



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE POSTGRADO

EFFECTO DEL DÉFICIT HÍDRICO PROGRESIVO EN LA CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA, FOTOSÍNTESIS, FOTOINHIBICIÓN Y SENESCENCIA DE VIDES 'SAUVIGNON BLANC'

Tesis para optar al Título Profesional de Ingeniera Agrónoma y al Grado de Magíster en Ciencias Agropecuarias

BÁRBARA JASMÍN MORENO PALMA

Director de Tesis
Claudio Pastenes Villareal

Profesores consejeros
Gabino Reginato Meza
Karen Sagredo Urra

SANTIAGO - CHILE
2021

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE POSTGRADO

**EFFECTO DEL DÉFICIT HÍDRICO PROGRESIVO EN LA
CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA, FOTOSÍNTESIS, FOTOINHIBICIÓN
Y SENESCENCIA DE VIDES ‘SAUVIGNON BLANC’**

Tesis presentada como parte de los requisitos para optar al Título Profesional de
Ingeniera Agrónoma y al Grado de Magíster en Ciencias Agropecuarias.

BÁRBARA JASMÍN MORENO PALMA

	Calificaciones (Memoria de Título)	Calificaciones (Tesis de Grado)
DIRECTOR DE TESIS		
Claudio Pastenes Villareal	7,0	7,0
Ingeniero Agrónomo, MS, Ph.D.		
PROFESORES CONSEJEROS		
Gabino Reginato Meza	6,8	6,8
Ingeniero Agrónomo, Mg.Sc.		
Karen Sagredo Urra	7,0	7,0
Ingeniera Agrónoma, Ph.D.		

Santiago, Chile
2021

AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIAS

A mis padres, hermano y hermana por su amor y apoyo incondicional. Soy afortunada de compartir la vida con ustedes y les estaré por siempre agradecida.

A mi familia perruna por ser grandes amigos, mirar como lo hacen y sin hablar enseñar tantas cosas.

Al laboratorio de Fisiología del estrés en plantas, especialmente a su director el profesor Claudio Pastenes por abrir las puertas, responder dudas, compartir su conocimiento y guiar este trabajo.

A los compañeros de laboratorio René, Alen y Javier, por ser grandes colegas y amigos, junto a Luis Villalobos por su valiosa ayuda y enseñanza en extensas jornadas de medición y análisis de datos.

A todos aquellos que han pasado o se mantienen a lo largo de este proceso, sin duda han dejado un aprendizaje y han sido influencia en mi persona, por ello les estoy profundamente agradecida.

*Todo lo íbamos a resolver ahora.
Teníamos la vida por delante.
Lo mejor era no precipitarse.*

- Enrique Lihn

ÍNDICE DE CONTENIDOS

INTRODUCCIÓN	1
HIPÓTESIS.....	4
OBJETIVOS	4
Objetivo general.....	4
MATERIALES Y MÉTODOS	5
Ubicación del estudio.....	5
Material biológico.....	5
Tratamientos y diseño experimental	5
Manejo del experimento.....	6
Determinaciones.....	6
Variables ambientales	7
Estatus hídrico de plantas y suelo	7
Estrategia hidráulica.....	7
Intercambio gaseoso.....	8
Asimilación neta diaria y transpiración diaria (A_{Nd} y E_d).....	8
Fluorescencia de clorofilas.....	8
Estimación del contenido de clorofilas	9
Curvas presión vs. volumen	9
Análisis estadístico.....	10
RESULTADOS.....	11
Variables climáticas	11
Estatus hídrico.....	12
Potencial hídrico de prealba	12
Potencial hídrico de medio día.....	13
Grado de isohidricidad	14
Área de hidroescape	15
Potencial hídrico de tallo.....	16
Intercambio gaseoso.....	17
Asimilación neta.....	17
Conductancia estomática.....	18
Sensibilidad estomática al déficit hídrico	19

CO ₂ interno (C _i)	20
Asimilación neta diaria	21
Eficiencia del uso del agua intrínseca	22
Transpiración diaria (E _d).....	24
Eficiencia del uso del agua instantánea diaria.....	26
Parámetros derivados de fluorescencia	27
Rendimiento cuántico máximo del PSII	27
Apagamiento no fotoquímico (NPQ).....	28
Proporción de centros de reacción del PSII abiertos (qP).....	29
Análisis de curvas presión vs. volumen	31
DISCUSIÓN	34
CONCLUSIONES	40
LITERATURA CITADA.....	41
APÉNDICES.....	45

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Radiación <i>PAR</i> , DPV, temperatura ambiental y de hoja a lo largo del día	12
Figura 2. Evolución del Ψ_{pd} en vides ‘Sauvignon Blanc’	13
Figura 3. Evolución del Ψ_{md} en vides ‘Sauvignon Blanc’	14
Figura 4. Ψ_{md} como función del Ψ_{pd}	15
Figura 5. Área de hidroescape en relación Ψ_{pd} vs. Ψ_{md}	16
Figura 6. Evolución del Ψ_{tallo} a lo largo del día	17
Figura 7. Evolución de A_N a lo largo del día	18
Figura 8. Evolución de g_s a lo largo del día	19
Figura 9. Respuesta de g_s al Ψ_{md} y sensibilidad estomática.....	20
Figura 10. Evolución de C _i a lo largo del día.....	21
Figura 11. Evolución de A_{Nd} durante el experimento	22
Figura 12. Evolución de EUA_i a lo largo del día durante el experimento	23
Figura 13. Transpiración a lo largo del día	24
Figura 14. Evolución de E _d durante el ensayo	25
Figura 15. Evolución de EUA_{ins} a lo largo del día.....	26
Figura 16. Evolución de EUA_d en los lados este y oeste	27
Figura 17. Rendimiento cuántico máximo del PSII (F_v/F_m) durante el experimento	28
Figura 18. Apagamiento no fotoquímico (NPQ) durante la temporada.....	28
Figura 19. Apagamiento no fotoquímico (NPQ) a lo largo del día.....	29
Figura 20. Proporción de centros de reacción abiertos (qP) durante la temporada.....	30
Figura 21. Proporción de centros de reacción abiertos (qP) a lo largo del día	31

Figura 22. Curva presión vs. volumen	32
Figura 23. Valor SPAD	33

RESUMEN

La respuesta estomática de la variedad 'Sauvignon Blanc' (SB) al estrés hídrico ha sido descrita como cercana a isohídrica, lo que implica que al experimentar una condición de déficit hídrico disminuirá rápida y fuertemente la conductancia estomática, disminuyendo la concentración de CO₂ interno y perjudicando el proceso fotosintético. Teóricamente, este comportamiento tendría consecuencias sobre el equilibrio fotoquímico, aspecto que hasta ahora no ha sido determinado en plantas superiores. El objetivo de este estudio fue determinar los efectos del déficit hídrico en SB sobre conductancia estomática, fotosíntesis diaria y estacional, fotoinhibición, disipación no-fotoquímica de la energía y pérdida de clorofilas. En una viña comercial del valle de Casablanca, Chile, se investigó la relación y posibles consecuencias entre la sensibilidad estomática y los procesos fisiológicos, mediante el establecimiento de un tratamiento con riego (CR) y otro sin riego (SR), induciendo sequía progresiva durante 4 semanas. Esto generó diferente grado de estrés en los tratamientos, resultando en una disminución en la asimilación neta y conductancia estomática en el tratamiento SR, debido a esto se observó un aumento en la eficiencia del uso del agua intrínseca (EUA_i) y, sin embargo, no se obtuvieron evidencias de fotoinhibición en ninguno de los tratamientos, debido a los mecanismos de disipación de energía en el tratamiento SR. Mediante el análisis de curvas presión vs. volumen se buscó obtener parámetros relevantes de SB con el fin de indagar en tolerancia a la sequía y su posible relación con la estrategia hidráulica desplegada.

Palabras clave: *Vitis vinifera* L., sensibilidad estomática, estrés hídrico, fotoprotección.

ABSTRACT

The stomatal response of the 'Sauvignon Blanc' (SB) grapevine to water stress has been described as close to isohydric, which implies that when experiencing a water deficit condition, the stomatal conductance will rapidly and strongly decrease, reducing the concentration of internal CO₂ and impairing the photosynthetic process. Theoretically, this behavior would have consequences on the photochemical balance, an aspect that until now has not been determined in higher plants. The objective of this study was to determine the effects of the water deficit in SB on stomatal conductance, daily and seasonal photosynthesis, photoinhibition, non-photochemical dissipation of energy and loss of chlorophylls. In a commercial vineyard in the Casablanca Valley, Chile, the relationship and possible consequences between stomatal sensitivity with physiological processes were investigated, by establishing a treatment with irrigation (CR) and another without irrigation (SR), inducing progressive drought for 4 weeks. This generated different magnitudes of stress in the treatments, resulting in a decrease in the net assimilation and stomatal conductance in the SR treatment, due to this an increase in the efficiency of the use of intrinsic water (EUA_i) was observed and, however, no evidence of photoinhibition was obtained in none of the treatments due to the mechanisms of energy dissipation in the SR treatment. By analyzing the pressure vs. volume, it was sought to obtain relevant SB parameters in order to investigate drought tolerance and its possible relationship with the hydraulic strategy deployed.

Keywords: *Vitis vinifera* L., stomatal sensitivity, water stress, fotoprotection.

INTRODUCCIÓN

El déficit hídrico controlado es un manejo cultural usado en la elaboración de vinos, particularmente por sus efectos positivos en las bayas para vinificación (de Souza *et al.*, 2005). Sin embargo, esta práctica puede generar un nivel de estrés hídrico en las plantas con efectos perjudiciales sobre el rendimiento y productividad de los viñedos. De acuerdo a experiencias en campo, se ha establecido que un valor inferior a -0.9 MPa de potencial de tallo representa el comienzo de estrés para una planta de vid (Van Leeuwen *et al.*, 2008).

Las respuestas fisiológicas al déficit hídrico han sido ampliamente estudiadas, donde una de las principales, a corto plazo, es la disminución en la conductancia estomática (g_s), limitando el intercambio gaseoso y la asimilación neta de CO_2 (A_N) (Flexas *et al.*, 2018). No obstante, se ha descrito en vid que distintas variedades tienen comportamientos divergentes en relación con la velocidad e intensidad de la respuesta estomática al déficit hídrico (Schultz, 2003). Dichos comportamientos han dado pie a la categorización de aniso/isohidrismo, la cual no se trata de un comportamiento dicotómico estricto, sino más bien un continuo entre dos extremos (Klein, 2014). En teoría, una planta que tiende a ser isohídrica es aquella que manifiesta una disminución progresiva y acelerada de g_s y, por lo tanto, mantiene el potencial hídrico de hoja (Ψ_{hoja}) frente a una disminución del potencial hídrico de suelo, estimado mediante el potencial hídrico en prealba (Ψ_{pd}). Al contrario, una planta anisohídrica es aquella que no cierra sus estomas tan aceleradamente al reducirse el Ψ_{pd} y, en consecuencia, exhibe una disminución del Ψ_{hoja} (Hochberg *et al.*, 2018).

Los autores Martínez-Vilalta *et al.* (2014) proponen una forma de caracterizar este comportamiento, mediante la relación lineal entre el potencial hídrico de tallo a mediodía (Ψ_{md}) y Ψ_{pd} , donde la pendiente definida como grado de isohidrismo (σ) determina la magnitud de la reducción del Ψ_{md} a medida que el Ψ_{pd} desciende. Especies altamente isohídricas tendrán valores cercanos a 0, mientras que resultarán en valores ≥ 1 para especies con un comportamiento anisohídrico. Por otro lado, Fu y Meinzer (2018) proponen realizar la regresión lineal Ψ_{md} y Ψ_{pd} , pero exclusivamente sobre aquellos Ψ_{md} más negativos. Luego, con la regresión y una recta 1:1 se calcula el área de hidroescape, la cual es otra forma de caracterizar la respuesta hidráulica de las plantas, donde se utilizan aquellos datos que son el resultado de una regulación estomática exclusiva, a diferencia de σ que utiliza todos los datos.

En experimentos realizados por Alsina *et al.* (2007), SB presenta un comportamiento que tiende al isohidrismo, disminuye fuerte y rápidamente la conductancia estomática en respuesta al estrés hídrico. Sin embargo, la clasificación de iso/anisohidrismo ha estado sujeta a controversias. Se ha observado que una misma planta puede aumentar o disminuir σ , a distintos umbrales de estrés hídrico (Poni *et al.*, 2007; Meinzer *et al.*, 2017; Charrier *et al.*, 2018); y así mismo, el σ no necesariamente estaría determinado por la sensibilidad estomática a la sequía (Martínez-Vilalta y Garcia-Forner, 2017). De hecho autores, como Hochberg *et al.* (2018) y Villalobos-González *et al.* (2019), mencionan que σ de las

variedades no es estricto y puede estar sujeto al clima del sitio de producción, así como al uso de portainjertos, entre otros. En vista de ello, resulta interesante estudiar la respuesta de variedades en distintos ambientes y las consecuencias que esto implica.

En otro orden de cosas, es importante considerar que la capacidad de utilización de la energía absorbida por las plantas dependerá principalmente del ambiente, entre otros. La energía lumínica absorbida por los pigmentos fotosintéticos puede ser utilizada en tres procesos que compiten entre sí: procesos fotoquímicos (fotosíntesis), pérdida o reemisión de la misma, en forma de calor, y disipación mediante fluorescencia de clorofilas (Baker, 2008). Por lo tanto, sea cual sea la estrategia hidráulica desplegada, una disminución de g_s puede traer como consecuencia una baja disponibilidad de CO_2 en los sitios de carboxilación (Farquhar y Sharkey, 1982), perjudicando los procesos fotoquímicos, provocando un desbalance energético, lo cual sumado a una alta luminosidad podrían desencadenar en procesos de fotoinhibición (Foyer *et al.*, 2017).

La fotoinhibición ocurre debido a un excedente de energía lumínica acumulada que genera un exceso de energía de excitación en la antena del PSII, otorgándole un alto potencial oxidativo, el cual frente a una baja disponibilidad de CO_2 puede oxidar la molécula de agua, resultando en la generación de especies reactivas de oxígeno (ROS) de manera desequilibrada en varias zonas de la cadena de transporte de electrones (Lee y Park, 2012; Foyer *et al.*, 2017). Esto puede conducir a la inactivación de los centros de reacción del PSII (RCII) y resultar en una disminución sostenida de la eficiencia cuántica del fotosistema II (PSII) y, posteriormente, de la tasa de transporte de electrones (Giacometti y Morosinotto, 2013; Foyer *et al.*, 2017). Los cambios en la eficiencia del PSII pueden ser monitoreados mediante mediciones de fluorescencia de clorofilas, las cuales proporcionan información de componentes del balance energético, como disipación no fotoquímica de energía (qN o NPQ, dependiendo de la fórmula usada), la proporción de centros de reacción del PSII abiertos (qP) y la eficiencia cuántica del PSII (Φ_{PSII}) (Foyer *et al.*, 2017).

Las plantas bajo déficit hídrico y altas irradiancias deben recurrir a mecanismos de disipación de la energía absorbida en exceso, de manera de evitar daño en el aparato fotosintético o una eventual fotoinhibición. Entre estos mecanismos se encuentra el ajuste de las capacidades para el aprovechamiento de la luz y la síntesis de productos altamente energéticos (Adams, 2018). Algunos son disipación de energía térmica, dependiente del ciclo de las xantofilas; movimiento de la hoja; translocación de cloroplasto; cambios en la distribución de los complejos pigmento-proteína en la membrana tilacoidal y cambios en la concentración de clorofila, entre otros (Wang *et al.*, 2008).

