



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE POSTGRADO

EFFECTO DE UN DÉFICIT HÍDRICO PROGRESIVO SOBRE FOTOSÍNTESIS, CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA, FOTOINHIBICIÓN Y SENESCENCIA EN VIDES cv. SYRAH

Tesis para optar al Título Profesional de Ingeniero Agrónomo y al Grado de
Magíster en Enología y Vitivinicultura

JAVIER IGNACIO JARAMILLO CANSECO

Director de Tesis
Claudio Pastenes Villareal

Co-Director
Luis Villalobos González

Profesores consejeros
José Ignacio Covarrubias Peña
Elías Obreque Slier

SANTIAGO - CHILE
2022

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE POSTGRADO

**EFFECTO DE UN DÉFICIT HÍDRICO PROGRESIVO SOBRE
FOTOSÍNTESIS, CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA, FOTOINHIBICIÓN
Y SENESCENCIA EN VIDES cv. SYRAH**

Tesis presentada como parte de los requisitos para optar al Título Profesional de
Ingeniero Agrónomo y al Grado de Magíster en Enología y Vitivinicultura.

JAVIER IGNACIO JARAMILLO CANSECO

	Calificaciones	Calificaciones
	(Memoria de Título)	(Tesis de Grado)
DIRECTOR DE TESIS		
Claudio Pastenes Villareal	6,5	6,5
Ingeniero Agrónomo, Ph.D.		
PROFESORES CONSEJEROS		
José Ignacio Covarrubias Peña	6,8	6,8
Ingeniero Agrónomo, MS., Ph.D.		
Elías Obreque Slier	6,7	6,7
Ingeniero Agrónomo, Dr.		

Santiago, Chile
2022

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi familia, pilar fundamental y apoyo constante durante mi etapa universitaria, y a mis compañeros de la U, quienes fueron parte importante de un largo camino que termina con esta tesis.

También agradezco a Claudio Pastenes y Luis Villalobos, quienes guiaron este proyecto y de quienes aprendí mucho durante este proceso. Además de mis compañeros de tesis, René Sanz, Alen Alarcón y Bárbara Moreno, quienes siempre estuvieron dispuestos a ayudar, sobre todo con el software R.

Finalmente, agradezco al proyecto Fondecyt Regular 1190792, “Dissecting the photosynthetic (gas exchange, photoinhibition and photoprotection) and senescence responses as well as the carbon costs involved under controlled water deficit in grapevines with contrasting stomatal sensitivities”, y a la Viña Haras de Pirque.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
HIPÓTESIS	3
OBJETIVO	3
MATERIALES Y MÉTODOS	
Lugar de estudio	4
Material vegetal	4
Métodos	4
Diseño del experimento	5
Variables medidas	5
Análisis estadístico	7
RESULTADOS	
Variables ambientales	8
Potencial hídrico de pre alba.....	9
Potencial hídrico xilemático a medio día	10
Grado de isohidricidad	11
Relación presión-volumen	12
Asimilación neta	13
Conductancia estomática	14
Transpiración	15
Eficiencia del uso del agua instantánea	16
Concentración de clorofilas	17
Rendimiento cuántico máximo del PSII	18
Disipación de energía fotoquímica	19
Extinción no fotoquímica	20
DISCUSIÓN	21
CONCLUSIONES	25
LITERATURA CITADA	26

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Variables ambientales durante el periodo de ensayo	8
Cuadro 2. Parámetros derivados de la relación presión-volumen	12

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Potencial hídrico de pre alba (Ψ_{pd}) a lo largo del ensayo	9
Figura 2. Potencial hídrico xilemático de medio día (Ψ_{md}) a lo largo del ensayo	10
Figura 3. Relación entre el potencial hídrico xilemático de medio día (Ψ_{md}) respecto al potencial hídrico de pre alba (Ψ_{pd}) a lo largo del ensayo en plantas CR y SR	11
Figura 4. Asimilación neta (A_N) a lo largo de cada día durante el ensayo	13
Figura 5. Conductancia estomática (g_s) a lo largo de cada día durante el ensayo	14
Figura 6. Transpiración (E) a lo largo de cada día durante el ensayo	15
Figura 7. Eficiencia del uso del agua instantánea (EUA) obtenida por la relación de A_N y E a lo largo del ensayo	16
Figura 8. Índice SPAD según orientación y ubicación en el brote a lo largo del ensayo.....	17
Figura 9. Relación F_v/F_m a lo largo del ensayo	18
Figura 10. Disipación de energía fotoquímica (qP) a lo largo del ensayo	19
Figura 11. Extinción no fotoquímica (NPQ) a lo largo de cada día durante el ensayo	20

RESUMEN

El déficit hídrico es una práctica vitivinícola ampliamente utilizada en vides con fines enológicos. Con esto, se produce una reducción en la capacidad fotosintética, modulado por la sensibilidad al cierre estomático, que es variable según la cepa que se utilice. En general, se observa una disminución de la capacidad de utilizar la radiación solar, aumenta la fotoinhibición, la producción de especies reactivas de oxígeno y se acelera el proceso de senescencia. El cultivar 'Syrah' ha sido descrito como una variedad de comportamiento cercano a anisohídrico, por lo que ante un déficit hídrico progresivo disminuiría el potencial hídrico, incidiendo en el intercambio gaseoso.

Se evaluó la respuesta de *Vitis vinifera* cv. Syrah en una viña comercial del Alto Maipo ante una condición de sequía progresiva. Se analizó el comportamiento en relaciones hídricas, intercambio gaseoso, índice SPAD y fluorescencia de clorofilas, y se comparó con plantas bajo manejo típico de la viña.

Las plantas de Syrah respondieron acorde a una estrategia de plantas anisohídrica explicado por la variación en Ψ_{pd} y Ψ_{md} , modulado por la sensibilidad estomática, que generó una disminución del nivel de fotosíntesis neta, y transpiración. Sin embargo, no se observaron síntomas de clorosis a nivel de índice SPAD, ni fotoinhibición al nivel de estrés hídrico alcanzado.

Palabras clave: Estrés hídrico, Respuesta fisiológica, *Vitis vinifera*, Anisohidrismo.

ABSTRACT

Water deficit is a widely used viticultural practice in grapevines for oenological purposes. This leads to a reduction in photosynthetic capacity, modulated by the sensitivity to stomatal closure, which varies according to the vine used. In general, a decrease in the capacity to utilize solar radiation is observed, photoinhibition increases, the production of reactive oxygen species increases, and the senescence process is accelerated. The cultivar 'Syrah' has been described as a variety with a behavior close to anisohydric, so that in the presence of a progressive water deficit it would decrease the water potential, affecting gas exchange.

The response of *Vitis vinifera* cv. Syrah in a commercial vineyard in Alto Maipo to a progressive drought condition was evaluated. The behavior of water relations, gas exchange, SPAD index and chlorophyll fluorescence was analyzed and compared with plants under typical vineyard management.

Syrah plants responded according to an anisohydric plant strategy explained by the variation in p_d and m_d , modulated by stomatal sensitivity, which generated a decrease in the level of net photosynthesis and transpiration. However, no chlorosis symptoms were observed at the SPAD index level, nor photoinhibition at the water stress level reached.

Key words: Water stress, Physiological response, *Vitis vinifera*, Anisohydrism.

INTRODUCCIÓN

Vitis vinifera ‘Syrah’ se ha producido principalmente en el Valle del Ródano en Francia y Australia (Catania, 2007), y en el hemisferio sur es donde se obtienen mejores resultados por su condición climática más constante. En Chile esta variedad se produce desde inicios del Siglo XX y, actualmente, hay cerca de 7.400 hectáreas plantadas, de las 136.166 hectáreas de vides para vino. Esta cepa representa un 5,43% del total, siendo la quinta variedad tinta más plantada, después de Cabernet Sauvignon, Merlot, Carménère y País (SAG, 2020).

Las vides han crecido tradicionalmente con muy poco riego en áreas extensivas de agricultura, en regiones semiáridas y suelos secos, y es por esto que han sido utilizadas como planta modelo para estudiar la respuesta ecofisiológica al estrés hídrico (Lovisolo *et al.*, 2010). Este estrés abiótico, no obstante su beneficio enológico, reduce la tasa de crecimiento y fotosíntesis de las vides, limitando así las funciones de las hojas (Azevedo y Lea, 2011).

El déficit hídrico progresivo provoca un desequilibrio entre el suministro y la pérdida de agua a lo largo de la temporada de crecimiento, por lo que las plantas reducen su tasa de transpiración mediante el cierre parcial o total de los estomas a medida que se agota el contenido de agua en el suelo. Este estrés hídrico es uno de los factores más importantes como limitante del crecimiento y la productividad en la vid en zonas de clima mediterráneo (Bertamini *et al.*, 2006), que son zonas más susceptibles ante el cambio climático y la extensión del periodo seco.

En vides, eso sí, a nivel estomático existe una alta variabilidad en la respuesta al estrés hídrico. Es por esto que se describe el continuo isohídrico y anisohídrico, que se refiere a la respuesta de cierre estomático frente a la disminución de agua disponible (Schultz, 2003; Hochberg *et al.*, 2013). Este comportamiento no es absoluto en cada variedad, y puede variar de acuerdo a las condiciones ambientales o al estado de desarrollo de la planta, más que a factores exclusivamente genéticos (Lovisolo *et al.*, 2010; Villalobos *et al.*, 2019).

Según Hochberg *et al.*, (2013), la variedad Syrah ha sido clasificada como una variedad de comportamiento cercano a anisohídrico, con mayor consumo de agua y mayor conductancia estomática que ‘Cabernet Sauvignon’. Las especies cercanas a anisohídricas tienden a mantener su conductancia estomática constante sobre el agotamiento hídrico del suelo, reduciendo fuertemente el potencial hídrico foliar a medida que se reduce la disponibilidad hídrica del suelo, así como también a lo largo del día, cuando la demanda evaporativa del aire aumenta (Tardieu *et al.*, 2018).

La respuesta estomática al déficit hídrico condiciona la actividad fotosintética, ya que este proceso está ligado a la transpiración (Brodribb, 2009). La reducción de la tasa fotosintética se induce también por el efecto del estrés hídrico sobre la conductancia del mesófilo al CO₂ (g_m). En vides, la limitación a la difusión del CO₂ hacia los cloroplastos es el factor predominante en la reducción de la actividad fotosintética en niveles de estrés hídrico leve a moderado (Flexas *et al.*, 2002). En el caso de los estomas, estos responden a señales hidráulicas pasivas y a señales químicas activas. La respuesta pasiva se relaciona a disminuciones del potencial hídrico de hoja, lo que limita el flujo externo de agua y de

iones, mientras que las señales químicas se vinculan con la acción del ácido abscísico (ABA) (Tardieu *et al.*, 2018).

