



**UNIVERSIDAD DE CHILE**

**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**

**ESCUELA DE POSTGRADO**

**EFFECTO DEL DÉFICIT HÍDRICO SOBRE FOTOSÍNTESIS,  
FOTOINHIBICIÓN Y SENESCENCIA EN CABERNET SAUVIGNON  
EN EL VALLE DEL MAIPO**

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

**GABRIEL ALEN ALARCÓN CABALLERO**

Director de tesis:  
Claudio Pastenes Villarreal

Profesores consejeros:  
José Ignacio Covarrubias Peña  
Andrés Muñoz-Sáez

SANTIAGO-CHILE  
2022

**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS -**  
**ESCUELA DE POSTGRADO**

**EFFECTO DEL DÉFICIT HÍDRICO SOBRE FOTOSÍNTESIS,  
FOTOINHIBICIÓN Y SENESCENCIA EN CABERNET SAUVIGNON EN  
EL VALLE DEL MAIPO**

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

**GABRIEL ALEN ALARCÓN CABALLERO**

	Calificaciones (Memoria de Título)	Calificaciones (Tesis de Grado)
<b>DIRECTOR DE TESIS/AFE</b>		
Claudio Pastenes Villarreal	6,6	6,6
Ingeniero Agrónomo, Ph.D.		
<b>PROFESORES CONSEJEROS</b>		
José Ignacio Covarrubias Peña	6,8	6,8
Ingeniero Agrónomo, MS, Ph.D.		
Andrés Muñoz-Sáez	6,6	6,6
Ingeniero Agrónomo, MS, Ph.D		

Santiago, Chile  
2022

## **AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIAS**

A mi madre María Soledad Caballero, a mi padre Alejandro Alarcón, a mis hermanos y hermanas Daniel Alarcón, Felipe Aranda, Carolina Aranda y Elizabeth Hurtado, a mi segunda madre Yaquelyn Cartes Soto, por todo su profundo amor y apoyo incondicional. Siempre me consideraré un afortunado y estaré siempre agradecido por la hermosa familia que tengo.

A la bella Florencia Brandenburg Tomasini por su amor, apoyo y compañía en todos mis procesos de Universidad y vida, agradezco profundamente tu amor.

Al laboratorio de Fisiología vegetal de la Universidad de Chile, a su director el profesor Claudio Pastenes por su apoyo, guía y grandes enseñanzas. A los compañeros de laboratorio y tesis de magister; René Sanz, Barbara Moreno y Javier Jaramillo, por ser excelentes colegas y amigos. A Luis Villalobos por su gran ayuda, apoyo, risas y enseñanza en todas nuestras jornadas de medición y análisis de datos. A todos los profesores de la Universidad de Chile que tuve la suerte de conocer, por sus enseñanzas y pasión por el rubro, en especial al profesor Álvaro Peña quien me mostró el mundo del vino.

A todos y todas mis amigas de la Universidad que fueron un gran apoyo y motivación para este proceso tan importante en mi vida. En especial a Gladys Gaete, Rosamaría Correa y a Eduardo Zamorano, grandes amigos del alma.

Agradezco a la señora Jeannette Pizá Soto, por su constante apoyo, ayuda y motivación para realizar el magister y motivarme a creer en mí.

Por último, agradezco al proyecto Fondecyt Regular 1190792, “Dissecting the photosynthetic (gas exchange, photoinhibition and photoprotection) and senescence responses as well as the carbon costs involved under controlled water deficit in grapevines with contrasting stomatal sensitivities”, que financió la realización de la investigación, y, a Viña Haras de Pirque, por permitir realizar las mediciones en su viña.

## ÍNDICE

INTRODUCCIÓN .....	1
HIPOTESIS .....	3
OBJETIVOS .....	3
Objetivos generales .....	3
Objetivos específicos.....	3
MATERIALES Y MÉTODOS.....	4
Ubicación del estudio .....	4
Material biológico .....	4
Tratamientos y diseño experimental .....	4
Manejo del experimento.....	5
Determinaciones .....	5
Intercambio gaseoso.....	5
Contenido de clorofilas .....	5
Fluorescencia de clorofilas .....	6
Curvas presión - volumen.....	6
Relaciones hídricas.....	7
Condiciones ambientales .....	7
Análisis estadístico.....	8
RESULTADOS .....	9
Condiciones ambientales.....	9
Variables climatológicas .....	9
Variables ambientales medidas en campo .....	9
Contenido de sólidos solubles .....	10
Relaciones hídricas .....	10
Potencial de pre alba .....	10
Potencial de tallo .....	11
Grado de isohidricidad .....	13
Curva presión-volumen .....	13
Intercambio gaseoso.....	14
Conductancia estomática .....	14
Transpiración .....	16
Fotosíntesis neta.....	18
Eficiencia del uso del agua instantánea .....	20
Eficiencia del uso del agua intrínseca .....	20
Contenido de clorofilas .....	21
Fluorescencia de clorofilas .....	22
Rendimiento cuántico máximo del fotosistema II .....	22
Coeficiente de extinción fotoquímica .....	23
Coeficiente de extinción no fotoquímica.....	24
DISCUSIÓN.....	26
CONCLUSIONES .....	32
REFERENCIAS .....	33
GLOSARIO Y NOMENCLATURA.....	39

## INDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Variables Climatológicas en los días de medición.....	9
<b>Cuadro 2.</b> Mediciones ambientales en campo.....	10
<b>Cuadro 3.</b> Parámetros hidráulicos derivados de las curvas presión vs. volumen.....	14

## INDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Potencial hídrico de pre alba a lo largo del ensayo.....	11
<b>Figura 2.</b> Potencial hídrico de tallo a medio día a lo largo del ensayo.....	12
<b>Figura 3.</b> Potencial hídrico de tallo a lo largo del día, en horas.....	12
<b>Figura 4.</b> Relación entre potencial hídrico de tallo a medio día y potencial de pre alba...	13
<b>Figura 5.</b> Conductancia estomática a lo largo del día, en horas.....	15
<b>Figura 6.</b> Valores promedio diarios de $g_s$ por lado de espaldera a través del ensayo.....	16
<b>Figura 7.</b> Relación entre conductancia estomática y potencial de tallo.....	16
<b>Figura 8.</b> Transpiración a lo largo del día, en horas.....	17
<b>Figura 9.</b> Valores promedio diarios de $E$ por lado de espaldera a través del ensayo.....	18
<b>Figura 10.</b> Fotosíntesis neta a lo largo del día, en horas.....	19
<b>Figura 11.</b> Valores promedio diarios de $A_n$ por lado de espaldera a través del ensayo...	19
<b>Figura 12.</b> Valores promedio diarios de $EUA_{inst}$ por lado de espaldera.....	20
<b>Figura 13.</b> Valores promedio diarios de $EUA_{intr}$ por lado de espaldera.....	21
<b>Figura 14.</b> Sensor SPAD separado por hojas.....	22
<b>Figura 15.</b> Rendimiento cuántico máximo del PSII a lo largo del ensayo.....	23
<b>Figura 16.</b> Coeficiente de extinción fotoquímica a lo largo del ensayo.....	24
<b>Figura 17.</b> Coeficiente de extinción no fotoquímica a lo largo del ensayo.....	25

## RESUMEN

En el presente estudio se evalúan las respuestas de vides *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon establecidas en viñedo comercial, ubicado en el valle del Maipo, frente a dos condiciones de déficit hídrico: la primera, a través del corte de riego desde pre-enero como el tratamiento sin riego (SR) y la segunda, siguiendo el régimen hídrico habitual del viñedo como el tratamiento con riego (CR). Se determinó la evolución del estatus hídrico de plantas, la evolución de la fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración, fotoinhibición y el contenido de clorofilas en hojas.

Los resultados muestran que el potencial hídrico de pre alba no se vio modificado por los tratamientos, sin embargo, el potencial hídrico de tallo a medio día sí, el cual se hizo menos negativo en el tratamiento CR. La fotosíntesis neta, la conductancia estomática y la transpiración del tratamiento SR, fue menor en comparación a la del tratamiento CR. Cabe mencionar que no se modificaron los niveles de clorofila ni tampoco el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II por los tratamientos hídricos.

De acuerdo con la hipótesis de este estudio, los principales resultados o conclusiones muestran que las plantas de Cabernet Sauvignon' disminuyeron su fotosíntesis ante un déficit hídrico y se mantuvieron sin indicio alguno de fotoinhibición ni de senescencia prematura.

**Palabras clave:** Cabernet Sauvignon, Estrés Hídrico, Fotoinhibición, *Vitis vinifera*.

## ABSTRACT

In the present research, the responses of vines *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon established in a commercial vineyard, located in the Maipo Valley, facing two conditions of water deficit: the first, through the irrigation cut from pre-veraison as the treatment without irrigation (SR) and the second, following the regimen habitual hydric of the vineyard as the treatment with irrigation (CR). The evolution of the water status of plants, the evolution of photosynthesis, stomatal conductance, transpiration, photoinhibition and the content of chlorophylls in leaves were determined.

The results show that the predawn water potential was not modified by the treatments, however, the midday stem water potential was, which became less negative in the CR treatment. Net photosynthesis, stomatal conductance and transpiration of the SR treatment were lower compared to that of the CR treatment. It is worth mentioning that neither the chlorophyll levels nor the maximum quantum yield of photosystem II was modified by the water treatments.

In accordance with the hypothesis of this research, the main results or conclusions show that Cabernet Sauvignon' plants decreased their photosynthesis in the face of water deficit and remained without any sign of photoinhibition or premature senescence.

**Keywords:** Cabernet Sauvignon, Water Stress, Photoinhibition, *Vitis vinifera*.

## INTRODUCCIÓN

La vid ‘Cabernet Sauvignon’ es un cultivar de la enredadera vid (*Vitis vinifera* L.), que deriva de la cruce entre los cultivares Cabernet Franc y Sauvignon Blanc, originaria de Burdeos, Francia. En Chile, ‘Cabernet Sauvignon’ es el cultivar de mayor superficie plantada entre las variedades de vides viníferas para la elaboración de vino nacional, con 29,42% del total, según el catastro vitícola nacional del 2020, este cultivar contó con 40.053,48 ha. cultivadas (SAG, 2020).

Chile presenta variados climas, la zona central, donde está ubicado el valle del Maipo, se caracteriza por tener un clima tipo mediterráneo determinado por un período lluvioso invernal y una estación seca de cuatro a seis meses, entre septiembre y marzo (Díaz-Hormazábal y González, 2016), justamente cuando esta especie se desarrolla y crece (Kusch, 2005). Es por esto que, en amplias zonas de Chile, el riego es una práctica vitivinícola común y el valle del Maipo no es una excepción. Se debe señalar que, en otros países tradicionales en la producción de vides para la elaboración de vinos, se practica el cultivo en secano (Chaves, 2010).

En el caso del cultivo de la vid de interés enológico, particularmente en el caso de ‘Cabernet Sauvignon’, se busca producir bayas de alta calidad, lo que se logra junto a otros factores y manejos, con la implementación de un déficit hídrico controlado, previo y durante envero (Ruiz-Sanchez *et al.*, 2010). La razón de este manejo radica en su efecto sobre el crecimiento vegetativo, mejorando el microclima de la zona frutal, reduciendo el crecimiento de las bayas, aumentando la relación piel/versus pulpa, el metabolismo de las bayas, promoviendo la síntesis de compuestos de importancia organoléptica en el vino final, principalmente compuestos fenólicos y antocianos (Cáceres-Mella, 2018; Dry y Loveys, 1998; Talaverano *et al.*, 2018; Villalobos-González *et al.*, 2016).

Cuando las plantas se exponen a un estrés hídrico, ya sea por una técnica específica de vitivinicultura o por falta del recurso hídrico, estas tienden a disminuir la conductancia estomática ( $g_s$ ), la tasa de intercambio neto de  $CO_2$  y el área foliar (Basile *et al.*, 2011), disminuyendo la fotosíntesis neta ( $A_n$ ) de estas. Lo anterior implica que se pueden generar aumentos excesivos de la absorción de luz que inactiven la actividad del fotosistema II (PSII). Esto se denomina fotoinhibición, se produce por desequilibrios entre la tasa de fotodaño a los PSII y la tasa de reparación de los mismos (Murata *et al.*, 2007). La fotoinhibición es un término amplio, que va desde un mecanismo protector fácilmente reversible y regulador de los centros PSII, hasta la acumulación de fotodaño irreversible (Bertamini *et al.*, 2005) asociada a la pérdida de compuestos fotoquímicos (Demmig-Adams y Adams, 2018). En general, se asume que la base del daño lo constituyen las especies reactivas de oxígeno (ROS) en altas concentraciones (Foyer *et al.*, 2017).

Una manera de estudiar la fotoinhibición es a través de la fluorescencia de clorofilas (Vonshak *et al.*, 1994). Esta técnica entrega parámetros como el coeficiente de extinción fotoquímica ( $qP$ ), que representa el estado redox del receptor primario de electrones (quinona A) del PSII, el coeficiente de extinción no fotoquímica ( $qN$ ), que muestra la disipación de energía en forma de calor en las antenas colectoras del PSII, y, el rendimiento potencial máximo fotoquímico de los centros de reacción de PSII ( $F_v/F_m$ ) entre otros (Maxwell y Johnson, 2000). La relación  $F_v/F_m$  se mantiene constante en

plantas no fotoinhibidas, en niveles superiores a 0,8 (Björkman y Demmig, 1987; Vonshak *et al.*, 1994), por lo que es un buen indicador de fotoinhibición.

Evolutivamente, las plantas han desarrollado mecanismos de defensa para disipar la energía absorbida en exceso (Pascal *et al.*, 2005) a través del ciclo de las xantofilas, disipando la alta cantidad de energía en forma de calor. Otra forma de defensa consiste en disminuir la concentración de pigmentos fotosintéticos e incluso en algunos casos inducir senescencia prematura (Quirino *et al.*, 2000). En el cultivar Cabernet Sauvignon, tanto la fotorrespiración como la disipación de energía no fotoquímica ( $qN$ ) son procesos importantes en la protección del aparato fotosintético contra la fotoinhibición bajo estrés hídrico (Guan y Gu, 2009).

La senescencia es un proceso altamente controlado de muerte celular programada, para la reutilización y redistribución de los nutrientes y minerales (Lim *et al.*, 2003). El síntoma más común para la senescencia es la clorosis en hojas, debido a la degradación más rápida de las clorofilas que de los carotenoides por el aumento de la expresión de una enzima llamada feido-a-oxigenasa (PaO) (Pružinská *et al.*, 2005). Es posible distinguir entre la clorosis foliar por daños o aclimatación al estrés y la clorosis por senescencia, mediante el estudio de expresión de genes asociados a la senescencia (SAG<sub>s</sub>) (Gepstein *et al.*, 2003). Según Basile *et al.* (2011) las vides de ‘Cabernet Sauvignon’ tienden a tener hojas cloróticas y con síntomas de senescencia prematura en condiciones de estrés hídrico.

Es altamente probable que los distintos cultivares de vid respondan de manera contrastante a un déficit hídrico, ya que múltiples estudios han evidenciado que estas poseen disímil sensibilidad estomáticas frente a esta condición (Maseda y Fernández, 2006). Según Hochberg *et al.* (2013) el cultivar Cabernet Sauvignon posee una alta sensibilidad estomática, por lo que se ha descrito como cercana a isohídrica. Es decir, frente a un déficit hídrico, tiende a mantener un potencial hídrico de hoja a medio día casi constante (Bucci *et al.*, 2004). Sin embargo, los comportamientos isohídrico y anisohídrico, no son una respuesta binaria, sino más bien son un continuo entre ambos extremos (Klein, 2014). Además, no es necesariamente una característica exclusivamente genética ya que, al parecer, se encontraría fuertemente determinada por la demanda evapotranspirativa del ambiente en que se desarrolle la vid, así como la relación injerto-portainjerto, entre otros (Villalobos-González *et al.*, 2019).

Las respuestas del cultivar Cabernet Sauvignon frente a diferentes condiciones hídricas en el valle del Maipo han sido poco caracterizadas. ‘Cabernet Sauvignon’, al presentar un comportamiento cercano a isohídrico, debería cerrar sus estomas frente a potenciales hídrico menos negativos, lo cual puede provocar una fuerte disminución en la fotosíntesis y eventualmente llegar a la fotoinhibición. No obstante, es poco lo que se sabe acerca del efecto del comportamiento isohídrico y la fotoinhibición, y menos aún, su relación con mecanismos de disipación de energía, como  $qN$ , o ajustes en la concentración de clorofilas y una eventual senescencia, en condiciones de campo. Actualmente, las fuertes condiciones del cambio climático (IPOC, 2007; Oertel *et al.*, 2020) y de escasas hídrica, han generado que los recursos naturales cada vez sean más escasos, como lo evidencia la mega sequía que existe en el Chile central (Garreaud *et al.*, 2017), siendo relevante dilucidar algunas respuestas y repercusiones de la falta de agua, y por ende el déficit hídrico en cuanto a la fotosíntesis, fotoinhibición y senescencia prematura. La vid es una excelente planta modelo para estos objetivos y, en particular, el cultivar Cabernet Sauvignon, tan cultivado en el mundo entero.

