



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE POSTGRADO

CONSECUENCIA DEL ISO Y ANISOHIDRISMO SOBRE LA FOTOINHIBICIÓN Y SENESCENCIA EN *Vitis vinifera* (L.) BAJO ESTRÉS HÍDRICO

Tesis para optar al Grado de Magíster en Ciencias Agropecuarias

IVERLY DANIELA ROMERO MENDOZA

Director de Tesis

Claudio Pastenes Villarreal

SANTIAGO - CHILE

2020

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE POSTGRADO

**CONSECUENCIA DEL ISO Y ANISOHIDRISMO SOBRE LA
FOTOINHIBICIÓN Y SENESCENCIA EN *Vitis vinifera* (L.) BAJO ESTRÉS
HÍDRICO**

Tesis para optar al Grado de Magíster en Ciencias Agropecuarias

IVERLY DANIELA ROMERO MENDOZA

Calificaciones
(Tesis de Grado)

DIRECTOR DE TESIS

Claudio Pastenes Villarreal

Ingeniero Agrónomo, Ph.D.

Marco Garrido Salinas

Ingeniero Agrónomo, Ph.D.

María Loreto Prat Del Rio

Ingeniero Agrónomo, Ph.D.

Santiago, Chile

2020

AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIAS

A mi madre, una mujer que siempre tiene fuerzas para salir adelante, por el apoyo incondicional que me ha brindado, por formarme como una mujer de bien y por sobre todas las cosas, inculcarme el amor por plantas.

Agradezco a CONICYT por su apoyo financiero durante el desarrollo de mi magister en Ciencias Agropecuarias a través de la Beca de Magister Nacional, folio 22180646.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
HIPÓTESIS	3
OBJETIVOS.....	3
Objetivo general.....	3
Objetivos específicos	3
MATERIALES Y MÉTODOS.....	4
Sitio de estudio.....	4
Material biológico.....	4
Tratamiento y Diseño experimental.....	4
Manejo del experimento.....	5
Determinaciones	5
Potenciales Hídricos.....	5
Potencial osmótico	6
Fotosíntesis	6
Parámetros derivados de la fluorescencia de la clorofila	6
Contenido de clorofila.....	7
Porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica.....	8
Parámetros de cosecha.....	8
Análisis estadístico.....	8
RESULTADOS	9
Información climática	9
Potenciales hídricos (ψ).....	11
Potencial Osmótico	12
Intercambio de gases	16
Eficiencia del uso del agua intrínseca e instantánea	21
Parámetros derivados de la fluorescencia de la clorofila	24
Contenido de clorofila.....	30
Porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica (PLC).....	30
Parámetros de cosecha	30
DISCUSIÓN.....	33
CONCLUSIONES	37
BIBLIOGRAFÍA	38

Índice de figuras

Figura 1 Temperaturas máximas y mínimas (°C).....	10
Figura 2 Humedad relativa (%).	10
Figura 3 Potenciales hídricos en ‘Chardonnay’.....	13
Figura 4 Potenciales hídricos en ‘Cabernet Sauvignon’ ..	14
Figura 5 Potencial osmótico.	15
Figura 6 Conductancia estomática (g _s).. ..	18
Figura 7 Transpiración (E)... ..	19
Figura 8 Asimilación neta de CO ₂ (A _N).. ..	20
Figura 9 Eficiencia del uso del agua intrínseca (A _N /g _s).....	22
Figura 10 Eficiencia del uso del agua instantánea (A _N /E).....	23
Figura 11 Rendimiento cuántico máximo del PSII (F _v /F _m).....	26
Figura 12 Quenching o apagamiento fotoquímico (qP).....	27
Figura 13 Apagamiento no fotoquímico (NPQ).. ..	28
Figura 14 Rendimiento cuántico del PSII (ΦPSII).....	29
Figura 15 Contenido de clorofila (mg g ⁻¹).	31
Figura 16 Porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica (PLC).	32
Figura 17 Contenido de sólidos solubles (° Brix).....	32

RESUMEN

La vid es una especie con una gran variabilidad genética y, por tanto, los distintos genotipos tienen distinta tolerancia a niveles de estrés. Esta investigación determinó el efecto del estrés hídrico sobre la fotosíntesis, fotoinhibición y senescencia en dos cultivares de vid con diferente sensibilidad estomática. Se realizaron dos ensayos de campo independientes para las cepas de Cabernet Sauvignon (isohídrico) y Chardonnay (anisohídrico), a las que se les aplicó un déficit hídrico severo. Los potenciales hídricos (Ψ), la asimilación neta de CO_2 (A_N), el apagamiento no fotoquímico (NPQ) y el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (F_v/F_m) fueron evaluados para determinar fotosíntesis y fotoinhibición, mientras que el contenido de clorofila y la pérdida de conductividad hidráulica (PLC) fueron evaluados para determinar senescencia. De acuerdo con los resultados, la disminución de los Ψ de medio día fueron más lentos y duraderos en plantas estresadas de Cabernet Sauvignon. Ambos cultivares exhibieron disminuciones de A_N , aunque más notorias en Chardonnay y fueron acompañadas por aumentos en los valores de NPQ. Por otra parte, los resultados indican que ambas variedades no sufrieron fotoinhibición aparente y no mostraron síntomas de senescencia temprana, no exhibiendo disminuciones en el contenido de clorofila en las hojas, ni pérdida de conductividad hidráulica en los brotes.

Palabras claves: fotosíntesis, fluorescencia de clorofila, senescencia sensibilidad estomática, vid vinífera,

ABSTRACT

The grapevine is a species with great genetic variability, because of this, different genotypes have distinct levels of tolerance to stress. This work focused on determining effect the hydric stress on photosynthesis, photoinhibition and senescence using two cultivars, each with their particular stomatal sensitivity. Two independent field tests were made for Cabernet Sauvignon (Isohydric) and Chardonnay (Anisohydric) strains, by applying a severe hydric deficit. We evaluated hydric potentials (Ψ), CO_2 assimilation (A_N), quenching non-photochemical (NPQ) and maximum quantum yield of photosystem II (F_v/F_m) to determine photosynthesis and photo-inhibition. Additionally chlorophyll content and the loss of hydraulic conductivity (PLC) were measured to determine plants senescence. According to the results, the decline in mid day hydric potential was slower and longer lasting in stressed Cabernet Sauvignon plants. Both cultivars showed decreases in A_N , although more noticeable in Chardonnay and were accompanied by increases in NPQ values. Overall results indicate that both strains didn't suffer apparent photo-inhibition and early senescence, not exhibiting decreases in chlorophyll content in the leaves, nor loss of hydraulic conductivity in the shoots.

Keywords: chlorophyll fluorescence, photosynthesis, senescence, stomatal sensitivity, grapevine,

INTRODUCCIÓN

En la vitivinicultura, la restricción de riego es una práctica muy común y es aplicada con un déficit leve o moderado, pues suele mejorar la calidad de las bayas y el vino, con un aumento en el contenido de antocianinas mejorando el color de las bayas, la composición fenólica del vino final, entre otras características (Romero et al., 2013). Eso sí, no obstante, el mejoramiento de las características químicas del mosto y vino, la restricción de riego afecta negativamente a las plantas.

Es importante tener en consideración que, en condiciones de sequía leve, la capacidad fotosintética de las plantas muestra pocos cambios. Al aumentar el déficit de agua, se suceden cambios y adaptaciones en las plantas de manera que se mantenga el contenido de agua relativa de la hoja, dentro de los límites apropiados para la planta (Krishania et al., 2013). Un estrés severo, por otra parte, resulta en una disminución abrupta de la fotosíntesis a niveles muy bajos, causando una disminución pronunciada de la concentración de CO₂ del mesófilo (*C_i*) (Flexas y Medrano, 2002).

Por lo anterior, es necesario tener cautela al aplicar estos manejos en viñedos. Más aún, la vid es una especie con gran variabilidad genética y, por tanto, los distintos genotipos tienen distinta tolerancia a los diferentes niveles de estrés. En este sentido, en vides se puede observar un continuo entre dos comportamientos que influyen en la conservación hídrica, desde un comportamiento cercano a isohídrico a otro cercano a anisohídrico.

El comportamiento isohídrico implica el mantenimiento de un potencial hídrico foliar constante al mediodía, que es similar en las plantas bien regadas y bajo condiciones de restricción de riego. En contraste, las plantas que exhiben comportamiento cercano a anisohídrico disminuyen notablemente su potencial hídrico foliar producto de la transpiración durante el día (Sade y Moshelion, 2014). Como resultado, bajo condiciones óptimas y leve a moderada de sequía, las plantas cercanas a anisohídrica mantienen mayor conductancia estomática (*g_s*) y asimilación de CO₂ que las plantas cercanas a isohídrica y, por lo tanto, podrían, eventualmente, ser más productivas bajo esas condiciones (Sade et al., 2012).

Existen estudios que han comparado el comportamiento cercano a isohídrico y anisohídrico en vides con respecto al manejo del uso del agua y el comportamiento fotosintético bajo un estrés hídrico. De acuerdo con los hallazgos de Hochberg et al. (2013) un cultivar cercano a isohídrico consume el agua del suelo a un ritmo significativamente más lento que el cultivar anisohídrico. Por otra parte, los valores reducidos de conductancia estomática en cultivares con un comportamiento isohídrico son compensados por el aumento de la eficiencia del uso del agua y por las tasas de fotorrespiración en comparación a las anisohídricas.

La alta irradiancia y la alta temperatura que aparecen simultáneamente con la sequía pueden conducir al aumento de la energía excesiva de los fotones y a la disminución de la eficiencia fotoquímica, y finalmente al daño de los aparatos fotosintéticos cuando el estrés es severo (Guan et al., 2004). Eso sí, las plantas han desarrollado una serie de mecanismos de disipación

para este exceso de energía. Así, el estado excitado de la clorofila (Chl) está sujeto a una serie de reacciones de desexcitación que compiten entre sí, incluyendo la captura fotoquímica, una vía no-fotoquímica de disipación térmica y la emisión de fluorescencia (Krause y Weis 1991). En este ámbito las mediciones de variación de la fluorescencia permiten indirectamente conocer de un modo no destructivo la contribución de las vías fotoquímicas y de disipación por calor.

Flexas et al. (2006) sugirieron que el aparato fotoquímico de la vid es altamente resistente al estrés hídrico y que las diferencias en las tasas de asimilación neta entre las variedades no se atribuyen a la fotoinhibición sino a las limitaciones difusivas, en particular a la limitación estomática. Hochberg et al. (2013) reportaron que la mayor eficiencia del uso del agua intrínseca y fotorrespiración en cultivares cercanos a isohídricos podrían jugar un papel importante para evitar la fotoinhibición, así como para mejorar el equilibrio energético.

Diversos estudios categorizan al cultivar Chardonnay como anisohídrico y a Cabernet Sauvignon como isohídrico, sin embargo, algunos experimentos encontraron que el mismo genotipo, en diferentes condiciones o incluso en diferentes partes de la temporada, puede comportarse como isohídrico o anisohídrico (Chaves et al., 2010).

Un modelo aplicado en un área de producción vitícola reveló cómo el impacto del cambio climático influye en la disminución de las temperaturas extremadamente bajas durante la brotación y en el aumento de las temperaturas extremas en verano, asociadas a olas de calor más frecuentes durante la maduración, con consecuencias adversas en la fenología de las vides (Briche et al., 2014). Por ello es cada vez más importante comprender las respuestas de las variedades de vid a la restricción hídrica de manera de mejorar las estrategias de riego en un contexto de cambio climático, disminuyendo su impacto sobre la fotosíntesis y senescencia de las plantas, y así maximizar, tanto el rendimiento como la calidad de las bayas.

HIPÓTESIS

A partir de los antecedentes anteriormente expuestos se ha planteado la siguiente hipótesis de trabajo:

Las vides con un comportamiento cercano a anisohídrico (Chardonnay) no se fotoinhiben, pero inducen una senescencia temprana en respuesta a un déficit hídrico en comparación a una con comportamiento cercano a isohídrico (Cabernet Sauvignon).

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar el efecto del estrés hídrico sobre la fotosíntesis, la fotoinhibición y la senescencia en dos cultivares de vid, uno con comportamiento cercano a isohídrico (Cabernet Sauvignon) y otro cercano a anisohídrico (Chardonnay).

Objetivos específicos

- Determinar los efectos de un estrés hídrico sobre la fotosíntesis y la fotoinhibición en ambos cultivares.

- Determinar la respuesta a nivel de senescencia de ambos cultivares bajo estrés hídrico, por medio de la evolución en la concentración de clorofilas foliares.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El experimento se realizó durante la temporada de diciembre de 2018 a marzo de 2019 en las dependencias del Campo Experimental Antumapu (33°34'5.99"S, 70°38'12.43"O), perteneciente a la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, ubicado en la comuna de La Pintana, provincia de Santiago, región Metropolitana, Chile.

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.

Material biológico

Los tratamientos se aplicaron sobre plantas de vides del cultivar Chardonnay (Ch) y Cabernet Sauvignon (CS), en plantas francas de 20 años de edad, establecidas con un marco de plantación de 1,5 x 2 m, conducidas en espalderas, con un vigor homogéneo y mismo manejo agronómico en ambos cultivares, regadas por goteo (4 L hr⁻¹) con línea simple, sobre un suelo de la Serie Santiago, Familia Franca gruesa, sobre arenosa esqueletal (CIREN, 1996) y con un rendimiento promedio de 8 T ha⁻¹ en ambos casos.

Tratamiento y Diseño experimental

El estudio consistió en dos ensayos independientes, uno para cada variedad, bajo un DBCA. En cada variedad, se establecieron cinco bloques con dos tratamientos cada uno. Los tratamientos de cada bloque fueron plantas con riego permanente, con una reposición cercana a la ETc y plantas con suspensión de riego en el estado fenológico de envero aproximado para las dos variedades.

Manejo del experimento

El 18 de enero, en el envero de Cabernet Sauvignon, se cortó el riego en las unidades experimentales en donde se analizó el tratamiento de sequía, mediante la aplicación de tapagotos. El segundo tratamiento fue de un riego normal al cual estaba sometido el viñedo, con reposición de agua cercana a la ETC. Luego que las plantas con tratamiento de sequía alcanzaron valores de potencial de tallo de alrededor de -1,2 MPa, se recuperó nuevamente el riego (Recup), el 27 de febrero, con frecuencia y tiempo similar a la del testigo.