Por otra parte, es importante señalar que aun cuando la energía lumínica es esencial para todos los procesos fotoquímicos, altas intensidades o exposiciones por tiempos prolongados pueden potenciar daño en los fotosistemas y generar incluso una fotoinhibición de aquellos (Bertamini *et al.*, 2004; Murata *et al.*, 2007; Goh *et al.*, 2012). La fotoinhibición es la reducción de la tasa fotosintética en respuesta a una condición de exposición, ya sea prolongada o excesiva, de alta intensidad lumínica (Takahashi y Badger, 2011). El exceso de luz solar satura los centros de reacción de los fotosistemas II (PSII), provocando la acumulación de un exceso de energía de excitación en su antena. Esta energía no utilizada es potencialmente peligrosa porque puede conducir a la inactivación de los centros de reacción (RCII), lo que resulta en una disminución sostenida de la eficiencia cuántica del PSII y la subsiguiente tasa de transporte de electrones (Goh *et al.*, 2012). Esta energía en exceso desencadena un aumento en la generación de especies reactivas de oxígeno (ROS), que producen el daño fotooxidativo en el aparato fotosintético (Murata *et al.*, 2007). Esta situación ocurre cuando las plantas se exponen a estrés hídrico, pues, al cerrar sus estomas, limitan la capacidad de uso fotoquímico de la energía absorbida. Justamente el déficit hídrico aumenta la proporción de energía radiante que es absorbida en exceso respecto a la capacidad de la hoja de utilizarla en fotosíntesis. Diferentes estreses ambientales, incluida la falta de agua, han mostrado ser aceleradores de la fotoinhibición a través de la supresión de la reparación del fotodaño en el PSII, específicamente en la proteína D1 (Murata *et al.*, 2007).

El género *Vitis* tiene una diversidad de respuestas ante la fotoinhibición, frente a condiciones de estrés, tanto en ambientes controlados como en condiciones de campo. Además es reconocido por tener una alta resistencia a la fotoinhibición, en distintos grados, dependiendo de la variedad. Esto, debido a la capacidad de recuperación del rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (PSII), incluso frente a condiciones de estrés hídrico severo (Palliotti *et al.*, 2009; Hochberg *et al.*, 2013). Entre los mecanismos que permiten a las plantas protegerse de radiación absorbida, se encuentra la disipación de energía en forma no fotoquímica (NPQ) (Foyer *et al.*, 2017). Mediante técnicas de monitoreo de la emisión de fluorescencia de clorofilas, también es posible cuantificar el grado de fotoinhibición de las plantas, por medio del parámetro F_v/F_m . Se ha establecido que el valor de F_v/F_m varía entre 0 y 1, donde hojas de plantas no estresadas alcanzan valores sobre 0,83 y hojas de plantas estresadas, valores inferiores a éste, indicando algún grado de fotoinhibición (Maxwell y Johnson, 2000; Baker, 2008).

Hasta ahora, sin embargo, no es claro hasta qué punto la disminución de la fotosíntesis y conductancia estomática, así como la fotoinhibición y senescencia, son procesos que van ocurriendo en alguna secuencia en particular, especialmente en vides. En atención a esto, en el presente estudio se propuso investigar sobre el impacto de un déficit hídrico progresivo en la actividad fotosintética y respuesta estomática, así como la fotoinhibición y senescencia en la variedad Syrah.

HIPÓTESIS

Frente a un déficit hídrico progresivo, plantas de *Vitis vinifera* de la variedad Syrah presentarán una baja sensibilidad estomática, no se verán fotoinhibidas y su senescencia ocurrirá de manera temprana en la temporada en relación con plantas bien regadas, al igual que la pérdida de su capacidad fotosintética.

OBJETIVO

Determinar el efecto de un déficit hídrico progresivo sobre fotosíntesis, conductancia estomática, fotoinhibición y senescencia de *Vitis vinifera* L. cv. Syrah.

MATERIALES Y MÉTODOS

Lugar de estudio

El estudio experimental en campo se realizó durante la temporada de crecimiento 2019 - 2020 en la Viña Haras de Pirque, ubicada en el Valle del Maipo, sector Alto Maipo (33°42'30" S, 70°36'13"W), Comuna de Pirque, Región Metropolitana, Chile. Este sitio corresponde a un clima mediterráneo semi-árido influenciado por la Cordillera de Los Andes y el anticiclón del Océano Pacífico, con un periodo seco entre los meses de octubre y mayo. El suelo del cuartel utilizado en el ensayo pertenece a la asociación de suelo Challay, fase 2 (CHL-2), presenta suelos delgados, franco arcillo limoso (FAI) y con bloques angulares en densidad media-moderada.

Los análisis correspondientes al material vegetal se realizaron en el Laboratorio de Fisiología del Estrés en Plantas, laboratorio ubicado en la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, comuna de La Pintana, provincia de Santiago, Región Metropolitana.

Material vegetal

Se utilizaron plantas de *Vitis vinifera* L. 'Syrah', plantadas en el año 2000 sobre pie franco, marco de plantación de 2,5 m * 1 m, conducidas en espaldera, orientación Norte – Sur. El riego se realizó mediante sistema de goteo. El cuartel utilizado para el ensayo presenta rendimientos históricos que varían entre 8 y 10 ton/ha. La poda se realizó en base a un cordón de pitones y el manejo anual, como nutrición y control de plagas y enfermedades del cuartel se realizó bajo un manejo orgánico certificado.

Métodos

El experimento se basó en dos tratamientos, que corresponden a distintos niveles hídricos. El tratamiento control (CR), fueron a plantas bajo una condición de riego que consistió en el manejo habitual de la viña. El otro tratamiento, se trató de plantas que fueron sometidas a un déficit hídrico progresivo (SR), en las que se suspendió el riego, desde el 6 de enero de 2020, por un periodo de 32 días, induciendo un agotamiento progresivo del agua en el suelo. Para este tratamiento, los goteros fueron tapados.

Antes de comenzar a aplicar los tratamientos, todas las plantas se mantuvieron bajo condiciones óptimas de riego en base al manejo de la viña hasta que se alcanzó una altura de brotes de aproximadamente de 16 hojas completamente expandidas.

Diseño del experimento

El diseño experimental consistió en bloques completamente aleatorizados (DBCA), donde el factor de bloqueo fue la pendiente. Cada bloque se basó en 6 plantas, distribuidas en dos hileras (3 plantas de T0 y 3 de T1 en hileras separadas). La unidad experimental fue el grupo de 3 plantas consecutivas de cada hilera. La unidad observacional fue la planta central de cada una de las unidades experimentales, de modo que el experimento contó con 5 repeticiones para cada tratamiento.

Variables medidas

Las distintas variables fisiológicas, como asimilación neta (A_N), conductancia estomática (g_s), transpiración (E), fotoinhibición y senescencia fueron medidas sobre hojas maduras completamente expandidas, que se encontraban entre los nudos 7 y 11 que estaban expuestas a luz solar directa. Estas mediciones se realizaron 6 veces al día (8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 y 18:00 horas), una vez por semana, durante un periodo de 32 días. Las mediciones de A_N , g_s y E se realizaron mediante un analizador infrarrojo de gases (IRGA, PP-Systems, CIRAS-2, EE. UU) y se utilizó un fluorómetro modulado (Hansatech, R.U.) para la medición de fotoinhibición. Se realizó la medición siempre en la misma hoja, la que fue reemplazada en el caso de que haya resultado dañada. Las mediciones se hicieron en ambos lados de la espaldera, siempre en la cara iluminada, a las 8, 10 y 12 horas en la cara Este, mientras que a las 14, 16 y 18 horas se midió en la cara Oeste. Todas las variables fueron evaluadas en la planta central de cada unidad experimental.

Para estimar fotoinhibición se determinaron los parámetros de extinción no fotoquímica (NPQ), disipación de energía fotoquímica (qP) y Fv/Fm mediante un fluorómetro modulado (Hansatech, R.U.) en una hoja por planta y en la misma hoja durante todo el ensayo. Esta medición se hizo en ambos lados de la espaldera, midiendo siempre en la cara iluminada de la espaldera. Las mediciones de los parámetros qP, NPQ y Fv/Fm entregó información sobre la disipación de energía fotoquímica, disipación de energía no fotoquímica y el nivel de fotoinhibición de las plantas, respectivamente. Cuando se enciende un haz de luz débil por el fluorómetro modulado, se alcanza inmediatamente un nivel de fluorescencia inicial. Esta es la fluorescencia mínima (F_0). Luego se aplica un pulso de saturación y se alcanza el nivel de fluorescencia máximo (Fm). La diferencia entre Fm y F_0 es la fluorescencia variable máxima (Fv). Cuando se enciende la luz actínica, se alcanza un peak de fluorescencia secundario (Fp). Luego, la señal de fluorescencia disminuye hasta un nivel final estable (FT).

La estimación de la concentración de clorofilas se realizó de manera indirecta mediante la utilización del índice SPAD (Soil Plant Analysis Development). Este instrumento obtiene valores de la intensidad del verde de la hoja, sin destruir la muestra. Este valor obtenido se relaciona con el contenido de clorofilas en las hojas (Cunha et al., 2015) de manera de lograr una estimación de estas. Se realizó la medición una vez por semana, durante toda la investigación.

El potencial hídrico de prealba (Ψ_{pd}) y potencial hídrico xilemático a medio día (Ψ_{md}) se obtuvo mediante la utilización de una cámara de presión tipo Scholander (Scholander *et al.*, 1965) (PMS Instrument, 600D, EE. UU.). El Ψ_{pd} se midió a las 6:00 AM (previo a la iluminación de la hoja por la radiación solar), mientras que el Ψ_{md} se obtuvo a mediodía solar. Para la medición de Ψ_{md} , las hojas medidas se cubrieron con bolsas plásticas aluminizadas (PMS Instrument, EE. UU.) durante una hora antes de la medición. Para la medición de Ψ_{pd} , las hojas se separaron de la planta e inmediatamente se les midió el potencial hídrico. Estas determinaciones se realizaron una vez por semana, por el lado de la espaldera expuesto a la luz del sol al momento de la medición, excepto en Ψ_{pd} .