## **HIPOTESIS**

Frente a un déficit hídrico progresivo, la planta *Vitis vinifera* L. del cv. Cabernet Sauvignon presenta un comportamiento cercano a isohídrico, induce una disminución de su conductancia estomática, transpiración y fotosíntesis neta. Reduce la concentración de clorofilas en hojas, sin entrar en senescencia prematura, pero aumenta la disipación energética, evitando así la fotoinhibición.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivos generales**

Determinar los efectos de un déficit hídrico progresivo en plantas *Vitis vinifera* L. del cv. Cabernet Sauvignon.

### **Objetivos específicos**

Evaluar los efectos de un déficit hídrico progresivo sobre fotosíntesis, fotoinhibición, senescencia y disipación de la energía no fotoquímica.

Precisar las respuestas hídricas, de la planta *Vitis vinifera* L. del cv. Cabernet Sauvignon, bajo las condiciones de un déficit hídrico progresivo

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Ubicación del estudio

El estudio se realizó en el viñedo comercial “Haras de Pirque”, ubicado en el valle del Maipo (33°42'49"S, 70°36'52"W), a una elevación de 695 metros sobre el nivel del mar, comuna de Pirque, Región Metropolitana, en la zona central de Chile. El viñedo Haras de Pirque presenta un clima de tipo mediterráneo semiárido, influenciado por la cercanía de la cordillera de los Andes. Los suelos son de origen coluvial, siendo los suelos arcillosos los más predominantes.

Los análisis de laboratorio fueron realizados en la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, ubicada en la comuna de la Pintana en la Región Metropolitana, Chile.

### Material biológico

El estudio se realizó en la temporada 2019 – 2020 con plantas de *Vitis vinifera* L. cv Cabernet Sauvignon plantadas el año 2000 a pie franco, con un sistema de conducción en espalderas en orientación Norte – Sur. El cuartel se encuentra emplazada en una zona con una leve pendiente de 10° en dirección Sur – Norte. El sistema de riego es por goteo. Presenta un rendimiento histórico de entre 8 y 10 ton ha<sup>-1</sup>. Las plantas se encuentran a 2,5 m. entre hilera y 1 m. sobre hilera. Se poda en cargadores. La nutrición y sanidad de las plantas están bajo certificación orgánica.

### Tratamientos y diseño experimental

Se trabajó con dos tratamientos diferentes de suministro de agua: El tratamiento control o con riego (CR) que mantuvo las plantas bajo un régimen de riego suficiente, que correspondió al riego habitual del viñedo comercial. El segundo tratamiento consistió en un déficit hídrico progresivo o sin riego (SR), donde las plantas fueron sometidas a la interrupción de riego induciendo una sequía progresiva.

Los tratamientos de riego se implementaron desde la primera semana de enero del 2019, periodo en el que existe una elevada tasa de evapotranspiración, por las altas temperaturas y baja humedad relativa del verano. Esto concuerda con el estado fisiológico de “baya tamaño arveja”.

El diseño experimental se realizó en bloques completamente aleatorizados (DBCA), siendo la pendiente el factor de bloqueo. Cada bloque fue conformado por seis plantas de ‘Cabernet Sauvignon’, de las cuales tres plantas consecutivas estuvieron con riego normal (CR) y las otras tres restantes, con suspensión de riego (SR).

Las determinaciones se ejecutaron en la planta central de cada unidad experimental. La unidad experimental corresponde a tres plantas de cada tratamiento, por lo que cada bloque contiene dos unidades experimentales. Se realizaron cinco repeticiones por tratamiento.

## Manejo del experimento

Se marcó cada unidad experimental del ensayo, con papel reflectante enumerado. Las plantas con el tratamiento CR, solamente se marcaron con números sin hacerle ninguna modificación a las cintas de riego, mientras que las plantas con el tratamiento SR, se marcaron con números y se colocó tapa goteros para inducir un déficit hídrico progresivo hasta el final del experimento, donde se repuso el riego para estas plantas. Las primeras observaciones comenzaron una semana después del corte de riego.

## Determinaciones

Todas las mediciones y variables fueron realizadas un día por cada semana de estudio, durante los meses de enero y febrero, específicamente los días 9, 15, 21, 31 de enero y 11, 18 de febrero. Estos días fueron considerados como los días después del corte de riego (DDCR) representados como 3, 9, 15, 25 para el mes de enero y 36, 43 para el mes de febrero respectivamente.

## Intercambio gaseoso

A la planta central de cada unidad experimental se le midió fotosíntesis neta ( $An$ ), conductancia estomática ( $gs$ ) y transpiración ( $E$ ), seis veces al día, a las 9:00, 11:00, 13:30, 15:00, 16:00 y 18:00 h, una vez por semana. Estas determinaciones se realizaron por medio de un analizador infrarrojo de gases (IRGA, PP-Systems, CIRAS-2, USA). Las mediciones se hicieron siempre en la misma hoja adulta. Las hojas utilizadas se ubicaron entre el nudo siete y once, expuesta al sol, representativa de las demás. Las mediciones se hicieron en ambos lados de la espaldera. Además, con los resultados de  $An$ ,  $gs$  y  $E$ , se obtuvo las curvas de eficiencia del uso del agua instantánea ( $EUA_{inst}$ ) e intrínseca ( $EUA_{intr}$ ), se utilizaron las relaciones de  $An/E$  y  $An/g_s$  respectivamente, de acuerdo con el estudio de Guan y Gu. (2009).

## Contenido de clorofilas

La estimación de concentración de clorofilas se obtuvo mediante el índice SPAD (Soil Plant Analysis Development. Minolta SPAD 502, OSAKA, JAPAN). Este aparato permite medir cuantitativamente la intensidad del verde de la hoja, sin destruir la muestra. Esto se asocia con el contenido de clorofilas en las hojas (Cunha *et al.*, 2015) de manera de lograr una estimación de estas, muy cercanas a la realidad. La medición se realizó una vez al día, por cada semana durante el desarrollo de la investigación, en una hoja de similares características a las marcadas para la medición de la fotosíntesis, por cada lado de la espaldera, en la zona basal, media y superior del brote. Fueron marcadas y seguidas a lo largo del estudio. Las mediciones con el sensor SPAD se utilizaron como indicador indirecto de la senescencia de las plantas ya que el síntoma más acusador de ésta es la clorosis o disminución de la concentración de clorofilas, especialmente en hojas más antiguas y basales (Pružinská *et al.*, 2005).

## Fluorescencia de clorofilas

Para cuantificar la fotoinhibición, se procedió a determinar los parámetros de extinción fotoquímica, extinción no fotoquímica y rendimiento cuántico máximo del PSII, denominados  $qP$ ,  $qN$  y  $Fv/Fm$ , respectivamente, por medio de un fluorómetro de pulso modulado (Hansatech, UK), simultáneo a las mediciones de intercambio gaseoso, en una hoja de similar ubicación por cada unidad observacional, siempre en la misma hoja y a ambos lados de la espaldera, una vez por semana y seis veces al día, a las mismas horas de medición de la fotosíntesis. Las mediciones con el fluorómetro modulado comenzaron una semana después que las del IRGA. Las determinaciones de los parámetros  $qP$ ,  $qN$  y  $Fv/Fm$  informan sobre la concentración relativa de centros de reacción de los PSII en estado abierto, es decir la capacidad de transportar electrones, re-emisión de energía absorbida en forma de calor, o no fotoquímica, y el nivel de fotoinhibición de las plantas. Cuando se enciende un haz de luz por el fluorómetro modulado, se alcanza inmediatamente un nivel de fluorescencia inicial. Esta es la fluorescencia mínima ( $F_0$ ). Luego se aplica un pulso de saturación para alcanzar el nivel de fluorescencia máximo ( $F_m$ ). La diferencia entre  $F_m$  y  $F_0$  es la fluorescencia variable ( $F_v$ ). Cuando se enciende la luz actínica, se alcanza un peak de fluorescencia secundario ( $F_p$ ). Luego, la señal de fluorescencia disminuye hasta un nivel final estable ( $F_T$ ). La superposición de pulsos de saturación sobre la luz actínica eleva la señal de fluorescencia a peaks secundarios ( $F_m'$ ). La diferencia entre  $F_m'$  y  $F_0$  es  $F_v'$ . La diferencia entre  $F_T$  y  $F_0$  es  $F_v'(T)$ .

El coeficiente de extinción fotoquímica ( $qP$ ) se calculó como:

$$qP = \frac{Fv' - Fv'(T)}{Fv'}$$

El coeficiente de extinción no fotoquímica ( $qN$ ) se calculó como:

$$qN = \frac{Fv - Fv'}{Fv}$$

(Marques da silva *et al.*, 2007; Maxwell y Johnson, 2000).

## Curvas presión - volumen

Las curvas de presión-volumen se realizaron según lo descrito por Lawren y Pasquet-Kok (2010). Se recolectó un brote al azar en ocho plantas que no fueron utilizadas para las mediciones del ensayo, una vez finalizado el estudio, fueron llevadas directamente al laboratorio en bolsas de plástico cerradas para evitar deshidrataciones. Se sumergieron 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 nudo cinco y doce, la cual se cortó bajo el agua dejando un pecíolo de 6–8 cm de largo desde la lámina. Luego, el extremo del pecíolo se sumergió en solución filtrada (0,22  $\mu\text{m}$ ) y desgasificada de KCl 10 mM y CaCl<sub>2</sub> 1 mM y se rehidrató durante la noche hasta que el  $\Psi$  hoja fue  $> -0,3$  MPa. El punto de pérdida de turgencia ( $\Psi_{\text{TLP}}$ ) y el potencial osmótico a plena turgencia ( $\pi_0$ ) se determinaron utilizando la técnica de secado en mesón. Las hojas se secaron lentamente sobre el mesón con baja intensidad luminosa (PAR  $< 50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), registrando el  $\Psi$  hídrico de la hoja ( $\Psi_h$ ), y se pesaron periódicamente hasta que el  $\Psi_h$  fue inferior a -2,5 MPa.

El potencial hídrico de la hoja es la sumatoria del potencial de presión ( $\Psi_p$ ) y el potencial de soluto ( $\Psi_s$ ). 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 (RWC) que correspondía a la fracción de masa de agua presente en la hoja, en porcentaje. Los cambios en los valores de  $\Psi$  de la hoja se representaron frente a 1-RWC. El  $\Psi_{TLP}$  se determinó como el punto de inflexión entre las porciones lineales y no lineales de la gráfica, el  $\pi_0$  se obtuvo extrapolando la relación lineal de la porción de la curva después de la pérdida de turgencia en RWC = 1 (Tyree y Hammel, 1972). El módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ) se calculó a partir de la fórmula del diferencial del potencial de presión / en el diferencial del contenido relativo de agua simplástica (Bartlett *et al.*, 2012).

### Relaciones hídricas

Se llevó un registro del potencial hídrico de xilema del tallo ( $\Psi_{\text{tallo}}$ ) a las mismas horas de medición del intercambio gaseoso y fluorescencia de clorofilas, seis veces al día, a las 9:00, 11:00, 13:30, 15:00, 16:00 y 17:00 horas, para ello, se cubrió la hoja seleccionada, con una bolsa plástica aluminizada, por alrededor de una hora antes de la medición, para evitar la transpiración e igualar el potencial de dicha hoja con el potencial xilemático del brote o tallo. Se realizó una medición en pre alba ( $\Psi_{pd}$ ), a las 5:30 horas, en ambos tratamientos, desde el momento de diferenciación de riego hasta el final del experimento, por cada lado de la espaldera, mediante una bomba de tipo Scholander (Scholander *et al.*, 1965) (PMS Instrument, 600D, USA). Esto entregó información del estado hídrico de las plantas y el suelo, evidenciando el nivel de estrés que iban experimentando. El potencial hídrico de tallo a medio día ( $\Psi_{md}$ ), se midió en una hoja previamente cubierta con una bolsa plástica aluminizada una hora antes de la medición, a las 12 horas del día aproximadamente. El  $\Psi_{md}$  se utilizó como un comparativo estandarizado con otros estudios.

Para determinar el comportamiento hídrico de las plantas, se utilizó la relación lineal entre el  $\Psi_{md}$  y el  $\Psi_{pd}$ , donde la intersección de la relación ( $\Lambda$ ) caracteriza la tasa máxima de transpiración por unidad de capacidad de transporte hidráulico, mientras que la pendiente o grado de isohidrisma ( $\sigma$ ), determina la sensibilidad relativa de la tasa de transpiración (Martínez-Vilalta *et al.*, 2014).

Se debe destacar que el potencial hídrico de la hoja ( $\Psi_{\text{hoja}}$ ) se descartó como indicador del déficit hídrico, ya que presenta mucha variabilidad dependiendo de la exposición, ubicación y sanidad de la hoja. Además, el  $\Psi_{\text{hoja}}$  no es buen indicador de déficit hídrico (Choné *et al.*, 2001).

### Condiciones ambientales

Se utilizó la estación meteorológica William Fevre, de la comuna de Pirque en la región Metropolitana (AGROMET), para obtener los datos climáticos relevantes para este estudio, tales como los días grados acumulados en base 10° C (DG10B), las temperaturas mínimas, máximas y promedios, la humedad relativa (HR), la radiación solar (RS) y la evapotranspiración de referencia ( $ET_0$ ).

En los días de medición, se llevaron registros de las temperaturas (T), de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y de la humedad relativa (HR), a través de un radiómetro e higrotermómetro (Radiómetro PCE-UV34), aproximadamente cada 1 hora desde el inicio de las mediciones (5:30 h) hasta el final del día (18:30 h) a 1,5 m. sobre el suelo, bajo sombra. El déficit de presión de vapor (DPV) se calculó según la ecuación de Penman-Monteith: diferencia entre el valor de la presión de vapor de saturación (PV sat) y la presión de vapor real del aire (PV air).

En los mismos días en los que se evaluaron los parámetros ambientales, de estatus hídrico de plantas y de fotosíntesis, se evaluó el contenido de sólidos solubles (° Brix) a través de un refractómetro manual de 0 a 32° Brix (MRC modelo REF-113ATC). La obtención de las muestras se realizó a través de la recolección de 3 bayas por cada unidad observacional de ambos tratamientos por separados, para obtener un promedio por planta.

### Análisis estadístico

Los datos fueron analizados mediante modelos lineales mixtos. 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 son los tratamientos de riego (CR y SR), mientras que el tiempo (DDCR) se consideró como subparcela.

Se realizó la prueba de comparaciones múltiples de LSD Fisher (p-valor < 0,05) para el análisis de las diferencias significativas ya sea en la interacción, o en su defecto, en los factores (tratamiento y tiempo) actuando de manera independiente. Se comprobaron los supuestos del análisis de varianza, y el nivel de significancia de las pruebas.

Se utilizó el siguiente modelo lineal mixto:

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

Donde  $Y_{ijk}$  es el valor de la observación de la unidad experimental;  $\mu$  la media general del ensayo;  $R_i$  efecto asociado a los tratamientos de riego (parcela principal);  $T_j$  factor Tiempo (sub-parcela);  $(RT)_{ij}$  interacción del factor Riego y Tiempo;  $B_k$  efecto bloque; y  $PP_{i(k)}$  error de la parcela principal; y finalmente  $\varepsilon_{ijk}$  error de la sub-parcela.

Para el análisis de los datos y el diseño de los gráficos se utilizaron los softwares R Studio e Infostat.

## RESULTADOS

### Condiciones ambientales

#### VARIABLES CLIMATOLÓGICAS

En el Cuadro 1 se muestran las variables ambientales más relevantes para este estudio, datos obtenidos de la estación meteorológica William Fevre.

La temperatura media durante el ensayo osciló, exceptuando el primer día más frío, entre 22,4 y 24°C, mientras que la mínima se mantuvo en promedio en niveles de 12,6°C y la máxima en 32°C. La HR se mantuvo en niveles propios para esta zona de estudio en esta época del año, con un promedio de 41,5%. Así mismo, la radiación solar se mantuvo alta, con días mayoritariamente despejados. Por último, la  $ET_0$  denotó una alta demanda evapotranspirativa en los días del estudio, con valores de entre 6,4 y 7,5 mm diarios con un promedio de 7 mm diarios. Cabe destacar que, durante todo el periodo del ensayo, no cayeron precipitaciones.

