

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

MEMORIA DE TÍTULO

**RELACIONES FUENTE SUMIDERO EN BROTES DE VID Y
OLIVO**

FELIPE JAVIER MEZA LLEWELLYN

SANTIAGO - CHILE
2013

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

MEMORIA DE TÍTULO

**RELACIONES FUENTE SUMIDERO EN BROTES DE VID Y
OLIVO**

**SINK SOURCE RELATIONSHIPS IN SHOOTS OF VINE AND
OLIVE TREES**

FELIPE JAVIER MEZA LLEWELLYN

SANTIAGO - CHILE
2013

UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE PREGRADO

RELACIONES FUENTE SUMIDERO EN BROTES DE VID Y OLIVO

Memoria para optar al Título
Profesional de: Ingeniero Agrónomo
Departamento: Producción Agrícola

FELIPE JAVIER MEZA LLEWELLYN

PROFESOR GUÍA

CALIFICACIONES

Sr. Nicolás Franck Berger Ingeniero Agrónomo, Ph.D.	6,8
--	-----

PROFESORES EVALUADORES

Sr. Claudio Pastenes Villareal. Ingeniero Agrónomo, Ph.D.	6,4
--	-----

Sr. Tomislav Curkovic Sekul. Ingeniero Agrónomo, Ph.D.	6,8
---	-----

COLABORADOR

Sr. Víctor García de Cortázar Ingeniero Agrónomo, Dr. Ing.	
---	--

SANTIAGO – CHILE
2013

A mis padres...

AGRADECIMIENTOS

A mis familiares, hermanos y en especial a mis padres, Blanca y Hernán, por su amor y apoyo incondicional, siempre. Por todo el esfuerzo que hicieron para poder entregarme una educación, como también por los valores y principios que me entregaron y me siguen entregando.

A mi novia Pamela por su apoyo, consejos, amor, cariño y en especial por su compañía, durante todo el periodo de universidad, el cual fue importante en los momentos difíciles de la carrera.

A María Isabel Gonzales, Cristian Pimentel, Patricio Peñailillo Daniel Vargas, Jorge Reyes y Cristian Delgado, grandes amigos y compañeros. Fueron un pilar fundamental durante todo el periodo de universidad.

A David Arancibia por su buena voluntad y cooperación durante todo el periodo que se llevó a cabo la memoria de título.

Al profesor Nicolás Franck por su buena voluntad, paciencia, sabiduría y tiempo gastado en mí, para solucionar problemas y complicaciones que surgieron, y poder llevar a cabo esta memoria.

INDICE

AGRADECIMIENTOS	5
INDICE	6
RESUMEN.....	7
ABSTRACT.....	8
INTRODUCCIÓN	9
MATERIALES Y MÉTODOS	12
Lugar de trabajo	12
Materiales.....	12
Material vegetal.....	12
Instrumentos de medición	12
Metodología	13
Selección de plantas	13
Ajuste de la carga frutal de los brotes seleccionados.....	13
Intercambio gaseoso.....	15
Crecimiento	15
Interceptación de radiación solar	16
Análisis estadístico.....	18
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	19
Evolución estacional del intercambio gaseoso.....	19
Efecto de la carga frutal de la planta.....	19
Fotosíntesis Neta y conductancia estomática.....	19
Crecimiento	22
Radiación interceptada	25
Efecto del anillado de brote.....	26
Fotosíntesis neta y conductancia estomática.....	26
Crecimiento	28
Comparación de la respuesta de olivo y vid.....	30
CONCLUSIONES	32
BIBLIOGRAFIA	33

RESUMEN

El ajuste de la carga frutal y del área foliar son prácticas comunes en los sistemas productivos en vid y olivo que alteran la relación entre la demanda de carbono por los sumideros (frutos) y la oferta por las fuentes (hojas). Se ha demostrado que las relaciones fuente-sumidero afectan la asimilación de carbono (P_n) y el crecimiento en vid y olivo, reduciéndose P_n y el crecimiento de los frutos; y aumentando el crecimiento vegetativo al aumentar la relación hojas/fruto.

El objetivo del este trabajo fue estudiar el efecto de la carga frutal del brote sobre P_n , conductancia estomática (g_s) y crecimiento del fruto, a lo largo del período de crecimiento del fruto en vid y olivo, y evaluar si dicho efecto es afectado por la carga frutal del resto de la planta. Con dicho fin se ajustaron seis niveles de carga frutal (relación hoja/fruto homogéneamente distribuidos entre 24/0 y 4/2 para vid y 24/0 y 13/2 para olivo) en dos brotes por planta, ya sea en plantas con carga alta o baja, en un huerto comercial de vid cv. Chardonnay y de olivo cv. Arbequina en la localidad de Cerrillos de Tamaya, región de Coquimbo, Chile. Uno de los brotes por planta fue anillado (aislado para el transporte de carbono del resto de la planta).

Para ambas especies se observó un efecto de la carga frutal del brote sobre P_n y g_s , siendo este efecto más marcado en brotes anillados que no anillados, sugiriendo que los brotes no actúan de forma autónoma y que exportaron e importaron asimilados de acuerdo a la evolución estacional de su balance fuente-sumidero. Dichos efectos fueron mayores en olivo que en vid, sugiriendo que esta última especie tiene una mayor capacidad de generar sumideros vegetativos, alternativos a los frutos.

El área foliar y la radiación interceptada de ambas especies también se afectó por la carga frutal del brote, observándose disminuciones en las áreas foliares e interceptaciones de radiación, a medida que aumentaba la carga frutal del brote, tanto en brotes anillados como no anillados. Esto indica una priorización en la translocación de asimilados hacia los frutos respecto de otros órganos o estructuras en ambas especies.

El peso seco del fruto se afectó por la carga frutal del brote, disminuyendo su peso seco a medida que aumentaba la carga. Mayores pesos de racimos se observaron en brotes no anillados en vid, contrariamente, en el olivo se observó mayor peso en brotes anillados. Esto indica que en vid prevaleció la importación de asimilados durante el período de crecimiento de los frutos y en los brotes de olivo prevaleció la exportación de asimilados desde el brote a otros sumideros de la planta.

PALABRAS CLAVES: *Vitis vinifera* L., *Olea europaea* L., razón fruto-hoja, carga frutal, anillado, relación fuente sumidero.

ABSTRACT

The adjustment of both crop load and leaf area are common practices in olive and grapevine production systems and alter the relationship between the demand for carbon by sinks (fruits) and its supply by sources (leaves). It has been shown that the sink-source relationship affects carbon assimilation (P_n) and growth of grapevine and olive trees which reduce P_n and fruit growth and increase vegetative growth as a response to increasing leaf-fruit ratio.

The aim of this work was to study the effect of shoot fruit load on P_n , stomatal conductance, and fruit growth along the period of fruit growth, and test if the effect of shoot fruit load is autonomous from the rest of the plant. For that purpose six shoot fruit load levels (leaf / fruit ratio distributed between 24/0 and 4/2 for vine and 24/0 and 13/2 to olive) were adjusted in two shoots per plant, either in high or a low fruit loaded plant, in a commercial orchard of grape cv. Chardonnay and olive cv. Arbequina in the locality of Cerrillos de Tamaya, Chile. One of both shoots was girdled (isolated from the rest of the plant for carbon transport).

For both species decreasing shoot fruit load reduced P_n and g_s , the effect being more pronounced in un-girdled shoots than girdled shoots, hereby suggesting that the shoots were not autonomous and exported and imported assimilates according to their current source-sink balance. These effects were higher in olive than grapevine, suggesting that the latter species has a greater capacity to generate alternative vegetative sinks.

Leaf area and light interception of both species was also reduced by increasing shoot fruit load, both on girdled and un-girdled shoots, indicating a priority for allocating assimilates to fruits rather than leaves in both species.

Fruit dry weight was affected by the shoot fruit load, decreasing its dry weight with increasing shoot fruit load. Higher cluster dry weights were observed in un-girdled shoots in grapevine, contrary, olive trees showed higher fruit dry weight in girdled shoots. This results indicate that assimilate import prevailed in grapevine shoots whereas assimilate export to other sinks prevailed in olive shoots.

KEY WORDS: *Vitis vinifera* L, *Olea europaea* L, fruit-to-leaf ratio, fruit load, girdling, source-sink relationship.

INTRODUCCIÓN

La vid (*Vitis vinifera* L.), especie frutal de hoja caduca y el olivo (*Olea europaea* L.), especie frutal de hoja persistente, tienen gran importancia económica en la zona norte de Chile, especialmente en la región de Coquimbo (INE, 2007).

Los hábitos de foliación (caduca o persistente) tienen, cada una, diferentes ventajas que, según Givnish (2002), se pueden resumir del siguiente modo: Las ventajas del hábito de foliación persistente son: 1) una larga estación fotosintética, 2) una mayor amortización de los costos de construcción de las hojas y de remplazo de nutrientes y 3) las láminas foliares son más resistentes, pudiendo soportar mejor heladas, sequías y/o ataque de herbívoros; mientras que las ventajas del hábito de foliación caduco son: 1) las altas tasas fotosintéticas por unidad de masa foliar, 2) el bajo costo de las raíces durante temporadas desfavorables para el crecimiento y 3) la ausencia de respiración foliar durante dichas temporadas desfavorables.

