

# EVITACIÓN DEL ESTRÉS EN LA VID: ESTRATEGIAS VARIETALES FRENTE AL DÉFICIT HÍDRICO

Vila, H.<sup>1\*</sup>, J. Perez Peña<sup>1</sup>, J. B. Cavagnaro<sup>2</sup>

1 INTA EEA Mendoza

2 Cátedra de Fisiología. Facultad de Ciencias Agrarias - U.N. Cuyo

\* [hervila@mendoza.inta.gov.ar](mailto:hervila@mendoza.inta.gov.ar)

## RESUMEN

Las plantas de vid se protegen del déficit hídrico mediante un conjunto de mecanismos evitadores que preservan la turgencia y el contenido hídrico de las células. Entre los mecanismos directos se encuentran los ajustes estomático, osmótico, de conductancia hidráulica y de elasticidad del tejido. Entre los indirectos la disminución del área foliar. Con el objeto de comprender la interacción entre los mecanismos evitadores y las distintas estrategias varietales frente al déficit hídrico, se estudió el comportamiento de 5 cv (Grenache, Cereza, Malbec, Chardonnay y Syrah) en un entorno de humedades edáficas variables. Se instaló un experimento con plantas creciendo en macetas tubulares (1m de altura y 0,2 m Ø) con 6 niveles de humedad edáfica (0.35, 0.33, 0.27, 0.21, 0.16 and 0.11). Las plantas se mantuvieron 3 meses en invernáculo (temperatura diurna media 30° C; PFD 1 200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; vpd 1.7 kPa). Se midió: transpiración, conductancia estomática (con IRGA); potencial hídrico foliar, conductancia hidráulica de la planta; potenciales osmótico y de turgencia, contenido relativo de agua simplástica, módulo global de elasticidad (con curva de presión-volumen); y área foliar. Las variedades más evitadoras, Grenache y Cereza, bajo déficit hídrico tuvieron o alta conductancia hidráulica, o baja diferencia entre las conductancias estomática e hidráulica o bajos potencial osmótico y elasticidad, combinando muchas veces estos mecanismos. Grenache, reportada como cuasi-isohídrica, resultó la más resistente, conservando más altos su turgencia y agua simplástica, lo que se tradujo en mayor área foliar y producción de biomasa. Malbec y Syrah tuvieron menos capacidad de evitación, y específicamente Syrah, reportada como anisohídrica, tuvo los menores niveles de turgencia, agua simplástica y biomasa, bajo déficit hídrico. Chardonnay resultó intermedia entre las muy y las poco evitadoras. Grenache consumió un 54% más de agua, en promedio, que Syrah. Considerando todas las variedades, la superficie foliar fue máxima por encima del 92% de agua edáfica transpirable (FAET), mientras que la relación biomasa radical/biomasa aérea fue máxima entre el 70 y el 92% de FAET.

## INTRODUCCIÓN

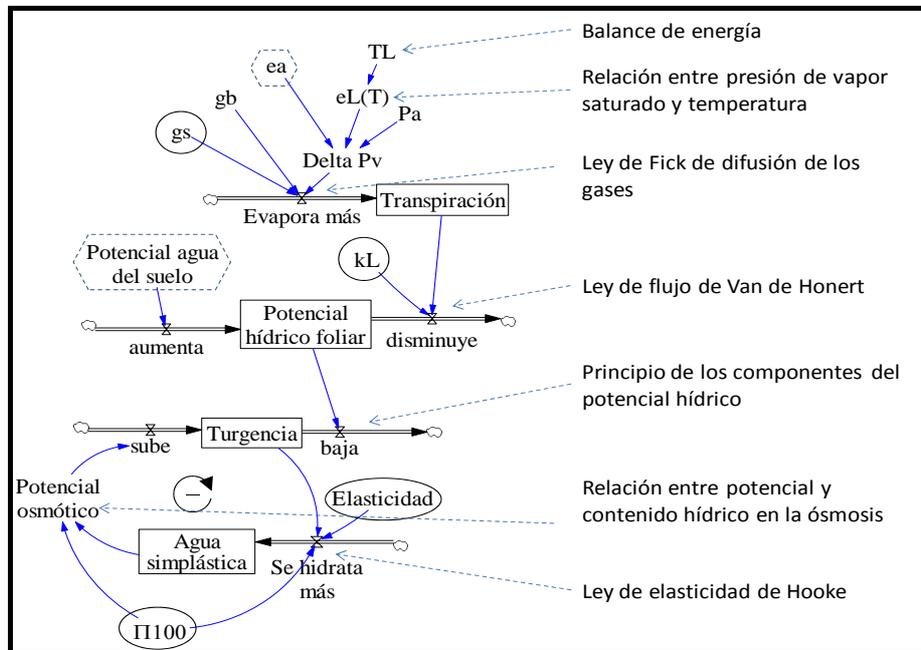
La vid, como otras plantas, se protege del déficit hídrico mediante un conjunto de mecanismos evitadores que preservan la turgencia y el contenido hídrico de las células (Levitt, 1972). Entre los mecanismos directos se encuentran los ajustes estomático, osmótico, de conductancia hidráulica y de elasticidad del tejido (Chaves, *et al.*, 2003). Con el objeto de comprender cómo interactúan los mecanismos evitadores, según las distintas estrategias varietales, frente al déficit hídrico, se ideó un modelo del funcionamiento del sistema de regulación hídrica de la planta de vid. Este modelo fue luego contrastado con datos experimentales que surgieron de un ensayo de niveles de déficit hídrico en cinco variedades de vid, Grenache, Cereza, Chardonnay, Malbec y Syrah. El objetivo fue explicar las estrategias que siguen las variedades más resistentes al estrés hídrico y conocer como se relaciona esta resistencia con la capacidad para producir área foliar o biomasa.