De todos los antecedentes anteriores, es posible suponer que las plantas que tienden al isohidrismo serían más susceptibles a la fotoinhibición. Sin embargo, pueden manifestar una mayor eficiencia del uso del agua intrínseca (EUAi) y tasas de fotorrespiración altas en comparación a aquellas cercanas al anisohidrismo. Esta diferencia puede asociarse a

mecanismos de fotoprotección que permitirían reducir la ocurrencia de fotoinhibición (Hochberg *et al.*, 2013)

Finalmente, se han definido algunos rasgos hidráulicos relevantes para la comprensión de la tolerancia a la sequía de las especies. Entre ellos, Ψ hídricos umbrales sobre los cuales se desencadenan procesos fisiológicos como cierre estomático, embolias, o potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia (π_{TLP}). Bartlett *et al.* (2012) proponen que existe un grado de asociación entre estos rasgos, cuando poseen valores más bajos con un mejor desempeño frente a eventos de restricción hídrica, pero no se ha definido una relación clara entre esto y el continuo iso/anisohídrico (Hochberg *et al.*, 2018; Feng *et al.*, 2019).

HIPÓTESIS

Vides de 'Sauvignon Blanc' tienen un comportamiento cercano a isohídrico en condiciones de déficit hídrico, lo que inducirá fotoinhibición, independiente de la disipación no fotoquímica de energía absorbida o de ajustes en la concentración de clorofilas en hojas, induciendo senescencia temprana.

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar el efecto de un déficit hídrico en SB, sobre la conductancia estomática, fotosíntesis diaria y estacional, fotoinhibición y disipación no-fotoquímica de la energía.

MATERIALES Y MÉTODOS

Ubicación del estudio

El experimento se realizó en la Viña Matetic, Comuna de Casablanca, Región de Valparaíso (33°28'39.8"S, 71°28'37.1"O), durante la temporada 2019 – 2020.

Las determinaciones y estudios se llevaron a cabo en el Laboratorio de Fisiología del Estrés en Plantas de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, ubicado en la Comuna de la Pintana, Provincia de Santiago, Región Metropolitana (33°34'5.99"S, 70°38'12.43"O).

Material biológico

Se utilizaron plantas de vid (*Vitis vinifera* L. ‘Sauvignon Blanc’) de 10 años autorradicadas, conducidas en espaldera simple con hileras en orientación Norte – Sur, destinadas a producción vinícola.

Tratamientos y diseño experimental

Los tratamientos se implementaron desde la última semana de enero 2020 y consistieron en dos regímenes hídricos: un tratamiento control donde las plantas recibieron riego normalmente bajo los regímenes de la viña, mientras a otras se les suspendió el riego, para inducir un estrés progresivo durante el experimento.

El diseño experimental fue en bloques completamente aleatorizados (DBCA) con estructura de parcelas divididas, donde el factor de bloqueo fue la pendiente. Cada bloque consistió en 8 plantas consecutivas, en las que 4 plantas estaban con riego normal y los 4 restantes con suspensión de riego, ambos grupos de plantas separados entre sí. Las determinaciones se realizaron en las dos plantas centrales de cada tratamiento. El experimento contó con cinco repeticiones por tratamiento.

Debido a que las variables a medir fueron evaluadas 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 riego, mientras que el tiempo se consideró como subparcela.

El modelo estadístico fue el siguiente:

$$y_{ijk} = \mu + R_i + T_j + (RT)_{ij} + B_k + PP_{i(k)} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde Y_{ijk} representa el valor de la observación de la unidad experimental; μ es la media general del ensayo; R_i es el efecto asociado al tratamiento de riego (parcela principal); T_j es el factor Tiempo (subparcela); $(RT)_{ij}$ es la interacción del factor riego y el tiempo; B_k es el efecto bloque; $PP_{i(k)}$ es la interacción entre el factor principal y bloque (error parcela principal); ε_{ijk} es el error de la subparcela.

Manejo del experimento

La última semana de enero 2020 se seleccionaron 2 hileras dentro del cuartel y se marcaron las plantas que se sometieron a los tratamientos sin riego (SR) y con riego (CR) y luego, se marcaron 5 repeticiones centrales dentro de los tratamientos sobre las cuales se realizaron las mediciones. Por consiguiente, para generar el tratamiento sin riego se colocaron tapagotos en las líneas de riego por goteo a las repeticiones del tratamiento sin riego; las determinaciones se iniciaron el 31 de enero, y se extendieron por 26 días.

Determinaciones

Se realizaron mediciones de potencial xilemático o de tallo (Ψ_{tallo}), fotosíntesis neta (A_N), transpiración (E), conductancia estomática (g_s), concentración de CO_2 interno (C_i), fotoinhibición y fluorescencia a lo largo del día, una vez por semana desde el inicio de los tratamientos, el 31 de enero. Las determinaciones se realizaron en las fechas 4; 14; 20 y 25 de febrero, correspondientes a los 5; 15; 21 y 26 días desde inicio de los tratamientos (DDT), respectivamente.

Para realizar las mediciones, se seleccionaron 2 brotes en cada repetición a cada lado de la espaldera y se marcaron las hojas destinadas a las mediciones. Se marcaron 2 hojas, una para intercambio gaseoso y otra para fluorescencia, y las hojas superiores o inferiores a estas fueron removidas para mediciones de potencial de prealva (Ψ_{pd}) y Ψ_{tallo} . Las hojas marcadas fueron escogidas por su edad, es decir, hojas maduras que se encontraban completamente expandidas, localizadas entre el quinto a doceavo nudo del brote y que a lo largo del día se encontraban completamente iluminadas, ya sea en el lado este como oeste de la espaldera.

Las determinaciones se realizaron una vez por semana 6 veces al día por el lado de la espaldera expuesto a la luz directa del sol, es decir se realizaron 4 determinaciones durante las horas de la mañana por el lado Este de la espaldera y 2 durante la tarde por el lado Oeste, excepto durante la primera medición, a los 5 DDT, donde se realizaron 3 mediciones al lado Este y 3 al lado Oeste; por lo que durante la primera hora de la tarde al lado Oeste existía sombreado.

Variables ambientales

Se obtuvieron datos climáticos de la estación meteorológica Lo Zárate, Comuna de Cartagena del Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA): temperatura, humedad relativa, velocidad del viento y radiación solar incidente.

En conjunto con las determinaciones fisiológicas, se obtuvieron datos de radiación fotosintéticamente activa (*PAR*) mediante un radiómetro (Delta-Ohm, HD 9721), posicionado en forma perpendicular al sol. Al mismo tiempo se midió la temperatura y la humedad relativa del aire mediante un termohigrómetro.

Con los datos de temperatura del aire y humedad relativa se calculó el déficit de presión de vapor (DPV) durante el día, mediante la ecuación (Villegas y Torres, 1977):

$$VPD = e_s * \frac{100 - HR}{100}$$

Donde, e_s corresponde a la presión de vapor a saturación estimada para la temperatura ambiental y HR corresponde a la humedad relativa en el momento de medición.

Estatus hídrico de plantas y suelo

El estatus hídrico de las plantas se determinó por medio de una cámara de presión, tipo Scholander (Scholander *et al.*, 1965) (PMS Instrument, 600D, EE. UU.). Se determinó Ψ_{pd} a las 6 AM en una hoja por planta, mientras que Ψ_{tallo} se midió 6 veces al día, a las 10:00, 11:00, 12:00, 14:00, 17:00 y 18:00 horas, durante 4 semanas desde el inicio de los tratamientos.

Se utilizó el protocolo establecido por Villalobos *et al.* (2019) para la medición de potenciales de tallo; las hojas se envuelven en papel húmedo y se disponen en bolsas plásticas aluminizadas (PSM Instrument, EE. UU.) una hora antes de extraer de la planta para la medición, esto con el fin de igualar el Ψ_{hoja} al Ψ_{tallo} debido a un cese de la transpiración.

Estrategia hidráulica

El análisis de la estrategia hidráulica fue realizado mediante dos métodos; la relación lineal Ψ_{pa} vs. Ψ_{md} , siguiendo la propuesta de Martínez-Vilalta *et al.* (2014), donde la pendiente de esta relación representa el grado de isohidricidad (σ). Además, se utilizó el concepto de área de hidroescape (Fu y Meinzer, 2018), mediante un procedimiento de filtraje detallado por Meinzer *et al.* (2016). Este corresponde a la eliminación de los Ψ_{md} menos negativos (dado un conjunto de Ψ_{md} para cada Ψ_{pd} registrado) con el fin de establecer una regresión lineal exclusivamente sobre aquellos Ψ_{md} que son presuntamente resultado de una regulación estomática exclusiva, buscando siempre maximizar el R^2 de la regresión.

$$\text{Área de hidroescape (MPa}^2\text{)} = \frac{\alpha^2}{2(1 - \beta)}$$

Donde α es el intercepto y β la pendiente de la recta.

Intercambio gaseoso

Para obtener datos de intercambio gaseoso las mediciones se realizaron usando un IRGA (PPSystems, CIRAS-II, EE.UU.). Fue medido en 1 hoja y siempre se usó la misma hoja por cada repetición, se midió 6 veces al día, a las 10:00, 11:00, 12:00, 14:00, 17:00 y 18:00 h, durante 4 semanas desde el inicio de los tratamientos de riego. Las mediciones del analizador de gases infrarrojo entregaron datos de A_N , g_s y E .

Asimilación neta diaria y transpiración diaria (A_{Nd} y E_d)

Estas variables fueron estimadas mediante el método del trapecio, el cual consiste en estimar el área del trapecio formado entre dos puntos bajo la curva de los datos de A_n y E obtenidos con IRGA, de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$V_d = H_2 - H_1 * \frac{(V_1 + V_2)}{2}$$

Donde H corresponde a las horas de medición y V corresponde a la variable, en este caso E o A_N , respectivamente.

Fluorescencia de clorofilas

Estas mediciones se realizaron con un fluorímetro modulado (Hansatech, RU) en 1 hoja de cada repetición, y siempre en la misma hoja a lo largo del experimento, simultáneamente a las mediciones de intercambio gaseoso. El fluorímetro modulado entrega datos como la fluorescencia mínima (F_o), máxima (F_m) y variable (F_v), para lo que las hojas debieron ser previamente adaptadas a la oscuridad, con pinzas diseñadas para este propósito durante una hora. Posteriormente, fueron sometidas a un haz de luz inicial de muy baja intensidad de fotones ($0,1 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), obteniendo F_o . Inmediatamente después, fueron sometidas a un pulso de luz saturante de $3000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, obteniendo F_m y, mediante la diferencia ($F_m - F_o$), se calcula F_v . Luego de las mediciones en hojas sometidas a la oscuridad, estas deben ser adaptadas a la luz, para ser iluminadas con un haz de luz actínica ($680 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) para obtener F_s e, inmediatamente después, se sometieron a un pulso de luz saturante ($3000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) para obtener F_m' y, por último, se oscurece la muestra de hoja durante 30 segundos y se somete a un haz de luz roja lejana de baja intensidad ($0,1 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), para obtener F_o' . La relación F_v/F_m , se utilizó para determinar si la muestra presentaba algún grado de fotoinhibición, aceptándose que el valor máximo posible es cerca de 0,83 (Baker, 2008).

Se estimó qP y NPQ mediante las siguientes ecuaciones descritas por Maxwell y Johnson (2000):

$$qP = \frac{(Fm' - Fs)}{(Fm' - Fo)}$$
$$NPQ = \frac{(Fm - Fm')}{Fm}$$

Estimación del contenido de clorofilas

Una vez al día, en el mismo brote sobre cual se obtuvieron las otras determinaciones se estimó el contenido de clorofilas en 3 hojas por repetición mediante un sensor SPAD (Minolta, 502). En cada hoja se midió en dos lóbulos y en la parte central superior de la hoja, evitando las nervaduras, promediando estos valores para obtener el dato por cada hoja.

Curvas presión vs. volumen

El análisis de curvas de presión vs. volumen se realizó según lo descrito previamente por Lawren y Pasquet-Kok (2010). Resumidamente, antes del comienzo de los tratamientos se recogieron 8 brotes completos de plantas SB dentro del cuartel. Los brotes fueron sumergidos en agua potable limpia durante 20 minutos antes de tomar las hojas para su análisis. De cada brote se tomó una hoja ubicada entre el 5° y 12° entrenudo, la cual se cortó bajo el agua con una cuchilla de afeitado fresca dejando el pecíolo de 6–8 cm de largo desde la lámina. Más tarde, 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 Ψ_{hoja} fue > -0,3 MPa.

El punto de pérdida de turgencia (Ψ_{TLP}), el potencial osmótico a plena turgencia (π_o) 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, las hojas se escanearon y luego se secaron en un horno a 70 ° C durante 72 h para obtener el área de la hoja y el peso seco, respectivamente.

Para cada hoja, se determinó el contenido relativo de agua (CRA) y los cambios en los valores de Ψ_{hoja} se representaron frente a 1-CRA. El Ψ_{TLP} se obtuvo como el punto de inflexión entre las porciones lineales y no lineales de la gráfica, el π_o fue estimado extrapolando la relación lineal de la porción de la curva después de la pérdida de turgencia en CRA = 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 CRA y Ψ_{hoja} antes del Ψ_{TLP} , normalizado a contenido de agua saturada y área foliar.

Análisis estadístico

Los datos fueron analizados mediante modelos lineales mixtos. Cuando se encontraron diferencias significativas, ya sea en la interacción o en su defecto en los factores actuando de manera independiente, se realizó la prueba de comparaciones múltiples de Tukey. El análisis de datos y diseño de gráficos se realizó con el software RStudio.

RESULTADOS

VARIABLES CLIMÁTICAS

En la Figura 1 se presentan las variables consideradas de mayor influencia en los objetivos de la investigación, tal como temperatura ambiental y de hoja, DPV y radiación *PAR* a lo largo del día desde el inicio de los tratamientos.

La radiación *PAR* presenta valores entre 725 $\mu\text{mol m}^2\text{s}$ a 2152 $\mu\text{mol m}^2\text{s}$, y es notable que la radiación aumenta al inicio del día, donde los valores más altos se encuentran durante las 11 y 14 horas; esto corresponde a las mediciones realizadas al lado este de la espaldera, y luego comienza a disminuir. Así mismo, las fechas donde se encontró las menores irradiancias corresponden a 21 y 26 DDT durante las 2 últimas horas de medición, entre las 16 y 18 horas (Figura 1).

Al observar el DPV, mantiene un comportamiento tipo parábola durante el día, ya que aumenta hasta aproximadamente las 14 horas y, luego, manifiesta una disminución progresiva. Se destacan DPV máximos a los 15 y 26 DDT, especialmente entre 12 y 14 horas, donde alcanza valores entre 2,4 KPa a 2,8 KPa y 2,2 KPa a 2,4 KPa, respectivamente. Cabe mencionar que a los 21 DDT se observa un DPV menor a lo largo del día en comparación a las otras fechas de medición (Figura 1).

La temperatura media del aire y la hoja a lo largo del día presenta un comportamiento similar al DPV, aumentando durante las primeras horas de la mañana, al tiempo que las mediciones se realizaban al lado este de la espaldera y alcanzando el valor máximo a las 14 horas, aproximadamente, para luego disminuir durante las horas de la tarde, cuando las mediciones se realizaban al lado oeste de la espaldera (Figura 1). La temperatura de hoja fue entre 3 °C a 6 °C mayor a la temperatura del aire en todas las horas de medición, alcanzando valores máximos a las 14 horas en los 15 y 21 DDT con 34 °C y 35 °C respectivamente.

Cabe mencionar que las mediciones realizadas durante la mañana al lado este de la espaldera son aquellas medidas con la mayor temperatura de hoja y ambiente, mayor DPV y radiación *PAR*, especialmente aquellas que son medidas en horas cercanas al mediodía solar.

