en la teoría de que el agua debe estar bajo tensión para ser transportada a través del xilema de la planta. El transporte de agua en la planta sigue esquemáticamente cuatro pasos: del suelo a las raíces; de las raíces al xilema; del xilema a las hojas a través del pecíolo; y de las hojas a la atmósfera por medio de los estomas. Esto indica que el estado hídrico de la planta depende del potencial hídrico de las estratas del suelo donde se distribuye el sistema radical, el tamaño de la canopia y la demanda evaporativa (Choné *et al.*, 2001).

El estado hídrico de las especies vegetales, dentro de cierto límite, es el resultado del intercambio de agua entre dos fuentes principales, la contenida en el sistema suelo y el agua presente en la atmósfera. Un déficit hídrico, se produce si la planta pierde más agua hacia la atmósfera respecto al agua que absorbe desde el suelo (Acevedo, 1979). El conocimiento del estado hídrico de la planta es un factor importante y, en vides, se relaciona con la calidad que tenga la uva (Matthews *et al.*, 1990; Van Leeuwen *et al.*, 1994).

El déficit hídrico afecta directamente a las plantas, alterando principalmente a la fotosíntesis, mediante la inducción del cierre estomático, ya sea como resultado de las señales del xilema y de la raíz o a la disminución directa de la turgencia debido a las pérdidas de agua de la lámina de la hoja, afectando a las células oclusivas de los estomas. Además, por lo anterior, el estrés hídrico, induce a la reducción de la conductancia de CO<sub>2</sub> en el mesófilo de la hoja (Flexas *et al.*, 2008).

De acuerdo con la respuesta de la planta frente a la escasez hídrica, específicamente, a nivel de la hoja, varias especies de cultivos han sido clasificadas como isohídricas o anisohídricas. De acuerdo a esta clasificación, el primer grupo induciría un cierre de los estomas con la consiguiente reducción de la transpiración para mantener el contenido del agua en la hoja, similar al contenido previo a la sequía. El segundo grupo, anisohídrico, corresponde a aquellas plantas que mantienen altos valores de conductancia estomática, con la consecuente mantención de la tasa transpiratoria de la hoja, similar al anterior a la sequía y, por lo tanto, el potencial de agua de la hoja, así como el potencial hídrico xilemático, se vuelven rápidamente más negativos (Maseda *et al.*, 2006).

En vid existe variabilidad entre las distintas variedades en cuanto a las respuestas estomáticas al estrés hídrico (Schultz, 2003) y, recientemente, se ha informado que muchas



de ellas se comportan como iso- o anisohídricas en función del ambiente (Chaves *et al.*, 2010; Lovisolo *et al.*, 2010). Además, aparentemente, existe una gama de posibilidades entre los casos extremos de disponibilidad hídrica y la conductancia estomática. Por lo tanto, más recientemente, se ha señalado la existencia de variedades de vid cercanas a iso/anisohídricas (Hochberg *et al.*, 2013). Dos de las variedades más importantes producidas en Chile muestran un comportamiento contrastante en las respuestas de las relaciones hídricas a la sequía: Cabernet Sauvignon se ha descrito como isohídrica, mientras Syrah ha sido clasificado como anisohídrica (Hochberg *et al.*, 2013). Existe escasa información disponible para Malbec.

Para medir el estatus hídrico de especies frutales y viñedos, se han sugerido como indicadores fisiológicos el estado hídrico foliar en prealba y de medio día (Ortega-Farias *et al.*, 2005). El potencial hídrico hace referencia a la energía potencial del agua, o sea, la energía libre que poseen las moléculas de agua para realizar trabajo (Taiz y Zeiger; 2002). Naor (2000), Shackel (2000) y Lampinen (2001) sugirieron que el potencial xilemático a medio día era el indicador más preciso para déficits hídricos moderados y severos, tras lo cual se ha incorporado como una herramienta importante para evaluar el estado hídrico de la vid de interés enológico, ayudando a la decisión de riego de los viñedos. Entre los potenciales existentes se miden: el potencial hídrico foliar en prealba ( $\Psi_{pd}$ ), el potencial hídrico foliar ( $\Psi_l$ ) y el potencial hídrico xilemático ( $\Psi_x$ ).

El  $\Psi_{pd}$  mide el estado hídrico de la planta a cero fluctuación de agua, y proporciona información del potencial hídrico del suelo en contacto con la zona radical, ya que el estado hídrico de la planta en prealba está en equilibrio con el estado hídrico del suelo (Begg y Turner, 1970; Correia *et al.*, 1995; Schultz, 1996; Winkel y Rambal, 1990). El  $\Psi_l$  diario, medido en hojas, refleja una combinación de factores, tales como: demanda hídrica localizada de una hoja (déficit de presión de vapor o DPV, radiación interceptada por la hoja); disponibilidad hídrica del suelo; conductividad hidráulica interna de la planta y regulación estomática. Por otra parte, el potencial hídrico xilemático ( $\Psi_x$ ) es determinado encerrando una hoja con una bolsa plástica aluminizada por un cierto período de tiempo, logrando detener la transpiración y permitiendo, de esta manera, que la hoja llegue al equilibrio con el potencial hídrico del tallo (Begg y Turner, 1970). El período de tiempo normalmente utilizado para mantener encerrada la hoja, con el propósito de estimar el valor de  $\Psi_x$  para vides varía desde 90 min hasta 120 min aproximadamente (Garnier y Berger, 1987; McCutchan y Schakel, 1992; Naor *et al.*, 1997).

Cabe mencionar, que aún existe controversia en cuanto a la conveniencia de realizar determinaciones de potencial hídrico en pre-alba y a lo largo del día, y el momento en el que es conveniente encerrar las hojas dentro de las bolsas plásticas aluminizadas, así como también, respecto de la efectividad de encerrar las hojas por sólo 90 a 120 minutos para lograr determinar el potencial xilemático de las vides. En atención a estas consideraciones, el presente estudio investigó el efecto del tiempo y momento de oscurecimiento de hojas para conocer el estado hídrico de la planta, relacionando estas respuestas con el comportamiento estomático de las plantas de vid de las variedades Cabernet Sauvignon, Malbec y Syrah.

### **Hipótesis**

Los valores de  $\Psi_x$  determinados a medio día solar variarán de acuerdo a la exposición de la canopia al sol y sombra de donde se tome la hoja, al estatus hídrico de la planta en pre-alba, al tiempo de oscurecimiento de hojas y a la actividad fotosintética.

### **Objetivo general**

Determinar el  $\Psi_x$  de medio día en plantas de *Vitis vinifera* L. cv Cabernet Sauvignon, Malbec y Syrah bajo distintas condiciones hídricas en hojas oscurecidas por distintos períodos de tiempo, en distintas exposiciones en la canopia (Norte y Sur), simultáneamente a la medición de su actividad fotosintética.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Lugar del estudio

El trabajo experimental se realizó en el viñedo de la Estación Experimental Antumapu de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, Región Metropolitana (33° 40' de latitud sur, 70° 38' de longitud oeste y 420 m.s.n.m.). El suelo del viñedo es de origen aluvial, el cual pertenece cartográficamente a la serie de suelos Santiago (Chile, Comisión Nacional de Riego, 1981). Este suelo se caracteriza por tener una profundidad media de 60 cm, presenta una topografía plana, su textura es franco arenosa y con buen drenaje. El clima es de tipo templado mesotermal estenotérmico, mediterráneo, semiárido. El régimen térmico se caracteriza por presentar temperaturas medias que varían entre una máxima de enero de 28,7°C y una mínima de julio de 3,4°C. El régimen hídrico presenta precipitación invernal con una media anual de 330 mm concentrada entre mayo y agosto, un déficit hídrico de 1030 mm y un período seco de 8 meses (septiembre a abril). El clima presenta veranos calurosos y secos e inviernos fríos, correspondiendo al clima tipo Valle Central de Chile (Santibáñez y Uribe, 1993).

### Material vegetal

En el estudio se utilizaron plantas de *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon, Malbec y Syrah sobre pie franco, de 8 años de edad, con poda de cordón apitonado, en hileras con orientación este-oeste. Todas las variedades se encuentran en un mismo suelo y unidad de riego, por lo que se riegan de manera idéntica.

### Métodos

Inicialmente, con el propósito de caracterizar las condiciones ambientales en los días de medición, se procedió a obtener los valores de temperatura máxima y mínima, humedad relativa, evapotranspiración, radiación global máxima y velocidad máxima del viento, de una estación meteorológica cercana (INIA, La Platina).

## Diseño experimental y tratamientos

El experimento correspondió a 3 ensayos independientes, para cada una de las tres variedades estudiadas; Cabernet Sauvignon, Malbec y Syrah.

