

**UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN  
FACULTAD DE AGRONOMÍA**



**DÉFICIT HÍDRICO EN VIDES DE SECANO BAJO ESTRÉS RADIATIVO  
TÉRMICO: RESPUESTAS FISIOLÓGICAS Y PRODUCTIVAS DE LA PLANTA**

**POR**

**KASANDRA ANGÉLICA IBARRA IBARRA**

**MEMORIA PRESENTADA A LA  
FACULTAD DE AGRONOMÍA DE LA  
UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN  
PARA OPTAR AL TÍTULO DE  
INGENIERA AGRÓNOMA.**

**CHILLÁN – CHILE  
2022**

**UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN  
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**DÉFICIT HÍDRICO EN VIDES DE SECANO BAJO ESTRÉS RADIATIVO  
TÉRMICO: RESPUESTAS FISIOLÓGICAS Y PRODUCTIVAS DE LA PLANTA**

**POR**

**KASANDRA ANGÉLICA IBARRA IBARRA**

**MEMORIA PRESENTADA A LA  
FACULTAD DE AGRONOMÍA DE LA  
UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN  
PARA OPTAR AL TÍTULO DE  
INGENIERA AGRÓNOMA.**

**CHILLÁN – CHILE  
2022**

Aprobada por:

Profesor Asociado, Arturo Calderón O.  
Ing. Agrónomo, Ph. D.

---

Guía

Profesor Asociado, Ignacio Serra S.  
Ing. Agrónomo, Mg. Cs., Ph D.

---

Guía

Profesor Asociado, María Dolores López B.  
Lic. en Química, Dr. Cs.

---

Asesor

Profesor Asociado, Guillermo Wells M.  
Ing. Agrónomo, Mg. Cs.

---

Decano

**TABLA DE CONTENIDOS**

	<b>Página</b>
Resumen.....	1
Summary.....	1
Introducción.....	2
Desarrollo y discusión.....	6
Conclusiones.....	18
Referencias.....	18

.

**INDICE DE FIGURAS Y TABLAS**

	<b>Página</b>
Figura 1 Zonas vitivinícolas con clima Mediterráneo en el mundo (Safriel, 2009).....	7
Figura 2 Relación entre el potencial hídrico del tallo y conductancia estomática de las hojas según la clasificación climática de las zonas de estudio de la Tabla 1.....	10
Tabla 1 Resumen de resultados de potencial hídrico del tallo y conductancia estomática de las hojas de los diferentes estudios.....	9

## **DÉFICIT HÍDRICO EN VIDES DE SECANO BAJO ESTRÉS RADIATIVO TÉRMICO: RESPUESTAS FISIOLÓGICAS Y PRODUCTIVAS DE LA PLANTA**

WATER DEFICIT IN NON-IRRIGATED VINES UNDER RADIATIVE AND THERMAL STRESS: PHYSIOLOGICAL AND PRODUCTIVE RESPONSES OF THE PLANT

**Palabras índice adicionales: Estrés abiótico, *Vitis vinifera* L., ácido abscísico, componentes del rendimiento.**

### **RESUMEN**

Debido al cambio climático la industria vitivinícola está siendo afectada por condiciones de déficit hídrico, alta temperatura y radiación. Estos tipos de estreses provocan cambios en la fisiología y productividad de las vides (*Vitis vinifera* L.). A pesar de que a lo largo de los años muchos estudios han sido dirigidos en este sentido, principalmente a respuestas para un determinado estrés, existe la necesidad de actualizar esta información y de estudiarlos de forma combinada. Respecto a la fisiología, el estrés hídrico provoca en vides de secano una reducción de la fotosíntesis, debido al cierre de estomas, inducido por el ácido abscísico (ABA). Cuando el estrés hídrico se combina con otros estreses abióticos como lo son el radiativo y el térmico, la respuesta fisiológica en vides de secano se intensifica. En relación al rendimiento, el parámetro que sea afectado por el estrés abiótico combinado, dependerá de la etapa fenológica de la vid y la severidad del estrés. Cuando el estrés ocurre previo al envero, disminuye el número de bayas por racimo y peso de las bayas debido a que se ve afectado el proceso de división celular. Respecto a la composición química de las bayas, bajo estas condiciones éstas presentan una mayor concentración de sólidos solubles, aromas y fenoles, y por otro lado, presentan una baja concentración de acidez.

### **SUMMARY**

Due to climate change, the wine industry is being affected by conditions of water

deficit, high temperatures and radiation. These types of stresses cause changes in the physiology and productivity of grapevines (*Vitis vinifera* L.). Despite the fact that over the years, many studies have been directed in this direction, mainly to responses to a certain stress, there is a need to update this information and to study them in a combined way. Regarding physiology, water stress causes a reduction in photosynthesis in rainfed vines, due to closure of stoma, induced by abscisic acid (ABA). When water stress is combined with other abiotic stresses such as radiative and thermal, the physiological response in rainfed vines intensifies. In relation to yield, the parameter that is affected by the combined abiotic stress will depend on the phenological stage of the vine and the severity of the stress. When stress occurs prior to veraison, the number of berries per cluster and berry weight decreases because the cell division process affected. Regarding the chemical composition of the berries, under these conditions they present a higher concentration of soluble solids, aromas and phenols, and on the other hand, they present a low concentration of acidity.

## **INTRODUCCIÓN**

La producción de uva en seco para elaboración de vinos depende en gran medida de las condiciones climáticas del viñedo, debido a que los diferentes cultivares necesitan ciertos rangos de precipitación y temperatura para satisfacer las necesidades de las vides durante estados fenológicos claves para el crecimiento reproductivo y el desarrollo de los órganos de la vid (Dunn *et al.*, 2015). El cambio climático en áreas con clima mediterráneo se ha manifestado con aumentos en las temperaturas del aire, un incremento en la evapotranspiración y un aumento de la frecuencia y severidad de eventos climáticos extremos, como sequías, lo cual provocaría una mayor demanda hídrica asociada a una menor disponibilidad de agua para riego, pudiendo generar una situación de déficit hídrico en muchos viñedos (Trivedi *et al.*, 2016).

El momento en que se produce el déficit hídrico impactará sobre los efectos de un potencial estrés hídrico sobre la planta (Ramos *et al.*, 2020). Cuando el déficit hídrico se produce en el periodo comprendido entre cuajado y envero, el peso de

las bayas suele ser el componente del rendimiento que se ve más afectado debido a una reducción de la división y expansión celular (Bonada *et al.*, 2015). Sin embargo, la mayor demanda hídrica de las vides durante la temporada suele detectarse en el periodo comprendido entre envero y cosecha (Etapa III de crecimiento de la baya), por lo cual en zonas con baja disponibilidad hídrica la ocurrencia de un déficit hídrico severo es prácticamente inevitable (Ramos *et al.*, 2020). Dependiendo de la severidad y duración del estrés hídrico, se pueden observar efectos positivos o negativos en la calidad de la fruta. Por ejemplo, un déficit hídrico post - envero muy severo y prolongado puede reducir la concentración de azúcares en las bayas (Ramos *et al.*, 2020) o inducir un alto porcentaje de deshidratación en los racimos (Calderón-Orellana *et al.*, 2014). Sin embargo, una menor severidad del estrés hídrico después de envero puede aumentar la concentración de antocianinas y otros compuestos fenólicos en la baya, mejorando la calidad organoléptica de los vinos (Shellie, 2019; Ollé *et al.*, 2011).

Según lo mencionado anteriormente, se puede afirmar que el momento y severidad del estrés hídrico puede afectar el metabolismo primario y secundario de las plantas. Los metabolitos primarios son compuestos orgánicos sintetizados por las plantas y están involucrados en el desarrollo y crecimiento de estas, lo cual incluye carbohidratos, aminoácidos, y ácidos orgánicos, entre los más importantes (Adetunji *et al.*, 2020). Mientras que los metabolitos secundarios son un amplio conjunto de sustancias orgánicas como terpenos, compuestos fenólicos, compuestos nitrogenados y glicósidos, entre otros, con un rol ecológico que interviene entre las plantas y el ambiente. Sin embargo, los últimos estudios genéticos y químicos demuestran que los metabolitos secundarios pueden tener un comportamiento multifuncional, actuando como potentes reguladores de crecimiento y defensa, así como metabolitos primarios en un sentido más amplio (Erb y Kliebenstein, 2020). Por lo tanto, diferentes cambios en contenidos de metabolitos primarios y secundarios serán observados en vides bajo estrés hídrico.