### **Desarrollo de un modelo que explica la regulación hídrica foliar:**

En las plantas los flujos de agua, del suelo a la atmósfera y del suelo al simplasto foliar, son pasivos y pueden. El agua se mueve, siguiendo un gradiente energético, del suelo a la atmósfera (por evaporación y coheso-tensión); y del simplasto al apoplasto foliar (por ósmosis). La demanda de agua está determinada por la diferencia de densidades de vapor entre el espacio intercelular del mesófilo foliar y la atmósfera. Mientras la oferta de agua está determinada por el potencial hídrico del suelo. El agua que entra en las células (simplasto) produce turgencia, debido a la elasticidad de la pared celular. Todos los flujos de agua en la planta están interconectados. En cada tramo de éste sistema, dado que los movimientos son pasivos, existe una ley física que explica el flujo y las relaciones energéticas que se establecen. En estas leyes, los mecanismos evitadores del estrés hídrico como, conductancia hidráulica ( $k_L$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ), potencial osmótico ( $\psi_S$ ) y módulo de elasticidad del tejido ( $\epsilon$ ), intervienen regulando los flujos de agua. Dados los aspectos de interconexión y flujo pasivo regulado, se postuló que en plantas como la vid, existe un sistema, que regula la hidratación y la turgencia, controlado por los mecanismos bióticos, evitadores del estrés. El funcionamiento del sistema implica que, en cualquier momento dado, el contenido de agua simplástica (RSWC) y el potencial de turgencia foliar ( $\psi_P$ ) están determinados por la demanda y oferta ambientales de agua (*i.e.*,  $\psi_{Soil}$ ,  $e_a$  y  $T_L$ ); y por la interacción entre los mecanismos evitadores del estrés hídrico (*i.e.*,  $g_s$ ,  $k_L$ ,  $\psi_S$ ,  $\epsilon$ ). Este sistema se estructura de manera que los factores ambientales y bióticos determinan de forma sucesiva, los niveles de transpiración, potencial hídrico foliar, turgencia foliar y agua simplástica foliar. En esta sucesión cada nivel inferior depende de los niveles superiores. Pero, los niveles superiores son hidráulicamente independientes de los inferiores (Figura 1).

El sistema de regulación hidráulica de la planta es factible de ser formalizado, como una extensión del modelo hidráulico en las plantas, análogo a la ley de Ohm, propuesto por Van de Honert (1948). Esto se hace combinando las leyes y principios físicos (Figura 1) que actúan para determinar RSWC y la  $\psi_P$  foliar. Los mecanismos de evitación que intervienen en el modelo están regulados bióticamente. Por ejemplo, la  $g_s$  está regulada por la luz, por hormonas como el ABA y por la turgencia de las células epiteliales adyacentes al estoma. Lo mismo ocurre con la  $k_L$  en donde intervienen regulaciones bióticas (enzimáticas y hormonales), de corto plazo, sobre la actividad de los canales de agua; y de largo plazo, sobre

la arquitectura del xilema. La elasticidad del tejido foliar está regulada a largo plazo mediante los distintos estados por los que va pasando la pared celular durante su ontogenia, relacionados con la síntesis de componentes de la pared y con su entramado. El potencial osmótico está regulado, en el corto y mediano plazo, por la síntesis y locación de solutos compatibles en el citoplasma y la vacuola celulares.



(◇): variables ambientales, ○: mecanismos de evitación, □: variables de estado). A la izquierda se indican las leyes y principios físicos que rigen el sistema en cada punto (TL: temperatura de la hoja; eL(T): presión de vapor en el interior de la hoja; ea: presión de vapor en la atmósfera; Pa: presión atmosférica; Delta Pv: diferencia de densidades de vapor entre la hoja y la atmósfera; gb: conductancia de la capa límite; gs: conductancia estomática; kL: conductancia hidráulica de la planta;  $\Pi_{100}$ : potencial osmótico a turgencia máxima).