En Chardonnay, se cortó el riego el 18 de enero para los tratamientos de sequía y se recuperó nuevamente (Recup), con frecuencias y tiempos iguales a las plantas testigo, luego de que las plantas con estrés alcanzaron potenciales de tallo de alrededor de -1,2 MPa. El 13 de febrero se seleccionaron nuevos bloques, para un nuevo ensayo, y se aplicaron los tratamientos con el fin de evaluar el efecto en menos días que la primera medición de los antiguos bloques.

Una vez por semana se determinaron los potenciales hídricos de pre alba (Ψ_{pd}) antes de las 6 AM, y potenciales hídricos de tallo (Ψ_{stem}) y hoja (Ψ_{leaf}) a medio día solar. Además, una vez por semana, se realizaron ciclos de mediciones diarias de fotosíntesis (A_N), conductancia estomática (g_s), transpiración (E) y fluorescencia, cada 2 horas, en hojas expuestas a la luz del tercio medio de brote, por medio de un analizador infrarrojo de gases, (IRGA, ADC, UK) y un fluorómetro de pulso modulado (Hansatech, FMS1, UK), respectivamente. Cada semana se recolectaron muestras para determinar contenido de clorofila y potencial osmótico.

Las mediciones comenzaron el 28 de enero y desde ahí se contabilizaron los días después de aplicados los tratamientos (DDT). Cuando se alcanzó el potencial hídrico esperado, se dio paso a evaluar los días después de aplicada la recuperación (DDR).

Determinaciones

Potenciales Hídricos

Se determinaron por medio de una cámara de presión, tipo Scholander (Scholander et al., 1965) (PMS Instrument, 600D, USA). Los potenciales hídricos de pre alba (Ψ_{pd}) se determinaron a las 6 AM, mientras que los de tallo (Ψ_{stem}) y hojas (Ψ_{leaf}), se midieron a medio día solar. Para las mediciones de potenciales de tallo, las hojas fueron cubiertas con bolsas plásticas aluminizadas (PSM Instrument, USA) una hora antes de la medición, y para los potenciales de hoja, estas fueron retiradas de las plantas e inmediatamente se les determinó su potencial hídrico. Estas

determinaciones se realizaron una vez por semana, por el lado de la espaldera expuesto a la luz del sol.

Potencial osmótico

Para conocer el potencial de solutos en hojas, las muestras fueron previamente recolectadas al terminar las mediciones diarias (15:00 hrs). Estas hojas fueron desprendidas de las plantas y de inmediato congeladas en nitrógeno líquido y almacenadas en un congelador a $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Luego, las muestras se descongelaron y, de cada muestra, se obtuvo una fracción líquida del molido de hoja que fue colocada en un disco de papel de filtro en la celda de un psicrómetro (Wescor, HR33T, US) y se midió su potencial osmótico.

Fotosíntesis

Con una frecuencia semanal, se determinó la actividad fotosintética (A_N), conductancia estomática (g_s) y transpiración (E), en una hoja por planta, en hojas expuestas al sol, por medio de un analizador infrarrojo de gases (IRGA), (ADC LCi, UK). Las determinaciones se realizaron a las 9:00, 11:00, y 13:00 horas.

Parámetros derivados de la fluorescencia de la clorofila

La fluorescencia de la clorofila fue determinada por medio de un fluorómetro de pulso modulado (Hansatech, FMS1, UK) una vez a la semana en ciclos desde las 7:00 y las 14:00 horas. Por este método, se determinó fotoinhibición, quenching fotoquímico y no fotoquímico de la fluorescencia de clorofilas, entre otros, como se detalla a continuación:

Fotoinhibición (f_v/f_m)

La fotoinhibición se determinó por medio de la recuperación del parámetro F_v/F_m . Para ello, se obtuvieron la fluorescencia mínima (F_o), máxima (F_m) y variable (F_v), para lo cual las hojas fueron 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 ($0,1\text{ }\mu\text{mol}$ de fotones $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) obteniendo F_o . Inmediatamente después, se sometió a un pulso de luz saturante de $3000\text{ }\mu\text{mol}$ de fotones $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ obteniendo F_m . Por medio de la diferencia ($F_m - F_o$) se calculó la variable F_v . La relación F_v/F_m , se utilizó para determinar si la hoja analizada

presentaba algún grado de fotoinhibición, al resultar en un valor menor que 0,83 (Baker, 2008). Esta medición se realizó a las 7:00 horas.

Φ PSII, qP y NPQ.

Luego de las mediciones en hojas sometidas a la oscuridad, estas fueron adaptadas a la luz, para ser iluminadas con un haz de luz actínica ($680 \mu\text{mol}$ de fotones $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) obteniendo F_s e inmediatamente después se sometieron a un pulso de luz saturante ($3000 \mu\text{mol}$ de fotones $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) obteniendo F_m' y, por último, previamente oscureciendo la muestra de hoja durante 30 segundos se sometió a un haz de luz roja lejana de baja intensidad ($0,1 \mu\text{mol}$ de fotones $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) obteniendo F_o' . Estas mediciones se efectuaron a las 9:00, 11:00 y 13:00 horas.

Para determinar Φ PSII, qP y NPQ se utilizaron las siguientes ecuaciones descritas por Maxwell y Johnson (2000):

$$\begin{aligned}\Phi\text{PSII} &= (F_m' - F_s) / F_m' \\ \text{qP} &= (F_m' - F_s) / (F_m' - F_o') \\ \text{NPQ} &= (F_m - F_m') / F_m\end{aligned}$$

Contenido de clorofila

Las hojas en donde se evaluaban los parámetros de fluorescencia fueron recolectadas al terminar las mediciones diarias (15:00 hrs) para determinar el contenido de clorofila posteriormente. Estas hojas fueron desprendidas de las plantas y de inmediato congeladas en nitrógeno líquido y almacenadas en un congelador a -80°C .

Para la extracción de clorofila se tomó $0,1 \text{ g}$ de hoja fresca y 5 mL de acetona fría al 80% y se procedió a moler en un mortero, de modo que los pigmentos salieran al exterior y se disolvieran en acetona para luego ser centrifugada y posteriormente leer la absorbancia de los pigmentos fotosintéticos en espectrofotómetro (SHIMADZU, UV-1601).

El contenido de clorofilas se estimó de acuerdo con la fórmula de Lichtenthaler et al. (2001)

$$\text{Ca } (\mu\text{g mL}^{-1}) = 12,25 (A663) - 2,79 (A646)$$

$$\text{Cb } (\mu\text{g mL}^{-1}) = 21,50 (A646) - 5,10 (A663)$$

Porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica

Al finalizar el experimento, se seleccionaron brotes en cada uno de los bloques para luego ser cortados y almacenados inmediatamente en un recipiente oscuro y que aseguraba la hidratación de los brotes para así ser transportados hasta el laboratorio para el análisis.

Para la determinación del porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica se extrajo una muestra por cada tratamiento y por cada repetición. Los sarmientos se almacenaron bajo el agua para luego de una hora ser cortados de tal manera de tener una muestra con aproximadamente 10 cm de largo. Esta medición se realizó con un flujímetro de alta precisión (XYLEM-Plus, Fr) de acuerdo a la metodología descrita por Sperry et al. (1988) que consiste en la siguiente fórmula:

$$PLC = 100 * (1 - K' / K'')$$

Donde:

K': Corresponde a la conductividad hidráulica del sarmiento (LP)

K'': Corresponde a la conductividad hidráulica del sarmiento obtenidos al lavar los segmentos durante 2 min a un mínimo de 0,12 MPa para eliminar cualquier embolia aérea preexistente.

Parámetros de cosecha

Al término de las mediciones se evaluó el número de racimos por planta y se masaron en una balanza de precisión (EUROLAB, JA-303P, DE). Posteriormente se evaluó la masa de 100 bayas escogidas aleatoriamente, además del volumen de 100 bayas. Por otra parte, se procedió a formar un mosto para luego con un refractómetro manual (PCE instruments, PCE-018, ES) determinar el contenido sólido solubles.

Análisis estadístico

Los datos fueron analizados a través de un modelo lineal mixto. Para el análisis de los datos se utilizó el software estadístico Infostat® versión 2018 y las gráficas se realizaron en el software Microsoft Excel.

RESULTADOS

Información climática

El presente ensayo se inició durante el mes de enero y terminó los primeros días de marzo, en donde se realizó la cosecha. La información climática durante el ensayo se observa en las figuras 1 y 2, con datos provenientes del Centro Regional de Investigación La Platina, perteneciente al Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA) ubicada en la región Metropolitana.

Las temperaturas máximas de enero y febrero de 2019 (Fig. 1), fueron superiores en 3,5 °C y 2 °C al promedio de las máximas temperaturas que se registraron entre el año 2014 y 2018 en esos mismos meses. La temperatura mínima diaria se registró entre las 5:00 y 6:00 horas, justo a la hora de las mediciones de potenciales hídricos de pre-alba y rendimiento cuántico máximo del PSII. Eso sí, las temperaturas mínimas de enero y febrero del año 2019 fueron similares al promedio de las temperaturas mínimas de los mismos meses en los últimos 5 años (Fig. 1).

La humedad relativa promedio del ambiente (Fig. 2) fue de 49,4% en enero de 2019, la cual fue 5.68 % menor al promedio de los últimos 5 años para ese mismo mes. También se observa una disminución de humedad para el mes de febrero de 2019, donde la disminución con respecto a los últimos años fue de un 4%. La humedad máxima diaria se registró entre las 5:00 y 6:00 horas, en donde se registraron los potenciales de pre alba y la humedad mínima diaria se registró entre las 14:00 y a 15:00 horas.

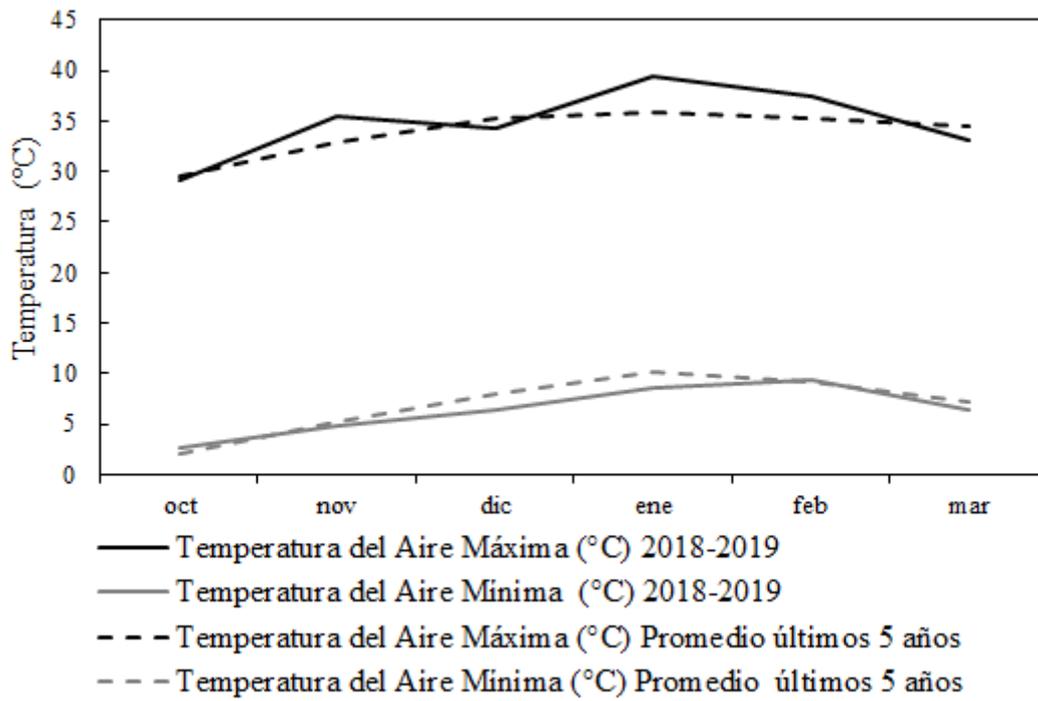


Figura 1. Temperaturas máximas y mínimas (°C) de temporada 2018-2019 y promedio últimos 5 años.

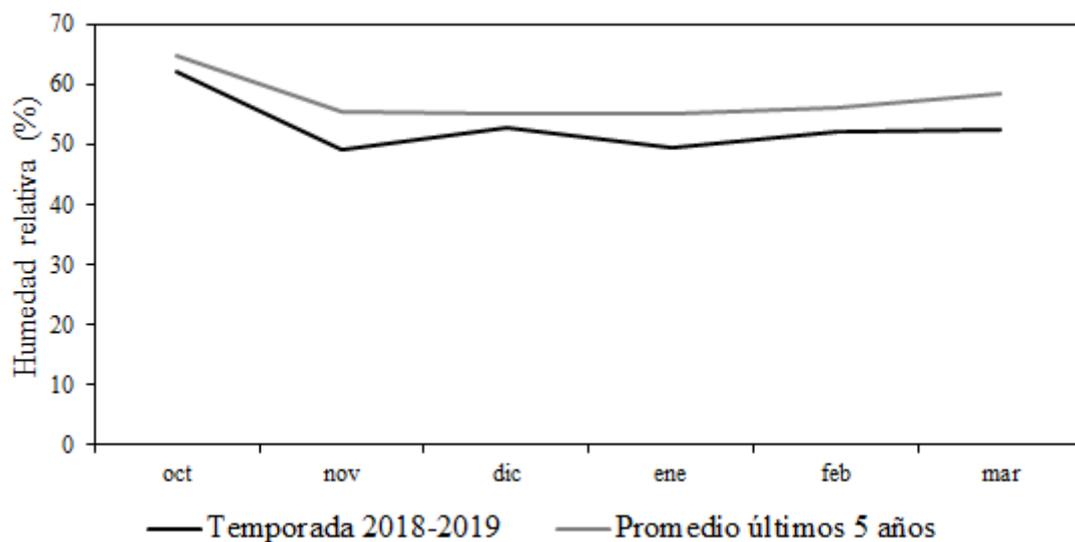


Figura 2. Humedad relativa (%) de temporada 2018-2019 y promedio últimos 5 años.

Potenciales hídricos (ψ)

Antes de comenzar las mediciones, se suspendió el riego en los tratamientos de sequía por un período de 10 días para los dos cultivares. Luego de los 10 días desde de la suspensión de riego, en Ch (Fig. 3A) se observaron diferencias significativas en los niveles de ψ_{pd} entre los tratamientos de riego y sequía, en donde el tratamiento de sequía obtuvo valores más negativos. Lo mismo sucede 13 días después de aplicados los tratamientos en donde el tratamiento de sequía paso de los -0,68 MPa a -0,81 MPa. Luego de restituir el riego se mantiene las diferencias significativas entre ambos tratamientos, pero en el caso del tratamiento que recuperó su riego, este pasó de -0,8 MPa a -0,25 MPa aproximadamente. Para el ensayo 2, y luego de 4 días de aplicados los tratamientos, el tratamiento con estrés alcanzó valores de -0,14 MPa, tratamiento que solo se diferenció del tratamiento control 8 días después, en donde este mismo, alcanzó valores de -0,17 MPa.