El diseño de experimentos será en bloques completamente aleatorizado (DBCA) con estructura factorial, reconociendo como factor de bloqueo las plantas en donde se efectuó la toma de muestras, las cuales serán 3, correspondientes a 3 repeticiones.

**Potencial hídrico.** Se midió potencial hídrico en prealba ( $\Psi_{pd}$ ) y potencial hídrico xilemático ( $\Psi_x$ ). Para el primer potencial se utilizó un DBCA con estructura factorial ( $2 \times 3$ ), cuyos factores de tratamientos fueron la exposición de la hoja en la canopia y la fecha de toma de muestras. Para la determinación de  $\Psi_x$ , se utilizó un DBCA con estructura factorial ( $3 \times 2 \times 3$ ), en el cual, los factores de tratamiento fueron el tiempo de embolsado de la hoja, la exposición de ésta en la canopia y la fecha de toma de muestras.

**Variables de intercambio gaseoso.** Así mismo, se midió fotosíntesis ( $A_N$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ) y transpiración ( $E$ ). Para la determinación de estas variables, se realizó un DBCA con estructura factorial ( $2 \times 3$ ), en el cual, los factores de tratamiento fueron la exposición de la hoja en la canopia y la fecha de toma de muestras.

Los factores de análisis, como se mencionó anteriormente, fueron: i) el tiempo de embolsado de las hojas, el cual comprende 3 niveles: los que corresponden a 7 h, 4 h y 2 h de embolsado, ii) exposición de las hojas en la canopia, lo que comprende 2 niveles: norte (N) y sur (S) de la espaldera, y iii) fecha de toma de muestras: este factor comprende 3 niveles, los cuales son cada 7 días en los que se suspendió el riego desde el primer día, correspondiendo a 1 día después del riego (DDR), 8 DDR y 15 DDR.

**Correlaciones.** Se realizó una matriz de correlaciones involucrando todos los parámetros medidos en campo, tanto potenciales hídricos como variables de intercambio gaseoso, con un nivel de significancia del 5%.

## Determinación de Potenciales hídricos ( $\Psi$ )

Las determinaciones de  $\Psi_{pd}$  y  $\Psi_x$ , se realizaron tres veces por variedad, una vez cada 7 días, entre los meses de enero y febrero de 2014, lo que coincide con la época del año de mayor demanda evapotranspirativa. Luego de la primera medición, se suspendió el riego de manera de inducir una disminución en el volumen de agua disponible y, al mismo tiempo, variar el estatus hídrico de las plantas.

Tanto  $\Psi_{pd}$  como  $\Psi_x$  se estimaron colectando hojas y midiendo los valores por medio de una cámara de presión, tipo Scholander (fabricación chilena). Las estimaciones de  $\Psi_{pd}$  fueron realizadas a las 7 AM y en el caso de  $\Psi_x$ , se estimaron a las 2 PM. Las hojas fueron

oscurecidas mediante bolsas plásticas aluminizadas por distintos períodos de tiempo; 7h, que concierne a hojas embolsadas desde prealba; 4h, con hojas embolsadas desde las 10 AM; y 2h que son hojas embolsadas desde las 12.00 h. En la época del año en que se realizaron las determinaciones de  $\Psi$ , el lado Norte de la espaldera estaba permanentemente iluminado en tanto que el lado Sur, permaneció con sombra constante a lo largo del día.

### **Determinación de variables de intercambio gaseoso**

Además de las estimaciones de potenciales hídricos se midió el intercambio gaseoso. Esto, se realizó en las mismas plantas a las que se les determinó el estatus hídrico, siendo 3 repeticiones. Las variables medidas fueron: la tasa fotosintética, conductancia estomática y transpiración, mediante un analizador infrarrojo de gases (IRGA) (ADC, LCI, UK), a las 13:00 h, colocando la pinza de este analizador en 2 hojas de exposición norte y 2 en exposición sur de la espaldera en cada planta. Estas determinaciones se realizaron el mismo día de las mediciones de  $\Psi$ , para cada variedad.

### **Análisis estadístico**

Los datos obtenidos de las muestras colectadas, se analizaron mediante un Análisis de Varianza (ANDEVA) con un nivel de confianza de 95%. En caso de encontrar diferencias estadísticamente significativas, se utilizó el test de comparaciones múltiples de Tukey ( $p < 0,05$ ). Para el análisis de los datos se utilizó el software estadístico Infostat®. Para las gráficas se utilizó el Software SigmaPlot® Versión 12 de Systat Software Inc.

## RESULTADOS

### VARIABLES AMBIENTALES

La caracterización climática de los días de medición, obtenidos de una estación meteorológica cercana al sitio experimental (INIA, La Platina), se presentan en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Variables ambientales correspondientes a los días de mediciones de potencial hídrico e intercambio gaseoso para cada variedad.

Día	Variedad	T°máx (°C)	T°mín (°C)	Osc. térmica (°C)	HR (%)	ET (mm d <sup>-1</sup> )	Rad. solar máx. (W m <sup>-2</sup> )	Vel. máx. viento (m s <sup>-1</sup> )
	Cabernet							
29-01-2014	Sauvignon	31,4	11	20,4	58	5,16	978	2,0 (13:30 h)
30-01-2014	Malbec	28,8	12	16,8	60	4,82	986	2,0 (16:00 h)
31-01-2014	Syrah	25,6	11,9	13,7	73	4,62	984	2,0 (14:45 h)
	Cabernet							
05-02-2014	Sauvignon	27,3	14,3	13	67	4,84	947	2,0 (16:30 h)
06-02-2014	Malbec	30,3	13,7	16,6	67	4,65	929	2,0 (15:15 h)
07-02-2014	Syrah	31	16,5	14,5	60	4,82	986	3,0 (17:30 h)
	Cabernet							
12-02-2014	Sauvignon	30,3	12,8	17,5	61	4,74	931	2,0 (13:00 h)
13-02-2014	Malbec	31,3	12,9	18,4	61	4,76	923	2,0 (13:00 h)
14-02-2014	Syrah	32,4	13,6	18,8	51	4,88	952	3,0 (13:45 h)

## Potencial hídrico

Al realizar el análisis estadístico se observa que no existen diferencias significativas, en potencial hídrico en prealba ni potencial hídrico xilemático, entre las hojas colectadas en exposición norte con hojas del lado sur de la espaldera, para ninguna variedad estudiada. Además se puede observar que los valores de potencial hídrico en prealba (Figura 1) resultaron siempre menos negativos que los valores de potencial hídrico xilemático (figuras 2, 3 y 4).

En la Figura 1 se observa, en general, que los valores promedio de potencial hídrico en prealba disminuyen a través del tiempo, luego de suspender el riego. Cabernet Sauvignon muestra un descenso significativo desde 8 días de haber suspendido el riego, en Syrah se observan diferencias significativas para las tres fechas de medición, en cambio, Malbec, disminuye significativa sólo 15 DDR.

