



Universitat
de les Illes Balears

TRABAJO DE FIN DE GRADO

EFFECTOS DEL DESARROLLO DEL FRUTO EN LA FOTOSÍNTESIS NETA Y TRANSPIRACIÓN DE PLANTA ENTERA

Miquel Rosselló Gelabert

Grado de Biología

Facultad de Biología

Año Académico 2020-21

EFFECTOS DEL DESARROLLO DEL FRUTO EN LA FOTOSÍNTESIS NETA Y TRANSPIRACIÓN DE PLANTA ENTERA

Miquel Rosselló Gelabert

Trabajo de Fin de Grado

Facultad de Biología

Universidad de las Illes Balears

Año Académico 2020-21

Palabras clave del trabajo:

Fotosíntesis, transpiración, viña, fruto, EUA.

Nombre Tutor/Tutora del Trabajo: Hipólito Medrano Gil

Se autoriza la Universidad a incluir este trabajo en el Repositorio Institucional para su consulta en acceso abierto y difusión en línea, con fines exclusivamente académicos y de investigación

Autor		Tutor	
Sí	No	Sí	No
<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

Resumen

La fotosíntesis, como proceso básico de producción de carbohidratos es también la base de la producción vegetal. Su importancia ha promovido la determinación en hoja en todo tipo de plantas y cultivos. Sin embargo, las fuertes limitaciones metodológicas ligadas a la determinación de los flujos de gases en la masa foliar se han limitado mayoritariamente a las medidas a nivel de hoja. La relación entre estas medidas instantáneas y el balance global de carbono de la planta o su crecimiento neto no es siempre clara, aunque conceptualmente sea evidente.

Desde 2016 se han hecho medidas de intercambio de gases (fotosíntesis, respiración y transpiración) de planta entera en vid en el campus de la UIB demostrando la utilidad del equipamiento disponible. El análisis de los resultados obtenidos en estos estudios ha permitido avanzar en el conocimiento de la ecofisiología de la planta entera y además ha indicado una fuerte influencia del desarrollo del fruto (racimo) en los flujos de fotosíntesis neta y transpiración de las plantas de vid.

El presente trabajo fue diseñado para conocer el peso del fruto en los flujos de fotosíntesis neta y transpiración en planta entera mediante medidas sucesivas en plantas con fruto y en estas mismas plantas una vez extraído el fruto. Los resultados ofrecen un avance en el diseño de un sistema que permita estudiar esta fotosíntesis neta y transpiración en planta entera además de una interesante contribución en la valoración del efecto del desarrollo del fruto en la fotosíntesis neta de la planta entera.

Resum

La fotosíntesis, com a procés bàsic vital de producció de carbohidrats es també la base de la producció vegetal. La seva importància ha promogut la determinació en fulla a tot tipus de plantes i cultius. No obstant, les fortes limitacions metodològiques lligades a la determinació dels fluxes de gasos en la masa foliar s'han limitat majoritàriament a les mesures a nivell de fulla. La relació entre aquestes mesures instantànies i el balanç global de carboni de la planta o el seu creixement net no es sempre clar, encara que conceptualment sigui evident.

Des de 2016 s'han fet mesures d'intercanvi de gasos (fotosíntesis, respiració i transpiració) de planta sencera en vinya al campus de la UIB demostrant la utilitat del equipament disponible. L'anàlisi dels resultats obtinguts en aquests estudis han permès avançar en el coneixement de la ecofisiologia de la planta sencera i a més ha indicat una forta influència del desenvolupament del fruit (ràim) en els fluxos de fotosíntesis neta i transpiració de les plantes de vinya.

El present treball va ser dissenyat per a conèixer el pes del desenvolupament del fruit sobre els fluxos de fotosíntesis neta i transpiració a planta sencera mitjançant mesures successives en plantes amb fruit i sobre aquestes mateixes plantes una vegada extret el fruit. Els resultats ofereixen un avanç en el disseny d'un sistema que permeti estudiar aquesta fotosíntesis neta i transpiració a planta sencera a més de una interessant contribució en la valoració de l'efecte del desenvolupament del fruit en la fotosíntesis neta de la planta sencera.