Desde un punto de vista productivo, la respuesta de las plantas bajo un período de estrés hídrico también depende del genotipo, pues existen cultivares más sensibles que otros a esta condición (Pallioti *et al.*, 2015). En este contexto, Levin



*et al.* (2020) evaluaron el rendimiento de 15 cultivares de vides tintas bajo tres tratamientos de déficit hídrico, en los cuales, independiente de la época de aplicación, se mantuvieron ciertas tendencias en cuanto al rendimiento, pues se reportó un mayor rendimiento en los cultivares Cinsault, Grenache y Refoseo, mientras que en los cultivares Malbec, Syrah y Freisa se obtuvieron los rendimientos más bajos.

Además, el exceso de radiación solar y las mayores temperaturas del aire pueden agravar el impacto del déficit hídrico sobre el metabolismo de las vides (Palliotti y Poni, 2016), pues estos factores en conjunto tienen un efecto sinérgico en la planta (Palliotti *et al.*, 2015). Es sabido que altos niveles de radiación solar pueden limitar la fotosíntesis de las vides debido al daño que sufre la maquinaria fotosintética de las hojas expuestas a elevados niveles energéticos. Dentro de los principales problemas fotosintéticos asociados a una alta radiación solar se encuentran: la degradación de la clorofila, pérdida de la integridad de la membrana del cloroplasto, daño irreversible del fotosistema II, y pérdida de la actividad de la enzima rubisco (Ribulosa 1,5 bisfosfato carboxilasa-oxigenasa) (Fernandes De Oliveira y Nieddu, 2015).

En relación a la temperatura del aire, en general, las vides presentan sus máximas tasas fotosintéticas cuando las hojas se encuentran cercanas a los 25 °C (Keller, 2020b). El efecto de las altas temperaturas del aire sobre la fisiología de las vides se puede observar claramente durante la ocurrencia de olas de calor. En Australia, en los meses de enero y febrero del año 2009, una ola de calor (>40 °C) afectó los viñedos del sureste de este país. En dicha oportunidad, la adversidad climática se presentó en la etapa de madurez de la baya, induciendo un importante nivel de daño en el follaje de las plantas. Como consecuencia de esto, se observó un retraso en las tasas de maduración de los racimos, debido a la disminución del tejido fotosintético y a una menor eficiencia de la fotosíntesis (Webb *et al.*, 2009).

Galat *et al.* (2019) evaluaron los efectos de un estrés hídrico y térmico en la fisiología de las vides. Los resultados mostraron que la combinación de una situación de estrés hídrico y térmico, provocaron la disminución de la conductancia estomática de las hojas en un 92,8 %, con relación al tratamiento control que se

encontraba regado al 100 % de la capacidad de la maceta y sin estrés térmico. A pesar que en especies de metabolismo C3, como la vid, la resistencia estomática es la principal limitante a la fotosíntesis, se infiere que la combinación de estrés radiativo - térmico e hídrico pueden comprometer seriamente la disponibilidad de carbohidratos no sólo por acción de una limitada conductancia estomática, sino también por un impacto en la fotoquímica de las plantas. De esta forma, la combinación de estreses abióticos puede comprometer la relación fuente - sumidero de la planta, y con ellos la productividad y calidad de los viñedos (Restrepo-Díaz y Sánchez-Reinoso, 2020).

Desde una perspectiva productiva, se ha reportado que, bajo estas condiciones estresantes, uno de los parámetros mayormente afectados es la masa de la baya, la cual se puede ver reducida, tanto por una disminución de la elongación celular por efecto de la reducción del turgor celular del pericarpio, como por una reducción en la producción de carbohidratos y en las tasas de división de las células de la baya (Bonada *et al.*, 2015). Adicionalmente, se ha reportado una mayor muerte celular en el pericarpio de bayas de plantas bajo una condición combinada de estrés hídrico y radiativo - térmico (Xiao *et al.*, 2018).

Más allá de los efectos directos de un estrés de tipo abiótico sobre el crecimiento y desarrollo de las bayas, existen otro tipo de impactos que indirectamente afectan la capacidad productiva de las vides. Por ejemplo, cuando el estrés hídrico ocurre entre la etapa de brotación y floración, período en que suelen registrarse las máximas tasas de crecimiento vegetativo, la combinación de estos factores de estrés abiótico pueden reducir de manera importante la superficie cubierta por el follaje (Hasanuzzaman *et al.*, 2014). Esto puede limitar la capacidad de las plantas para proveer de asimilados a los racimos, pero también comprometer la calidad de los mismos, aumentando la exposición de las bayas a la radiación solar directa y altas temperaturas del aire. Bajo estas condiciones, es normal observar un aumento de la temperatura de la superficie de hojas y frutos (Hasanuzzaman *et al.*, 2014), especialmente si los estomas de las hojas se encuentran cerrados debido al déficit hídrico severo o se han transformado en lenticelas en las bayas post - envero (Greenspan *et al.*, 1996). Es importante considerar que el proceso de transpiración

y convección en las hojas y frutos respectivamente, sirven para disminuir los efectos negativos de un exceso de radiación y temperatura (Shellie y King, 2013).

Los pocos estudios que han abordado la influencia del estrés hídrico y radiativo - térmico sobre viñedos han sido realizados generalmente en cultivares bajo condiciones de riego y no en condiciones de secano. Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo es analizar la literatura existente sobre las respuestas fisiológicas, particularmente enfocada a factores que afectan la capacidad fotosintética de las hojas, y productivas de la vid frente a un déficit hídrico y estrés radiativo - térmico.

## **DESARROLLO Y DISCUSIÓN**

### **Capítulo 1. Respuestas fisiológicas de vides de secano bajo condiciones de estrés abiótico combinado.**

Las vides de secano tienen como su único suministro hídrico entre brotación y senescencia al agua caída a través de precipitaciones o a la reserva existente en el subsuelo (Díaz y Gutiérrez, 2020). En climas de tipo Mediterráneo, característico de importantes zonas vitivinícolas en el mundo (Figura 1), debido a las bajas o nulas precipitaciones durante los meses de primavera y verano, las vides de secano suelen presentar un importante déficit hídrico durante la temporada. Esta condición, sumada a las altas temperaturas, alta radiación solar y demanda evaporativa de los meses estivales, pueden impactar negativamente la fisiología y productividad de las vides, particularmente en un escenario de cambio climático (Costa *et al.*, 2012). En este contexto, hay reportes que han mostrado un aumento de temperatura en varias zonas vitivinícolas. Por ejemplo, Jones *et al.* (2005) reportaron un aumento de 1,26 °C entre los años 1950 y 1999 en 27 regiones vitivinícolas del mundo. Específicamente en Chile, las proyecciones muestran un incremento en el promedio anual de temperatura que va desde los 0,5 °C (Patagonia Sur) a 1,4 °C (Altiplano) para el periodo comprendido entre el año 2021 y 2050. Respecto a las precipitaciones, se espera una disminución de estas en gran parte del territorio nacional, excepto en la Patagonia Sur, para el mismo periodo (Tondreau, 2018).

Figura 1. Zonas vitivinícolas con clima Mediterráneo en el mundo.



Fuente: Safriel, 2009.