**Figura 1: Estructura del sistema de regulación hídrica en las plantas**

Modelizando el funcionamiento del sistema de regulación hídrica foliar, se pudieron establecer las condiciones necesarias para mantener altos contenido de RSWC y  $\psi_p$ . Estas fueron, una  $k_L$  alta, una diferencia entre  $g_s$  y  $k_L$  baja, tejido foliar rígido (*i.e.*,  $\epsilon$  alto) y bajo potencial osmótico (*i.e.*, potencial osmótico a turgencia máxima  $-\Pi_{100}$  bajo). Una elevada hidratación foliar, no se asociaba necesariamente con bajos  $g_s$ , sino con la capacidad de  $g_s$  acoplarse con  $k_L$ . El acople se pudo estimar por la variable  $\Delta k = g_s - (20 \cdot k_L)$ . Por otro lado, se pudo determinar que, sin importar cómo funcionaran los mecanismos evitadores, el déficit hídrico siempre provocaba una caída proporcionalmente más importante de turgencia, que de contenido de agua simplástica. En la medida que el modelo se ajuste a la realidad, esto podría avalar que el déficit hídrico afecte más el crecimiento (asociado a la turgencia), que el metabolismo (asociado al contenido hídrico del citoplasma). Por último el modelo definió que iguales niveles de hidratación foliar pueden conseguirse con distintas situaciones ambientales, siempre que los mecanismos evitadores actúen de manera adecuada. Así, altos niveles de agua simplástica pueden darse con estomas abiertos, sin déficit hídrico; ó con estomas cerrados, bajo déficit hídrico. Si bien la hidratación sería similar en ambas situaciones, preservando la función metabólica, en el caso cuando los estomas están cerrados, se produce una limitación de la fotosíntesis, por el bloqueo del ingreso de  $\text{CO}_2$ .

El posible determinismo genético de  $k_L$ ,  $\Delta k$ ,  $\Pi_{100}$  y  $\varepsilon$ , dada la relevancia de estas variables en la evitación del estrés, podría explicar la resistencia diferencial a déficit hídrico, observable en variedades de vid.

El efecto más conocido del déficit hídrico sobre las plantas es la disminución del crecimiento, lo que implica una reducción del área foliar. El área foliar es una variable que se integra por dos componentes, uno, la superficie celular; otro, la cantidad de células. Teniendo en cuenta que el desarrollo de ambos componentes depende en parte del RSWC o de la  $\psi_P$  foliar, es de esperar que una disminución de estos valores bajo déficit hídrico, provoque la reducción del área foliar. Una menor área foliar implica un más bajo consumo de agua por la planta (las hojas son los órganos transpiradores por excelencia), por lo que se considera a ésta reducción como un mecanismo evitador indirecto.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se llevó a cabo un ensayo con cinco variedades de vid, bajo distintos niveles de humedad edáfica ( $H_{g/g}$ ). Plantas sin injertar de dos meses de edad, con un solo brote y con tres hojas fueron plantadas en macetas cilíndricas  $60 \text{ dm}^3$ , de color blanco (1 m de largo), con suelo franco arenoso. Las plantas se cultivaron durante tres meses en un invernadero (temperatura promedio a mediodía  $30^\circ \text{ C}$ ; densidad de flujo fotónico -PPFD-  $1\ 200 \text{ mmol}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; humedad relativa diurna promedio 60%). Ese tiempo fue suficiente para desarrollar un solo brote, con un promedio de 21 hojas, en las plantas con riego no deficitario. La curva de retención hídrica del suelo fue determinada mediante olla y cámara de presión y se ajustó a la ecuación  $H_{g/g} = [1/(-159.9 * \Psi_{s\text{ol}} + 3.045)] + 0.08309$  ( $R^2$  97%). La capacidad de campo (CC) del suelo fue de 0,35. Se estableció un experimento completamente al azar con arreglo factorial y dos repeticiones; los factores fueron: las variedades de uva (Chardonnay, Syrah, Malbec, Cereza y Grenache) y los niveles de  $H_{g/g}$  (0,35, 0,33, 0,27, 0,21, 0,16 y 0,11). Al principio todas las macetas se regaron a CC. Las plantas se utilizaron para agotar el agua del suelo por transpiración, hasta que se alcanzó cada nivel planeado de  $H_{g/g}$ . La evaporación del suelo se evitó mediante una barrera de vapor de perlita (2 cm de espesor). La transpiración de las plantas fue registrada cada dos días por pesando las macetas. Después de que se alcanzó cada nivel de  $H_{g/g}$  según el tratamiento, se repuso el agua consumida por cada maceta cada dos días. Al final de este período, se realizaron medidas no destructivas de transpiración (E) y área foliar (LA), y se extrajeron cuatro hojas adultas completamente expandidas de cada maceta a fin de medir  $\psi_L$  a mediodía y a preamanecer, contenido relativo de agua (RWC) y parámetros de la curva de presión-volumen (P-V).  $\psi_{\text{suelo}}$  fue estimada para cada  $H_{g/g}$  por la curva de retención hídrica del suelo.  $\psi_L$  se midió con una cámara de presión de Scholander (Biocontrol, Buenos Aires, Argentina). La fotosíntesis neta (A), la E, la PFD, la  $g_s$ , la presión de vapor de la atmósfera ( $e_a$ ), la presión atmosférica ( $P_a$ ) y la temperatura de la hoja  $T_L$  se midieron a mediodía con un medidor de gases IRGA portátil CYRAS-2 (PP Systems International, Inc., Ma, EE.UU.). Para la estimación de RWC, las hojas se desprendieron a mediodía, se pesaron de inmediato, y luego de mantenerlas durante una noche en agua destilada, para hidratarlas, se volvieron a pesar el día siguiente. RWC se expresó como la fracción del peso fresco con respecto al peso total hidratado. Los parámetros de la curva P-V fueron estimados siguiendo el método indicado por Patakas y Noitsakis (1999). Las hojas se desprendieron al mediodía y se colocaron en agua destilada por una noche, para hidratarlas completamente. A continuación, a las hojas se les midió el peso y el  $\psi_L$  con la cámara

