

Comportamiento isohídrico o anisohídrico en vides.... ¿Una controversia sin fin?

HUGALDE, I.P.¹; VILA, H.F.¹

RESUMEN

De acuerdo al tipo de respuesta estomática, muchas especies han sido clasificadas como isohídricas o anisohídricas. Las plantas isohídricas son aquellas que cierran sus estomas cuando sensan una caída en el potencial hídrico del suelo, o un aumento en la demanda atmosférica. Al contrario, las plantas anisohídricas no cierran sus estomas y continúan transpirando aun cuando el contenido hídrico del suelo disminuya. Como consecuencia, su potencial hídrico foliar (Ψ_L) cae, y la planta sufre estrés hídrico.

En general, se considera que la vid es una planta que evita el estrés hídrico mediante un manejo estomático eficiente. Sin embargo, algunas variedades han mostrado tener un control más estricto que otras. Por esto, algunas variedades pueden ser clasificadas como isohídricas o anisohídricas. Actualmente, esta clasificación se encuentra bajo gran controversia debido a que muchas variedades clasificadas de una manera, mostraron comportamientos opuestos según diferentes situaciones ambientales, climáticas y edáficas. En consecuencia, muchos autores opinan que para variedades de vid esta clasificación no es correcta ni rigurosa.

Nuestro estudio pone en revisión, una vez más, el comportamiento de cuatro variedades de vid: (Syrah, Grenache, Malbec y Chardonnay) bajo déficit hídrico moderado, tratando de explicar los comportamientos según variables fisiológicas como conductancia estomática (g_s), conductancia hidráulica (k_H) y déficit parcial de vapor (dpv); definiendo qué comportamiento confiere mayor tolerancia a sequía.

Palabras Clave: isohídricas, anisohídricas, conductancia estomática, conductancia hidráulica, dpv.

ABSTRACT

In accordance to the type of stomatal response, many species have been classified as isohydric or anisohydric. Isohydric plants are those that close their stomata when they sense a drop in soil water potential, or an increase in the atmospheric demand. On the contrary, anisohydric plants continue to transpire even when soil water content diminishes, because of a poor stomatal adjustment capacity. As consequence, their leaf water potential (Ψ_L) falls, and the plant suffers increasing stress.

¹Laboratorio de Viticultura, INTA EEA Mendoza, San Martín 3853, Luján de Cuyo, Mendoza, Argentina.
Tel: +54261-4963020. Correo: hugalde.ines@inta.gob.ar

In general, grapevine is considered a water stress avoidant species, with a tight stomatal control. However, some varieties have shown a more efficient stomatal control than others. This encouraged researchers to classify grapevine varieties as isohydric or anisohydric. At present, this classification is under great controversy, as many of the varieties that initially were classified under one behaviour, have shown opposite performances under different climatic, edaphic and growth conditions. Consequently, many authors believe that this classification among grapevine varieties may not be completely clear and accurate.

Our study revises, once more, the varietal behaviour of four grapevine varieties, namely Syrah, Grenache, Malbec and Chardonnay, under mild water stress conditions; and tries to determine which behaviour confers best stress tolerance. We intended to determine whether isohydric behaviour results in more tolerance to drought than anisohydric behaviour, as assumed and tried to explain both types of behaviour giving attention to stomatal conductance (g_s); hydraulic conductance (k_L) and vapour pressure deficit (vpd), as postulated by others.

Key words: isohydric, anisohydric, stomatal conductance, hydraulic conductance, vpd.

INTRODUCCIÓN

La aclimatación de las plantas al estrés hídrico incluye una serie de mecanismos que les permiten modificar la entrega de agua hacia su canopia. Entre estos mecanismos se encuentra el control estomático, respuesta efectiva contra la reducción del contenido de agua (Lovisolo *et al.*, 2002; Chaves *et al.*, 2003; Chaves *et al.*, 2010; Domec y Johanson, 2012). Diferentes autores han demostrado que el control estomático protege a la planta de una pérdida excesiva de agua limitando la cavitación en diferentes especies (Jones y Southerland, 1991; Cochard *et al.*, 2002; Buckley *et al.*, 2003; Chaves *et al.*, 2003; Vilagrosa *et al.*, 2003; Cruziat *et al.*, 2002; Chaves *et al.*, 2010). Sin embargo, existen especies que no pueden controlar sus estomas y, por lo tanto, en circunstancias adversas sufren embolia y cavitación (Vilagrosa *et al.*, 2003), lo que lleva a la pérdida de parte de su canopia por defoliación (Tyree *et al.*, 1993; Tyree y Zimmermann, 2002; Sperry y Saliendra, 1994).

Muchas especies han sido clasificadas como isohídricas o anisohídricas, dependiendo del tipo de respuesta estomática (Turner *et al.*, 1984; Tardieu y Simonneau, 1998; Franks *et al.*, 2007). Las plantas isohídricas son aquellas que cierran sus estomas cuando detectan una caída en el potencial hídrico del suelo, o un aumento en la demanda atmosférica. Esto permite a la planta mantener su potencial hídrico foliar (Ψ_L) dentro de rangos constantes (Tardieu y Simonneau, 1998; Sade *et al.*, 2012). Por el contrario, las plantas anisohídricas continúan transpirando incluso cuando el contenido de agua del suelo disminuye, debido a su poca capacidad de control estomático. Los estomas responden mayormente a la concentración de ácido abscísico (ABA). Como consecuencia, su Ψ_L cae y la planta sufre estrés (Tardieu y Simonneau, 1998; Sade *et al.*, 2012). Esta estrategia es válida situaciones hídricas normales o bajo estrés hídrico moderado, ya que se puede alcanzar una mayor fotosíntesis cuando se compara con una estrategia isohídrica (Sade *et al.*, 2012).