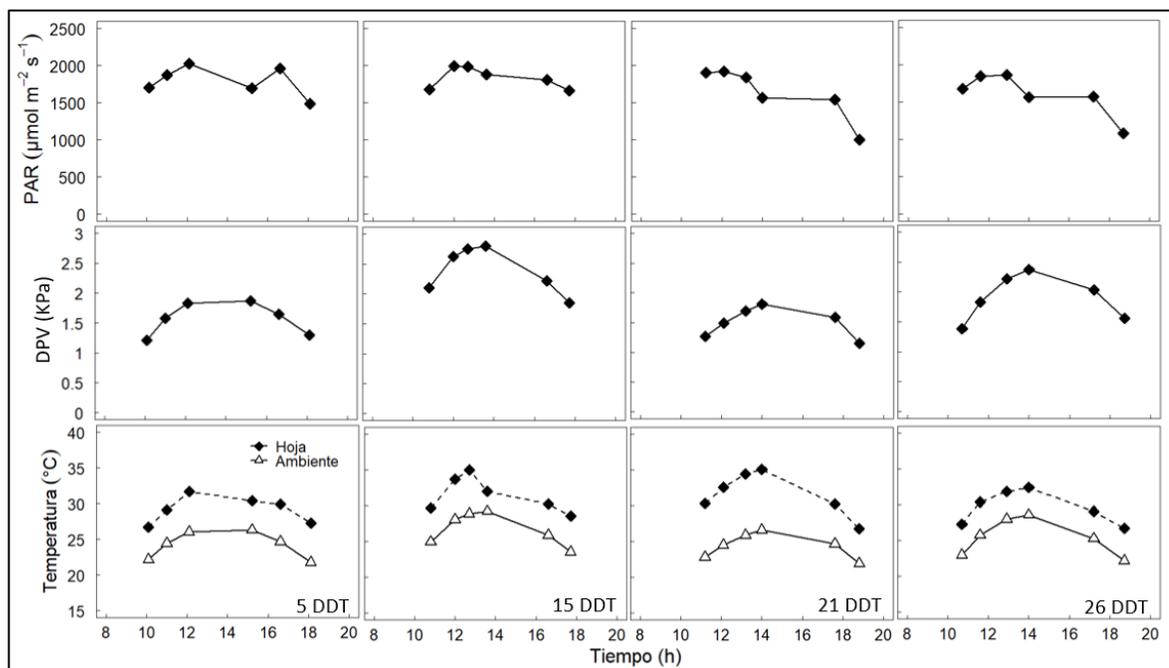


Figura 1. Radiación *PAR*, *DPV*, temperatura ambiental y de hoja a lo largo del día durante el experimento. Cada símbolo representa el promedio de 10 repeticiones en cada hora de medición.

Estado hídrico

Potencial hídrico de prealba

En la Figura 2 se aprecian los valores promedio de Ψ_{pd} durante el progreso del experimento. Luego de suspender el riego, se observaron diferencias significativas en los niveles de Ψ_{pd} entre los tratamientos SR y CR desde los 15 DDT.

Los valores de Ψ_{pd} más negativos para el tratamiento SR se obtuvieron a los 21 DDT, alcanzando -0.5 MPa, en contraste a -0.3 MPa para las plantas CR en la misma fecha. Se observó una diferencia significativa sostenida de 0.2 MPa entre los tratamientos CR y SR. Además, a los 26 DDT, en ambos tratamientos se observó un aumento en el promedio de los valores de Ψ_{pd} , donde alcanza -0.4 MPa para el tratamiento SR y -0.2 MPa para las plantas CR (Figura 2).

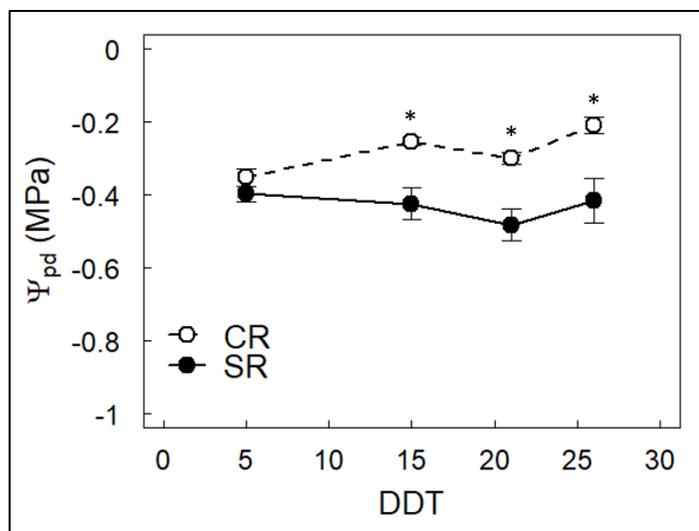


Figura 2. Evolución del Ψ_{pd} en vides ‘Sauvignon Blanc’ durante el experimento en plantas CR y SR. Símbolos y barras indican el valor promedio de 6 mediciones diarias y error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Potencial hídrico de medio día

En la Figura 3 se presenta el Ψ_{md} , que corresponde a las mediciones realizadas entre 12 a 14 horas del día, lo cual se relaciona con las horas de mayor DPV, medición que se realizó en el lado este de la espaldera.

En el tratamiento SR el Ψ_{md} presenta una disminución progresiva a lo largo de la temporada, siempre significativamente distinto a CR. El tratamiento CR comienza con -0,84 MPa y alcanza -1,16 MPa a los 26 DDT, en cambio el tratamiento CR presenta un aumento desde -0,96 MPa a -0.6 MPa en promedio durante el ensayo (Figura 3).

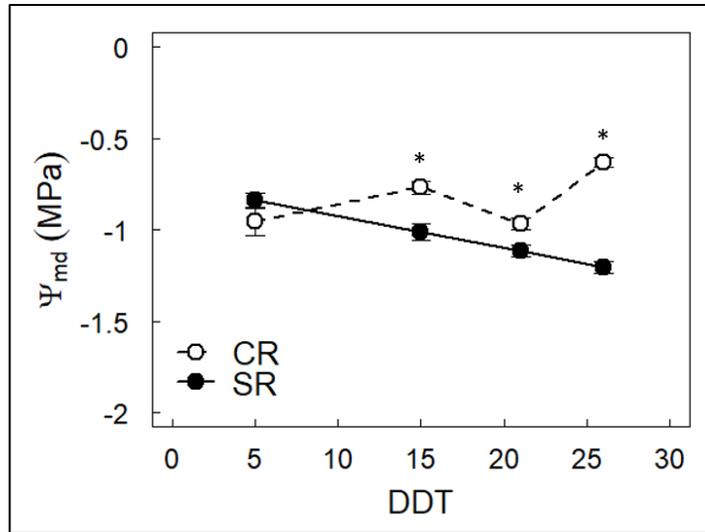


Figura 3. Evolución del Ψ_{md} en vides ‘Sauvignon Blanc’ durante el experimento en plantas CR y SR. Símbolos y barras indican el valor promedio y el error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Grado de isohidricidad

En la Figura 4 se observa la relación entre Ψ_{md} vs Ψ_{pd} , donde la pendiente de esta relación se interpreta como el grado de isohidricidad (σ). Se realizaron ajustes lineales para ambos tratamientos en conjunto, así como para el tratamiento SR por sí solo.

Cuando se considera ambos tratamientos la pendiente del ajuste σ tiene un valor de 1.25, lo cual posicionaría a SB como cercana a anisohídrica, esto indica que en la medida en que el Ψ_{pd} disminuye, el Ψ_{md} tiende a disminuir en mayor magnitud que Ψ_{pd} . Sin embargo, cuando se considera solo al tratamiento SR la pendiente disminuye a 0,63 posicionando a SB como cercana a isohídrica, indicando que en la medida en que el Ψ_{pd} disminuye, el Ψ_{md} tiende a mantenerse y disminuir en menor proporción que Ψ_{pd} (Figura 4). Estos resultados contrastantes serán analizados en la discusión.

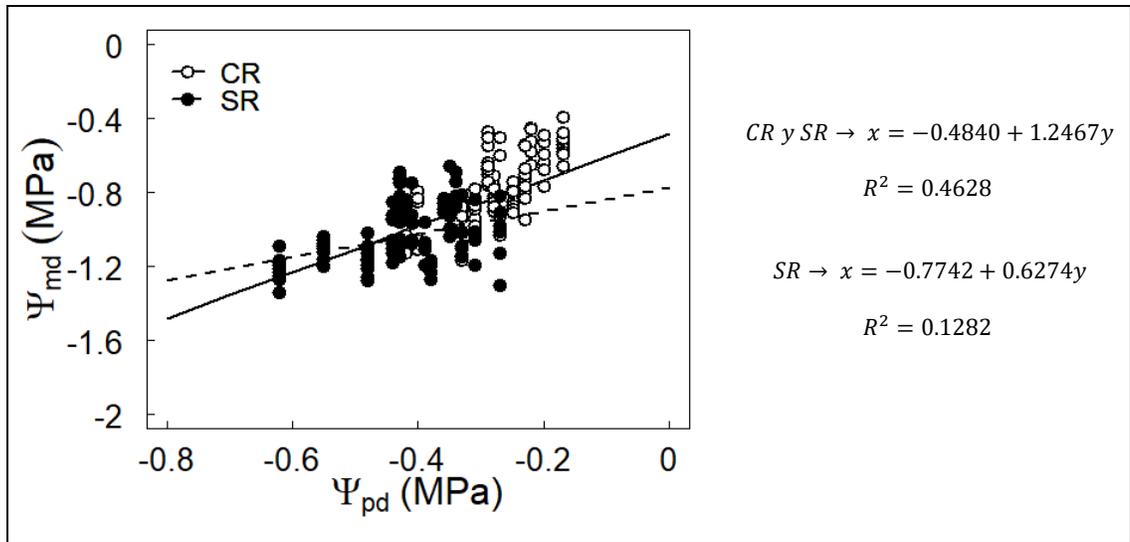


Figura 4. Ψ_{md} como función del Ψ_{pd} en vides ‘Sauvignon Blanc’, para ambos tratamientos de riego y para el tratamiento sin riego. La pendiente del ajuste lineal es usada para estimar el grado de isohidricidad (σ), puntos blancos representan las mediciones en CR y puntos negros a SR. El ajuste para ambos tratamientos se representa por línea continua, mientras que SR por línea discontinua.

Área de hidroescape

En la Figura 5 se observa la relación entre Ψ_{md} vs Ψ_{pd} , y los ajustes lineales para obtener el área de hidroescape (ver materiales y métodos). El ajuste presenta una pendiente (β) de 0,529 y un intercepto (α) de -0,921, con estos valores se calculó un área de hidroescape de 0,899 MPa^2 . La intercepción con la recta de pendiente 1:1, en color verde, ocurrió a un Ψ_{pd} igual a -1,94 MPa, punto que representa el cese de transporte de agua debido a la ausencia de gradiente de potencial hídrico.

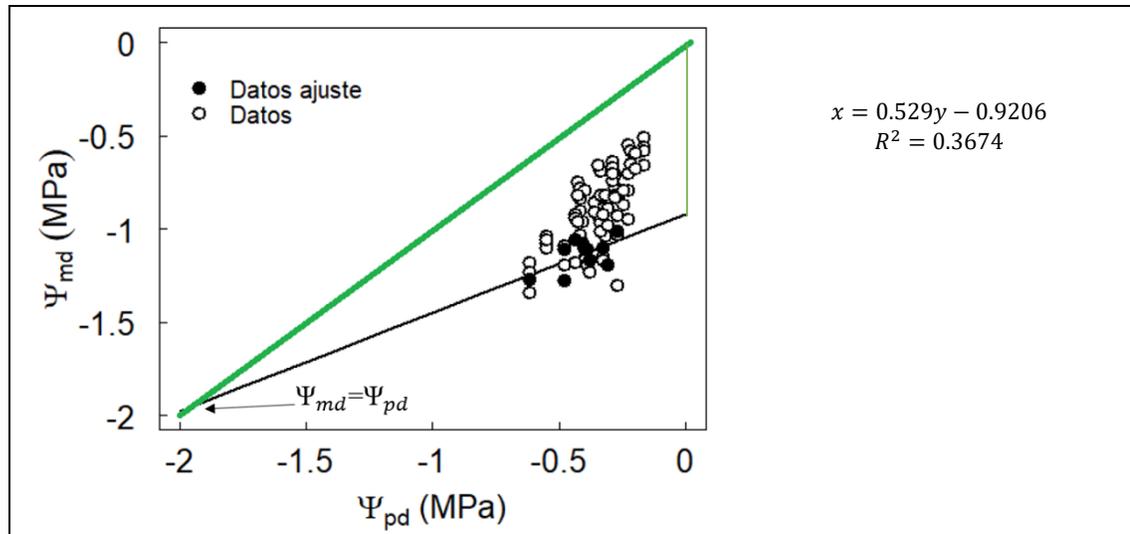


Figura 5. Área de hidroescape en relación Ψ_{pd} vs. Ψ_{md} en vides ‘Sauvignon Blanc’. La recta 1:1 en color verde indica $\Delta\Psi_{pa}-\Psi_{md} = 0$. Los puntos blancos corresponden al total de datos obtenidos; los puntos negros corresponden a los datos filtrados para el ajuste lineal (ver materiales y métodos), representados por la línea continua de color negro.

Potencial hídrico de tallo

En la Figura 6 se muestra el comportamiento diario del Ψ_{tallo} durante el ensayo, donde es posible notar que a los 5 DDT no existían diferencias entre tratamientos, pero desde los 15 DDT en adelante la diferencia entre los tratamientos se acrecienta hasta los 26 DDT, debido a que el tratamiento SR manifiesta valores más negativos. Si bien durante el día el Ψ_{tallo} no sufre grandes variaciones, tiende a disminuir hasta el mediodía, donde alcanza valores mínimos, y luego presenta un aumento durante la tarde en las mediciones que se realizan al lado oeste de la espaldera, a los 21 y 26 DDT.

Los valores extremos de Ψ_{tallo} se observan a los 26 DDT, donde el tratamiento CR se encuentra alrededor de los -0,5 MPa, a diferencia de SR que presenta los valores más negativos, con -1,2 MPa alrededor del mediodía.

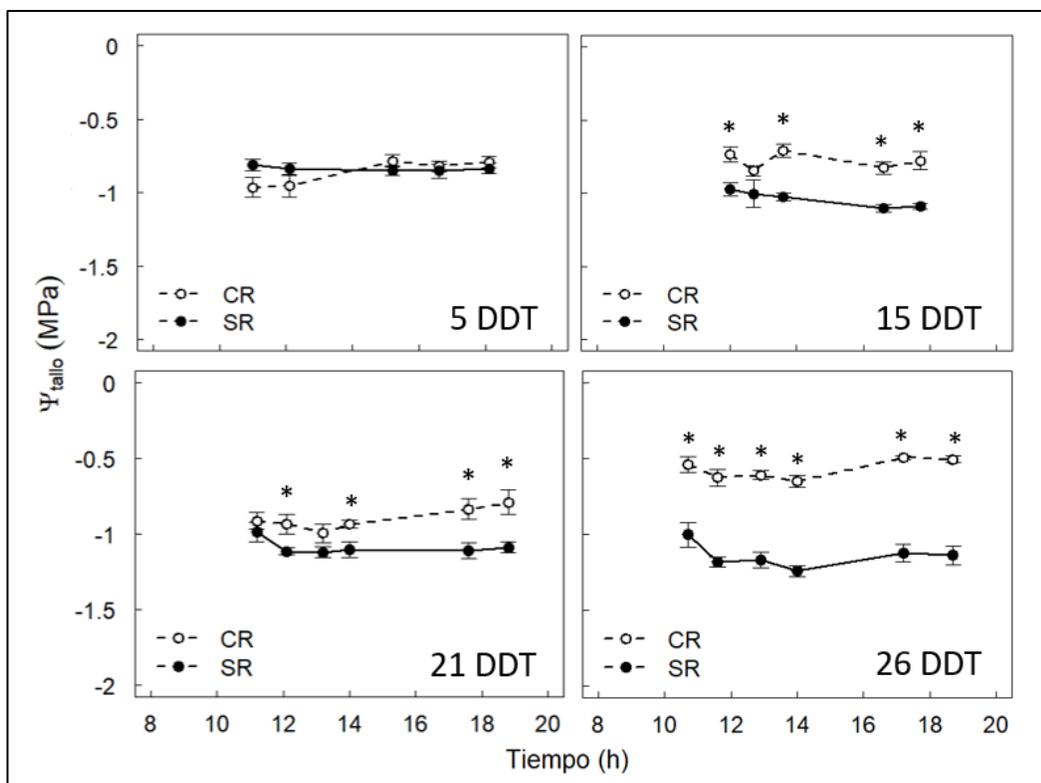


Figura 6. Evolución del Ψ_{tallo} a lo largo del día en los tratamientos CR y SR en cada momento de medición en vides ‘Sauvignon Blanc’. Símbolos indican el valor promedio de 5 repeticiones y barras indican error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos; según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Intercambio gaseoso

Asimilación neta

La Figura 7 presenta la variación de A_N durante el día, en donde las 4 mediciones del lado este de la espaldera presentan valores mayores que aquellas del lado oeste. Se puede afirmar que, a pesar de que se observan diferencias significativas entre los tratamientos desde los 5 DDT, a algunas horas del día estas diferencias aumentan; se destaca que a los 26 DDT ambos tratamientos presentaron un aumento en la magnitud de A_N , con respecto a los otros días de medición.