Para CS (Fig. 4A), a lo largo de la temporada se observaron diferencias significativas entre los tratamientos en cada una de las mediciones de ψ_{pd} , salvo en la medición de recuperación (6 DDR) en donde no hubo diferencia significativa entre los tratamientos. El tratamiento sin riego alcanzó al principio del experimento -0,3 MPa, lo que se mantuvo constante hasta 34 días después de aplicados los tratamientos. Por otro lado, las plantas control, 10 días desde aplicados los tratamientos mostraron valores de -0,2 MPa aproximadamente, llegando a -0,1 MPa a 34 días de aplicados los tratamientos.

Para el primer ensayo de Ch (Fig. 3 B y C) y a 10 días de aplicados los tratamientos, no se observaron diferencias significativas entre ellos en los ψ_{stem} y ψ_{leaf} , pero se registraron los ψ_{stem} más negativos para ambos tratamientos a lo largo del experimento. En esta determinación el ψ_{stem} de ambos tratamientos fue más negativo que el ψ_{leaf} . Donde sí se encontraron diferencias significativas, fue a 13 días de aplicados los tratamientos en donde las plantas con estrés obtuvieron ψ_{stem} y ψ_{leaf} , de -1,6 MPa aproximadamente. Para la medición de recuperación los tratamientos se comportaron de igual forma, alcanzando -0,7 MPa en el ψ_{stem} y -0,8 MPa en el ψ_{leaf} .

Para el ensayo 2, al principio del experimento no se encontraron diferencias en el ψ_{stem} (Fig. 3 B), en donde ambos tratamientos a tan solo 4 días de aplicados alcanzaron potenciales de -0,8 MPa. No obstante, en el ψ_{leaf} (Fig. 3 C), el tratamiento con estrés obtuvo potenciales de -0,9 MPa en comparación al control que obtuvo -0,6 MPa, diferencia que fue estadísticamente significativa. A 8 días de aplicados los tratamientos, las plantas con estrés se diferenciaron de los tratamientos control en los ψ_{stem} y ψ_{leaf} , alcanzando -1,1 MPa y -1,2 MPa respectivamente.

Contrario a lo que se observó en Ch, en CS (Fig. 4 B) se encontraron diferencia a los 14 y 27 días después de aplicados los tratamientos, mediciones en donde las plantas con el tratamiento de sequía solo alcanzaron ψ_{stem} de -1,2 y -1,3 MPa respectivamente. Si bien 34 días después de aplicados los tratamientos no se encontraron diferencias, si fue posible observar el valor más alto de ψ_{stem} que fue precisamente de -1,15 MPa para plantas estresadas. Para la medición de recuperación, pasado 6 días, se observaron diferencias significativas, no obstante, el tratamiento con estrés se mantuvo en -1,16 MPa.

Para los ψ_{leaf} (Fig. 4 C) fue posible encontrar diferencias desde los 10 días de la aplicación de los tratamientos, en donde los tratamientos con sequía alcanzaron -1,3 MPa, estas diferencias se mantuvieron hasta 34 días después de aplicados los tratamientos, en donde las plantas con estrés siguieron mostrando valores similares a las otras mediciones, específicamente en esta medición se alcanzaron potenciales de -1,2 MPa. En recuperación los tratamientos se comportaron de igual forma, no mostrando diferencias significativas.

Potencial Osmótico

Luego de 10 días de aplicados los tratamientos, no se observaron diferencias en el potencial osmótico por parte de las plantas estresadas de Ch (Fig. 5 A) y ambos tratamientos alcanzaron valores de -1 MPa en promedio. Si bien hasta los 13 días no se observaron cambios en el potencial osmótico en las plantas estresadas, si fue posible observarlos en la determinación de recuperación, en donde las plantas que estuvieron sometidas a estrés disminuyeron aún más su potencial osmótico, llegando a alcanzar -1,56 MPa. Para el segundo ensayo de Ch, ambos tratamientos alcanzaron el mismo potencial osmótico, -1,35 MPa en promedio.

A pesar de no encontrar diferencias al inicio del experimento en Ch, en CS (Fig. 5 B) a 10 días de aplicados los tratamientos, si fue posible observar una disminución en el potencial osmótico por parte de las plantas estresadas, en donde estas mostraron valores de -1,08 MPa. Posteriormente a los 27 días de aplicados los tratamientos, se observó una disminución del ψ osmótico en el tratamiento control, el cual alcanzó un valor de -1,58 MPa, y el menor valor observado en este cultivar y fue estadísticamente diferente al tratamiento de sequía. Ya finalizando el experimento, luego de 34 días, ambos tratamientos exhibieron potenciales osmóticos de -1,17 MPa en promedio. De igual forma, ya en recuperación, ambos tratamientos mostraron iguales ψ osmótico, alcanzando -1,14 MPa en promedio.

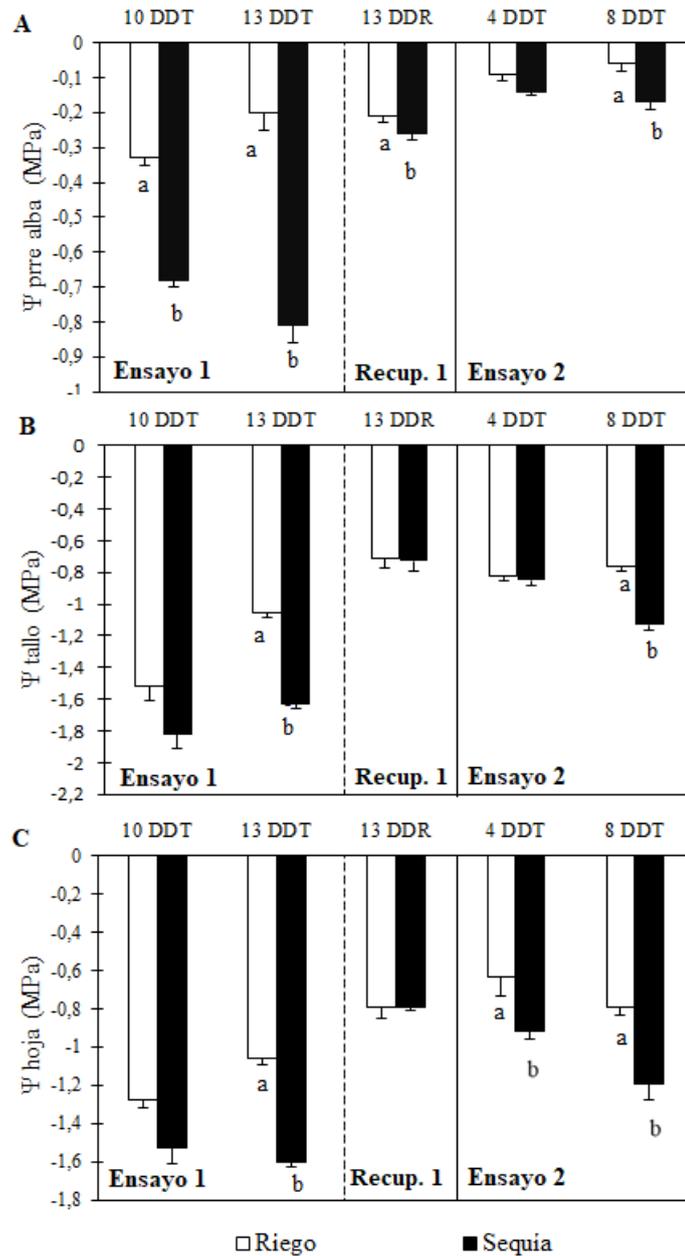


Figura 3. Potenciales hídricos en 'Chardonnay'. A: Potencial hídrico de pre alba (ψ_{pd}) B: Potencial hídrico de tallo (ψ_{stem}) y C: Potencial hídrico de hoja (ψ_{leaf}). DDT: días después de aplicados los tratamientos y DDR: días después de la restitución del riego. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos, para una misma fecha de medición. Las barras de error indican error estándar.

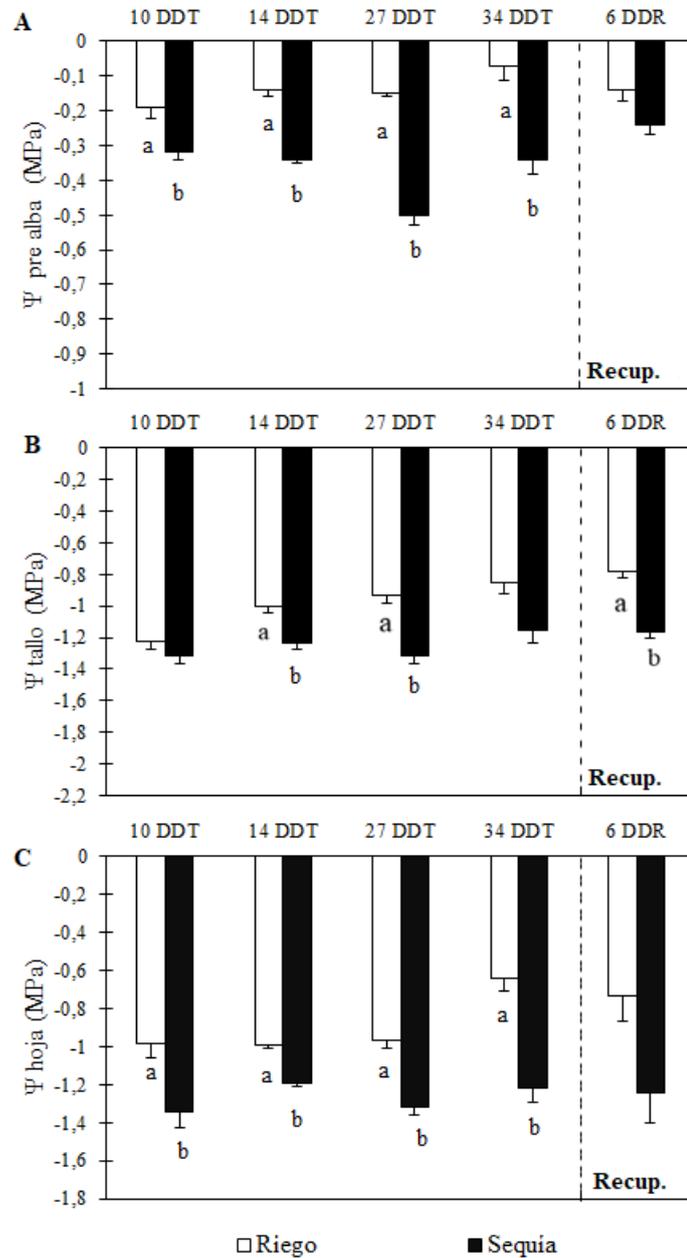


Figura 4. Potenciales hídricos en ‘Cabernet Sauvignon’. A: Potencial hídrico de pre alba (ψ_{pd}) B: Potencial hídrico de tallo (ψ_{stem}) y C: Potencial hídrico de hoja (ψ_{leaf}). DDT: días después de aplicados los tratamientos y DDR: días después de la restitución del riego. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos, para una misma fecha de medición. Las barras de error indican error estándar.

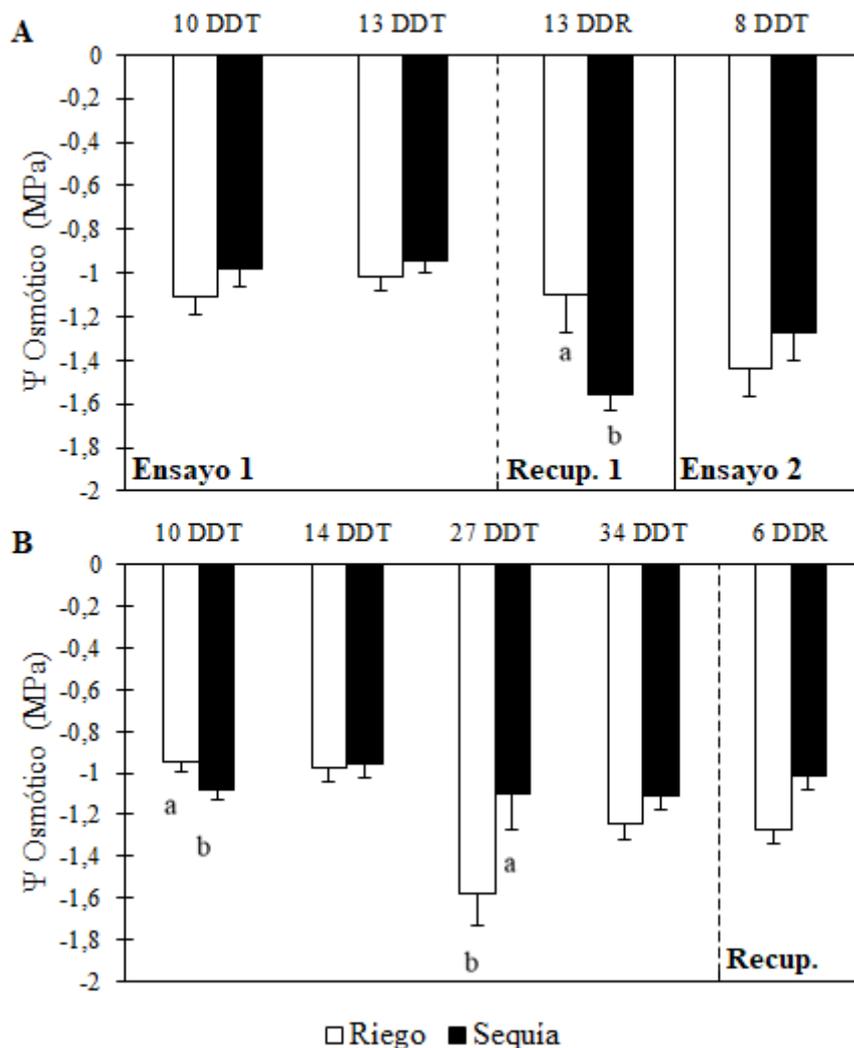


Figura 5. Potencial osmótico. A: 'Chardonnay'. B: 'Cabernet Sauvignon'. DDT: días después de aplicados los tratamientos y DDR: días después de la restitución del riego. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos, para una misma fecha de medición. Las barras de error indican error estándar.