En general, la vid es considerada una especie que evita el estrés hídrico con un control estomático estricto (Chaves *et al.*, 1987; Higgins *et al.*, 1992; Schultz, 2003, Chaves *et al.*, 2010). Sin embargo algunas variedades han mostrado un control más estricto que otras (Schultz, 2003; Chalmers, 2007; Rogiers *et al.*, 2009), lo que impulsó a algunos autores a clasificar las variedades de vides como isohídricas o anisohídricas (Schultz, 2003; Chouzouri y Schultz, 2005; Medrano *et al.*, 2003; Williams y Baeza, 2007; Chalmers, 2007; Poni *et al.*, 2007; Santesteban *et al.*, 2009; Lovisolo *et al.*, 2010; Chaves *et al.*, 2010). Comparado con el comportamiento anisohídrico, las variedades isohídricas han demostrado (i) un aumento de la eficiencia del uso del agua (WUEi) bajo estrés hídrico (Poni *et al.*, 2007), (ii) mayor sensibilidad de los estomas al incremento del déficit de presión de vapor (Soar *et al.*, 2006), (iii) menor conductancia hidráulica y menor vulnerabilidad a la cavitación (Schultz, 2003; Vandeleur *et al.*, 2009). Estas características han permitido considerar a las variedades isohídricas como más tolerantes a la sequía que las plantas anisohídricas.

En la actualidad, esta clasificación se encuentra bajo controversia, ya que muchas de las variedades que en un principio habían sido clasificadas según un comportamiento han actuado de manera opuesta en diferentes condiciones climáticas, edáficas y de crecimiento (Franks *et al.*, 2007; Chaves *et al.*, 2010; Lovisolo *et al.*, 2010; Collins *et al.*, 2010; Rogiers *et al.*, 2011; Pou *et al.*, 2012; Sade *et al.*, 2012). Por lo tanto, muchos autores consideran que esta clasificación de variedades de vid no es completamente precisa (Franks *et al.*, 2007; Chaves *et al.*, 2010; Lovisolo *et al.*, 2010; Collins *et al.*, 2010; Rogiers *et al.*, 2011) y que no describe el complejo comportamiento del estoma en la vid. Por ejemplo, Rogiers *et al.* (2011), estudiaron la relación entre la conductancia estomática (g_s) y Ψ_L en diferentes cultivares y portainjertos. Sus resultados muestran que el Syrah, en condi-

ciones de riego deficitario y secado parcial de raíces, no respondió como una variedad anisohídrica, sino que se comportó como una planta casi isohídrica, disminuyendo su g_s cuando el Ψ_L cayó por debajo de determinados valores. Domec *et al.* (2009), postularon que los comportamientos isohídricos y anisohídricos en condiciones de riego adecuado o estrés hídrico pueden ser explicados a partir de diferencias en la conductancia hidráulica de la planta (k_{plant}) a medida que varía el déficit de presión de vapor (dpv). Los modelos mecanísticos de Buckley *et al.* (2003) explican la influencia de k_L y del dpv en el cierre de los estomas, pero no aclaran que fenómeno biológico causa los comportamientos isohídricos y anisohídricos. Para tratar de explicar estos comportamientos opuestos Tardieu y Simmoneau (1998), casi 10 años antes, presentaron un modelo alternativo, que aunque empírico, introdujo un factor que explicaba la influencia del ABA sobre los estomas.

Nuestro estudio revisa, una vez más, el comportamiento de cuatro variedades de vid: Syrah, Grenache, Malbec y Chardonnay, en condiciones de estrés hídrico moderado; e intenta determinar qué comportamiento confiere mayor tolerancia al estrés. Nos propusimos establecer si el comportamiento isohídrico resulta en una mayor tolerancia a la sequía que el comportamiento anisohídrico, como se supone (Schultz, 2003; Soar *et al.*, 2006; Vandeleur *et al.*, 2009), focalizándonos en la g_s ; la k_L y el dpv, como fue postulado por otros (Domec *et al.*, 2009; Rogiers *et al.*, 2011). Para evaluar estos objetivos, se preparó un sencillo ensayo en macetas dentro de invernáculo, bajo dos tratamientos hídricos contrastantes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño experimental:

Las mediciones fueron tomadas durante la temporada 2012-2013 en la Estación Experimental del INTA, en Mendoza. La parcela experimental consistió en 18 macetas de 15 litros de capacidad con plantas de Syrah y Grenache bajo dos tratamientos hídricos contrastantes. El sustrato fue franco arenoso. Las plantas con un brote crecieron durante tres meses en un invernadero con una temperatura promedio diaria de 25° C y PAR 800 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Los dos tratamientos hídricos fueron Capacidad de Campo (CC), un control regado a 100% de la Fracción de Agua Edáfica Transpirable (FTSW); y Déficit Hídrico (DH), a 50% de FTSW.

En un principio todas las plantas se regaron a saturación. Una vez que se alcanzó la capacidad de campo, se evaluó la humedad cada dos días utilizando sensores de humedad (ECH2O EC-5 moisture sensor, Decagon devices, USA). Las macetas en DH se mantuvieron sin riego hasta que la humedad del suelo alcanzó los valores programados. Las macetas fueron regadas cada dos días, para reponer el agua transpirada y mantener el tratamiento hídrico correspondiente por un tiempo de tres meses.