En el caso de la orientación este, los tratamientos alcanzan valores mayores que en la orientación oeste, ya que CR fluctúa entre $15,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y $18,7 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y el SR entre $9,2 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y $15,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y en el caso de la orientación oeste CR fluctúa entre $13,6 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y $15,2 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y SR presenta valores entre $9,1 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y $15,3 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Esto debido a que los valores máximos de A_N se

obtienen a las 10 horas y los mínimos pasado las 18 horas para el tratamiento CR y al medio día para el tratamiento SR (Figura 7).

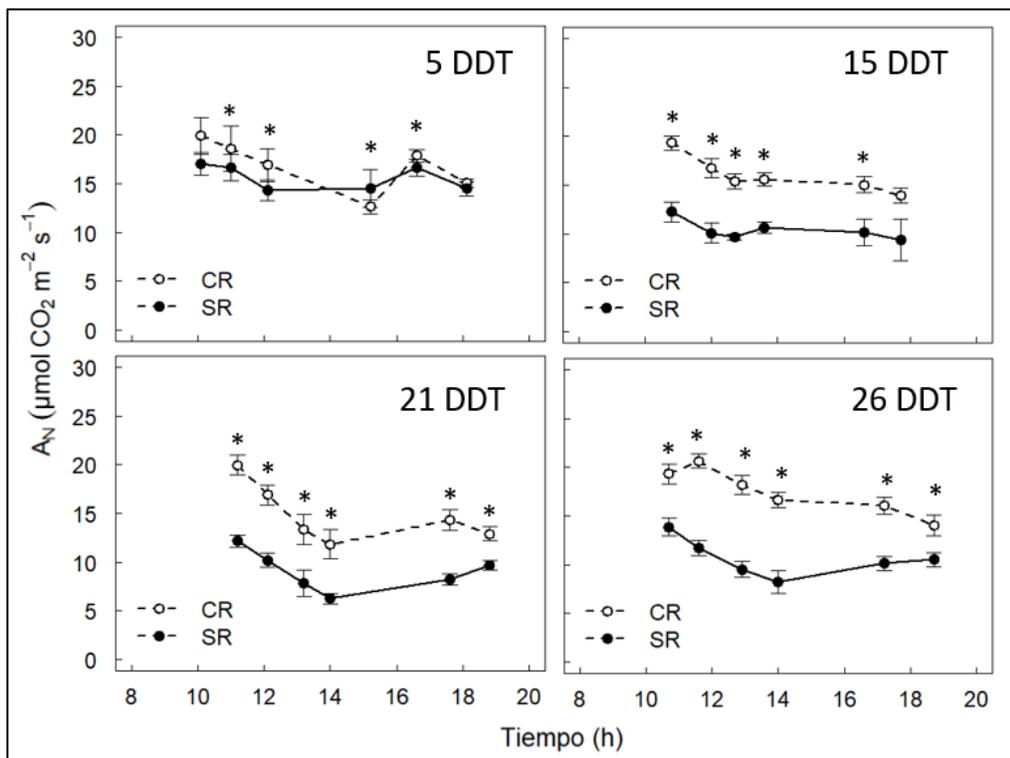


Figura 7. Evolución de A_N a lo largo del día en cada DDT para tratamientos CR y SR en vides ‘Sauvignon Blanc’. Símbolos indican el valor promedio de 5 repeticiones y barras indican error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Conductancia estomática

En la Figura 8 se presenta el comportamiento de g_s a lo largo del día, el cual describe un comportamiento similar en todas las campañas, donde al inicio del día presenta los valores máximos y comienza a disminuir a medida que avanzan las horas, alcanzando valores mínimos alrededor de las 14 horas, a excepción de los 5 DDT donde el valor mínimo se presenta pasado las 15 horas. A pesar de que se observan diferencias significativas en los tratamientos desde los 5 DDT, a algunas horas estas diferencias entre los tratamientos aumentan, y se presentan en todas las horas a partir de los 15 DDT. Se destaca a los 26 DDT el tratamiento CR, el cual presenta los valores máximos de g_s desde el inicio de los tratamientos.

En la Figura 8 se observan diferencias entre tratamientos a partir de los 15 DDT; se puede notar que las mediciones de la mañana, al lado este de la espaldera, se alcanzan valores

mayores g_s . En efecto, CR fluctúa entre $219 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y $331 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y SR entre $95 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y $240 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ mientras que en la orientación oeste CR fluctúa entre $209 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y $230 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y SR presenta valores entre $97 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y $217 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

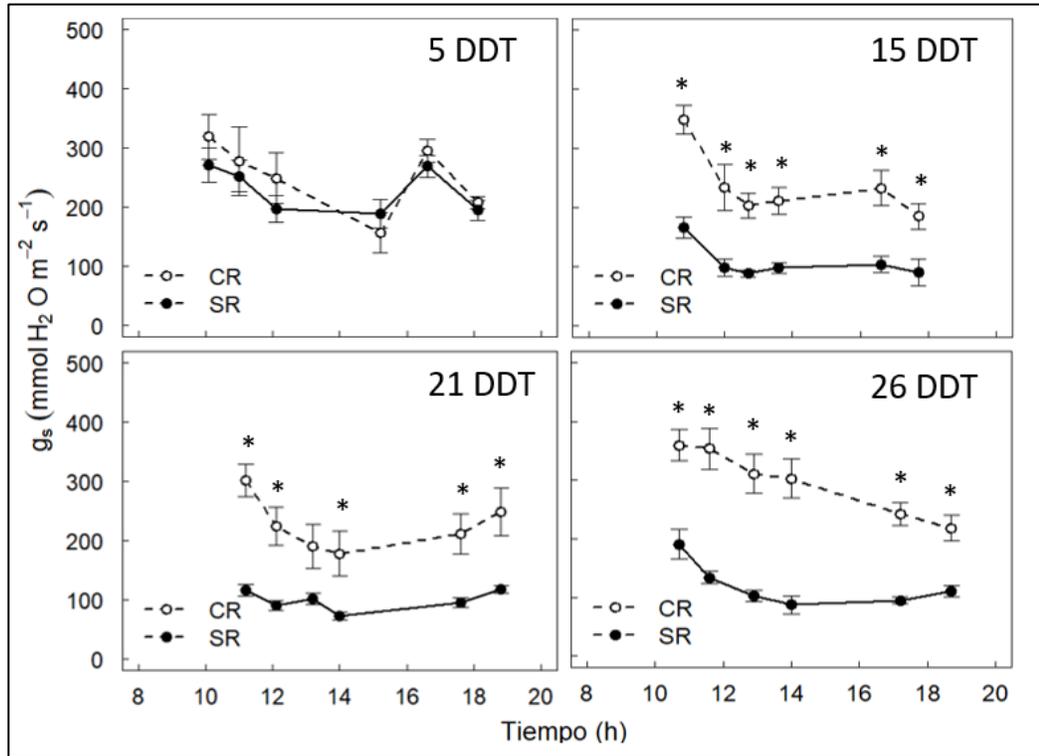


Figura 8. Evolución de g_s a lo largo del día en cada DDT para tratamientos CR y SR en vides ‘Sauvignon Blanc’. Símbolos indican el valor promedio de 5 repeticiones y barras indican error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos según el análisis estadístico t -student ($p < 0,05$).

Sensibilidad estomática al déficit hídrico

La Figura 9 representa la respuesta de la conductancia estomática (g_s) al potencial hídrico de mediodía (Ψ_{md}). Esta relación ajustada a una curva se puede utilizar para encontrar indicadores de la sensibilidad estomática, como el $\Psi_{g_{s12}}$ y $\Psi_{g_{s50}}$, pues corresponden a los potenciales hídricos de mediodía en el cual se tiene un 12% y un 50% de la g_s máxima, respectivamente.

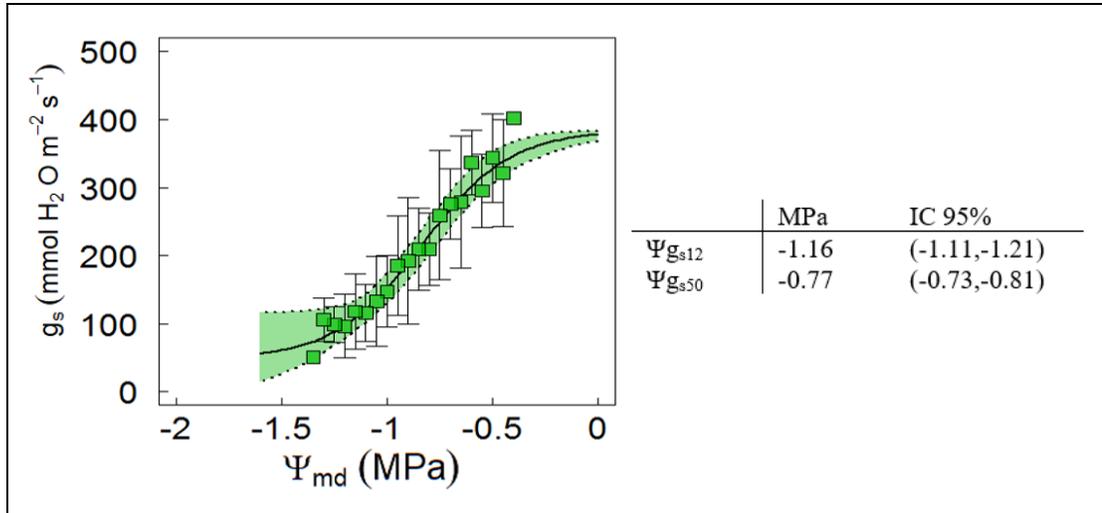


Figura 9. Respuesta de g_s al Ψ_{md} y sensibilidad estomática, expresado como $\Psi_{g_{s12}}$ y $\Psi_{g_{s50}}$ con su respectivo intervalo de confianza. Línea sólida representa la regresión no lineal y el área coloreada representa el intervalo de confianza (95%) para la media. Cuadrados representan los promedios para ambos tratamientos y las barras verticales representan el error estándar.

CO₂ interno (C_i)

La Figura 10 presenta los cambios en los niveles C_i durante el ensayo, donde el tratamiento CR supera al tratamiento SR en este parámetro; las mayores diferencias se presentan a los 15 DDT y 26 DDT. La evolución durante el día de C_i presenta una disminución hasta el mediodía y luego tiende a recuperarse durante la tarde. Excepto a los 21 DDT, donde al mediodía los tratamientos CR y SR tendieron a igualarse.

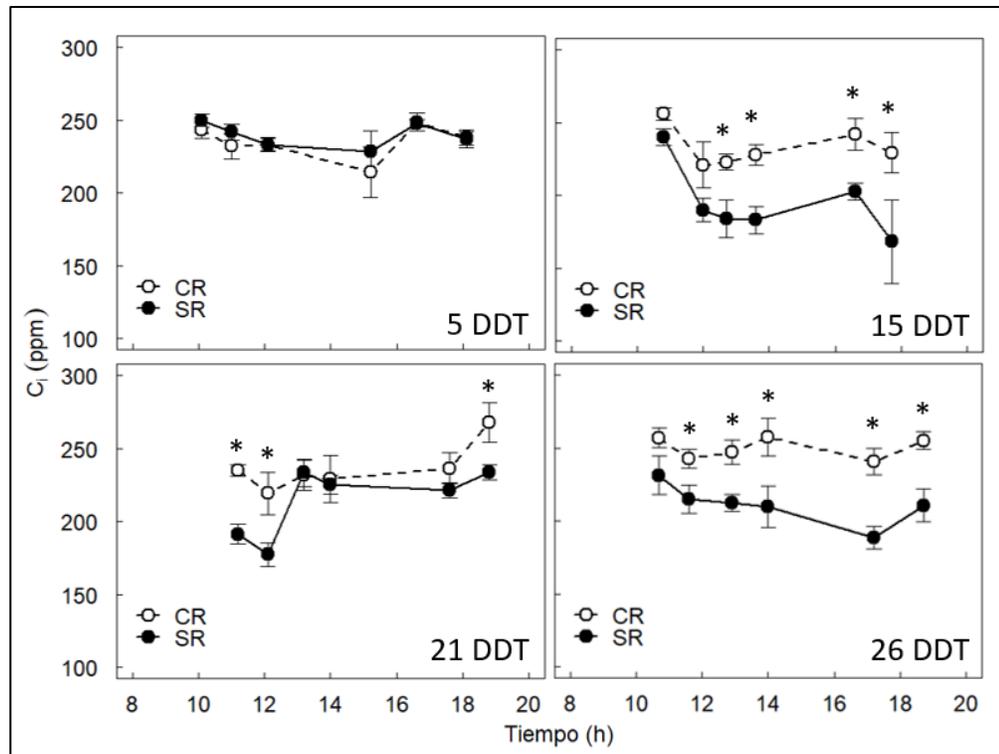


Figura 10. Evolución de C_i a lo largo del día en cada DDT en tratamientos CR y SR en vides ‘Sauvignon Blanc’. Símbolos indican el valor promedio de 5 repeticiones y barras indican error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos; según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Asimilación neta diaria

En la Figura 11 se presentan los datos de A_{Nd} determinada mediante el método del trapecio (ver materiales y métodos). Se observa que los tratamientos presentan una tendencia relativamente similar en su comportamiento, con un alza a partir de los 20 DDT; a los 26 DDT, el tratamiento CR supera su A_{Nd} inicial, a los 5 DDT, con asimilación de CO_2 de $1700 \mu mol m^{-2} d^{-1}$, aproximadamente. En el caso del tratamiento SR, este también aumenta su valor de A_{Nd} a los 26 DDT, sin embargo, no supera su condición inicial, alcanzando un valor promedio de $1000 \mu mol m^{-2} d^{-1}$ (Figura 11).

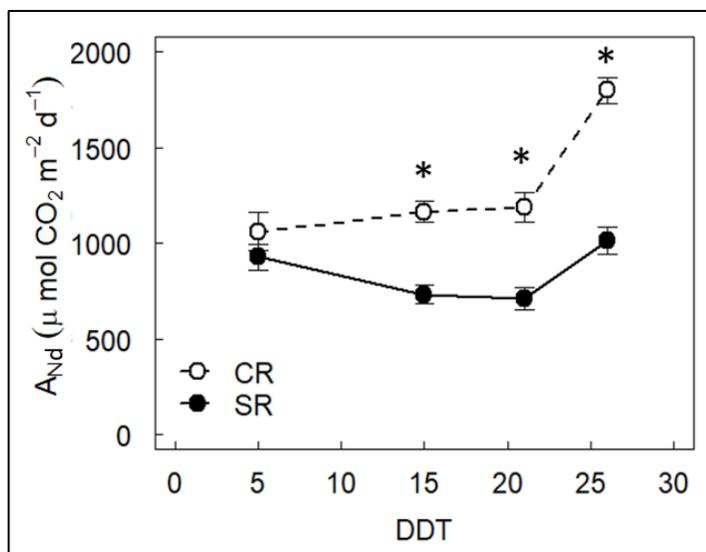


Figura 11. Evolución de A_{Nd} durante el experimento para tratamientos CR y SR en vides ‘Sauvignon Blanc’. Símbolos indican el valor calculado mediante método del trapecio con 4 mediciones diarias en el lado este y 2 mediciones en lado oeste; barras indican error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos; según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Eficiencia del uso del agua intrínseca

La variación diaria a lo largo del experimento de la EUA_i se aprecia en la Figura 12; esta fue estimada mediante la relación A_N/g_s . El tratamiento SR presentó mayor EUA_i que el tratamiento CR, además de aumentar sus valores a medida que avanzó el ensayo. A los 26 DDT, las diferencias se acrecientan, especialmente en horas cercanas al medio día donde SR presenta una mayor EUA_i .