Abstract

Photosynthesis, as the basic process of carbohydrate production, is also the basis of plant production. Its importance has promoted leaf determination in all types of plants and crops. However, the strong methodological limitations linked to the determination of gas fluxes in the leaf mass have been mostly limited to measurements at leaf level. The relationship between these instantaneous measurements and the overall carbon balance of the plant or its net growth is not always clear, although it is conceptually obvious.

Since 2016, whole-plant gas exchange measurements (photosynthesis, respiration and transpiration) have been made on grapevine on the UIB campus demonstrating the usefulness of the available equipment. The analysis of the results obtained in these studies has advanced the knowledge of whole plant ecophysiology and has also indicated a strong influence of fruit (bunch) development on net photosynthesis and transpiration fluxes in grapevine plants.

The present work was designed to determine the weight of fruit development on net photosynthesis and transpiration fluxes in whole plant by successive measurements on plants with fruit and on these same plants after fruit removal. The results offer an advance in the design of a system to study this net photosynthesis and whole-plant transpiration as well as an interesting contribution to the assessment of the effect of fruit development on whole-plant net photosynthesis.

Índice

Introducción.....	4
Objetivos	5
Materiales y métodos	6
Material vegetal y lugar de estudio.....	6
Diseño experimental	6
Condiciones experimentales	7
Análisis de datos.....	10
Resultados	10
Análisis de las curvas diarias de fotosíntesis y transpiración en planta entera	10
Integrales diarias de asimilación de carbono, gasto de agua y EUA	15
Determinación de la transpiración nocturna en planta entera.....	20
Producción de biomasa, gasto hídrico y EUA	21
Discusión.....	22
Conclusiones.....	25
Bibliografía	26

Introducción

Los estudios, simulaciones y predicciones sobre el cambio climático a nivel global predicen una incertidumbre en la disponibilidad de aguas para las plantas (en suelo), además de un incremento progresivo en la temperatura de la zona Mediterránea (Cramer et al., 2018; Lionello et al., 2014). Esto permite prever una mayor escasez en el agua disponible para regar los cultivos a la vez que un aumento de las pérdidas de agua por transpiración debido a las altas temperaturas. El agua es un recurso indispensable para la asimilación de carbono mediante la fotosíntesis y para gran parte de sus procesos fisiológicos. La necesidad de este recurso y su progresiva escasez ha promovido muchos estudios sobre la eficiencia en el uso de agua en las plantas y la sostenibilidad de los cultivos en zonas semiáridas (Costa et al., 2016). La eficiencia en el uso del agua (EUA) es el ratio entre la producción (gramos de biomasa) y el gasto de agua (litros) que la planta realiza para dicha producción. Esta eficiencia puede medirse como producto final (Kilos de cosecha / m³ de agua), a nivel de hoja en medidas instantáneas de la fotosíntesis y la transpiración (Douthe et al., 2018; Medrano et al., 2012). La determinación de la EUA permite comparar cultivos, variedades, tratamientos, dosis de riego, etc. y valorar las mejoras posibles de dicha eficiencia y valorar el papel de los procesos fisiológicos que permiten mejorar dicha eficiencia.

Históricamente la EUA, al igual que la fotosíntesis, se ha medido directamente de las hojas de la planta mediante el uso de equipos portátiles de medida del flujo de gases (CO₂, vapor de agua) mediante analizadores de la concentración de dichos gases por infrarrojo (IRGAs). Habitualmente estas medidas se han extrapolado a la planta entera teniendo en cuenta el área foliar de esta. Sin embargo, se ha demostrado que, esta extrapolación no es del todo correcta debido a que estas medidas son muy dependientes de la posición de la hoja dentro de la planta y la hora del día en que se realiza la determinación (Escalona et al., 2003). A su vez, la fotosíntesis total de una planta de viña expresada sobre área foliar suele dar números más bajos que los obtenidos en medidas de hojas individuales (Poni et al., 2009). Además de esto, factores como el envejecimiento de la hoja o la presencia de órganos como frutos, ramas o el tronco, dificultan la extrapolación de hojas individuales a organismo entero (Escalona et al., 2003; Poni et al., 1997). La mayor parte de la información referente al intercambio de CO₂ en viña está obtenida en base a medidas instantáneas en hojas, y por otra parte, la información que encontramos sobre la cuantificación de flujos de CO₂ en frutos en condiciones de campo son muy escasos (Hernández-Montes et al., 2020) y muchos de estos de estudios sobre la contribución del fruto al balance de carbono fueron llevados a cabo mediante plantas en macetas en condiciones controladas (Ollat & Gaudillere, 2000).