Mediciones de potencial hídrico (Ψ_L) e intercambio gaseoso:

Tras el período de tres meses, desde preamanecer y hasta las 18 h, cada una hora, se midieron Ψ_L e intercambio gaseoso, y se construyeron curvas de avance diario para ambos fenómenos. El Ψ_L se evaluó con una cámara de presión (BIOCONTROL, Buenos Aires, Argentina). Las variables de intercambio gaseoso, como la conductancia estomática (g_s), la transpiración (E), la temperatura de la hoja (TL), la presión atmosférica (Pa) y la presión parcial de vapor atmosférico (e_a/P_a) se midieron usando un CIRAS-2 PP Systems, [PLC6 (U) CRS121, PP Systems Hertfordshire U.R.].

La concentración de vapor de agua saturado a la temperatura de la hoja: ($e_{sT(L)}/\text{Pa}$; hPa) fue calculada a través de la ecuación empírica de Teten:

$$e_{sT(L)} = 6,11 \cdot \text{Exp} \left(\frac{17,502 \cdot T_L}{T_L + 240,97} \right)$$

que formaliza la relación entre el vapor de agua saturado y la temperatura (Campbell y Norman, 1998).

La conductancia hidráulica específica (k_L ; $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) (Schultz, 2003) se calculó como $k_L = E/(\Psi_{soil} - \Psi_L)$ (Van den Honert, 1948). El potencial hídrico del suelo (Ψ_{soil}) se obtuvo a partir de la curva de capacidad de agua y para la humedad del suelo de cada maceta. E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y Ψ_L (MPa) se midieron como se mencionó previamente. El dpv se calculó como $e_{sT(L)} - e_a$. Se evaluaron las correlaciones entre g_s y Ψ_L y se construyeron curvas diarias para g_s y Ψ_L .

Análisis estadístico y de datos:

Las diferencias entre tratamientos fueron determinadas por ANOVA, tests de Tuckey o DMS ($p < 0.05$) utilizando Stat Graphics Plus (Statistical Graphics Corp.; StatSoft, Inc., 2003). Cuando no se alcanzó homogeneidad de la varianza, se llevaron a cabo análisis no paramétricos (prueba de Kruskal-Wallis).

RESULTADOS

Potencial hídrico y conductancia estomática:

El déficit hídrico impuesto tuvo un efecto evidente en Ψ_L . El análisis de cada variedad y tratamiento mostró que los tratamientos de déficit hídrico (DH) provocaron un Ψ_L significativamente menor (más negativo) que en aquellas plantas con capacidad de campo (CC) (figura 1).

Al analizar todas las variedades simultáneamente observamos que el potencial hídrico de mediodía (Ψ_{md}), medido entre las 12:00 y 14:00, fue diferente entre los tratamientos hídricos. Las plantas bajo estrés mostraron un valor menor (-1.03 MPa) que aquellas en CC (-0.88 MPa; $p = 0.000$). No se encontraron diferencias significativas entre variedades ($p = 0.095$; tabla 1).

El potencial hídrico de pre-amanecer (Ψ_{pd}) también fue significativamente diferente para los dos tratamientos hídri-