Se puede destacar que a los 21 DDT el tratamiento SR presenta una disminución en la EUA_i al mediodía, lo cual genera que presente valores iguales al tratamiento CR, sin embargo, es durante esta medición que se manifiestan los mayores valores de EUA_i durante la mañana, a diferencia de los 26 DDT en que los valores más altos se encuentran durante la tarde.

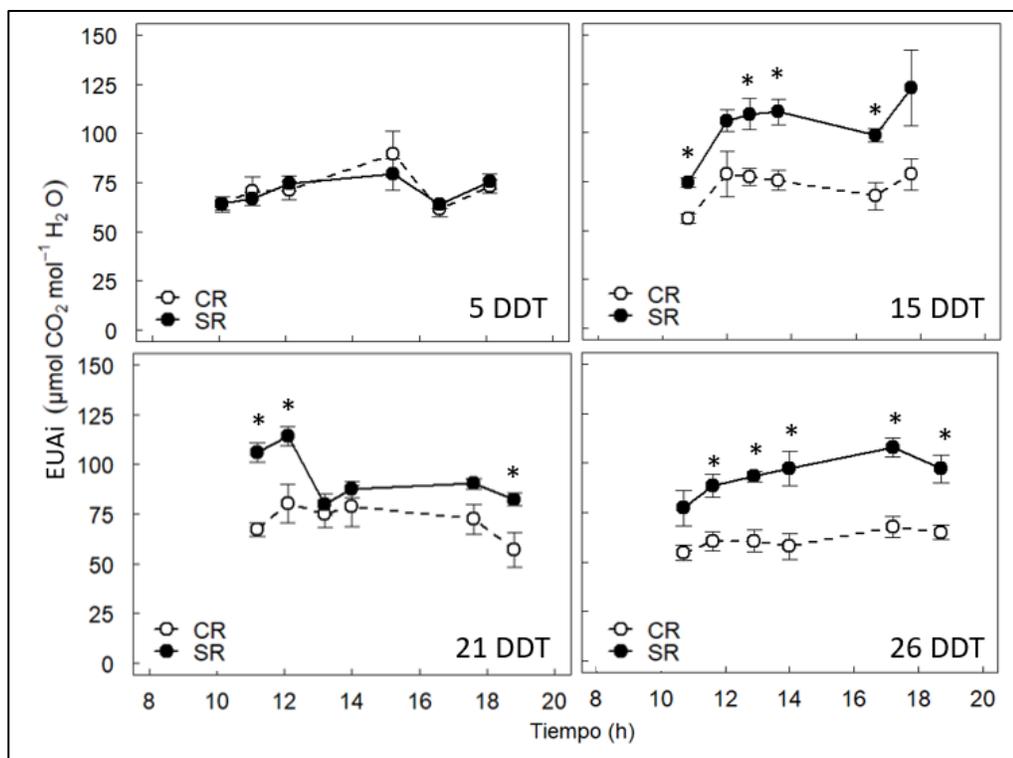


Figura 12. Evolución de EUAI a lo largo del día durante el experimento en tratamientos CR y SR en vides ‘Sauvignon Blanc’. Símbolos indican el valor promedio de 5 repeticiones y barras indican error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Transpiración (E)

El comportamiento diario de E a través de las mediciones manifiesta, desde los 15 DDT en adelante, diferencias en todas las horas de medición entre los tratamientos y esta se acrecienta hasta los 26 DDT; la diferencia entre tratamientos es generada debido al aumento de E en el tratamiento CR y una mantención en el tratamiento SR. Asimismo, se puede afirmar que a lo largo del día E no experimenta grandes variaciones, observándose un aumento al inicio del día, luego una estabilización y, finalmente, una disminución en las últimas 2 mediciones del día (Figura 13).

En el lado este de la espaldera se observaron valores más altos en comparación al lado oeste para el tratamiento CR. El tratamiento CR en el lado este varía entre $5,4 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a los 5 DDT a $6,5 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a los 26 DDT. Por el contrario, el tratamiento CR en el mismo lado también disminuye y varía entre $4,7 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a los 5 DDT a $4,2 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a los 26 DDT. En el caso del tratamiento SR, este presenta diferencias significativas con su contraparte CR desde los 15 DDT, se mantiene tasas relativamente estables, cercano a los $3,3 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en la orientación este y $2,7 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en la orientación oeste (Figura 13).

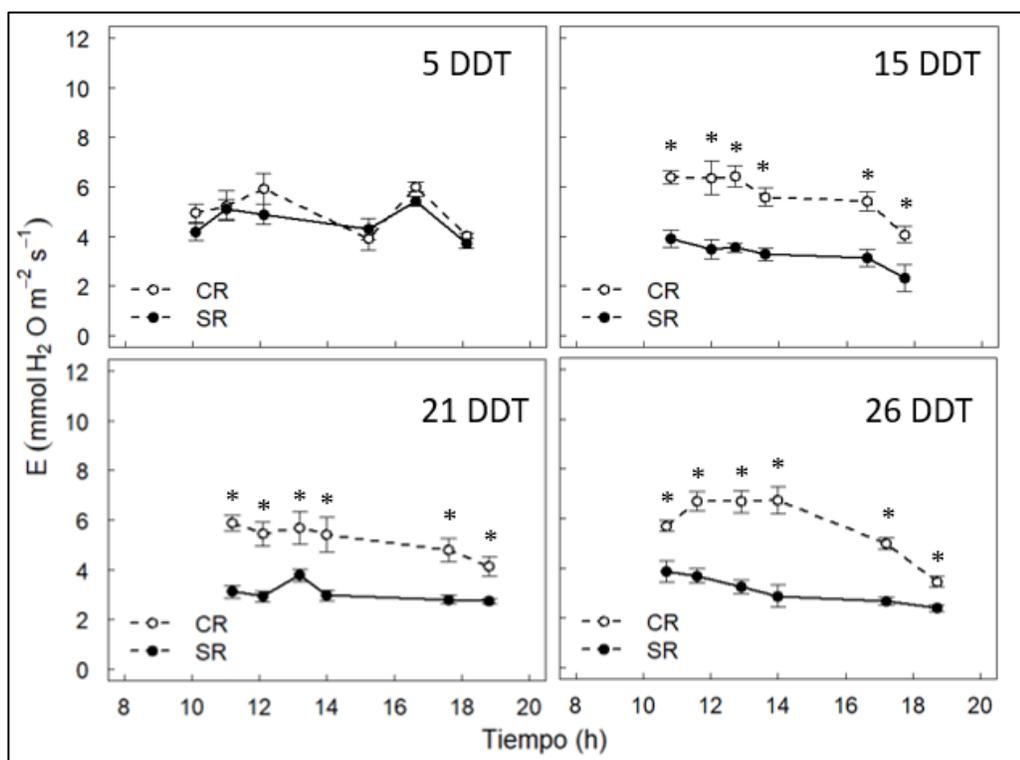


Figura 13. Transpiración a lo largo del día para diferentes DDT y tratamientos CR y SR en vides ‘Sauvignon Blanc’. Símbolos indican el valor promedio de 5 repeticiones y barras indican error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Transpiración diaria (E_d)

En la Figura 14 se presenta la E_d , determinada mediante el método del trapecio (ver materiales y métodos). Se observa que el tratamiento CR presenta un aumento a lo largo del ensayo, a diferencia de SR el cual se mantiene, con un leve aumento a los 26 DDT. En esta fecha, el tratamiento CR alcanza su nivel más alto de transpiración, cercano a $600 \text{ mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ en contraste con el tratamiento SR que presenta un 50% del tratamiento CR, siendo cercano a $300 \text{ mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$.

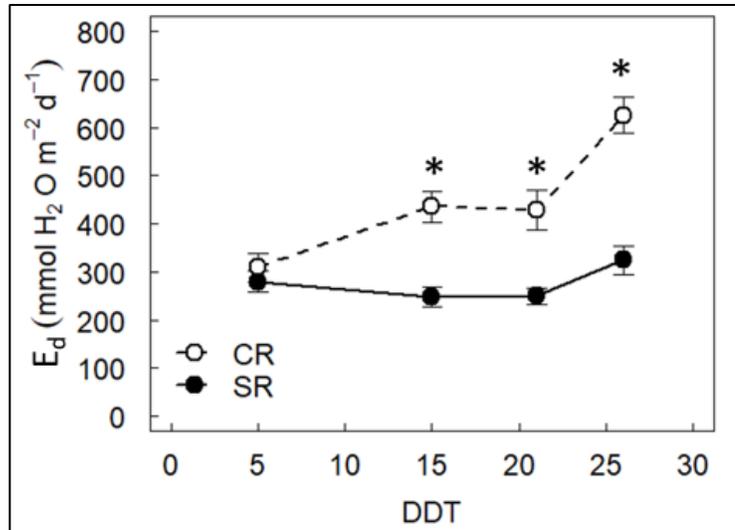


Figura 14. Evolución de E_d durante el ensayo para tratamientos CR y SR en vides ‘Sauvignon Blanc’. Símbolos indican el valor promedio de 4 mediciones diarias en lado este y 2 mediciones en lado oeste; barras indican error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Eficiencia del uso del agua instantánea

La eficiencia del uso de agua instantánea (EUA_{ins}) a lo largo del día, obtenida de la relación A_N/E , se presenta en la Figura 15, para los diferentes momentos de evaluación del ensayo. Si bien, existen variaciones a lo largo del día, donde la EUA_{ins} disminuye y alcanza valores mínimos al medio día y luego vuelve a aumentar, el comportamiento no presenta diferencias entre los tratamientos, existiendo diferencias entre tratamientos solo en 4 momentos de medición durante el ensayo.

Se puede destacar que a los 21 DDT el tratamiento SR presenta una disminución en EUA_{ins} al mediodía, lo cual genera que presente valores iguales al tratamiento CR. Sin embargo, es durante esta medición que se manifiestan los mayores valores de EUA_{ins} durante la mañana, a diferencia de los 26 DDT que los valores más altos se encuentran durante la tarde (Figura 15).

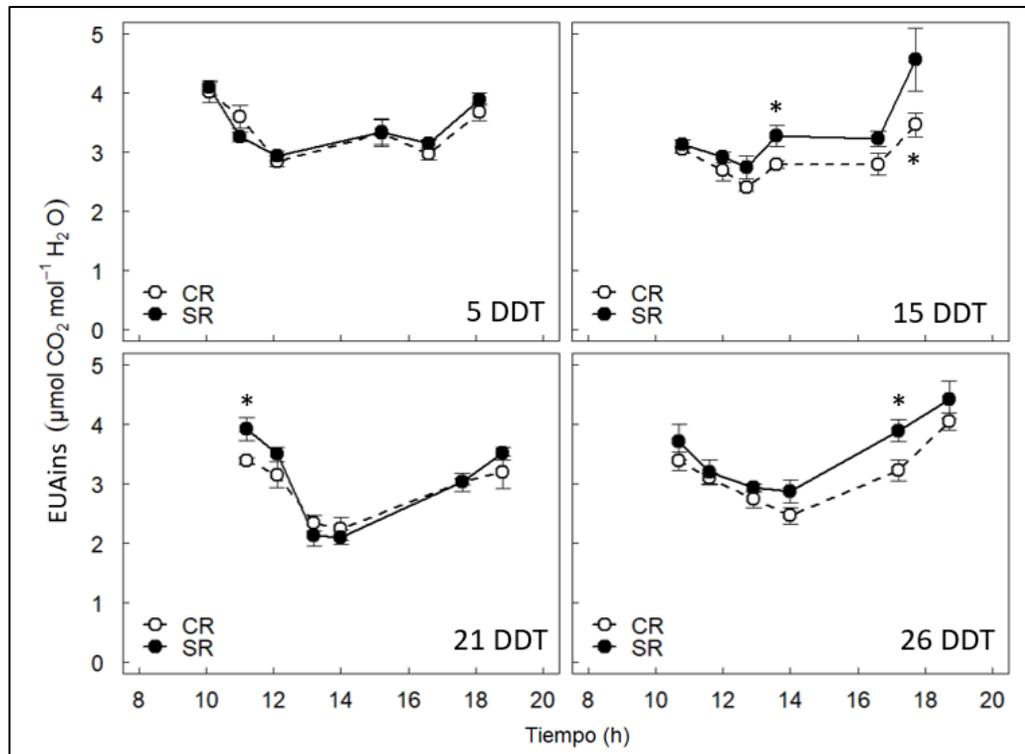


Figura 15. Evolución de EUA_{ins} a lo largo del día en cada DDT para tratamientos CR y SR en vides ‘Sauvignon Blanc’. Símbolos indican el valor promedio de 5 repeticiones y barras indican error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Eficiencia del uso del agua instantánea diaria

La Figura 16 presenta la EUA_d instantánea diaria (EUA_d), en ambas orientaciones a lo largo del ensayo; esta describe un comportamiento estable para el tratamiento SR en ambas orientaciones a lo largo del ensayo y presentó una mayor EUA_d en la cara oeste a los 15 y 26 DDT.

Es destacable que, a los 26 DDT, el tratamiento SR presenta una EUA_d máxima respecto a los valores alcanzados en otras fechas y orientaciones. Sin embargo, este aumento no es único de SR ya que el tratamiento CR también presentó un aumento (Figura 16).

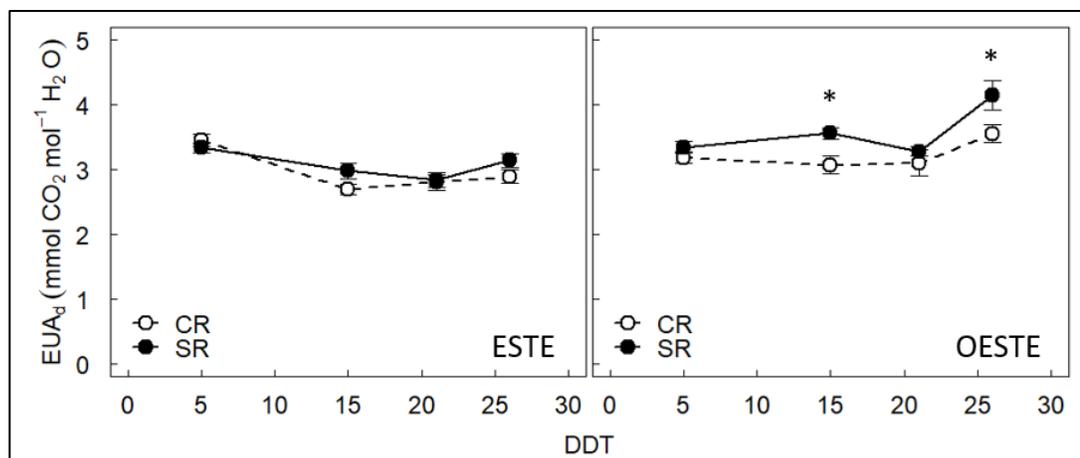


Figura 16. Evolución de EUA_d en los lados este y oeste de vides ‘Sauvignon Blanc’ durante el experimento en tratamientos CR y SR. Símbolos indican el promedio diario y barras indican error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Parámetros derivados de fluorescencia

Rendimiento cuántico máximo del PSII

A pesar de que el tratamiento SR supera en promedio en ambas orientaciones y en casi todas las mediciones al tratamiento CR en los niveles de rendimiento cuántico máximo del PSII, expresados como la relación F_v/F_m , no existen diferencias significativas entre los tratamientos. Se destaca que existen diferencias significativas en el lado este de la espaldera a los 15 DDT, en donde el tratamiento SR alcanza una relación 0,86 mientras que su contraparte CR muestra una relación de 0,84 (Figura 17).