En la planta, los frutos en crecimiento y maduración, se comportan como un gran sumidero de los hidratos de carbono recién asimilados en la fotosíntesis y suele presentar un efecto estimulante sobre la tasa de asimilación (Li et al., 2021). Sin embargo, a nivel de planta entera, el fruto es un órgano que supone una carga respiratoria en el balance de la planta entera. La valoración y cuantificación de la respiración del fruto y sus efectos en el balance de carbono de la planta han sido recientemente estudiados en nuestro grupo en base a medidas instantáneas de intercambio de gases en hojas y frutos (Hernández-Montes et al., 2020).

Debido a estos factores, cuando se calcula la EUA en base a la fotosíntesis y transpiración en hojas de plantas como la viña, las variaciones que encontramos debido a la posición o el envejecimiento de la hoja, y las diferentes estructuras que encontramos, (tallos, frutos o zarcillos), no sabemos con exactitud la magnitud del error que cometemos. Por eso este trabajo plantea un sistema de medición de la EUA y de fotosíntesis en planta entera en viña estudiando y determinando en planta entera como sujeto, en lugar de hacer extrapolaciones con las medidas obtenidas de las hojas y a su área foliar. Además de esto, para observar el impacto que tienen la presencia de racimos en la EUA, el experimento se realizará comparando los resultados de las plantas con fruto y el día siguiente a la extracción del fruto.

Objetivos

En base a los antecedentes reflejados en la introducción, y en el interés de disponer de datos de EUA en planta entera, los objetivos propuestos para este trabajo son:

1. Determinar los flujos de fotosíntesis y de transpiración en planta entera.
2. Estudiar cómo estos flujos cambian y se ven afectados por la presencia o no de fruto.
3. Comparar el efecto del fruto en la respuesta de la fotosíntesis a la radiación de luz en planta entera.

Materiales y métodos

Material vegetal y lugar de estudio

Las medidas se tomaron en plantas de vid del viñedo del campo experimental de la Universidad de las Islas Baleares plantado en el año 2009. Las plantas usadas para este experimento fueron plantas de viña (*Vitis vinífera*) de la variedad Garnacha. Estas se plantaron siguiendo una orientación Norte-Sur con 1 metro de espaciado y en un campo de hileras separadas por 2,5 metros entre estas. Las plantas observadas fueron escogidas todas de la misma hilera.



Fotografía 1 Campo experimental de la UIB con *Vitis vinífera* plantadas.

Diseño experimental

Para las medidas de fotosíntesis neta y transpiración en planta entera se usaron tres cámaras de 3,36 m³ cada una recubiertas por un film de plástico (RX 140-Propafilm™). El flujo de aire (Series 641 Air Velocity Transmitter, Dwyer, IN, United States) de 278 mol min⁻¹ (F) que pasaba a través de cada cámara fue mantenido uniforme durante las mediciones. Este flujo se mantuvo mediante una turbina de aire constante (S & P 500) alimentado por una tubería de Ø = 165 mm que cogía el aire atmosférico de fuera de las cámaras. Este aire era bombeado (TD4x2 type NA, Braislford Pumps, United States) con un flujo de 0.5-1 L min⁻¹ alimentando un analizador de gases (Li-840, Li-Cor, Inc., Lincoln, NE, United States) calibrado. El flujo de aire entrante y saliente eran medidos durante cinco minutos consecutivos alternando entre las diferentes cámaras para obtener las concentraciones de CO₂ y de vapor de agua. Dichas concentraciones, junto con el flujo y el área foliar de cada planta permitieron calcular la fotosíntesis (A_n) y la transpiración (E) de cada planta mediante el uso de las siguientes fórmulas.



Fotografía 2 Cámaras conectadas a las turbinas de aire.

$$A_n = F (C_e - C_0)/L_a$$

$$E = F (W_0 - W_e)/L_a$$

Donde F es el flujo de aire a través de cada cámara, C_e y W_e la $[CO_2]$ y $[H_2O]$ entrando a cada cámara y C_0 y W_0 la $[CO_2]$ y $[H_2O]$ saliendo de cada cámara y L_a el área foliar de cada planta. El área foliar de cada planta fue estimado mediante la metodología propuesta en Sanchez-de-Miguel et al., 2010.