**Cuadro 1.** Variables Climatológicas en los días de medición.

Fecha	DDCR	DG10B	Variables Climatológicas			HR	RS	ET <sub>0</sub>
			T°media	T°mínima	T°máxima			
			°C	°C	°C	%	Mj/m <sup>2</sup>	mm
09-01-2020	3	26,1	18,4	8,2	28,7	50	32,5	6,7
15-01-2020	9	96,7	22,4	12,7	32	30	31,4	7,5
21-01-2020	15	176,4	24	15,5	32,4	48,8	29,6	7
31-01-2020	25	312,5	22,9	13,1	32,7	42,5	29,2	7,1
11-02-2020	36	441,6	22,5	13,6	31,4	45,6	27,4	6,4
18-02-2020	43	524,3	23,4	12,3	34,5	32,4	27,6	7,4

DDCR corresponde al número de días luego del corte de riego, DG10B a los días grados acumulados desde el corte de riego con base 10°C, T° media a la temperatura media del aire para dicho día, T° mínima a la temperatura mínima del aire, T° máxima temperatura máxima del aire, HR la humedad relativa del aire, RS la radiación solar incidente,  $ET_0$  a la evapotranspiración de referencia de dicho día.

#### VARIABLES AMBIENTALES MEDIDAS EN CAMPO

La radiación PAR, la T y la HR fueron medidos en campo, cada una hora, desde el 9 DDCR hasta los 43 DDCR. El DPV fue calculado con los datos medidos en terreno según la ecuación de Penman-Monteith.

En el cuadro 2, se muestran los promedios diarios de las variables recién mencionadas, para cada fecha de medición. El valor máximo de la HR en los días analizados fue de 49,5 % mientras que el mínimo fue de 10,1%. El valor máximo de T en los días de medición fue de 34,9 mientras que el valor mínimo fue de 20,6. El valor máximo del DPV fue de 4,94 kPa y el mínimo fue de 1,34 kPa. El valor promedio del DPV de todos los días de medición fue de 2,92 kPa. El valor máximo de PAR fue de 2250  $\mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  mientras que el mínimo fue de 540  $\mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Se debe destacar que los

máximos y mínimos mencionados, son de todo el registro medido a lo largo de cada día, desde las 9:00 h hasta las 18:30 h.

**Cuadro 2.** Mediciones ambientales en campo.

<b>Mediciones ambientales en campo</b>					
<b>Fecha</b>	<b>DDCR</b>	<b>HR</b>	<b>T</b>	<b>DPV</b>	<b>PAR</b>
		<b>%</b>	<b>°C</b>	<b>kPa</b>	<b><math>\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}</math></b>
15-01-2020	9	22,97	29,09	3,26	1835,2
21-01-2020	15	33,19	27,99	2,60	1630,5
31-01-2020	25	26,00	28,11	2,93	1632,0
11-02-2020	36	34,45	27,75	2,51	1657,5
18-02-2020	43	21,92	29,04	3,29	1673,5

DDCR corresponde al número de días luego del corte de riego. HR representa la humedad relativa promedio diario, en porcentaje. T representa la temperatura promedio diaria medida, en grados Celsius, DPV representa el déficit de presión de vapor promedio diario, en kilo pascales. PAR representa la radiación fotosintéticamente activa promedio diario, en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

### **Contenido de sólidos solubles**

El contenido de sólidos solubles se relaciona estrechamente con los grados brix, los cuales subieron gradualmente acorde a lo esperado, comenzando desde los 5-6° brix a los 3 DDCR y terminando el ensayo con 23°brix a los 43 DDCR, con la curva doble sigmoidea característica del crecimiento de la uva, durante el desarrollo del ensayo. No existieron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos (datos no mostrados).

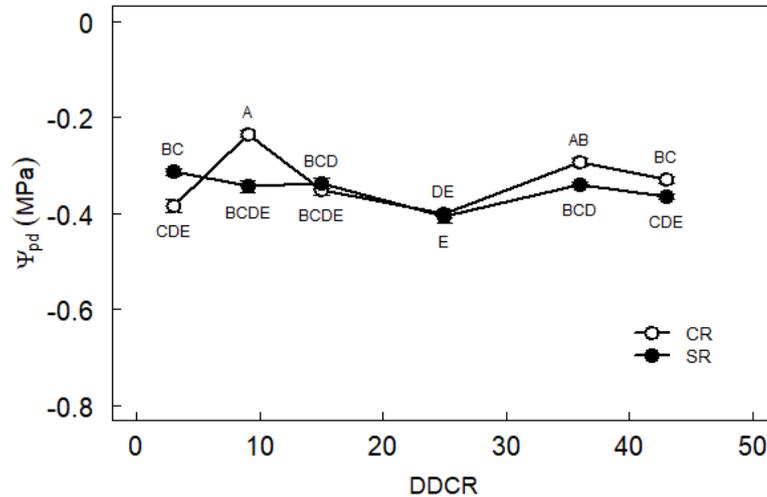
### **Relaciones hídricas**

En cuanto a las relaciones hídricas de las vides, se utilizó el  $\Psi_{pd}$ , el  $\Psi_{md}$  y el  $\Psi_{tallo}$  como indicadores. En general el  $\Psi_{pd}$  ha sido utilizado como indicador del potencial hídrico de suelo que está en contacto con el sistema radical de la planta (Williams y Araujo 2002), mientras que el  $\Psi_{tallo}$  sirve como indicador de la condición hídrica de la parte aérea de las plantas, además de acusar el grado de estrés hídrico de las vides. El  $\Psi_{md}$  se utiliza como indicador estándar para comparación entre diferentes estudios, localidades o variedades.

### **Potencial de pre alba**

En la Figura 1 se observa la evolución del  $\Psi_{pd}$  a lo largo del tiempo expresadas como DDCR. A pesar de suprimir el riego, no se encontraron diferencias significativas de  $\Psi_{pd}$  entre los tratamientos a lo largo del ensayo, a excepción de los 9 DDCR donde las plantas que mantuvieron el tratamiento CR presentaron un  $\Psi_{pd}$  de -0,2 MPa siendo menos negativo al observado en las plantas SR, que mostraron un valor de -0,35 MPa.

En general, los valores de  $\Psi_{pd}$  de ambos tratamientos variaron en un rango entre -0,2 MPa y -0,4 MPa. El promedio durante todo el ensayo para el tratamiento CR fue de -0,33 mientras que el del tratamiento SR fue de -0,35, siendo iguales estadísticamente. Se observan leves diferencias entre la interacción del tratamiento y el tiempo, sin embargo, los valores de  $\Psi_{pd}$  son estables en el tiempo.



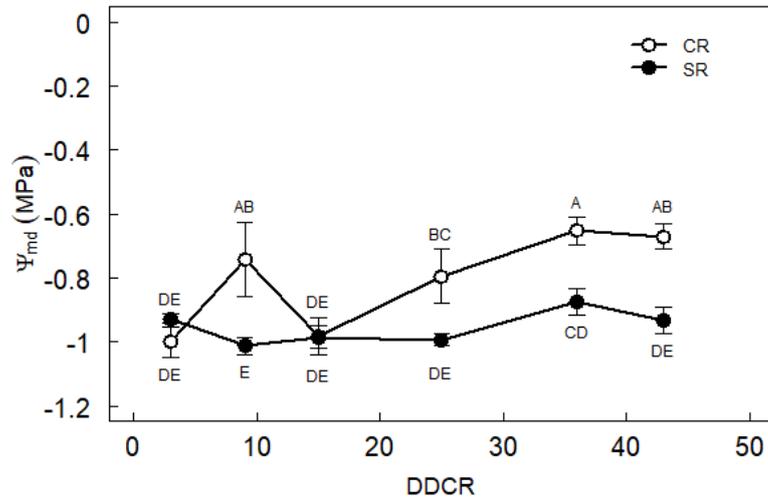
**Figura 1.** Potencial hídrico de pre alba a lo largo del ensayo. Los círculos blancos corresponden a tratamiento con riego (CR) y los círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR). Las barras corresponden al error estándar. Medias con letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre la interacción tratamiento y tiempo ( $p < 0,05$ ) según la prueba LSD Fisher.

### Potencial de tallo

Se muestran los resultados obtenidos de  $\Psi_{md}$  (Figura 2) y los resultados del  $\Psi_{tallo}$  (Figura 3) a lo largo del día. La medición del  $\Psi_{md}$  se separó con el resto de las mediciones del día, de modo de estandarizarlo para su comparación.

Luego de iniciar los tratamientos, los resultados de  $\Psi_{md}$  alcanzaron valores cercanos a -1,0 MPa aproximadamente, sin diferencias significativas entre tratamientos. No es sino hasta los 25 DDCR que las medias se comienzan a diferenciar entre tratamientos, con promedios menos negativos en el caso de los tratamientos CR, volviéndose significativas a los 25, 36 y 43 DDCR.

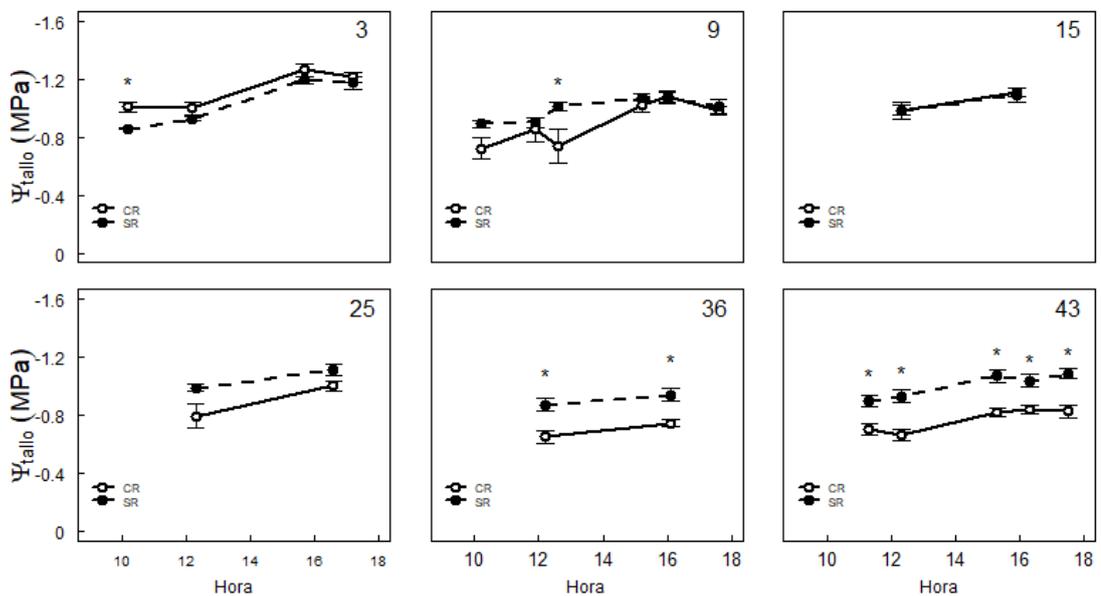
En el caso de las plantas SR, los niveles de  $\Psi_{md}$  se mantuvieron relativamente constantes a lo largo del estudio, alrededor de -1,0 MPa mientras que los CR tendieron a hacerse más positivos llegando hasta los -0,6 MPa. Cabe destacar que a los 9 DDCR hubo diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos, dado que ese día se realizó un riego, induciendo un aumento temporal de los valores de  $\Psi_{md}$  del tratamiento CR.



**Figura 2.** Potencial hídrico de tallo a medio día a lo largo del ensayo. Círculos blancos corresponden a tratamiento con riego (CR) y círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR). Barras corresponden al error estándar. Medias con letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre la interacción tratamientos y tiempo ( $p < 0,05$ ) según la prueba LSD Fisher.

En la Figura 3 se observa el comportamiento diario del  $\Psi_{\text{tallo}}$ , durante cada DDCR. Desde los 3 y hasta los 25 DDCR, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de riego, sin embargo, durante los 36 y 43 DDCR se observaron diferencias significativas a lo largo de todo el día, incrementándose los valores negativos en el tratamiento SR alcanzando valores mínimos de -1,2 MPa.

Es posible observar una disminución del  $\Psi_{\text{tallo}}$  a medida que transcurren las horas del día, en todos los casos, ambos tratamientos comenzaron con valores de  $\Psi_{\text{tallo}}$  entre -0,7 y -1,0 MPa alrededor de las 9:00 h y terminando alrededor de las 18 h. con valores cercanos a los -1,2 MPa. Se debe destacar que no existen diferencias significativas para la interacción tratamiento por hora del día, según prueba LSD Fisher.

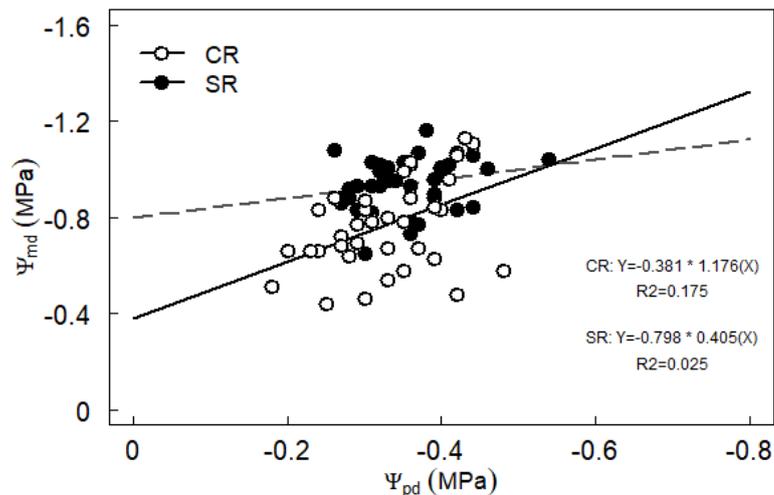


**Figura 3.** Potencial de tallo a lo largo del día, en horas. Cada número en la esquina superior derecha indica el DDCR. Círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR) y los círculos blancos al tratamiento con riego (CR). Barras corresponden al error estándar. Asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos para una misma hora ( $p < 0,05$ ).

### Grado de isohidricidad

En la Figura 4 se muestra la relación entre los valores del  $\Psi_{pd}$  y el  $\Psi_{md}$ , la pendiente de la regresión lineal de cada tratamiento representa el grado de isohidricidad ( $\sigma$ ) (Martínez-Vilalta *et al.*, 2014).

El  $\sigma$  del tratamiento CR corresponde a 1,2, mientras que el  $\sigma$  del tratamiento SR corresponde a 0,4. Los valores de  $\sigma$  menor a 1 se relacionan con comportamiento isohídrico y los valores mayores o iguales a 1 con comportamiento anisohídrico. El valor de  $\sigma$  considerando los valores de ambos tratamientos, resultó ser de 1,02, con un  $R^2$  de 0,139 (datos no mostrados). Cabe mencionar que el  $R^2$  en una curva lineal, es el ajuste a la dispersión de los datos, esto sirve para decir si el ajuste es cercano a la realidad o no, o sea si se alinean mejor en la línea de tendencia.



**Figura 4.** Relación entre potencial hídrico de tallo a medio día y potencial de pre alba. Círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR) y los círculos blancos al tratamiento con riego (CR). La línea sólida corresponde a la línea de tendencia del tratamiento CR, mientras que la línea punteada corresponde a la línea de tendencia del tratamiento SR. Ecuaciones de las líneas de tendencia dentro del gráfico, con su respectivo  $R^2$ .

### Curva presión-volumen

Los parámetros obtenidos de la curva presión vs. volumen son el potencial osmótico a plena turgencia ( $\pi_0$ ), potencial hídrico de pérdida de turgencia ( $\Psi_{TLP}$ ) y módulo de elasticidad de la pared celular ( $\epsilon$ ), son indicadores relacionados con la tolerancia a la sequía (Bartlett *et al.*, 2012).

En el Cuadro 3 se muestran los valores promedios derivados de las curvas presión vs. volumen. El valor de  $\Psi_{TLP}$  fue -2,2 MPa, mientras que el de  $\pi_0$  fue -1,7 MPa. La  $\varepsilon$  fue de 15,8 MPa la cual representa la rigidez de la pared celular. Los valores máximos y mínimos de los parámetros  $\pi_0$ ,  $\Psi_{TLP}$  y  $\varepsilon$  son -1,4 y -2,2 MPa, -1,9 y -2,4 MPa, 31,9 y 8,5 MPa respectivamente.