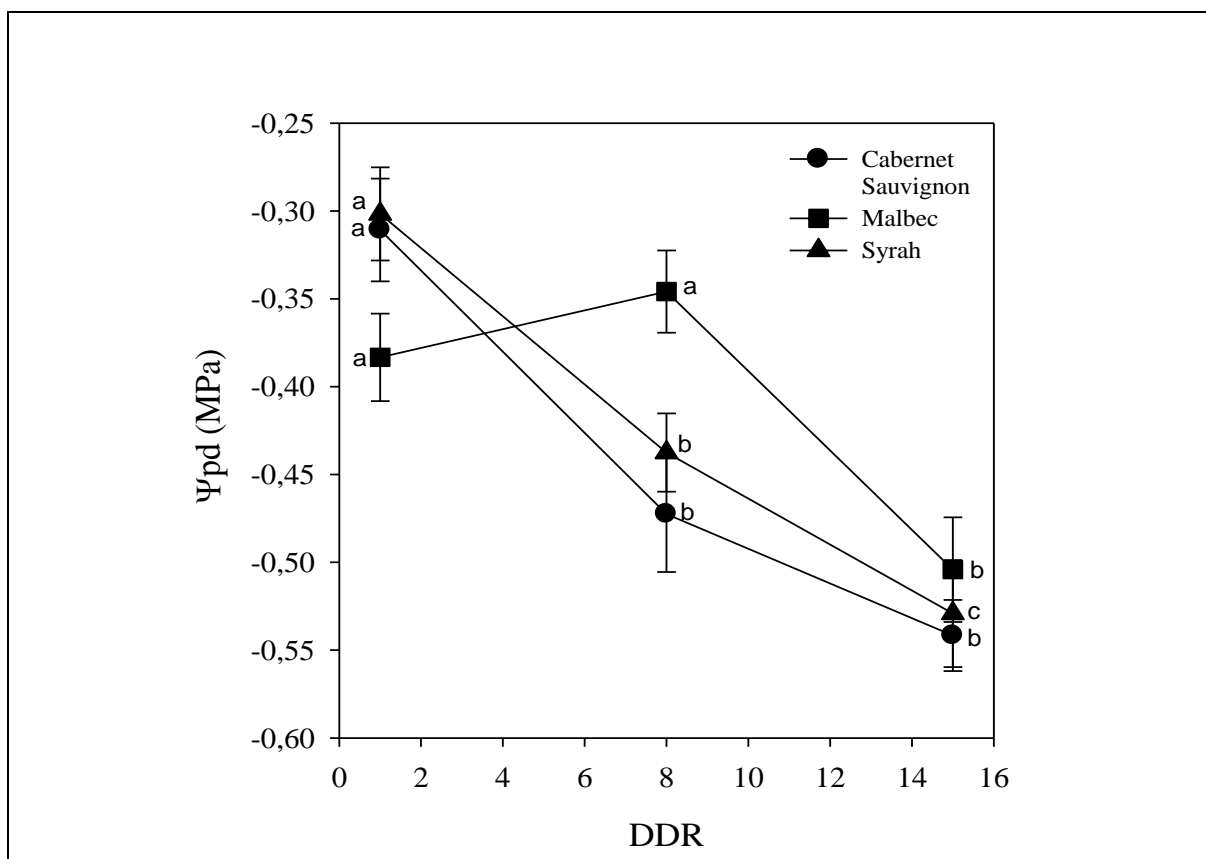


Figura 1. Valores promedio de potencial hídrico en prealba en tres fechas de medición para Cabernet Sauvignon, Malbec y Syrah. Letras minúsculas distintas indican que hay diferencias significativas entre fechas de medición para un mismo cultivar, de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ). Barras de error indican error estándar.

En la figura 2, que corresponde a Cabernet Sauvignon, se observan diferencias significativas 1 y 8 DDR, para los valores promedio de potencial hídrico xilemático entre tiempos de embolsado, disminuyendo su valor a medida que las hojas son oscurecidas por menor tiempo, en especial 1 DDR, en el que se observa que las hojas oscurecidas por 4h y 2h alcanzan potenciales hídricos xilemáticos más negativos. Por otro lado, al analizar la variación a través del tiempo, en general existe una disminución significativa 15 días después del riego, para los tres tiempos de embolsado (7h, 4h y 2h).

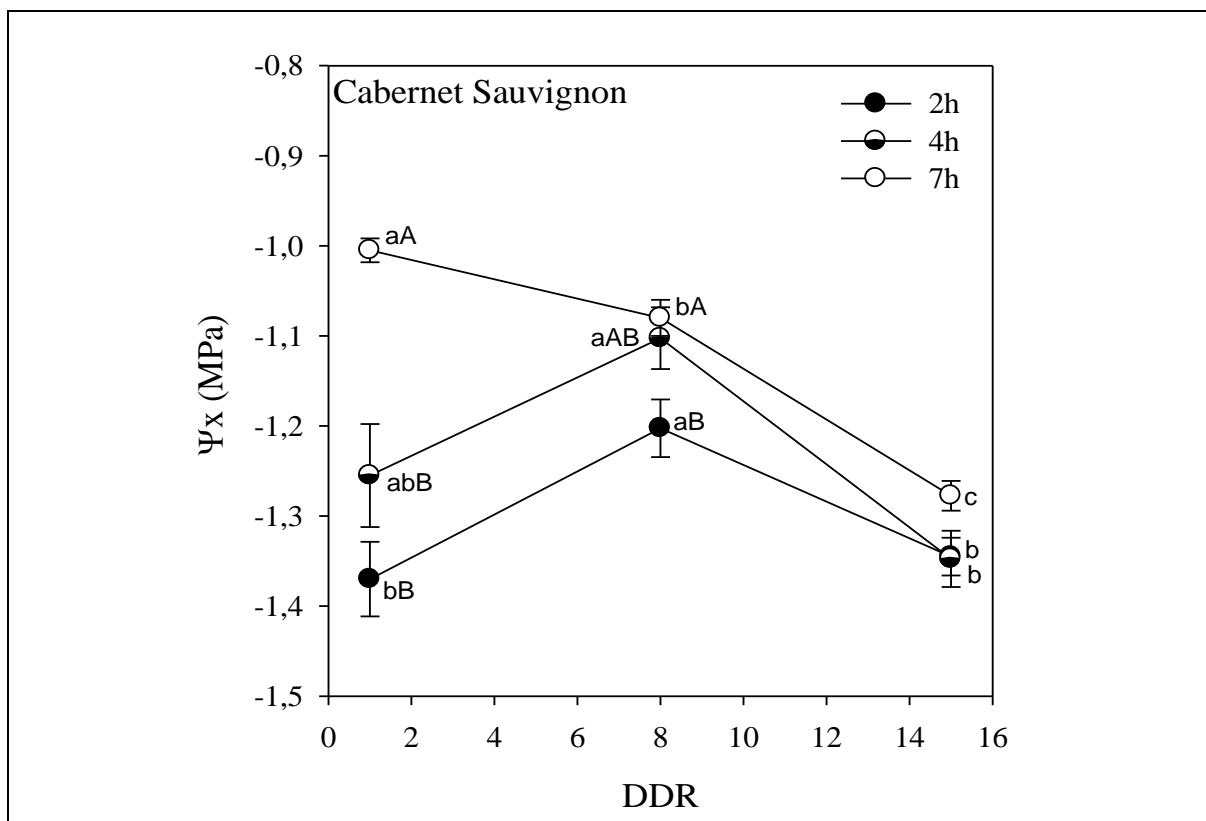


Figura 2. Valores de potencial hídrico xilemático determinado a medio día, con hojas embolsadas por 7h, 4h y 2h en Cabernet Sauvignon, en tres fechas de medición (1 DDR, 8 DDR y 15 DDR). Letras minúsculas distintas para el mismo tiempo de embolsados indican diferencias significativas entre fechas de medición ( $p < 0,05$ ). Letras mayúsculas distintas para la misma fecha de medición indican diferencias significativas entre tiempos de embolsado ( $p < 0,05$ ). Barras de error indican error estándar.



En Malbec (Figura 3), los valores de potencial hídrico xilemático medidos a medio día, también disminuyen a lo largo del tiempo, mostrando un descenso significativo a los 15 días después del riego, para los 3 tiempos de embolsado. Además, en Malbec, al contrario de Cabernet Sauvignon, no se observaron diferencias significativas entre tiempos de embolsado para una misma fecha de medición.