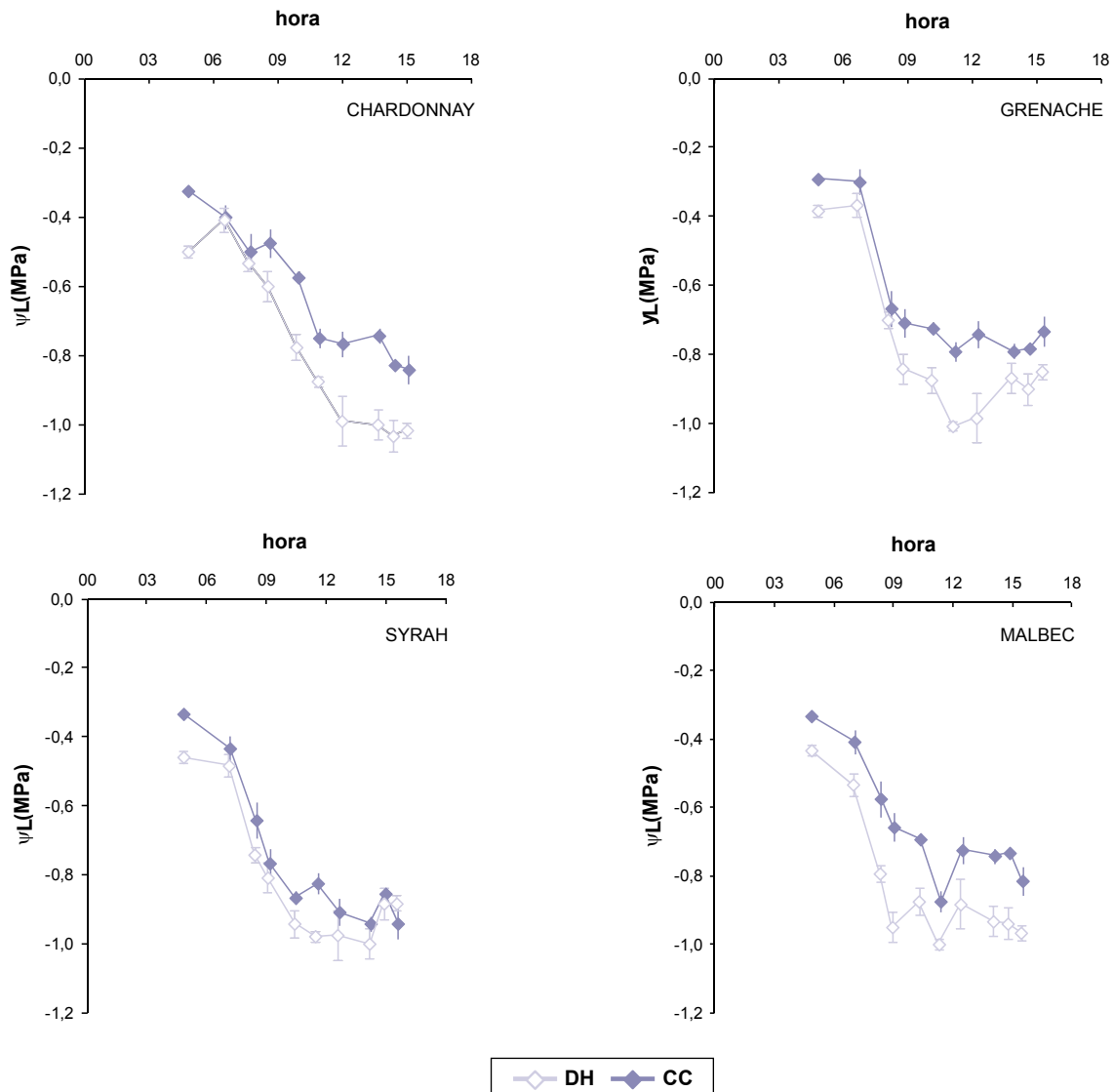


Figura 1. Marcha diaria de las curvas de potencial hídrico foliar (Ψ_L ; MPa) para Chardonnay, Malbec, Syrah y Grenache. Valores promedio ($n=3$). Las barras indican el error estándar.

Variedades / Tratamientos	Ψ_{md}	gs max.
Chardonnay	-0.97	194.8
Grenache	-0.92	184.1
Malbec	-0.94	198.8
Syrah	-1	176.1
valor p (variedad)	0.095	0.507
CC	-0.88 a	228.2 a
DH	-1.03 b	147.8 b
valor p (tratamiento hídrico)	0.000	0.000
valor p (variedad*tratamiento hídrico)	0.073	0.018

Tabla 1. Potencial hídrico de mediodía (Ψ_{md}) y conductancia estomática máxima (g_s max.) para Chardonnay, Grenache, Malbec y Syrah en capacidad de campo (CC) y déficit hídrico (DH). Letras diferentes indican diferencias significativas para el Test de Tukey, $p < 0.05$.

cos ($p = 0,006$, tabla 2). En este caso se llevó a cabo one-way ANOVA porque no había homoscedasticidad, y este supuesto puede ser alcanzado cuando se consideran las variedades y tratamientos hídricos como uno.

En lo que respecta a g_s , cada tratamiento WD presentó una g_s menor que los tratamientos FC, excepto en el caso de Grenache, que mantuvo valores similares a lo largo del día para ambos tratamientos hídricos. Los efectos en cada variedad y los tratamientos hídricos son presentados en la figura 2. Estos resultados estadísticos también están reflejados en la tabla 2, que muestra una interacción significativa para g_{smax} entre tratamientos hídricos y variedades.

Conductividad hidráulica y conductancia estomática:

Cuando se analiza la relación entre g_s y k_L , encontramos que ambas conductancias estaban estrechamente correla-

Tratamientos	Grupos homogeneos
Grenache CC	0,291 a
Chardonnay CC	0,325 a
Syrah CC	0,333 a
Malbec CC	0,333 a
Grenache DH	0,383 ab
Malbec DH	0,433 bc
Syrah DH	0,458 bc
Chardonnay DH	0,500 c
valor p	0,006

Tabla 2. Potencial hídrico pre-amanecer (Ψ_{pd} , MPa) para Chardonnay, Grenache, Malbec y Syrah, bajo capacidad de campo (CC) y déficit hídrico (DH). Letras diferentes indican diferencias significativas para el Test de Tukey, $p < 0.05$.

Variedades	(LSD para la pendiente, 95%)
Grenache	- 0.5180 b
Chardonnay	-0.7223 a
Syrah	-0.8372 a
Malbec	-0.7560 a
valor p	0,01

Tabla 3. Pendiente de ajuste lineal para la correlación encontrada entre la relación (g_s/k_L) y el dpv para Chardonnay, Grenache, Malbec y Syrah. Letras diferentes indican diferencias significativas para el test de DMS, $p < 0.05$.

cionadas a lo largo del día ($R = 0.87$, $p = 0.000$). Esta observación nos permitió analizar la relación entre g_s y k_L (g_s/k_L) y relacionarla con el dpv, como lo había hecho el modelo de Buckley. Esta correlación fue significativa en general para todos los casos ($R = 0.80$, $p = 0.000$) y mostró que la pendiente de los ajustes lineales de la curva de Grenache fue significativamente diferente a las pendientes de las otras curvas (tabla 3). No se encontraron diferencias entre los tratamientos.