Intercambio de gases

Producto de las condiciones ambientales imperantes, de inmediato de los 10 días de iniciado los tratamientos, las plantas de Ch estresadas (Fig. 6 A), temprano en la mañana y a media mañana alcanzaron valores significativamente menores de g_s , aproximadamente $50 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ contra $130 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en promedio del tratamiento bien regado. Sin embargo, a medio día solar la conductancia de las plantas control disminuyó sin diferencias con el tratamiento de sequía, alcanzando entre ambos un valor de g_s promedio de $58 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Luego de 13 días, ambos tratamientos se comportaron de manera similar sin diferencias significativas a lo largo del día, alcanzando un valor promedio de g_s $70 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ entre ambos tratamientos. Cuando se implementó la recuperación a media mañana, el tratamiento que no había tenido riego aumentó su g_s superando al control, alcanzando $173 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, demostrando así diferencias significativas con respecto al control. Para el segundo ensayo fue posible comenzar a observar diferencias significativas a 8 días de aplicados los tratamientos a media mañana y a medio día solar, donde las plantas estresadas alcanzaron en promedio $80 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ entre ambos tratamientos, lo que fue menor con respecto a la g_s de las plantas control.

Por otra parte, luego de 10 días, las plantas estresadas de CS (Fig. 6 B) disminuyeron sus valores de g_s a media mañana y a medio día solar, alcanzando en promedio $80 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, lo que fue significativamente diferente a los $130 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ que alcanzaron las plantas bien regadas. Si bien se mantiene estas diferencias 14 días después de aplicados los tratamientos, las g_s de los tratamientos con estrés disminuyeron con respecto a la medición anterior y estuvieron cercanos a los $67 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Hasta media mañana luego de 34 días, las plantas de ambos tratamientos alcanzaron g_s de $115 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en promedio. En la determinación de recuperación, temprano en la mañana y a medio día solar, las plantas a las que se le repuso el riego no lograron el mismo desempeño que las plantas control, alcanzando en promedio $52 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de valor de g_s .

La transpiración (E) en el caso de Ch (Fig. 7 A) sigue el mismo patrón que g_s , encontrando diferencias temprano en la mañana y a media mañana a 10 días desde aplicados los tratamientos, aquí los tratamientos con estrés alcanzaron un valor en promedio de E de $1,9 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, no obstante, en la medición de recuperación las plantas que fueron sometidas a estrés se comportaron de igual forma que el control. De la misma manera, siguiendo el patrón de g_s y a 8 días de aplicados los tratamientos, las plantas sometidas a estrés mostraron valores de $1,85 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ que fueron estadísticamente menores a las plantas control.

Para CS (Fig. 7 B) la tendencia de la E a lo largo del día siguió un patrón en los tratamientos de riego, en donde comenzó a aumentar desde temprano en la mañana hasta medio día. Inmediatamente de los 10 días de iniciado el ensayo, a media mañana y a medio día solar los tratamientos de sequía disminuyeron su E, siendo significativamente diferente al control, alcanzando en promedio $3,4 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Seguido de esta medición, a 14 días después de aplicados los tratamientos, a medio día solar las plantas estresada disminuyeron su E, diferenciándose del control. 27 y 34 días después, esta diferencia se encontró más temprano, a media mañana donde en promedio las plantas estresadas alcanzaron $1,97 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Para la recuperación temprano en la mañana y a medio día solar, las plantas que estuvieron sometidas al estrés hídrico no pudieron igualar a el tratamiento control alcanzando $1,7 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Para la asimilación neta de CO_2 (A_N) en el cultivar de Ch (Fig. 8 A), tan solo a 10 días de aplicados los tratamientos, las plantas sometidas a estrés mostraron valores bajos e incluso valores negativos, lo que fue estadísticamente diferente al desempeño de las plantas control. En esta evaluación, los valores más altos de asimilación se alcanzaron temprano en la mañana, en donde las plantas control alcanzaron un valor de $7 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en contraste con los $3 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de las plantas con estrés. Si bien a 13 días de aplicados los tratamientos no se observaron diferencias en el desempeño entre ambos tratamientos, a 13 días luego de la restitución del riego si fue posible observar cómo el tratamiento que había estado expuesto a un estrés incrementó su A_N superando al tratamiento control a media mañana, alcanzando $12,15 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Para el último ensayo a 8 días de aplicados los tratamientos, a medio día solar las plantas con estrés alcanzaron $5,2 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, no siendo capaces de igualar los $6,8 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de las plantas control.

La tendencia de A_N disminuir a media mañana y a medio día al principio de iniciado el estrés (Fig. 8 B), también se repite 14 días después de la aplicación de estos. Si bien el valor más bajo que se observó en 10 DDT a mediodía fue de $2,4 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a los 14 DDT, los valores de A_N de plantas estresadas a las mismas horas anteriormente mencionadas fueron similares, aproximadamente de $5,3 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en promedio. Los valores observados al inicio del experimento en las plantas control son similares a los alcanzados 14 días después de aplicados los tratamientos, donde alcanzaron un valor de $8,9 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en promedio.

Aunque a 27 días después de aplicados los tratamientos a media mañana y a medio día no fue posible encontrar diferencias entre los tratamientos, se comenzaron a observar diferencias temprano en la mañana, en donde el tratamiento con estrés demostró una disminución de la A_N con respecto al testigo. Aun así, este tratamiento alcanzó valores de $6,45 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, que fueron similares a las mediciones anteriores. A 6 días de iniciada la recuperación, el tratamiento con sequía no fue capaz de alcanzar la A_N de $9,75 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ del tratamiento que había tenido un riego permanente.

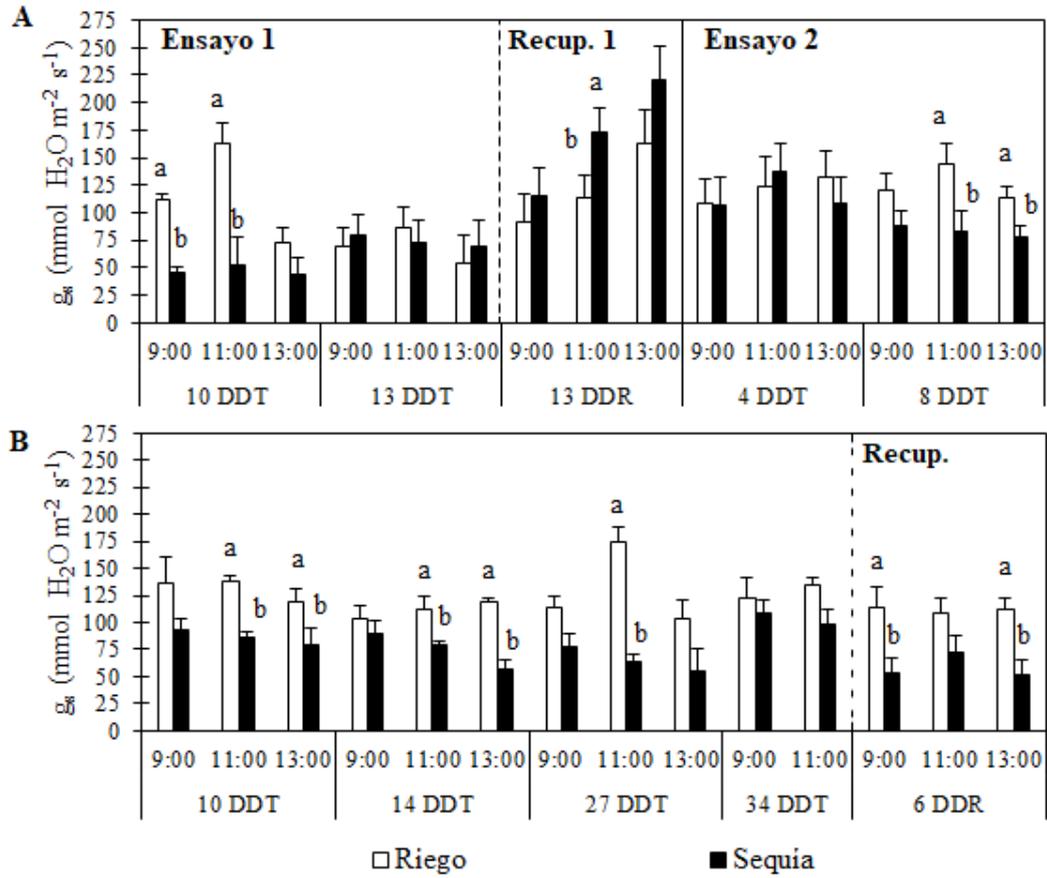


Figura 6. Conductancia estomática (g_s). A: 'Chardonnay' B: 'Cabernet Sauvignon'. DDT: días después de aplicados los tratamientos y DDR: días después de la restitución del riego. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,1$) entre tratamientos, para una misma fecha y hora de medición. Las barras de error indican error estándar.

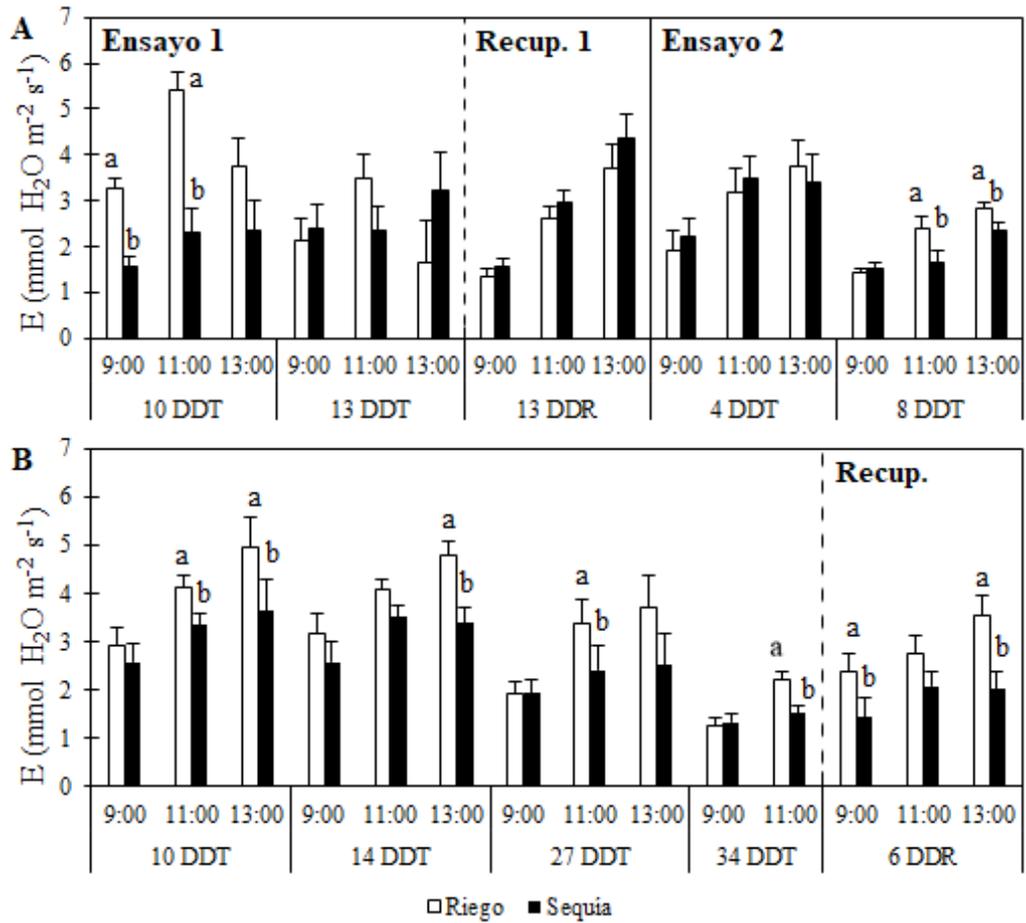


Figura 7. Transpiración (E). A: 'Chardonnay' B: 'Cabernet Sauvignon'. DDT: días después de aplicados los tratamientos y DDR: días después de la restitución del riego. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,1$) entre tratamientos, para una misma fecha y hora de medición. Las barras de error indican error estándar.

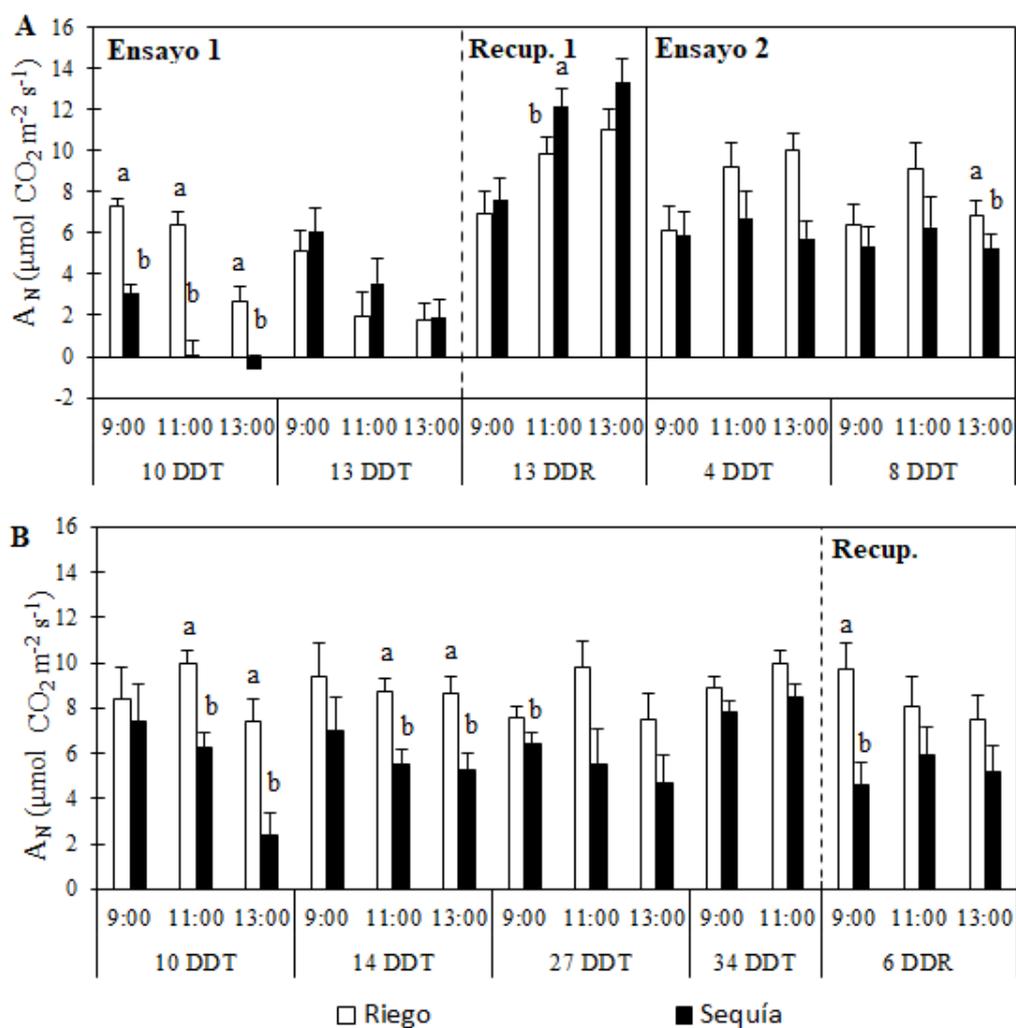


Figura 8. Asimilación neta de CO₂ (A_N). A: 'Chardonnay' B: 'Cabernet Sauvignon'. DDT: días después de aplicados los tratamientos y DDR: días después de la restitución del riego. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,1$) entre tratamientos, para una misma fecha y hora de medición. Las barras de error indican error estándar.