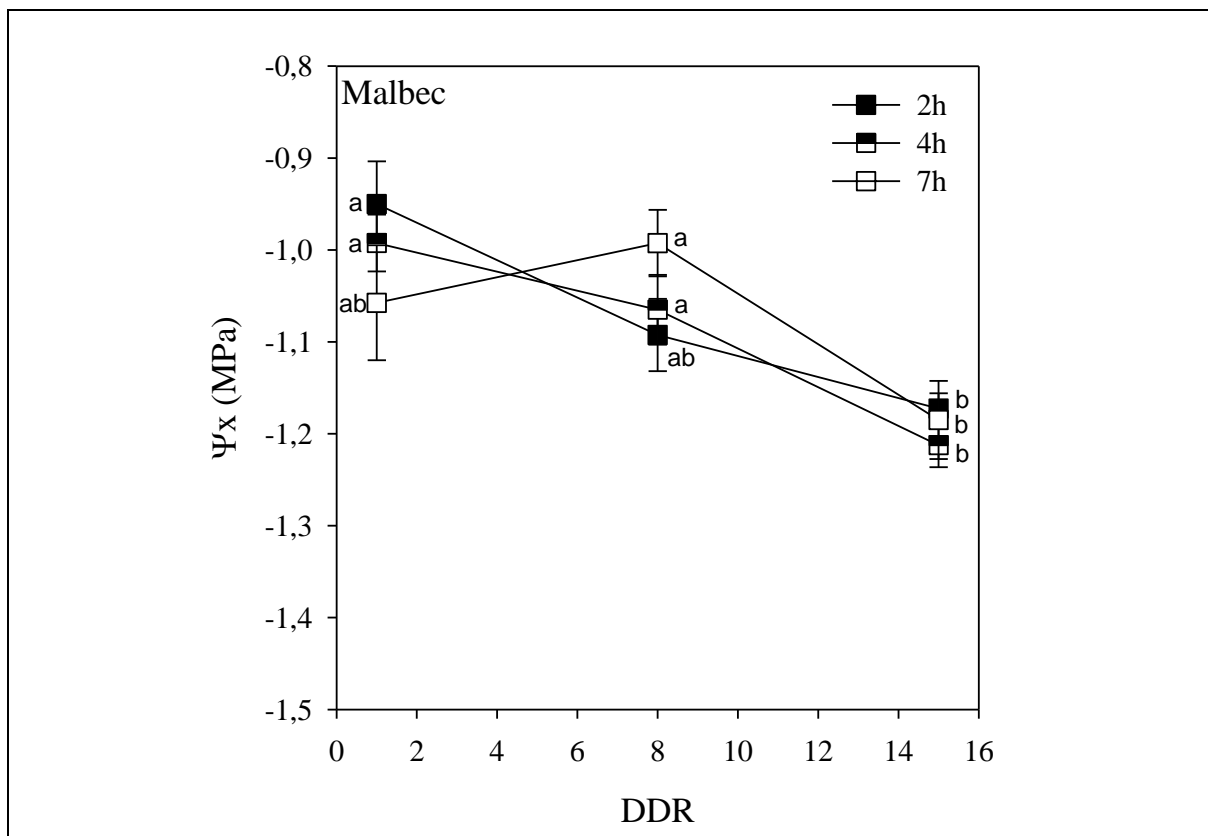


Figura 3. Valores de potencial hídrico xilemático determinado a medio día, con hojas embolsadas por 7h, 4h y 2h en Malbec, en tres fechas de medición (1 DDR, 8 DDR y 15 DDR). Letras minúsculas distintas para el mismo tiempo de embolsados indican diferencias significativas entre fechas de medición ( $p < 0,05$ ). Letras mayúsculas distintas para la misma fecha de medición indican diferencias significativas entre tiempos de embolsado ( $p < 0,05$ ). Barras de error indican error estándar.

En cuanto a Syrah (Figura 4), y a diferencia de Cabernet Sauvignon y Malbec, los potenciales hídricos xilemáticos, no sólo disminuyen más fuertemente luego de suspendido el riego (8 DDR), si no que, en general es la variedad que alcanza los valores más negativos luego de 15 DDR. Por otro lado, Syrah, al igual que Cabernet Sauvignon, logra diferencias significativas entre tiempos de embolsado, aunque sólo la primera fecha de medición (1 DDR).

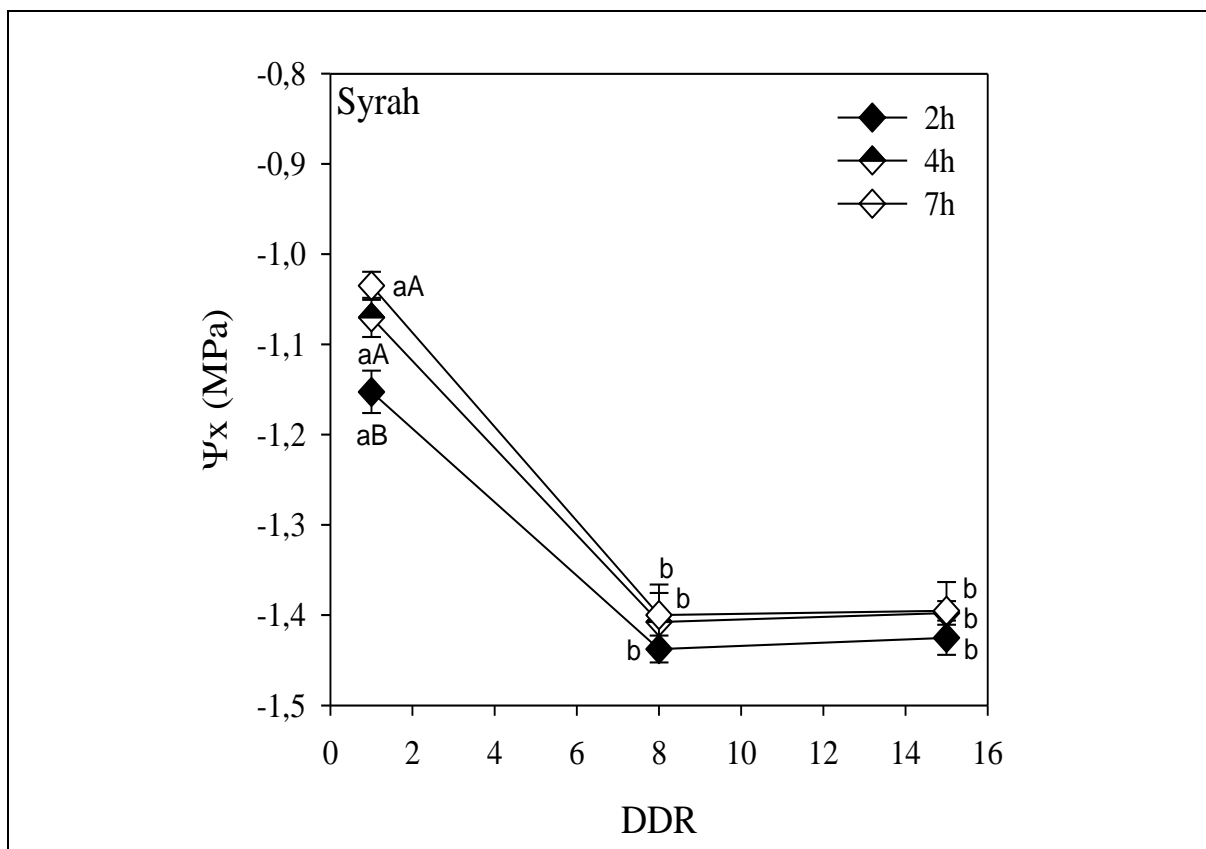


Figura 4. Valores de potencial hídrico xilemático determinado a medio día, con hojas embolsadas por 7h, 4h y 2h en Syrah, en tres fechas de medición (1 DDR, 8 DDR y 15 DDR). Letras minúsculas distintas para el mismo tiempo de embolsados indican diferencias significativas entre fechas de medición ( $p < 0,05$ ). Letras mayúsculas distintas para la misma fecha de medición indican diferencias significativas entre tiempos de embolsado ( $p < 0,05$ ). Barras de error indican error estándar.

### Intercambio gaseoso

En la Figura 5 se muestran las variables de intercambio gaseoso medidos a las 13.00 h, en Cabernet Sauvignon, Malbec y Syrah. Al comparar los valores obtenidos en fotosíntesis ( $A_N$ ), sólo Cabernet Sauvignon mantuvo los valores sin diferencias estadísticamente significativas a lo largo del tiempo, tanto en exposición norte como en exposición sur de la espaldera y mostrando los valores promedio más altos en la tasa fotosintética para todas las fechas de medición de  $18,35 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Por el contrario, Malbec y Syrah, disminuyen su actividad fotosintética en ambas exposiciones, eso sí, sólo 15 días después del riego. En las tres fechas de muestreo, hubo diferencias significativas en la tasa fotosintética entre la exposición norte y exposición sur, para las 3 cepas. Syrah mostró el valor promedio más bajo en tasa fotosintética (exposición sur),  $0,825 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , el que ocurrió a los 15 DDR.

Para los valores de conductancia estomática ( $g_s$ ), Cabernet Sauvignon muestra una tendencia a la disminución a lo largo del tiempo, en ambas exposiciones de la espaldera, no obstante, no hubo diferencias significativas en el caso de las hojas en exposición norte, sólo en el caso de las de exposición sur. En cambio, en Malbec, se observa un aumento significativo 8 DDR, alcanzando  $257,5 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , disminuyendo significativamente a los 15 DDR, en las hojas de exposición norte de la espaldera, siendo el valor promedio más alto en conductancia estomática, con respecto a las otras dos cepas. En cuanto a la exposición sur, Malbec, mantiene constante los valores de  $g_s$  a lo largo del tiempo. En cuanto a Syrah, se observó una disminución significativa luego de 15 DDR, tanto en exposición norte como en exposición sur de la espaldera. Syrah fue la cepa que alcanzó valores promedio más bajos en conductancia estomática, llegando a  $40,0 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , en la última fecha de medición (15 DDR), en el lado sur de la espaldera.

Los valores de transpiración (E) para Cabernet Sauvignon mostraron una disminución significativa luego de 8 DDR en exposición norte, pero con un aumento a los 15 DDR, en cambio en exposición sur de la espaldera, Cabernet Sauvignon, no mostró diferencias a lo largo de los días de suspensión del riego. La mayor transpiración ocurre en Cabernet Sauvignon en la primera fecha de medición, alcanzando  $5,925 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . En Malbec, en tanto, se observó un descenso significativo de transpiración 15 DDR en el lado norte de la espaldera, pero no en la exposición sur. En cuanto a Syrah, al igual que Malbec, la transpiración disminuyó significativamente 15 DDR, en ambas exposiciones de la espaldera, alcanzando un valor promedio mínimo de  $1,648 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , en hojas de exposición sur.