**Cuadro 3.** Parámetros hidráulicos derivados de las curvas presión vs. volumen.

<b>Parámetros hidráulicos presión-volumen</b>		
$\pi_0$ (MPa)	$\Psi_{TLP}$ (MPa)	$\varepsilon$ (MPa)
-1,683 ± 0,12	-2,204 ± 0,07	15,770 ± 3,63

$\pi_0$  representa el potencial osmótico a plena hidratación,  $\Psi_{TLP}$  representa el potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor,  $\varepsilon$  representa el módulo de elasticidad. Los resultados del cuadro son los promedios de cada parámetro y su respectivo error estándar.

### Intercambio gaseoso

Se puede observar las variables  $g_s$  (Figura 5),  $An$  (Figura 8) y  $E$  (Figura 10) y su variación diaria a lo largo del ensayo.

Para las Figuras 5, 8 y 10, los valores determinados antes de las 14 h. corresponden a los resultados correspondientes a la cara Este, mientras que, aquellos después de las 14 h. corresponden a la cara Oeste de las espalderas de vid. Es importante destacar que a los 3 DDCR hay menos observaciones que el resto de los días de medición, se obtuvieron tres valores diarios por cada tratamiento y solo dos de ellos concuerdan en las mismas horas de medición. Entre los 9 DDCR hasta los 43 DDCR se realizaron 6 mediciones diarias para cada tratamiento, coincidentes en horas de medición. En las Figuras 6, 9 y 11 se muestran las medias agrupadas por orientación de  $g_s$ ,  $E$  y  $An$  respectivamente.

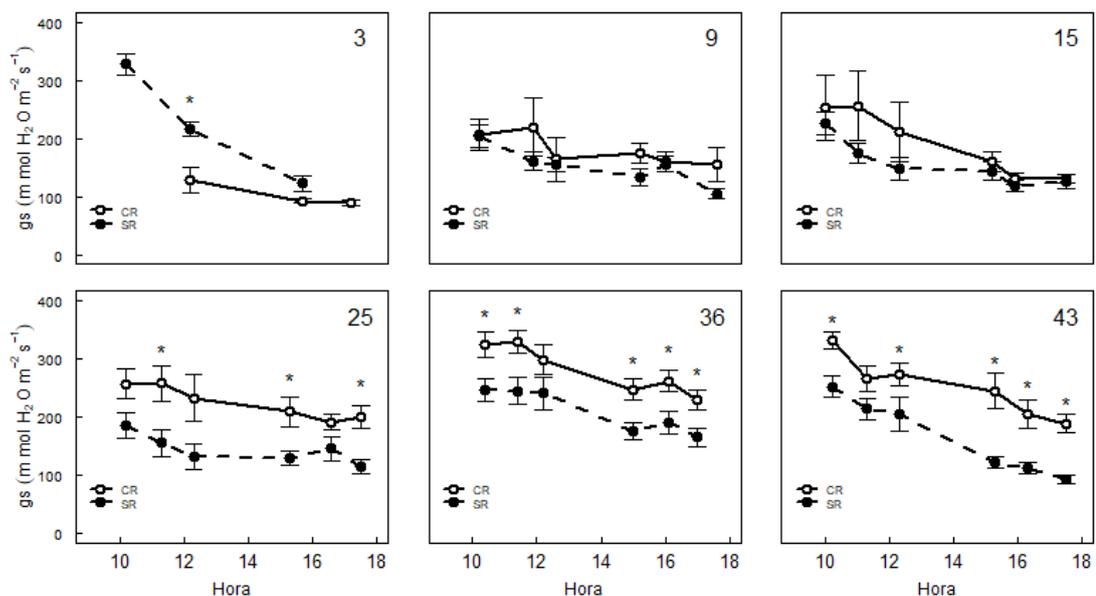
### Conductancia estomática

En general,  $g_s$  tiende a disminuir a lo largo del día, durante todo el ensayo (Figura 5). Los valores más altos de  $g_s$ , se observaron temprano en la mañana, equivalente a valores entre 200 y 300 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>. Estos se reducen a valores entre 100 y 200 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, en ambos tratamientos en horas de la tarde. Desde los 25 DDCR, el tratamiento SR tiende a valores significativamente inferiores comparado con CR, a lo largo del día. Los valores de  $g_s$  del tratamiento CR experimentan un leve incremento durante el transcurso del ensayo, comenzando con valores de alrededor de 100 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> y alcanzando a los 43 DDCR valores de 350 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>. La  $g_s$  del tratamiento SR tiende a mantenerse constante en un rango de entre los 250 a los 100 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> durante todo el ensayo.

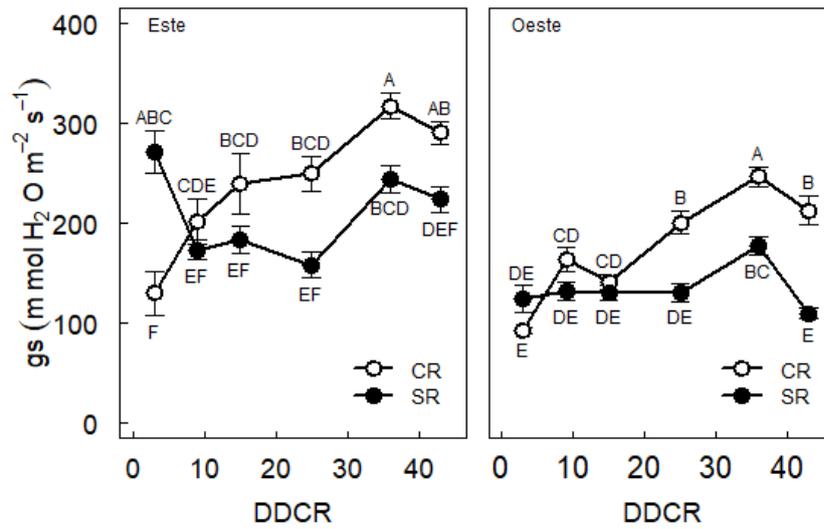
Los valores promedios de cada lado de la espaldera se muestran en la Figura 6. Se observaron diferencias significativas entre los tratamientos y el tiempo. Las orientaciones de las espalderas responden de manera distinta entre ellas y tienen niveles de  $g_s$  divergentes a lo largo del ensayo. En la cara Este, los valores de  $g_s$  son más variables en

comparación con los resultados obtenidos en la orientación Oeste. De hecho, en la cara Oeste, el tratamiento SR se mantiene constante, salvo a los 36 DDCR que difiere significativamente de los demás datos. El tratamiento CR en la orientación Oeste obtiene valores significativamente mayores a los del tratamiento SR desde los 25 DDCR y aumentaron a medida que transcurrió el ensayo. En la orientación Este, las diferencias entre los tratamientos son significativas en casi todas las mediciones, salvo a los 9 DDCR, donde no hubo diferencias entre los tratamientos. Se debe destacar la inversión de valores entre los tratamientos para esta orientación, ya que los valores del tratamiento SR tienden al descenso a lo largo del ensayo, mientras que los datos obtenidos del tratamiento CR tienden a aumentar durante todas las mediciones. El incremento de CR es más abrupto que el descenso en la  $g_s$  del tratamiento SR.

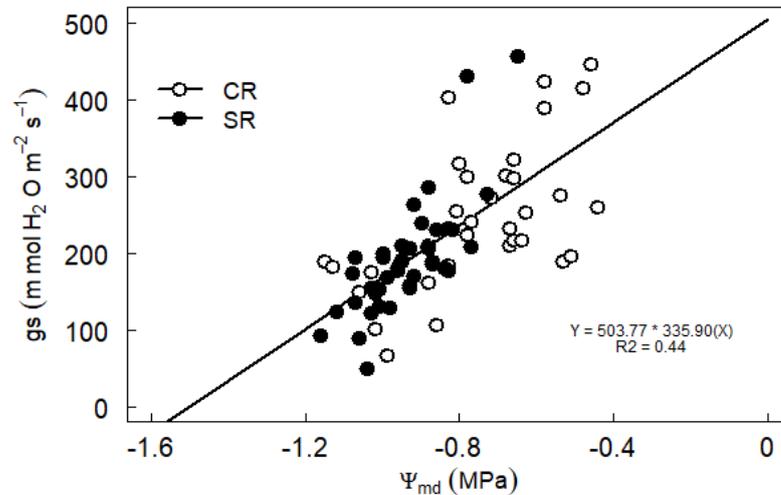
Al relacionar la  $g_s$  con el  $\Psi_{\text{tallo}}$ , considerando los valores de ambos tratamientos de riego, se puede observar una relación lineal entre ambas variables, donde la  $g_s$  disminuye a medida que el  $\Psi_{\text{tallo}}$  se vuelve más negativo (Figura 7). Se observan una clara segmentación entre los tratamientos de riego, sin embargo, los valores del tratamiento CR abarcan un mayor rango en comparación con los valores del tratamiento SR. Los valores de  $\Psi_{\text{tallo}}$  más negativos, cercano a los -1,2 MPa, se asocian con valores de  $g_s$  cercano a los 100  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Cuando los valores de  $\Psi_{\text{tallo}}$  son más positivos, a -0,5 MPa aproximadamente, los valores de  $g_s$  alcanzan máximos de 400  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .



**Figura 5.** Conductancia estomática a lo largo del día, en horas. Cada número en la esquina superior derecha indica el DDCR. Círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR) y los círculos blancos al tratamiento con riego (CR). Barras corresponden al error estándar. Asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos para una misma hora ( $p < 0,05$ ).



**Figura 6.** Valores promedio diarios de  $g_s$  por lado de espaldera a través del ensayo. En que Este considera mediciones durante la mañana y Oeste, durante la tarde. Círculos blancos corresponden a tratamiento con riego (CR) y círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR). Barras corresponden al error estándar. Medias con letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre la interacción tratamientos y tiempo ( $p < 0,05$ ) según la prueba LSD Fisher.



**Figura 7.** Relación entre conductancia estomática y potencial de tallo. Círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR) y los círculos blancos al tratamiento con riego (CR). La línea sólida corresponde a la línea de tendencia de ambos tratamientos. Ecuación de la línea de tendencia dentro del gráfico, con su respectivo  $R^2$ .

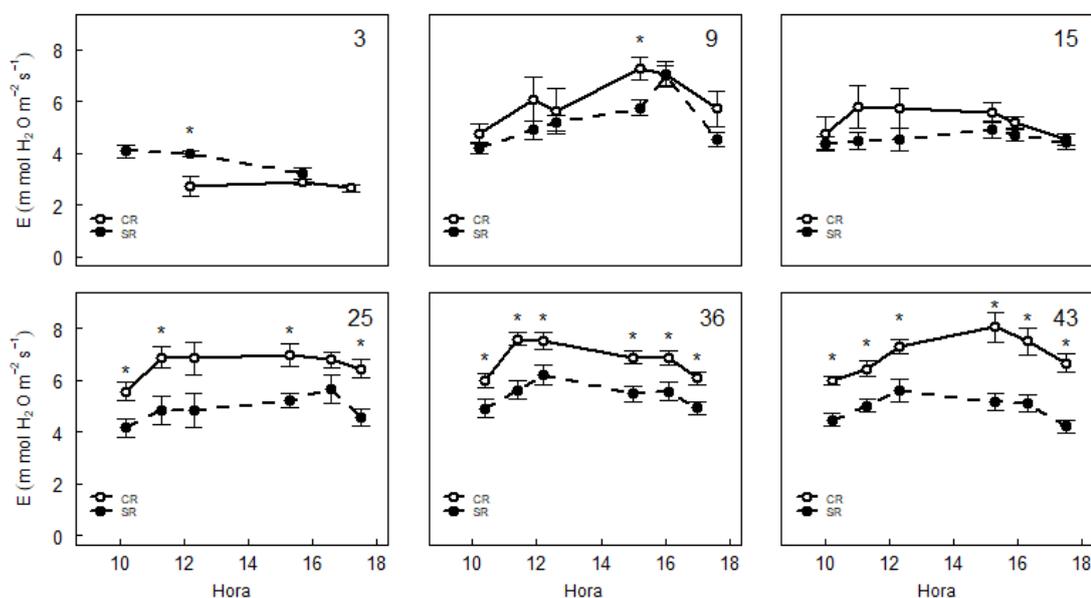
### Transpiración

En general, se observa que los valores de  $E$  durante cada día (Figura 8) para los distintos tratamientos, tiende a aumentar a inicios de la mañana, alcanza un máximo diario estable entre las 12:00 h y las 16:00 y disminuye al final de la tarde, a excepción de los 3 DDCR.

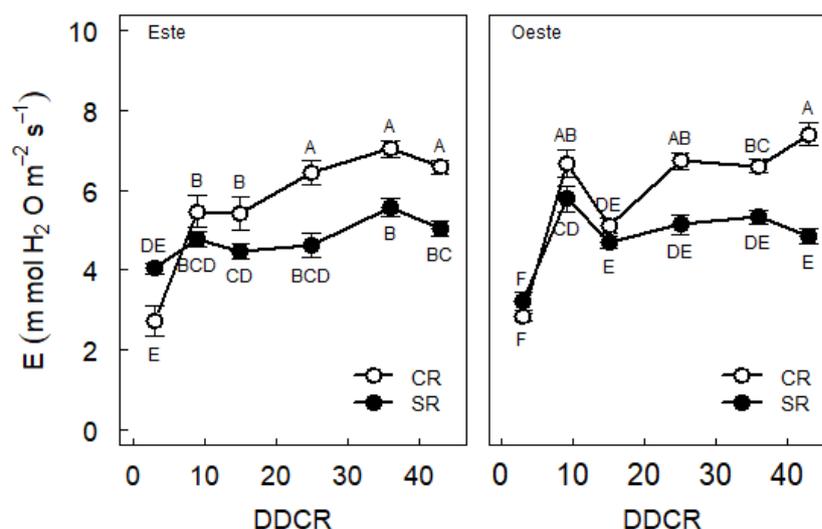
No hubo diferencias significativas entre los tratamientos en las primeras 3 jornadas según la prueba LSD Fisher. Solo hubo diferencias significativas sostenidas en el tiempo entre los tratamientos, a partir de los 25 DDCR hasta el final del ensayo. A los 9 DDCR, las plantas CR alcanzan un valor de  $E$  significativamente superior a SR, pero solo a las 15h. Posteriormente, a los 25, 36 y 43 DDCR, los valores de  $E$  son evidentemente superiores a lo largo del todo el día en el tratamiento CR comparado con el SR. Los valores de  $E$  aumentan en la medida que transcurre el ensayo, especialmente en el caso de CR.

En cuanto al comportamiento de la  $E$  frente a los tratamientos de riego, existen diferencias significativas. Desde los 25 DDCR el tratamiento CR comienza a obtener valores mayores a los obtenidos en el tratamiento SR, en 4 horario del día (10:00, 11:30, 15:30 y 18:00 h.) se observaron diferencias significativas. En el día 36 y 43 DDCR las diferencias estadísticamente significativas ocurrieron en cada medición del día, desde las 9:00h hasta las 18:00 h.

Cuando se observan los resultados de  $E$  por cada lado de la espaldera (Figura 9), se puede notar una clara tendencia de incremento de niveles de  $E$  en el tratamiento CR mientras transcurre el ensayo. En el caso de la cara Este los valores de la  $E$  se separan significativamente entre los tratamientos desde los 15 DDCR, mientras que en la orientación Oeste, esto sucede a los 25 DDCR en adelante. Tanto para la orientación Este como Oeste, el tratamiento SR mantuvo relativamente constante sus valores de  $E$  frente a un déficit hídrico progresivo.



**Figura 8.** Transpiración a lo largo del día, en horas. Cada número en la esquina superior derecha indica el DDCR. Círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR) y los círculos blancos al tratamiento con riego (CR). Barras corresponden al error estándar. Asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos para una misma hora ( $p < 0,05$ ).



**Figura 9.** Valores promedio diarios de  $E$  por lado de espaldera a través del ensayo. En que Este considera mediciones durante la mañana y Oeste, durante la tarde. Círculos blancos corresponden a tratamiento con riego (CR) y círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR). Barras corresponden al error estándar. Medias con letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre la interacción tratamientos y tiempo ( $p < 0,05$ ) según la prueba LSD Fisher.