Cuando la vid se encuentra expuesta a un déficit hídrico, la primera respuesta de la planta suele ser una caída en los valores de potencial hídrico del tallo o de la hoja, evidenciando un aumento de la severidad de estrés hídrico en las plantas. Respecto al potencial hídrico del tallo, se ha reportado para vides bajo riego que este parámetro oscila entre -2,0 y -0,3 MPa para un amplio rango de humedades de suelo (Gambetta *et al.*, 2020). En condiciones de secano pueden existir diferencias en los rangos de potenciales hídricos medidos en las plantas durante la temporada, en comparación con condiciones bajo riego. Estas diferencias se pueden atribuir a múltiples factores, entre los cuales están el uso de portainjertos, el tipo de variedad cultivada, y las condiciones climáticas, entre otros. Por ejemplo, Serrano *et al.* (2012) reportaron que, en viñedos de secano localizados en España, los potenciales hídricos del tallo variaban desde -1,4 hasta -0,4 MPa durante la temporada. Zufferey *et al.* (2017) realizaron un estudio en un viñedo en condiciones de secano en el cultivar Pinot noir. En este caso, el rango de potenciales hídricos del tallo estuvieron entre -0,98 y -0,49 MPa. Por otro lado, Padgett-Johnson *et al.* (2003) realizaron un estudio para comparar el cultivar Carignan (*Vitis vinifera* L.) con la especie *Vitis riparia* y con la combinación de ambas, en donde Carignan se injertó sobre *Vitis riparia*. En ese caso, el potencial hídrico más bajo se obtuvo en el cultivar Carignan (-1,15 MPa), mientras que el potencial hídrico mayor se presentó en la especie *Vitis*

*riparia* (promedio de -0,945 MPa).

Los diferentes rangos de potencial hídrico que la planta exhibe a distintas humedades de suelo están condicionados por la relación entre estrés hídrico y conductancia estomática. En este contexto, en relación a la conductancia estomática estimada en el cultivar Pinot noir, se alcanzó el resultado más alto en la etapa de floración ( $360 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), mientras que la conductancia estomática más baja se alcanzó en la etapa de cosecha ( $130 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Tabla 1).

En el cultivar Carignan, la conductancia estomática fue mayor en la etapa de floración ( $250 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), mientras que fue menor en la etapa de brotes de 15 centímetros ( $200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Sin embargo, en las especies *Vitis riparia* y Carignan con portainjerto de *Vitis riparia*, la conductancia estomática mayor fue alcanzada en brotes de 15 centímetros ( $220$  y  $210 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectivamente), mientras que la menor fue en la etapa de floración (Tabla 1).

Respecto a los resultados de los potenciales hídricos del tallo obtenidos en las distintas etapas fenológicas, se plantea que el potencial hídrico más bajo obtenido en la etapa de envero, es consecuencia de las altas temperaturas (sobre 35 o 40 °C) y falta de precipitaciones que caracterizan a la época de verano, condiciones que generan un aumento en la demanda evaporativa de la atmosfera (Hernández-Montes *et al.*, 2017). Esto confirma que las condiciones climáticas se relacionan directamente con los resultados de los distintos estudios (Figura 2). Pues el promedio del potencial hídrico del tallo y de la conductancia estomática fueron menores en las vides cultivadas en un clima semiárido ( $-1,065 \text{ MPa}$  y  $189,17 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectivamente), mientras que fueron mayor en vides cultivadas en un clima más frío ( $-0,69 \text{ MPa}$  y  $245 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectivamente). Adicionalmente, estos resultados, específicamente los correspondientes al potencial hídrico del tallo, reafirman que las plantas son muy dependientes de las condiciones ambientales, particularmente del déficit de presión de vapor del aire ( $\text{DPV}_{\text{aire}}$ ), y no solo de la humedad del suelo (Williams y Baeza, 2007).

Tabla 1. Resumen de resultados de potencial hídrico del tallo y conductancia estomática de las hojas de los diferentes estudios.

Par <sup>1</sup>	Etapa de Medición				Pro <sup>10</sup>	Cul <sup>11</sup>	LE <sup>12</sup>	Cli <sup>13</sup>	Ref <sup>16</sup>
	F <sup>4</sup>	CB <sup>5</sup>	E <sup>6</sup>	C <sup>7</sup>		Pinot noir	Leytron, Suiza	Dfb <sup>14</sup>	Zufferey <i>et al.</i> , 2017
$\Psi^2$	-0,49	-0,5	-0,98	-0,8	-0,69				
$g_s^3$	360	300	190	130	245				
	B <sup>8</sup>	B 15 cm <sup>9</sup>	F <sup>4</sup>	E <sup>6</sup>		Carignan	Valle de San Joaquín, California	Bsk <sup>15</sup>	Padgett- Johnson <i>et al.</i> , 2003
$\Psi^2$			-1,15		-1,15				
$g_s^3$		200	250		225				
	B <sup>8</sup>	B 15 cm <sup>9</sup>	F <sup>4</sup>	E <sup>6</sup>		<i>Vitis riparia</i>			
$\Psi^2$		-0,8	-1,09		-0,945				
$g_s^3$		220	155		187,5				
	B <sup>8</sup>	B 15 cm <sup>9</sup>	F <sup>4</sup>	E <sup>6</sup>		Carignan sobre <i>Vitis riparia</i>			
$\Psi^2$			-1,1		-1,1				
$g_s^3$		210	100		155				

<sup>1</sup> Parámetro.

<sup>2</sup> Potencial hídrico del tallo (MPa).

<sup>3</sup> Conductancia estomática de las hojas ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

<sup>4</sup> Floración.

<sup>5</sup> Crecimiento de la baya.

<sup>6</sup> Envero.

<sup>7</sup> Cosecha.

<sup>8</sup> Brotación.

<sup>9</sup> Brotes de 15 centímetros.

<sup>10</sup> Promedio de potencial hídrico del tallo y conductancia estomática de las hojas.

<sup>11</sup> Cultivar.

<sup>12</sup> Lugar de estudio.

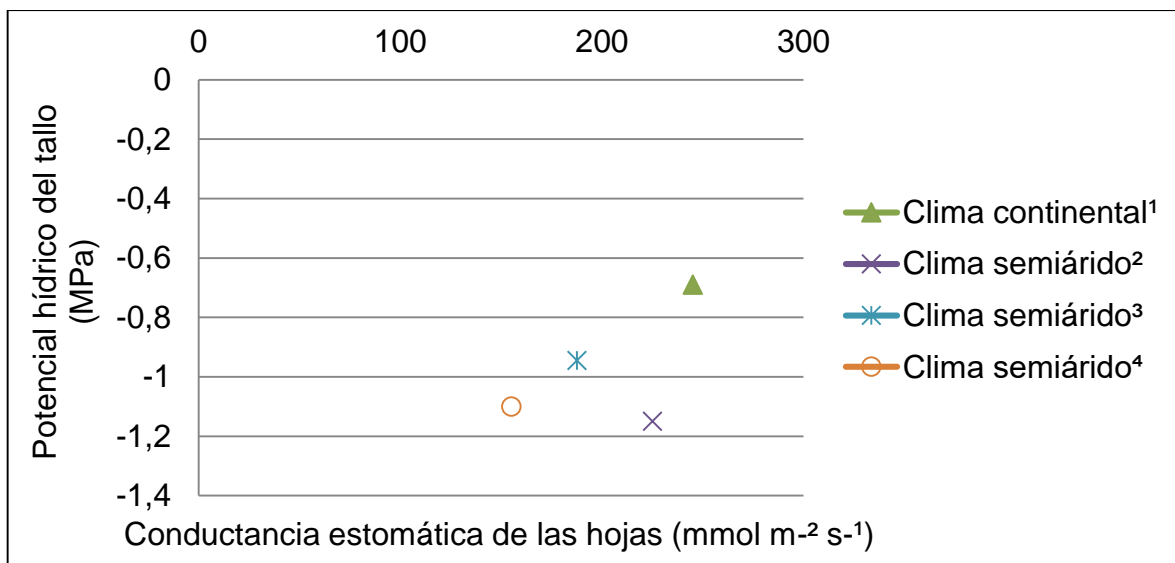
<sup>13</sup> Clima según clasificación climática de Köppen.

<sup>14</sup> Clima continental.

<sup>15</sup> Clima semiárido.

<sup>16</sup> Referencia.

Figura 2. Relación entre el potencial hídrico del tallo y conductancia estomática de las hojas según la clasificación climática de las zonas de estudio de la Tabla 1.



<sup>1</sup> Cultivar Pinot noir en clima continental.

<sup>2</sup> Cultivar Carignan en clima semiárido.

<sup>3</sup> Especie *Vitis riparia* en clima semiárido.