presión, alternativamente, durante un ciclo de desecación. Las medidas se llevaron a cabo hasta 1,5 MPa. Los datos de  $-1/\psi_L$  fueron graficados contra la pérdida de RWC. El potencial osmótico ( $\psi_S$ ) correspondiente a cada RWC se estimó mediante el ajuste lineal realizado a las medidas subsecuentes al punto de marchitez. El potencial osmótico a plena turgencia ( $\Pi_{100}$ ) se estimó como el intercepto de ese ajuste lineal. El contenido relativo de agua apoplástica ( $W_0$ ) se estimó como la intersección con la abscisa de ese mismo ajuste lineal. El RSWC se estimó como el cociente  $(RWC - W_0) / (1 - W_0)$ .  $\psi_P$  se estimó como la diferencia entre  $\psi_L$  medido y  $\psi_S$  estimado. El módulo global de elasticidad ( $\epsilon$ ) se estimó como la pendiente de la regresión lineal entre  $\psi_P$  y la pérdida de RSWC con respecto a la de turgencia 0 ( $\Delta RSWC$ ).  $k_L$  se calculó mediante los valores de  $\psi_L$  a mediodía,  $E$  y  $\psi_{Suelo}$ , utilizando la ecuación:  $k_L = E / (\Psi_{Suelo} - \Psi_L)$  (Van de Honert, 1948). Sobre la faz inferior de la una hoja perfectamente expandida (nudo 4 al 7) se realizaron imprimaciones de la epidermis inferior con esmalte de nitrocelulosa en acetato de etilo. A partir de las imprimaciones se obtuvieron imágenes microscópicas (aumento x400), que se analizaron mediante el software libre ImageJ v. 1.43u (Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>). Se midió superficie promedio de células epiteliales, densidad estomática e índice estomático. Al final del ensayo, las plantas fueron extraídas de las macetas y las raíces lavadas con agua a presión. Las hojas se cortaron y escanearon para medir su superficie. La superficie foliar (LA) se estimó, a partir de las imágenes escaneadas, mediante el software Leaf Area Measurement v 3.1 (©2003 The University of Sheffield. A.P. Askew, junio 2003). Luego las hojas se secaron a estufa a 105° C y se pesaron. En los tallos se midió la longitud, se contaron los fitómeros y, luego de secados en estufa, se pesaron. Las raíces se seccionaron por niveles de profundidad (cada 20 cm), se midió su longitud y, luego de secadas en estufa, se pesaron.

Los datos experimentales fueron analizados por ANOVA y regresión lineal múltiple por el método de selección de variables paso a paso (STATGRAPHICS Plus para Windows 4.0 © de Statistical Graphics Corp) previa verificación de supuestos de normalidad y uniformidad de varianza. Las regresiones no lineales entre las variables se realizaron con el software LAB Fit (Silva y Silva, 1999-2009).

## RESULTADOS Y DISCUSION

1. En las variedades de vid, el RSWC y la  $\psi_P$  foliares dependieron, de las condiciones ambientales ( $\psi_{Soil}$  y  $e_a$ ) y de la interacción de sus mecanismos evitadores del estrés ( $\epsilon$ ,  $k_L$ ,  $g_s$ , y  $\Pi_{100}$ ), tal como predecía el modelo de regulación hídrica foliar. Los valores observados y predichos por el modelo se asociaron linealmente con un  $R^2$  de 90% en el caso de RSWC, y 97% en el caso  $\psi_P$ , considerando todas las variedades y niveles de déficit.
2. En todas las variedades  $g_s$  y  $k_L$  decrecieron a medida que el suelo fue más seco, con un patrón sigmoide (Figura 2 A).  $g_s$  y  $k_L$  estuvieron asociadas entre sí linealmente, sin importar el nivel de déficit hídrico, ni la variedad ( $R^2$  83%). Esta asociación, que refleja el acoplamiento entre  $g_s$  y  $k_L$ , ha sido observada antes en vid y en otras especies (Sperry *et al.*, 1993; Saliendra *et al.*, 1995; Ripullone *et al.*, 2007).  $\Pi_{100}$  se asoció con  $\epsilon$  en todas las variedades ( $R^2$  78%). Ninguna de estas dos variables se vio influenciada por el déficit hídrico. El ajuste osmótico y elástico observado en la vid, por otros investigadores (Rodríguez *et al.*, 1993; Patakas *et al.*, 1997; Patakas & Noitsakis, 1999; Patakas *et al.*, 2002). se produjo a niveles de estrés hídrico mucho mayores a los observados en este

estudio ( $\psi_{PD}$  -0.6 MPa), sugiriendo que éstos podrían ser un mecanismos extremos de defensa.