La curva de presión-volumen se realizó según lo descrito previamente por Lawren y Pasquet-Kok (2010). Se tomaron 8 brotes enteros de las plantas, las cuales fueron llevadas directamente al laboratorio en bolsas plásticas cerradas para evitar deshidratación. Se sumergieron en agua potable limpia durante 20 minutos antes de tomar las hojas para su análisis. De cada brote se seleccionó una hoja ubicada entre el nudo 5 y 12, la cual se cortó bajo el agua con una cuchilla limpia dejando el pecíolo con un largo de 6–8 cm. desde la lámina. Luego, el extremo del pecíolo se sumergió en solución filtrada (0,22 μm) y desgasificada de KCl 10 mM y CaCl₂ 1 mM y se rehidrató durante la noche hasta que el potencial hídrico de la hoja (Ψ_{hoja}) fue $> -0,3$ MPa. El punto de pérdida de turgencia (Ψ_{TLP}), el potencial osmótico a plena turgencia (π_0) y la capacitancia (C_{hoja}) se determinaron utilizando la técnica de secado en mesón. Las hojas se secaron lentamente sobre el mesón con poca luz (PAR $< 50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), registrando el Ψ_{hoja} , y se pesaron periódicamente hasta que el Ψ_{hoja} fue inferior a -2,5 MPa. En este punto, se obtuvo el área de las hojas y luego se secaron en un horno a 70°C durante 72 h para obtener el peso seco. Para cada hoja, se determinó el contenido relativo de agua (RWC) y los cambios en los valores de Ψ_{hoja} se representaron frente a 1-RWC. El Ψ_{TLP} se determinó como el punto de inflexión entre las porciones lineales y no lineales de la gráfica, el π_0 se obtuvo extrapolando la relación lineal de la porción de la curva después de la pérdida de turgencia en RWC = 1 (Tyree y Hammel, 1972). Finalmente, la capacitancia absoluta por área foliar a turgencia completa (C_{hoja}) se calculó a partir de la pendiente de la porción lineal de RWC y Ψ_{hoja} antes del Ψ_{TLP} , normalizado a contenido de agua saturada y área foliar.

Se llevó un registro diario de temperatura, radiación fotosintéticamente activa (PAR) y humedad relativa. Las mediciones se realizaron cada una hora desde 8:00 hasta 18:00, mediante el uso de un radiómetro y un higrómetro ubicados en la entre hilera del sector en estudio.

Análisis estadístico

Debido a que las variables medidas fueron determinadas en la misma unidad experimental a través del tiempo, se realizó un modelo estadístico con estructura de parcelas divididas, donde la parcela principal fue el tratamiento de riego y el factor tiempo se consideró como subparcela.

Los datos fueron analizados mediante modelos lineales mixtos. En caso de que se encontró interacción entre los niveles de los factores riego y tiempo, el análisis se realizó comparando los niveles del factor riego dentro de cada nivel del factor tiempo y viceversa. Por el contrario, cuando no hubo interacción, se procedió a evaluar cada factor por separado. Cuando se encontraron diferencias significativas se procedió a realizar la prueba de comparaciones múltiples de LSD Fischer. Para el análisis de datos y diseño de gráficos se utilizó el software R Studio.

RESULTADOS

VARIABLES AMBIENTALES

La suspensión del riego se efectuó el 6 de enero del año 2020, mientras que las mediciones de campo comenzaron 3 días desde el corte de riego (DDCR). La medición a los 3 DDCR fue la menos restrictiva ambientalmente, presentó la menor temperatura media y DPV (Cuadro 1). Las condiciones ambientales en el lugar de estudio fue seca y calurosa. Desde los 9 DDCR la temperatura media durante la medición osciló entre 27,07 y 28,9 °C. El nivel de PAR se mantuvo sobre los 1600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ desde los 9 DDCR, mientras que el DPV osciló de 1,87 a 2,62 kPa durante el ensayo. Todos los días de medición estuvieron completamente despejados. Además, durante el periodo del ensayo no hubo precipitaciones, de manera que el suministro hídrico de las plantas provino exclusivamente del riego. Cabe mencionar que los datos obtenidos consideraron el periodo de medición, es decir, consideran desde las 8:00 a las 18:00 de cada día de medición.

Cuadro 1. Variables ambientales durante el periodo de ensayo.

Variables ambientales						
Fecha	DDCR	T°media	HR	DPV	PAR	PP
		°C	%	kPa	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	mm
09-01-2020	3	24,5	-	1,87	-	0
15-01-2020	9	27,07	22,97	2,26	1835	0
21-01-2020	15	28,9	33,18	2,58	1634	0
31-01-2020	25	28,48	26	2,62	1632	0
07-02-2020	32	27,37	18,8	2,56	1778	0

Para las cinco fechas de medición se muestra la sumatoria de días desde el corte de riego (DDCR), desde el 06/01/2020 hasta el 7/02/2020. También se muestra la temperatura media (T° media), humedad relativa media (HR), déficit de presión de vapor (DPV), radiación fotosintéticamente activa (PAR) y precipitaciones (PP).

Relaciones hídricas

Potencial hídrico de pre alba

Al comienzo del ensayo, ambos tratamientos presentaron un valor de Ψ_{pd} similar, cercano a -0,31 MPa (Fig. 1). Después, se observa una tendencia a la disminución de Ψ_{pd} , pero más fuertemente en el caso de las plantas SR, que alcanzaron niveles promedio de -0,4, -0,54, -0,43 y -0,4 MPa a los 9, 15, 25 y 32 DDCR respectivamente. Eso sí, las diferencias entre ambos tratamientos solo resultaron significativas a los 9 y 15 DDCR. Las plantas CR mantuvieron su Ψ_{pd} relativamente constante, variando entre valores de -0,29, -0,39, -0,36 y -0,37 MPa desde los 9 a los 32 DDCR.

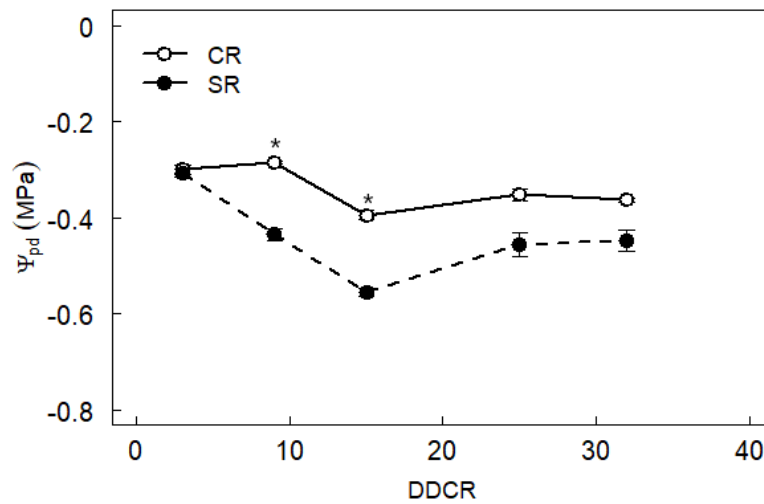


Figura 1. Potencial hídrico de pre alba a lo largo del ensayo en plantas CR y SR. Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas. Barras corresponden al promedio \pm DE. Asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos (p-valor < 0,05).

Potencial hídrico xilemático a medio día

Se observó un efecto del déficit hídrico sobre las plantas SR en el Ψ_{md} . Ambos tratamientos comenzaron desde un valor similar de Ψ_{md} , cercano a los -0,78 MPa, para luego disminuir sostenidamente hasta los 15 DDCR, desde donde los valores de Ψ_{md} en las plantas CR aumentan hasta el final del ensayo (Fig. 2). El Ψ_{md} de las plantas SR disminuyó gradualmente hasta que alcanzó el valor más negativo del ensayo, de -1,25 MPa a los 25 DDCR. Desde los 9 DDCR, siempre existieron diferencias significativas entre tratamientos.

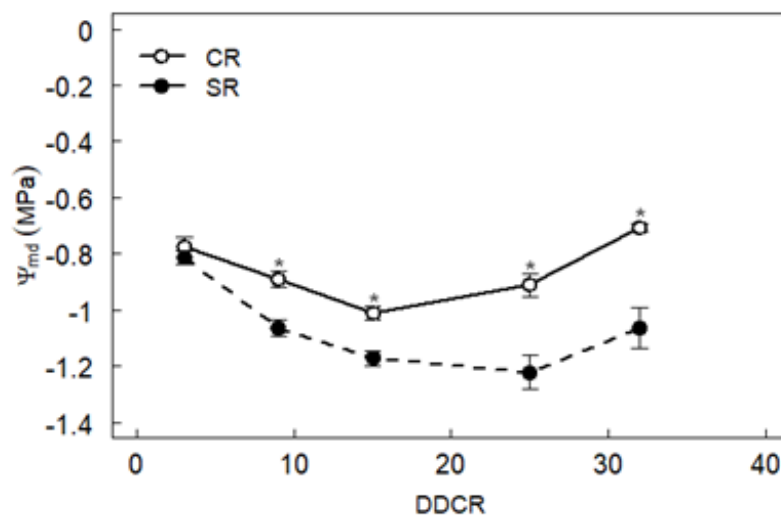


Figura 2. Potencial hídrico xilemático de medio día a lo largo del ensayo en plantas CR y SR. Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas. Barras corresponden al promedio \pm DE. Asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos (p -valor $< 0,05$).

Grado de isohidricidad

El grado de isohidricidad (σ) se obtuvo mediante la relación de Ψ_{md} y Ψ_{pd} , donde la pendiente de la relación obtuvo un valor de $1,09 \text{ MPa MPa}^{-1}$ (Fig. 3). Esto se traduce en un comportamiento cercano a anisohídrico de la variedad Syrah como respuesta al déficit hídrico progresivo. Esto indica que, a medida que el Ψ_{md} disminuye, el Ψ_{pd} tiende a disminuir, pero en mayor medida que Ψ_{md} .