La temperatura del aire fue medida usando un termopar de tipo K (RoHS, modelo TP-01) colocado en la parte superior de la cámara. La temperatura atmosférica fue registrada mediante una estación meteorológica próxima (leer el siguiente apartado) situada a unos 50 m de las cámaras. La diferencia entre temperatura dentro y fuera de la cámara oscilaba entre 4 y 5°C.

Algunas de estas oscilaciones fueron debidas a que el termopar recibía directamente la luz del sol, con lo cual se podría calentar más de la cuenta y dar lecturas superiores a las reales.

Los resultados obtenidos se refieren al flujo de gases en la parte aérea de la planta, puesto que la actividad de las raíces no se tiene en cuenta, de forma que al referirnos a la “planta entera” nos estamos refiriendo en realidad a la parte aérea de esta.

Condiciones experimentales

El presente trabajo fue llevado a cabo durante el mes de Julio de 2020. A principios de mes las cámaras fueron instaladas alrededor de los individuos elegidos y durante todo el mes se hicieron mediciones tanto dentro como fuera de la cámara. Las mediciones interiores fueron tomadas mediante los sensores explicados en el apartado de diseño experimental. Las mediciones climatológicas exteriores fueron tomadas mediante una estación meteorológica automatizada localizada en el campo



Fotografía 3 Cámaras conectadas a las turbinas de aire.



Fotografía 4 Cámara de 3,36 m3 recubierta por un film de plástico (RX 140-PropafilmTM).

experimental (Meteodata, 3000, Geonica). En la siguiente tabla (Tabla 1) se pueden observar las condiciones generales del mes de Julio.

Tabla 1 Datos meteorológicos del mes de Julio del año 2020.

Mes	Temperatura (°C)		Humedad (%)		Presión de vapor		Rad. Sol.		Precip. (mm)
	Máx.	Mín.	Máx.	Mín.	Máx.	Mín.	Máx.	Acumulada	
Julio	38,8	16,8	93	21,5	68,17	19,565	1168,5	408103,5	1,7

En la siguiente tabla (Tabla 2) se pueden observar las condiciones climáticas que hubo durante los días en que se llevaron a cabo las mediciones.

Tabla 2 Datos meteorológicos de los días 13 y 15 del mes de Julio del año 2020

Dia	Temperatura (°C)		Humedad (%)		Presión de vapor		Rad. Sol.		Precip. (mm)
	Máx.	Mín.	Máx.	Mín.	Máx.	Mín.	Máx.	Acumulada	
13	32	19,75	74,5	32	47,26	23,38	859,5	13966,5	0
15	29,9	18,3	88	34	42,055	21,43	954	14844,0	0

En la siguiente tabla (Tabla 3) se puede observar las características de las plantas observadas. El área foliar se obtuvo mediante el proceso de Lopes y Pinto revisado en 2010 (Sanchez-de-Miguel et al., 2010).

Tabla 3 Características de las plantas estudiadas.

Planta	Área Foliar (m ²)	Peso Fresco Racimos (g)	Peso Seco Racimos (g)	Peso Fresco Medio Racimo (g)	Peso Seco Medio Racimo (g)	Núm. Racimos
1	4,38	5616,8	627,2	325,4	37,4	17
2	7,16	4782,6	570,4	335,7	37,5	14
3	5,08	5799,4	675,3	389,9	44,3	15

En la siguiente tabla (Tabla 4) podemos observar cuantos gramos de uva había por metro cuadrado de hoja en cada una de las tres plantas antes de cortar el fruto.

Tabla 4 Tabla con los gramos de uva por metro cuadrado de hoja en cada una de las tres plantas observadas en el estudio antes de la poda del fruto.

Planta	Gramo de uva/m ² hoja
1	1282,374429
2	667,9608939
3	1141,614173

En las siguientes figuras (figuras 1 y 2) podemos observar de manera más concreta las condiciones meteorológicas en función de la hora del día en los días en que se llevaron a cabo las mediciones. Los valores registrados siguen el patrón clásico de un día de verano en el área mediterránea, con una desviación puntual en ambas, debido a que una nube provocó una bajada puntual en la radiación captada por el sensor.