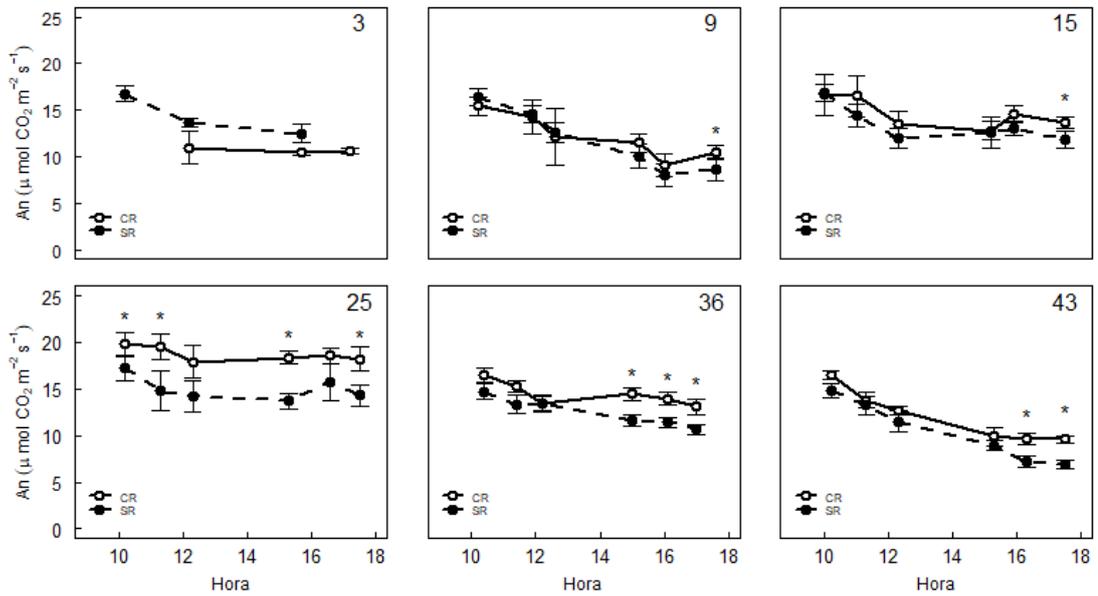
### Fotosíntesis neta

En el comportamiento de  $An$  durante cada día (Figura 10), se observó un patrón similar a  $gs$  (Figura 5), ambos tratamientos tienden a disminuir sus valores durante el transcurso del día, pero de igual modo que  $gs$ , estas diferencias durante cada día no son significativas para la interacción tratamiento y hora según la prueba LSD Fisher, más bien, experimentan cambios puntuales entre los tratamientos.

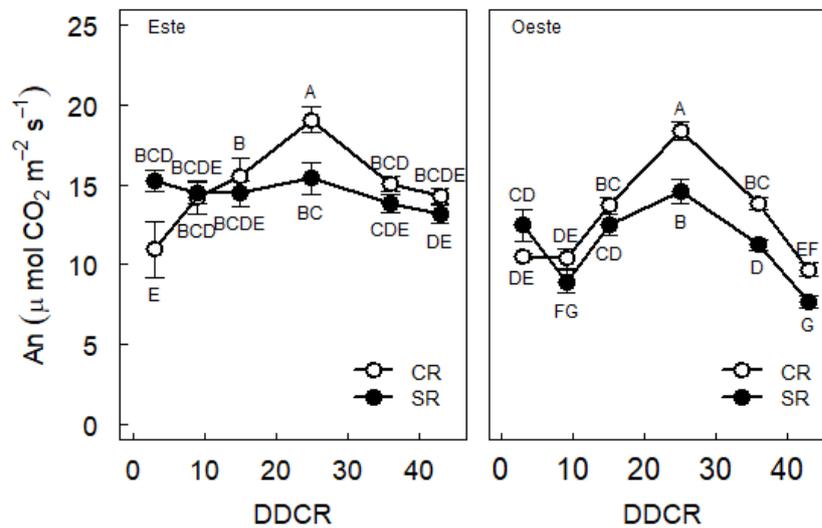
Desde el 25 DDCR hasta el 43 DDCR se observa una separación de los promedios para ambos tratamientos, aunque en una magnitud menor que  $gs$  (Figura 5). Las mayores diferencias se observan a los 25 DDCR entre tratamientos, las que aparecen solo en las mediciones de las 15:00 h, 16:00h y 17:30h., en los 36 y 43 DDCR.

En la Figura 11 se observan los valores promedios de  $An$  en cada orientación de las espalderas y se pueden advertir diferencias en el comportamiento de  $An$  frente a los tratamientos hídricos en cada orientación. La cara Este tiene un comportamiento estable en el tratamiento SR, manteniéndose casi idéntico estadísticamente durante todo el ensayo. Por su parte, la  $An$  del tratamiento CR fue más variable, alcanza los máximos niveles a los 25 DDCR, y luego disminuye progresivamente. Los valores mínimos en este tratamiento son alcanzados en el primer y último día de medición a los 3 y 43 DDCR.

La orientación Oeste se comporta de forma más variable, los diferentes tratamientos de riego son diferentes significativamente desde los 25 DDCR hasta los 43 DDCR, último día de medición. El comportamiento de ambos tratamientos sigue una tendencia de aumento desde el 3 DDCR hacia el día 25 DDCR, pero luego comienza a disminuir progresivamente hasta el 43 DDCR.



**Figura 10.** Fotosíntesis neta a lo largo del día, en horas. Cada número en la esquina superior derecha indica el DDCR. Círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR) y los círculos blancos al tratamiento con riego (CR). Barras corresponden al error estándar. Asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos para una misma hora ( $p < 0,05$ ).



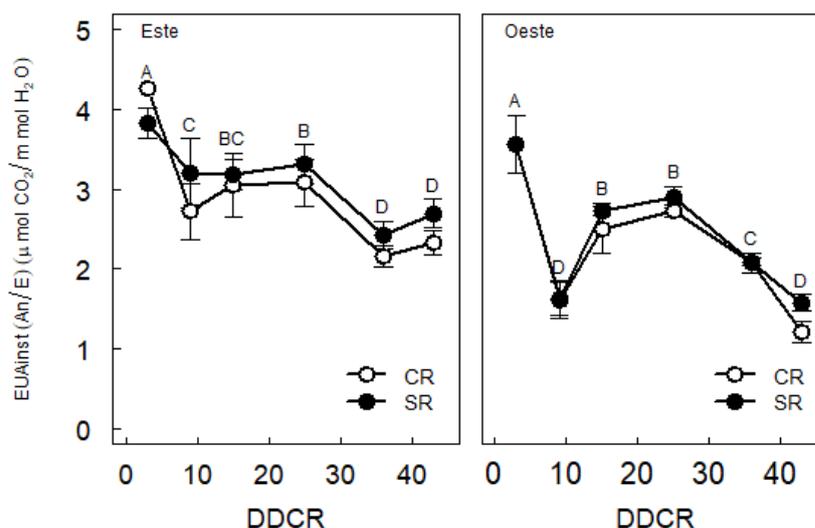
**Figura 11.** Valores promedio diarios de  $An$  por lado de espaldera a través del ensayo. En que Este considera mediciones durante la mañana y Oeste, durante la tarde. Círculos blancos corresponden a tratamiento con riego (CR) y círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR). Barras corresponden al error estándar. Medias con letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre la interacción tratamientos y tiempo ( $p < 0,05$ ) según la prueba LSD Fisher.

### Eficiencia del uso del agua instantánea

En la figura 12 se muestra la  $EUA_{inst}$ , se calcula con la relación  $An$  y  $E$ . Los valores son calculados con los promedios de los datos obtenidos de la cara Este y la cara Oeste de las espalderas separadamente.

En general, los valores de  $EUA_{inst}$  fueron muy similares entre tratamientos, de hecho, no se apreciaron diferencias estadísticamente significativas en los tratamientos del lado Oeste, pero sí en el lado Este, siendo mayor los valores del tratamiento SR que los CR.

Los valores de  $EUA_{inst}$  disminuyen desde los  $4 \mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$  en el día 3 DDCR hasta valores de  $2 \mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$  al final de las mediciones a los 36 y 43 DDCR para la cara Este. En la cara Oeste, estos descienden desde los  $3,5 \mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$  en el día 3 DDCR hasta valores de  $1,5 \mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$  para el 43 DDCR. El efecto tiempo estaría más bien relacionado a variables meteorológicas, ya que la  $An$  y  $E$  pueden variar según la intensidad de luz, DPV,  $T^\circ$  aire y demanda evapotranspirativa, principalmente. Se puede observar esta reducción en la  $EUA_{inst}$  para ambos tratamientos en la cara Oeste a los 9 DDCR, alcanzando los valores menores, en conjunto a los obtenidos en la medición del 43 DDCR.

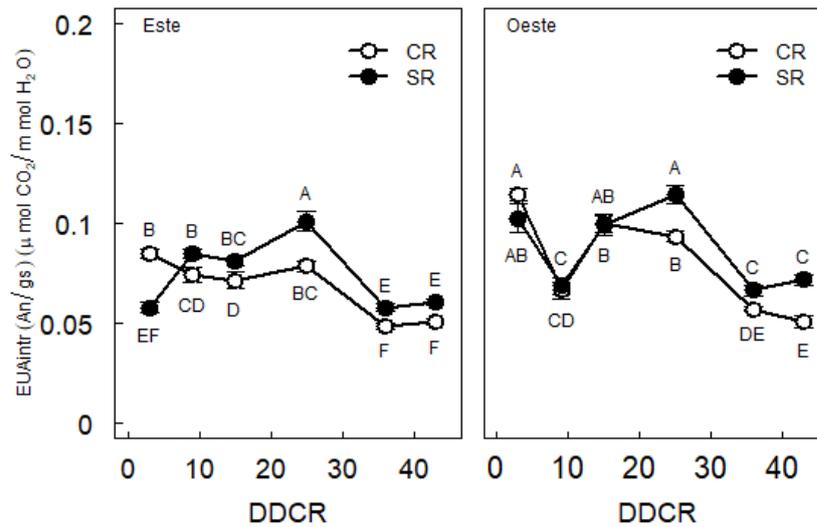


**Figura 12.** Valores promedio diarios de  $EUA_{inst}$  por lado de espaldera a través del ensayo. En que Este considera mediciones durante la mañana y Oeste, durante la tarde. Círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR) y los círculos blancos al tratamiento con riego (CR). Barras corresponden al error estándar. Medias con letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas a través del tiempo ( $p < 0,05$ ), según prueba LSD Fisher.

### Eficiencia del uso del agua intrínseca

La  $EUA_{intr}$  es la relación entre  $An$  y  $gs$ . En la Figura 13, los resultados obtenidos muestran diferencias significativas entre la interacción tratamiento y tiempo en ambas caras de las espalderas. Los valores del tratamiento CR parecieran ser más propensos a disminuir

durante el tiempo en comparación con el tratamiento SR. En ambos caras de las espalderas el tratamiento CR comienza en valores altos, casi máximos y termina el ensayo a los 43 DDCR con valores bajos. El tratamiento SR en la cara Este comienza con valores relativamente bajos, varía durante el ensayo, aumentando sus valores para luego descender. En la orientación Oeste, esto es un poco diferente ya que comienza con valores relativamente altos y durante el transcurso del ensayo, sufre importantes variaciones, para terminar con valores medios.

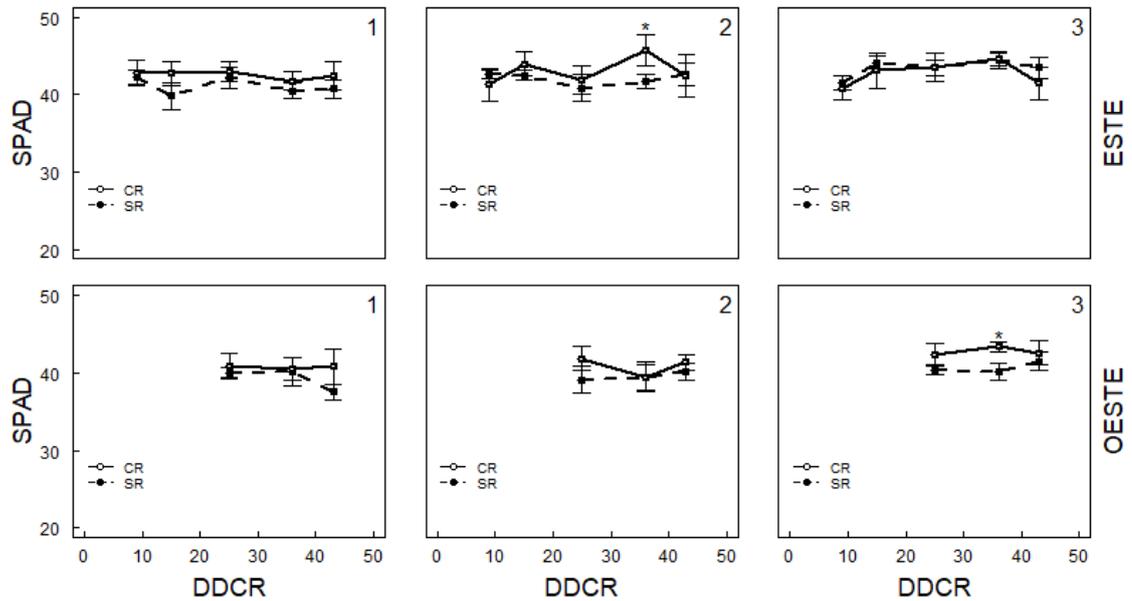


**Figura 13.** Valores promedio diarios de  $EUA_{intr}$  por lado de espaldera a través del ensayo. En que Este considera mediciones durante la mañana y Oeste, durante la tarde. Círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR) y los círculos blancos al tratamiento con riego (CR). Barras corresponden al error estándar. Medias con letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre la interacción tratamientos y tiempo ( $p < 0,05$ ) según la prueba LSD Fisher.

### Contenido de clorofilas

Los valores del índice SPAD se relacionan con el contenido de clorofilas de las hojas, y es una medición no destructiva de la muestra (Cunha *et al.*, 2015). Los datos se presentan separadamente para las hojas del lado Este y Oeste de las espalderas (Figura 14).

En el caso de la orientación Oeste, las mediciones se realizaron desde los 25 DDCR hasta los 43 DDCR y en la orientación Este las mediciones se realizaron desde los 9 DDCR hasta los 43 DDCR. Además, en la Figura 14 se muestran los resultados para hojas basales indicada con el número 1, la hoja media con el número 2 y la hoja superior del brote, con el número 3. En general, los valores del índice SPAD para el lado Este se mantienen relativamente constantes entre las 40 y 50 unidades durante todo el ensayo. En el lado oeste de la espaldera los valores se mantienen en un rango entre los 35 y los 45. Entre los tratamientos no se encuentran diferencias estadísticamente significativas salvo en dos casos puntuales, ambos a los 36 DDCR. El primero en la hoja media y por el lado Este de la espaldera, el segundo en el lado Oeste y en la hoja superior. No se observaron diferencias estadísticamente significativas en la interacción tratamiento y tiempo.



**Figura 14.** Sensor SPAD por hojas a lo largo del ensayo (DDCR). Cada número en la esquina superior derecha corresponde a la hoja medida; la hoja basal corresponde a la numeración 1, la hoja media corresponde a la numeración 2 y la hoja superior corresponde a la numeración 3. La fila superior corresponde a la orientación este mientras que la fila inferior corresponde a la orientación oeste. Círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR) y los círculos blancos al tratamiento con riego (CR). Barras corresponden al error estándar. Asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos para una misma hora ( $p < 0,05$ ).

### Fluorescencia de clorofilas

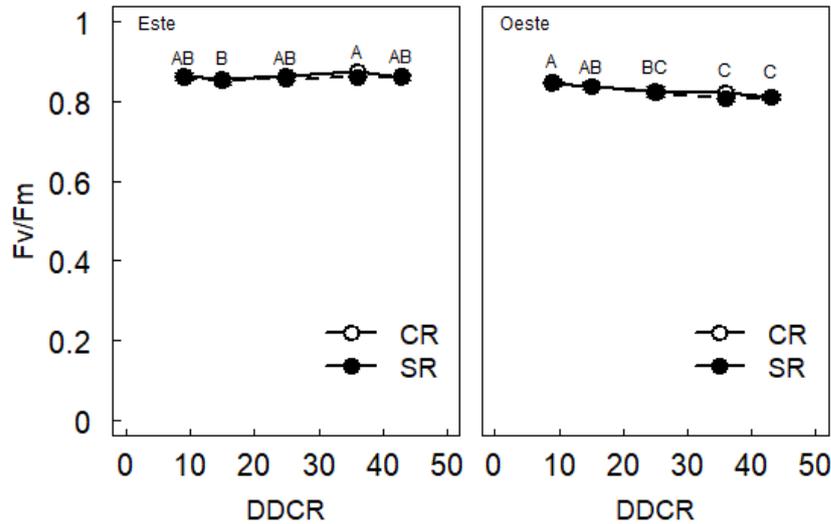
En las Figuras 15, 16 y 17, se muestran los datos obtenidos de la medición de fluorescencia de clorofilas. Se grafican el rendimiento cuántico máximo del PSII ( $Fv/Fm$ ), la extinción no fotoquímica ( $qP$ ) y la extinción no fotoquímica ( $qN$ ). Es importante destacar que las mediciones de fluorescencia de clorofilas comenzaron a partir de los 9 DDCR. Para las tres variables mencionadas, se separaron los valores obtenidos de la orientación Este de la Oeste.