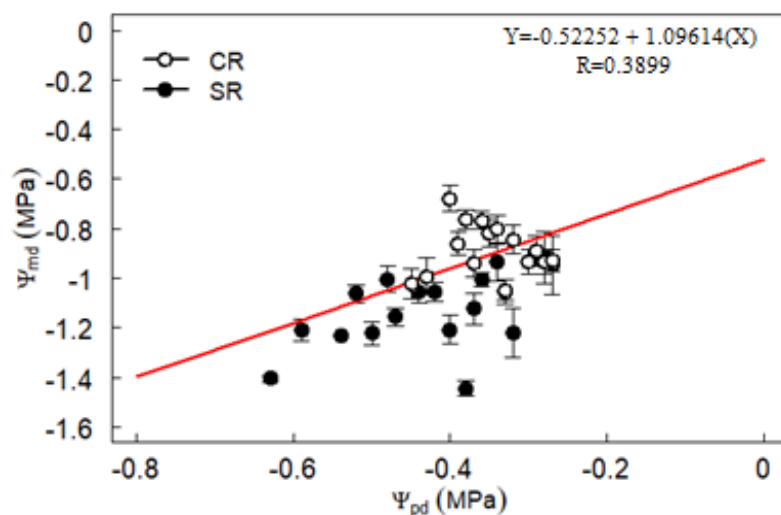


Figura 3. Relación entre el potencial hídrico xilemático de medio día respecto al potencial hídrico de pre alba a lo largo del ensayo en plantas CR y SR. Barras corresponden al promedio \pm DE. Asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos (p -valor $< 0,05$).

Relación presión-volumen

La relación presión-volumen es de importancia fisiológica debido a que permite evaluar la tolerancia a la sequía. Los parámetros obtenidos, π_0 , Ψ_{TLP} y ε , son indicadores relacionados con la tolerancia a la sequía. Se obtuvo un valor de Ψ_{TLP} de -1,82 MPa (Cuadro 2), valor que no se alcanzó en las mediciones de potencial hídrico xilemático, por lo que no se alcanzó el nivel de punto de pérdida de turgencia. π_0 se asocia con el ajuste osmótico que tiene el cultivar ante condiciones de estrés hídrico, que presentó un valor de -1,41 MPa que tampoco se observó en la medición de Ψ_{md} . ε obtuvo un valor de 10,8 que representa la rigidez de la pared celular, como ajuste de la flexibilidad elástica ante condiciones de estrés.

Cuadro 2. Parámetros derivados de la relación presión-volumen.

Parámetros hidráulicos presión-volumen		
π_0 (MPa)	Ψ_{TLP} (MPa)	ε (MPa)
-1,41	-1,82	10,80

π_0 representa el potencial osmótico a máxima turgencia total de la hoja, Ψ_{TLP} representa el potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor y ε representa el módulo de elasticidad.

Intercambio gaseoso

Asimilación neta

La asimilación neta fue mayor durante la mañana, cuando la radiación solar incide sobre la cara este de la espaldera, mientras que durante la tarde, el nivel de A_N disminuyó (Fig. 4). Durante el ensayo, A_N en plantas CR varió entre los 12,9 y 21,3 $\mu\text{ mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ durante la mañana y de 10,9 a 16,4 $\mu\text{ mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ durante la tarde. Mientras que A_N en las plantas SR varió entre los 8,3 y 17,8 $\mu\text{ mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ durante la mañana y de 7,58 a 11,6 $\mu\text{ mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ durante la tarde. Por otra parte, no se obtuvieron diferencias significativas entre los tratamientos en las mediciones realizadas a los 3 y 9 DDCR (Fig. 4, A y B), sin embargo, sí se obtuvieron desde los 15 DDCR en adelante. A los 15 y 25 DDCR hubo diferencias significativas entre tratamientos de riego, pero solo durante la mañana (Fig. 4, C y D). A los 25 y 32 DDCR se observaron las mayores diferencias entre tratamientos, donde las plantas SR prácticamente mantuvieron un nivel de A_N durante el día, variando entre los 10,5 y 13,2 $\mu\text{ mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ a los 25 DDCR y de 7,5 a 9,6 $\mu\text{ mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ a los 32 DDCR (Fig. 4, E).

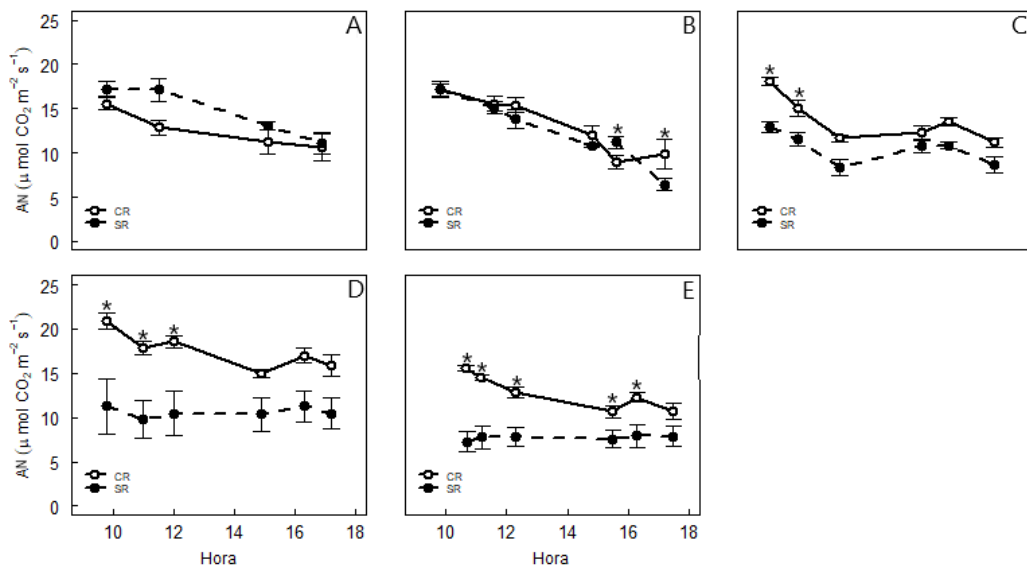


Figura 4. Asimilación neta a lo largo del ensayo en plantas CR y SR. (A) 3 DDCR, (B) 9 DDCR, (C) 15 DDCR, (D) 25 DDCR, (E) 32 DDCR. Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas. Barras corresponden al promedio \pm DE. Asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos (p -valor $< 0,05$).

Conductancia estomática

Al igual que con A_N , existió un efecto del déficit hídrico y de la exposición de la espaldera sobre g_s . Exceptuando la medición a los 3 DDCR, se observa una disminución sostenida de la conductancia estomática en las plantas SR respecto a las plantas CR durante el ensayo y una tendencia común entre las mediciones, donde comienza con el máximo valor de g_s en la medición a las 8:00 y luego disminuye progresivamente durante el día (Fig. 5). Aunque se observa que a los 32 DDCR, el menor valor del día se obtuvo en la primera medición (Fig. 5, E). Luego, desde los 9 DDCR al final del ensayo, las plantas CR presentaron valores de g_s que variaron entre los 191 y 337 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante la mañana, mientras que por la tarde variaron de 121 a 236 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las plantas SR presentaron una disminución sostenida de g_s durante el día a los 3 y 9 DDCR (Fig. 5, A y B). Sin embargo, desde los 15 DDCR, se mantuvo un nivel prácticamente constante de g_s , variando entre los 81 y 139 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ hacia el final del ensayo (Fig. 5, C, D y E).

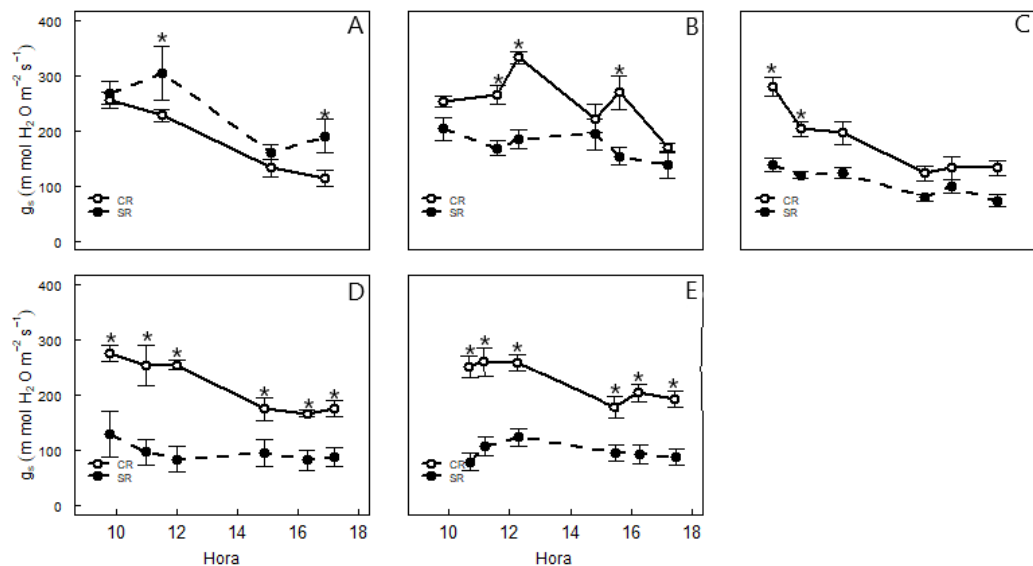


Figura 5. Conductancia estomática a lo largo del ensayo en plantas CR y SR. (A) 3 DDCR, (B) 9 DDCR, (C) 15 DDCR, (D) 25 DDCR, (E) 32 DDCR. Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas. Barras corresponden al promedio \pm DE. Asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos (p -valor $<$ 0,05).

Transpiración

En las plantas SR, al igual que A_N y g_s , E también disminuyó como respuesta al déficit hídrico, en comparación con los resultados de las plantas CR. A los 9 DDCR, E alcanzó valores de $8,94 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en las plantas CR y de $6,78 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en las plantas SR, siendo los valores más altos del ensayo para ambos tratamientos (Fig. 6, B). Esto se generó por efecto de las condiciones ambientales de ese día (Cuadro 1), especialmente de la HR de 22,97%. A los 9, 25 y 32 DDCR se observa una diferencia significativa entre los tratamientos, con un menor nivel de E para las plantas SR, que terminan el ensayo con valores entre los 3,53 y 4,6 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a los 25 DDCR (Fig. 6, D) y de 2,34 a 4,38 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a los 32 DDCR (Fig. 6, E).