Por último, analizamos la correlación entre g_s y Ψ_L , tal como hizo Rogiers *et al.* (2011). Calculamos la pendiente para cada ajuste lineal y encontramos una interacción marginal entre los tratamientos hídricos y las variedades ($p = 0,06$). Para las variedades no hubo diferencias significativas. Sin embargo, para los tratamientos hídricos en conjunto, el valor de $p = 0,000$, lo que establece que las plantas DH y CC tuvieron comportamientos significativamente diferentes sin importar la variedad. Los valores promedio de pendiente para CC y DH fueron -298 y -148 , respectivamente.

Cuando analizamos por separado cada variedad para los tratamientos DH y CC, no encontramos diferencias es-

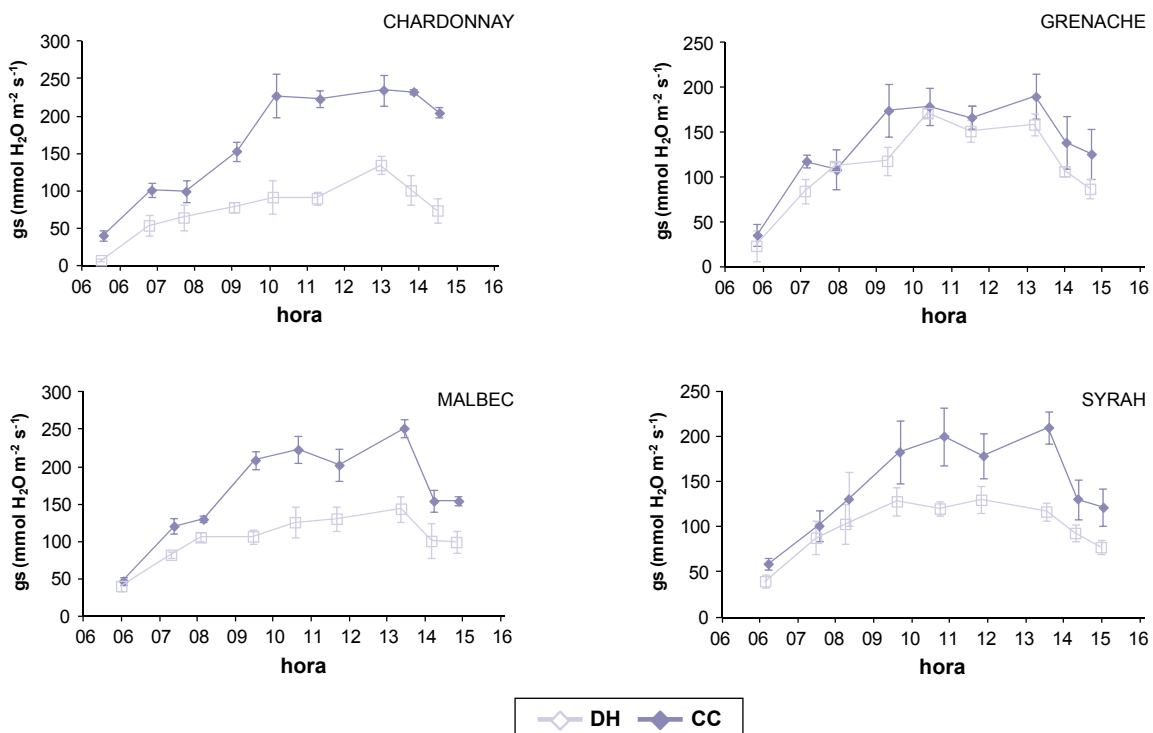


Figura 2. Curva de progreso diario de conductancia estomática (g_s) para Chardonnay, Malbec, Syrah y Grenache. Valores promedio ($n=3$). Las barras indican el error estándar.

tadísticamente significativas para Syrah ni para Grenache (valor de p del ANOVA de las pendientes de las curvas= 0,3989 y 0,109, respectivamente). Cuando se estudió el ANOVA multifactorial de Syrah y Grenache, tampoco pudimos encontrar diferencia.

Al contrastar las variedades por pares, encontramos diferencias significativas entre Chardonnay/Grenache ($p=0,0152$) y Chardonnay/Syrah ($p=0,0486$) para la pendiente de g_s y Ψ_L , teniendo en cuenta ambos tratamientos hídricos. Cuando Grenache, Syrah y Chardonnay fueron comparados en forma individual con Malbec, sólo los tratamientos hídricos fueron estadísticamente diferentes ($p<0,05$), pero no hubo ningún efecto varietal ($p>0,05$).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

A pesar de que DH causó diferencias significativas en Ψ_L a lo largo del día, para Syrah esto fue cierto sólo para Ψ_{MD} y Ψ_{PD} , lo que muestra un comportamiento tipo isohídrico durante la mayor parte del día. Cuando se impuso el estrés hídrico Syrah modificó su g_s , lo que contradice las observaciones de Schultz (2003), y su Ψ_L a lo largo del día se mantuvo en torno a valores similares para ambos tratamientos hídricos. Por el contrario, Grenache no redujo su g_s bajo estrés hídrico, lo que indica un comportamiento de tipo anisohídrico, con diferencias significativas entre los cursos diarios de Ψ_L bajo CC y DH, también en contradicción con lo publicado por Schultz (2003).