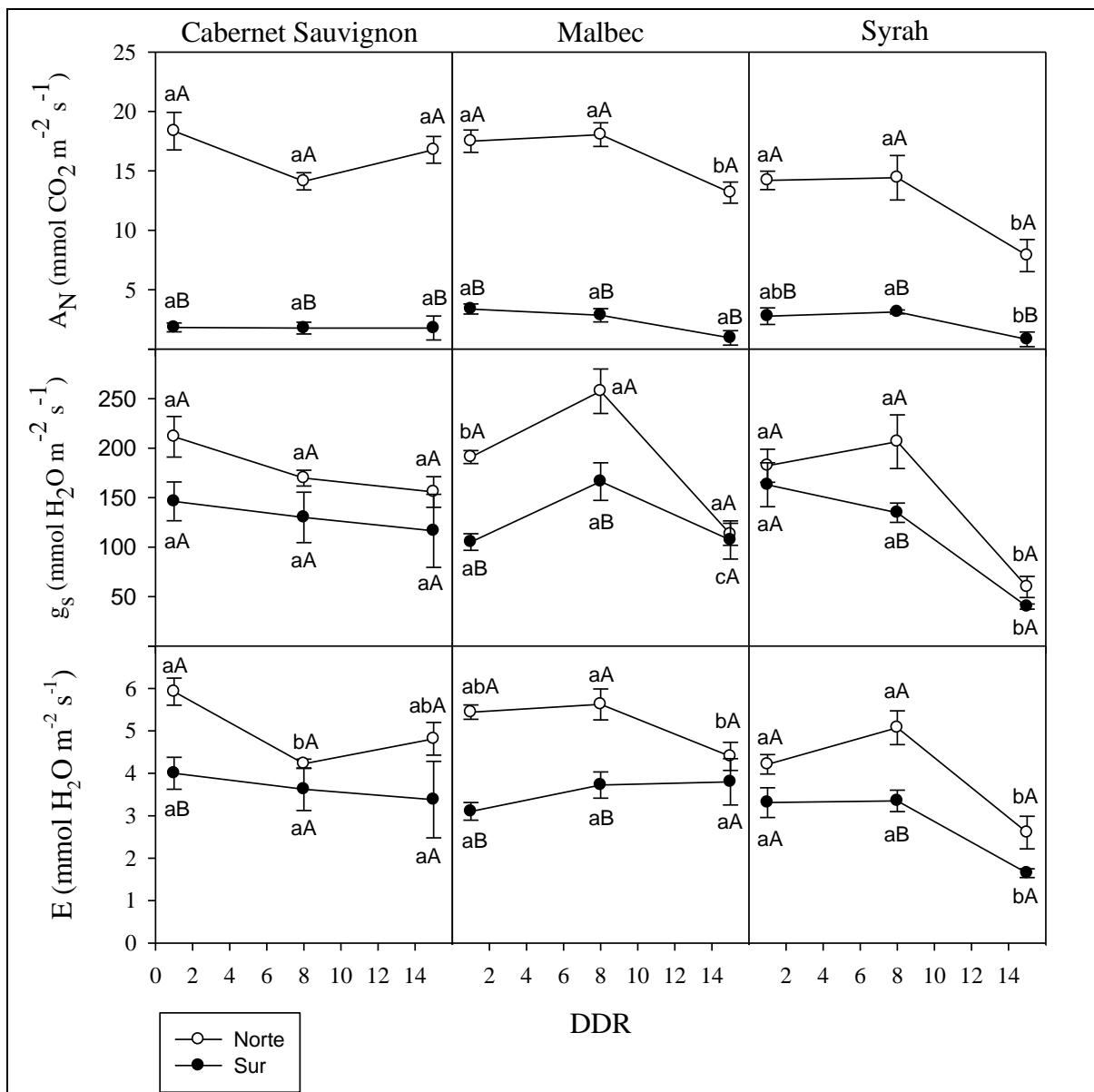


Figura 5. Variación de tasa fotosintética ( $A_N$ ), Conductancia estomática ( $g_s$ ) y Transpiración ( $E$ ), medidos en hojas dispuestas completamente al sol (círculos blancos) y en hojas dispuestas completamente a la sombra (círculos negros), en Cabernet Sauvignon, Malbec y Syrah, medidos en tres fechas de medición. Letras minúsculas distintas indican que hay diferencias significativas entre fechas diferentes para una misma variedad, de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ). Letras mayúsculas distintas indican que hay diferencias significativas entre exposición de la espaldera para una misma fecha de medición, conforme a la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ). Barras de error indican el error estándar.

## Correlaciones

Se realizó una matriz de correlaciones entre variables fotosintéticas, así como del estatus hídrico de las plantas, de forma separada para las hojas en el lado norte y sur de la espaldera, las cuales se presentan en los cuadros 2, 3 y 4 para Cabernet Sauvignon, Malbec y Syrah, respectivamente.

Cuadro 2. Matriz de correlación de las variables fotosintéticas y de estatus hídrico en Cabernet Sauvignon. (A) indica correlación de variables en exposición norte de la espaldera y (B) indica correlación de variables en exposición sur. En negrita se destacan los coeficientes de Pearson ( $r$ ) de aquellas variables que se correlacionan significativamente.

Correlación						Correlación					
(A)	$\Psi_{pd}$	$\Psi_x$	$A_N$	$g_s$	E	(B)	$\Psi_{pd}$	$\Psi_x$	$A_N$	$g_s$	E
E	0,480	-0,370	<b>0,930</b>	<b>0,870</b>		E	0,200	0,040	0,140	<b>0,880</b>	
$g_s$	0,690	0,130	0,730			$g_s$	0,210	0,140	0,510		
$A_N$	0,250	-0,420				$A_N$	-0,010	0,240			
$\Psi_x$	0,280					$\Psi_x$	0,490				
$\Psi_{pd}$						$\Psi_{pd}$					

Significancia al  $P < 0,05$ .

Se observó, para todas las variedades, que existe una relación directamente proporcional entre conductancia estomática y transpiración, excepto en el lado sur de la espaldera en Malbec (Cuadro 3-B). Así mismo, se obtuvo una correlación positiva entre fotosíntesis y transpiración, pero sólo para la variedad Cabernet Sauvignon dispuesto al norte (Cuadro 2-A), con un  $r=0,93$ , y en Syrah (Cuadro 4), en hojas de la exposición norte ( $r=0,89$ ) y exposición sur ( $r=0,94$ ) de la espaldera.

Cuadro 3. Matriz de correlación de las variables fotosintéticas y de estatus hídrico en Malbec. (A) indica correlación de variables en exposición norte de la espaldera y (B) indica correlación de variables en exposición sur. En negrita se destacan los coeficientes de Pearson ( $r$ ) de aquellas variables que se correlacionan significativamente.

Correlación						Correlación					
(A)	$\Psi_{pd}$	$\Psi_x$	$A_N$	$g_s$	E	(B)	$\Psi_{pd}$	$\Psi_x$	$A_N$	$g_s$	E
E	0,520	0,710	0,730	<b>0,930</b>		E	0,060	-0,210	-0,350	0,650	
$g_s$	0,580	0,680	0,750			$g_s$	0,720	0,250	0,280		
$A_N$	<b>0,840</b>	<b>0,980</b>				$A_N$	0,490	<b>0,950</b>			
$\Psi_x$	<b>0,870</b>					$\Psi_x$	0,290				
$\Psi_{pd}$						$\Psi_{pd}$					

Significancia al  $P < 0,05$ .

La actividad fotosintética también se correlaciona positivamente con conductancia estomática, esto en Syrah se da en hojas de exposición norte de la espaldera (Cuadro 4-A), mostrando un coeficiente de Pearson  $r=0,95$ . Otros parámetros que se correlacionan con la fotosíntesis es el potencial hídrico en prealba y el potencial hídrico xilemático, aunque sólo en Malbec, en ambos casos para la exposición norte (Cuadro 3-A), observándose un coeficiente de Pearson  $r=0,84$  para  $\Psi_{pd}$  y  $r=0,98$  para  $\Psi_x$ , además en hojas dispuestas al sur en Malbec (Cuadro 3-B) se observó una correlación entre fotosíntesis y potencial hídrico xilemático mostrando un  $r=0,95$ . Por otro lado, se observó una correlación directa entre potencial hídrico en prealba y potencial hídrico xilemático, esto es en Syrah dispuesto al norte (Cuadro 4-A) el que logró un  $r=0,84$  y en Malbec, también dispuesto al norte de la espaldera (Cuadro 3-A) el que alcanzó un  $r=0,87$ , mostrando relación directa entre el potencial hídrico en prealba y el potencial hídrico en el xilema. Además se puede observar que el  $\Psi_{pd}$  está relacionado con la conductancia estomática, aunque sólo en Syrah dispuesto al sur ( $r=0,88$ ) (Cuadro 4-B).