3. Se observaron dos grupos de variedades. Un primer grupo, integrado por Grenache y Cereza, pudo mantener una hidratación mayor a menor humedad edáfica por lo que se lo consideró más resistente a déficit hídrico. El otro grupo, formado por Chardonnay, Malbec y Syrah, conservó menos agua y turgencia foliares por lo que resultó menos resistente (Figura 2 B). Grenache fue la variedad más resistente, mientras que Syrah fue la menos resistente.
4. Las variedades más resistentes, en consonancia con lo que predecía el modelo de regulación hídrica foliar, tuvieron ó más alta  $k_L$ ; ó menor diferencia entre  $g_s$  y  $k_L$  ( $\Delta k$ ); ó fueron más rígidas; ó tuvieron un menor potencial osmótico a plena turgencia  $\Pi_{100}$  ( $\varepsilon$  alto; Tabla 1 y figura 2 A y Figura 3). Estas condiciones no se cumplieron al mismo tiempo en todas las variedades, sino que cada una desplegó o una estrategia propia que la hizo más o menos resistente (Figura 4). Las variables  $k_L$ ,  $\Delta k$ ,  $\varepsilon$  y  $\Pi_{100}$  fueron determinadas por el genotipo, aunque  $k_L$ ,  $\Delta k$  interaccionaron con el ambiente hídrico del suelo. Esto indicaría una base genética para la evitación a sequía en la vid. La apreciable diferencia de  $\Delta k$ , entre Syrah y Grenache, podría explicar el comportamiento anisohídrico, de la primera variedad, y cuasi-isohídrico, de la segunda, observados en otros estudios (Schultz, 2003)
5. A partir de los valores de transpiración observados en todas las variedades, se pudo determinar que el valor mínimo de  $H_{g/g}$  a partir del cual las plantas podían extraer agua del suelo era de 0,086. Esto permitió referir los tratamientos de déficit hídrico en términos de la fracción de agua edáfica transpirable (FAET; como un porcentaje entre 0,086 y capacidad de campo). Las variables de desarrollo vegetativo como área foliar, división celular y producción de biomasa se asociaron con la FAET, con un patrón sigmoide similar al observado en vid y otra especies (Sadras y Milroy, 1996; Pellegrino *et al.*, 2008).
6. Las variedades más resistentes tuvieron mayor área foliar y acumularon más biomasa aérea y radical a niveles de déficit hídrico moderado a bajo (FAET 0,9 a 0,5), que las variedades sensibles, aunque con algunas excepciones (en las figuras 5 y 6 se muestran las variedades con resistencia extrema Grenache y Syrah). Esto indicaría que el mantenimiento de altos niveles de turgencia e hidratación foliar son condiciones necesarias, aunque no suficientes, para la expansión de los órganos vegetativos, la división celular y el metabolismo activo.
7. Considerando todas las variedades, la superficie foliar fue máxima por encima de FAET 0,92, mientras que la relación biomasa radical/biomasa aérea fue máxima entre FAET 0,70 y 0,92. La mayor sensibilidad al déficit hídrico del crecimiento aéreo, con respecto al radical, que se ha observado en varias especies, incluida la vid, puede deberse a diversos mecanismos. Por ejemplo una sensibilidad al ABA, sintetizado en situaciones de estrés, mayor en los órganos aéreos, que en las raíces (Chaves *et al.*, 2003). La función adaptativa de este comportamiento podría ser la de disminuir la superficie transpiratoria y mantener la exploración radical del suelo, bajo condiciones de déficit hídrico. Si bien el mecanismo fue similar en las variedades más resistentes (e.g., Grenache), que en las menos resistentes (e.g., Syrah), las superficies foliares, a un nivel de déficit hídrico dado, fueron distintas, lo que puede tener implicancias en la eficiencia del uso del agua (WUE). Esto amerita que el gasto de agua y la WUE deban ser estudiados para cada variedad.