Estos resultados, sin embargo, no contradicen lo reportado por Chouzouri y Schultz (2005), quienes no pudieron corroborar que Syrah fuera una variedad anisohídrica ni Grenache isohídrica. Pou *et al.* (2012) tampoco pudo corroborar que Syrah fuera anisohídrica. Al analizar g_s vs. Ψ_L , tal como hizo Rogiers *et al.* (2011), ni Syrah ni Chardonnay mostraron ninguna diferencia significativa entre las curvas de DH y CC. Esto nos llevó a suponer que, al menos para Syrah, esta respuesta de tipo anisohídrico por un lado, sumada a la manera isohídrica que mostró en los cursos diarios de g_s por el otro, podría ser una señal de que algún otro mecanismo hidráulico puede estar jugando algún rol importante, y que aún no se ha tenido en cuenta.

Chardonnay, anteriormente clasificado como anisohídrica (Vandeleur *et al.*, 2009; Chaves *et al.*, 2010), se comportó como isohídrica ajustando su g_s bajo DH. Esta variedad mostró diferencias significativas para la pendiente g_s/Ψ_L cuando se comparó con las demás. Sin embargo, no logró mantener su Ψ_L cerca de CC a lo largo del día, como lo hizo Syrah. En cuanto a Malbec, resultó una variedad de tipo casi-isohídrica bajo nuestras condiciones experimentales, dado que el curso diario de g_s bajo DH fue estadísticamente diferente del curso diario de g_s bajo CC. Sin embargo, la pendiente de la regresión ajustada a g_s vs. Ψ_L sólo fue ligeramente diferente para ambos tratamientos hídricos ($p=0,057$). El comportamiento estomático no había sido estudiado antes en esta variedad.

A pesar de que Grenache no se comportó de manera isohídrica en nuestro estudio, sí demostró ser una varie-

dad resistente al estrés hídrico, ya que las plantas en DH alcanzaron valores de Ψ_{PD} que no fueron significativamente diferentes de los valores CC de cualquier variedad. Este resultado está en concordancia con Schultz (2003), quien señaló que Grenache es resistente a la sequía. Otro estudio más actual mostró que el tipo de comportamiento casi isohídrico permite a Cabernet Sauvignon mantener una alta fotosíntesis y fotorrespiración. Esto da lugar a mayores tasas de flujo de electrones, y tal vez a evitar la fotoinhibición en condiciones de sequía (Hochberg *et al.*, 2013). Sin embargo, esto no fue exactamente lo que Pou *et al.* (2012) habían observado anteriormente, cuando compararon variedades isohídricas vs. anisohídricas y encontraron que el rendimiento anisohídrico era ventajoso bajo estrés hídrico moderado, como en el caso de la recuperación post riego.

La estrecha correlación encontrada entre g_s y k_L en este estudio, ya había sido observada por varios investigadores, en la vid y en otras especies (Zufferey *et al.*, 2011; Sperry y Pockman, 1993; Mencuccini y Comstock, 1999; Hubbard *et al.*, 2001; Schultz, 2003; Nardini y Salleo, 2000; Lovisolo *et al.*, 2010; Hugalde, 2011; Vila, 2011). Cuando la relación de g_s y k_L se correlacionó con el dpv, Grenache también mostró un comportamiento significativamente diferente a las otras variedades. En ese sentido, Buckley *et al.* (2003) explicaron en su modelo mecanístico la relación que existe entre g_s , K_L y dpv. Domec *et al.* (2009) señalaron que los comportamientos isohídrico y anisohídrico podrían explicarse por las diferencias en k_{plant} a medida que dpv varía cuando la disponibilidad de agua en el suelo se mantiene casi constante. Blackman *et al.* (2009) indicaron la importancia crucial de k_L en la determinación de g_s , y su sensibilidad al potencial hídrico. Por lo tanto, las variaciones que ocurran en el sistema hidráulico de la planta en respuesta a estrés hídrico, nunca deben dejarse de lado en estos estudios de isohídria- anisohídria (Domec y Johnson, 2012).

Llegamos a la conclusión de que la clasificación de las variedades de vid como isohídricas o anisohídricas, teniendo en cuenta su comportamiento estomático o sus valores de potencial hídrico en forma individual, no es completamente correcta. Es preciso señalar que el comportamiento que una variedad puede mostrar durante un experimento está sometido a varias condiciones que modifican este comportamiento. Las condiciones climáticas, los tratamientos hídricos y los potenciales hídricos del suelo y foliares, y el hecho de que la planta haya crecido en el campo o dentro de un invernáculo, son algunos ejemplos (Medrano *et al.*, 2003; Williams y Baeza, 2007; Chalmers, 2007; Poni *et al.*, 2007; Santesteban *et al.*, 2009; Lovisolo *et al.*, 2010; Chaves *et al.*, 2010; Collins *et al.*, 2010; Rogiers *et al.*, 2011; Pou *et al.*, 2012).

Esta y otras investigaciones han mostrado que las propiedades hidráulicas (como k_L) juegan un papel importante en estos mecanismos de regulación. También es posible que una combinación de ambas señales - hidráulicas y hormonales -, como la conductancia hidráulica (k_{H_2O}) y el ABA, permita a algunas especies cambiar de comportamiento isohídrico a anisohídrico (Domec y Johnson, 2012), en función de las circunstancias del entorno. Otro estudio,

en tomates, mostró que las plantas isohídricas lograron controlar su contenido relativo de agua (CRA) en forma más eficiente que su potencial hídrico, lo que sugiere que la elasticidad de la pared celular podría estar jugando un papel importante. Ellos explican que las plantas con alta elasticidad son más sensibles a la pérdida de agua, lo que indica que los estomas deben cerrarse (Sade *et al.*, 2012).