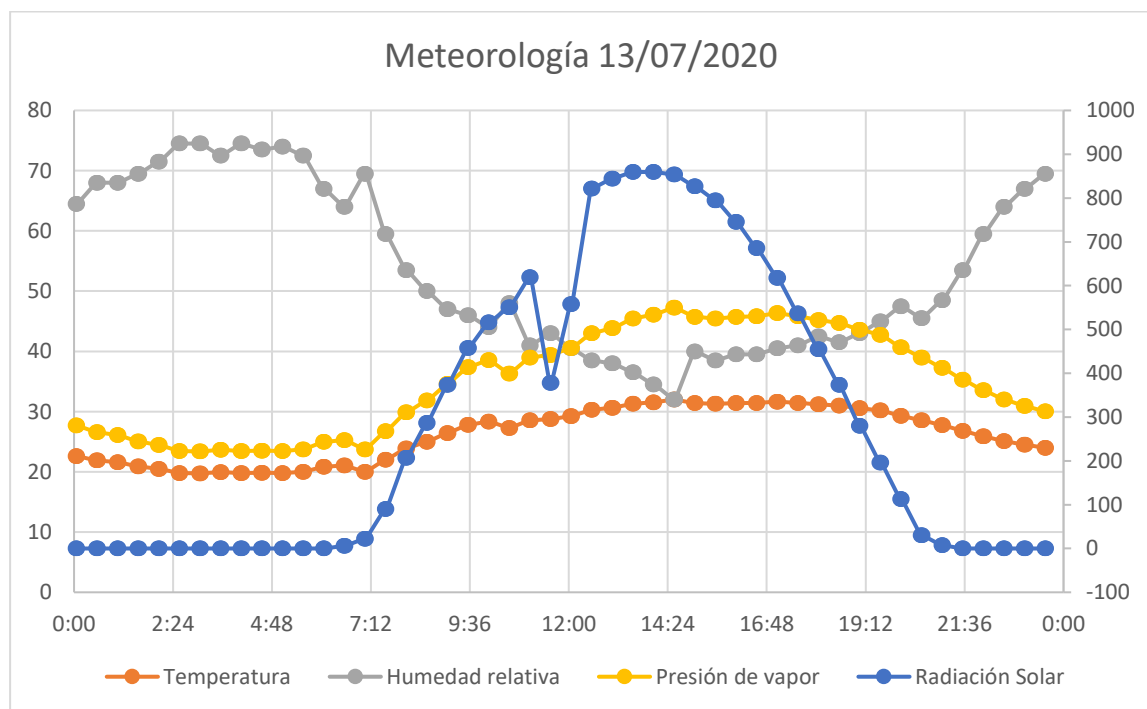


Figura 1 Datos meteorológicos del día 13/07/2020 mostrando la temperatura, la humedad relativa, la presión de vapor y la radiación solar. Las precipitaciones fueron nulas.