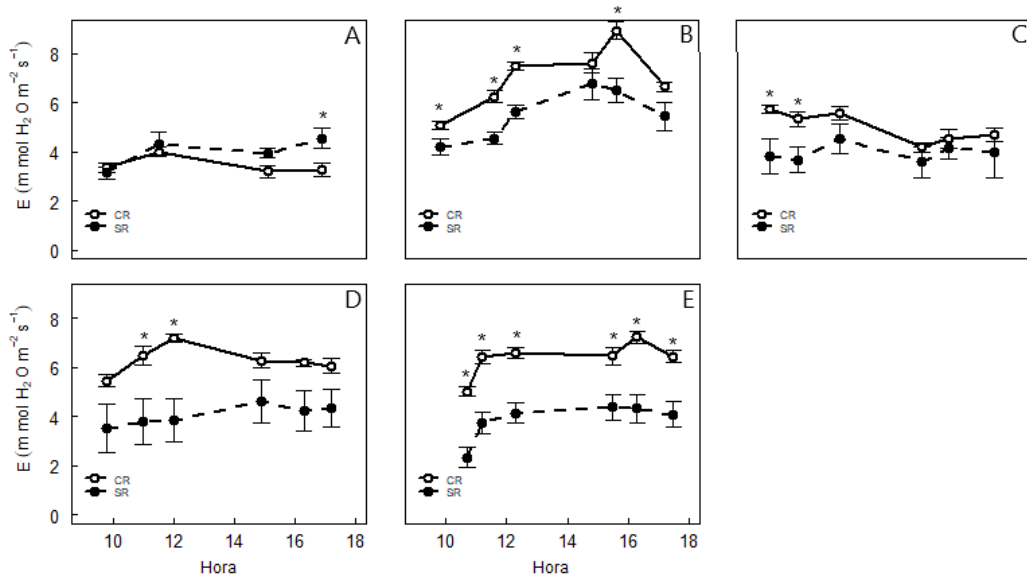


Figura 6. Transpiración a lo largo del ensayo en plantas CR y SR. (A) 3 DDCR, (B) 9 DDCR, (C) 15 DDCR, (D) 25 DDCR, (E) 32 DDCR. Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas. Barras corresponden al promedio \pm DE. Asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos (p-valor $< 0,05$).

Eficiencia del uso del agua instantánea

La EUA instantánea se determinó mediante la relación de la tasa de fotosíntesis neta versus la tasa de transpiración. No se observaron diferencias significativas entre los tratamientos en ninguna de las mediciones realizadas durante el periodo de ensayo (Figura 7). Los menores valores de EUA instantánea para ambos tratamientos se observaron a los 9 y 32 DDCR. Justamente estos días presentan condiciones de alta temperatura media y DPV, además de los menores valores de HR y los mayores niveles de PAR del ensayo.

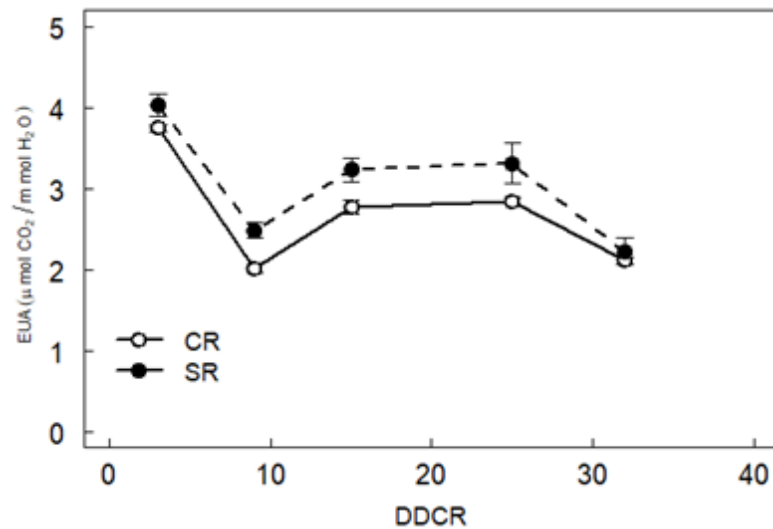


Figura 7. Eficiencia del uso del agua instantánea obtenida por la relación de la A_N y E a lo largo del ensayo en plantas CR y SR. Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas. Barras corresponden al promedio \pm DE. Asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos (p -valor $< 0,05$).

Concentración de clorofilas

La utilización del índice SPAD permite tener una estimación indirecta de la concentración de moléculas de clorofila en las hojas analizadas en la parte basal, media y distal de la espaldera. Durante el ensayo no se observaron diferencias significativas, ni tendencias claras de un efecto del estrés hídrico progresivo sobre la concentración de moléculas de clorofila en las hojas medidas según la orientación o la ubicación de la hoja en el brote (Fig. 8).

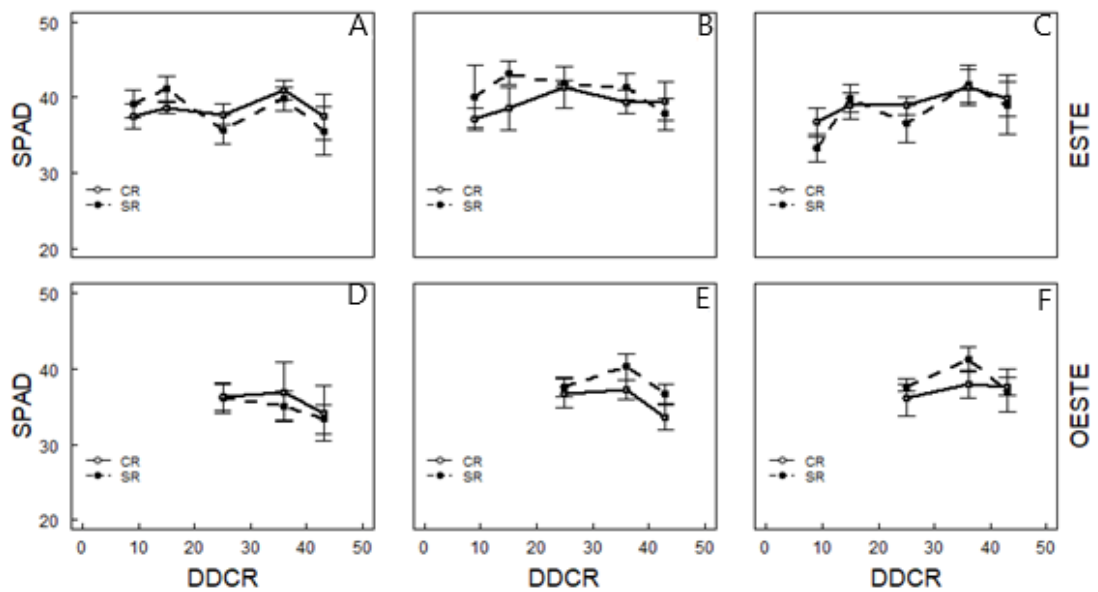


Figura 8. Índice SPAD según orientación y ubicación en el brote a lo largo del ensayo en plantas CR y SR. (A, D) Hoja basal, (B, E) Hoja media, (C, F) Hoja distal. Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas. Barras corresponden al promedio \pm DE. Asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos (p -valor < 0,05).

Disipación de energía

Rendimiento cuántico máximo del PSII

En el análisis de F_v/F_m no se observó diferencias significativas en ninguna de las mediciones realizadas. Las plantas CR variaron entre los 0,81 y 0,87, mientras que las plantas SR variaron de 0,82 a 0,85 durante el periodo de ensayo (Fig. 9), por lo que el déficit hídrico progresivo no modificó el rendimiento cuántico máximo del PSII.

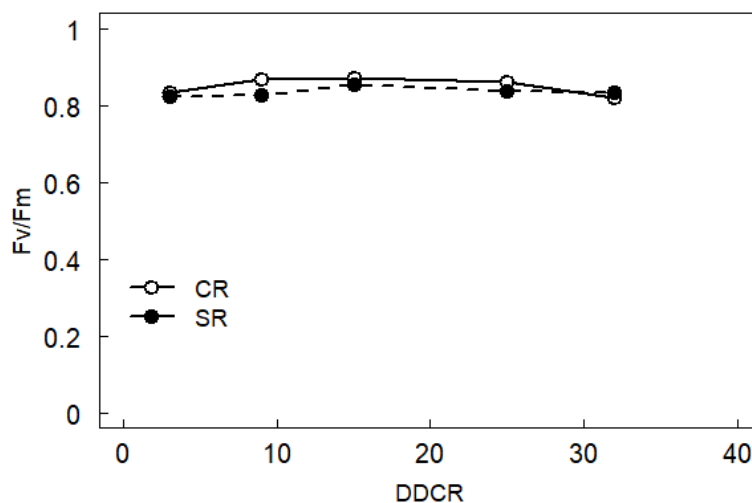


Figura 9. Relación F_v/F_m a lo largo del ensayo en plantas CR y SR. Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas. Barras corresponden al promedio \pm DE. Asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos (p -valor $<$ 0,05).

Disipación de energía fotoquímica

En el análisis de la disipación de energía fotoquímica no se observaron diferencias significativas en ninguna de las mediciones durante el ensayo (Fig. 10). Las plantas CR presentaron valores de qP de 0,52 a 0,56, mientras que las plantas SR variaron entre 0,47 y 0,56.

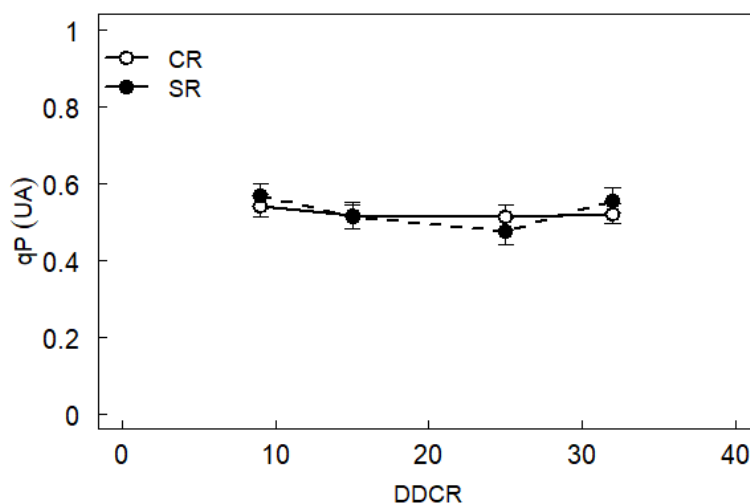


Figura 10. Disipación de energía fotoquímica a lo largo del ensayo en plantas CR y SR. Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas. Barras corresponden al promedio \pm DE. Asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos (p -valor $< 0,05$).