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer al equipo de Laboratorio de Viticultura en el INTA EEA Mendoza por su apoyo y colaboración durante este estudio. Queremos, además, agradecer especialmente a Rodolfo Martos, Angel de Biazzi, Dante Gamboa, Claudia Lucero y Marina Di Filippo.

Extendemos nuestro agradecimiento también al Laboratorio de Suelos del INTA EEA Mendoza, por los análisis realizados; y al INTA, por el soporte financiero.

BIBLIOGRAFÍA

- BLACKMAN, C. J.; BRODRIBB, T. J.; JORDAN G.J. 2009. Leaf hydraulics and drought stress: response, recovery and survivorship in four woody temperate plant species. *Plant cell and environment*, 32(11):1584–1595.
- BUCKLEY, T.N.; MOTT, K.A.; FARQUHAR, G.D. 2003. A hydro-mechanical and biochemical model of stomatal conductance. *Plant, cell and environment*. 26:1767-1785.
- CAMPBELL, G.S.; NORMAN, J.M. 1998. An introduction to environmental biophysics. Springer-Verlag. Second edition. New York. USA.
- CHALMERS, Y.M. 2007. Influence of sustained deficit irrigation on physiology and phenolic compounds in winegrapes and wine. PhD thesis, Adelaide University, Australia. <http://digital.library.adelaide.edu.au/dspace/bitstream/2440/50101/1/02whole.pdf> (Verificado: julio 2013)
- CHAVES, M.; TENHUNEN, J.D; HARLEY, P.; LANGE, O.L. 1987. Gas exchange studies in two Portuguese grapevine cultivars. *Physiologia plantarum* 70:639-647.
- CHAVES, M.; PEREIRA, J.S.; MAROCO, J. 2003. Understanding plant response to drought-from genes to the whole plant. *Functional plant biology* 30:239-264.
- CHAVES, M.; ZARROUK, O.; FRANCISCO, R.; COSTA, J.M.; SANTOS, T.; REGALADO, A.P.; RODRIGUES, M.L.; LOPES, C.M. 2010. Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Annals of botany*. 105:661-676.
- CHOUZOURI, A.; SCHULTZ, H.Z. 2005. Hydraulic anatomy, cavitation susceptibility and gas exchange of several grapevine cultivars of different geographic origin. *Acta Horticulturae ISHS* 689:325-331.
- COCHARD, H.; COLL, L.; LE ROUX, X.; AMÉGLIO, T. 2002. Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in Walnut. *Plant physiology* 128:282-290.
- COLLINS, M. J.; FUENTES, S.; BARLOW E. W. R. 2010. Partial rootzone drying and deficit irrigation increase stomatal sensitivity to vapour pressure deficit in anisohydric grapevines. *Functional Plant Biology* 37:128–138.
- CRUIZIAT, P.; COCHARD, H.; AMÉGLIO, T. 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science*. 59:723-752.
- DOMEC, J-C.; NOORMETS, A.; KING, J.S.; SUN, G.; MCNULTY, S.G.; GAVAZZI, M.J.; BOGGS, J.L.; TREASURE, E.A. 2009. Decoupling the influence of leaf and root hydraulic conductances on stomatal conductance and its sensitivity to vapour pressure deficit as soil dries in a drained loblolly pine plantation. *Plant cell and environment* 32:980-991.
- DOMEC, J-C.; JOHNSON, D.M. 2012. Does homeostasis or disturbance of homeostasis in minimum leaf water potential explain the isohydric versus anisohydric behaviour of *Vitis vinifera* L. cultivars? *Tree physiology* 00, 1-4. Commentary.
- FRANKS, P.; DRAKE, P.L.; FROEND, R.H. 2007. Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, cell and environment* 30:19-30.
- HIGGINS, S.S.; LARSEN, F.E.; BENDEL, R.B.; RADAMAKER, G.K.; BASSMAN, J.H.; BIDLAKE, W.R.; WIR, A.A. 1992. Comparative gas exchange characteristics of potted, glasshouse-grown almond, apple, fig, grape, olive, peach and Asian pear. *Scientia Horticulturae* 52(4):313-329.
- HOCHBERG, U.; DEGU, A.; FAIT A.; RACHMILEVITCH, S. 2013. Near isohydric grapevine cultivar displays higher photosynthetic efficiency and photorespiration rates under drought stress as compared with near anisohydric grapevine cultivar. *Physiol Plant*. 147(4):443-52.
- HUBBARD R.M.; RYAN, M.G.; STILLER, V.; SPERRY, J.S.. 2001. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine. *Plant Cell Environment*, 24:113-121.
- HUGALDE, I.P. 2011. Relaciones entre cavitación y cierre estomático en vides sometidas a déficit hídrico: Mendoza, Universidad Nacional de Cuyo. Facultad de Ciencias Agrarias. Tesis de Maestría. Dirección URL del informe: (<http://bdigital.uncu.edu.ar/4290>). (Verificado: julio 2013).
- JONES, H.G.; SOUTHERLAND, R.A.1991. Stomatal control of xylem embolism. *Plant and cell environment* 14:607-612.
- LOVISOLO, C.; HARTUNG, W.; SCHUBERT, A. 2002. Whole-plant hydraulic conductance and root to shoot flow of ABA acid are independently affected by water stress in grapevines. *Functional plant biology* 29:1349-1356.
- LOVISOLO, C.; PERRONE, I.; CARRA, A.; FERRANDINO, A.; FLEXAS, J.; MEDRANO, H.; SCHUBERT, A. 2010. Drought induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs and their hydraulic and non-hydraulic interaction at their whole-plant level: a physiological and molecular update. *Functional plant biology* 37:98-16.
- MENCUCCINI, M.; COMSTOCK, J. 1999. Variability in hydraulic architecture and gas exchange of common bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars under well-watered conditions: interactions with leaf size. *Australian journal of plant physiology*. 26(2):115-124.
- MEDRANO, H; ESCALONA, J.M.; CIFRE, J.; BOTA, J.; FLEXAS, J. 2003. A ten-year study on the physiology of two Spanish grapevine cultivars under field conditions: effects of water availability from leaf photosynthesis to grape yield and quality. *Functional Plant Biology* 30:607–619.
- NARDINI, A.; SALLEO, S. 2000. Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventing xylem cavitation? *Trees* 15:14-24.
- PONI, S.; BERNIZZONI, F.; CIVARDI, S. 2007. Response of Sangiovese grapevines to partial rootzone drying: gas-exchange, growth and grape composition. *Scientia Horticulturae* 114:96–103.