Desde el punto de vista de la interceptación de luz, según Esteso-Martínez *et al.* (2006), la estrategia de foliación afecta la duración de la temporada fotosintética, los costos respiratorios asociados a mantención, translocación y construcción de nuevos tejidos, la eficiencia de captura de luz, los costos de remplazo de nutrientes y la tolerancia de la hoja a sequía, helada y/o ataque de herbívoros. Todos estos factores se relacionan, directa o indirectamente con el balance de carbono de la planta completa.

El balance de carbono en la planta está determinado por la reducción, asimilación y partición de carbono a las actividades como crecimiento, mantención y acumulación de reservas, determinando así el rendimiento de las plantas. Este balance es el resultado de la demanda de carbono que ejercen los órganos sumideros (frutos, raíces y hojas en expansión) y las diferentes actividades que realiza la planta; y la oferta de carbono asimilado por los órganos fuente (principalmente hojas). Esta relación entre oferta y demanda de carbohidratos es conocida como la relación fuente-sumidero (Franck *et al.*, 2006).

El balance de carbono se ve afectado cuando existe una alta demanda de carbohidratos por diferentes órganos sumidero, generando competencia por su suministro y partición, la que dependerá de la “habilidad” que tenga el órgano sumidero para importar carbono y del suministro de carbono desde las hojas (Lacointe, 2000). Esta “habilidad”, también definida como “fuerza sumidero” o “demanda sumidero”, es determinada genéticamente por la tasa de respiración potencial de crecimiento, la tasa potencial de respiración de mantención y el potencial de fuerza sumidero neta, definiéndose esta última como la máxima tasa a la que un órgano puede acumular materia seca por unidad de tiempo.

Este potencial puede verse disminuido por condiciones medioambientales sub-óptimas o alteraciones estructurales en la planta (DeJong, 1994, citado por Génard *et al.*, 2007).

En el caso de las variedades de olivo Arbequina, Frantoio, Leccino y Picholine se ha observado que, en plantas con alta carga frutal, el tamaño y peso del fruto se ve reducido significativamente y, en el caso de plantas de baja carga frutal, se obtienen frutos de mayor tamaño y peso, por presentar menor competencia por asimilados entre frutos (Rallo y Cuevas, 2001; Prioetti *et al.*, 2006; Trentacoste *et al.*, 2010; Haouari *et al.*, 2011;).

En vid, la presencia o ausencia de sumideros como la fruta, o el crecimiento activo en los ápices de brote, afecta la asimilación neta de CO₂ de la hoja. Así, la eliminación de sumideros en la vid resulta en una disminución significativa en la asimilación neta de CO₂ en la hoja (Candolfi-Vasconcelos y Koblet, 1991; Gal *et al.*, 1996; Querix *et al.*, 2001). En esta misma especie se ha reportado que, al aumentar el nivel de carga frutal, se reduce el tamaño de la baya y del racimo, la acumulación de azúcares en las bayas (Bravdo *et al.*, 1984; Iannini *et al.*, 2007; Pallioti *et al.*, 2012) y el crecimiento vegetativo (Edson *et al.*, 1993; Gal *et al.*, 1996).

Algunos estudios realizados en otras especies, como el caféto (*Coffea arabica* L.), han cuantificado la “fuerza sumidero” o “demanda sumidero”, observando que el crecimiento de los brotes y el área de la hojas se ve significativamente afectado por la carga frutal, durante su ciclo productivo (Vaast *et al.*, 2005). Además, ante una alta carga frutal, en el mismo estudio se observó una competencia entre frutos que redujo fuertemente el tamaño de estos, así como la composición bioquímica y calidad del café y la tasa fotosintética (Vaast *et al.*, 2005). Complementariamente, en la misma especie, se ha observado una disminución en la fotosíntesis neta de la hoja cuando la carga frutal es baja, relacionada con la acumulación de azúcares solubles en ésta (Franck *et al.*, 2006).

Dado lo anterior, el presente estudio tiene como hipótesis que los árboles frutales persistentes y caducos, como el olivo y la vid, difieren en su respuesta a la carga frutal lo que se refleja en las dinámicas de crecimiento, fotosíntesis e interceptación de radiación. Es por ello que se propuso como objetivo general estudiar el efecto de las relaciones fuente-sumidero sobre la fotosíntesis y el crecimiento de frutos y brotes en vid y olivo.

HIPÓTESIS

Los árboles frutales persistentes y caducos, como el olivo y la vid, difieren en su respuesta a la carga frutal, lo que se refleja en diferencias en las dinámicas de crecimiento, capacidad fotosintética foliar e interceptación de radiación.

Objetivos Generales

Estudiar el efecto de las relaciones fuente-sumidero sobre la actividad fotosintética y el crecimiento en vid y olivo.

Objetivos Específicos

- Medir la fotosíntesis neta, conductancia estomática e interceptación de radiación solar en brotes de vid y olivo, sometidos a diferentes cargas frutales.
- Monitorear el crecimiento en brotes de vid y olivo, sometidos a diferentes cargas frutales.
- Comparar la respuesta del olivo y de la vid a la carga frutal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Lugar de trabajo

Los ensayos y evaluaciones se realizaron en la temporada 2010-2011 en dos huertos de la Empresa Agrícola Cerrillos de Tamaya S.A. Estos ensayos se establecieron en un huerto de *Vitis vinifera* L. cv. Chardonnay, ubicada en los paralelos 30° 34' 31'' de latitud Sur y 71° 24' 56'' de longitud Oeste y en un huerto de *Olea europaea* L. cv. Arbequina, ubicada en los paralelos 30° 34' 29'' de latitud Sur y 71° 24' 34'' de longitud Oeste. Ambos huertos se encontraban ubicados en la localidad de Cerrillos de Tamaya, Provincia de Ovalle, Región de Coquimbo.

Materiales

Material vegetal

Los ensayos se efectuaron en *Vitis vinifera* L. cv. Chardonnay sobre patrón Franco y un huerto de *Olea europaea* L. var. Arbequina no injertada, ambos huertos con sistema de riego por goteo.

La viña tenía ocho años de edad y un marco de plantación de 2,5 x 1 metro, con hileras orientadas en sentido Norte-Sur, conducidas en espaldera; y el cuartel de olivo cv. Arbequina tenía ocho años de edad y un marco de plantación de 6 x 3 metros, con hileras orientadas en sentido Noroeste-Sureste y conducido en eje.

Instrumentos de medición

Se realizaron mediciones de fotosíntesis neta (P_n), conductancia estomática (g_s), interceptación de radiación solar y mediciones de crecimiento de frutos y hojas.

Para las mediciones de P_n y g_s se utilizó un analizador de gases infrarrojo IRGA LC pro+, ADC BioScientific, U.K.

En Olivo, la fracción de radiación solar interceptada se midió con un ceptómetro lineal marca Sunscan modelo SS1 (Delta-T Devices, UK) que mide la radiación fotosintéticamente activa (PAR). En vid, la radiación interceptada se midió con un radiómetro modelo OHM HD 921 (Delta-T Devices, UK).

Para las mediciones de crecimiento se utilizó, tanto en vid como en olivo, huincha métrica para medir ancho y largo de hojas. Mientras que para el crecimiento de frutos y racimos se utilizó un pie de metro digital.

Metodología

Selección de plantas

Para caracterizar la relación fuente-sumidero se utilizaron 12 plantas por especie, distribuidas aleatoriamente en las que se seleccionaron y marcaron dos brotes reproductivos. La mitad de las plantas de cada especie correspondió a plantas con alta carga frutal, dejando toda la fruta presente en cada planta seleccionada. La otra mitad de las plantas tenía baja carga frutal: en el caso de la vid se raleó toda la fruta, dejando sólo los dos brotes seleccionados con su carga frutal completa y, en el caso del olivo, se seleccionaron plantas que presentaron cargas marcadamente menores que la media observada en el huerto, en base a un criterio visual.

La unidad experimental en los ensayos en vid correspondió a los brotes reproductivos individuales. En el caso del olivo, la unidad experimental correspondió a los brotes reproductivos de un año, debido a que éste frutal fructifica en madera de un año.

Ajuste de la carga frutal de los brotes seleccionados

En cada planta se seleccionaron y marcaron dos brotes reproductivos orientados al oeste de la parte media de la copa, luego del cuaje de los frutos. En cada planta, uno de dichos brotes se anilló en la base y el otro se dejó si anillar (Cuadro 1). Los brotes seleccionados se sometieron a seis niveles de carga frutal diferentes, expresadas como número de frutos por hoja (Cuadros 2 y 3).

Cuadro 1. Esquema de distribución de brotes seleccionados anillados y no anillados en plantas con carga alta y baja, en vid y olivo en cada ensayo.

Carga frutal del resto del árbol	Brotos	
	Anillados	No anillados
Plantas con Carga Alta	6	6
Plantas con Carga Baja	6	6

Previo a la aplicación de los ensayos se fijó una carga máxima para cada especie en base análisis visual preliminar del nivel de carga obtenido en el huerto, luego del cuajado de los frutos.

Para el caso de la vid los seis niveles de cargas establecidos en cada brote se detallan en el Cuadro 2 y, para el caso del olivo, en el Cuadro 3.

Cuadro 2. Tratamientos establecidos en los brotes seleccionados, anillados y no anillados, en plantas con carga alta y baja en vid.