Cuadro 4. Matriz de correlación de las variables fotosintéticas y de estatus hídrico en Syrah.

(A) indica correlación de variables en exposición norte de la espaldera y (B) indica correlación de variables en exposición sur. En negrita se destacan los coeficientes de Pearson ( $r$ ) de aquellas variables que se correlacionan significativamente.

Correlación (A)						Correlación (B)					
	$\Psi_{pd}$	$\Psi_x$	$A_N$	$g_s$	E		$\Psi_{pd}$	$\Psi_x$	$A_N$	$g_s$	E
E	0,510	-0,001	<b>0,890</b>	<b>0,980</b>		E	0,790	0,540	<b>0,940</b>	<b>0,970</b>	
$g_s$	0,650	0,170	<b>0,950</b>			$g_s$	<b>0,880</b>	0,720	<b>0,910</b>		
$A_N$	0,640	0,200				$A_N$	0,730	0,400			
$\Psi_x$	<b>0,840</b>					$\Psi_x$	0,790				
$\Psi_{pd}$						$\Psi_{pd}$					

Significancia al  $P<0,05$ .

## DISCUSIÓN

El potencial hídrico en prealba corresponde al valor del equilibrio entre el estatus hídrico de la planta con el del suelo, luego de que la planta ha incorporado agua, recuperando las pérdidas a lo largo del día, y con condiciones no transpirativas (Correia *et al.*, 1995; Schultz, 1996; Winkel y Rambal, 1990). El potencial hídrico xilemático, al contrario, a través de la detención de la transpiración de la hoja, indica el equilibrio de la condición hídrica foliar con el xilema, cuando la planta está transpirando (Begg y Turner, 1970). Estos dos términos se encuentran correlacionados (cuadros 3-A y 4-A), ya que además de las variables ambientales involucradas en los procesos llevados a cabo durante el día en la planta, el estatus hídrico se ve afectado por la humedad del suelo. Valores similares ( $r=0,85$ ;  $p<0,01$ ) a este estudio fueron obtenidos por Williams y Araujo (2002) en cepas de Cabernet Sauvignon y Chardonnay.

Choné *et al.* (2001), en un ensayo en Cabernet Sauvignon, observaron similares valores de potencial hídrico xilemático embolsando las hojas por 1 h, 2 h y 6 h antes de la medición del potencial hídrico xilemático. Sin embargo, en este ensayo, Cabernet Sauvignon (Figura 2) y Syrah (Figura 4) mostraron diferencias significativas en tiempos de embolsado, aunque no para todas las fechas. En cuanto a Malbec, sólo bastó con un período de 120 min de embolsado para la medición de  $\Psi_x$ . Es importante destacar que el potencial hídrico xilemático está fuertemente determinado por la actividad transpiratoria de la planta (Choné *et al.*, 2001). En este sentido, especialmente en plantas con orientación este-oeste, se podrá esperar diferencias entre los valores del lado norte y sur de la espaldera, especialmente con tiempos más breves de embolsado. Sin embargo, para el presente estudio, con un clima más bien cálido (Cuadro 1), con una exposición norte permanentemente iluminada respecto de la sombra continua del lado sur, no se observaron diferencias significativas entre ambas exposiciones.

Las plantas bajo condiciones de restricción hídrica a nivel de suelo demuestran variadas respuestas fisiológicas, tales como cierre estomático, disminución en la fotosíntesis, reducción de crecimiento, etc. Esto, puede reducir el uso del agua en la planta, afectando, sin embargo, la productividad de la planta completa (Bradford y Hsiao, 1982). Dependiendo de la respuesta estomática que tenga la planta, muchas especies han sido clasificadas como isohídricas o anisohídricas (Gollan *et al.*, 1984; Tardieu y Simonneau, 1998; Franks *et al.*, 2007). Las plantas isohídricas son aquellas que al experimentar un descenso en el potencial hídrico del suelo, o bien un aumento en la demanda evapotranspirativa, se induce un rápido cierre estomático (Tardieu y Simonneau, 1998; Sade *et al.*, 2012). Por otro lado, las variedades que tienen un comportamiento anisohídrico son las que continúan transpirando aún cuando el contenido del agua del suelo disminuye, favoreciendo el intercambio gaseoso por sobre el estado hídrico de la planta. Estas plantas por no frenar la transpiración, en el caso de que el recurso hídrico no retorne a los niveles necesarios para sobrevivir, pueden llegar a morir, antes que las plantas de comportamiento

isohídrico (Hugalde, 2011). Cabernet Sauvignon tarda 14 días aproximadamente, luego de la suspensión del riego, en llegar a un estado de potencial hídrico xilemático más negativo que en un inicio (Figura 2). Syrah, por el contrario, disminuyó su potencial hídrico xilemático más rápidamente (Figura 4). Es muy posible que estas diferencias se deban a que Cabernet Sauvignon es una variedad isohídrica, mientras que Syrah presenta comportamiento anisohídrico (Hochberg, 2013). Malbec (Figura 3) mantiene un comportamiento estomático bajo estrés intermedio respecto de Cabernet Sauvignon y Syrah. De hecho, Hugalde y Vila (2014), señalan que Malbec es una variedad “casi-isohídrica”.

La pérdida de agua que sufre el estoma, por transpiración, depende de dos componentes, uno físico, que es la demanda de agua y depende del déficit de presión de vapor (DPV) de la atmósfera a la temperatura de la hoja; y el segundo, biológico, que se refiere a la conductancia estomática (Pessaraki, 1995). Esta pérdida de agua puede ser afectada por varios factores, tales como la humedad del suelo (*i.e.* la oferta hídrica), la humedad del aire (demanda), la luz, la temperatura, la velocidad del viento y, por supuesto, las características propias de la cepa, con respuestas específicas a nivel de intercambio gaseoso (Martínez de Toda, 1991; Pessaraki, 1995; Buckley *et al.*, 2003).

En la Figura 5 se observó que Syrah alcanzó valores promedio más bajos en fotosíntesis, en comparación con las otras dos cepas, en exposición norte de la espaldera. Esta variedad, al tener un comportamiento posiblemente anisohídrico, se deshidrata más rápidamente. Es esperable que una planta como Syrah, que no disminuye su conductancia estomática luego de un estrés, sino luego de un prolongado periodo de tiempo en esta condición, pudiese mantener, a su vez, una actividad fotosintética por un mayor periodo de tiempo. Sin embargo, bajo condiciones de estrés hídrico, se han identificado limitaciones tanto estomáticas como no estomáticas a la fotosíntesis (Flexas *et al.*, 2002; Medrano *et al.*, 2002). En este último caso, el estrés hídrico provoca una disminución en la fotofosforilación y en la actividad y/o regeneración de la RuBisCo (Boyer y Younis, 1983; Cornic y Massacci, 1996; Medrano *et al.*, 1997; Tezara *et al.*, 1999; Lawlor, 2002), lo que puede provocar menores tasas fotosintéticas, disminuyendo la eficiencia de carboxilación (Bota *et al.*, 2002, 2004; Flexas *et al.*, 2002; Maroco *et al.*, 2004). Syrah, 15 días después del riego (DDR), muestra un descenso drástico en la tasa fotosintética ( $A_N$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ) y transpiración ( $E$ ), en ambas exposiciones de la espaldera (Figura 5), alcanzado valores de  $g_s$  menores a  $50 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , valor que, según los rangos descritos por Flexas *et al.* (2002) y Medrano *et al.* (2002), indicaría una limitación no estomática generalizada, lo que provocaría que la  $A_N$  en esta planta, no podría ser restaurada después de volver a regarla, por el aumento de la concentración de  $\text{CO}_2$  del aire al interior de la hoja (Flexas *et al.*, 1999). Lo anterior ocurre coincidente con un fuerte descenso del potencial hídrico en prealba y potencial hídrico xilemático, luego de 8 DDR (figuras 1 y 4, respectivamente). En el caso del potencial hídrico xilemático, Syrah alcanza valores promedio más negativos en esta fecha, que el resto de las cepas. Sin embargo, sus valores de conductancia estomática se comportaron como una variedad isohídrica, ya que ésta disminuye significativamente 15 DDR.