<sup>4</sup> Cultivar Carignan sobre *Vitis riparia* en clima semiárido.

Otra respuesta de las vides frente a la falta de agua es el cierre estomático, el cual ocurre en las hojas por acción de la síntesis de ácido abscísico (ABA) en las raíces en contacto con suelo seco (Hasanuzzaman *et al.*, 2014). Las señales químicas generadas en las raíces son transportadas a través del xilema gracias a la corriente transpiratoria en dirección acropétala, induciendo de esta forma un cierre estomático en órganos distantes al suelo (Hasanuzzaman *et al.*, 2014). Específicamente, el ABA se une a receptores provocando una interacción que origina la eliminación de la acción inhibitoria de las proteínas fosfatasas y la activación de transportadores de flujo de iones en las membranas de las células de guarda. Estos cambios electroquímicos generan un eflujo de osmolitos, lo cual es responsable de la salida de agua en las células de guarda y la disminución de su turgor celular, provocando el cierre de los estomas (Ferrandino y Lovisolo, 2014). A pesar de los grandes avances en el entendimiento del comportamiento estomático en respuesta a la sequía, persisten varias interrogantes. Una de ellas dice relación con la dispar concentración de ABA encontrado en la raíz y en las hojas de plantas hídricamente estresadas en vides de secano. Asimismo, más allá de la síntesis y transporte de ABA, existen trabajos que han mostrado también el impacto de la cavitación, cambios de pH en el xilema, y regulación y expresión de acuaporinas

sobre el cierre o apertura de estomas en plantas bajo distintos regímenes hídricos (Antolín *et al.*, 2003).

Las acuaporinas son un tipo de proteínas intrínsecas, cuya función principal es la regulación del movimiento de agua a través de las membranas celulares (Pawlowicz y Masajada, 2019). En el caso de las vides, ya se ha informado la existencia de una correlación entre la expresión de acuaporinas en la raíz y la tasa de transpiración de la planta (Perrone *et al.*, 2012). Se ha reportado que en vides con una baja sensibilidad estomática al estrés hídrico, la acumulación de estas proteínas en una condición de baja disponibilidad de agua provoca una ligera reducción de la conductancia hidráulica de la raíz, reduciendo la tasa de transpiración de la planta (Vandeleur *et al.*, 2009).

Se han descrito dos tipos de comportamiento estomático en respuesta al estrés hídrico en especies vegetales. Por un lado, el comportamiento anisohídrico significa que las hojas tienen una débil sensibilidad estomática a la baja humedad del suelo. Consecuentemente, existe una mayor dificultad de mantener las células vegetales con un alto potencial hídrico y hay un riesgo más alto de sufrir la cavitación de los vasos xilemáticos (McElrone *et al.*, 2004). Por el contrario, el comportamiento isohídrico se asocia a una alta sensibilidad estomática a la sequedad de los suelos, y, por ende, a una mayor capacidad de la planta para mantener su potencial hídrico alto y uniforme, y con ello una menor vulnerabilidad a cavitación (Coupel-Ledru *et al.*, 2017). Con relación a las diferencias entre variedades, se ha reportado que el cultivar Syrah presenta un comportamiento anisohídrico, mientras que los cultivares Garnacha (Gerzon *et al.*, 2015) y Malbec presentan un comportamiento isohídrico (Shellie, 2019). Sin embargo, existen algunos estudios que han mostrado que las plantas pueden exhibir un comportamiento estomático variable frente al estrés hídrico en diferentes épocas del año. Por ejemplo, el cultivar Pinot noir se puede comportar como anisohídrico cuando el estrés hídrico ocurre antes del envero, mientras que si el estrés hídrico ocurre posterior al envero, el comportamiento se vuelve isohídrico. Otro ejemplo es el caso del cultivar Tempranillo, el cual en la etapa pre - envero se comporta como isohídrico, mientras que después del envero puede comportarse de las dos formas, dependiendo de las condiciones ambientales



(Lovisolo *et al.*, 2010).

En cuanto a los valores de conductancia estomática, se sugiere que la planta está severamente estresada cuando la conductancia estomática es menor o igual a  $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Sadras *et al.*, 2012). En esta situación, una de las primeras reacciones fisiológicas reportadas es una disminución de gran magnitud de la fotosíntesis (Fernandes De Oliveira y Nieddu, 2015). Esto se genera, entre otras cosas, por la menor difusión de  $\text{CO}_2$  hacia los cloroplastos debido a la disminución de la conductancia estomática de las hojas (Hasanuzzaman *et al.*, 2014). El cierre estomático y la caída de la tasa transpiratoria implica que las hojas pueden alcanzar una temperatura de hasta  $12 \text{ }^\circ\text{C}$  más que la temperatura del aire (Keller, 2020b). Se sabe que temperaturas foliares superiores a los  $35 \text{ }^\circ\text{C}$  causan reducciones de importancia en la tasa fotosintética debido a la inhibición del fotosistema II (PSII) (Galat *et al.*, 2019). En este contexto, se plantea que la temperatura óptima de fotosíntesis en vides se ubica entre los  $25$  y  $30 \text{ }^\circ\text{C}$  (Keller, 2020b). Además, las altas temperaturas del aire pueden inducir cambios estructurales en las membranas de los cloroplastos, afectando el proceso de transporte de electrones y también provocando la degradación de la clorofila, lo que se asocia a una mayor producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) y estrés foto - oxidativo (Hasanuzzaman *et al.*, 2014).

El estrés foto - oxidativo se produce debido a que la planta sigue absorbiendo radiación solar, pero la fijación de carbono disminuye, usualmente debido al cierre de estomas (Keller, 2020b). El exceso de energía captado por las hojas interactúa con el oxígeno y se forman las ROS como subproductos de la reducción del oxígeno molecular ( $\text{O}_2$ ) a la molécula de agua ( $\text{H}_2\text{O}$ ) (Bernardo *et al.*, 2018). En esta descomposición participan radicales libres como el superóxido ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ), el radical hidroxilo (OH) y el oxígeno singlete, así como especies no radicales como el peróxido de hidrógeno (Mostofa *et al.*, 2018). Bajo estas condiciones, la planta sintetiza compuestos antioxidantes que permiten eliminar los ROS y evitar que la fotosíntesis sea inhibida (Cramer, 2010). Junto con esto, se ha informado que algunos cultivares de vides, como Sangiovese en condiciones de altas temperaturas del aire y radiación solar, pueden disminuir el grosor de sus hojas, aumentando la

transmitancia de la radiación, y con ello reducir el daño en la maquinaria fotosintética producto de una absorción excesiva de radiación solar (Pallioti *et al.*, 2009).

El cierre estomático resultante de la falta de agua en la zona de raíces, y la consecuente alza de temperatura foliar generada por la disminución de la tasa transpiratoria, puede inhibir parcial o totalmente la acción de la Rubisco cuando las hojas alcanzan temperaturas superiores a los 35 °C (Keller, 2020b). De esta manera, la reducción del contenido relativo de agua (RWC) en tejidos vegetales se ha podido correlacionar positivamente con la actividad de la Rubisco. Por ejemplo, en tabaco, un 20 % de disminución del RWC de las hojas se asoció con una baja en 40 % de la actividad de la Rubisco en plantas hídricamente estresadas (Parry *et al.*, 1993). La inhibición de esta enzima afecta la síntesis de los productos finales de la fotosíntesis, lo cual no sólo impacta el rendimiento de las vides, sino también compromete la supervivencia de estas en ambientes climáticamente exigentes (Reddy *et al.*, 2004). Es importante señalar que el alza de temperatura foliar también puede generar una importante pérdida de carbono en especies con metabolismo C3 gracias a la fotorrespiración, fenómeno en donde la Rubisco pierde afinidad por el CO<sub>2</sub> privilegiando la reacción con el oxígeno, por lo que la producción de asimilados disminuye (Hagemann y Bauwe, 2017).