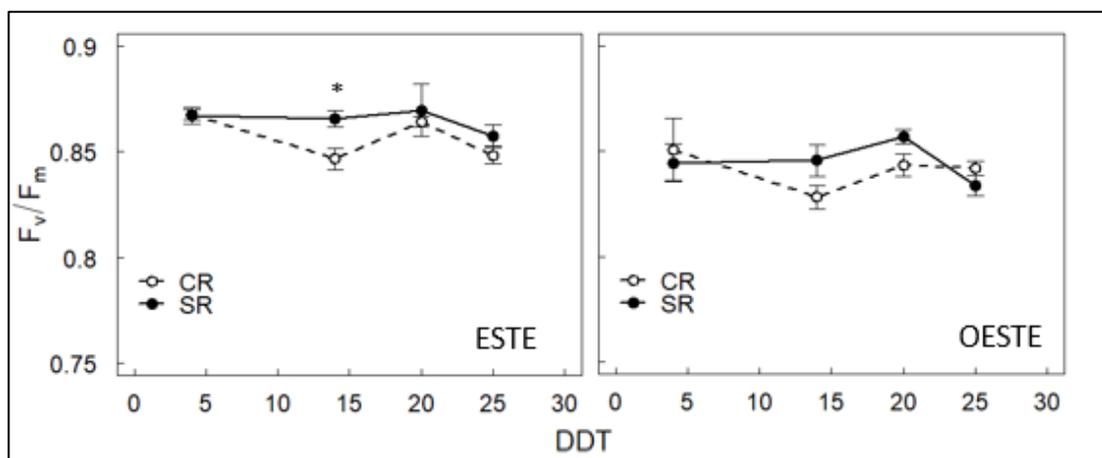


Figura 17. Rendimiento cuántico máximo del PSII (F_v/F_m) durante el experimento separado por orientación para tratamientos CR y SR en vides ‘Sauvignon Blanc’. Símbolos indican el valor promedio de 5 repeticiones con 4 mediciones diarias en lado este y 2 mediciones en lado oeste; barras indican error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Apagamiento no fotoquímico (NPQ)

En la Figura 18 se aprecian diferencias entre las orientaciones de la espaldera respecto de NPQ, en donde el lado este de la espaldera presenta valores más altos en comparación a lado oeste para el tratamiento CR. El tratamiento CR en el lado este se diferencia significativamente del tratamiento SR a los 15; 21 y 26 DDT. Por el contrario, en el lado oeste no se encuentran diferencias entre las distintas fechas de medición. En el lado este el tratamiento SR alcanza valores mayores que el tratamiento CR durante las tres últimas fechas de medición, donde SR alcanza su máximo a los 21 DDT, con un NPQ de 3,6, en comparación a CR que presenta un NPQ de 2,12.

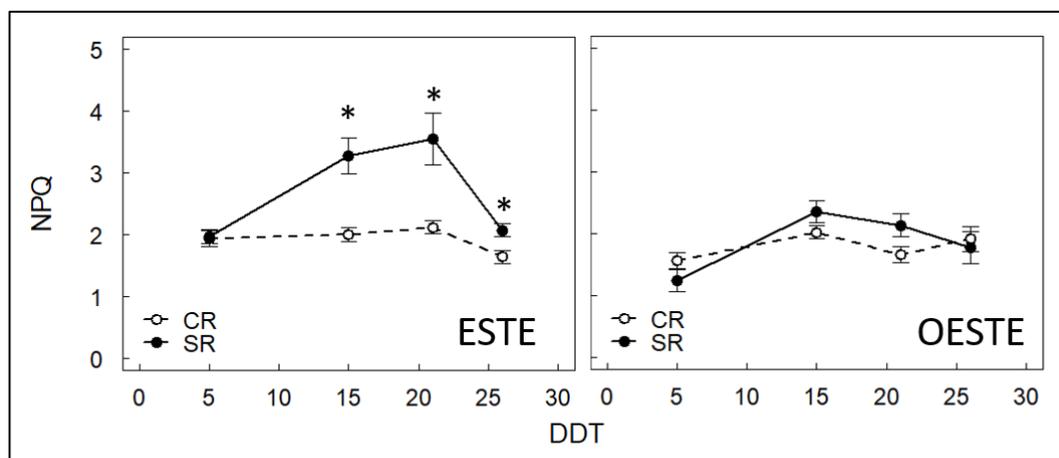


Figura 18. Apagamiento no fotoquímico (NPQ) durante la temporada separado por orientación para tratamientos CR y SR en vides ‘Sauvignon Blanc’. Símbolos indican el valor promedio de 5 repeticiones con 4 mediciones diarias en este y 2 mediciones en oeste y barras indican error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Respecto al comportamiento diario de NPQ durante el ensayo, a los 5 DDT no existían diferencias entre tratamientos, pero desde los 15 DDT en adelante existen diferencias en algunas horas de medición, especialmente durante las mediciones de la mañana, a excepción de los 15 DDT donde la última hora presenta diferencias significativas. Se puede afirmar que a lo largo del día el NPQ no sufre grandes variaciones en el tratamiento CR. Por el contrario, el tratamiento SR es muy variable a lo largo del día, lo cual se puede apreciar en la variabilidad de los promedios, especialmente a los 15 y 21 DDT (Figura 19).

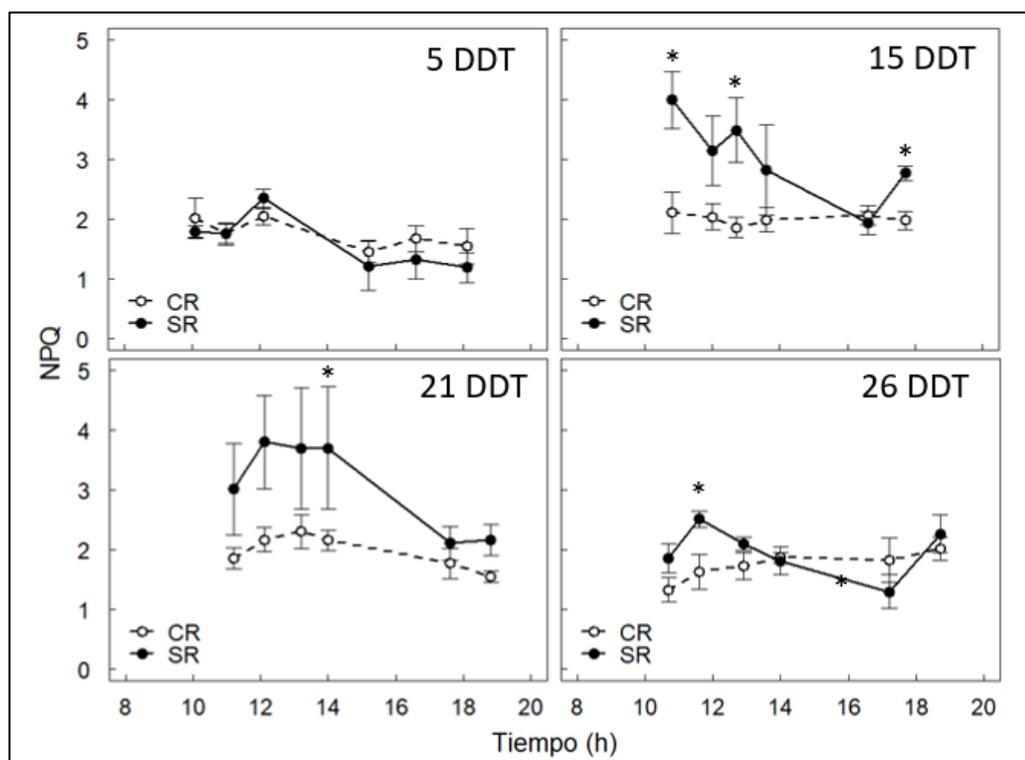


Figura 19. Apagamiento no fotoquímico (NPQ) a lo largo del día separado por DDT para tratamientos CR y SR en vides ‘Sauvignon Blanc’. Símbolos indican el valor promedio de 5 repeticiones y barras indican error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Proporción de centros de reacción del PSII abiertos (qP)

En la Figura 20 se aprecia que existen diferencias de qP entre los tratamientos de acuerdo al lado de la espalera; en el lado este se presentan diferencias entre los tratamientos únicamente a los 15 y 21 DDT. Las diferencias encontradas durante estas fechas radican en una disminución en qP en el tratamiento SR, el cual presenta valores de 0,60 y 0,53 respectivamente, en contraste a CR que presenta valores de 0,68 y 0,63.

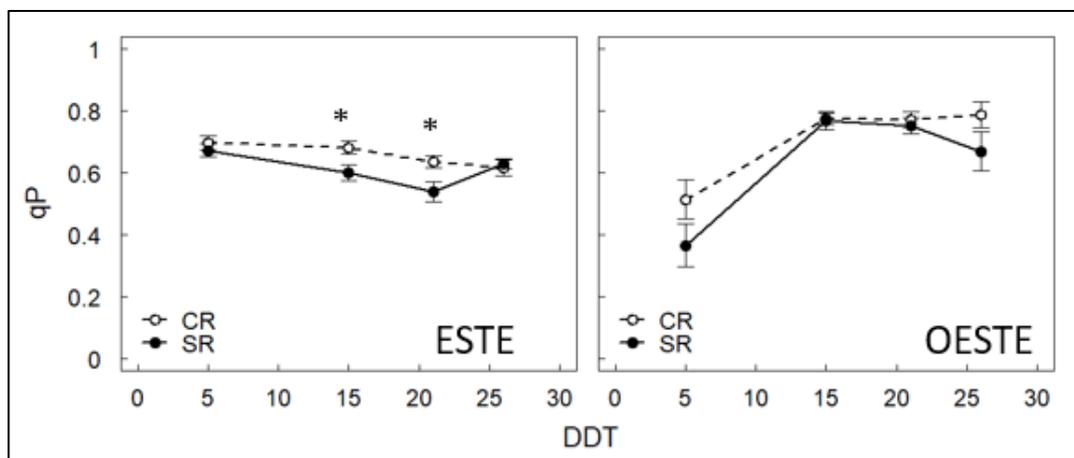


Figura 20. Proporción de centros de reacción abiertos (qP) durante la temporada por lado de la espaldera para tratamientos CR y SR en vides ‘Sauvignon Blanc’. Símbolos indican el valor promedio de 5 repeticiones con 4 mediciones diarias en lado este y 2 mediciones en lado oeste y barras indican error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Al observar el comportamiento diario de qP a lo largo del experimento, se puede notar que a los 5; 21 y 26 DDT no existen diferencias entre tratamientos, pero a los 15 DDT existen diferencias a las 12; 17 y 19 horas. Se puede afirmar que a lo largo del día el comportamiento de qP es variable, aun cuando se aprecia un aumento de los valores durante las últimas horas de medición (Figura 21).

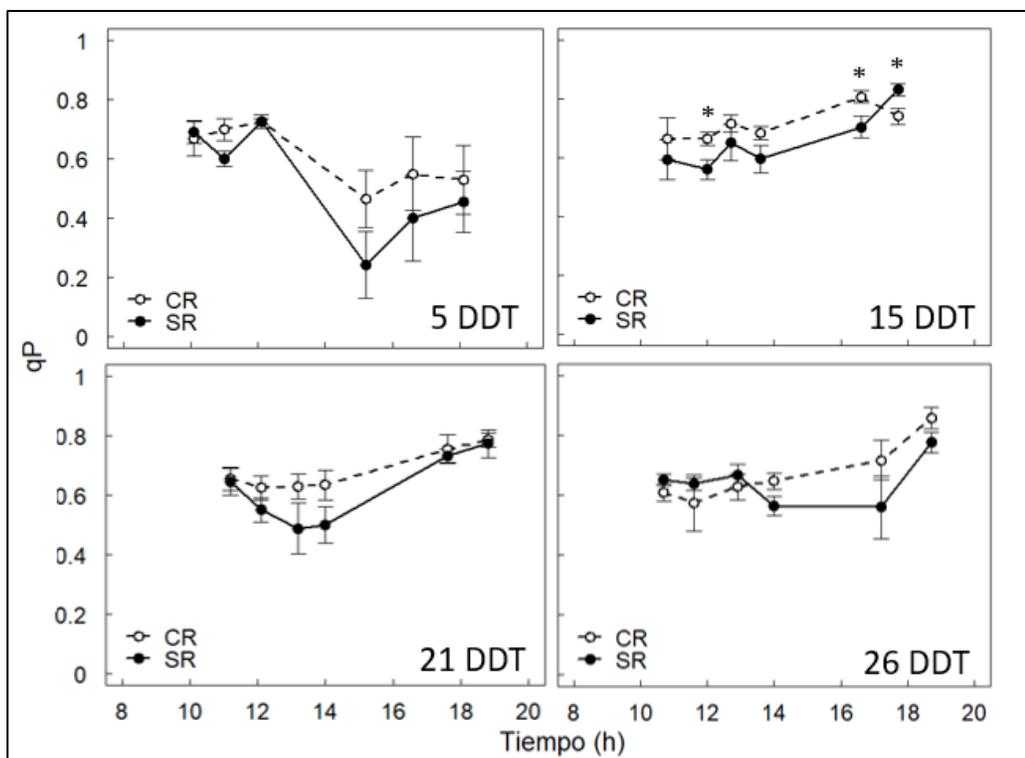


Figura 21. Proporción de centros de reacción abiertos (qP) a lo largo del día para diferentes DDT para los tratamientos CR y SR en vides ‘Sauvignon Blanc’. Símbolos indican el valor promedio de 5 repeticiones y barras indican error estándar. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

Análisis de curvas presión vs. volumen

Mediante la construcción de una curva $-1/\Psi$ vs $1-CRA$, se estimaron los parámetros de potencial osmótico a máximo turgor (π_o) y punto de pérdida de turgor (π_{TLP}) mediante el análisis estándar (Ver materiales y métodos) y se ajustó una regresión lineal (Figura 22).

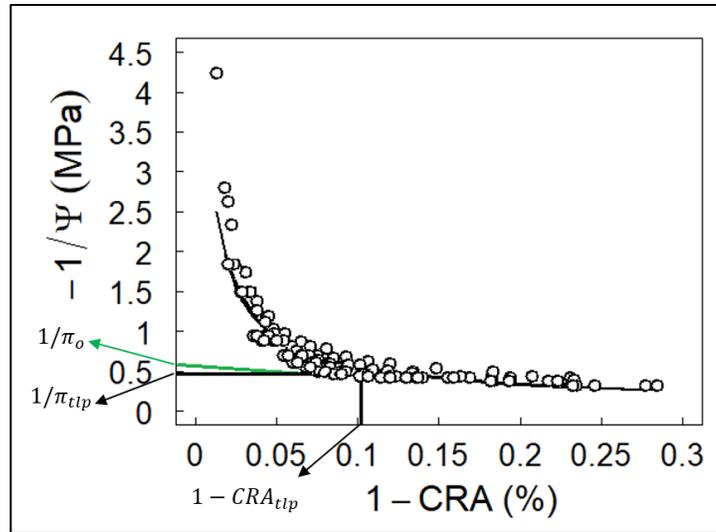


Figura 22. Curva presión vs. volumen para hojas de la variedad ‘Sauvignon Blanc’, y estimación de parámetros (Ver materiales y métodos).

En el Cuadro 1 se presenta el promedio de los valores obtenidos a partir del análisis de curvas presión vs. volumen y su significancia (Anexo 1).

Cuadro 1. Indicadores obtenidos mediante curvas presión vs. volumen para vid ‘Sauvignon Blanc’.