Extinción no fotoquímica (NPQ)

Pese a no obtener diferencias significativas en F_v/F_m ni en qP , se observa un mayor nivel de NPQ en las plantas SR durante el ensayo. Se obtuvieron diferencias significativas entre los tratamientos a los 15, 25 y 32 DDCR, particularmente durante las mediciones realizadas durante la mañana, en la cara este, con mayores niveles de este parámetro para las plantas SR (Fig. 11, B, C y D).

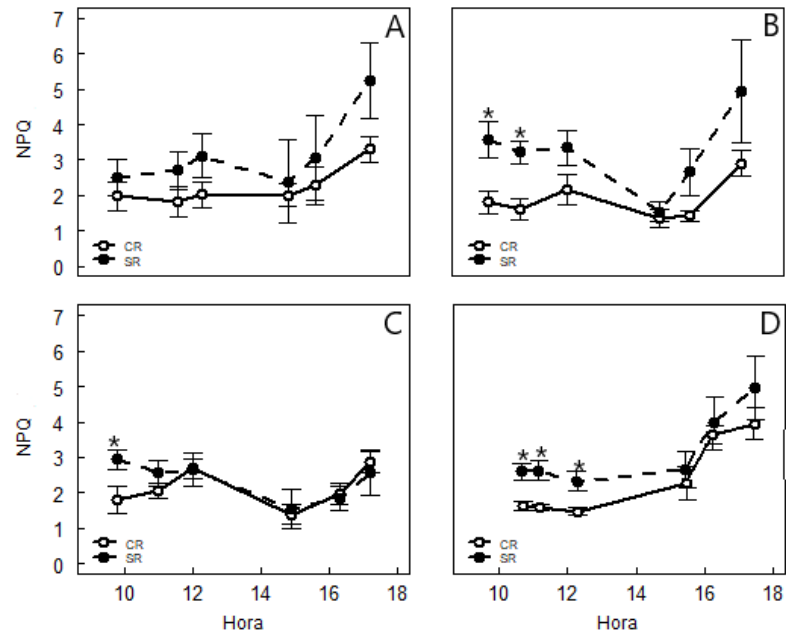


Figura 11. Extinción no fotoquímica (NPQ) a lo largo del ensayo en plantas CR y SR. (A) 9 DDCR, (B) 15 DDCR, (C) 25 DDCR, (D) 32 DDCR. Cada punto corresponde al promedio de 5 plantas. Barras corresponden al promedio \pm DE. Asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos (p-valor < 0,05).

DISCUSIÓN

En este ensayo se sometió a plantas de vid cv. Syrah a un déficit hídrico progresivo, con el fin de evaluar la evolución de las relaciones hídricas, intercambio gaseoso, disipación de energía y contenido de clorofilas. El ensayo se realizó durante un periodo de 32 días, en los que las plantas fueron expuestas a las condiciones ambientales de Maipo Alto, con una temperatura media de 27,26°C, humedad relativa media de 25,24%, promedio de PAR de 1720 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, DPV promedio de 2,38 kPa y sin precipitaciones durante el periodo de mediciones (Cuadro 1), que corresponden a las condiciones típicas de clima mediterráneo.

Durante el ensayo, el déficit hídrico progresivo indujo una reducción de Ψ_{pd} y Ψ_{md} . Debido a que las plantas SR fueron sometidas a esta limitación hídrica, estas fueron agotando el agua disponible cerca de la zona de raíces, disminuyendo el Ψ_{pd} . Este Ψ_{pd} se considera una aproximación del estatus hídrico del suelo, ya que en teoría, durante la noche los potenciales de planta y de suelo se igualan, debido a la fuerte disminución de la transpiración. Es por esto que, el potencial hídrico de pre alba (Ψ_{pd}) y el potencial hídrico xilemático (Ψ_{md}) han demostrado ser indicadores simples y precisos para evaluar el estado hídrico de las plantas (Santesteban *et al.*, 2019). Según Van Leeuwen *et al.*, (2009), potenciales hídricos de pre alba entre -0,3 y -0,5 MPa, definen una condición de estrés moderado, mientras que valores de -0,5 a -0,8 MPa, se considera una situación de estrés moderado a severo. Los valores obtenidos de Ψ_{pd} , indican que las plantas SR alcanzaron un nivel de estrés hídrico moderado a severo a los 15 DDCR (Fig. 1), correspondiente al mayor estrés hídrico del ensayo, terminando en un nivel de estrés moderado a los 32 DDCR. En cuanto a Ψ_{md} , el menor valor se alcanza a los 25 DDCR (Fig.2), donde Ψ_{md} continuó disminuyendo, luego de una estabilización de Ψ_{pd} . Esta tendencia observada en el comportamiento de los potenciales hídricos concuerda con lo reportado por Choné *et al.*, (2001), donde se describe que Ψ_{md} es un parámetro más sensible que Ψ_{pd} pues considera variables ambientales. En la literatura, las variedades de vid se han clasificado dentro del continuo isohídrico anisohídrico, de acuerdo con su estrategia para manejar el Ψ_{md} y sensibilidad estomática en condiciones de sequía. El cv. Syrah ha sido descrito con un comportamiento cercano a anisohídrico (Hochberg *et al.*, 2013), manteniendo estable la actividad fotosintética a expensas del agotamiento hídrico, con el fin de evitar una disminución en la asimilación neta y la ocurrencia de estrés oxidativo. Los resultados del ensayo concuerdan con Schultz (2003), donde el Ψ_{md} de Syrah disminuyó fuertemente y fue menor en plantas estresadas respecto a plantas regadas, presentando un comportamiento estomático anisohídrico, en contraste con Garnacha, cepa que presenta un comportamiento isohídrico, que no presentó diferencias de Ψ_{md} entre los tratamientos.

En cuanto a las relaciones hídricas de plantas sometidas a distintos niveles de déficit hídrico, se han desarrollado modelos que permiten obtener una aproximación al grado de isohidricidad o respuesta de las plantas ante la pérdida progresiva de agua en el suelo. Es por esto que, para evaluar la respuesta de la estrategia hidráulica utilizada por el cultivar Syrah al déficit hídrico progresivo se analizó la relación de Ψ_{pd} y Ψ_{md} (Fig. 3). Según Martínez Villalta, *et al.*, (2014) la intersección de la relación (Λ) se refiere a la tasa máxima de transpiración por unidad de capacidad de transporte hidráulico, mientras que la

pendiente de la regresión lineal (σ) indica el comportamiento del cultivar dentro del continuo isohídrico - anisohídrico. Los valores de σ menores a 1 se relacionan con comportamientos cercanos a isohídrico, mientras que los valores mayores o iguales a 1 son considerados comportamientos cercanos a anisohídrico. El grado de isohidricidad de este cultivar en ambas condiciones hídricas del ensayo de manera conjunta, es $1.09 \text{ MPa MPa}^{-1}$ (Fig. 3). Según estos datos, la variedad Syrah presenta un comportamiento cercano a anisohídrico, lo que implica fuertes reducciones en el potencial hídrico en la planta, debido a una menor sensibilidad estomática, comparado con otras variedades, como Cabernet sauvignon y Garnacha. Este comportamiento anisohídrico se ha asociado a una mejor tolerancia a eventos de déficit hídrico prolongado (McDowel, 2011). Eso sí, los estudios en la variedad Syrah han resultado controversiales en cuanto a su clasificación dentro del continuo isohídrico - anisohídrico. Lo anterior, debido a que se la ha descrito con comportamiento cercano a anisohídrico (Schultz, 2003; Soar *et al.*, 2006), pero también como cercano a isohídrico (Collins *et al.*, 2010; Pou *et al.*, 2012). Sin embargo, recientemente se ha aceptado que el grado de isohidricidad no es estricto para cada variedad, observando influencia del del clon, portainjerto, condiciones ambientales, etc. (Gullo *et al.*, 2018; Villalobos-González *et al.*, 2019). Incluso, en la literatura hay informes contradictorias, donde una misma variedad puede comportarse como iso o anisohídrica según las condiciones experimentales (Chaves *et al.*, 2010).

La pérdida de turgencia celular es posiblemente el indicador más reconocido del estrés hídrico de las plantas, ya que tiene impactos en la integridad estructural celular, el metabolismo y el rendimiento de toda la planta. Las características de las hojas obtenidas mediante la realización de la curva presión-volumen se han relacionado con la tolerancia a la sequía (Zhu *et al.*, 2018). El punto de pérdida de turgencia (Ψ_{TLP}) es el potencial hídrico en el que las células foliares pierden turgencia y la hoja se marchita, cerrando los estomas y cesando el intercambio de gases y el crecimiento (Brodrribb *et al.*, 2003; Blackman *et al.*, 2010). El Ψ_{TLP} también representa el potencial hídrico del suelo por debajo del cual la planta no puede absorber suficiente agua para recuperarse del marchitamiento. Ψ_{TLP} y π_0 se consideran como indicadores confiables de la tolerancia de las especies a la sequía (Bartlett *et al.*, 2012), cuantificando la capacidad de tolerar la sequía, en lugar de evitarla, cesando el intercambio de gases. En este ensayo, el cv. Syrah presentó valores de Ψ_{TLP} , π_0 y ϵ de -1,82, -1,41 y 10,8 respectivamente. A pesar de que el potencial hídrico xilemático a medio día disminuye fuertemente desde el corte de riego, las plantas SR no alcanzaron el valor de -1.82 MPa donde se produce la pérdida de turgencia, lo que explica la tolerancia del cultivar ante condiciones hídricas restrictivas. Tampoco se alcanzó el nivel de -1,41 MPa, que corresponde al valor de π_0 , lo que se asocia a que el cv. Syrah no generó ajustes osmóticos al nivel de estrés hídrico alcanzado. Aunque se ha descrito que la variedad Syrah presenta diferencias en Ψ_{TLP} y π_0 , esto generado por las variaciones en las condiciones ambientales, variabilidad clonal (Tortosa *et al.*, 2016) y también por la respuesta de la relación hídrica influenciada por la interacción de patrón-portainjerto (Marguerit *et al.*, 2012), entre otros. Además, se ha descrito que las cepas de vid pueden ajustar Ψ_{TLP} y π_0 , para mantener el turgor celular a potenciales más negativos (Johnson *et al.*, 2018).