## **Capítulo 2. Efectos del estrés abiótico combinado en parámetros del rendimiento y composición química de las bayas de vides de secano.**

**Rendimiento.** En relación a los componentes del rendimiento (número de racimos, número de bayas, y peso de la baya), se plantea que la magnitud del daño por el estrés abiótico dependerá del momento en que éste se presente, así como la severidad y la duración del mismo (Levin *et al.*, 2020). Por ejemplo, cuando el estrés hídrico ocurre cercano a floración, se genera una disminución del número de racimos por planta, debido a la cercanía de la inducción de la inflorescencia (Santesteban *et al.*, 2011; Williams *et al.*, 2010). Por otro lado, si el estrés hídrico ocurre previo al envero perjudicando la etapa de cuajado, las bayas por racimo son el componente más afectado (Matthews y Anderson, 1989). Una vez cuajada la baya, frente a un déficit hídrico, sumado a un estrés radiativo - térmico, el componente más afectado es el peso o masa de las bayas (Levin *et al.*, 2020). Por

ejemplo, Roby y Matthews (2008), encontraron que vides con déficit hídrico (potencial hídrico del tallo de -1,3 MPa) presentaron un menor crecimiento expansivo de las bayas durante la Etapa III de crecimiento y desarrollo del fruto, perjudicando la masa de esta (Serrano *et al.*, 2012), debido a la disminución del turgor celular que limita el crecimiento expansivo de la célula vegetal (Lozano-Juste *et al.*, 2020).

Respecto al peso o masa de las bayas, este puede ser mayormente afectado cuando el estrés hídrico ocurre entre cuajado y envero, ya que la división celular se ve perjudicada (Ojeda *et al.*, 2001). Adicionalmente cabe señalar que si el déficit hídrico se presenta acompañado de altas temperaturas (>35 °C), se perjudica aún más la división celular, ya que la temperatura óptima para el proceso va desde los 20 a 25 °C (Keller, 2020a). Existen antecedentes que indican que este parámetro es levemente menor en bayas provenientes de vides de secano, en comparación con bayas provenientes de vides de regadío (Sofo *et al.*, 2012). En este contexto Zufferey *et al.* (2017) compararon el peso de las bayas entre un viñedo de secano y de regadío, en este caso resultó que en el viñedo de secano el peso de las bayas fue un 8,3 % menor respecto a las bayas de viñedos regados, provocando así un menor peso del racimo en general. En relación a los resultados anteriores, la disminución del peso de la baya se puede asociar en viñedos de secano, a las bajas precipitaciones que pueden ocurrir en invierno, pues si las precipitaciones son bajas en esa época, el suelo tendrá una menor cantidad de agua de reserva para suministrar a la planta desde brotación hasta el fin del período de activa división celular, lo cual se hace más severo si existen altas temperaturas y radiación solar (Serrano *et al.*, 2012).

Cualquier cambio en el tamaño de la baya tiene un impacto directo en la concentración de solutos de importancia enológica, tales azúcares, ácidos orgánicos, fenoles, y compuestos aromáticos, entre otros (Chaves *et al.*, 2010).

**Sólidos solubles.** El estrés hídrico severo combinado con altas temperaturas del aire suele asociarse a elevados niveles de deshidratación del racimo, lo cual induce una maduración anticipada de las bayas, al aumentar la concentración de sólidos solubles (Gambetta *et al.*, 2020). En un estudio realizado en Esparto, California,

Calderón-Orellana *et al.* (2014) encontraron que plantas sometidas a un estrés hídrico severo tardío (potencial hídrico de la hoja de -1,4 MPa) en una zona con más de 40 días con temperaturas sobre 40 °C, exhibieron un 20 % más de bayas deshidratadas que plantas bien regadas. Bajo estas condiciones de estrés hídrico, la cosecha de la fruta comenzó antes de lo planeado, al alcanzar los 24 °Brix dos semanas antes que el resto de los tratamientos de riego. En relación a los sólidos solubles, se ha reportado en el cultivar Pinot noir, que su concentración en bayas provenientes de secano es levemente mayor (0,8 % más) en comparación a bayas provenientes de viñedos de regadío y sin estrés radiativo - térmico (Zufferey *et al.*, 2017). En este contexto, Esteban *et al.* (2002) y Gutiérrez-Gamboa *et al.* (2018b), reportaron resultados similares para los cultivares Tempranillo y Carignan, respectivamente. Junto con esto, si el estrés hídrico es lo suficientemente severo se puede generar la inhibición del crecimiento de brotes laterales, provocando una redistribución de los carbohidratos hacia las bayas (Koundouras *et al.*, 1999).

Por otro lado, no siempre el déficit hídrico provoca un aumento en la concentración de sólidos solubles, pues hay información que indica que cuando el déficit hídrico es muy severo, reduciendo la conductancia estomática de las hojas sobre un 50 %, y se presenta en el periodo de post - envero, los sólidos solubles de la baya disminuyen debido a la inhibición que genera el estrés abiótico sobre la fotosíntesis (Petrie *et al.*, 2004).

**Acidez.** La acidez total de las bayas está conformada principalmente por los ácidos orgánicos tartárico y málico (90 % del total) (Conde *et al.*, 2007). Se ha reportado una menor concentración de acidez en bayas provenientes de viñedos de secano (Esteban *et al.*, 2002). Sin embargo, la diferencia entre las concentraciones de acidez pueden ser mínimas en algunos casos. Por ejemplo, Zufferey *et al.* (2017) reportaron en vides Pinot noir, concentraciones de ácido tartárico y ácido málico de 6,3 g L<sup>-1</sup> y 3,3 g L<sup>-1</sup>, respectivamente, para el caso de las vides de secano, mientras que para los viñedos de regadío se reportaron concentraciones de 6,5 g L<sup>-1</sup> y 3,9 g L<sup>-1</sup> respectivamente.

Según la información anterior, la acidez total disminuye cuando las vides se encuentran bajo condiciones de estrés abiótico, lo cual puede ser debido a la

degradación del ácido málico en condiciones más cálidas, o con temperaturas superiores a la media (>30 o 35 °C) (Moran *et al.*, 2018).

Por otro lado, cabe señalar que los resultados varían según la severidad del estrés, pues cuando el estrés es moderado la acidez de la baya no se ve afectada, mientras que cuando el estrés es severo la acidez disminuye (Serrano *et al.*, 2012).

**Aromas.** Para la calidad enológica de los vinos son muy importantes los compuestos aromáticos, pues determinan el carácter e identidad de cada cepa (Alem *et al.*, 2018). Sus concentraciones relativas y absolutas en la maduración de la baya determinarán la calidad organoléptica del producto final (Chen *et al.*, 2018). En este contexto, Cebrián (2018) realizó un estudio en el cultivar Monastrell, donde obtuvo como resultado que las bayas provenientes de vides de secano, en comparación con las vides regadas, presentaron una mayor concentración de precursores aromáticos como: terpenos, bencenos, derivados vainílicos, fenoles volátiles, alcoholes, ácidos y decalactona. Además, en condiciones de secano se obtuvieron las bayas con la mayor concentración de ácido butírico, hexanoico y 2-etilhexanoico. Consecuentemente, se ha reportado también un aumento de compuestos aromáticos en vides de secano bajo altos niveles de temperatura y luz, específicamente se informó niveles altos de glucoconjugados de terpenilo y de norisoprenoides (Koundouras *et al.*, 1999). Sin embargo, existen otros compuestos aromáticos como metoxipirazinas que disminuyen bajo condiciones de alta luz y temperatura, ya que son degradados bajo esas condiciones (Hashizume y Samuta, 1999).

Respecto al déficit hídrico, se ha analizado que para los compuestos aromáticos es más determinante la fecha de cosecha de la fruta que el déficit hídrico (Talaverano *et al.*, 2017).

**Fenoles.** Los fenoles son compuestos de gran importancia enológica, ya que entregan consistencia y color al vino, pudiendo también ser precursores aromáticos (Friedel *et al.*, 2016). La composición fenólica de la uva puede ser afectada por la luz, temperatura, estado hídrico de las plantas, niveles de CO<sub>2</sub>, entre otros factores (Gutiérrez-Gamboa *et al.*, 2018a), pues estas sustancias cumplen un importante rol de protección frente a condiciones estresantes del medio ambiente.