Símbolo	Valor	Variable	Interpretación
π_0	-1,7 MPa	Potencial osmótico a máximo turgor	Se obtiene cuando $1-CRA=0$ y se refiere a la concentración de solutos en las células.
π_{tlp}	-2,04 MPa	Potencial osmótico a punto de pérdida de turgor	Punto en que las células pierden su turgencia, obtenido a $\Psi_{presión}=0$.
ε	15,36 MPa	Módulo de elasticidad	Rigidez de la pared celular calculado a partir del CRA. Calculado mediante el diferencial del potencial de presión vs CRA.
CRA_{TLP}	90,91 %	Contenido relativo de agua a punto de pérdida de turgor	Contenido de agua total en el que las células pierden su turgor.

Estimación del contenido de clorofilas

En la Figura 23 se presentan las mediciones realizadas con el sensor SPAD, como indicador no destructivo de la concentración de clorofilas. No se observaron diferencias entre los tratamientos, así como tampoco entre lados de la espaldera, aunque existe una tendencia a menor valor en el tratamiento SR en la orientación este de la espaldera.

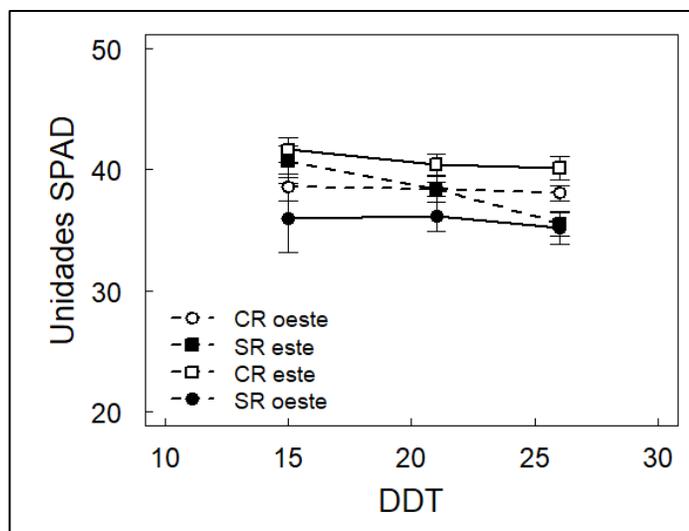


Figura 23. Valor SPAD (Unidades SPAD) como estimación de la concentración de clorofilas durante el ensayo en los lados este y oeste para tratamientos CR y SR en vides ‘Sauvignon Blanc’ a partir de 15 DDT. Símbolos indican el valor promedio y barras representan error estándar. Círculos representan lado oeste y cuadrados representan lado este, sin relleno son aquellas plantas CR y con relleno SR. Asteriscos (*) representan diferencias significativas entre los tratamientos según el análisis estadístico *t*-student ($p < 0,05$).

DISCUSIÓN

En el presente estudio, las plantas fueron sometidas a un déficit hídrico progresivo, con el fin de realizar un seguimiento de los efectos de dicho déficit en la función fotosintética. El método de monitoreo del grado de déficit aplicado fue el seguimiento del Ψ_{pd} , el cual es considerado un análogo del potencial hídrico del suelo en contacto con las raíces, puesto que durante la noche la transpiración disminuye fuertemente y el gradiente de potenciales hídricos en la planta se equilibra con el suelo (Bauerle *et al.*, 2008). No obstante, estos rangos de potencial son variables en cada estudio, ya que son fuertemente dependientes de la distribución radical y vigor de las plantas, así como el clima en la zona de estudio.

Los valores de Ψ_{pd} alcanzados en el experimento fueron parametrizados según lo establecido por Van Leeuwen *et al.* (2008), donde un Ψ_{pd} menor a -0,3 MPa representa el inicio de déficit hídrico débil a moderado. En este trabajo, el tratamiento CR hasta los 21 DDT experimentó un estrés hídrico moderado a débil y a los 26 DDT no presentaba estrés hídrico. En cambio, el tratamiento SR durante todo el ensayo experimentó un estrés hídrico débil a moderado (Figura 2).

Por otro lado, el Ψ_{pd} se mantiene relativamente constante a lo largo del ensayo para el tratamiento SR y esto podría significar un signo de la estrategia hidráulica desplegada frente al déficit hídrico. Es esperable que frente a déficit hídrico Ψ_{pd} se haga más negativo debido a la demanda hídrica natural de las plantas en cuestión, sin embargo, en este caso no disminuye en el tratamiento SR debido a que no existe un agotamiento del recurso hídrico; este comportamiento es clásico de especies cercanas al comportamiento isohídrico, debido a que regula a la baja g_s limitando el consumo hídrico, motivo por el cual este comportamiento es conocido como plantas ahorradoras de agua (Bota *et al.*, 2016), pero la estrategia hidráulica es algo que se abordará más adelante en esta discusión.

En tanto, se analiza Ψ_{md} , pues es considerado un indicador de la disponibilidad hídrica en la planta (Figura 3), aunque está fuertemente influido por las condiciones ambientales del sitio de estudio (Villalobos-González *et al.*, 2019). En este ensayo, el mediodía solar fue precisado entre 12 y 14 horas, momento en el cual se presenta la máxima temperatura, DPV y radiación *PAR* (Figura 1), correspondiente a aquellas mediciones efectuadas en la orientación este de la espaldera. Los resultados presentan diferencias significativas en este indicador, según lo definido por Van Leeuwen *et al.* (2008); un Ψ_{md} menor a -0,9 representa el inicio de un estrés débil a moderado, rango de estrés que se exhibe desde los 15 DDT para el tratamiento SR, en cambio CR se mantuvo sin estrés, salvo a los 21 DDT donde se presentó un estrés débil.

Por otro lado, y con el objetivo de explorar la estrategia hidráulica de SB, es que se considera la propuesta de los autores Martínez-Vilalta *et al.* (2014), donde se presenta la pendiente de la relación Ψ_{md} vs. Ψ_{pd} (Figura 4) como un indicador del grado de isohidrismo (σ) en plantas. Acorde a esto, SB manifiesta una estrategia cercana a anisohídrica cuando se consideran

ambos tratamientos, ya que a medida que disminuye Ψ_{pd} el Ψ_{md} disminuye en mayor proporción, esto debido a una menor sensibilidad estomática, que genera una mayor tensión en los vasos xilemáticos. Sin embargo, este resultado no se corresponde con lo observado en otros experimentos en SB (Alsina *et al.*, 2007), al igual que los resultados obtenidos en este experimento sobre otras variables como g_s , Ψ_{TLP} y área de hidroescape calculada, donde presenta un comportamiento cercano a isohídrico.

Dentro de esta misma línea, y con el objetivo de contrastar dos métodos de analizar la estrategia hidráulica, en la Figura 5 se calculó el área de hidroescape, puesto que según Meinzer *et al.* (2016) podría ser una forma precisa de describir la estrategia hidráulica desplegada dentro del continuo, ya que considera los Ψ_{md} más negativos para cada Ψ_{pd} . Al hacer esto se seleccionan aquellos datos donde predomina el control estomático, minimizando el efecto de las variables ambientales como DPV, que podrían ser muy influyentes en los resultados de σ de Martínez-Vilalta *et al.* (2014). Esto ocurre en este ensayo, ya que cuando se toman ambos tratamientos para hacer la regresión el resultado de σ es anisohídrico y cuando se considera solo SR el resultado indica isohidrismo. El área de hidroescape calculada corresponde a $0,89 \text{ Mpa}^2$, considerada un área pequeña, lo cual se relaciona con un comportamiento cercano a isohídrico (Hochberg *et al.*, 2018).

En otra arista, en el análisis del área de hidroescape es relevante la intersección del ajuste lineal y la recta 1:1 (Figura 5), que en este ensayo se denota a un potencial de $-1,94 \text{ MPa}$, valor que corresponde al punto donde $\Psi_{md} = \Psi_{pd}$; esta equivalencia significa el cese de la conducción hidráulica debido a la falta del gradiente necesario para el flujo de agua. Esta confluencia de potenciales es relevante, especialmente considerando que es concordante con el Ψ_{TLP} obtenido en curvas presión vs. volumen que en este ensayo resulta en $-2,04 \text{ MPa}$, siendo muy similar a la intersección mencionada anteriormente; Ψ_{TLP} representa el punto en que las células pierden su turgor y se ha estudiado como análogo al punto de $\Psi_{md} = \Psi_{pd}$ (Meinzer *et al.*, 2016), que en este estudio son coincidentes, reafirmando la concreción del método de área de hidroescape.

En términos generales, ambos métodos analizados entregan resultados antagónicos, probablemente debido a diferencias metodológicas. Algunos autores también han mencionado que las plantas podrían regular su estatus hídrico mediante un cambio de estrategia anisohídrica a isohídrica o viceversa (Meinzer *et al.*, 2016; Charrier *et al.*, 2018), lo cual podría ser el caso de lo observado con la técnica de Martínez-Vilalta *et al.* (2014), puesto que a medida que Ψ_{pd} se hace más negativo la estrategia expuesta corresponde a isohídrica. En la misma línea, estudios previos sugieren que el grado de anisohidrismo de las vides estaría fuertemente afectada por la zona de estudio, así como portainjerto y el material genético (Villalobos-González *et al.*, 2019).

Sin embargo, para intentar esclarecer la estrategia hidráulica de SB se consideran otros parámetros complementarios medidos en el ensayo, pues, como es sabido, el continuo iso/anisohídrico se establece sobre el rango de diferentes sensibilidades estomáticas entre las

plantas (Klein, 2014). En este ensayo, al observar g_s (Figura 8), se aprecia que parámetro disminuye fuertemente a medida que la tensión en los vasos xilemáticos se incrementa (Figura 6), esta respuesta es congruente a una alta sensibilidad estomática, característica de plantas que tienden al isohidriso (Hochberg *et al.*, 2018).

Con el objeto de profundizar el grado de sensibilidad estomática en SB manifestado en este estudio, la Figura 9 muestra la respuesta de g_s a los valores de Ψ_{md} , a través de la cual se obtienen los parámetros Ψ_{g_s12} y Ψ_{g_s50} (Figura 9). Estos indicadores representan los potenciales hídricos a los cuales g_s se reduce a un 12% y 50% del máximo obtenido, respectivamente. A este respecto, en teoría, una planta isohídrica tiene valores de Ψ_{g_s12} y Ψ_{g_s50} menores debido a su mayor sensibilidad estomática en contraste a una anisohídrica, es decir, el cierre estomático ocurre a menores potenciales. En este experimento, los valores obtenidos para SB son un Ψ_{g_s12} de -1,16 MPa y un Ψ_{g_s50} de -0,77 MPa, valores que son bajos en comparación a variedades que manifiestan comportamiento anisohídrico; por ejemplo, Villalobos-González *et al.* (2019) obtienen para Syrah, variedad que exhibe un comportamiento anisohídrico en la zona de estudio, un Ψ_{g_s12} de -1,67 MPa en la Provincia de Cachapoal, en comparación a ‘Carmenere’, la cual se describe isohídrica y que presenta un Ψ_{g_s12} de -1,33 MPa en la misma provincia. En síntesis, y en vista de todos los antecedentes analizados, SB presenta un comportamiento cercano a isohídrico en la zona de estudio.

Por otro lado, en este ensayo, desde los 21 DDT los potenciales de mediodía alcanzados para el tratamiento SR son cercanos a Ψ_{g_s12} , es decir menores a -1,16 MPa (Figura 3). Acorde con Medrano *et al.* (2002), quienes definen g_s como una referencia para definir la intensidad de la sequía, se evidencia en las figuras 8 y 9 que es posible decir que en los niveles de g_s obtenidos predominan las limitaciones estomáticas y no estomáticas a la fotosíntesis y que g_s es regulada por el Ψ_{tallo} . Por lo tanto, cuando se toma como referencia g_s , las plantas, en esta hora de medición y en estas condiciones, se encontraban sometidas a un estrés moderado, pero sin riesgo de fotoinhibición permanente (Medrano *et al.*, 2002).

En la Figura 8 se aprecia que g_s presenta tendencia a disminuir durante la mañana, cuando los potenciales de tallo se hacen más negativos (Figura 6), luego se mantiene alrededor de los $100 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en las siguientes horas de medición, es decir, se observa sensibilidad estomática al déficit hídrico. Según Medrano *et al.* (2002), esto corresponde a un estrés moderado y en las magnitudes de g_s obtenidas, A_N puede disminuir en un 50% y la eficiencia de carboxilación junto con la tasa de transporte de electrones en un 25-30% (parámetros no medidos en este experimento).

Flexas *et al.* (2002) afirman que A_N es una consecuencia de g_s , debido a que g_s afectaría la disponibilidad de CO_2 en los sitios de carboxilación. En este experimento se observa que el tratamiento SR efectivamente presenta C_i menores que el tratamiento CR, exponiendo una predominancia de las limitaciones estomáticas a la fotosíntesis (Flexas y Medrano, 2002), que deriva en menor A_N en el tratamiento SR (Figura 7). Es relevante mencionar que, a los

21 DDT al mediodía, g_s alcanza los valores mínimos observados en el experimento para SR, pero el C_i no disminuye, sino que aumenta, igualándose al tratamiento CR. La explicación a este fenómeno es una sobrestimación de C_i , probablemente debido al cierre estomático heterogéneo o conductancia cuticular (Schultz y Stoll, 2010) (Figura 10).

Al observar la Figura 13, por otra parte, se observa un aumento de E a la misma hora donde g_s es mínimo, este fenómeno podría ocasionar una disminución de la EUAins, la cual se obtiene de la relación A_N/E , como ocurre a los 21 DDT en las horas cercanas al mediodía (Figura 15). Lo anterior resulta por un aumento de DPV, el que conduce a un cierre estomático, pero no a una disminución de E, resultando en la disminución en la EUAins, ya que se reduce A_N , pero no E. En consecuencia, no existen diferencias entre los tratamientos en este parámetro, debido a que la respuesta estaría estrechamente relacionada con el DPV (Schultz y Stoll, 2010).

En cambio, la EUAi en la Figura 12 presenta un comportamiento opuesto a EUAins, ya que la respuesta estomática que manifiesta SB al DPV y la disponibilidad hídrica, en conjunto, generan un aumento en EUAi para el tratamiento SR, donde desde los 15 DDT manifiesta una mayor eficiencia en algunas horas que el tratamiento CR, especialmente en las horas de mayor DPV, debido a la fuerte sensibilidad estomática a aumentos en DPV, manifestando la estrategia isohídrica, donde la reducción de g_s es mayor que A_N . Estos resultados se aproximan a los obtenidos por Pou *et al.* (2012) en 'Grenache', variedad de vid que exhibe un comportamiento cercano a isohídrico en la zona de estudio.

Autores como Hochberg *et al.* (2013) han descrito una relación entre la eficiencia del uso de agua intrínseca y la estrategia hidráulica desplegada frente al déficit hídrico, manifestando que especies con comportamiento cercano a isohídrico tendrían mayores EUAi y esto podría relacionarse con la protección frente a daños en el aparato fotosintético y eventos fotoinhibitorios.

En el presente estudio las plantas estuvieron sometidas a un verano con alta irradiancia, donde los valores mínimos rondaban los $725 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en las fechas y horas de medición (Figura 1), y es sabido que el punto de saturación lumínica en vid depende de la edad de las hojas, variedad y temperatura ambiental. Sin embargo, se ha definido que a una temperatura entre $20\text{-}25^\circ\text{C}$ el punto de saturación lumínica se encuentra cercano a los $700 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Zufferey *et al.*, 2000), alcanzando intensidades suficientes para la saturación en la zona de estudio, lo cual sumado a déficit hídrico podría, teóricamente, inducir fotoinhibición.