### Rendimiento cuántico máximo del fotosistema II

En cuanto a la relación  $Fv/Fm$  (Figura 15), los valores obtenidos son casi constantes, y solo varían significativamente a través del tiempo. La relación  $Fv/Fm$  se mantiene constante en plantas no fotoinhibidas, en niveles superiores a 0,8 (Björkman y Demmig, 1987; Vonshak *et al.*, 1994).

En este ensayo los valores se mantuvieron alrededor de 0,82 unidades, para ambos tratamientos y en ningún caso bajan de los 0,8. No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ni en la interacción tratamiento y tiempo, según prueba LSD Fisher, por lo cual solo el tiempo afectó este parámetro y específicamente en la orientación Oeste.

Existen leves diferencias en cuanto a las orientaciones de las espalderas, la cara Oeste comienza a los 9 DDCR con valores significativamente mayores a los obtenidos en los días 25, 36 y 43 DDCR. Se debe destacar que estas diferencias son leves pero significativas. Por otro lado, la cara Este comienza a los 9 DDCR con valores iguales estadísticamente a los obtenidos en el último día de medición a los 43 DDCR.

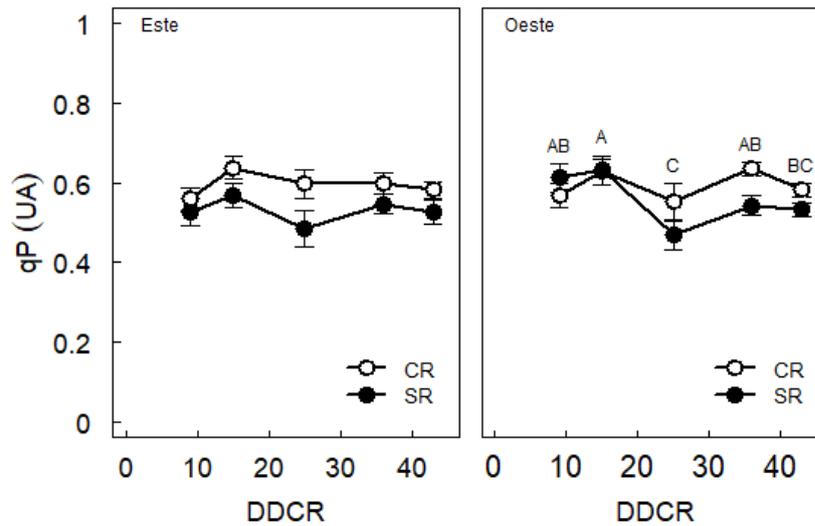


**Figura 15.** Rendimiento cuántico máximo del PSII a lo largo del ensayo. Círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR) y los círculos blancos al tratamiento con riego (CR). Barras corresponden al error estándar. Medias con letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas a través del tiempo ( $p < 0,05$ ), según prueba LSD Fisher.

### Coefficiente de extinción fotoquímica

En cuanto a  $qP$  (Figura 16), se determinó el promedio del lado Este de las espalderas, separado del lado Oeste de estas. Cada medición es la media de 5 plantas.

El  $qP$  responde de manera diferente en sus dos lados de las espalderas. En la cara Este, el promedio de los tratamientos durante todo el ensayo fue significativamente diferente, pero no se encontraron diferencias representativas durante el tiempo ni en la interacción entre los factores tratamiento y tiempo, según la prueba LSD Fisher. Mientras que, para la cara Oeste, las diferencias estadísticamente significativas ocurren durante el tiempo del ensayo y no por los tratamientos, ni la interacción tratamiento por tiempo. El valor más negativo es obtenido a los 25 DDCR y a los 43 DDCR en la cara Oeste, sin embargo, el valor a los 43 DDCR es estadísticamente igual al obtenido en la medición a los 9 y 36 DDCR.

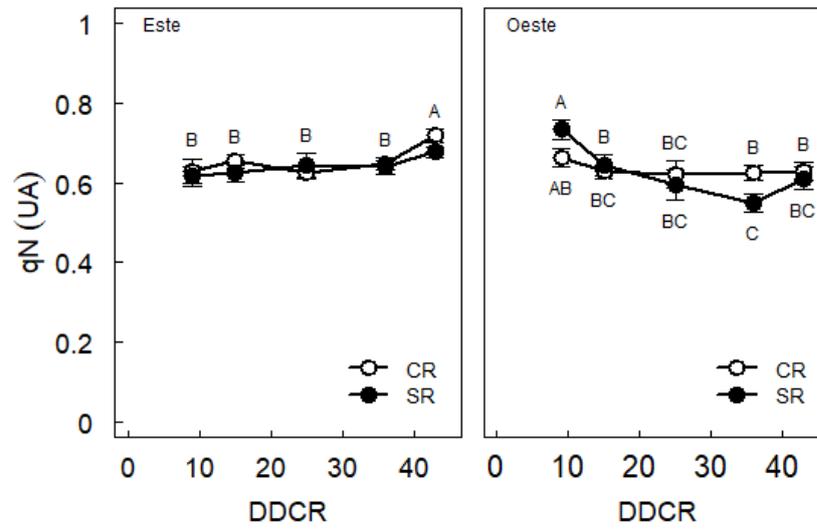


**Figura 16.** Coeficiente de extinción fotoquímica a lo largo del ensayo. Círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR) y los círculos blancos al tratamiento con riego (CR). Barras corresponden al error estándar. Medias con letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas a través del tiempo ( $p < 0,05$ ), según prueba LSD Fisher.

### Coeficiente de extinción no fotoquímica

El  $qN$  no responde de la misma manera en ambos lados de la espaldera (Figura 17). En el lado Este, se encuentran diferencias estadísticamente significativas para el tiempo, mientras que en la espaldera del lado Oeste, se encuentran diferencias estadísticamente significativas para la interacción entre el tratamiento y el tiempo, según la prueba LSD Fisher.

En la cara Este de las espalderas el  $qN$  aumenta solo en el 43 DDCR, en todas las mediciones anteriores, a los 9, 15, 25 y 36 DDCR se mantiene constante alrededor de 0.6 unidades. La cara Oeste, se comporta diferente según los tratamientos hídricos y el tiempo, el valor máximo fue obtenido en el 3 DDCR para el tratamiento SR aproximadamente de 0,74. Mientras que el valor menor se encuentra en el mismo tratamiento SR a los 36 DDCR con un valor de 0,55. El tratamiento CR en el lado Oeste se mantiene constante durante todo el tratamiento de la muestra. Los valores obtenidos de  $qN$  en ambas orientaciones y tratamientos, se mantuvieron en un rango de 0,55 a 0,75. En la cara Oeste se apreciaron diferencias significativas en la interacción tratamiento y DDCR. En la Figura 17 se observa que en el 36 DDCR hubo diferencias significativas entre los tratamientos.



**Figura 17.** Coeficiente de extinción no fotoquímica a lo largo del ensayo. Círculos negros corresponden al tratamiento sin riego (SR) y los círculos blancos al tratamiento con riego (CR). Barras corresponden al error estándar. Medias de la cara este con letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas a través del tiempo ( $p < 0,05$ ), según prueba LSD Fisher. Medias de la cara oeste con letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre la interacción tratamientos y tiempo ( $p < 0,05$ ), según prueba LSD Fisher.

## DISCUSIÓN

Las variedades tintas de alta gama se cultivan muy frecuentemente en condiciones de déficit hídrico controlado. Esto se debe al impacto positivo que tiene esta restricción sobre la concentración de los metabolitos secundarios en las bayas, el microclima de la zona frutal e, incluso, la velocidad del metabolismo de síntesis de compuestos relevantes en las características organolépticas de estos vinos, como los antocianos, flavanoles y flavonoles (Cáceres-Mella, 2018; Dry y Loveys, 1998; Talaverano *et al.*, 2018; Villalobos-González *et al.*, 2016). Sin embargo, pueden existir efectos colaterales negativos, como la disminución de la capacidad fotosintética (Basile *et al.*, 2011).

Estas restricciones, incluso podrían desencadenar respuestas fotoinhibitorias, particularmente en cepas reportadas con comportamiento cercano a isohídrico (Hochberg *et al.*, 2013). Por supuesto, este posible efecto depende muchísimo de las condiciones ambientales imperantes (Villalobos-González *et al.*, 2019). El ambiente en el cual se realizó el presente estudio es muy característico de una de las zonas típicas de producción de ‘Cabernet Sauvignon’ en Chile, correspondientes al valle del Maipo. Se presentó una temporada seca, calurosa y con una demanda evaporativa importante (Cuadro 1), acompañada de intensidades luminosas muy altas, superiores a los 1200  $\mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Cuadro 2), distintivas de climas vitícolas mediterráneos. A partir de los resultados de potenciales hídricos, llama la atención que el  $\Psi_{\text{pd}}$  no presentó diferencias significativas entre los tratamientos CR y SR a lo largo del ensayo (Figura 1), especialmente porque estos tratamientos se extendieron por un largo período de tiempo, en plena época estival. El  $\Psi_{\text{pd}}$  se ha interpretado como una aproximación del potencial hídrico de suelo en contacto con las raíces activas en una planta (Williams y Araujo, 2002).

Uno de los factores del agotamiento de agua en un suelo, es función del agua transpirada (E) por las plantas en esta matriz, por ende, las plantas que eviten perder agua en condiciones de restricción tenderán a mantener el contenido de agua en el suelo. Choné *et al.* (2001) sugiere que el  $\Psi_{\text{pd}}$  está asociado al tipo de suelo que se encuentre la vid, por lo cual su variación o no, depende de la composición y estratigrafía del suelo (arcilloso, limoso o arenoso). En el caso de este estudio, el  $\Psi_{\text{pd}}$  casi no se apreciaron variaciones debido a que el suelo es principalmente de tipo arcilloso. Se debe destacar que en el tratamiento SR disminuyó significativamente la transpiración (Figura 9) lo que también puede explicar la mantención del  $\Psi_{\text{pd}}$ . Cuando se observa la evolución del  $\Psi_{\text{md}}$ , se aprecian diferencias entre ambos tratamientos de riego. Este resultado sugiere que el  $\Psi_{\text{md}}$  es un parámetro más sensible que el  $\Psi_{\text{pd}}$ , congruentemente con los resultados obtenidos por Choné *et al.* (2001).

El  $\Psi_{\text{md}}$  a diferencia del  $\Psi_{\text{pd}}$ , es dependiente de la temperatura del aire y del DPV. Las mediciones se efectuaron a medio día porque en ese momento, las plantas están expuestas a condiciones ambientales más altas. Estas contradicciones entre el  $\Psi_{\text{pd}}$  y el  $\Psi_{\text{md}}$  no son de extrañar y han sido reportadas antes, destacando que la hora del día en la que se realizan las determinaciones pueden llevar a conclusiones muy contrastantes (Cole y Pagay, 2015; Pagay, 2021; Williams y Trout, 2005). Esto se puede evidenciar en la Figura 3, ya que el  $\Psi_{\text{tallo}}$  varió durante el transcurso del día.

Considerando la guía elaborada y bien aceptada de Van Leeuwen *et al.* (2009): niveles de  $\Psi_{\text{md}} > -0,6$  MPa significan ausencia de estrés, entre  $-0,6$  y  $-0,9$  MPa se interpretan como

estrés débil, -0,9 y -1,1 MPa un estrés moderado, -1,1 a -1,4 MPa un estrés moderado a severo y  $< -1,4$  MPa es un déficit severo. De acuerdo con estos parámetros mencionados, las plantas de ambos tratamientos tenían como base un ambiente de estrés hídrico moderado. Posteriormente, el tratamiento CR alcanzó valores menos negativos del  $\Psi_{md}$  y se mantuvo en un ambiente de estrés hídrico débil, mientras que las plantas con el tratamiento SR se mantuvieron durante todo el ensayo en un ambiente de estrés hídrico moderado (Figura 2).

Una de las estrategias utilizadas para la calificación del comportamiento hídrico de las plantas, se basa en la relación lineal entre el  $\Psi_{md}$  y el  $\Psi_{pd}$  (Figura 4), donde la intersección de la relación ( $\Lambda$ ), caracteriza la tasa máxima de transpiración por unidad de capacidad de transporte hidráulico, mientras que la pendiente ( $\sigma$ ) determina la sensibilidad relativa de la tasa de transpiración o grado de isohidrismo (Martínez-Vilalta *et al.*, 2014).

El comportamiento isohídrico es aquel que cierra los estomas para mantener constante el potencial hídrico de la hoja, mientras que el comportamiento anisohídrico es aquel que mantiene sus estomas abiertos, disminuyendo progresivamente el potencial hídrico de la hoja. Los valores de  $\sigma$  menores a 1 se relacionan con comportamientos cercanos a isohídrico, mientras que los valores mayores o iguales a 1 son considerados comportamientos cercanos a anisohídrico. Si bien se ha considerado que ‘Cabernet Sauvignon’ como un cultivar cercano a isohídrico (Chaves *et al.*, 2010; Hochberg *et al.*, 2013) en respuesta a un déficit hídrico, los resultados obtenidos en el ensayo muestran un comportamiento contrastante. Como se observa en la Figura 4, el  $\sigma$  se mantuvo entre los 0,4 y los 1,2 para los tratamientos SR y CR, respectivamente, por lo tanto, el comportamiento hídrico del cultivar Cabernet Sauvignon varió dependiendo del tratamiento hídrico. Se debe precisar que la distribución de la nube de puntos es amplia y el  $R^2$  no es ajustado.

Por la alta variabilidad que se obtuvo en los resultados, el parámetro de Martínez-Vilalta *et al.* (2014) no representa el verdadero comportamiento de la variedad en este caso. Además, se destaca que el  $\sigma$  está fuertemente determinado por la relación planta-ambiente (Villalobos-González *et al.*, 2019) y fuertemente afectado por el DPV. No obstante, a partir de la Figura 2, es posible inferir que ‘Cabernet Sauvignon’ mostró un comportamiento cercano a isohídrico, pues presentó una tendencia a mantener relativamente constante su  $\Psi_{md}$  a medida que el déficit hídrico progresaba.

Los resultados obtenidos sugieren que ‘Cabernet Sauvignon’ es sensible al déficit hídrico y tiene plasticidad en cuanto a las estrategias hídricas, dependiendo de la cantidad disponible de agua. Sin embargo, las propiedades hidráulicas y de intercambio de gases de las plantas que confieren el comportamiento isohídrico o anisohídrico todavía se comprenden relativamente poco (Dayer *et al.*, 2020). Se argumenta que la regulación de los estomas y el  $\sigma$  responden a la interacción planta-ambiente, en vez de un rasgo únicamente determinado por el material genético de la planta (Hochberg *et al.*, 2017; Villalobos-González *et al.*, 2019). En este ensayo, los diferentes tratamientos hídricos, afectan el comportamiento hídrico de las vides Cabernet Sauvignon, sin embargo, con solo el parámetro de Martínez-Vilalta *et al.* (2014) no se puede determinar precisamente como es el comportamiento hídrico de ‘Cabernet Sauvignon’, conjugándose las variables  $g_s$  y/o  $An$  como elementos de vital importancia para obtener una respuesta.