- POU, A.; MEDRANO, H.; TOMÁS, M.; MARTORELL RIBAS-CARBÓ, M.; FLEXAS, J. 2012. Anisohydric behaviour in grapevines results in better performance under moderate water stress and recovery than isohydric behaviour. *Plant soil*, 359:335-349.
- ROGIERS, S.Y.; GREER, D.H.; HUTTON, R.J.; LANDSBERG J.J. 2009. Does night-time transpiration contribute to anisohydric behaviour in a *Vitis vinifera* cultivar? *Journal of Experimental Botany* 60(13):3751–3763.
- ROGIERS, S.Y.; GREER, D.H.; HATFIELD, J.M.; HUTTON, R.J.; CLARKE, S.J.; HUTCHINSON, P.A.; SOMERS, A. 2011. Stomatal response of anisohydric grapevine cultivar to evaporative demand, available soil moisture and abscisic acid. *Tree physiology* 32:249-261.
- SADE N., GEBREMEDHIN A., MOSHELION M. 2012. Risk taking plants. Anisohydric behaviour as a stress resistance trait. *Plant signaling and behavior*. 7:767-770.
- SANTESTEBAN, L.G.; MIRANDA, C.; ROYO, J.B. 2009. Effect of water deficit and rewatering on leaf gas exchange and transpiration decline of excised leaves of four grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae* 121:434–439.
- SCHULTZ, H.R. 2003. Differences in hydraulic architecture account for near isohydric and anisohydric behaviour of two field grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, Cell and Environment*. 26(8):1393-1405.
- SOAR, C.J.; SPEIRS, J.; MAFFEI, S.M.; PENROSE, A.B.; MCCARTHY, M.G.; LOVEYS, B.R. 2006. Grape vine varieties Shiraz and Grenache differ in their stomatal response to VPD : apparent links with ABA physiology and gene expression in leaf tissue. *Australian journal of grape and wine research* 12:2-12.
- SPERRY, J.; POCKMAN W.T. 1993. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environment* 16:279-287.
- SPERRY, J.; SALIENDRA, N.Z. 1994. Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant Cell and Environment* 17:1233-1241.
- TARDIEU, F.; SIMONNEAU T. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviors. *Journal of experimental botany* 49:419-432.
- TURNER, N.; SCHULZE, E.D.; GOLLAN, T. 1984. The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. *Oecologia* 63:338-342.
- TYREE, M.T.; COCHARD, H.; CRUIZIAT, P.; SINCLAIR, B.; AMEGLIO, T. 1993. Drought-induced leaf shedding in walnut: evidence for vulnerability segmentation. *Plant, Cell & Environment* 16(7):879–882.
- TYREE, M.; ZIMMERMANN M. 2002. Xylem structure and the ascent of sap, Springer Germany. second edition, 283 pages.
- VAN DEN HONERT, T.H. 1948. Water transport in plants as a catenary process. *Discussions of the Faraday Society* 3:146-53.
- VANDELEUR, R.K.; MAYO, G.; SHELDEN, M.C.; GILLIHAM, M.; KAISER, B.N.; TYERMAN, S.D. 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 Physiology* 149:445–460.
- VILA, H. 2011. Regulación de la hidratación y la turgencia foliares por mecanismos evitadores del estrés, y resistencia a déficit hídrico en vid: Modelo vs. experimentos (Tesis de Doctorado). Mendoza, Universidad Nacional de Cuyo. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo. Facultad de Ciencias Médicas. Dirección URL del informe: <http://bdigital.uncu.edu.ar/4367> (Verificado: julio 2013)
- VILAGROSA, A.; BELLOT, J.; VALLEJO, V.R.; GIL-PELEGRIN, E. 2003. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of experimental botany*. 54(390):2015-2024.
- WILLIAMS, L.E.; BAEZA, P. 2007. Relationships among ambient temperature and vapor pressure deficit and leaf and stem water potentials of fully irrigated, field-grown grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture* 58:173–181.
- ZUFFEREY, V.; COCHARD, H.; AMEGLIO, T.; SPRING, J.-L.; VIRET, O. 2011. Diurnal cycles of embolism formation and repair in petioles of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Chasselas). *Journal of Experimental Botany* 62(11):3885-3894.