La actividad fotosintética disminuye debido a limitaciones estomáticas generadas por una menor disponibilidad hídrica (Moutinho-Pereira *et al.*, 2004), es por esto que en este ensayo se analizó el comportamiento de A_N , g_s y E ante un déficit hídrico progresivo. Durante la sequía, la asimilación neta está limitada tanto por el cierre de los estomas, como también por el deterioro de la maquinaria fotosintética. Aunque en la vid, el aparato

fotosintético parece ser muy tolerante a niveles leves, e incluso medios, de déficit hídrico (Flexas *et al.*, 1998). Uno de los impactos negativos del cierre estomático por efecto del déficit hídrico es la disminución de la concentración de CO₂ en los sitios de carboxilación, afectando la capacidad fotosintética de la planta. De acuerdo con esto, en este ensayo se observó una disminución en la A_N en las plantas SR por efecto de una menor disponibilidad hídrica respecto a las plantas CR (Figura 4). Se generó una fuerte disminución del nivel de A_N, donde a los 25 y 32 DDCR el nivel de A_N se mantiene estable durante todo el día, esto como efecto de la disminución de g_s, que sigue el mismo patrón (Fig. 5). Debido al control estomático, la pérdida de agua disminuye como respuesta de la planta al déficit hídrico, previniendo una disminución crítica del Ψ_{md}, aunque a expensas de una menor capacidad de asimilación de CO₂ (Breda *et al.*, 2006). A pesar de esto, se ha descrito que en muchas situaciones de estrés hídrico, las reducciones fotosintéticas no pueden explicarse solo por el cierre estomático (Flexas *et al.*, 2009). Además, normalmente los estudios donde se aplica estrés hídrico a las plantas se realiza en periodos relativamente cortos.

Los estomas participan activamente en la respuesta de una planta ante condiciones estresantes, como es el caso de la sequía, debido a que regulan el equilibrio entre la ganancia de carbono y la pérdida de agua por las hojas. Durante el estrés hídrico, los estomas se cierran para reducir la transpiración, evitar los potenciales hídricos a niveles críticos y conservar el agua (Gambetta *et al.*, 2020), además de evitar la ocurrencia de cavitación y embolia, procesos que son difícilmente reversibles (Stedtle, 2001). Durante el ensayo, las plantas SR disminuyeron considerablemente el nivel de g_s, donde comenzaron con valores cercanos a los 250 mmol H₂O m⁻² s⁻¹, llegando a valores entre 81 y 139 mmol H₂O m⁻² s⁻¹ hacia el final del ensayo (Figura 5). Según Medrano *et al.* (2002), valores entre 50 y 150 mmol H₂O m⁻² s⁻¹ reflejan un nivel de estrés moderado a severo, afectando directamente la tasa de transporte de electrones y la eficiencia de carboxilación, por efecto de limitaciones estomáticas, afectando directamente la fotosíntesis. La g_s está relacionada directamente con muchos parámetros relacionados a la asimilación neta, siendo esta la principal determinante de la disminución de A_N en condiciones de sequía leve a moderada (Chaves, 1991). Esto concuerda con la disminución observada en A_N y g_s durante este ensayo por efecto del déficit hídrico progresivo.

La relación entre A_N y E se utilizó como indicador de la eficiencia del uso del agua. Se observaron valores medios de EUA instantánea por cada campaña de medición (Figura 7). A los 9 y 32 DDCR se observaron los menores valores de EUA, de acuerdo con los días con mayor demanda de agua por el ambiente, donde E disminuyó fuertemente por efecto del DPV. A pesar de experimentar una clara disminución en ambos parámetros fisiológicos (A_N y E) en las plantas SR, no se tradujo en una mayor eficiencia del uso del agua de manera significativa. Lovisolo *et al.*, (2010) evidenció que cultivares isohídricos y anisohídricos tienen tasas de intercambio de gases y EUA similares bajo riego y sequía. Por otra parte, EUA instantánea presenta una relación entre el DPV de la hoja y del aire, donde en vides bajo estrés hídrico moderado, la relación de A_N/E puede ser similar a la de plantas bien regadas (Zufferey *et al.*, 2017).

En cuanto a la concentración de clorofilas, esta varía como mecanismo de escape a daños en el aparato fotosintético, donde se evitando la absorción de energía que la hoja no puede utilizar (Palliotti *et al.*, 2015). Se ha descrito que la reducción de la concentración de clorofila se considera como un mecanismo preventivo efectivo contra el estrés lumínico,

la fotoinhibición y la senescencia (Galmés *et al.*, 2007). Pese a esto, en este ensayo el déficit hídrico progresivo no generó efectos aparentes en la concentración de estos pigmentos en las hojas, entre las distintas ubicaciones dentro del brote y tampoco entre las orientaciones de la espaldera (Fig. 8). Por lo anterior, no se puede confirmar la senescencia temprana al nivel de estrés alcanzado durante el ensayo. En la literatura ya se habían reportado casos en los que la concentración de clorofila en *Vitis vinifera* no se modificó de manera significativa por efecto de un estrés hídrico (Chaumont *et al.*, 1997; Palliotti *et al.*, 2001). Por otra parte, se ha descrito que en vides con comportamiento cercano a anisohídrico, como Sangiovese, se induciría senescencia temprana debido a una mayor acumulación de ABA, eso sí, esto ocurriría cuando las vides están bajo un nivel de estrés hídrico severo (Tombesi *et al.*, 2015), en contraste con lo que ocurriría en cepas isohídricas como Montepulciano.

Por efecto del estrés hídrico, en las plantas puede ocurrir un exceso de energía luminosa absorbida, al mismo tiempo que aumentos en la temperatura. Se ha descrito que las vides cuentan con mecanismos que le confieren resistencia a la fotoinhibición, debido a que presentan mecanismos de fotoprotección como la disipación de energía en forma de calor y fotorrespiración (Guan y Gu, 2009). El análisis de la fotoinhibición del PSII se realizó mediante la evaluación del rendimiento cuántico máximo del PSII (Fv/Fm). Valores mayores a 0,83 indican que la planta no ha comenzado a ser fotoinhibida (Björkman y Demming, 1987), mientras que valores cercanos a 0,75 indican que hay fotoinhibición. Durante el ensayo, la condición SR presentó el menor valor de 0,82 a los 9 DDCR (Fig. 9), por lo que se puede afirmar que no se existió fotoinhibición entre los tratamientos, en ninguna de las fechas de medición. Pese a que se alcanzó un nivel de estrés hídrico moderado a severo, la g_s no disminuyó de los 50 mmol H₂O m⁻² s⁻¹, valor crítico desde el cual un menor nivel de conductancia estomática se traduce en eventual deterioro metabólico general, que junto con una exposición a alta intensidad lumínica generaría un estrés oxidativo (Flexas *et al.*, 2004; Zhou *et al.*, 2007). Estos resultados coinciden lo descrito por Hochberg *et al.* (2013) en Syrah y Cabernet sauvignon, donde bajo un estrés hídrico moderado no ocurre fotoinhibición, que sí ocurriría en plantas que están sometidas a un estrés hídrico severo.

El estrés hídrico generado en las plantas SR no generó diferencias significativas en cuanto a qP (Figura 10). Lo que indica que la presión de excitación de los centros de reacción del PSII no varió por efecto del estrés hídrico entre las plantas CR y SR, ni se distribuyó parte de la energía lumínica a otros procesos como la fotorrespiración (Guan y Gu, 2009). Por otra parte, la extinción no fotoquímica es un mecanismo fotoprotector importante en condiciones de estrés. A diferencia de qP, NPQ sí presentó diferencias significativas durante el ensayo, que fueron a los 15, 25 y 32 DDCR, específicamente durante la mañana (Fig. 11). Durante la exposición solar en la cara este de la espaldera, las plantas SR activaron la disipación de energía en forma de calor para evitar daño irreversible por efectos de exceso de energía. Ya se han descrito eventos similares, donde no se obtuvieron variaciones significativas del índice Fv/Fm, pero si hubo diferencias en NPQ, donde se generó un aumento de este factor en plantas expuestas a un déficit hídrico (Matese *et al.*, 2018).

CONCLUSIONES

Las plantas de *Vitis vinifera* cv. Syrah expuestas ante un déficit hídrico progresivo en el sector de Alto Maipo disminuyeron sostenidamente el potencial hídrico acorde a un comportamiento anisohídrico, desencadenando una respuesta a nivel estomático, con una posterior disminución en asimilación neta y transpiración. Esta respuesta cercana a anisohídrica fue confirmada por los valores obtenidos de la relación presión-volumen y el grado de isohidricidad.

Al nivel de estrés hídrico moderado a severo alcanzado en el ensayo, no se presentó síntomas de clorosis a nivel de hoja analizado por la medición del índice SPAD. A este nivel de estrés no se desencadena una respuesta de fotoinhibición, ni de senescencia temprana, por lo que no sería una estrategia de fotoprotección bajo las condiciones del ensayo ni el nivel de estrés hídrico alcanzado.

Si bien se observaron diferencias entre los tratamientos de riego en relaciones hídricas e intercambio gaseoso, no se generó fotoinhibición en las plantas sometidas a estrés hídrico progresivo. Solo se observaron diferencias significativas en la disipación de energía no fotoquímica, aumentando la disipación de energía en forma de calor durante la mañana.

LITERATURA CITADA

- Azevedo, R. A., and P. J. Lea. 2011. Research on abiotic and biotic stress - what next?. *Annals of Applied Biology*, 159(3): 317-319.
- Baker, N. R. 2008. Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 89-113.
- Bartlett, M., C. Scoffoni, and L. Sack. 2012. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. *Ecology Letters*, 15(5): 393–405.
- Bertamini, M., K. Muthuchelian, and N. Nedunchezian. 2004. Photoinhibition of photosynthesis in sun and shade grown leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Photosynthetica*, 42(1): 7-14.
- Bertamini, M., L. Zulini, K. Muthuchelian, and N. Nedunchezian. 2006. Effect of water deficit on photosynthetic and other physiological responses in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) plants. *Photosynthetica*, 44(1): 151-154.
- Björkman, O. and B. Demmig. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*. 170:489-504.
- Blackman, C. J., T. J. Brodribb and G. J. Jordan. 2010. Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytol.*, 188: 1113-1123.
- Breda, N., R. Huc, A. Granier, and E. Dreyer. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long term consequences. *Ann For Sci*, 63: 625–644.
- Brodribb, T. J., N. M. Holbrook, E. J. Edwards and M. V. Gutiérrez. 2003. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant Cell and Environment*, 23: 1381-1388.
- Brodribb, T.J. 2009. *Plant Science Xylem Hydraulic Physiology: The Functional Backbone of Terrestrial Plant Productivity*. *Plant Science*, 177: 245–251.
- Catania, C. 2007. INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria), Mendoza, Argentina. Disponible en https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-8__syrah.pdf (Consultado en Septiembre de 2019).
- Chaves, M. M., 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 42: 1–16.
- Chaves, M. M., O. Zarrouk, R. Francisco, J. M. Costa, T. Santos, and A. P. Regalado. 2010. Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Annals of Botany*, 105(5): 661-676.