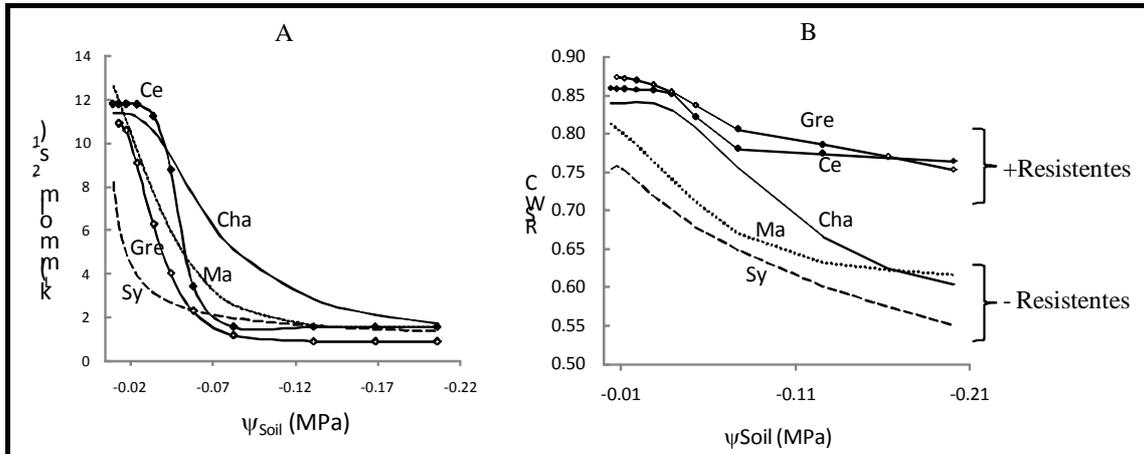
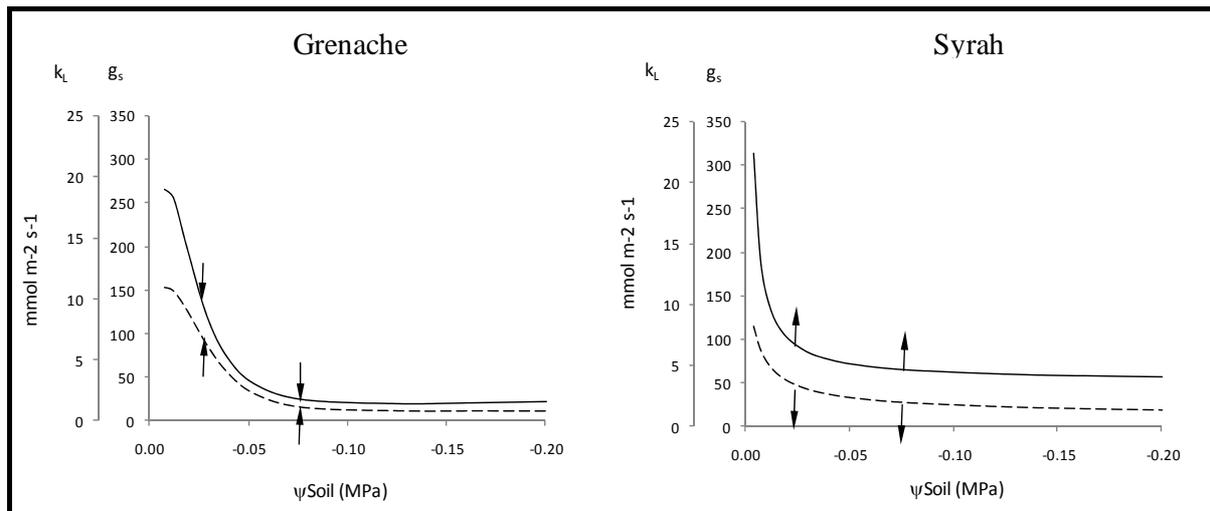


Figura 2: Caída de la conductancia hidráulica específica ( $k_L$ ; A) y contenido relativo de agua simplástica foliar (RSWC; B), a medida que el suelo se seca, en distintas variedades de vid (Gre: Grenache, Ce: Cereza, Cha: Chardonnay, Ma: Malbec y Sy: Syrah).



El Grenache, más evitador, tiene alta  $k_L$  (--) y baja  $g_s$  (-), el Syrah, menos evitador, tiene baja  $k_L$  y alta  $g_s$ .

Figura 3: Conductancias estomática ( $g_s$ ) e hidráulica ( $k_L$ ) de Grenache (A) y Syrah (B) a medida que el suelo se seca.

**Tabla 1: Relaciones hídricas en cinco variedades de vid cultivadas a seis niveles de humedad de suelo (las unidades se indican en el Anexo; letras iguales indican diferencias para la prueba de Tukey;  $p \leq 0,95$ )**

Tratamiento		
H g/g (FAET)		
$\Psi_{\text{Soil}}$		
0.35 (1.00) - 0.004		136 a
0.33 (0.92) - 0.006		88 ab
0.27 (0.70) - 0.014		131 a
0.21 (0.47) - 0.030		65 bc
0.16 (0.28) - 0.063		35 c
0.11 (0.09) - 0.216		15 c
Valor-p		
Variedad		

Chardonnay	158 a
Syrah	84 b
Malbec	46 bc
Cereza	87 b
Grenache	15 c
lor-p	
$\Psi_{\text{Soil}} \times$ Var	
Valor-p	