	Carga frutal del brote					
	T1	T2	T3	T4	T5	T6
Número de Racimos	2	2	1	1	1	0
Número de Hojas	4	8	6	12	24	24
Relación Racimos/hoja	0,50	0,25	0,17	0,08	0,04	0

Cuadro 3. Tratamientos establecidos en los brotes seleccionados anillados y no anillados en plantas con carga alta y baja en olivo.

	Carga frutal del brote					
	T1	T2	T3	T4	T5	T6
Número de Frutos	3	3	2	1	1	0
Número de Hojas	12	21	24	18	24	24
Relación Frutos/hoja	0,25	0,14	0,08	0,06	0,04	0

Mediciones

Dos semanas luego de la regulación de las cargas frutales en los brotes, se efectuaron mediciones con una frecuencia cuasi-mensual. Estas mediciones se describen a continuación.

Intercambio gaseoso

Las mediciones de P_n y g_s se realizaron en cinco fechas, con el analizador de gases infrarrojo (IRGA), equipo que mide y registra ambas variables simultáneamente.

En cada fecha las mediciones se distribuyeron en tres periodos del día (-4, 0 y +4 horas, respecto del medio día solar) midiendo dos hojas completamente expandidas y expuestas en cada brote y registrando tres valores consecutivos por hoja una vez que las lecturas de P_n y g_s se hubieran estabilizado. Esta mediciones se realizaron bajo las condiciones ambientales (radiación, temperatura y humedad del aire) imperantes al momento de la medición.

Para el caso del olivo, los valores de P_n y g_s se tuvieron que corregir, debido a que las hojas no cubrían completamente el área de medición de la cámara. Por lo que, a cada muestra, se le midió el ancho máximo de la hoja (AMH) para obtener el área fotosintética incluida en la cámara del equipo (AF_e) mediante la siguiente ecuación alométrica ajustada previamente con muestras provenientes del mismo huerto ($R^2 = 0,95$; $n = 80$; datos no mostrados):

$$AF_e = 2,5216 \times AMH - 0,0997 \quad (\text{Ec. 1})$$

AF_e : Área foliar al interior de la cámara (cm^2)

AMH: Ancho máximo de la hoja (cm)

Luego de obtener AF_e , la corrección de las variables (var: P_n o g_s) se realizó utilizando el área foliar en la cámara ($6,25 \text{ cm}^2$) y el valor de las variables registrado por el equipo utilizando la siguiente ecuación:

$$var_c = \frac{var_r \times 6,25}{AF_e} \quad (\text{Ec. 2})$$

var_c : variable (P_n o g_s) corregida.

var_r : variable (P_n o g_s) registrada por el IRGA.

Crecimiento

Para las mediciones de crecimiento de hoja se utilizó una huincha métrica, realizando mediciones de AMH y largo de la hoja (LH) a cada hoja del brote. Estas variables fueron utilizadas para estimar el área foliar individual (AF_h) de las hojas en base a

ecuaciones alométricas ajustadas previamente (vid: $R^2 = 0,81$, $n = 47$; olivo: $R^2 = 0,97$, $n = 84$; datos no mostrados).

Luego de obtener el valor de AF de cada hoja se estimó el AF de cada brote según la siguiente ecuación:

$$AF_b = AF_{h1} + AF_{h2} + AF_{h3} + \dots + AF_{hn} \quad \text{Ec. 3}$$

Dónde:

AF_b : área fotosintética del brote.

Para mediciones de tamaño de fruto se utilizó un pie de metro digital. En la vid, se midió ancho de cola, ancho de hombros y largo de racimo, que luego se utilizó para estimar el peso seco del racimo.

En el caso del olivo se midió diámetro polar y ecuatorial del fruto, que luego se utilizó para estimar el peso seco del fruto. Estas variables fueron utilizadas para estimar el peso seco de los frutos en base a ecuaciones alométricas ajustadas previamente en los mismos huertos (racimos: $R^2 = 0,96$; $n = 41$; olivas: $R^2 = 0,97$; $n = 57$; datos no mostrados).

Interceptación de radiación solar

En vid la radiación interceptada se estimó con el radiómetro, midiendo la radiación incidente sobre cada hoja de los brotes. Esta medición se realizó durante tres horas del día (-4, 0 y +4 horas, respecto del medio día solar) según lo establecido por García de Cortázar¹ (2010). El radiómetro se ubicó sobre el centro de cada hoja en la misma posición en la que esta se encontraba y, a la vez, estimando el porcentaje de sombra que presentaba la hoja, para luego ponderar y establecer la fracción del brote que interceptó radiación directa. De este modo, la estimación de interceptación de radiación en la parte expuesta de la hoja se realizó según lo muestra la ecuación 4.

$$PAR_{he} = ((A \times L) \times 0,7) \times (PAR_i \times (1 - \text{fracción sombra})) \quad (\text{Ec. 4})$$

Dónde:

PAR_{he} : PAR interceptada por la parte de la hoja expuesta directamente a la radiación

A: ancho de la hoja

L: largo de la hoja

¹ Comunicación personal

PAR_i: PAR incidente en la hoja

fracción sombra: fracción de la hoja que se encuentra sombreada.

Los coeficientes utilizados en las ecuaciones fueron ajustados y obtenidos previamente²

La estimación de la radiación interceptada en la parte sombreada de la hoja se estimó en base a la ecuación 5.

$$PAR_{hs} = \left((A \times L) \times 0,7 \right) \times \%sombra \times (PAR_i \times 0,1) \quad (\text{Ec. 5})$$

Dónde:

PAR_{hs}: PAR interceptada por la parte de la hoja que esta sombreada

Finalmente, luego de realizar las estimaciones de interceptación de radiación para cada horario, en la parte expuesta y sombreada de cada hoja, se calculó la radiación interceptada total del brote, utilizando la ecuación 6 para cada hoja del brote y sumándolos, para luego sacar el promedio diario de cada brote

$$PAR_{interceptada} = \sum(PAR_{he} + PAR_{hs}) \quad (\text{Ec. 6})$$

En el olivo se utilizó el ceptómetro lineal para estimar la fracción interceptada del brote a diferentes horas del día (-4, -2, 0, +2 y +4 horas, respecto del medio día solar).

Previo a la medición se despejo el brote a medir y se posicionó la barra del ceptómetro sobre el brote para obtener la radiación fotosintéticamente activa incidente (PAR₀) y luego por debajo del brote para obtener la radiación no interceptada por el brote. Esta se realizó en forma perpendicular al sentido del brote, comenzando desde la base y finalizando en el ápice del brote.

La fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada se determinó según la ecuación 7.

$$PAR_f = \frac{PAR_0 - PAR_{ni}}{PAR_0} \quad (\text{Ec. 7})$$

Dónde:

PAR_f: fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada

PAR₀: radiación fotosintéticamente activa incidente

PAR_{ni}: radiación fotosintéticamente activa no interceptada por el brote.

² Comunicación personal García de Cortázar y Franck (2010)

Las fracciones interceptadas obtenidas para cada horario se promediaron y se obtuvo la fracción interceptada diaria.

Análisis estadístico

Se efectuaron análisis de regresión para relacionar las variables medidas con la carga frutal del brote. Mediante Análisis de Varianza se analizaron los efectos de la carga frutal de la planta y el anillado de los brotes sobre las variables medidas y mediante una prueba de Tukey se compararon las medias.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Evolución estacional del intercambio gaseoso

En la vid la P_n y g_s disminuyeron a lo largo de la temporada (Figura 1.A). Esto se podría deber al avance en edad de las hojas y, en el caso de la última fecha, al comienzo de la senescencia. Similares respuestas de disminución a lo largo de la temporada, se ha observado en los cvs. Seyval (Edson *et al.*, 1995) y Pinot Noir (Petrie *et al.*, 2000). En olivo, por otro lado, se observó un aumento en P_n y g_s durante la temporada hasta el período de pre-cosecha, posterior a esto, comenzó a observarse una disminución en P_n y g_s (Figura 1.B). La misma dinámica estacional fue observada por Prioetti (2000) en olivo var. Leccino y por Iglesias *et al.* (2002) en *Citrus unshui* Marc. cv. Okitsu. Estos autores relacionaron los períodos de menor P_n y g_s con el inicio de la senescencia de hojas de más de un año de edad y/o con la variación estacional en la PAR incidente sobre la superficie de las hojas.

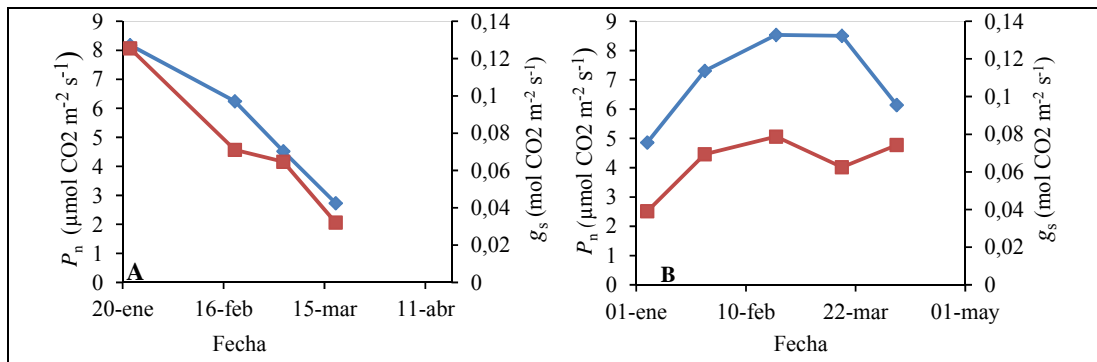


Figura 1. Evolución estacional de la fotosíntesis neta (P_n ; \blacklozenge) y la conductancia estomática (g_s ; \blacksquare) en vid (A) y olivo (B), Cerrillos de Tamaya, región de Coquimbo, 2011.