Sin embargo, al observar la relación F_v/F_m , considerado un indicador del rendimiento cuántico máximo del PSII, donde valores menores a 0,83 se consideran como eventos de fotoinhibición, específicamente una disminución en el rendimiento del PSII (Louche-Tessandier *et al.*, 1999), es posible afirmar que no existió fotoinhibición en ninguno de los tratamientos y en ninguna fecha de medición (Figura 17). Es importante destacar que otros autores han mencionado este parámetro como ambiguo, debido a que el tiempo de exposición

a cierta intensidad lumínica tiene mayores efectos en el rendimiento del PSII, debido a la regeneración de NPQ (Ruban y Murchie, 2012). Existen diferencias entre los tratamientos únicamente a los 15 DDT de medición y en el lado este de la espaldera, pero debido a que este parámetro es medido en prealba, las condiciones ambientales durante el día de medición no afectan.

Foyer *et al.* (2017) observó que a g_s similares a las observadas en este experimento la relación F_v/F_m no se ve afectada, probablemente debido a un aumento en la fotorrespiración, que progresivamente toma el lugar de la fotosíntesis como consumidora de energía de excitación. Así mismo, la autora sugiere ver la relación F_v/F_m como la regulación a la baja del PSII, debido a un aumento en componentes fotoprotectores como NPQ y no como fotoinhibición, y propone el uso de qP de oscuridad para cuantificar este cambio (Foyer, 2018). Al respecto, el qP (Figuras 20 y 21) manifiesta diferencias significativas solo en el lado este de la espaldera, donde el tratamiento CR posee un qP mayor que aquellos sometidos a estrés, SR, es decir, la proporción de centros de reacción en los PSII que permanecen abiertos es mayor en aquellas plantas con riego, sugiriendo que la presión de energía es menor en plantas regadas (Maxwell y Johnson, 2000). Esto significa que el riesgo de fotoinhibición es menor en el tratamiento CR.

Con respecto al NPQ (Figuras 18 y 19), considerado como un importante mecanismo fotoprotector, debido a que se refiere a la disipación de energía en forma de calor, se observan diferencias significativas entre los tratamientos en la cara este de la espaldera, siendo mayor aún en el tratamiento SR; lo mismo ocurre en la Figura 1 al observar la temperatura de hoja. Es decir, las plantas activaron la disipación de energía en forma de calor para evitar daño irreversible en el fotosistema, similar a lo reportado por Matese *et al.* (2018), donde no obtuvieron variaciones significativas en F_v/F_m , pero sí las encontraron en NPQ, donde hubo un aumento en tratamientos con estrés hídrico. Sin embargo, en la cara oeste de la espaldera no existieron diferencias, lo cual puede deberse a que las mediciones en la cara oeste se realizaban durante la tarde y la incidencia de luz en las hojas era variable, pudiendo afectar los componentes de NPQ, o que durante la tarde el DPV fue menor.

Autores han mencionado que durante estas situaciones de estrés podrían desencadenarse mecanismos para asegurar la sobrevivencia de las plantas, limitando la absorción de luz y evitando el fotodaño, tales como disminuir el contenido de clorofilas foliares o paraheliotropismo (Havaux and Tardy, 1999). Al observar la Figura 23, a lo largo de la temporada las clorofilas foliares, estimadas como unidades SPAD, se mantienen y si bien no existen diferencias significativas entre tratamientos, se puede notar que el tratamiento SR en la cara este es el único que presenta una disminución a lo largo de las mediciones, mientras los demás se mantienen. Esto puede significar un ajuste en la concentración de clorofilas, aun cuando no se puede afirmar la existencia de procesos de senescencia anticipada.

Finalmente, y con el objetivo de indagar en tolerancia a estrés hídrico y riesgo de embolia en SB, con las curvas presión vs. volumen (Figura 22 y Cuadro 1) se obtienen caracteres de

hoja que son relevantes en esta característica, entre ellos especialmente el potencial hídrico de hoja a pérdida de turgencia, Ψ_{TLP} , el cual se correlaciona fuertemente con el potencial osmótico de hoja a máximo turgor (π_o) (Maréchaux *et al.*, 2015). Al respecto, el Ψ_{TLP} ha sido relacionado con el punto de marchitez permanente (PMP) el cual corresponde a los -1,5 MPa (Veihmeyer and Hendrickson, 1938). Sin embargo, este no considera las distintas especies y variedades, así como la zona de estudio, por lo que surge un nuevo concepto de PMP que se define como análogo al Ψ_{TLP} (Bartlett *et al.*, 2012); en este estudio SB presentó un Ψ_{TLP} de -2,04 MPa, resultado que se puede comparar con otros estudios donde se realizaron análisis en el continuo iso/anisohídrico; esto posiciona a SB en un rango intermedio de aquellos presentados por Meinzer *et al.* (2017), siendo ni muy tolerante ni muy sensible a la sequía, sin embargo este parámetro estaría sujeto a aclimatación, entre otros factores (Maréchaux *et al.*, 2015). Se ha indagado que las variedades pueden ajustar estos parámetros y que el comportamiento anisohídrico se relacionaría con Ψ_{TLP} y π_o más negativos, para mantener el turgor a potenciales más negativos, en comparación a especies que se comportan de forma isohídrica (Johnson *et al.*, 2018). Sin embargo, para realizar estos seguimientos, se requieren mediciones continuas y para ambos tratamientos, lo que no fue el caso de este experimento.

Parámetros de curvas presión-volumen son relevantes en tolerancia a estrés hídrico y riesgo de embolia, es importante continuar indagando en estos parámetros con el fin de definir criterios de manejo diferenciados por zona de estudio y características varietales, de modo que la vitivinicultura chilena realice manejos más precisos y eficientes, los cuales presentaran beneficios no solo ecológicos sino que también económicos y sociales, en un futuro y presente donde el recurso hídrico espreciado y escaso.

CONCLUSIONES

Vitis vinifera L. 'Sauvignon blanc' manifiesta una alta sensibilidad estomática al déficit hídrico cuando se encuentra bajo condiciones hídricas restrictivas y las condiciones ambientales de la zona de estudio, es decir, disminuye fuertemente la conductancia estomática frente a estrés hídrico débil a moderado, lo cual corresponde a la caracterización de estrategia isohídrica.

En rangos de estrés moderados, como es el caso de este estudio, puede ser más preciso analizar el grado de isohidrismo mediante el área de hidroescape.

La disminución de conductancia estomática trae consigo una regulación a la baja de la asimilación neta, así como de la concentración de CO₂ en la cavidad subestomática, sin cambios importantes en la tasa transpiratoria.

La eficiencia del uso del agua intrínseca se destaca como un mecanismo de respuesta importante en el balance fotoquímico de la planta, debido a una disminución de la asimilación neta menor que proporcionalmente a la conductancia estomática.

Frente a condiciones de alto déficit de presión de vapor e irradiancia la variedad Sauvignon blanc no se fotoinhibe, debido al balance balance en la distribución de energía absorbida. El quenching no fotoquímico o disipación de energía en forma de calor cumple una función importante, debido a que aumenta su magnitud en momentos críticos de riesgo fotoinhibitorio, ocasionando una disminución en el quenching fotoquímico.

Debido a la duración del ensayo y la intensidad del estrés, no se puede afirmar la existencia de senescencia anticipada, sin embargo, se observan indicios de ajustes en la concentración de clorofilas, los cuales pueden ser investigados a cabalidad en futuros estudios.

LITERATURA CITADA

- Adams, W. 2018. An integrative approach to photoinhibition and photoprotection of photosynthesis. *Environmental and Experimental Botany* 154: 1–3.
- Allen R., L. Pereira, D. Raesk, and M. Smith. 1998. Crop evapotranspiration—guidelines for computing crop water requirements. Irrigation and Drainage Paper No 56 FAO.
- Alsina, M., F. De Herralde, X. Aranda, R. Savé, and C. Biel. 2007. Water relations and vulnerability to embolism are not related: Experiments with eight grapevine cultivars. *Vitis - Journal of Grapevine Research* 46(1): 1–6.
- Baker, N. 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.
- Bauerle, T., J. Richards, D. Smart, and D. Eissenstat. 2008. Importance of internal hydraulic redistribution for prolonging the lifespan of roots in dry soil. *Plant, Cell & Environment*. 31(2): 177–186.
- Bota, J., M. Tomás, J. Flexas, H. Medrano, and J. Escalona. 2016. Differences among grapevine cultivars in their stomatal behavior and water use efficiency under progressive water stress. *Agricultural Water Management* 164: 91–99.
- Charrier, G., S. Delzon, J. Domec, L. Zhang, C. Delmas, *et al.* 2018. Drought will not leave your glass empty: Low risk of hydraulic failure revealed by long-term drought observations in world's top wine regions. *Science Advances* 4(1): 1–10.
- F. Veihmeyer and A. Hendrickson. 1938. Soil Moisture as an Indication of Root Distribution in Deciduous Orchards. *American Society of Plant Biologists* 13(1): 169–177.
- Farquhar, G., and T. Sharkey. 1982. Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33(1): 317–345.
- Feng, X., D. Ackerly, T. Dawson, S. Manzoni, B. McLaughlin, *et al.* 2019. Beyond isohydricity: The role of environmental variability in determining plant drought responses. *Plant, Cell & Environment* 42(4): 1104–1111.
- Flexas, J., J. Bota, J. 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., M. Carriquí, and M. Nadal. 2018. Gas exchange and hydraulics during drought in crops: Who drives whom?. *Journal of Experimental Botany* 69(16): 3791–3795.

- Flexas, J., and H. Medrano. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany* 89(2): 183–189.
- Foyer, C. 2018. Reactive oxygen species, oxidative signaling and the regulation of photosynthesis. *Environmental and Experimental Botany*. 154: 134–142.
- Foyer, C., A. Ruban, and G. Noctor. 2017. Viewing oxidative stress through the lens of oxidative signalling rather than damage. *Biochemical Journal* 474(6): 877–883.
- Giacometti, G., and T. Morosinotto. 2013. *Photoinhibition and Photoprotection in Plants, Algae, and Cyanobacteria*. Elsevier 2: 482–487
- Havaux, M., and F. Tardy. 1999. Loss of chlorophyll with limited reduction of photosynthesis as an adaptive response of Syrian barley landraces to high-light and heat stress. *Australian journal of plant physiology* 26, 569–578.
- 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.
- Hochberg, U., F. Rockwell, N. Holbrook, and H. Cochard. 2018. Iso/Anisohydry: A Plant–Environment Interaction Rather Than a Simple Hydraulic Trait. *Trends in Plant Science* 23(2): 112–120.
- Johnson, D., Z. Berry, K. Baker, D. Smith, K. McCulloh, *et al.* 2018. Leaf hydraulic parameters are more plastic in species that experience a wider range of leaf water potentials. *Functional Ecology* 32(4): 894–903.
- Klein, T. 2014. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology* 28(6): 1313–1320.
- Lee, S., and C. Park. 2012. Regulation of reactive oxygen species generation under drought conditions in *Arabidopsis*. *Plant Signaling & Behavior* 7(6): 599–601.
- Van Leeuwen, C., O. Tregoat, X. Chone, J. Gaudillère, D. Pernet, *et al.* 2008. Different environmental conditions, different results: the role of controlled environmental stress on grape quality potential and the way to monitor it. *Wine Ind. Tech. Conf.*: 8. http://www.oliviertregoat.com/different_environmental_conditions.pdf.
- Louche-Tessandier, D., G. Samson, C. Hernández-Sebastià, P. Chagvardieff, and Y. Desjardins. 1999. Importance of light and CO₂ on the effects of endomycorrhizal colonization on growth and photosynthesis of potato plantlets (*Solanum tuberosum*) in an in vitro tripartite system. *New Phytologist* 142(3): 539–550.
- Maréchaux, I., M. Bartlett, L. Sack, C. Baraloto, J. Engel, *et al.* 2015. Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. *Functional Ecology* 29(10): 1268–1277.

- Martínez-Vilalta, J., and N. Garcia-Forner. 2017. Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. *Plant, Cell & Environment* 40(6): 962–976.
- Martínez-Vilalta, J., R. Poyatos, D. Aguadé, J. Retana, and M. Mencuccini. 2014. A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist* 204(1): 105–115.
- Matese, A., R. Baraldi, A. Berton, C. Cesaraccio, S. Di Gennaro, *et al.* 2018. Estimation of Water Stress in grapevines using proximal and remote sensing methods. *Remote Sensing* 10(1): 114-130.
- Maxwell, K., and G. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence - A practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51(345): 659–668.
- Medrano, H., J. 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. *Annals of Botany* 89: 895–905.
- Meinzer, F., D. Smith, D. Woodruff, D. Marias, K. McCulloh, *et al.* 2017. Stomatal kinetics and photosynthetic gas exchange along a continuum of isohydric to anisohydric regulation of plant water status. *Plant, Cell & Environment* 40(8): 1618–1628.
- Meinzer, F., D. Woodruff, D. Marias, D. Smith, K. McCulloh, *et al.* 2016. Mapping ‘hydrosapes’ along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. *Ecology Letters* 19(11): 1343–1352.
- Poni, S., F. Bernizzoni, and S. Civardi. 2007. Response of “Sangiovese” grapevines to partial root-zone drying: Gas-exchange, growth and grape composition. *Scientia Horticulturae* 114(2): 96–103.
- Pou, A., H. Medrano, M. Tomàs, S. Martorell, M. Ribas-Carbó, *et al.* 2012. Anisohydric behaviour in grapevines results in better performance under moderate water stress and recovery than isohydric behaviour. *Plant Soil* 359(1–2): 335–349.
- Ruban, A., and E. Murchie. 2012. Assessing the photoprotective effectiveness of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching: A new approach. *Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics* 1817(7): 977–982.
- Schultz, H., and M. Stoll. 2010. Some critical issues in environmental physiology of grapevines: Future challenges and current limitations. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 16(1): 4–24.
- Souza, C. 2005. Grape berry metabolism in field-grown grapevines exposed to different irrigation strategies. *Vitis* 44(3), 103–109.
- Villalobos, L., M. Muñoz-Araya, N. Franck, and C. Pastenes. 2019. Controversies in Midday Water Potential Regulation and Stomatal Behavior Might Result From the Environment, Genotype, and/or Rootstock: Evidence From Carménère and Syrah Grapevine Varieties. *Frontiers in Plant Science*. 10(12): 1–15.

- Wang, N., W. Fang, H. Han, N. Sui, B. Li, *et al.* 2008. Overexpression of zeaxanthin epoxidase gene enhances the sensitivity of tomato PSII photoinhibition to high light and chilling stress. *Physiologia Plantarum* 132(3): 384–396.
- Zufferey, V., F. Murisier, y H. Schultz. 2000. A model analysis of the photosynthetic response of *Vitis vinifera* L. cvs Riesling and Chasselas leaves in the field: I. Interaction of age, light and temperature. *Vitis* 39(1): 19–26.

APÉNDICES

	π^*	π_{TL}	ε	SWC	Ψ_{TL}	CFT	CTLP	CFT*	CRA TLP	Ra'	Afe
Hoja	MPa	MPa	MPa	$g\ g^{-1}$	MPa	MPa^{-1}	MPa^{-1}	$mol\ m^{-2}$ MPa^{-1}	%	%	$cm^2\ g^{-1}$
1	-1,23	-1,60	10,30	2,94	-1,48	0,06	0,15	0,69	90,75	54,73	149,24
2	-1,37	-1,83	9,60	2,89	-1,71	0,06	0,13	0,78	89,85	59,63	125,96
3	-1,65	-1,99	13,00	2,56	-1,88	0,06	0,20	0,80	89,10	35,81	100,09
4	-1,86	-2,17	16,87	2,22	-2,04	0,04	0,22	0,53	90,98	30,60	103,82
5	-1,86	-2,17	16,42	2,05	-2,04	0,05	0,23	0,45	90,75	28,82	114,57
6	-1,86	-2,17	21,73	4,48	-2,04	0,04	0,19	0,68	92,39	41,44	136,67
7	-1,86	-2,17	17,95	4,65	-2,04	0,04	0,19	0,63	92,44	41,83	151,66
8	-1,90	-2,21	17,02	3,47	-2,12	0,04	0,23	0,67	91,01	35,03	119,65

Apéndice 1. Cuadro de variables obtenidas mediante análisis de curvas presión-volumen.