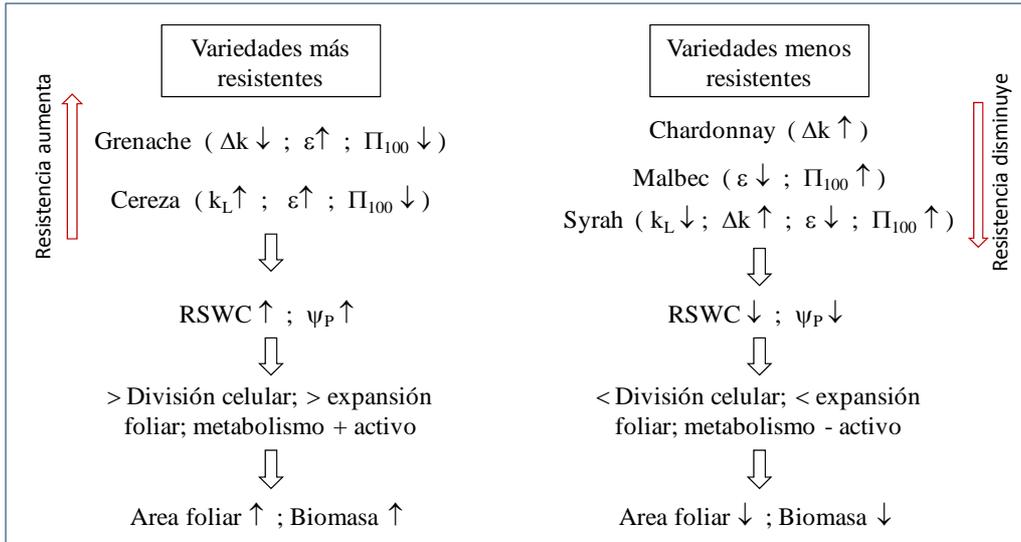


Figura 4: Estrategias de evitación del estrés en variedades de vid bajo déficit hídrico; y consecuencias sobre la hidratación y turgencia foliares; el área foliar; y la producción de biomasa. Las flechas hacia arriba ( $\uparrow$ ) y abajo ( $\downarrow$ ) junto a las variables, indican valores más altos que la media de variedades.

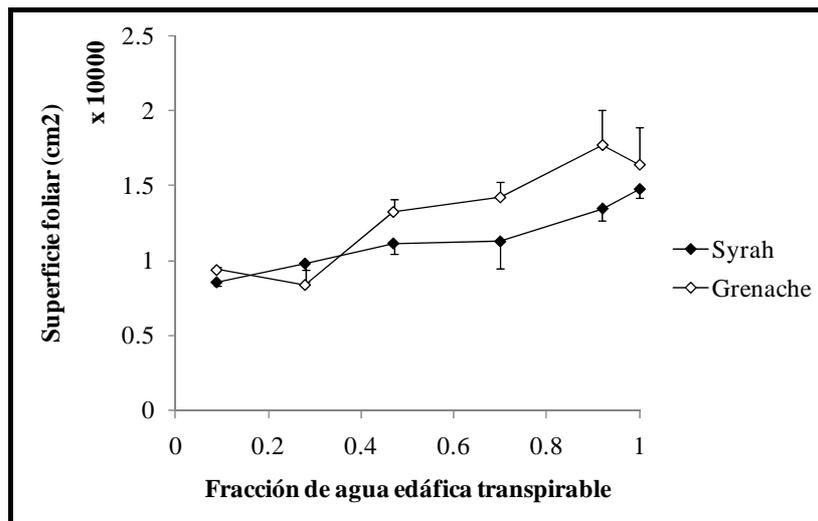


Figura 5: Área foliar en Grenache (más resistente a déficit hídrico) y Syrah (menos resistente), a medida que el suelo se seca

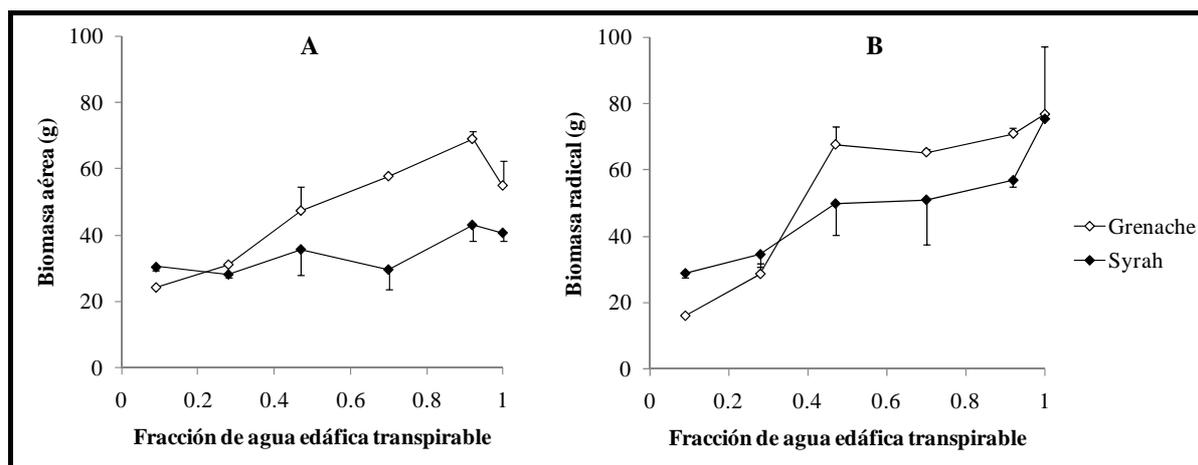


Figura 6: Biomasa de aérea (A) y radical (B) en Grenache (más resistente a déficit hídrico) y Syrah (menos resistente), a medida que el suelo se seca