En un estudio, se sometieron vides del cv. Tempranillo en condiciones de secano y bajo riego a altos niveles de temperatura (4 °C superior a la temperatura ambiente) y CO<sub>2</sub> (700 μmol mol<sup>-1</sup>) entre la etapa de cuajado y madurez del fruto (Kizildeniz *et al.*, 2015). Los resultados indicaron que la concentración de antocianinas, compuestos fenólicos que dan color a las pieles y vinos, fue un 35,5 % menor en vides de secano que en aquellas bajo riego. Por el contrario, Garrido *et al.* (2016), encontraron un 5,1 % más de fenoles en bayas provenientes de vides estresadas hídricamente durante toda la temporada (sin riego). En general, las mayores concentraciones de fenoles en plantas sin riego se han atribuido a dos factores principalmente: 1) un aumento de la relación piel - pulpa, como resultado de un menor crecimiento del mesocarpio y 2) al efecto del estrés abiótico sobre el aumento en la síntesis de ABA y el consecuente incremento en compuestos fenólicos con propiedades antioxidantes (Kennedy *et al.*, 2002). Respecto a los taninos, se ha reportado que las bayas provenientes de viñedos que se encuentran bajo condiciones muy cálidas (Sur de California y Washington), presentan una concentración de taninos hasta diez veces mayor en comparación con las bayas provenientes de viñedos ubicados en zonas más frescas (Alsacia, Francia), lo cual puede perjudicar la calidad del vino, pues estos tienden a ser más ásperos y acerbos (Herrick y Nagel, 1985), debido a un bajo grado de polimerización.

Como se mencionaba anteriormente, la síntesis de fenoles está también relacionada con la producción de ABA. Pues existen antecedentes que indican que el ABA estimula genes de la ruta de los fenilpropanoides, promoviendo la síntesis de antocianinas principalmente. Además, el ABA también induce la síntesis de algunos fenoles utilizando la fenilalanina como intermediaria en la ruta del ácido shikímico (Yahia *et al.*, 2019).

## **CONCLUSIONES**

1.- El estrés abiótico combinado, en general, modifica la fisiología de las vides, efecto provocado principalmente por el estrés hídrico, el cual se hace más severo si está acompañado de altas temperaturas del aire y altos niveles de radiación solar. Estos cambios fisiológicos ocurren en forma gradual, lo cual depende de la variedad,

momento, severidad y duración del estrés.

2.- La producción de las vides de secano disminuye cuando estas se encuentran bajo condiciones de estrés abiótico, ya sea por la disminución de la actividad fotosintética o por el efecto negativo que existe sobre procesos de división y expansión celular en la formación de la baya.

3.- Respecto a la composición química de la baya, el efecto del estrés abiótico varía según la etapa de crecimiento de ésta, y la severidad y duración del estrés. En este caso, según la literatura revisada, existen algunos compuestos que se ven favorecidos y otros afectados de forma negativa.

4.- En relación con las vides de secano, éstas al estar normalmente bajo una condición de déficit hídrico, pueden tener una mayor capacidad de soportar los efectos negativos del estrés abiótico combinado, en comparación con vides que están bajo riego. Sin embargo, existe limitada información en donde se comparen ambas condiciones, ya que en la mayor parte de los estudios solo se estresaban las vides por algunos periodos de tiempo.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Adetunji, C.O., S. Palai, C.P. Ekwuabu, C. Egbuna, J.B. Adetunji, C.B. Ehis-Eriakha, S.S. Kesh and A.G. Mtewa. 2020. General principle of primary and secondary plant metabolites: Biogenesis, metabolism, and extraction. pp: 3-23. In: C. Egbuna, A.P. Mishra and M.R. Goyal (Eds.). Preparation of phytopharmaceuticals for the management of disorders. Elsevier Science. London, UK.
2. Alem, H., P. Rigou, R. Schneider, H. Ojeda and L. Terregrosa. 2018. Impact of agronomic practices on grape aroma composition: a review. J. Sci. Food Agric. 99(3): 975-985.
3. Antolín, M.C., H. Baigorri, I. De Luis, F. Aguirrezábal, L. Geny, M. Broquedis and M. Sánchez-Díaz. 2003. ABA during reproductive development in non-irrigated grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. Tempranillo). Aust. J. Grape Wine Res. 9(3): 169-176.
4. Bernardo, S., L.-T. Dinis, N. Machado and J. Moutinho-Pereira. 2018. Grapevine abiotic stress assessment and search for sustainable adaptation strategies in Mediterranean-like climates. Agron. Sustain. Develop. 38(66): 1-20.

5. Bonada, M., D.W. Jeffery, P.R. Petrie, M.A. Moran and V.O. Sadras. 2015. Impact of elevated temperature and water deficit on the chemical and sensory profiles of Barossa Shiraz grapes and wines. *Aust. J. Grape Wine Res.* 21(2): 240-253.
6. Calderón-Orellana, A., L. Mercenaro, K.A. Shackel, N. Willits and M.A. Matthews. 2014. Responses of fruit uniformity to deficit irrigation and cluster thinning in commercial winegrape production. *Am. J. Enol. Vitic.* 65(3): 354-362.
7. Cebrián, D.S. 2018. Estrategias para la mejora de la composición aromática de uvas Monastrell en función de las características del agua de riego. Trabajo final de grado. Universidad Politécnica de Valencia, Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agroalimentaria y del Medio Rural. Valencia, España.
8. Chaves, M.M., O. Zarrouk, R. Francisco, J.M. Costa, T. Santos, A.P. Regalado, M.L. Rodrigues and C.M. Lopes. 2010. Grapevine under deficit irrigation: Hints from physiological and molecular data. *Ann. Bot.* 105(5): 661-676.
9. Chen, W.-K., Y. Wang, X.-T. Gao, X.-H. Yang, F. He, C.-Q. Duan and J. Wang. 2018. Flavonoid and aromatic profiles of two *Vitis vinifera* L. teinturier grape cultivars. *Aust. J. Grape Wine Res.* 24(3): 379-389.
10. Conde, C., P. Silva, N. Fontes, A.C.P. Dias, R.M. Tavares, M.J. Sousa, A. Agasse, S. Delrot and H. Gerós. 2007. Biochemical changes throughout grape berry development and fruit and wine quality. *Food* 1(1): 1-22.
11. Costa, J.M., M.F. Ortuño, C.M. Lopes and M.M. Chaves. 2012. Grapevine varieties exhibiting differences in stomatal response to water deficit. *Funct. Plant Biol.* 39(3): 179-189.
12. Coupel-Ledru, A., S.D. Tyerman, D. Masclef, E. Lebon, A. Christophe, E.J. Edwards and T. Simonneau. 2017. Abscisic acid down-regulates hydraulic conductance of grapevine leaves in isohydric genotypes only. *Plant Physiol.* 175(3): 1121-1134.
13. Cramer, G.R. 2010. Abiotic stress and plant responses from the whole vine to the genes. *Aust. J. Grape Wine Res.* 16: 86-93.
14. Díaz, I. y G. Gutiérrez. G. 2020. El agroecosistema del secano interior. Boletín N°418. INIA Raihuén. Villa Alegre, Chile.
15. Dunn, M.R., J.A. Lindesay and M. Howden. 2015. Spatial and temporal scales of future climate information for climate change adaptation in viticulture: a



case study of User needs in the Australian winegrape sector. *Aust. J. Grape Wine Res.* 21(2): 226-239.