Eficiencia del uso del agua intrínseca e instantánea

Comenzado el experimento a medio día solar se observó una disminución de la eficiencia del uso del agua intrínseca (A_N/g_s) en las plantas estresadas en Ch (Fig. 9 A), demostrando valores negativos. Si bien a 13 días de aplicados los tratamientos no se observaron diferencias entre ambos, en la recuperación, temprano en la mañana y a media día solar las plantas que estuvieron sometidas a estrés no fueron capaces de aumentar su eficiencia igualando al tratamiento control. Para el segundo ensayo no se observaron diferencias e independiente de tratamiento, estas alcanzaron una eficiencia de $0,06 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ en promedio.

En Cs (Fig. 9 B), por su parte comenzado el ensayo y temprano en la mañana y a media mañana, las plantas con estrés incrementaron su eficiencia del uso del agua intrínseca (A_N/g_s), superando significativamente a las plantas control con valores en promedio de $0,075 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, en promedio. Luego, temprano en la mañana y a 14 días de aplicados los tratamientos, las plantas estresadas también incrementaron sus valores de A_N/g_s , no obstante 34 días después, las plantas estresadas aumentaron su A_N/g_s sobrepasando a las plantas control y alcanzando valores de $0,09 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$. pero esta diferencia se encontró a media mañana. Ya en la determinación de recuperación no se observan diferencias.

Con respecto a la eficiencia del uso del agua instantánea (A_N/E), en Ch (Fig. 10 A), similar a los que pasa en A_N/g_s se observan las mismas diferencias, en donde la mayor eficiencia las alcanza las plantas control. Para el segundo ensayo si bien no se observan diferencias significativas, si se observa una tendencia a la disminución de la A_N/E durante el día.

En tanto en Cs (Fig. 10 B), es posible observar una tendencia al aumento en la eficiencia del uso del agua instantánea a lo largo del experimento y una disminución de la eficiencia durante el día. Las diferencias encontradas a los 10, 14 y 27 días después de aplicados los tratamientos fueron producto del mejor desempeño que obtuvieron los tratamientos de riego versus los tratamientos de sequía. En recuperación temprano en la mañana, las plantas estresadas no fueron capaces de alcanzar los valores de $4,31 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ que alcanzaron las plantas control, mostrando una menor A_N/E .

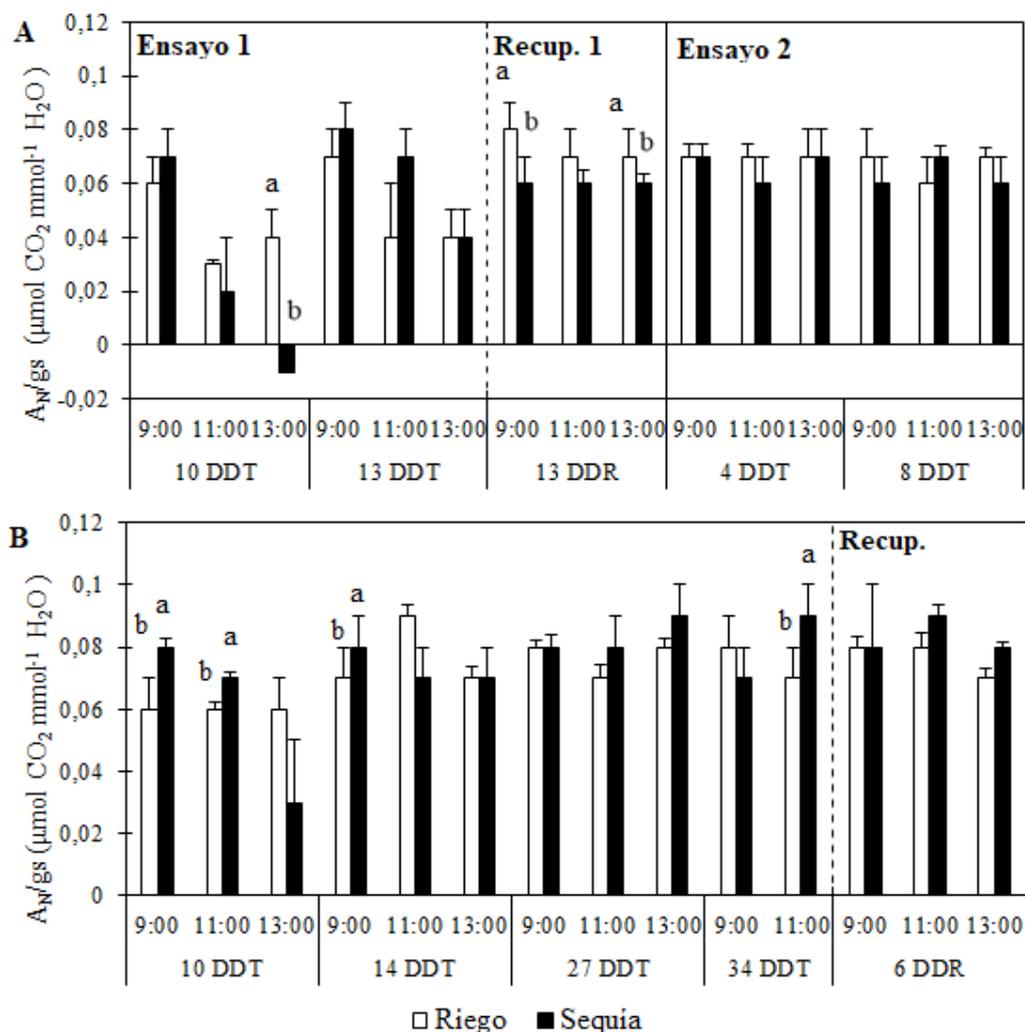


Figura 9. Eficiencia del uso del agua intrínseca (A_{N/g_s}). A: 'Chardonnay' B: 'Cabernet Sauvignon' DDT: días después de aplicados los tratamientos y DDR: días después de la restitución del riego. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,1$) entre tratamientos, para una misma fecha y hora medición. Las barras de error indican error estándar.

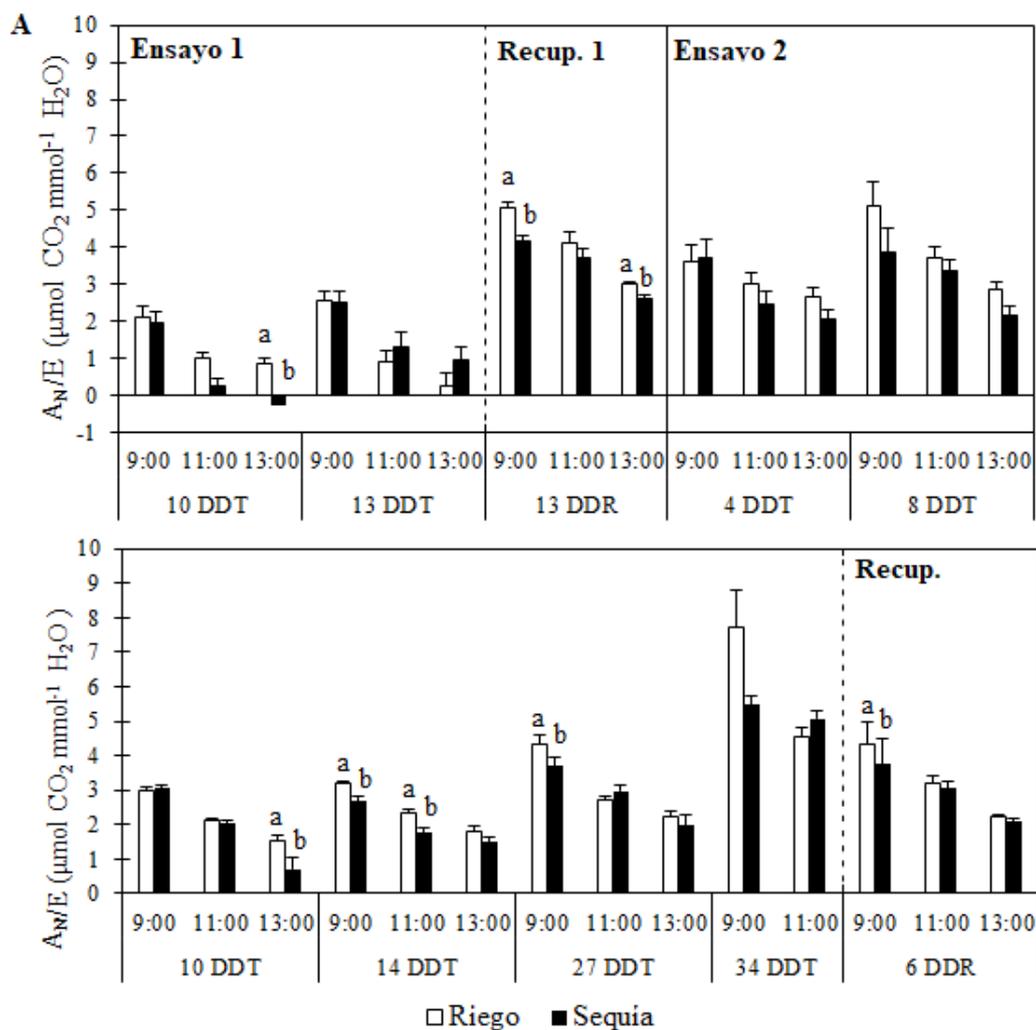


Figura 10. Eficiencia del uso del agua instantánea (A_N/E). A: ‘Chardonnay’ B: ‘Cabernet Sauvignon’ DDT: días después de aplicados los tratamientos y DDR: días después de la restitución del riego. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,1$) entre tratamientos, para una misma fecha y hora medición. Las barras de error indican error estándar

Parámetros derivados de la fluorescencia de la clorofila

En ambos ensayos de Ch (Fig.11 A) y en el ensayo de Cs (Fig. 11 B) no se observaron diferencias entre los tratamientos en el rendimiento cuántico máximo del PSII (F_v/F_m). Para el cultivar Ch el valor más bajo observado fue de 0,81 en el tratamiento de riego, 13 días luego de la reposición del riego. En Cs se observó algo similar, el menor valor observado fue en el tratamiento se sequía en la medida de recuperación, cuyo valor fue de 0,83.

El quenching o apagamiento fotoquímico (qP) de Ch (Fig. 12 A) solo demostró diferencias en la evaluación de recuperación en donde a media mañana, las plantas estresada disminuyeron su qP, alcanzando un valor de 0,4. Este último valor fue frecuente en las determinaciones de 10 y 13 días de aplicados los tratamientos temprano en la mañana y a media mañana. Para el segundo ensayo, a 4 días de iniciados los tratamientos a medio día solar, los tratamientos de sequía redujeron su qP y no fueron capaces de igualar el qP de 0,75 del tratamiento con riego permanente. No obstante, a 8 días de aplicados los tratamientos, temprano en la mañana, las plantas que estaban sometidas a estrés aumentaron el valor de qP superando a las plantas control que alcanzaron el valor de 0,41.

Al contrario de Ch, en Cs (Fig. 12 B) sí fue posible observar diferencias en el quenching o apagamiento fotoquímico (qP) a solo 14 días de aplicados los tratamientos. En esta ocasión las plantas con estrés disminuyeron su qP a medio día solar y no fueron capaces de igualar los valores de 0,84 de las plantas control. Esta diferencia se vuelve a observar a los 34 días de aplicados los tratamientos, en donde el tratamiento control muestra valores de 0,7 comparado con los 0,58 del tratamiento de sequía. Para la evaluación de recuperación, a media mañana, las plantas con estrés superaron a las plantas control alcanzando valores de 0,74.

Opuesto a lo que se observa en los valores de qP, temprano en la mañana las plantas estresadas de Ch (Fig. 13 A) aumentaron su nivel de apagamiento no fotoquímico (NPQ) alcanzando valores de 6,9. Luego, pasado los 13 días, esta diferencia se presentó a medio día solar, en donde los tratamiento con estrés siguen superando al tratamiento de sequía, llegando a valores de 7,8. Cuando se evaluó la recuperación de estos tratamientos, a media mañana y a medio día solar, las plantas con estrés se destacaron por sobre el control, con mayores valores de NPQ. En el segundo ensayo, solo se encontraron diferencias temprano en la mañana y a media mañana, en donde las plantas con estrés siguen demostrando mayores valores de NPQ a 4 días de aplicados los tratamientos.

Si bien a media mañana, al inicio del experimento y a 27 días de iniciado el experimento se pudieron observar incrementos en el apagamiento no fotoquímico (NPQ) en plantas estresadas de Cs (Fig. 13 B), fue posible también, observar a 34 días de iniciado los tratamientos, que las plantas estresadas disminuyeron su NPQ a medio día solar con valores inferiores al tratamiento control. Cabe señalar que en las primeras determinaciones mencionadas las plantas estresadas alcanzaron valores de 6,89 y 9,1 luego de 10 y 27 días respectivamente. En recuperación, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos.

Tuvieron que pasar 13 días para que, a medio día solar, las plantas estresadas de Ch (Fig. 14 A) disminuyeran su rendimiento cuántico del PSII (Φ PSII) mostrando valores de 0,18 en contra de los 0,3 del tratamiento control. Para luego de 13 días de la reposición de riego a media mañana, los tratamientos que habían estado sometidos a estrés hídrico no fueron capaces de alcanzar el rendimiento cuántico de las plantas control que fue de 0,27. Para el segundo ensayo a media mañana, las plantas con suspensión de riego aumentaron su Φ PSII superando al tratamiento control con valores de 0,35, lo que se vuelve a repetir, cuando a 8 días, estas plantas volvieron a superar el control, ahora mostrando valores de 0,45, dichos valores, fueron los más altos observados en este cultivar.