En cuanto a los parámetros obtenidos de la curva presión-volumen, Bartlett *et al.* (2012) concluyen que el  $\Psi_{TLP}$  y  $\pi_0$  son indicadores confiables de la tolerancia de las especies a la sequía dentro y entre los biomas, en contraste con otros parámetros de la curva presión-volumen, ya que, en su investigación, Barlett et al. (2012) demuestran que las especies con  $\Psi_{TLP}$  y  $\pi_0$  más negativas son más resistentes a eventos de déficit hídrico, mientras que otros parámetros no son tan eficientes. La  $\varepsilon$  no tiene un impacto directo en  $\Psi_{TLP}$ , pero actúa para compensar la variación en  $\pi_0$ , por lo que estos tres parámetros pueden ayudar a entender la tolerancia a la sequía de ‘Cabernet Sauvignon’. Además, el  $\Psi_{TLP}$  se relaciona con el potencial hídrico donde las hojas dejan de ser funcionales. El  $\Psi_{TLP}$  también se ha relacionado con el punto de marchitez permanente (PMP). Se asume que se concibe a los -1,5 MPa (Veihmeyer y Hendrickson, 1928), pero nuevos estudios dicen que depende de la especie, del ambiente y relacionarlo con el  $\Psi_{TLP}$  es un método mucho más específico para cada planta, por lo cual, no siempre se concibe a los -1,5 MPa (Bartlett *et al.*, 2012). Los resultados de este estudio indican que el cultivar Cabernet Sauvignon podría presentar una fuerte tolerancia a la sequía debido a sus valores negativos en el  $\pi_0$ , de  $-1,7 \pm 0,12$  MPa y  $\Psi_{TLP}$  de  $-2,2 \pm 0,07$  MPa. Resultados obtenidos por Villalobos-Gonzales *et al.* (2019) que compara dos variedades (Syrah y Carménère) en dos localidades (Valle de Cachapoal y Maipo), muestran que el  $\pi_0$  y el  $\Psi_{TLP}$  en Syrah y Carménère en ambas localidades presentan valores más positivos que los obtenidos en Cabernet Sauvignon en este ensayo. Por lo anterior ‘Cabernet Sauvignon’ puede tolerar  $\pi_0$  y  $\Psi_{TLP}$  bastantes negativos sin perder su funcionalidad. Se ha mostrado que cultivares de vid con valores más negativos de  $\Psi_{TLP}$  y  $\pi_0$ , están relacionados a mayores valores de conductividad hidráulica ( $K_h$ ) y  $E$  (Dayer *et al.*, 2020).

En cuanto al intercambio de gases, algunos autores (Costa *et al.*, 2012; Flexas *et al.*, 1999; Jara *et al.*, 2009) encontraron que las respuestas de las variables  $g_s$ ,  $E$  y  $An$  disminuyen frente a un déficit hídrico progresivo, en contraste con plantas regadas abundantemente. En el presente ensayo, las plantas con un déficit hídrico progresivo mantuvieron relativamente constante sus niveles de  $g_s$ ,  $E$  y  $An$ , mientras que las plantas con suministro hídrico aumentaron los niveles de dichas variables. Se puede deducir que las plantas no se encontraban en un ambiente de plena abundancia de agua previa a las mediciones, más bien se encontraban en un ambiente de estrés hídrico moderado (Figura 3), por lo cual los riegos realizados aumentaron los niveles de  $g_s$ ,  $E$  y  $An$  en el tratamiento CR ya que el estrés hídrico moderado fue la limitante para dichas variables.

La  $E$ , se comporta levemente diferente a la  $An$  y la  $g_s$ . Una de las formas de explicar los resultados de la  $E$  es a través del DPV, la cual aumenta en la tarde debido a la mayor temperatura y menor humedad relativa del ambiente a medida que transcurre el día, típico de las zonas mediterráneas (Chaves et al., 1987), aumentando el DPV a través del día y disminuyéndolo para el final de la tarde. En este ensayo el DPV en promedio de todos los días de medición fue de 2,92 KPa. La  $E$  pareciese seguir un patrón más bien similar al DPV comenzando la mañana desde valores mínimos, aumentando en la tarde y disminuyendo progresivamente a medida que se esconde el sol. Las vides cierran parcial o totalmente sus estomas, disminuyendo  $g_s$ , para regular la pérdida de agua por  $E$  y evitar que se alcancen umbrales de potenciales hídricos en que ocurran fallas hidráulicas en los vasos xilemáticos, aunque también limita la  $An$  (Gambetta *et al.*, 2020).

Tanto en la  $g_s$  como la  $An$  es posible observar una disminución a medida que transcurre el día (Figura 5 y Figura 10). ‘Cabernet Sauvignon’ al ser una especie sensible estomáticamente tiende a disminuir  $g_s$  a medida que transcurre el día, como respuesta

intrínseca para evitar pérdidas excesivas de agua, esto limita la  $An$ , de modo de adquirir un patrón similar a la  $g_s$  en sus respuestas, típico de plantas isohídricas (Schultz, 2003). La  $g_s$  es utilizada como indicador de referencia para analizar los efectos del estrés hídrico en el aparato fotosintético, debido a que muchos parámetros relacionados a la  $An$  dependen más de la  $g_s$  que de indicadores de estatus hídrico (Medrano et al., 2002). Durante el ensayo,  $g_s$  alcanzó valores mínimos cercanos a  $100 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , lo que corresponde a un estrés hídrico moderado. El cierre estomático es la principal limitante de la actividad fotosintética, y en menor proporción, las limitaciones bioquímicas como reducción de la actividad de la Rubisco (Medrano et al., 2002).

Las plantas de ‘Cabernet Sauvignon’ estuvieron sometidas a un estrés hídrico débil y moderado, y al rehidratarse las plantas CR, aumentaron su fotosíntesis, tal como plantea Medrano et al (2002). Se ha demostrado que la  $g_s$  y las tasas de  $An$  mostraron una disminución más rápida a mayor  $\Psi_{\text{md}}$  (es decir, menos negativa) en variedades isohídricas (‘Montepulciano’) que en variedades anisohídricas (‘Sangiovese’) (Tombesi et al., 2015). La disminución durante el día de  $g_s$  en las plantas de ‘Cabernet Sauvignon’ sugieren que son sensibles estomáticamente al déficit hídrico, lo cual es relacionado a plantas más bien cercanas a isohídricas (Hochberg et al., 2013).

Cuando se observan las respuestas del  $\Psi_{\text{md}}$  (Figura 2), del  $\Psi_{\text{tallo}}$  (Figura 3), de  $g_s$  (Figura 5) y la relación  $g_s$  con  $\Psi_{\text{md}}$  (Figura 7) en conjunto del cultivar Cabernet Sauvignon se puede deducir que su comportamiento es más bien cercano a plantas isohídricas que anisohídricas, ya que cierran sus estomas para impedir pérdidas de agua, mantener constante sus potenciales hídricos y evitar entrar en procesos de cavitación por potenciales hídricos muy negativos (Hochberg et al., 2013).

La EUA se puede definir como el equilibrio entre la ganancia de biomasa (kg de biomasa producida o mol de  $\text{CO}_2$  asimilado) y las pérdidas de agua ( $\text{m}^3$  de agua utilizada o mol de agua transpirada) (Tomás et al., 2012). La relación  $An/E$  se utilizó como indicador de la  $\text{EUA}_{\text{inst}}$ . Esta obtuvo valores más elevados al comienzo del estudio y los menores valores para el final de este, en ambos tratamientos. Además, por las mañanas o por el lado Este de las espalderas, fue mayor en comparación con las tardes o lado Oeste (Figura 12), concordante con los datos obtenidos por Guan y Gu (2009). Estos autores sugieren, que la  $\text{EUA}_{\text{inst}}$  se afecta por los tratamientos de agua y la aclimatación, debido al aumento de la fotorrespiración, que es un proceso de suma importancia para evitar los procesos de fotoinhibición. Según Tomás et al. (2012), la EUA presenta una gran variabilidad entre cultivares y depende en parte de la genética de la especie vegetal.

Las plantas SR obtuvieron mayores valores en la cara Este en comparación a los obtenidos en las plantas CR, esto implica que la reducción de la  $An$  en plantas SR fue menor a la reducción de la  $E$  para el nivel de estrés hídrico alcanzado en el presente ensayo (Figura 12), generando un efecto de eficiencia para hacer fotosíntesis a menor transpiración por déficit hídrico y cierre estomático, ambos tratamientos se comportaron de manera muy similar durante todo el ensayo. Por otro lado, la  $\text{EUA}_{\text{intr}}$  (Figura 13) se comportó más variable y los dos diferentes tratamientos hídricos no tuvieron el mismo comportamiento durante el ensayo. Los resultados sugieren que mantener los valores relativamente constantes en el tratamiento SR, se debe a una disminución de la  $g_s$  más que la disminución de  $An$ , lo cual es propio de plantas cercanas a isohídricas (Schultz, 2003). Esto evidencia que el comportamiento de ‘Cabernet Sauvignon’ tiende a ser más cercano a isohídrico.

Este mecanismo de la vid cultivar Cabernet Sauvignon demuestra su eficiencia y tolerancia para producirse en condiciones de estrés hídricos controlados. Sin embargo, la  $EUA_{inst}$  y la  $EUA_{intr}$  no son sinónimos de tolerancia a la sequía, ya que existen casos donde plantas con igual EUA son diferentes a la tolerancia a la sequía, como también hay plantas que relacionan una mayor EUA con una mayor tolerancia a la sequía (Flexas *et al.*, 2012).

La orientación de las espalderas pareciera afectar más los contenidos de clorofila que los tratamientos hídricos, según los resultados del índice SPAD. La medición de la cara Este siempre obtuvo valores más elevados que los valores obtenidos de la cara Oeste de las espalderas (Figura 14). En ningún caso esta diferencia alcanzó a ser estadísticamente significativa, por lo cual se puede deducir que la concentración de clorofilas no está siendo modificada por los tratamientos ni el tiempo que duró este estudio, más bien las variaciones están determinadas por la orientación de la espaldera. Es importante destacar que los sensores SPAD miden la intensidad de verde de las hojas (Cunha *et al.*, 2015) lo que se correlaciona con la concentración de clorofila, no es una medición directa de estas, pero si una buena manera de correlacionar los resultados con la concentración de clorofila y como se puede observar, estas responden más a una situación de adaptación. Al lado Este le llega la radiación solar de la mañana, con temperatura menores y con humedades relativas más altas que las de la tarde. Por otra parte, al lado Oeste, le llega radiación solar de la tarde, con una condición de mayor temperatura y menor humedad relativa que la mañana. Esto demuestra una forma de adaptación de las plantas, pero no alcanza una situación de aclimatación producido por los efectos de los tratamientos hídricos a los cuales se está exponiendo las diferentes vides.

Los resultados del índice SPAD pueden ser relacionados con la senescencia de las vides, los cuales no revelan síntomas de senescencia prematura, no se observó disminución de concentración de clorofilas o clorosis, en especial en las hojas más basales o maduras para ninguno de los dos tratamientos hídricos, ni para ninguna de las tres posiciones de hojas medidas (Figura 14). En la hoja más basal o la hoja en la posición uno, que corresponde a la hoja de mayor antigüedad y de mayor maduración, tampoco se observó disminución en el contenido de clorofilas en ninguna orientación, por lo cual se deduce que no existe un adelanto en el proceso de senescencia para ninguno de los dos tratamientos de este cultivar. Sin embargo, para asegurar esta aseveración son necesarios estudios de expresión de genes asociados a la senescencia (SAGs) (Gepstein *et al.*, 2003) Con los resultados de este estudio, se puede inferir que no se presentaron síntomas relacionados con senescencia prematura. Esto probablemente se deba a que el experimento no alcanzó niveles de estrés hídrico severos y que las mediciones fueron realizadas durante los meses de enero y febrero, los cuales no son cercanos a los meses donde comúnmente sucede la senescencia: abril-mayo (Kusch, 2005).

En condiciones de campo, las plantas están sometidas a muchas variables y condiciones de estrés heterogéneas. Generalmente, los eventos de déficit hídrico están acompañados por altas temperaturas e intensidades lumínicas (Mittler, 2006). En vides, la fotosíntesis alcanza el punto de saturación lumínica entre los 900 y 1200  $\mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Palliotti *et al.*, 2015) y en este ensayo, los valores promedios diarios obtenido no bajaron de los 1631  $\mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , sobrepasando por 700 a 400  $\mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  su punto de saturación. Bajo estas condiciones, un déficit hídrico puede aumentar los

riesgos que las plantas entren a un estado de fotoinhibición (Gambetta *et al.*, 2020) ya que existen excesos luminosos y condiciones de estrés hídrico.

Los resultados del presente ensayo relacionados a la fotoinhibición, como lo es la relación  $F_v/F_m$  (Figura 15) obtuvo valores mayores a las 0,8 unidades. Además, no se hallaron diferencias significativas entre los tratamientos, ni a través del tiempo y tampoco por efecto de su interacción. Según Björkman y Demming (1987) la relación  $F_v/F_m$  en plantas no fotoinhibidas se mantiene constante en valores aproximados a 0,8. Estos resultados sugieren que las plantas del cultivar Cabernet Sauvignon en ningún caso, ya sea por tratamiento o por tiempo, alcanzaron un estado de fotoinhibición.

El  $qP$  se representa como la proporción en la cual las plantas reparten la energía colectada por las antenas de clorofila hacia procesos fotoquímicos (Marques da silva *et al.*, 2007). Las plantas con el tratamiento SR obtuvieron valores menores de  $qP$  en comparación a las plantas con tratamiento CR, en la orientación Este. Esto sugiere que, las plantas SR distribuyeron parte de la energía lumínica en otros procesos como la fotorrespiración o a la proporción  $qN$  (Guan y Gu, 2009). Se podría esperar que, con estos resultados de  $qP$ , se encontrasen grandes diferencias en cuanto al  $qN$  (Figura 17), sin embargo, este parámetro en la cara Este mostró solo un pequeño aumento significativo en el último día de medición y no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos. En la cara Oeste, el comportamiento si varió y tanto el tratamiento como el tiempo afectaron  $qN$  de las plantas de 'Cabernet Sauvignon'. La variación de  $qN$  es pequeña y siguieron redistribuyendo la misma cantidad de energía para los procesos no fotoquímicos, como la disipación en forma de calor a través del ciclo de las xantofilas (Maxwell y Johnson, 2000).

De acuerdo con la hipótesis de este estudio, las plantas del cultivar Cabernet Sauvignon disminuyeron su fotosíntesis frente a la exposición de un déficit hídrico. Sin embargo, lograron mantenerse sin indicio alguno de fotoinhibición y no mostraron indicios de senescencia prematura. La concentración de clorofilas en las hojas no se vio modificada de acuerdo con el resultado del índice SPAD, y tampoco aumentaron los niveles de  $qN$  de forma importante para las plantas expuestas al déficit hídrico. Por tanto, la hipótesis se logra aceptar parcialmente y se requieren de nuevos y más estudios que evalúen las respuestas específicas del cultivar Cabernet Sauvignon en condiciones de campo, en periodos de tiempo más extensos, evaluando respuestas durante varios años y con niveles de estrés hídricos más severos ya que dichas condiciones serán comunes y corrientes en un futuro no muy lejano, debido al inevitable cambio climático que se está presenciando y la notoria e innegable escases hídrica en nuestro país (Oertel *et al.*, 2020).

## CONCLUSIONES

El déficit hídrico progresivo afectó el estatus hídrico de las vides y modificó el comportamiento hídrico de éstas. El parámetro que relaciona el potencial hídrico de medio día y potencial hídrico de pre alba no resultó ser eficaz, ya que la relación no obtuvo valores muy ajustados. Acorde a las respuestas de conductancia estomática, potencial hídrico de medio día, potencial hídrico de tallo y la eficiencia del uso del agua de este estudio, la vid ‘Cabernet Sauvignon’ se comportó más bien como una planta cercana a isohídrica.

Las vides del cultivar Cabernet Sauvignon presentan rasgos de tolerancia a la sequía, según la curva presión-volumen, por tanto, tienen un buen potencial de cultivo, para el escenario de escases hídrica que se está evidenciando en Chile.

Los efectos del déficit hídrico en las plantas de ‘Cabernet Sauvignon’ modificaron los niveles de fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración, sin embargo, no fue suficiente para que las plantas de vides entraran en un estado de fotoinhibición. De todos modos, los efectos del déficit hídrico en ‘Cabernet Sauvignon’ fueron más intensos en la transpiración y en la conductancia estomática que en la fotosíntesis neta.

El contenido de clorofila no se vio modificado por los diferentes tratamientos hídricos. Las variaciones dependen de la orientación de la espaldera medida, por lo cual, aparentemente las vides no mostraron síntomas claros de senescencia prematura. Para determinarlo con seguridad, se deben hacer estudios relacionados con los genes asociados a la senescencia (SAGs).

Las plantas de ‘Cabernet Sauvignon’ respondieron de manera controlada frente al déficit hídrico progresivo, exponiendo su excelente adaptación a diversos regímenes hídricos. Es necesario seguir estudiando los comportamientos de este cultivar frente a déficit hídricos, en periodos más prolongados, con un seguimiento de las plantas en las siguientes temporadas y en condiciones de estrés hídricos más severos, ya que, en un futuro no muy lejano, será un ambiente cotidiano y común para el cultivo de vid.