Efecto de la carga frutal de la planta

Fotosíntesis neta y conductancia estomática

Como se observa en las Figuras 2.A y 2.C, a lo largo de la temporada P_n y g_s en la vid disminuyeron tanto en plantas con alta como con baja carga frutal, debido a que, en ambas condiciones, las plantas tuvieron similares respuestas, producto de la entrada en senescencia de sus hojas. Esta evolución de disminución durante la temporada fue observada en cv. Pinot Noir, Seyval y Cabernet Sauvignon (Edson *et al.*, 1995; Petrie *et al.*, 2000; Palliotti *et al.*, 2012). En el olivo, por otro lado, se observó un aumento en P_n y g_s hasta el período de pre-cosecha (marzo), donde comenzó a descender P_n y g_s .

Asimismo, se observó mayor P_n y g_s en plantas con carga frutal alta que en aquellas con baja carga, durante toda la temporada (Figura 2.B y 2.D). Esta respuesta fue similar a lo observado por Haouari *et al.* (2011) en olivo variedad “Picholine” y podría atribuirse a una mayor demanda de asimilados por parte de los frutos (sumideros) en plantas de alta carga frutal, lo que estimularía una mayor actividad fotosintética y captura de CO_2 de la atmosfera en las hojas (fuentes), para poder suplir esta demanda (Querix *et al.*, 2001; Iglesias *et al.*, 2002). Las respuestas similares tanto en P_n y g_s es consistente con la alta correlación que existe entre dichas variables (Wünsche y Palmer, 2000; Urban *et al.*, 2004).

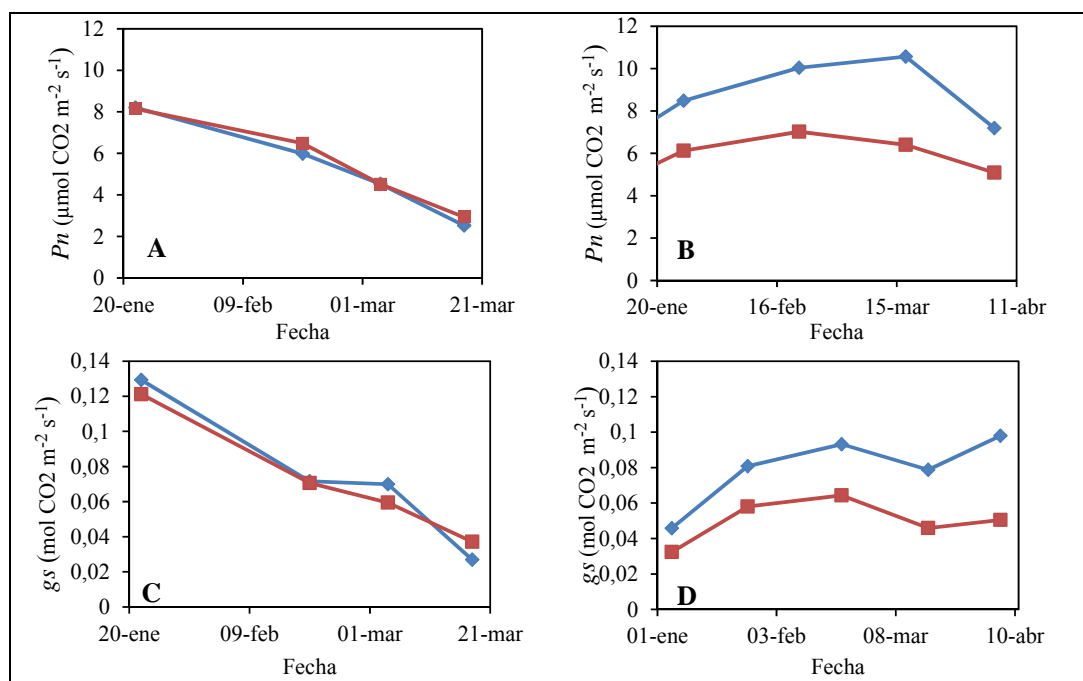


Figura 2. Evolución estacional de P_n y g_s según la carga frutal de la planta; (♦: alta; ■: baja) en vid (A y C) y olivo (B y D), Cerrillos de Tamaya, región de Coquimbo, 2011.

Al analizar los datos de todas las fechas en conjunto, en la vid no se encontró un efecto significativo de la carga de la planta sobre P_n y g_s (Cuadro 4). Por el contrario, en el olivo se observó un efecto significativo de la carga frutal de la planta sobre dichas variables, observándose promedios de P_n y g_s más altos en plantas con carga alta

Cuadro 4. Efecto de la carga frutal de la planta y anillado de brotes sobre la fotosíntesis neta (P_n) y conductancia estomática (g_s) en vid y olivo. [Letras minúsculas diferentes en columnas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) para el factor (anillado) dentro de cada factor (carga de la planta), según prueba de Tukey. Letras mayúsculas diferentes en columnas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) para el factor (carga de la planta) dentro de cada nivel del factor (Anillado), según prueba de Tukey. n.s.: indica efecto no significativo ($p > 0,05$)].

Factor	Nivel	OLIVO				VID			
		P_n		g_s		P_n		g_s	
		Promedio	p	promedio	p	promedio	p	promedio	p
Carga planta	Alta	8,183±0,596 a	0,013	0,077±0,006 a	0,005	5,351±0,405	n.s.	0,075±0,006	n.s.
	Baja	6,063±0,52 b		0,053±0,005 b		5,752±0,367		0,074±0,006	
Anillado	Anillado	4,861±0,54 b	0,0001	0,039±0,005 b	0,0001	5,006±0,405	n.s.	0,063±0,006 b	0,012
	No Anillado	9,385±0,578 a		0,091±0,006 a		6,097±0,367		0,086±0,006 a	
Carga planta x Anillado	Alta Anillado	5,056±0,809 aA	0,038	0,041±0,008 aA	0,013	5,181±0,594	n.s.	0,067±0,009	n.s.
	Alta No Anillado	11,31±0,874 bA		0,113±0,009 bA		5,52±0,55		0,083±0,008	
	Baja Anillado	4,666±0,714 aA		0,037±0,007 aA		4,831±0,55		0,059±0,008	
	Baja No Anillado	7,46±0,757 aA		0,068±0,008 aA		6,673±0,485		0,088±0,007	

Además, tanto en la vid como el olivo, se observó que, a medida que aumentaba la relación fruto-hoja del brote, P_n y g_s aumentaba (Figura 3). Esta respuesta se puede deber a una mayor demanda de asimilados que estimularía una alta actividad fotosintética para suplir con la demanda de los frutos y otros sumideros del brote y la planta (Roper y Williams, 1989; Querix *et al.*, 2001; Iglesias, 2002; Vaast *et al.*, 2005; Priotti, 2006; Chanishvili *et al.*, 2007; Palliotti *et al.*, 2012).

Si bien en olivo se observó que las plantas que tenían carga alta presentaban promedios de P_n y g_s mayores que las plantas de carga baja, la correlación entre dichas variables y la carga del brote fue mayor en las plantas de carga baja. Esto indica que una mayor proporción de la variabilidad en P_n y g_s observada en olivo se puede atribuir a la carga frutal del brote en las plantas de carga baja (Figura 3B y D). En vid, por otro lado, si bien el coeficiente de determinación de la relación entre P_n y g_s y la carga del brote fue mayor, se aprecia una clara tendencia a una reducción lineal de estas variables a niveles de carga inferiores a 0,25 racimos/hoja (Figura 3A y C). Esto indica que, a niveles de carga inferiores a la mencionada, la demanda de los sumideros es inferior a la capacidad de producir asimilados vía fotosíntesis lo que se traduciría en una retroalimentación negativa que regularía P_n y g_s a la baja.

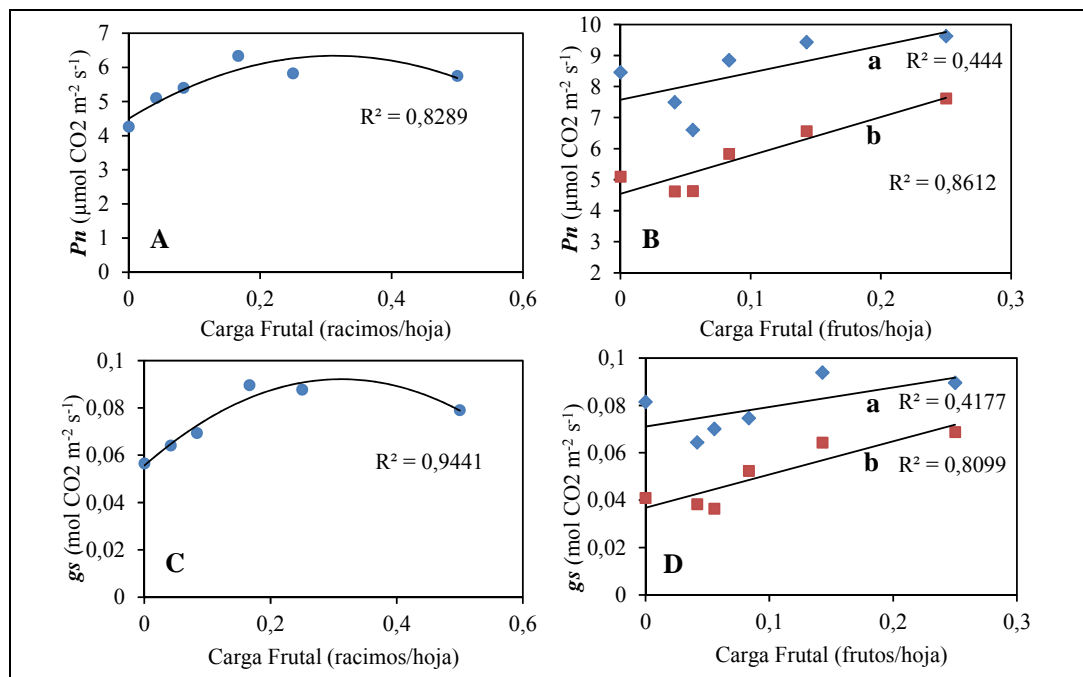


Figura 3. Efecto de la carga frutal del brote en plantas con carga alta (♦) y carga baja (■), sobre P_n y g_s de las hojas en vid (A y C) y olivo (B y D).