## BIBLIOGRAFÍA

- CHAVES M, MAROCO JP, PEREIRA JS (2003). Understanding plants responses to drought- from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*. 30, 239-264. .
- LEVITT J (1972). Responses of Plants to Environmental Stresses. Academic Press, New York 1972, pp. 697.
- PATAKAS A, NOITSAKIS B & STAVRAKAS D (1997). Water relations parameters in *Vitis vinifera* L in drought period. Effect of leaf age. *Agronomie*, Vol. 17, pp. 129-138.
- PATAKAS A & NOITSAKIS B (1999). Osmotic adjustment and partitioning of turgor responses to drought in grapevines leaves. *Am. J. Enol. Vitic.* 50 (1). pp 76-80.
- PATAKAS A, NIKOLAOU N, ZIOZIOU E, RADOGLIOU K, NOITSAKIS B (2002). The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. *Plant Science*, Vol. 163, pp. 361-367.
- PELLEGRINO A, LEBON E, SIMONNEAU T & WERY J (2008). Towards a simple indicator of water stress in grapevine (*Vitis vinifera* L.) based on the differential sensitivities of vegetative growth components. *Australian Journal of Grape and Wine Research*. Vol. 11 Issue 3, pp 306 – 315.
- RIPULLONE F, GUERRIERI MR, NOLE A, MAGNANI F, BORGHETTI M (2007). Stomatal conductance and leaf water potential responses to hydraulic conductance variation in *Pinus pinaster* seedlings. *Tress*, 21, pp 371-378.
- RODRIGUEZ JL, CHAVES MM, WENDLER R, DAVID MM, QUICK WP, LEEGOOD RC, STITT M, PEREIRA JS (1993). Osmotic adjustment in water-stressed grapevine leaves in relation to carbon assimilation. *Australian Journal of Plant Physiology*, Vol. 20, pp. 309–321.
- SADRAS VO & MILROY SP (1996). Soil water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange. *Field Crops Research*, 47, pp. 253-266.
- SALIENDRA NZ, SPERRY JS, COMSTOCK JP (1995). Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance and soil drought in *Betula occidentalis*. *Planta*, 196, pp 357-366.

- SCHULTZ HR (2003). Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, Cell & Environment*, Volume 26, Number 8, August 2003 , pp. 1393-1405 (13).
- SPERRY JS, Alder NN, Eastlack SE (1993a). The Effect of Reduced Hydraulic Conductance on Stomatal Conductance and Xylem Cavitation. *Journal of Experimental Botany*, 44, 6, pp 1075-1082.
- VAN DE HONERT TH (1948) Water transport in plants as a catenary process. *Disc. Faraday Soc.* 3: 146-153.

---

## ANEXO: Símbolos y unidades

---

$\Delta k$	acople entre $g_s$ y $k_L$ ( $\Delta k = g_s - 20 k_L$ )
$E \{ \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \}$	transpiración por unidad de superficie foliar
$e_a \{ \text{hPa} \}$	presión de vapor de la atmósfera
$e_{L(T)} \{ \text{hPa} \}$	presión de vapor saturado dentro de la hoja a la temperatura $T_L$
FAET	fracción de agua edáfica transpirable
$g_b \{ \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \}$	conductancia al vapor de la capa límite
$g_s \{ \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \}$	conductancia estomática al vapor
$H_{g/g}$	humedad del suelo, expresada como g de agua por g de suelo
$k_L \{ \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \}$	conductancia hidráulica de la planta por unidad de área foliar
LA $\{ \text{m}^2 \}$	area foliar
$P_a \{ \text{hPa} \}$	presión atmosférica
PPFD $\{ \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \}$	densidad de flujo fotónico
RSWC	contenido relativo de agua simplástica de la hoja
$T_L \{ \text{C} \}$	temperatura de la hoja
$\Delta P_v$	fuerza impulsora del vapor ( <i>i.e.</i> , diferencia de densidades de vapor entre la atmósfera y el interior de la hoja)
$\varepsilon \{ \text{MPa} \}$	Módulo global de elasticidad (el tejido es más elástico cuanto más bajo es $\varepsilon$ )
$\Pi_{100} \{ \text{MPa} \}$	potencial osmótico a turgencia máxima
$\Psi_{PD} \{ \text{MPa} \}$	potencial agua de la hoja en el preamanecer
$\Psi_L \{ \text{MPa} \}$	potencial agua de la hoja (en el estudio corresponde al de mediodía)
$\Psi_p \{ \text{MPa} \}$	turgencia foliar
$\Psi_S \{ \text{MPa} \}$	potencial osmótico de la hoja
$\Psi_{\text{soil}} \{ \text{MPa} \}$	potencial agua del suelo