**REFERENCIAS**

- AGROMET. 2020. Red Agroclimática, Nacional. Santiago de Chile. Disponible en: <https://www.agromet.cl/datos-historicos>. Consultado en marzo 2020.
- Bartlett, M. K., C. Scoffoni, 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: 393-405.
- Basile, B., J. Marsal, M. Mata, X. Vallverdu, J. Bellvert, J. Girona. 2011. Phenological sensitivity of Cabernet Sauvignon to water stress: Vine physiology and berry composition. *American Journal of Enology and Viticulture*. 62: 452-461.
- Bertamini, M., K. Muthuchelian, M. Rubinigg, R. Zorer, N. Nedunchezian. 2005. Photoinhibition of photosynthesis in leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling). Effect of chilling nights. *Photosynthetica*. 43: 551-557.
- Björkman, O. y B. Demmig. 1987. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*. 170:489-504.
- Bucci, S. J., G. Goldstein, F. C. Meinzer, A. C. Franco, P. Campanello, F. G. Scholz. 2004. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. 19: 296–304. doi: 10.1007/s00468-004-0391-2
- Cáceres-Mella, A., C. Ribalta-Pizarro, L. Villalobos-González, I. F. Cuneo, C. Pastenes. 2018. Controlled water deficit modifies the phenolic composition and sensory properties in Cabernet Sauvignon wines. *Scientia Horticulturae*. 237: 105-111.
- Chaves, M. M., P. C. Harley, J. D. Tenhunen, O. L. Lange. 1987. Gas exchange studies in two Portuguese grapevine cultivars. *Physiologia Plantarum*. 70: 639-647.
- Chaves, M. M., O. Zarrouk, R. Francisco, J. M. Costa, T. Santos, A. P. Regalado, M. L. Rodrigues, C. M. 2010. Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Annals of Botany*. 105: 661-676.
- Choné X., C. Van Leeuwen, D. Dubourdieu y J. P. Gaudillère. 2001. Stem water potential is a sensitive indicator of grapevine water status. *Annals of Botany*. 87: 477-483.
- Cole, J. y V. Pagay. 2015. Usefulness of early morning stem water potential as a sensitive indicator of water status of deficit-irrigated grapevines (*Vitis vinifera* L.). *Scientia Horticulturae*. 191: 10-14.
- Costa, J. M., M. F. Ortuno, C. M. Lopes y M. M. Chaves, 2012. Grapevine varieties exhibiting differences in stomatal response to water deficit. *Functional Plant Biology*. 39: 179-189.

Cunha, A. R., I. Katz, A. P. Sousa, R. A. Martinez. 2015. Índice SPAD en el crecimiento y desarrollo de plantas de *lisanthus* en función de diferentes dosis de nitrógeno en ambiente protegido. *Idesia*. 33: 97-105.

Dayer, S., J.C. Herrera, Z. Dai, R. Burlett, L.J. Lamarqué, S. Delzón, G. Bortolami, H. Cochard and G.A. Gambetta. 2020. The sequence and thresholds of leaf hydraulics traits underlying grapevine varietal differences in drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*. 71: 4333–4344.

Dayer, S., J. D. Scharwies, S. A. Ramesh, F. C. Doerflinger, V. Pagay y S. D. Tyerman. 2020. Comparing Hydraulics Between Two Grapevine Cultivars Reveals Differences in Stomatal Regulation Under Water Stress and Exogenous ABA Applications. *Frontiers in Plant Science*. 11.

Demmig-Adams, B. y W. W. Adams. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*. 1: 21-26.

Demmig-Adams, B. y W. W. Adams, 2018. An integrative approach to photoinhibition and photoprotection of photosynthesis. *Environmental and Experimental Botany*. 154: 1-3.

Díaz-Hormazábal, I. y M. E. González. 2016. Spatio-temporal analyses of wildfires in the region of Maule, Chile. *Bosque*. 37: 147-158.

Dry, P. R., y B. R. Loveys, 1998. Factors influencing grapevine vigour and the potential for control with partial rootzone drying. *Australian Journal of Grape and Wine Research*. 4: 140-148.

Filimon, R. V., L. Rotaru y R. M. Filimon. 2016. Quantitative Investigation of Leaf Photosynthetic Pigments during Annual Biological Cycle of *Vitis vinifera* L. Table Grape Cultivars. *South African Journal of Enology and Viticulture*. 37: 1-14.

Flexas, J., J. M. Escalona y H. Medrando. 1999. Water stress induces different levels of photosynthesis and electron transport rate regulation in grapevines. *Plant, Cell and Environment*. 22: 39-48.

Flexas, J., J. Galmés, A. Gallé, J. Gulías, A. Pou, M. Ribas-Carbo, M. Tomàs y H. Medrano. 2010. Improving water use efficiency in grapevines: Potential physiological targets for biotechnological improvement. *Australian Journal of Grape and Wine Research*. 16: 106-121.

Foyer, C. H., A. V. Ruban, G. Noctor. 2017. Viewing oxidative stress through the lens of oxidative signalling rather than damage. *Biochemical Journal*. 474: 877-883.

Gambetta, G., J.C. Herrera, S. Dayer, Q. Feng, U. Hochberg y S. D. Castellarin. 2020. The physiology of drought stress in grapevine: towards an integrative definition of drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*: 1–19.

Garreaud R. D., C. Alvarez-Garreton, J. Barichivich, J. P. Boisier, D. Christie, M. Galleguillos, C. LeQuesne, J. McPhee, M. Zambrano-Bigiarini. 2017. The 2010-2015

megadrought in central Chile: Impacts on regional hydroclimate and vegetation. *Hydrology and Earth System Sciences*. 21: 6307-6327.

Gepstein, S., G. Sabehi, M. J. Carp, T. Hajouj, M. F. O. Neshet, I. Yariv, C. Dor, y M. Bassani. 2003. Large-scale identification of leaf senescence-associated genes. *Plant Journal*. 36: 629-642.

Guan, X., y S. Gu. 2009. Photorespiration and photoprotection of grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon) under water stress. *Photosynthetica*. 47: 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: 443-452.

Hochberg, U., A. G. Bonel, R. David-Schwartz, A. Degu, A. Fait, H. Cochard, E. Peterlunger, J. C. Herrera. 2017. Grapevine acclimation to water deficit: the adjustment of stomatal and hydraulic conductance differs from petiole embolism vulnerability. *Planta*. 245: 1091-1104.

IPOC. 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Summary for Policymakers. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, U.

Jara F., S. Ortega, H. Valdés, C. Poblete y A. Del Pozo. 2009. Model Validation for Estimating the Leaf Stomatal Conductance in cv. Cabernet Sauvignon Grapevines. *Chilean journal of agricultural research*. 69: 88-96.

Kamffer, Z. 2009. Carotenoid and chlorophyll content of *Vitis vinifera* cv. Merlot grapes during ripening with reference to variability in grapevine water status and vigour. Thesis for the degree of Master of agricultural sciences. Stellenbosch University.

Kitajima M. y W. Butler. 1975. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. *BBA – Bioenergetics*. 376: 105-115.

Kiyosue, T., K. Yamaguchi-Shinozaki y K. Shinozaki. 1993. Characterization of two cDNAs (ERD11 and ERD13) for dehydration-inducible genes that encode putative glutathione S-transferases in *Arabidopsis thaliana* L. *FEBS Letters*. 335: 189-192.

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: 1313-1320.

Kusch, C. A. 2005. Caracterización del crecimiento vegetativo y de la fotosíntesis en la vid CV. Cabernet Sauvignon, en el valle del Maipo. 42p. Tesis Magister. Universidad de Chile, Facultad de ciencias agronómicas, Santiago, Chile.

- Lawren, S., y J. Pasquet-Kok. 2010. Leaf pressure-volume curve parameters. PrometheusWiki. Disponible en: <http://prometheuswiki.publish.csiro.au/tiki-index.php?page=Leaf%20pressure-volume%20curve%20parameters>. (Consultado en junio del 2020).
- Lim, P. O., H. R. Woo, y H. G. Nam. 2003. Molecular genetics of leaf senescence in *Arabidopsis*. *Trends in Plant Science*. 8: 272-278. e
- Martínez-Vilalta, J., R. Poyatos, D. Aguadé, J. Retana, y M. Mencuccini. 2014. A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist*. 204: 105–115.
- Marques da Silva, J., A. Bernardes Da Silva, M. Pádua. 2007. Modulated chlorophyll a fluorescence: A tool for teaching photosynthesis. *Journal of Biological Education*. 41: 178-183.
- Maseda, P. H., y R. J. Fernandez. 2006. Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *Journal of Experimental Botany*. 57: 3963-3977.
- Maxwell, K. y G. N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany*. 51: 659-668.
- Medrano, H., J.M. Escalona, J. Bota, J. Gulías y 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.
- Miao Y., T. Laun, P. Zimmermann y U. Zentgraf. 2004. Targets of the WRKY53 transcription factor and its role during leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Molecular Biology*. 55: 853-867.
- Mittler, R. 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science* 11: 15 – 19.
- Murata, N., S. Takahashi, Y. Nishiyama, S. I. Allakhverdiev. 2007, Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica Et Biophysica Acta-Bioenergetics*. 1767: 414-421.
- Noh, Y. S. y R. M. Amasino. 1999. Regulation of developmental senescence is conserved between *Arabidopsis* and *Brassica napus*. *Plant Molecular Biology*. 41: 195-206.
- Oertel, M., F. J. Meza, J. Gironás. 2020. Observed trends and relationships between ENSO and standardized hydrometeorological drought indices in central Chile. *Hydrological Processes*. 34: 159-174.
- Pascal, A. A., Z. F. Liu, K. Broess, B. van Oort, B., H. van Amerongen, C. Wang, P. Horton, B. Robert, W. R. Chang, A. Ruban. 2005. Molecular basis of photoprotection and control of photosynthetic light-harvesting. *Nature*. 436: 134-137.

Pagay, V. 2021. Evaluating a novel microtensiometer for continuous trunk water potential measurements in field-grown irrigated grapevines. *Irrigation Science*.

Palliotti, A., S. Tombesi, T. Frioni, O. Silvestroni, V. Lanari, C. D'Onofrio, F. Matarese, A. Bellincontro y S. Poni. 2015. Physiological parameters and protective energy dissipation mechanism expressed in the leaves of two *Vitis vinifera* L. genotypes under multiple summer stress. *Journal of Plant Physiology*. 185: 84–92.

Pružinská, A., G. Tanner, S. Aubry, I. Anders, S. Moser, T. Müller, K. H. Ongania, B. Kräutler, J. Y. Youn, S. J. Liljegren, y S. Hörtensteiner. 2005. Chlorophyll breakdown in senescent *Arabidopsis* leaves. Characterization of chlorophyll catabolites and of chlorophyll catabolic enzymes involved in the degreening reaction. *Plant Physiology*. 139: 52-63.

Quirino, B. F., Y. S. Noh, E. Himelblau, R. M. Amasino. 2000. Molecular aspects of leaf senescence. *Trends in Plant Science*. 5: 278-282.

Ruban, A., y E. Murchie. 2012. Assessing the photoprotective effectiveness of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching: A new approach. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1817: 977-982.

Ruiz-Sanchez, M. C., R. Domingo, J. R. Castel, 2010. Review. Deficit irrigation in fruit trees and vines in Spain. *Spanish Journal of Agricultural Research*. 8: S5-S20.

SAG. 2020. Servicio Agrícola y ganadero. Catastro vitícola nacional 2020. División de protección agrícola y forestal subdepartamento de viñas, vinos y bebidas alcohólicas. Recuperado en <http://www.sag.cl/ambitos-de-accion/catastro-viticola-nacional/1490/publicaciones>. (Consultado en marzo del 2022).

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

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

Talaverano, I., C. Ubeda, A. Caceres-Mella, M. E. Valdes, C. Pastenes, A. Pena-Neira. 2018. Water stress and ripeness effects on the volatile composition of Cabernet Sauvignon wines. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 98: 1140-1152.

Tomás, M., H. Medrano, A. Pou, J. M. Escalona, S. Martorell, M. Ribas-Carbó y J. Flexas. 2012. Water-use efficiency in grapevine cultivars grown under controlled conditions: Effects of water stress at the leaf and whole-plant level. *Australian Journal of Grape and Wine Research*. 18: 164-172.

Tombesi, S., A. Nardini, T. Frioni, M. Soccolini, C. Zadra, D. Farinelli, S. Poni y A. Palliotti. 2015. Stomatal closure is induced by hydraulic signals and maintained by ABA in drought-stressed grapevine. *Scientific Reports*. 5; 1-12.

- Tyree, M. T. y H.T. Hammel. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany*. 23: 267–282.
- Van Leeuwen, C., O. Tregoat; X. Choné, B. Bois, D. Pernet y JP. 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. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin*, 43: 121-134.
- Veihmeyer, F.J. y A.H. Hendrickson. 1928. Soil moisture at permanent wilting of plants. *Plant Physiol.* 3: 355–357.
- Villalobos-Gonzalez, L., A. Pena-Neira, F. Ibanez, C. Pastenes. 2016. Long-term effects of abscisic acid (ABA) on the grape berry phenylpropanoid pathway: Gene expression and metabolite content. *Plant Physiology and Biochemistry*. 105: 213-223.
- Villalobos-González, L., M. Muñoz-Araya, N. Franck, 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: 1-15.
- Vonshak, A., G. Torzillo, L. Tomaseli. 1994. Use of chlorophyll fluorescence to estimate the effect of photoinhibition in outdoor cultures of *Spirulina platensis*. *Journal of Applied Phycology*. 6: 31-34.
- Williams, L. E. y F. J. Araujo. 2002. Correlations among predawn leaf, midday leaf, and midday stem water potential and their correlations with other measures of soil and plant water status in *Vitis vinifera*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 127: 448-454.
- Williams L. E. y T. J. Trout. 2005. Relationships among vine- and soil-based measures of water status in a Thompson Seedless vineyard in response to high-frequency drip irrigation. *American Journal of Enology and Viticulture*. 56: 357-366.
- Woo H. R., J. H. Kim, J. Kim, J. Kim, U. Lee, I. J. Song, J. H. Kim. H. Y. Lee, H. G. Nam y P. O. Lim. 2010. The RAV1 transcription factor positively regulates leaf senescence in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*. 61: 3947-3957.
- Yangen, F., Z. Xiuxiu, W. Hanyue, T. Yueyue, X. Qinzeng, y Z. Lixia. 2019. Effects of light intensity on metabolism of light-harvesting pigment and photosynthetic system in *Camellia sinensis* L. cultivar ‘Huangjinya’. 166.
- Zulini, L., M. Rubinigg, R. Zorer, y M. Bertamini. 2007. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence and photosynthetic pigments in grapevine leaves (*Vitis vinifera* cv. ‘White Riesling’). *Acta Horticulturae*. 754: 289-294.

## GLOSARIO Y NOMENCLATURA

- An***: Fotosíntesis neta  
**CR**: Tratamiento con riego o control  
**DDCR**: Días después del corte de riego  
**DG10B**: Días grados en base a 10° C.  
**DPV**: Déficit de presión de vapor  
***E***: Transpiración  
**ET<sub>0</sub>**: Evapotranspiración de referencia  
**EUA**: Eficiencia del uso del agua  
**EUA<sub>inst</sub>**: Eficiencia del uso del agua instantánea ( $An/E$ )  
**EUA<sub>intr</sub>**: Eficiencia del uso del agua intrínseca ( $An/g_s$ )  
***Fv/Fm***: Rendimiento cuántico máximo del PSII  
***g<sub>s</sub>***: Conductancia estomática  
**HR**: Humedad relativa  
**PSII**: Fotosistema II  
***qP***: Coeficiente de extinción fotoquímica  
***qN***: Coeficiente de extinción no fotoquímica  
**RS**: Radiación solar  
**RWC**: Contenido relativo de agua  
**SAG<sub>s</sub>**: Genes asociados a la senescencia  
**SR**: Tratamiento sin riego o déficit hídrico progresivo  
**T**: Temperatura  
**Ψ<sub>TLP</sub>**: Punto de pérdida de turgencia  
**Ψ<sub>tallo</sub>**: Potencial hídrico de tallo  
**Ψ<sub>md</sub>**: Potencial hídrico de tallo a medio día  
**Ψ<sub>pd</sub>**: Potencial hídrico de pre alba  
**Λ**: Tasa máxima de transpiración por unidad de capacidad de transporte hidráulico  
**ε**: Módulo de elasticidad  
**σ**: Grado de isohidrismo  
**π<sub>0</sub>**: Potencial osmótico a plena turgencia o hidratación