Crecimiento

En la vid no se observaron efectos significativos de la carga de la planta sobre el área fotosintética de los brotes (AF brote) ni sobre el peso seco de racimo (PS racimo). En cambio, en el olivo se observó un efecto significativo de la carga de la planta sobre “AF brote” y peso seco del fruto (PS fruto), observándose diferencias significativas entre plantas con carga alta y carga baja (Cuadro 5).

En ambas especies se observó que “AF brote”, “PS fruto” y “PS racimo” disminuyeron a medida que aumentaba la carga frutal del brote (Figura 4). Estas disminuciones de AF al aumentar la carga frutal también fueron observadas en vid (Petrie *et al.*, 2000), olivo (Prioetti, 2000; Iglesias *et al.*, 2002; Prioetti *et al.*, 2006), manzano (Wünsche y Palmer, 2000) y cafeto (Vaast *et al.*, 2005).

Cuadro 5. Efecto de la carga frutal de la planta y anillado de brotes sobre el área fotosintética del brote (AF brote) y peso seco del racimo (PS racimo), en vid, y peso seco de fruto (PS fruto), en olivo. [Letras minúsculas diferentes en una columna indican diferencias significativas ($p < 0,05$), según prueba de Tukey. n.s.: indica efecto no significativo ($p > 0,05$)].

Factor	Nivel	OLIVO				VID			
		AF brote		PS fruto		AF brote		PS racimo	
		promedio	<i>p</i>	promedio	<i>p</i>	promedio	<i>p</i>	promedio	<i>p</i>
Carga planta	Alta	148±12,57 b	0,001	0,67±0,07 b	0,005	1453,1±298,7	n.s.	7,88±0,78	n.s.
	Baja	218±13,18 a		1,03±0,07 a		1156,3±365,8		6,06±0,79	
Anillado	Anillado	183,7±12,57	n.s.	1,07±0,07 a	0,001	1451,2±333,9	n.s.	5,69±0,81 b	0,03
	No Anillado	182,4±13,18		0,66±0,07 b		1158,2±333,9		8,25±0,76 a	
Carga planta x Anillado	Alta Anillado	142,5±17,77	n.s.	0,94±0,10	n.s.	1464,8±422,4	n.s.	6,02±1,11	n.s.
	Alta No Anillado	153,5±17,77		0,46±0,10		1441,5±422,4		9,75±1,11	
	Baja Anillado	224,8±17,77		1,20±0,10		1437,7±517,3		5,36±1,19	
	Baja No Anillado	211,2±19,47		0,86±0,11		874,9±517,3		6,76±1,05	

Para el caso del peso del fruto también fueron reportadas disminuciones producto del aumento de la carga frutal en *Vitis labruscana* var. Aki-queen (Morinaga *et al.*, 2002) y en *Vitis vinifera* cvs. Cabernet Sauvignon, Sangiovese, Anglianico, Sauvignon Blanc y Seyval (Edson *et al.*, 1995; Gal *et al.*, 1996; Battista y Ferrini, 2005; Iannini *et al.*, 2007; Palliotti *et al.*, 2012) y en olivo cvs. Frantoio, Arbequina y Picholine (Prioetti *et al.*, 2006; Trentacoste *et al.*, 2010; Haouari *et al.*, 2011). Estas respuestas se pueden atribuir a una mayor carga frutal a nivel de brote que produce una mayor competencia por asimilados entre frutos y otras estructuras u órganos sumideros de la planta. Por lo que, en este caso, la distribución de asimilados se concentró principalmente hacia los frutos, por su alta prioridad de alocación o “fuerza sumidero”, en detrimento del crecimiento de brotes, al igual como se ha descrito en pepino (Marcelis, 1996) y café (Vasst, 2005). Asimismo, una mayor carga frutal en el brote de duraznero provocó también una menor disponibilidad de asimilados por fruto, generando frutos de menor tamaño (Cabrera, 2006 citado por Mesa, 2007).

Al relacionar el AF con la carga de los brotes, en la vid, se observó un mayor coeficiente de determinación (R^2) que en olivo (51% vs 18%, respectivamente), lo que sugiere un mayor efecto de la carga frutal del brote sobre “AF de brote” en vid que olivo. En cambio, se observó mayor R^2 en el olivo que vid, para el caso de “PS fruto” vs “PS racimo” (Figura 4).

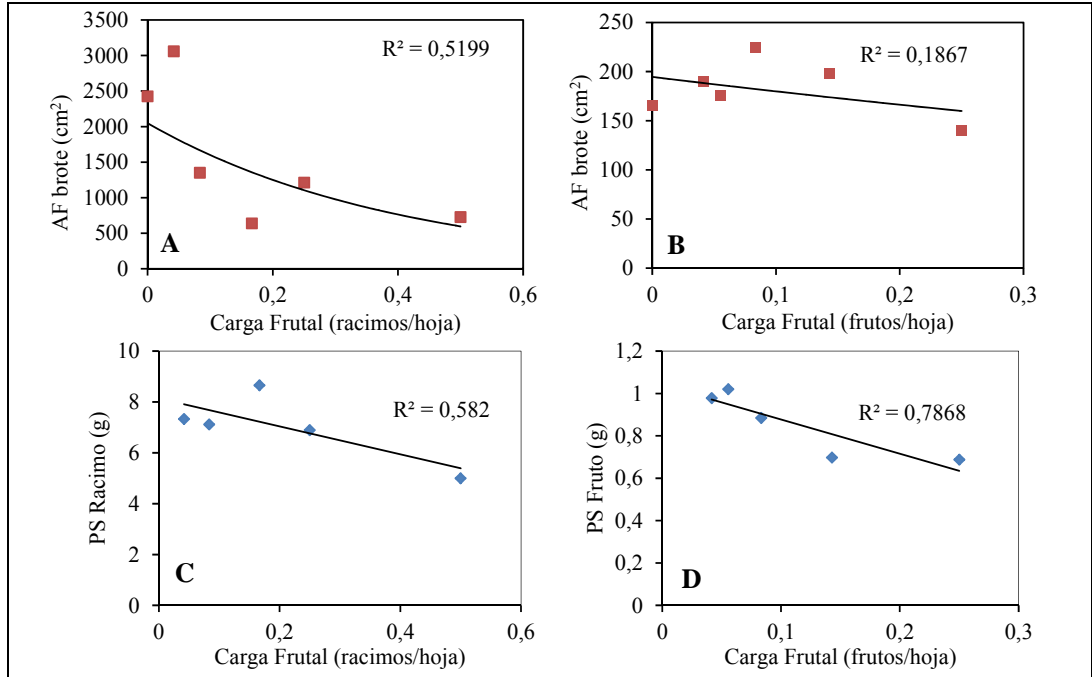


Figura 4. Efecto de la carga frutal del brote sobre el área fotosintética (AF brote) y peso seco de racimo y fruto, en vid (A y C) y olivo (B y D).

En olivo, las plantas que tenían carga baja presentaron mayores promedios de “AF brote” y “PS fruto” que las plantas de carga alta. Además, se observa que existe un R² mayor en las plantas de carga baja, es decir, existió un mayor efecto de la carga frutal del brote sobre “AF brote” en las plantas con carga baja.