En Cs (Fig. 14 B) a solo 10 días de iniciadas las mediciones a medio día solar, fue posible observar la disminución en el rendimiento cuántico del PSII (Φ PSII) de las plantas sometidas a estrés, con valores de 0,25. A esta misma hora, ahora a 14 días de iniciados los tratamientos se vuelven a repetir estas diferencias, en donde las plantas con estrés solo logran un Φ PSII de 0,3 versus un 5,1 de las plantas control. Si bien a 27 y 34 no se observan diferencias en el rendimiento cuántico, si se observan en la determinación de recuperación, en la cual a media mañana las plantas que habían estado sometidas a estrés disminuyeron su Φ PSII. No obstante, a medio día solar estas mismas plantas superaron al control, mostrando valores de 0,44.

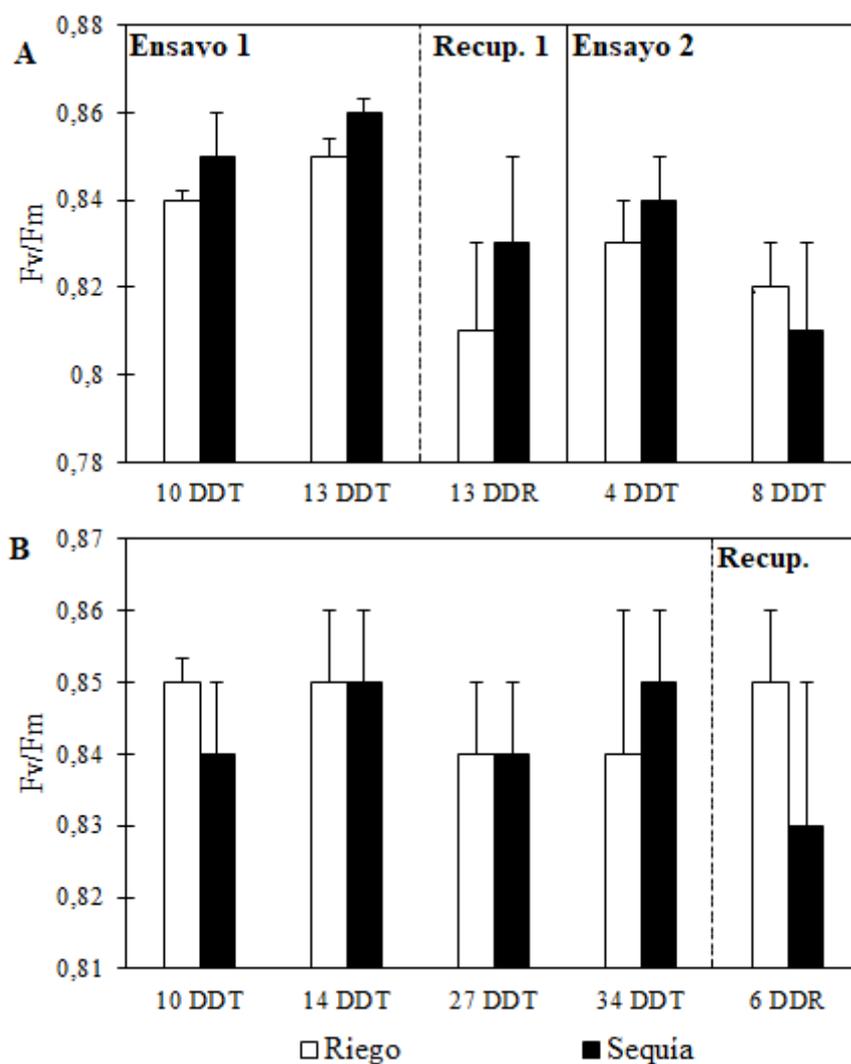


Figura 11. Rendimiento cuántico máximo del PSII (F_v/F_m). A: ‘Chardonnay’ y B: ‘Cabernet Sauvignon’. DDT: días después de aplicados los tratamientos y DDR: días después de la restitución del riego. Letras minúsculas diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos, para una misma fecha de medición. Las barras de error indican error estándar.

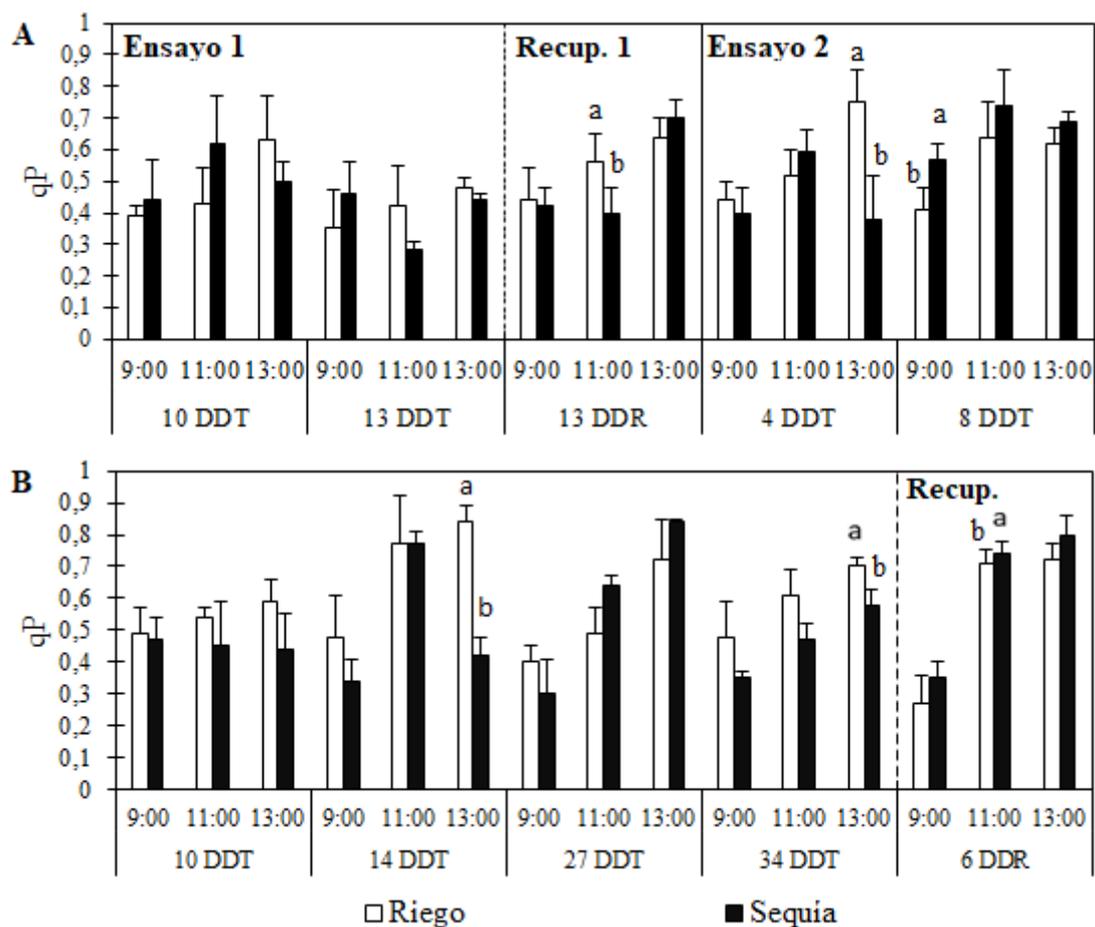


Figura 12. Quenching o apagamiento fotoquímico (qP). A: 'Chardonnay' y B: 'Cabernet Sauvignon'. DDT: días después de aplicados los tratamientos y DDR: días después de la restitución del riego. Letras minúsculas diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos, para una misma fecha y hora de medición. Las barras de error indican error estándar.

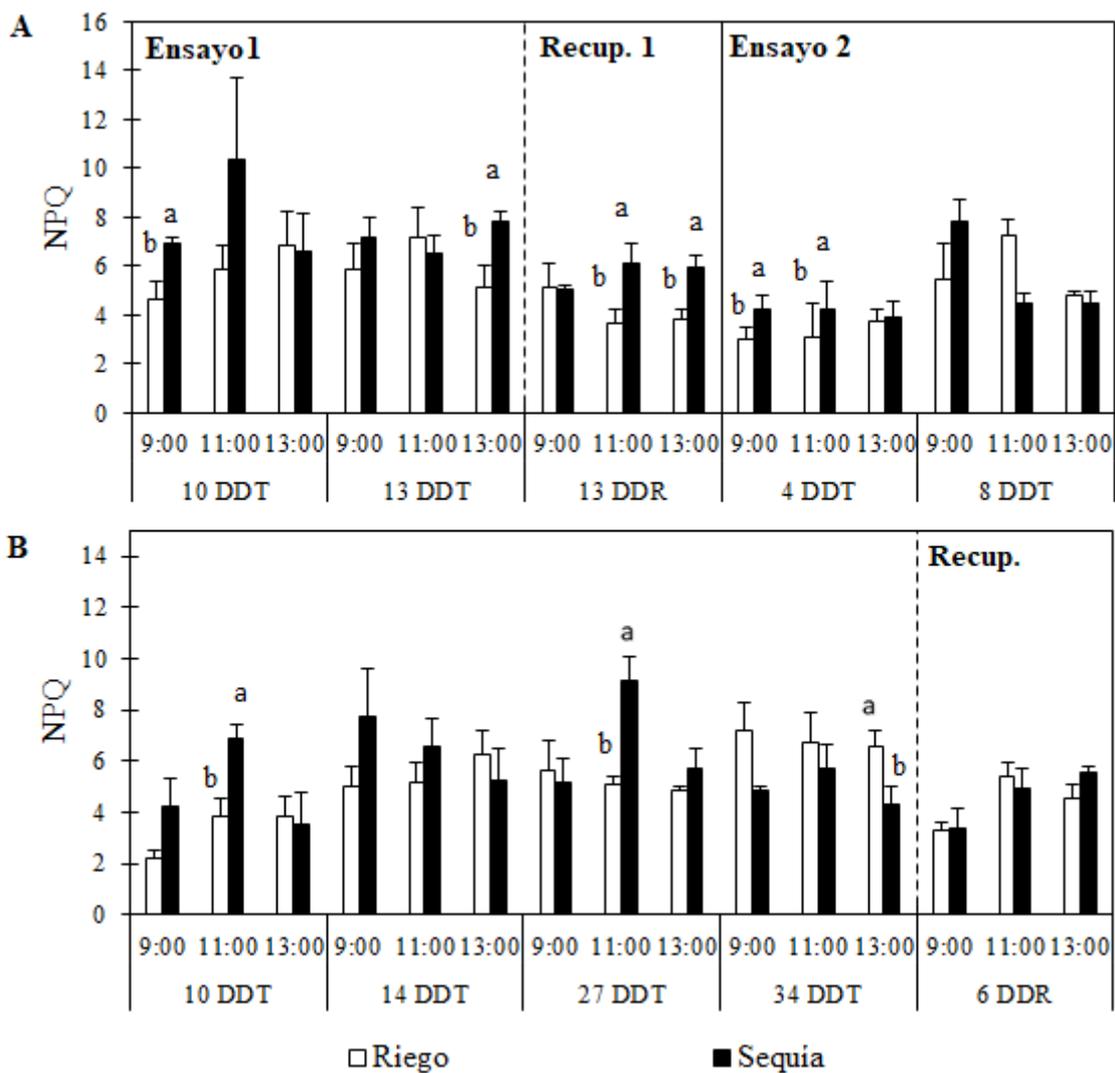


Figura 13. Apagamiento no fotoquímico (NPQ). A: 'Chardonnay' y B: 'Cabernet Sauvignon'. DDT: días después de aplicados los tratamientos y DDR: días después de la restitución del riego. Letras minúsculas diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos, para una misma fecha y hora de medición. Las barras de error indican error estándar.

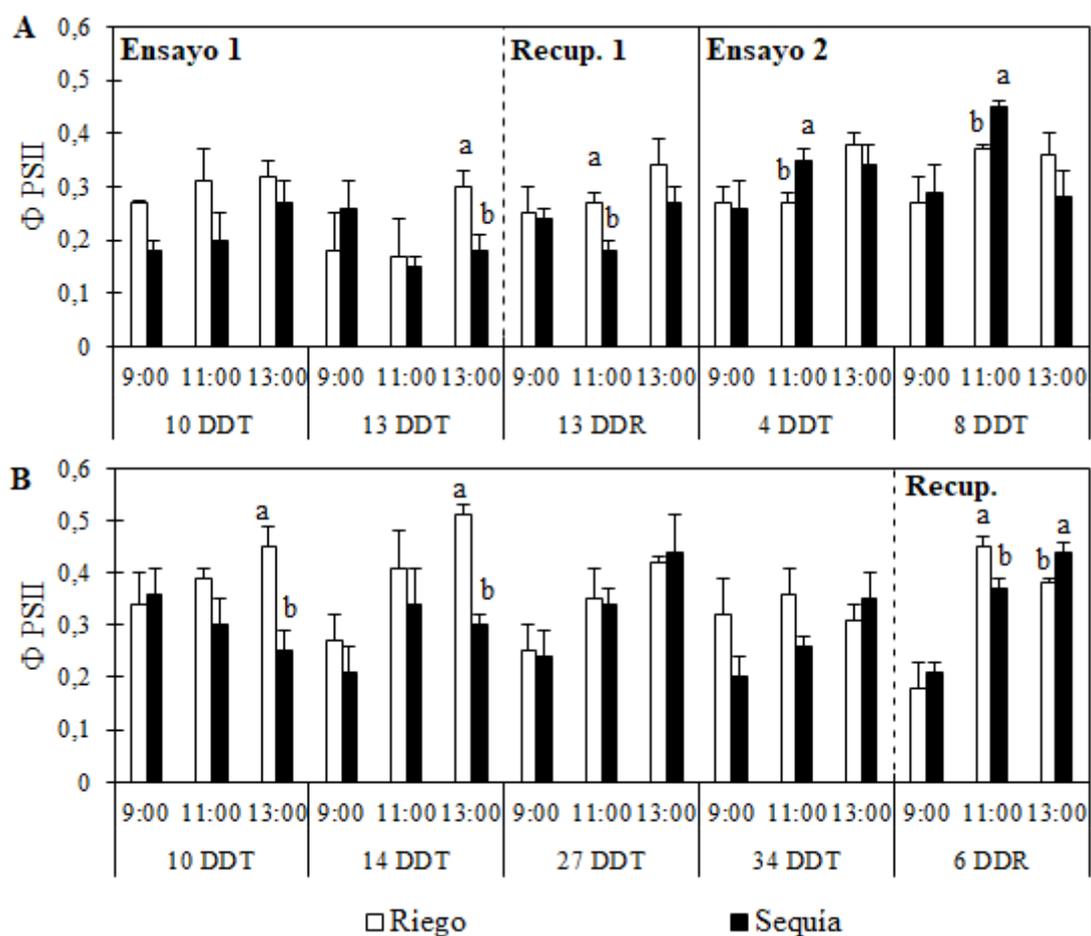


Figura 14. Rendimiento cuántico del PSII (Φ_{PSII}). A: 'Chardonnay' y B: 'Cabernet Sauvignon'. DDT: días después de aplicados los tratamientos y DDR: días después de la restitución del riego. Letras minúsculas diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos, para una misma fecha y hora de medición. Las barras de error indican error estándar.