- Choné X., C. Van Leeuwen, D. Dubourdiou and J. P. Gaudillère. 2001. Stem water potential is a sensitive indicator of grapevine water status. *Annals of Botany*, 87: 477-483.
- Collins, M., S. Fuentes, and E. Barlow. 2010. Partial rootzone drying and deficit irrigation increase stomatal sensitivity to vapour pressure deficit in anisohydric grapevines. *Funct Plant Biol*, 37:128–138.
- Cunha, A. R., I. Katz, A. P. Sousa, R. A. Martinez. 2015. Índice SPAD en el crecimiento y desarrollo de plantas de *lisianthus* en función de diferentes dosis de nitrógeno en ambiente protegido. *Idesia*, 33: 97-105.
- Flexas, J., J. M. Escalona and H. Medrano. 1998. Down-regulation of photosynthesis by drought under field conditions in grapevine leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 25(8): 893-900.
- Flexas, J., J. Bota, J. M. Escalona, B. Sampol, and H. Medrano. 2002. 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., J. Bota, F. Loreto, G. Cornic, and T. D. Sharkey. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biology*, 6: 269-279.
- Flexas J, M. Barón, J. Bota, J. M. Ducruet, A. Gallé, J. Galmés, M. Jiménez, A. Pou, M. Ribas-Carbó, C. Sajnani, M. Tomàs, and M. Medrano. 2009. Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* × *V. rupestris*). *J Exp Bot* 60:2361–2377.
- Foyer, C. H., A. V. Ruban, and G. Noctor. 2017. Viewing oxidative stress through the lens of oxidative signalling rather than damage. *Biochemical Journal*, 474: 877-883.
- Galmés, J., A. Abadia, J. Cifre, H. Medrano, and J. Flexas. 2007. Photoprotection processes under water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits. *Physiol. Plant*, 130: 495-510.
- Gambetta, G., J.C. Herrera, S. Dayer, Q. Feng, U. Hochberg and S.D. Castellarin. 2020. The physiology of drought stress in grapevine: towards an integrative definition of drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*: 1 – 19.
- Goh, C. H., S. M. Ko, S. Koh, Y. J. Kim, and H. J. Bae. 2012. Photosynthesis and Environments: Photoinhibition and Repair Mechanisms in Plants. *Journal of Plant Biology*, 55(2): 93-101.
- Guan, X., and S. Gu. 2009. Photorespiration and photoprotection of grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon) under water stress. *Photosynthetica*, 47: 437

- 444.

- Gullo, G., A. Dattola, V. Vonella, and R. Zappia. 2018. Evaluation of water relation parameters in vitis rootstocks with different drought tolerance and their effects on growth of a grafted cultivar. *J. Plant Physiol*, 226: 172–178.
- Hochberg, U., A. Degu, A. Fait, and S. Rachmilevitch. 2013. 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.
- Johnson, D., Z. Berry, K. Baker, D. Smith, and K. McCulloh. 2018. Leaf hydraulic parameters are more plastic in species that experience a wider range of leaf water potentials. *Functional Ecology*, 32(4): 894–903.
- Lawren, S., and J. Pasquet-Kok. 2010. Leaf pressure-volume curve parameters. PrometheusWiki. Disponible en: <http://prometheuswiki.publish.csiro.au/tiki-index.php?page=Leaf%20pressure-volume%20curve%20parameters>. (Consultado el: 23 de octubre del 2020).
- Lovisoló, C., I. Perrone, A. Carra, A. Ferrandino, J. Flexas, and H. Medrano. 2010. 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.
- Marguerit, E., O. Brendel, E. Lebon, C. Van Leeuwen, and N. Ollat. 2012. Rootstock control of scion transpiration and its acclimation to water deficit are controlled by different genes. *New Phytol*, 194: 416–429.
- Martínez-Vilalta, J., R. Poyatos, D. Aguadé, J. Retana, and M. Mencuccini. 2014. A new look at water transport regulation in plants. *New Phytol*, 204: 105–115.
- Matese, A., R. Baraldi, A. Berton, C. Cesaraccio and S. Di Gennaro. 2018. Estimation of Water Stress in grapevines using proximal and remote sensing methods. *Remote Sensing*, 10(1): 114-130.
- Maxwell, K. and G. N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345): 659-668.
- McDowell, N. G. 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiol*, 155: 1051–1059.
- Medrano, H., J. M. Escalona, J. Bota, J. Gulías, and J. Flexas. 2002. Regulation of Photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Ann. Bot.*, 89: 895–905.
- Moutinho-Pereira, J. M., C. M. Correia, B. M. Gonçalves, E. A. Bacelar and J. M. Torres-Pereira. 2004. Leaf gas exchange and water relations of grapevine grown in three

different conditions. *Photosynthetica*, 42(1): 81-86.

- Murata, N., S. Takahashi, Y. Nishiyama, and S. I. Allakhverdiev. 2007. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica Et Biophysica Acta-Bioenergetics*, 1767(6): 414-421.
- Palliotti, A., O. Silvestroni, and D. Petoumenou. 2009. Photosynthetic and Photoinhibition Behavior of Two Field-Grown Grapevine Cultivars under Multiple Summer Stresses. *American Journal of Enology and Viticulture*, 60(2): 189-198.
- Palliotti, A., S. Tombesi, T. Frioni, O. Silvestroni, V. Lanari, C. D'Onofrio, F. Matarese, A. Bellincontro y S. Poni. 2015. Physiological parameters and protective energy dissipation mechanism expressed in the leaves of two *Vitis vinifera* L. genotypes under multiple summer stress. *Journal of Plant Physiology*, 185: 84–92.
- Pou, A., H. Medrano, M. Tomàs, S. Martorell, M. Ribas-Carbó and J. Flexas. 2012. Anisohydric Behaviour in Grapevines Results in Better Performance under Moderate Water Stress and Recovery than Isohydric Behaviour. *Plant and Soil* 359 (1–2): 335–349.
- SAG. 2020. Catastro Vitícola Nacional. Servicio Agrícola y Ganadero, Santiago, Chile. Disponible en <<https://www.sag.gob.cl/noticias/sag-presenta-catastro-viticolanacional-2020>> (Consultado en Febrero de 2022).
- Santesteban, L. G., C. Miranda, D. Marin, B. Sesma, D. S. Intrigliolo, J. M. Miras-Avalos, J. M. Escalona, A. Montoro, F. de Herralde, P. Baeza, P. Romero, J. Yuste, D. Uriarte, J. Martinez-Gascuena, J. J. Cancela, V. Pinillos, M. Loidi, J. Urrestarazu, and J. B. Royo. 2019. Discrimination ability of leaf and stem water potential at different times of the day through a meta-analysis in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Agricultural Water Management*, 221: 202-210.
- Scholander, P. F., E. D. Bradstreet, E. A. Hemmingsen, and H. T. Hammel. 1965. Sap Pressure in Vascular Plants: Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, 148(3668): 339–346.
- Schultz, H. R. 2003. Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant Cell Environ*, 26: 1393–1405.
- Soar, C., J. Speirs, S. Maffei, A. Penrose, M. McCarthy, and B. Loveys. 2006. Grapevine varieties Shiraz and Grenache differ in their stomatal response to VPD: apparent links with ABA physiology and gene expression in leaf tissue. *Aust J Grape Wine Res.*, 12:2–12.
- Stedle, E. 2001. The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plant roots. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 52: 847-875.

- Takahashi, S., and M. R. Badger. 2011. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends in Plant Science*, 16(1): 53-60.
- Tardieu, F., T. Simonneau, and B. Muller. 2018. The Physiological Basis of Drought Tolerance in Crop Plants: A Scenario-Dependent Probabilistic Approach. *Annual Review of Plant Biology*, 69: 733-759.
- Tombesi, S., A. Nardini, T. Frioni, M. Soccolini, C. Zadra, D. Farinelli, S. Poni and A. Palliotti. 2015. Stomatal closure is induced by hydraulic signals and maintained by ABA in drought-stressed grapevine. *Scientific Reports* 5, 12449.
- Tortosa, I., J. M. Escalona, J. Bota, M. Tomás, E. Hernández, and E. G. Escudero. 2016. Exploring the genetic variability in water use efficiency: evaluation of inter and intra cultivar genetic diversity in grapevines. *Plant Sci*, 251: 35–43.
- Van Leeuwen, C., Tregoat, O., Chone, X., Bois, B., Pernet, D., & Gaudillere, J. P. 2009. vine water status is a key factor in grape ripening and vintage quality for red bordeaux wine. how can it be assessed for vineyard management purposes? *Journal International Des Sciences De La Vigne Et Du Vin*, 43(3): 121-134.
- Villaobos-González, L., M. Muñoz-Araya, N. Franck, and C. Pastenes. 2019. Controversies in Midday Water Potential Regulation and Stomatal Behaviour Might Result from The Environment, Genotype, and/or Rootstock: Evidence from Carménère and Syrah Grapevine Varieties. *Frontiers in Plants Science* 10:1522.
- Zhou, Y., H. M. Lam, and J. Zhang. 2007. Inhibition of photosynthesis and energy dissipation induced by water and high light stresses in rice, *Journal of Experimental Botan*, 58: 1207-1217.
- Zhu, S. D., Y. J. Chen, Q. Ye, P. C. He, H. Liu, and R. H. Li. 2018. Leaf turgor loss point is correlated with drought tolerance and leaf carbon economics traits. *Tree Physiol*, 38: 658–663.
- Zufferey, V., J. Spring, T. Verdenal, A. Dienes, S. Belcher, F. Lorenzini, C. Koestel, J. Rösti, K. Gindro, J. Spangenberg and O. Viret. 2017. Influence of water stress on plant hydraulics, gas exchange, berry composition and quality of Pinot noir wines in Switzerland. *Oeno one* 51: 17 – 27.