Cabernet Sauvignon, por el contrario, muestra valores promedio de tasa fotosintética y conductancia estomática estables a lo largo del tiempo (Figura 5), alcanzando valores de  $g_s$  superiores a  $100 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , lo que podría significar que las disminuciones de  $A_N$  se invertirían rápidamente al rehidratar la planta (Flexas *et al.*, 2002; Medrano *et al.*, 2002), esto indica que Cabernet Sauvignon se comporta como una variedad anisohídrica, ya que mantiene su conductancia estomática al detener el suministro hídrico, sin embargo, mantiene los valores de potencial hídrico xilemático menos negativos 15 días de haber suspendido el riego (Figura 2).

En el caso de Malbec, se puede observar un descenso significativo de la fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración, 15 DDR (Figura 5), al igual que Syrah. Lo anterior podría significar que Malbec tendría un comportamiento estomático similar a Syrah, sin embargo, Malbec, muestra valores de  $g_s$  superiores a Syrah, encontrándose en un rango mayor a los  $100 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , lo que, al igual que Cabernet Sauvignon, teóricamente podría revertir el descenso de  $A_N$  con una restauración del riego (Flexas *et al.*, 2002; Medrano *et al.*, 2002). Además, Malbec, alcanza valores de potencial hídrico en prealba y xilemático menos negativos (Figura 3) que Cabernet Sauvignon (Figura 2) y Syrah (Figura 4) 15 DDR. Esto podría implicar que esta variedad tendría un nivel de estrés hídrico menor a las otras dos cepas, lo que provocaría un óptimo funcionamiento de la planta, alcanzando valores de fotosíntesis más altos, esto es en base a que el potencial hídrico en prealba y xilemático están correlacionados directamente con la tasa fotosintética (Cuadro 3), esta correlación también es observada por Williams y Araujo (2002), en Chardonnay y Cabernet Sauvignon, mostrando un coeficiente de Pearson  $r=0,67$  y  $r=0,46$ , respectivamente.

La relación directamente proporcional entre conductancia estomática y transpiración (cuadros 2, 3 y 4) se debe a que los estomas son la resistencia más importante en el control de la transpiración. Además, puesto que los estomas median el ingreso de  $\text{CO}_2$  desde el aire (Düring, 1988), existe una correlación directa entre conductancia estomática y fotosíntesis, vista en este estudio (Cuadro 4) y similar a lo observado por Cifré *et al.* (2005), donde constataron que, en la variedad Tempranillo, existe una correlación entre estos dos factores ( $r=0,89$ ). De acuerdo a esto, la fotosíntesis y la transpiración, también se encuentran frecuentemente correlacionadas, lo que se observa claramente en este estudio (cuadros 2 y 4). Esta correlación se encuentra mediada por la conductancia estomática, especialmente en plantas con metabolismo fotosintético del tipo  $\text{C}_3$  (Flexas y Medrano, 2002; Medrano *et al.*, 2002).

Se ha demostrado (Tardieu y Simonneau, 1998; Harris y Outlaw, 1991) que las plantas que se ven expuestas a eventos de estrés hídrico, experimentan un aumento en la concentración de ácido abscísico (ABA) en el xilema, y que este, a su vez, determina la conductancia estomática diaria máxima de la planta (Correia *et al.*, 1995). La vid ha sido una de las primeras especies en que se ha observado un rol directo entre ABA con el cierre estomático (Loveys y Kriedemann, 1974; Liu *et al.*, 1978; Loveys, 1984; Loveys y Düring, 1984). El ácido abscísico se encuentra en raíces, tallos (transportándose en el xilema y floema) y en las células del mesófilo de las hojas, donde actúa directamente sobre las células oclusivas

(Lovisolo *et al.*, 2002), causando una reducción en el turgor de éstas células (Assmann, 2003; Wilkinson y Davies, 1997), lo que conduce al cierre estomático. En base a lo anterior, existe una correlación directa entre conductancia estomática y potencial hídrico en prealba, observado en este estudio en Syrah (Cuadro 4-B,  $r=0,88$ ) y por Williams y Araujo (2002), mostrando un coeficiente de Pearson  $r=0,69$  ( $p<0,01$ ), en plantas de Chardonnay y Cabernet Sauvignon.

Curiosamente, se ha descrito que el ABA en el xilema no varía de acuerdo a la demanda evaporativa, sino a la disponibilidad de agua en el suelo y que, el comportamiento iso- y anisohídrico de la planta, dependerá de la interacción entre las señales hidráulicas y químicas de la demanda de evaporación, y no de la disponibilidad de agua en el suelo (Tardieu y Simonneau, 1998).

## CONCLUSIONES

En este estudio se determinó que con un tiempo de embolsado de 2 horas, es suficiente para una correcta estimación de potencial hídrico xilemático de la planta en Malbec, sin embargo para Cabernet Sauvignon y Syrah sería necesario un mayor tiempo de oscurecimiento de las hojas, para una correcta estimación del potencial hídrico xilemático.

Las mediciones de potencial hídrico son independientes de la exposición que tiene la hoja en la espaldera, por lo que cualquier exposición representa el estado energético del agua en la planta de una forma fidedigna.

Según este estudio, existe una contradicción de resultados entre potencial hídrico y conductancia estomática para Cabernet Sauvignon y Syrah, en cuanto al comportamiento iso- o anisohídrico. Esto puede deberse a que Cabernet Sauvignon no logra un estrés hídrico en el periodo de tiempo que duró el estudio, manteniendo estable su conductancia estomática y así su actividad fotosintética. En cambio Syrah logró un fuerte estrés hídrico, lo que provocaría una limitación no estomática generalizada, lo que induce a la no recuperación de los valores de la tasa fotosintética después de realizar un riego. En cuanto a Malbec, según este estudio, tiene un comportamiento intermedio entre las otras dos cepas, por lo que se podría concluir que es una variedad casi-isohídrica

**BIBLIOGRAFÍA**

Acevedo, E. 1979. Interacciones suelo-agua-raíz en el proceso de absorción de agua por las plantas. (Bol. Tec. 44). Facultad de Agronomía, Universidad de Chile: Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 17-25.

Assmann, S. 2003, apr. Open stomatal opens the door to ABA signalling in Arabidopsis guard cells. *Trends Plant Sci.* 8(4): 151–153.

Begg, J. and N. Turner. 1970, mar. Water potential gradients in field tobacco. *Plant Physiology*. 46: 343-346.

Bota, J.; H. Medrano and J. Flexas. 2004, jun. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress?. *New Phytologist*. 162(3): 671–681.

Bota, J.; J. Flexas; A. Keys; J. Loveland; M. Parry and H. Medrano. 2002. CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> specificity factor of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in grapevines (*Vitis vinifera* L.): first in vitro determination and comparison to in vivo estimations. *Vitis*. 41(4): 163–168.

Boyer, J. and H. Younis. 1983. Molecular aspects of photosynthesis at low leaf water potentials. *Effects of Stress on Photosynthesis*. 3: 29-33.

Bradford, K. and T. Hsiao. 1982. Physiological responses to moderate water stress. Water relation and carbon assimilation. *Physiological Ecology II. Hortscience*. 22(2): 264-312.

Buckley T.; K. Mott and G. Farquhar. 2003, oct. A hydromechanical and biochemical model of stomatal conductance. *Plant, Cell and Environment*. 26(10): 1767-1785.

Chaves, M.; O. Zarrouk; R. Francisco; J. Costa; T. Santos; A. Regalado; M. Rodrigues and C. Lopes. 2010, may. Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Annals of Botany*. 105(5): 661–676.

Choné, X.; C. van Leeuwen; D. Dubourdieu and J. Gaudillère. 2001, feb. Stem water potential is a sensitive indicator of grape water status. *Annals of Botany*. 87: 477-483.

Cifré, J.; J. Bota; J. Escalona; H. Medrano and J. Flexas. 2005. Physiological tools for irrigation scheduling in grapevine (*Vitis vinifera* L.). An open gate to improve water-use efficiency?. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 106: 159-170.

Comisión Nacional de Riego. 1981. Estudio de suelos del proyecto Maipo (4 vol./ 4 tomos de mapas). Agrolog-Chile Ltda. Santiago, Chile. 802 p.

Cornic, G. and A. Massacci. 1996. Leaf photosynthesis under drought stress. *Photosynthesis and the Environment*. 5: 347-366.

Correia, M.; J. Pereira; M. Chaves; M. Rodrigues and C. Pacheco. 1995, may. ABA xylem concentrations determine maximum daily leaf conductance of field-grown *Vitis vinifera* L. plants. *Plant, Cell and Environment*. 18(5): 511-521.