Contenido de clorofila

A lo largo de la temporada, en las distintas mediciones en la variedad de Ch no se observaron cambios en los contenidos de clorofila en ambos tratamientos, no obstante, si se observó una pequeña variación al aumento en el contenido para ambos en recuperación (Fig. 15 A). A 10 días de iniciados los tratamientos, todas las plantas presentaron valores de 0,94 mg de clorofila por g de material vegetal en promedio, pero en recuperación, las plantas control presentaron 1,41 mg g⁻¹ material vegetal y las plantas estresadas presentaron valores de 1,13 mg g⁻¹. Para un segundo ensayo de Ch, no se observaron diferencias en el contenido de pigmentos de clorofila y, en promedio, mostraron valores de 1 mg g⁻¹.

Contrariamente a lo que sucede en Ch, en Cs (Fig. 15 B), fue posible encontrar diferencias al inicio del experimento en donde las plantas con estrés disminuyeron su contenido de clorofila después de 10 días de aplicados los tratamientos, alcanzado un valor de 0,94 mg g⁻¹. Luego, en las siguientes mediciones, no se observan diferencias, pero si se observaron diferencias cuando se implementó la recuperación. Pasado 6 días de la recuperación las plantas que estuvieron cometidas a estrés aumentaron su contenido, superando a las plantas control con un valor de 0,83 mg g⁻¹.

Porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica (PLC)

Ambas variedades no mostraron diferencias significativas en el % de pérdida de conductividad hidráulica (Fig. 16). El tratamiento de sequía de Ch alcanzó una pérdida mayor de conductividad hidráulica de 4,7 % en promedio versus un 3,06 % en promedio del tratamiento de riego. Para Cs la diferencia entre los tratamientos fue similar, en donde la mayor pérdida de conductividad la obtiene el tratamiento de sequía con un 5,9 % en promedio versus un 4,5 % en promedio del tratamiento de riego.

Parámetros de cosecha

Llegando al final del experimento, se cosecharon las unidades experimentales y para el peso de cosecha, los tratamientos de sequía de las dos variedades alcanzaron los mayores rendimientos en promedio. El cultivar Ch rindió 3,2 Kg y CS alcanzó 2,2 Kg, no obstante, estos resultados no fueron estadísticamente diferentes entre los tratamientos para cada variedad. Para peso de 100 bayas, número de racimos y volumen de 100 bayas no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos para las dos variedades (Datos no mostrados).

Donde sí fue posible observar diferencias, fue para el contenido de sólidos solubles en el cultivar Ch (Fig. 17), donde el tratamiento control mostró un mayor contenido de sólidos solubles, con 22,56 ° brix versus 20,8 ° brix que logró el tratamiento que estuvo sometido a estrés. Para Cabernet Sauvignon el tratamiento de sequía fue el que obtuvo mayor contenido de sólidos solubles con 21,55 ° brix, lo que no fue estadísticamente significativo.

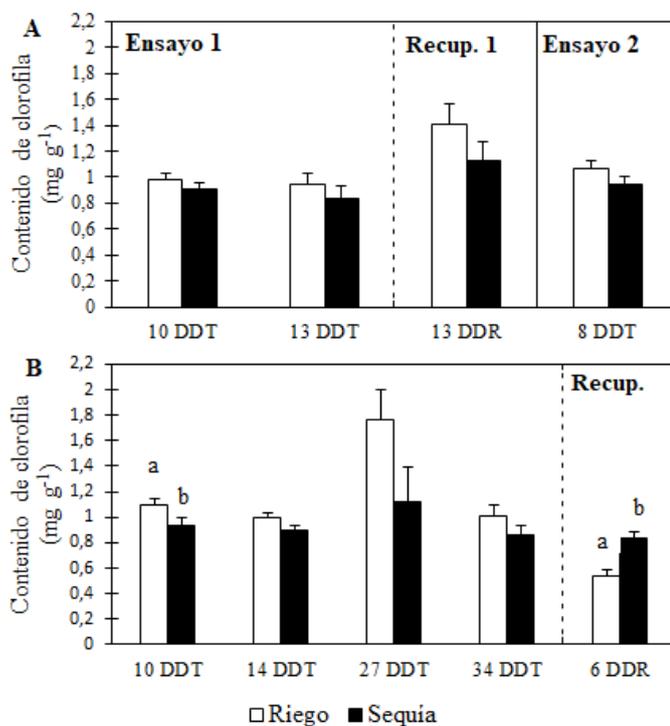


Figura 15. Contenido de clorofila (mg g⁻¹). A: 'Chardonnay' y B: 'Cabernet Sauvignon'. DDT: días después de aplicados los tratamientos y DDR: días después de la restitución del riego. Letras minúsculas diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos, para una misma fecha medición. Las barras de error indican error estándar.

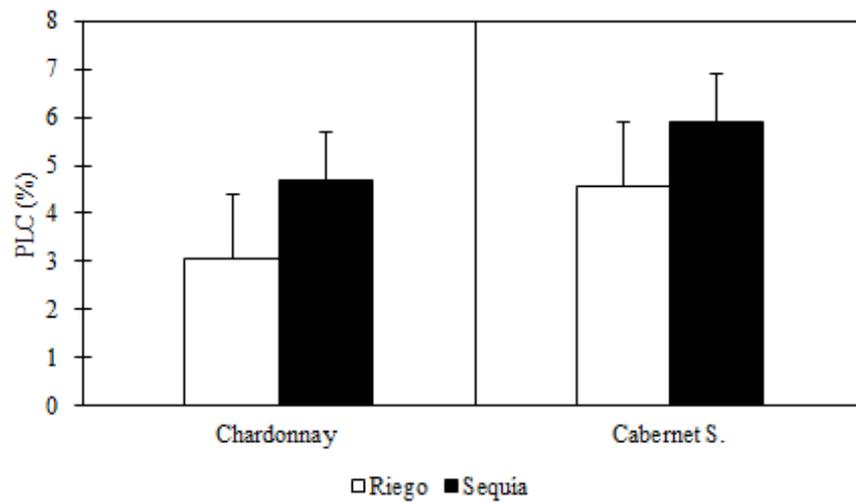


Figura 16. Porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica (PLC). Letras minúsculas diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos, para una misma variedad. Las barras de error indican error estándar.

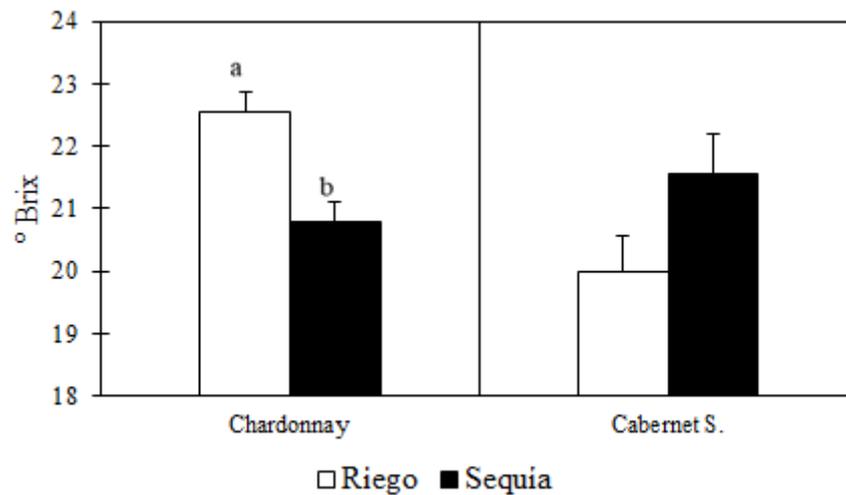


Figura 17. Contenido de sólidos solubles (° Brix). Letras minúsculas diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos, para una misma variedad. Las barras de error indican error estándar.

DISCUSIÓN

Es ampliamente conocido el hecho de que las distintas variedades de vid poseen comportamientos y sensibilidades estomáticas al estrés hídrico, diferentes. CS es una variedad reconocida como cercana a isohídrica (Chalmer, 2007), mientras que Ch es cercana a anisohídrica (Tyerman, 2007). Al observar los niveles de g_s en ambas variedades, especialmente luego de 10 y 13 días de iniciado la suspensión del riego, el comportamiento antes descrito no parece haber ocurrido. Esto, pues en el caso de CS, las plantas sometidas a estrés hídrico mantuvieron valores de g_s muy superiores a los de Ch (Fig. 6 A). Sin embargo, se debe hacer notar que las plantas testigo de esta última variedad alcanzan valores de conductancia estomática mayores a CS en algunas mediciones. La discrepancia descrita para las plantas sometidas a estrés puede deberse a que Ch secó el suelo más rápidamente que CS, lo que es especialmente notorio cuando se comparan los valores de Ψ_{pd} (Fig. 3 y 4 A), posiblemente debido a una menor sensibilidad estomática inicial, la que indujo valores de potencial de tallo y hoja por bajo un cierto umbral, que la llevaron a reducir su conductancia estomática a niveles menores que CS.

Es importante recalcar que, producto de la deshidratación del suelo, asociado a un comportamiento estomático contrastante en ambas variedades, se llegó a niveles de estrés distintos en ambos casos. De acuerdo con Van Leeuwen *et al.* (2009), los Ψ_{pd} observados indican que Ch estuvo sometida a un estrés a severo, mientras que CS, llegó a alcanzar un estrés moderado. No obstante, dentro los diversos potenciales analizados, el Ψ_{stem} es el más fiable indicador (Bota *et al.*, 2016) y en nuestro estudio a 10 días de aplicados los tratamientos (Fig. 3 y 4 B), las plantas con estrés de Ch alcanzaron valores de Ψ_{stem} de -1,82 MPa, en tanto CS sólo alcanzó -1,32 MPa, lo cual concuerda con la clasificación de estrés de los Ψ_{pd} en donde para Ψ_{stem} entre -1,1 MPa a -1,4 MPa son considerados como un estrés de moderado a severo, mientras que potenciales $< -1,4$ MPa son considerados severos. Bahar *et al.* (2011) analizó el efecto del estrés hídrico repentino y extremo en tres cultivares de vides (cv. Chardonnay, Merlot y Cabernet Sauvignon). En este trabajo la disminución de los Ψ de medio día en las plantas estresadas fue más lenta y duradera en CS, lo cual lo convirtió en el cultivar más tolerante al estrés hídrico repentino y severo. Esto concuerda con nuestro resultado de potenciales hídricos. También cabe destacar que los Ψ de medio día en CS permanente constantes a lo largo del experimento, lo que concuerda con Pou *et al.* (2012) en donde las plantas cercanas a isohídricas tienen un potencial hídrico de mediodía que permanece más o menos constante mientras el suelo se seca.

Por otro parte, la mayor asimilación neta en Ch (Fig. 8 A) bajo estrés hídrico en el segundo ensayo, cuando se alcanzó un estrés moderado, también concuerda con lo reportado por Pou *et al.* (2012), en donde el comportamiento cercano a anisohídrico era ventajoso sobre un estrés moderado. Medrano *et al.* (2002) categorizaron las fases principales de estrés hídrico según la conductancia estomática. Bajo un estrés moderado, esto es entre 50 y 150 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de g_s los efectos estomáticos siguen siendo predominantes, a juzgar por los incrementos aún elevados de A_N/g_s . En el caso de un estrés severo, correspondiente a $g_s < 50 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$, se producen limitaciones de tipo no estomático que reducen la tasa de fotosíntesis en proporción mayor a la reducción de la conductancia, disminuyendo la eficiencia en el uso del agua. En

nuestro ensayo de CS, cuando las plantas estuvieron expuestas a un estrés moderado, se observó que las plantas estresadas aumentaron su A_N/g_s (Fig. 9 B), comportamiento que no se advirtió en Ch, en donde las plantas bajo estrés disminuyeron este parámetro. De manera similar, Poni *et al.* (2007) concluyeron que en las plantas isohídricas el aumento A_N/g_s era más pronunciado que en las plantas anisohídricas. En otro caso, Lovisolo *et al.* (2010) no encontró diferencias en una comparación de variedades sometidos a distintos niveles de riego.

El fenómeno de la fotoinhibición asociado a estrés hídrico y sensibilidad estomática en vides ha sido relativamente poco explorado. La fotoinhibición se entiende como una reducción de la capacidad fotosintética de las plantas producto de excesos de luz. Una de las formas de determinar el grado de fotoinhibición es por medio de la recuperación del parámetro F_v/F_m luego de 30 minutos de oscuridad. Este se ha correlacionado con la capacidad de las hojas de recuperar el rendimiento cuántico máximo (Maxwell y Johnson, 2000; Baker, 2008; Murchie y Lawson, 2013). Evidentemente, cuando se reduce la disponibilidad de CO_2 en los sitios de carboxilación, las hojas estarían en una condición de exceso de radiación luminosa producto de la incapacidad de utilizar esa energía fotoquímica mente. Nuestros resultados indican que las variedades estudiadas no sufren de fotoinhibición aparente (Fig. 11), no obstante haber estado expuestas a condiciones de estrés hídrico moderado y severo en CS y Ch, respectivamente. En ambos casos, las variedades nunca presentaron valores de F_v/F_m menores a los 0,8, considerado como límite de no-fotoinhibición (Bjorkman y Demming, 1987; Maxwell y Johnson, 2000; Lichtenthaler, 2005).