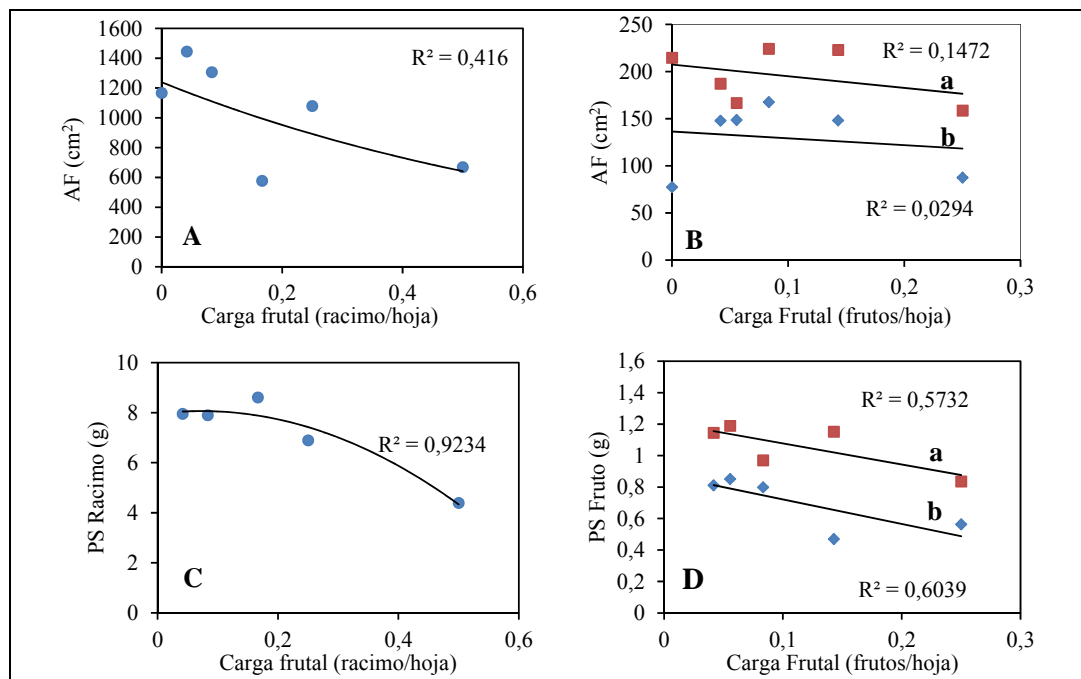


Figura 5. Efecto de la carga frutal del brote en plantas con carga alta (♦) y carga baja (■) sobre “AF brote”, “PS racimo” y “PS fruto”, en vid (A y C) y olivo (B y D)

Radiación interceptada

En ambas especies no se observaron efectos significativos de la carga de la planta sobre PAR_i ni PAR_f (Cuadro 6), pero se pudo observar una tendencia en ambas especies, en que, PAR_i y PAR_f disminuyeron a medida que la carga frutal de los brotes aumentaba (Figura 6). En manzano se ha observado este efecto de disminución en la fracción interceptada producto de una alta carga frutal a nivel de planta (Wünsche y Palmer, 2000). Asimismo, estas respuestas en PAR_i y PAR_f siguen la tendencia que se observó en AF en ambas especies, dada la conocida relación que existe entre ambas variables (Monsy y Saeki, 1953).

Los R^2 de la relación entre la PAR interceptada y la carga frutal del brote fue mayor en vid que en olivo (86,6% vs 68,7%, respectivamente), observándose una mayor sensibilidad a la carga frutal del brote en la vid sobre PAR interceptado. Esta respuesta fue similar a lo observado con el área fotosintética del brote (Figuras 4 y 6).

Cuadro 6. Efecto de la carga frutal de la planta y anillado de brotes sobre la fracción PAR interceptada (PAR_f) en olivo y PAR interceptado en vid. [n.s.: indica efecto no significativo ($p > 0,05$)].

Factor	Nivel	OLIVO		VID	
		PAR _f		PAR interceptada	
		promedio	p-value	promedio	p-value
Carga planta	Alta	0,065±0,008	n.s	119,89±20,44	n.s
	Baja	0,066±0,008		61,49±27,04	
Anillado	Anillado	0,066±0,008	n.s	91,99±24,19	n.s
	No Anillado	0,065±0,008		89,4±23,75	
Carga planta x Anillado	Alta Anillado	0,064±0,011	n.s	130,91±34,21	n.s
	Alta No Anillado	0,066±0,012		108,88±22,39	
	Baja Anillado	0,068±0,011		53,06±34,21	
	Baja No Anillado	0,065±0,012		69,93±41,9	

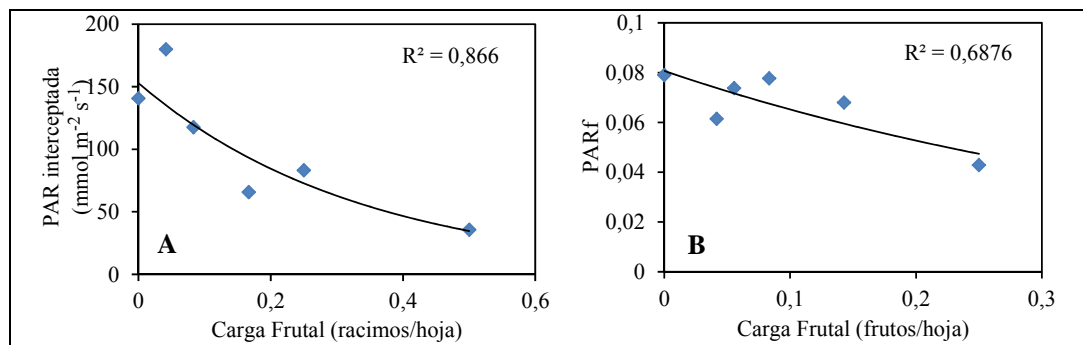


Figura 6. Efecto de la carga frutal del brote sobre la radiación interceptada en vid (A) y fracción interceptada en olivo (B).

Efecto del anillado de brote

Fotosíntesis neta y conductancia estomática

En la vid se observó que P_n y g_s disminuyeron a lo largo de la temporada en brotes anillados y no anillados. Asimismo, los brotes no anillados presentaron promedios más altos, durante toda la temporada (Figura 7A y C). Por otro lado, en el olivo, los brotes no anillados presentaron una tendencia en los promedios más altos, durante toda la temporada (Figura 7B y D).

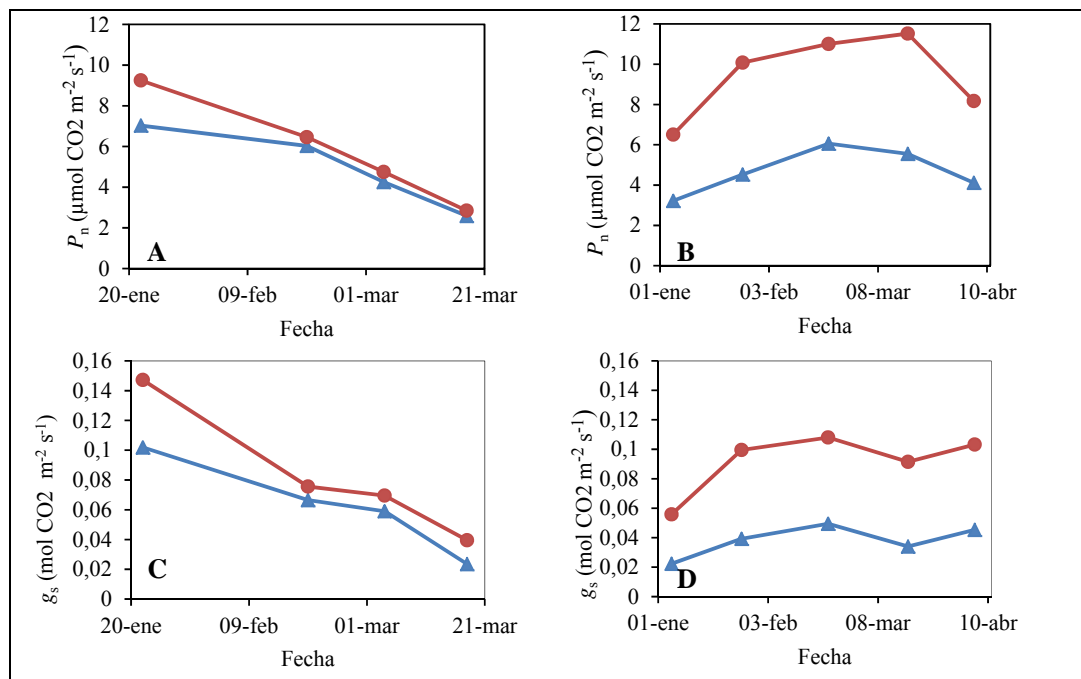


Figura 7. Evolución estacional del anillado de brotes; (▲: anillado; ●: no anillado) sobre P_n y g_s de las hojas de brotes de vid (A y C) y olivo (B y D).

En la vid no se encontró un efecto significativo del anillado de brote sobre P_n , pero sí se encontró un efecto significativo sobre g_s , observándose promedios más altos en brotes no anillados. Por otro lado, en el olivo, hubo un efecto significativo del anillado de brotes sobre P_n y g_s , observándose promedios de P_n y g_s más altos en brotes no anillados (Cuadro 4).

En el olivo se observó que los brotes que se encontraban anillados P_n y g_s aumentaban a medida que aumentaba la carga frutal del brote. Por el contrario, en los brotes que no fueron anillados no se observó una mayor variación en P_n y g_s al aumentar la carga frutal del brote (Figura 8). Esta respuesta podría deberse a la constante demanda de asimilados por parte de otros sumideros en la planta, tales como raíces, brotes apicales, frutos cercanos al brote y tejidos de reserva, que estimulan la actividad fotosintética. Esto, en contraste con la condición de aislamiento que posee un brote anillado con el resto de la planta, el cual está supeditado, exclusivamente, a la relación fuente-sumidero del brote y no de la planta (Roper y Williams, 1989; Querix *et al.*, 2001; Iglesias, 2002; Vass *et al.*, 2005; Prioetti, 2006; Chanishvili *et al.*, 2007; Palliotti *et al.*, 2012).