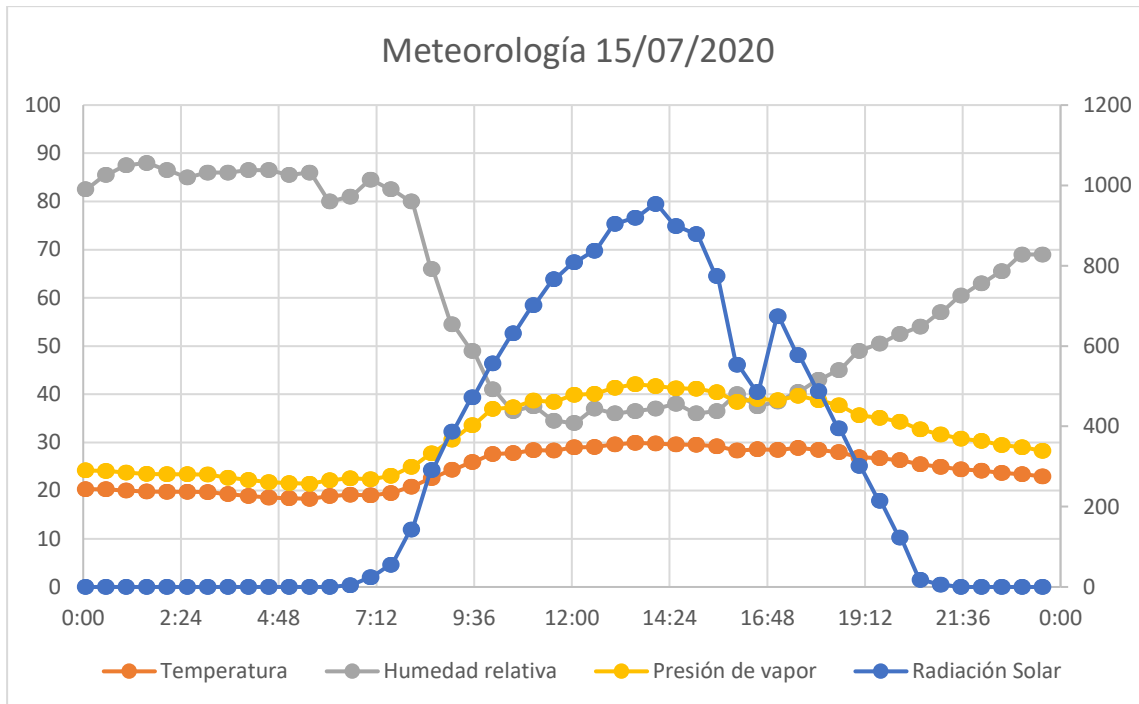


Figura 2 Datos meteorológicos del día 15/07/2020 mostrando la temperatura, la humedad relativa, la presión de vapor y la radiación solar. Las precipitaciones fueron 0.

Análisis de datos

El análisis de resultados se ha realizado cámara por cámara dada la limitación a tres cámaras disponibles y, en la mayor parte de los parámetros analizados, se ha optado por presentarlos directamente en forma de tablas y figuras. Solamente cuando se han hecho promedios de las tres cámaras se ha podido mostrar el error estadístico de los resultados.

Resultados

Los resultados hallados en las mediciones obtenidas en las tres cámaras han sido analizados en profundidad para exponerlos en una serie de figuras y tablas que nos permitirán entender mejor el efecto que supone el fruto para la planta y cómo la pérdida o desaparición de este afecta al funcionamiento de la planta entera en cuanto a fotosíntesis, transpiración, respiración y eficiencia en el uso de agua.

Análisis de las curvas diarias de fotosíntesis y transpiración en planta entera

Los resultados obtenidos a diferentes horas del día se han analizado estudiando la correspondencia entre la hora y la tasa de fotosíntesis, transpiración y respiración puntual

hasta formar una curva de respiración y transpiración con la forma de campana característica de un ciclo de 24 horas.

En las primeras gráficas (figura 3, 4 y 5) se pueden observar los ciclos diarios de la fotosíntesis en $\mu\text{mol CO}_2 / \text{m}^2$ y de la transpiración en $\text{mmol H}_2\text{O} / \text{m}^2$ de las tres plantas estudiadas. Estas curvas muestran un ciclo diario típico, siguiendo la curva de intensidad de radiación a lo largo del día, con forma de campana en la que la fotosíntesis aumenta a medida que aumenta la luz a lo largo del día y que disminuye por la tarde. También encontramos que hay más ruido e interferencias en las primeras horas de medición, con la salida del sol, conforme a lo encontrado por otros autores (Patil et al., 2014).