Los fenómenos de fotoinhibición ocurren cuando la magnitud de la energía radiante absorbida es excesiva respecto a la capacidad del sistema fotosintético de utilizarla en la reducción del CO_2 o en otros procesos similares, como podrían ser la fotorrespiración. Un mecanismo que han adaptado las especies vegetales a lo largo de su evolución, para lidiar con excesos de energía radiante, es la disipación de energía en forma de calor. Este mecanismo puede ser cuantificado por medio del parámetro NPQ (Müller *et al.*, 2001). Cuando los mecanismos de disipación de energía operan normalmente, se hace posible que los centros de reacción de los PSII se mantengan en un estado abierto, es decir, capaces de transportar electrones. Justamente, el parámetro q_P representa la proporción de centros de reacción del PSII, en estado abierto. En diversos estudios con cambios en la energía radiante, o bien disminuciones de la disponibilidad de agua, se observa que los cambios en q_P y NPQ, son opuestos. Es decir, cuando disminuye q_P , aumenta la disipación de energía en forma de calor, de manera de proteger los PSII contra la fotoinhibición. En nuestro estudio las plantas estresadas de CS (Fig. 12 B) disminuyeron su q_P a medio día solar, mostrando valores de 0,5 y 0,6, mientras que en estas mismas mediciones el NPQ alcanza valores de entre 7 y 9. En Ch (Fig. 13 A) se observaron valores entre 5 y 8 entre media mañana y a medio día solar, valores que son considerados más alto de lo normal, ya que el NPQ calculado puede tomar valores de 0-3 y es teóricamente infinito. Guan y Gu (2009), con el fin de investigar la función fotoprotectora de la fotorrespiración en la vid bajo estrés hídrico, sometieron a Cabernet Sauvignon a un estrés hídrico en donde el q_P de las plantas con estrés hídrico fue menor que el de las plantas bien regadas, al igual que el Φ_{PSII} y el NPQ en las plantas sometidas a estrés hídrico fue mucho más alto que en las plantas bien regadas. Palliotti *et al.* (2015) evaluaron los rendimientos fotosintéticos y los mecanismos de disipación de energía en un cultivar cercano a anhidrido (Sangiovese) y en otro cercano a isohídrico (Montepulciano) bajo un estrés de verano y reportaron los mismos comportamientos en plantas estresadas.

Durante una situación de estrés, se desencadenan mecanismos para evitar y/o limitar la fotoinhibición irreversible de tejidos foliares. En este sentido se ha propuesto a la reducción de la absorbancia de la luz mediante un ajuste de la concentración de Chl y/o del tamaño de la antena como mecanismo preventivo eficaz contra el estrés no severo y la fotoinhibición (Anderson, 1986; Galmés et al., 2007). Si bien al principio del experimento las plantas estresadas de CS disminuyeron su contenido de clorofila, en Ch no fue posible encontrar diferencias significativas entre los tratamientos (Fig. 15), lo que también fue reportado por Palliotti *et al.* (2015) cuando compararon Sangiovese y Montepulciano. Sin embargo, otros autores encontraron diferencias bajo un estrés hídrico (Beis y Patakas, 2012; Palliotti *et al.*, 2008). Estas divergencias se pueden deber a la unidad de medida, debido a que solo cuando se expresan por área foliar, las condiciones de sequía reducen significativamente el contenido total de Chl, independientemente del cultivar (Palliotti *et al.*, 2015). Si bien no se encontraron diferencias en el contenido de Clorofila a lo largo del experimento, durante las mediciones fue posible observar el movimiento de hojas de manera vertical, siendo más notable en CS en las últimas mediciones (datos no cuantificados). Esta modificación se puede significar una reducción de absorción de luz por parte de las hojas.

La cavitación inducida por el estrés hídrico se considera una de las principales limitaciones para la supervivencia de la planta en entornos con escasez de agua (McDowell et al., 2008). Esta conduce a una disminución de la conductividad hidráulica del órgano afectado lo que pueda afectar en el crecimiento y la supervivencia de la planta. Si bien no se observó una pérdida de conductividad hidráulica en brotes (menos de un 6% de PLC) en ambas variedades (Fig. 16), sí fue posible observar una caída de hoja en Ch desde la base, en los tratamientos de sequía (no cuantificado). Estos resultados difieren de los encontrados por Tombesi *et al.* (2014) en donde compararon dos especies contrastante en su comportamiento estomático y en el cual se evaluó la PLC en pecíolos hasta la abscisión completa de la hoja. Bajo Ψ_{stem} de -0,8 MPa la PCL Montepulciano fue mayor (39%) que el de Sangiovese (26%), cultivar asociado a cercano a anisohídrico.

Poco se sabe sobre las relaciones eventuales entre la vulnerabilidad del xilema a la cavitación y el nivel relativo de isohidrismo de diferentes cultivares de vid. Alsina *et al.* (2007) reportaron una gran variabilidad en la vulnerabilidad a la cavitación a través de ocho diferentes cultivares, con valores de Ψ_{leaf} induciendo un 50% de pérdida de conductancia hidráulica que van desde -1 MPa en cv Parellada hasta cerca de -3 MPa en cv Sauvignon Blanc. Los resultados obtenidos para PLC en nuestro trabajo pueden deberse a el nivel de estrés aplicado, la edad de plantas y también es importante tener en consideración que las evaluaciones fueron después de recuperación y bajo condiciones de estrés hídrico, las embolias por cavitación pueden repararse mediante la rehidratación de los tejidos durante la noche cuando la VPD es bajo (Smart et al 2005) o por la reposición del riego en este caso.

Llegada la cosecha, las plantas sometida a estrés en Ch, no fueron capaces de alcanzar los 20,8 °Brix del tratamiento control (Fig.17). Este resultado también se pudo observar en Bahar *et al.* (2011), y esta disminución en el contenido se puede deber a la competencia entre en crecimiento vegetativo y el desarrollo del fruto (De la Hera *et al.*, 2005). Reforzando este reporte, en Ch se observó crecimiento de brotes en las plantas bajo estrés hídrico al volver a regar (datos no cuantificados). No se encontraron diferencias significativas en los otros parámetros evaluados al $p < 0.05$, pero si fue posible al $p < 0,10$, donde se encontraron diferencias en el peso de 100

bayas para Ch, en el cual los tratamientos de riego obtuvieron mayor tamaño. Además, se encontraron diferencia en el volumen de 100 bayas en donde el mismo tratamiento obtuvo mayores valores. Estos resultados concuerdan con los encontrados por Bahar *et al.* (2011) en el que, en vides sin estrés hídrico, el peso y volumen de 100 bayas es generalmente mayor y más alto que en las vides estresadas. Ojeda *et al.* (2001) demostraron que el déficit de agua modificaba el diámetro y, por lo tanto, el volumen de la baya, lo que afectaba a la superficie de la piel y el contenido de mosto. En CS no se encontraron diferencias en peso de 100 bayas, en tanto en el volumen de 100 bayas se encontraron diferencias en donde el tratamiento de sequía obtuvo un mayor valor. Estos últimos resultados se pueden deber a que cuando el déficit de agua se produce desde el envero hasta la cosecha, el impacto sobre el tamaño de las bayas es muy menor (Becker y Zimmermann, 1984).

CONCLUSIONES

En condiciones de campo, con altas temperaturas y bajo un estrés hídrico, las mediciones fisiológicas realizadas en nuestro estudio demuestran que Cabernet Sauvignon confirma su reputación como una especie conservadora en gestión del balance hídrico, exhibiendo potenciales hídricos mucho más altos y logrando sostenerlos por más tiempo que Chardonnay.

Los resultados demuestran la ausencia de fotoinhibición en ambas variedades, acompañado de reducciones de la A_N en ambos cultivares y aumentos del NPQ en algunos casos. Sin embargo, el cambio de posición de hojas puede jugar un papel importante en la protección del aparato fotosintético en Cabernet Sauvignon.

Finalmente, los resultados permiten sugerir también la ausencia de síntomas de senescencia temprana en ambos cultivares, no exhibiendo disminuciones de clorofila en las hojas, ni pérdida de conductividad hidráulica en los brotes.

En los actuales ambientes cambiantes se debería explorar más a fondo estos comportamientos en condiciones de campo y con viñedos en plena producción, para ver realmente el efecto de un estrés hídrico, los cuales podrían tener importantes implicancias prácticas en el sector frutícola con el fin de maximizar el rendimiento y la calidad de bayas

BIBLIOGRAFÍA

- Alsina, MM., F. de Herralde, X. Aranda, R. Save, y C. Biel. 2007. Water relations and vulnerability to embolism are not related: experiments with eight grapevine cultivars. *Vitis* 46: 1–6.
- Anderson, J.M. 1986. Photoregulation of the composition, function and structure of thylakoid membranes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37, 93–136.
- Bahar, E., A. Carbonneau y I. Korkutal. 2011. The effect of extreme water stress on leaf drying limits and possibilities of recovering in three grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars. *African Journal of Agricultural Research*, 6(5), 1151–1160.
- Baker, N.R. 2008. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 89-113.
- Beis, A., y A. Patakas. 2012. Relative contribution of photoprotection and anti-oxidative mechanisms to differential drought adaptation ability in grapevines. *Environ. Exp. Bot.* 78, 173–183.
- Becker, N., y H. Zimmermann. 1984. Influence of water regime of potted vines on shoot maturation, berry development and on wine quality. *Bulletin de l'OIV*, 57: 584-596.
- Björkman, O., y B. Demmig. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170(4), 489–504.
- Bota, J., M. Tomás, J. Flexas, H. Medrano, y J. M. Escalona. 2016. Differences among grapevine cultivars in their stomatal behavior and water use efficiency under progressive water stress. *Agricultural Water Management*, 164, 91–99.
- Briche, E., G. Beltrando, S. Somot, y H. Quenol. 2014. Critical analysis of simulated daily temperature data from the ARPEGE-climate model: application to climate change in the Champagne wine-producing region. *Climatic Change* 123(2), 241–254.
- Chaves, M. M., O. Zarrouk, R. Francisco, J. M. Costa, T. Santos, A. P. Regalado, y C. M. Lopes. 2010. Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Annals of Botany*, 105(5), 661–676.
- Chalmers, Y.M. 2007. Influence of sustained deficit irrigation on physiology and phenolic compounds in winegrapes and wine. Adelaide University.
- CIREN. 1996. Estudio agrológico Región Metropolitana. Descripciones de suelos. (Pub. CIREN N°115).

- De La Hera Orts, ML., A. Martinez-Cutillas, JM. Lopez-Roca, y E. Gomez-Plaza. 2005. Effect of moderate irrigation on grape composition during ripening. *Spanish J. Agric. Res.*, 3(3): 352-361.
- Flexas, J., y H. Medrano. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 89(2), 183–189.
- Flexas J., J. Bota, J. Galmés, H. Medrano, y M. Ribas-Carbo. 2006. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiol Plant* 127:343–352.
- Galmés, J., A. Abadia, J. Cifre, H. Medrano, y 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.
- Guan, X. Q., S. J. Zhao, D. Q. Li, y Shu, H. R. 2004. Photoprotective function of photorespiration in several grapevine cultivars under drought stress. *Photosynthetica*, 42(1), 31–36.
- Guan, X., y S. Gu. 2009. Photorespiration and photoprotection of grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon) under water stress. *Water*, 47(3), 437–444.
- Hochberg, U., A. Degu, A. Fait, y 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.
- Krause, G., y E. Weis. 1991. Chlorophyll Fluorescence And Photosynthesis: The Basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42(1), 313–349.
- Krishania, S., P. Dwivedi, y K. Agarwal. 2013. Strategies of adaptation and injury exhibited by plants under a variety of external conditions: A short review. *Comunicata Scientiae*, 4(2):103–110.
- Lichtenthaler, H. K., C. Buschmann, y E. W. Harkins. 2001. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*, F4.3.1-F4.3.8.
- Lichtenthaler H.K., C. Buschmann, y N. Knapp. 2005 How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio Rfd of leaves with the PAM fluorometer. – *Photosynthetica* 43: 379-393.
- Lovisolò, C., I. Perrone, A. Carra, A. Ferrandino, J. Flexas, H. Medrano, y Schubert, A. 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.

- Maxwell, K., y G.N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345): 659-668.
- McDowell N., W.T. Pockman, y C. D. Allen. 2008 Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178, 719–739.
- Medrano H., JM. Escalona, J.Bota, y J. Flexas. 2002. Regulation of photosynthesis of C₃ plants in response to progressive drought: the stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany* (in press).
- Müller P.; X.P. Li, y K.K. Niyogi. 2001. Non-photochemical quenching: a response to excess light energy. *Plant Physiology*, 125: 1558-1566.
- Murchie, E.H., y T. Lawson. 2013. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of experimental botany*, 64: 3983-3998.
- Ojeda H, A. Deloire, y A. Carbonneau. 2001. Influence of water deficits on grape berry growth. *Vitis*, 40(3): 141-145.
- Palliotti, A., O. Silvestroni, D. Petoumenou, S. Vignaroli. y J. G. Berrios. 2008. Evaluation of low-energy demand adaptive mechanisms in Sangiovesegrapevine during drought. *J. Int. Sci. Vigne. Vin.* 42, 41–47.
- Palliotti, A., S. Tombesi, T. Frioni, O. Silvestroni, V. Lanari, C. D’Onofrio, y S. Poni. 2015. Physiological parameters and protective energy dissipation mechanisms expressed in the leaves of two *Vitis vinifera* L. genotypes under multiple summer stresses. *Journal of Plant Physiology*, 185, 84–92.
- Poni, S., F. Bernizzoni, y 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, T. Magdalena, S. Martorell, M. Ribas-Carbó, y J. Flexas. 2012. Anisohydric behaviour in grapevines results in better performance under moderate water stress and recovery than isohydric behaviour. 335–349.
- Romero, P., R. Gil-Muñoz, F. M. del Amor, E. Valdés, J. L. Fernández, y A. Martinez-Cutillas. 2013. Regulated Deficit Irrigation based upon optimum water status improves phenolic composition in Monastrell grapes and wines. *Agricultural Water Management*, 121, 85–101.
- Sade, N., A. Gebremedhin, y M. Moshelion. 2012. Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait. *Plant Signaling & Behavior*, 7(7):767–770.
- Sade, N., y M. Moshelion. 2014. The dynamic isohydric-anisohydric behavior of plants upon fruit development: Taking a risk for the next generation. *Tree Physiology*, 34(11): 1199–1202.

Scholander, P. F., E. D. Bradstreet, E. A. Hemmingsen, y H. T. Hammel. 1965. Sap Pressure in Vascular Plants: Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, 148(3668):339–346.

Smart DR., E. Carlisle, M. Goebel, y BA. Nuñez. 2005. Transverse hydraulic redistribution by a grapevine. *Plant, Cell and Environment* 28, 157–188.

Sperry, JS, JR. Donnelly, y MT. Tyree. 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment* 11: 35 – 40.

Tyerman, S. 2007. A novel plant-based sensor to monitor vine water stress. Final Report. Cooperative Research Centre for Viticulture. Australia.

Van Leeuwen, C., O. Tregoat, X. Choné, B. Bois, D. Pernet, y J.-P. Gaudillère. 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? *J. Int. Sci. Vigne Vin*, 43, n°3: 121-134.