Tanto en la vid como en el olivo se observó que los brotes anillados presentaron R^2 mayores que los no anillados al relacionar P_n y g_s con la carga frutal del brote (Figura 8). Esto podría deberse a que los brotes no anillados no actúan individualmente y estarían regulados por un balance a nivel de planta, lo cual hace que P_n y g_s del brote se mantengan relativamente constantes, al encontrarse movilizando asimilados.

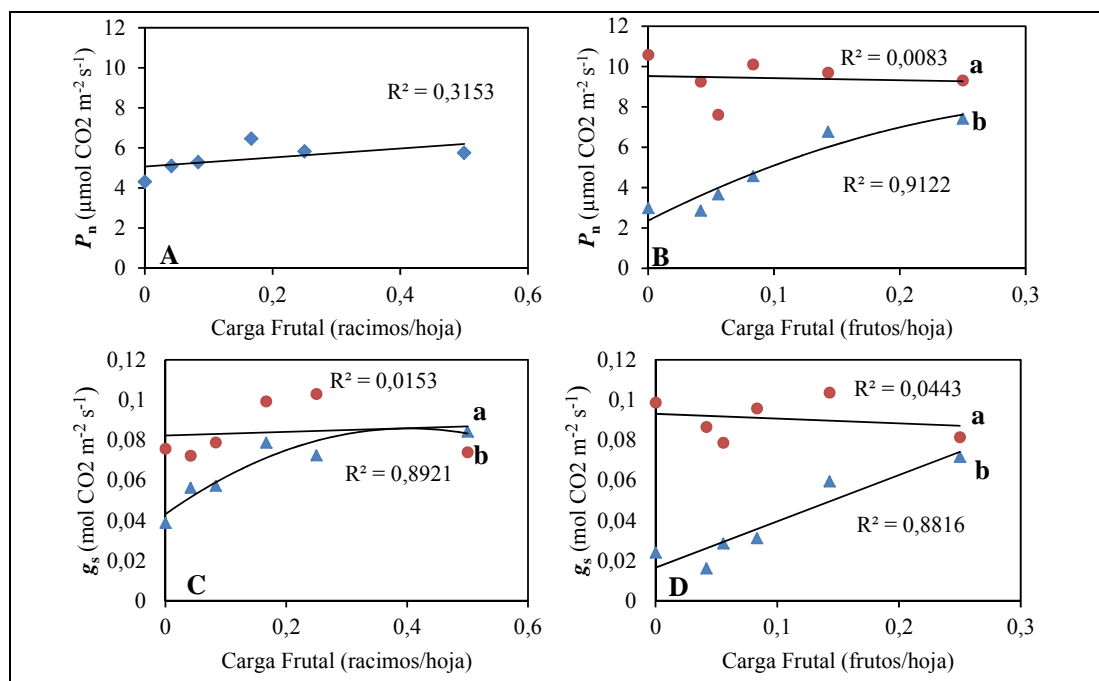


Figura 8. Efecto del anillado de brotes; (\blacktriangle : Anillado; \bullet : No Anillado), sobre P_n y g_s de las hojas en vid (A y C) y olivo (B y D).

Crecimiento

En la vid y el olivo no se encontró un efecto significativo del anillado de brotes sobre el AF de brote (Cuadro 5). De igual manera, al comparar brotes anillados con no anillados en olivo cv. Frantoio (Prioetti *et al.*, 2006) y Leccino (Prioetti, 2003), no se observó un efecto sobre el AF de los brotes. Además, en la vid y el olivo se encontró un efecto significativo del anillado de brotes sobre el PS racimo y PS fruto, observándose diferencias significativas entre brotes anillados y no anillados (Cuadro 5).

Tanto en la vid como en el olivo se observó que “PS racimo” y “PS fruto” disminuyeron a medida que la carga frutal del brote aumentaba (Figura 9). Esta respuesta también fue reportada en brotes anillados de cafeto (Vaast *et al.*, 2005) y de olivo cv. ‘Picholine’ (Haouari *et al.*, 2011).

En la vid se observó que los brotes que no estaban anillados presentaron “PS racimos” mayores que en brotes anillados. Además, se observó que los brotes no anillados se afectaron más que los brotes anillados, producto de un aumento de carga frutal del brote (Figura 9). Lo anterior sugiere que los brotes de vid tienen más preponderancia a importar que exportar asimilados.

En el olivo se observó que los frutos que estaban en brotes anillados presentaron “PS frutos” mayores que en brotes no anillados y un R^2 mayor en brotes anillados que no anillados (86,9% vs 10,8%, respectivamente). Además, se vió más afectado por el aumento de la carga frutal del brote, el peso de los frutos que se encontraban en brotes anillados que aquellos en brotes no anillados (Figura 9). Asimismo, mayores pesos secos de frutos fueron observados en brotes anillados de olivo por Prioetti (2003) y Haouari *et al.* (2011). Lo anterior sugiere que los brotes de olivos tienen más preponderancia a exportar que importar asimilados.

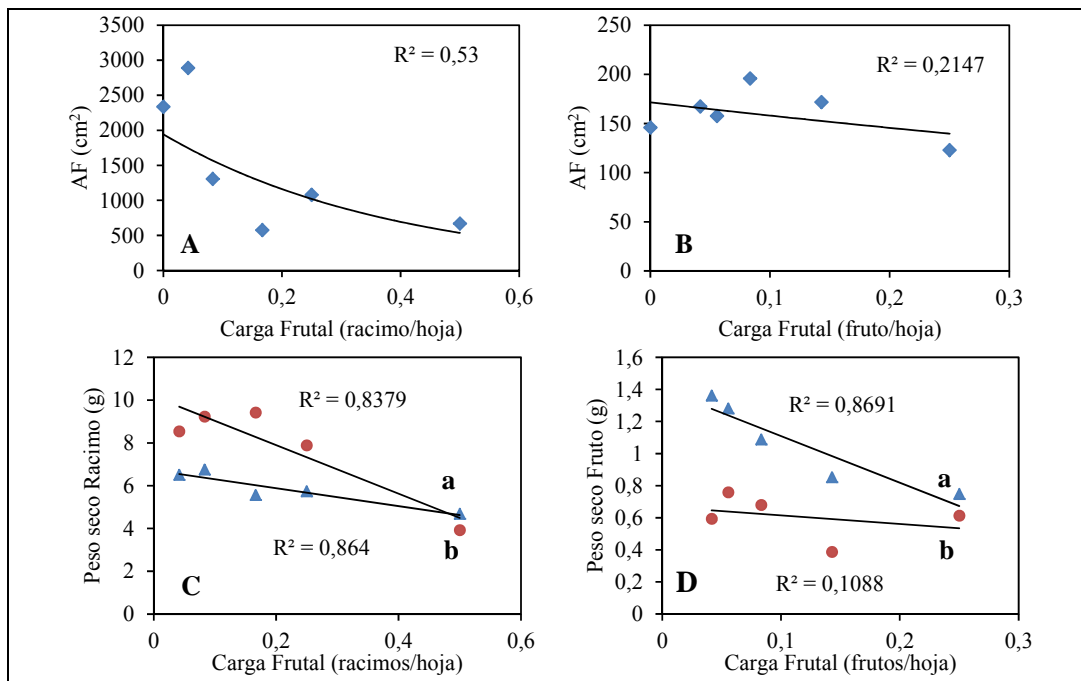


Figura 9. Efecto del anillado de brotes; (▲) Anillado, (●) No Anillado, sobre el área fotosintética del brote (AF brote), peso seco de racimo (PS racimo) y peso seco de fruto (PS fruto) en vid (A y C) y olivo (B y D).

Comparación de la respuesta de olivo y vid

Se observaron respuestas contrastantes a los tratamientos entre la especie de hoja caduca y la de hoja persistente (Cuadro 9). En el caso de la vid, la carga frutal de la planta no afectó ninguna de las variables de intercambio gaseoso ni de crecimiento. Esto indica que, en condiciones de baja carga frutal, la vid genera sumideros vegetativos (brotes, raíces, reservas) alternativos a los sumideros reproductivos, evitando así una retroalimentación negativa de los sumideros sobre la fotosíntesis. En olivo la reducción de la carga frutal de la planta redujo significativamente P_n y g_s , indicando que este frutal de hoja persistente no exhibió dicha capacidad de generar sumideros vegetativos alternativos, produciéndose una retroalimentación negativa de los sumideros sobre dichas variables. Por otro lado, en olivo, la reducción de la carga frutal incrementó significativamente el crecimiento de los frutos y el AF, lo que demuestra una competencia de los brotes con el resto de la planta cuando la carga frutal de la planta es alta. Esto queda refrendado por el hecho que el R^2 de la relación entre la carga frutal del brote y las variables P_n y g_s fue significativamente menor en las plantas con alta carga frutal, lo que indica que estos exportaron asimilados reduciendo así la retroalimentación negativa de los sumideros de los brotes sobre dichas variables.

Respecto del anillado, este tratamiento redujo significativamente P_n y g_s del olivo y sólo g_s en vid y aumentó, en ambos casos, el R^2 de la relación de dichas variables con la carga frutal del brote (Cuadro 9). Esto indica que, en ambas especies, existió exportación e importación de asimilados en los brotes no anillados lo que permitió reducir el efecto de la carga de los brotes sobre P_n y g_s y mantener mayores niveles de estas variables. La respuesta contrastante al anillado del PS de los frutos de ambas especies, reflejada por un aumento del PS frutos en olivo y una reducción en el PS racimos en vid (Cuadro 9), indica que, en la especie de hoja persistente, prevaleció la exportación de asimilados desde el brote y en la especie de hoja caduca prevaleció la importación de asimilados hacia el brote. Estos efectos del anillado indican que, en ambas especies, los brotes no se comportaron como entidades autónomas respecto del balance de carbono.