16. Erb, M. and D.J. Kliebenstein. 2020. Plant secondary metabolites as defenses, regulators, and primary metabolites: The blurred functional trichotomy. *Plant Physiol.* 184(1): 39-52.
17. Esteban, M.A., M.J. Villanueva and J.R. Lissarrague. 2002. Relationships between different berry components in Tempranillo (*Vitis vinifera* L.) grapes from irrigated and non-irrigated vines during ripening. *J. Sci. Food. Agric.* 82(10): 1136-1146.
18. Fernandes de Oliveira, A. and G. Nieddu. 2015. Vine growth and physiological performance of two red grape cultivars under natural and reduced UV solar radiation. *Aust. J. Grape Wine Res.* 22(1): 105-114.
19. Ferrandino, A. and C. Lovisolo. 2014. Abiotic stress effects on grapevine (*Vitis vinifera* L.): Focus on abscisic acid-mediated consequences on secondary metabolism and Berry quality. *Environ. Exp. Bot.* 103: 138-147.
20. Friedel, M., J. Frotscher, M. Nitsch, M. Hofmann, J. Bogs, M. Stoll and H. Dietrich. 2016. Light promotes expression of monoterpene and flavonol metabolic genes and enhances flavour of winegrape berries (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling). *Aust. J. Grape Wine Res.* 22(3): 409-421.
21. Galat G.E., V.O. Sadras, M. Keller and J. Perez. 2019. Interactive effects of high temperature and water deficit on Malbec grapevines. *Aust. J. Grape Wine Res.* 25(3): 345-356.
22. Gambetta, G.A., J.C Herrera, S. Dayer, Q. Feng, U. Hochberg and S.D. Castellarin. 2020. The physiology of drought stress in grapevine: towards an integrative definition of drought tolerance. *J. Exp. Bot.* 71(16): 4658-4676.
23. Garrido, I., D. Uriarte, M. Hernández, J.L. Llerena, M.E. Valdés and F. Espinosa. 2016. The evolution of total phenolic compounds and antioxidant activities during ripening of grapes (*Vitis vinifera* L., cv. Tempranillo) grown in semiarid region: Effects of cluster thinning and water deficit. *Int. J. Mol. Sci.* 17(11). doi: 10.3390/ijms17111923 [en línea].
24. Gerzon, E., I. Biton, Y. Yaniv, H. Zemach, Y. Netzer, A. Schwartz, A. Fait and G. Ben-Ari. 2015. Grapevine anatomy as a possible determinant of isohydric or anisohydric behavior. *Am. J. Enol. Vitic.* 66(3): 340-347.

25. Greenspan, M.D., H.R. Schultz and M.A. Matthews. 1996. Field evaluation of water transport in grape berries during water deficits. *Physiol. Plant.* 97: 55-62.
26. Gutiérrez-Gamboa, G., N. Verdugo-Vásquez, M. Carrasco-Quiroz, T. Garde-Cerdán, A.M. Martínez-Gil and Y. Moreno-Simunovic. 2018a. Carignan phenolic composition in wines from ten sites of the Maule Valley (Chile): Location and rootstock implications. *Sci. Hortic.* 234: 63-73.
27. Gutiérrez-Gamboa, G., M. Carrasco-Quiroz, A.M. Martínez-Gil, E.P. Pérez-Álvarez, T. Garde-Cerdán and Y. Moreno-Simunovic. 2018b. Grape and wine amino acid composition from Carignan noir grapevines growing under rainfed conditions in the Maule Valley, Chile: Effects of location and rootstock. *Food Res. Int.* 105: 344-352.
28. Hagemann, M. and H. Bauwe. 2017. Photorespiration. pp: 86-89. In: B. Thomas, B.G. Murray and D.J. Murphy (Eds.). *Encyclopedia of applied plant sciences.* (2nd. ed.). Academic Press. Oxford, UK.
29. Hasanuzzaman, M., K. Nahar, S.S. Gill and M. Fujita. 2014. Drought stress responses in plants, oxidative stress, and antioxidant defense. pp: 209-249. In: N. Tujeda. and S.S. Gill (Eds.). *Climate change and plant abiotic stress tolerance.* Wiley-VCH. Weinheim, Germany.
30. Hashizume, K. and T. Samuta. 1999. Grape maturity and light exposure affect berry methoxypyrazine concentration. *Am. J. Enol. Vitic.* 50(2): 194-198.
31. Hernández-Montes, E., J.M. Escalona, M. Tomás and H. Medrano. 2017. Influence of water availability and grapevine phenological stage of the spatial variation in soil respiration. *Aust. J. Grape Wine Res.* 23(2): 273-279.
32. Herrick, I.W. and C.W. Nagel. 1985. The caffeoyl tartrate content of white Riesling wines from California, Washington, and Alsace. *Am. J. Enol. Vitic.* 36(1): 95-97.
33. Jones, G.V., M.A. White, O.R. Cooper and K. Storchmann. 2005. Climate change and global wine quality. *Clim. Change* 73(3): 319–343.
34. Keller, M. 2020a. Developmental physiology. pp: 199-277. In: *The science of grapevines.* (3rd. ed.). Academic Press. London, UK.
35. Keller, M. 2020b. Environmental constraints and stress physiology. pp: 279-356. In: *The science of grapevines.* (3rd. ed.). Academic Press. London, UK.

36. Kennedy, J.A., M.A. Matthews and A.L. Waterhouse. 2002. Effect of maturity and vine water status on grape skin and wine flavonoids. *Am. J. Enol. Vitic.* 53(4): 268-274.
37. Kizildeniz, T., I. Mekni, H. Santesteban, I. Pascual, F. Morales and J.J. Irigoyen. 2015. Effects of climate change including elevated CO<sub>2</sub> concentration, temperature and water deficit on growth, water status, and yield quality on grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars. *Agric. Water Manag.* 159: 155-164.
38. Koundouras, S., C. van Leeuwen, G. Seguin and Y. Glories. 1999. Influence of water status on vine vegetative growth, berry ripening and wine characteristics in Mediterranean zone (example of Nemea, Greece, variety Saint-Georges, 1997). *J. Int. Sci. Vigne Vin.* 33(4): 149–160.
39. Levin, A.D., M.A. Matthews and L.E. Williams. 2020. Impact of preveraison water deficits on the yield components of 15 winegrape cultivars. *Am. J. Enol. Vitic.* 71(3): 208-221.
40. Lovisolo, C., I. Perrone, A. Carra, A. Ferrandino, J. Flexas, H. Medrano and A. Schubert. 2010. Drought-induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs and in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole-plant level: a physiological and molecular update. *Funct. Plant. Biol.* 37(2): 98-116.
41. Lozano-Juste, J., A.F. Alrefaei and P.L. Rodriguez. 2020. Plant osmotic stress signaling: MAPKKs meet SnRK2s. *Trends Plant Sci.* 25(12): 1179-1182.
42. Matthews, M.A. and M.M. Anderson. 1989. Reproductive development in grape (*Vitis vinifera* L.): Responses to seasonal water deficits. *Am. J. Enol. Vitic.* 40: 52-60.
43. McElrone, A.J., W.T. Pockman, J. Martínez-Vilalta and R.B. Jackson. 2004. Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. *New Phytol.* 163: 507-517.
44. Moran, M., P. Petrie and V. Sadras. 2018. Late pruning and elevated temperature impact on phenology, yield components and berry traits Shiraz. *Am. J. Enol. Vitic.* 70(1): 1-25.
45. Mostofa, M.G., W. Li, K.H. Nguyen, M. Fujita and L.-S.P. Tran. 2018. Strigolactones in plant adaptation to abiotic stresses: An emerging avenue of plant research. *Plant Cell Environ.* 41(10): 2227-2243.