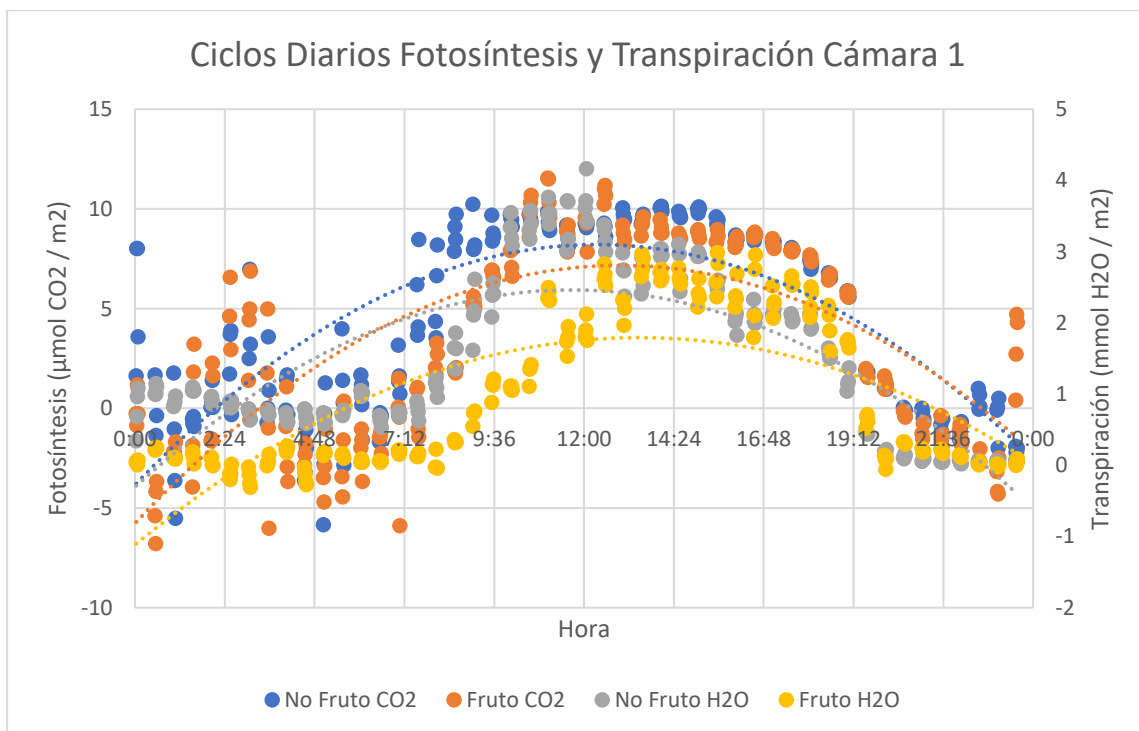


Figura 3 Comparativa de fotosíntesis y la transpiración de la planta en la cámara 1 antes y después de la recolección del fruto en función a la hora del día. (Azul con fruto CO₂. Naranja sin fruto CO₂. Amarillo con fruto H₂O. Gris sin fruto H₂O).