En términos generales, tanto el anillado como la reducción de la carga frutal de la planta tuvieron efectos más marcados sobre el intercambio gaseoso y el crecimiento de los brotes de olivo que los de vid, por lo que la especie de hoja caduca demostró una mayor plasticidad para responder a relaciones fuente-sumidero contrastantes respecto de la especie de hoja persistente. Dicha plasticidad le permitió a la vid mantener mayores niveles de P_n y g_s que el olivo en condiciones de baja demanda de asimilados por los sumideros. El olivo, por su lado, vio reducida su capacidad de asimilación de carbono en dichas condiciones.

CONCLUSIONES

- Para ambas especies existe un efecto de la carga frutal del brote sobre la asimilación y conductancia estomática, siendo este efecto más marcado en brotes anillados que no anillados, sugiriendo que los brotes no actúan de forma autónoma y que exportan e importan asimilados de acuerdo a su balance fuente-sumidero.
- La carga de la planta tiene un menor efecto que el anillado sobre las variables medidas, observándose efectos significativos sobre P_n , g_s y “PS fruto” en el caso del olivo y no encontrándose diferencias en el caso de la vid.
- El Área foliar y la radiación interceptada de ambas especies también se afectan por la carga frutal del brote, observando disminuciones en las áreas foliares e interceptaciones de radiación, a medida que aumenta la carga frutal del brote, tanto en brotes anillados como no anillados. Esto sugiere una priorización en la translocación de asimilados hacia los frutos respecto de los sumideros vegetativos.
- En ambas especies el peso seco del fruto disminuye a medida que aumentaba la carga frutal del brote. Los mayores pesos de racimos se observaron en brotes no anillados en vid, contrariamente, a lo observado en olivo, indicando que los brotes de vid tienen más preponderancia a importar que exportar asimilados, en cambio los brotes de olivos tienen más preponderancia a exportar que importar asimilados.

BIBLIOGRAFIA

BATTISTA, G. and F., FERRINI. 2005. The effects of crop load on 'Sangiovese' grapevine. *Acta Horticulturae* 689: 239-242

BRAVDO, B., I. HEPNER, C. LOINGER, S. COHEN and H. TABACMAN. 1984. Effect of Crop Level on Growth, Yield and Wine Quality of a High Yielding Carignane Vineyard. *American Journal of Enology and Viticulture* 35: 247-252.

CANDOLFI-VASCONVELOS, M. and W. KOBLET. 1991. Influence of partial defoliation on gas Exchange parameters and chlorophyll content of field-grown grapevines: Mechanisms and limitations of the compensation capacity. *Vitis*. 30: 129-141.

CHANISHVILI, S., G. BADRIDZE and T. BARBLISHVILI. 2007. Influence of girdling on photosynthesis regulation in grapevine. *Bulletin of the Georgian National Academy of Sciences* 175 (4): 118-121.

EDSON, C., G. HOWELL and J. FLORE. 1993. Influence of crop load on photosynthesis and dry matter partitioning of Seyval grapevines. Single leaf and whole vine response pre-and post-harvest. *American Journal of Enology and Viticulture* 44: 139-147.

EDSON, C., G. HOWELL and J. FLORE. 1995. Influence of crop load on photosynthesis and dry matter partitioning of Seyval grapevines. II. Seasonal changes in single leaf and whole vine photosynthesis. *American Journal of Enology and Viticulture* 46 (4): 469-477.

ESTESO-MARTINEZ, J., F. VALLADARES, J. CAMARERO and E. GIL-PELEGRIN. 2006. Crown architecture and leaf habit are associated with intrinsically different light-harvesting efficiencies in *Quercus* seedlings from contrasting environments. *Annals of Forest Science* 63: 511-518.

FRANCK, N., P. VAAST, M. GÉNARD and J. DAUZAT 2006. Soluble sugars mediate sink feedback down-regulation of leaf photosynthesis in field-grown *Coffea arabica*. *Tree Physiology* 26: 517-525.

GAL, Y., A. NAOR and B. BRAVDO. 1996. Effect of shoot density, crop level and crop load on fruit and wine quality of 'Sauvignon Blanc' grapes. *Acta Horticulturae* 427 151-158.

GENARD, M., J. DAUZAT, N. FRANCK, F. LESCOURRET, N. MITRIER, P. VAAST, G. VERCAMBRE 2007. Carbon allocation in fruit trees: from theory to modeling. *Trees*. 22: 269-282.

GIVNISH, T. 2002. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* 36(3) :703-743.

HAOUARI, A., M. VAN LABEKE, H. CHEHAB and F. MERIEM. 2011. Effect of Leaf-to-Fruit Ratio and Girdling on Gas Exchanges, Fruit Growth and Carbohydrate Contents at Different Stages of Fruit Development of *Olea europaea* L. 'Picholine'. *Acta Horticulturae* 924: 77-82.

IGLESIAS, D., I. LLISO, F. TADEO and M. TALON. 2002. Regulation of photosynthesis through source:sink imbalance in citrus is mediated by carbohydrate content in leaves. *Physiologia Plantarum* 116: 563-572.

IANNINI, C., G. MATTII, A. RIVELLI and A. ROTUNDO. 2007. Leaf removal and cluster thinning trials in Anglianico grapevine. *Acta Horticulturae* 754: 241-248.

INSTITUTO NACIONAL DE ESTADISTICAS, 2007. VII CENSO Nacional Agropecuario y Forestal. [En línea]. Recuperado en: <<http://www.censoagropecuario.cl/noticias/09/07042009.html>>. Consultado el: 11 de diciembre de 2011.

LACOINTE, A. 2000. Carbon allocation among tree organs: a review of basic processes and representation in functional-structural tree model. *Annals of Forest Science* 57:521-533.

MARCELIS, L. 1996. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal of Experimental Botany* 47: 1281-1291.

MESA, K. 2007. Efecto de la interceptación de la radiación solar y carga frutal sobre la productividad y peso de fruto en manzanos var. Royal Gala. Memoria Ingeniero Agrónomo. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas. Santiago, Chile. 32p.

MONSI, M and T. SAEKI. 1953. Über den lichtfaktor in den pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany* 14: 22-52.

MORINAGA, K., S. IMAI, H. YAKUSHIJI and Y. KOSHITA. 2002. Effects of fruit on partitioning of ^{15}N and ^{13}C , respiration, and growth of grapevine roots at different fruit stages. *Scientia Horticulturae* 97: 239-253.

PALLIOTTI, A., S. PONI, B. DI LENA and O. SILVESTRONI. 2012. Analysis of “sink-photoassimilation” relationship in field-grown cabernet sauvignon grapevines. *Acta Horticulturae* 931: 151-156.

PETRIE, P., M. TROUGHT and G. HOWELL. 2000. Influence of Leaf ageing, Leaf area and crop load on photosynthesis, stomatal conductance and senescence of grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Pinot noir) leaves. *Vitis* 39 (1): 31-36.

PRIOETTI, P. 2000. Effect of fruiting on Leaf gas Exchange in olive (*Olea europaea* L.). *Photosynthetica* 38 (3): 397-402.

PRIOETTI, P. 2003. Changes in photosynthesis and fruit characteristics in olive in response to assimilate availability. *Photosynthetica* 41(4): 559-564.

PRIOETTI, P., L. NASINI and F. FAMIANI. 2006. Effect of different Leaf-to-fruit ratios on photosynthesis and fruit growth in olive (*Olea europaea* L.). *Photosynthetica* 44(2). 275-285.

QUEREIX, A., C. DEWARD, J. GAUDILLERE, S. DAYAU and C. VALANCOGNE. 2001. Sink feedback regulation of photosynthesis in vines: measurements and a model. *Journal of Experimental Botany*. 58 (365). 2313-2322.

RALLO, L. y J. CUEVAS. 2001. Fructificación y Producción. pp. 121-151. In: Barranco, D., Fernández- Escobar R. y Rallo, L. (Ed). *El cultivo del olivo*. 4ª ed. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, España.

ROPER, T. and L. WILLIAMS. 1989. Net CO₂ assimilation and carbohydrate partitioning of grapevine leaves in response to trunk girdling and gibberelic acid application. *Plant Physiology* 89: 1136-1140.

TRENTACOSTE, E., C. PUERTAS and V. SADRAS. 2010. Effect of fruit load on oil yield components and dynamics of fruit growth and oil accumulation in olive (*Olea europaea* L.). *European Journal of Agronomy* 23: 249-254.

URBAN, L., M. LÉCHAUDEL and P. LU. 2004. Effect of fruit load and girdling on leaf photosynthesis in *Mangifera indica* L. *Journal of Experimental Botany* 55: 2075-2085.

VASST, P., J. ANGRAND, N. FRANCK, J. DAUZAT and M. GÉNARD 2005. Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. *Tree Physiology* 25: 753-760.

WÜNSCHE, J. and J. PALMER. 2000. Effects of crop load on fruiting and gas-exchange characteristic of 'braeburn'/M.26 apple trees at full canopy. *Journal of American Society for Horticultural Science*. 125 (1): 93-99.