Düring, H., 1988. CO<sub>2</sub> assimilation and photorespiration of grapevine leaves: responses to light and drought. *Vitis*. 27: 199–208.

Flexas, J. and H. Medrano. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C<sub>3</sub> plants: stomatal and non-stomatal limitation revisited. *Annals of Botany*. 89(2): 183–189.

Flexas, J.; J. Bota; J. Escalona; B. Sampol and H. Medrano. 2002, apr. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Functional Plant Biology*. 29(4): 461–471.

Flexas, J.; M. Badger; W. Chow; H. Medrano and C. Osmond. 1999, oct. Analysis of the relative increase in photosynthetic O<sub>2</sub> uptake when photosynthesis in grapevine leaves is inhibited following low night temperatures and/or water stress. *Plant Physiology*. 121(2): 675–684.

Flexas J.; M. Ribas-Carbo; A. Diaz-Espejo; J. Galmes and H. Medrano. 2008, may. Mesophyll conductance to CO<sub>2</sub>: current knowledge and future prospects. *Plant, Cell and Environment*. 31(5): 602-621.

Franks, P.; P. Drake and R. Froend. 2007, jan. Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, Cell and Environment*. 30(1): 19-30.

Garnier, E. and A. Berger. 1985. Testing water potential in peach trees as an indicator of water stress. *Journal of Horticultural Science*. 60: 47-56.

Garnier, E. and A. Berger. 1987, jul. The influence of drought on stomatal conductance and water potential of peach trees growing in the field. *Scientia Horticulturae*. 32(3-4): 249-263.

Gollan, T.; N. Turner and E. Schulze. 1984, feb. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. *Oecologia*. 65(3): 356-362.

Harris, M. and W. Outlaw. 1991, jan. Rapid adjustment of guard-cell abscisic acid levels to current leaf-water status. *Plant Physiology*. 95(1): 171–173.

Hochberg, U.; A. Degu; A. Fait and S. Rachmilevitch. 2013, apr. Near isohydric grapevine cultivar displays higher photosynthetic efficiency and photorespiration rates under drought stress as compared with near anisohydric grapevine cultivar. *Physiologia Plantarum*. 147(4): 443-452.

Hugalde, I. 2011. Relaciones entre cavitación y cierre estomático en vides sometidas a déficit hídricos. Tesis magíster Scientae. Mendoza, Argentina: Universidad nacional del Cuyo. 108h.

Hugalde, I. y H. Vila. 2014, mar. Comportamiento isohídrico o anisohídrico en vides...¿Una controversia sin fin?. *Revista de investigación agropecuaria*. 8: 4-11.

Lampinen, B.; K. Shackel; S. Southwick and W. Olson. 2001, jun. Deficit irrigation strategies using midday stem water potential in prune. *Irrigation Science*. 20(2): 47-54.

Lawlor, D. 2002, jun. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany*. 89(7): 871-885.

Liu, W.; R. Pool; W. Wenkert and P. Kriedemann. 1978. Changes in photosynthesis, stomatal resistance and abscisic acid of *Vitis labruscana* through drought and irrigation cycles. *American Journal of Enology and Viticulture*. 29(4): 239–246.

Loveys, B. 1984, dec. Diurnal changes in water relations and abscisic acid in field-grown *Vitis vinifera* cultivars. III. The influence of xylem-derived abscisic acid on leaf gas exchange *New Phytologist*. 98(4): 563–573.

Loveys, B. and H. Düring. 1984, may. Diurnal changes in water relations and abscisic acid in field-grown *Vitis vinifera* cultivars. II. Abscisic acid changes under semiarid conditions. *New Phytologist*. 97(1): 37–47.

Loveys, B. and P. Kriedemann. 1974. Internal control of stomatal physiology and photosynthesis. I. Stomatal regulation and associated changes in endogenous levels of abscisic and phaseic acids. *Australian Journal of Plant Physiology*. 1(3): 407–415.

Lovisoló, C.; I. Perrone; A. Carra; A. Ferrandino; J. Flexas; H. Medrano and A. Schubert. 2010, feb. Drought-induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs and in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole-plant level: a physiological and molecular update. *Functional Plant Biology*. 37(2): 98–116.

Lovisoló, C.; W. Hartung and A. Schunert. 2002, nov. Whole-plant hydraulic conductance and root to shoot flow of ABA acid are independently affected by water stress in grapevines. *Functional Plant Biology*. 29(11): 1349-1356.

MacCutchan, H. and K. Shackel. 1992, jul. Stem water potential as a sensitive indicator of water stress in prune trees. *Journal of American Society of Horticulture and Science*. 117(4): 607-611.

Maroco, J.; M. Rodrigues; C. Lopes and M. Chaves. 2002, apr. Limitations to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought—metabolic and modelling approaches. *Functional Plant Biology*. 29(4): 451–459.

Martinez de Toda, F. 1991. Biología de la vid. Fundamentos biológicos de la Viticultura. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, España. 346p.

Maseda, P. and R. Fernández. 2006, nov. Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *Journal of Experimental Botany*. 57(15): 3963-3977.

Matthews M.; R. Ishii; MM. Anderson; and M. O'Mahony. 1990. Dependence of wine sensory attributes on vine water status. *Journal of Science of Food and Agriculture*. 51(3): 321-335.

Medrano, H.; J. Escalona; J. Bota; J. Gulías and J. Flexas. 2002. Regulation of photosynthesis of C<sub>3</sub> plants in response to progressive drought: the interest of stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany*. 89(7): 895–905.

Medrano, H.; M. Parry and D. Lawlor. 1997, dec. Long term water stress inactivates Rubisco in subterranean clover. *Annals of Applied Biology*. 131(3): 491-501.

Naor, A. 2000. Midday stem water potential as a plant water stress indicator for irrigation scheduling in fruit trees. *Acta Horticulturae*. 537: 447-454.

Naor, A.; Y. Gal and B. Bravdo. 1997, sept. Crop load affects assimilation rate, stomatal conductance, stem water potential and water relations of field-grown 'Sauvignon blanc' grapevines. *Journal of Experimental Botany*. 48(314): 1675-1680.

Ortega-Farias, S.; C. Acevedo; M. Carrasco and F. Jara. 2005, sept. Effects of four levels of water application on grape midday stem water potential of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon. *Acta Horticulturae*. 664: 491-497.

Pessaraki M. 1995. Handbook of plant and crop physiology. Third Edition. New York, USA: Mohammad Pessaraki. 1002 p.

Sade N.; A. Gebremedhin and M. Moshelion. 2012, jul. Risk taking plants. Anisohydric behaviour as a stress resistance trait. *Plant Signaling and Behavior*. 7(7): 767-770.

Santibañez, F. y J. Uribe. 1993. Atlas agroclimático de Chile. Editorial universitaria. Santiago. Chile. 99 p.

Schultz, H. 1996. Water relations and photosynthetic responses of two grapevine cultivars of different geographical origin during water stress. Process Workshop Strategies to Optimize Wine Grape Quality. *Acta Horticulturae*. 427: 251-266.

Schultz H. 2003, aug. Differences in hydraulic architecture account for near isohydric and anisohydric behaviour of two field grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, Cell and Environment*. 26(8): 1393–1405.

Shackel, K.; B. Lampinen; S. Sibbett and W. Olson. 2000. The relation of midday stem water potential to the growth and physiology of fruit trees under water limited conditions. *Irrigation Science*. 20: 425-430.

Taiz, L. and E. Zeiger. 2002. Plant Physiology. Third Edition. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts. USA. 690 p.

Tardieu, F. and T. Simonneau. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviors. *Journal of Experimental Botany*. 49: 419-432.

Tezara, W.; V. Mitchell; S. Driscoll and W. Lawlor. 1999, sept. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*. 401: 914-917.

Van Leeuwen C, Seguin G. 1994. Incidences de l'alimentation en eau de la vigne, appréciée par l'état hydrique du feuillage, sur le développement de l'appareil végétatif et la maturation du raisin. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin*. 28: 81-110.

Wilkinson, S. and W. Davies. 1997, feb. Xylem sap pH increase, a drought signal received at the apoplastic face of the guard cell that involves the suppression of saturable abscisic acid uptake by the epidermal symplast. *Plant Physiology*. 113(2): 559–573.

Williams, L. and F. Araujo. 2002, may. Correlations among predawn leaf, midday leaf, and midday stem water potential and their correlations with other measures of soil and plant water status in *Vitis vinifera*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 127(3): 448-454.

Winkel, T. and S. Rambal. 1990, jun. Stomatal conductance of some grapevines growing in the field under a Mediterranean environment. *Agricultural and Forest Meteorology*. 51(2): 107-121.