46. Ojeda, H., A. Deloire and A. Carbonneau. 2001. Influence of water deficits on berry growth. *Vitis* 40(3):141-145.
47. Ollé, D., J.L. Guiraud, J.M. Souquet, N. Terrier, A. Ageorges, V. Cheynier and C. Verries. 2011. Effect of pre-and post-veraison water deficit on proanthocyanidic and anthocyanin accumulation during Shiraz berry development. *Aust. J. Grape Wine Res.* 17(1): 90-100.
48. Padgett-Johnson, M., L.E. Williams and M.A. Walker. 2003. Vine water relations, gas exchange, and vegetative growth of seventeen *Vitis* species grown under irrigated and nonirrigated conditions in California. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 128(2): 269-276.
49. Pallioti, A., O. Silvestroni and D. Petoumenou. 2009. Photosynthetic and photoinhibition behavior of two field-grown grapevine cultivars under multiple summer stresses. *Am. J. Enol. Vitic.* 60(2): 189-198.
50. Pallioti, A., S. Tombesi, T. Frioni, O. Silvestroni, V. Lanari, C. D'Onofrio, F. Matarese, A. Bellincontro and S. Poni. 2015. Physiological parameters and protective energy dissipation mechanisms expressed in the leaves of two *Vitis vinifera* L. genotypes under multiple summer stresses. *J. Plant Physiol.* 185: 84-92.
51. Pallioti, A. and S. Poni. 2016. Grapevine under light and heat stresses. pp: 148-178. In: H. Gerós, M. Chaves, H. Medrano and S. Delrot (Eds.). *Grapevine in a changing environment: A molecular and ecophysiological perspective*. John Wiley & Sons. Chichester, UK.
52. Parry, M.A.J., E. Delgado, J. Vadell, A.J. Keys, D.W. Lawlor and H. Medrano. 1993. Water stress and the diurnal activity of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase in field grown *Nicotiana tabacum* genotypes selected for survival at low CO<sub>2</sub> concentrations. *Plant Physiol. Biochem.* 31(1): 113-120.
53. Pawlowicz, I. and K. Masajada. 2019. Aquaporins as a link between water relations and photosynthetic pathway in abiotic stress tolerance in plants. *Gene* 687: 166-172.
54. Perrone, I., G. Gambino, W. Chitarra, M. Vitali, C. Pagliarani, N. Riccomagno, R. Balestrini, R. Kaldenhoff, N. Uehlein, I. Gribaudo, A. Schubert and C. Lovisolò. 2012. The grapevine root-specific aquaporin VvPIP2;4N controls root hydraulic conductance and leaf gas exchange under well-watered conditions but not under water stress. *Plant Physiol.* 160(2): 965-977.

55. Petrie, P.R., N.M. Cooley and P.R. Clingeleffer. 2004. The effect of post-veraison water deficit on yield components and maturation of irrigated Shiraz (*Vitis vinifera* L.) in the current and following season. *Aust. J. Grape Wine Res.* 10(3): 203-215.
56. Ramos, M.C., E.P. Pérez-Álvarez, F. Peregrina and F. Martínez de Toda. 2020. Relationships between grape composition of Tempranillo variety and available soil water and water stress under different weather conditions. *Sci. Hortic.* 262. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.109063> [en línea].
57. Reddy, A.R., K.V. Chaitanya and M. Vivekanandan. 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J. Plant Physiol.* 161(11): 1189-1202.
58. Restrepo-Diaz, H. and A.D. Sánchez-Reinoso. 2020. Ecophysiology of fruit crops: A glance at its impact on fruit crop productivity. pp: 59-66. In: A.K. Srivastava and C. Hu (Eds.). *Fruit crops: Diagnosis and management of nutrient constraints*. Elsevier. Amsterdam, The Netherlands.
59. Roby, G. and M.A. Matthews. 2008. Relative proportions of seed, skin and flesh, in ripe berries from Cabernet sauvignon grapevines grown in a vineyard either well irrigated or under water deficit. *Aust. J. Grape Wine Res.* 10(1): 74-82.
60. Sadras, V.O., A. Montoro, M.A. Moran and P.J. Aphalo. 2012. Elevated temperatura altered the reaction norms of stomatal conductance in field-grown grapevine. *Agric. For. Meteorol.* 165: 35-42.
61. Safriel, U.N. 2009. Status of desertification in the Mediterranean region. pp: 33-73. In: J.L. Rubio, U. Safriel, R. Daussa, W. Blum and F. Pedrazzini (Eds.). *Water scarcity, land degradation and desertification in the Mediterranean region*. Springer Science and Business Media B.V. Dordrecht, The Netherlands.
62. Santesteban, L.G., C. Miranda and J.B. Royo. 2011. Thinning intensity and water regime affect the impact cluster thinning has on grape quality. *Vitis* 50(4): 159-165.
63. Serrano, L., C. González-Flor and G. Gorchs. 2012. Assessment of grape yield and composition using the reflectance based water index in Mediterranean rainfed vineyards. *Remote Sens. Environ.* 118: 249-258.
64. Shellie, K.C. and B.A. King. 2013. Kaolin particle film and water deficit influence red winegrape color under high solar radiation in an arid climate. *Am. J. Enol. Vitic.* 64(2): 214-222.

65. Shellie, K.C. 2019. Comparison of sustained deficit and pre- and postveraison regulated deficit irrigation on Malbec and Syrah grapevines. *Am. J. Enol. Vitic.* 70(4): 382-389.
66. Sofo, A., V. Nuzzo, G. Tataranni, M. Manfra, M. De Nisco and A. Scopa. 2012. Berry morphology and composition in irrigated and non-irrigated grapevine (*Vitis vinifera* L.). *J. Plant Physiol.* 169(11): 1023-1031.
67. Talaverano, I., C. Ubeda, A. Cáceres-Mella, M.E. Valdés, C. Pastenes and A. Peña-Neira. 2017. Water stress and ripeness effects on the volatile composition of Cabernet Sauvignon wines. *J. Sci. Food Agric.* 98(3): 1140-1152.
68. Tondreau, N. 2018. Simulaciones climáticas regionales y marco de evaluación de la vulnerabilidad. Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia. Santiago, Chile.
69. Trivedi, D.K., S.S. Gill and N. Tujeda. 2016. Abscisid acid (ABA): Biosynthesis, regulation, and role in abiotic stress tolerance. pp: 311-322. In: N. Tujeda. and S.S. Gill (Eds.). *Abiotic stress response in plants*. Wiley-VCH. Weinheim, Germany.
70. Vandeleur, R.K., G. Mayo, M.C. Sheldon, M. Gilliam, B.N. Kaiser and S.D. Tyerman. 2009. The role of plasma membrane intrinsic protein aquaporins in water transport through roots: diurnal and drought stress responses reveal different strategies between isohydric and anisohydric cultivars of grapevine. *Plant Physiol.* 149(1): 445-460.
71. Webb, L., A. Watt, T. Hill, J. Whiting, F. Wigg, G. Dunn, S. Needs and S. Barlow. 2009. Extreme heat: managing grapevine response. Documenting regional and inter-regional variation of viticultural impact and management input relating to the 2009 heatwave in South-Eastern Australia [en línea]. ResearchGate, Germany. <[https://www.researchgate.net/publication/276936661\\_Extreme\\_heat\\_managing\\_grapevine\\_response\\_based\\_on\\_vineyard\\_observations\\_from\\_the\\_2009\\_heatwave\\_across\\_south-eastern\\_Australia](https://www.researchgate.net/publication/276936661_Extreme_heat_managing_grapevine_response_based_on_vineyard_observations_from_the_2009_heatwave_across_south-eastern_Australia)>. [Consulta: 10 abril 2020].
72. Williams, L.E. and P. Baeza. 2007. Relationships among ambient temperature and vapor pressure deficit and leaf and stem water potentials of fully irrigated, field-grown grapevines. *Am. J. Enol. Vitic.* 58(2): 173-181.
73. Williams, L.E., D.W. Grimes and C.J. Phene. 2010. The effects of applied water at various fractions of measured evapotranspiration on reproductive growth

and water productivity of Thompson seedless grapevines. *Irrig. Sci.* 28(3): 233-243.

74. Xiao, Z., S. Liao, S.Y. Rogiers, V.O. Sadras and S.D. Tyerman. 2018. Effect of water stress and elevated temperature on hipoxia and cell death in the mesocarp of Shiraz berries. *Aust. J. Grape Wine Res.* 24(4): 487-497.
75. Yahia, E.M., A. Gardea-Béjar, J.J. Ornelas-Paz, I.O. Maya-Meraz, M.J. Rodríguez-Roque, C. Rios-Velasco, J. Ornelas-Paz and M.A. Salas-Marina. 2019. Preharvest factors affecting postharvest quality. pp: 99-128. In: E.M. Yahia (Ed.). *Postharvest technology of perishable horticultural commodities*. Elsevier. Duxford, UK.
76. Zufferey, V., J.-L. Spring, T. Verdenal, A. Dienes, S. Belcher, F. Lorenzini, C. Koestel, J. Rösti, K. Gindro, J. Spangenberg and O. Viret. 2017. The influence of water stress on plant hydraulics, gas exchange, berry composition and quality of Pinot noir wines in Switzerland. *Vine Wine* 51(1): 37-57.