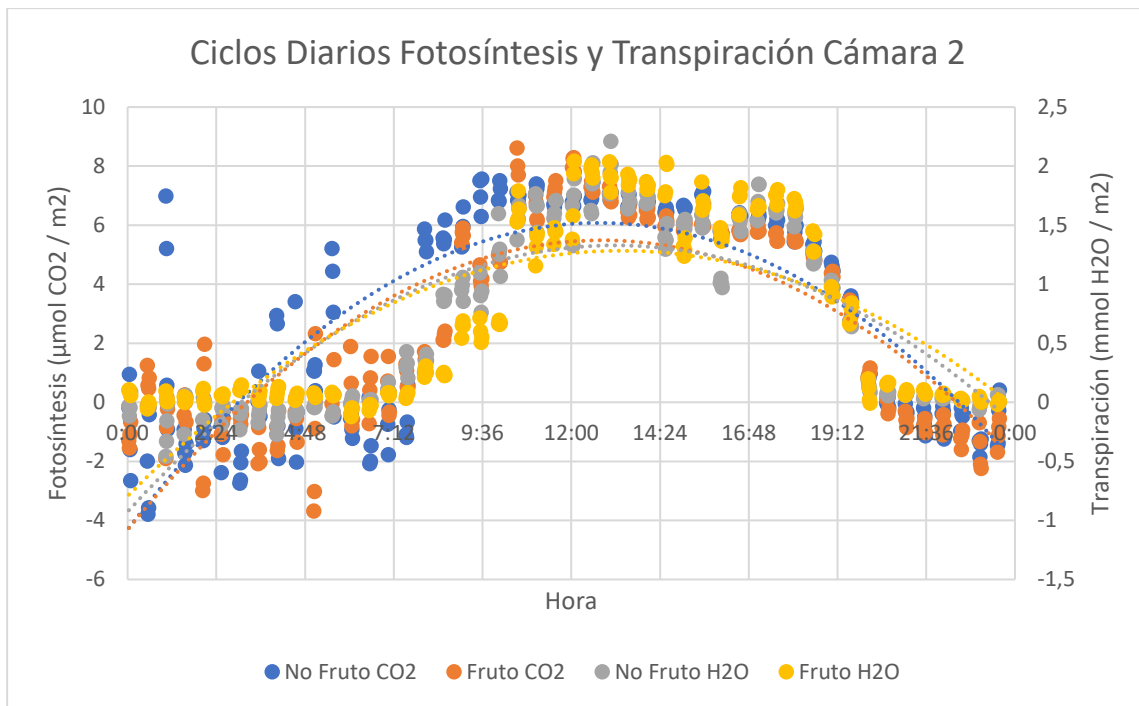


Figura 4 Comparativa de fotosíntesis y la transpiración de la planta en la cámara 2 antes y después de la recolección del fruto en función a la hora del día. (Azul con fruto CO2. Naranja sin fruto CO2. Amarillo con fruto H2O. Gris sin fruto H2O).

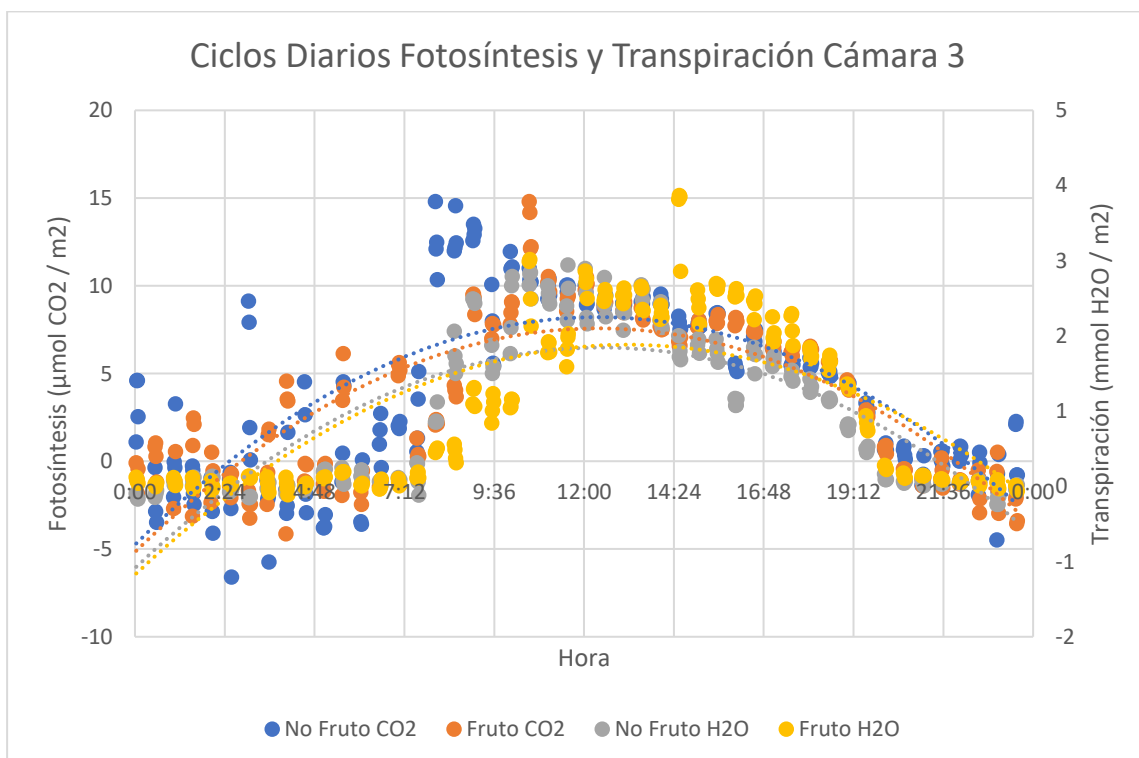


Figura 5 Comparativa de fotosíntesis y la transpiración de la planta en la cámara 3 antes y después de la recolección del fruto en función a la hora del día. (Azul con fruto CO2. Naranja sin fruto CO2. Amarillo con fruto H2O. Gris sin fruto H2O).

Comparando los valores de Fotosíntesis neta y transpiración, se han calculado los valores de la eficiencia en el uso del agua para todos los valores registrados. A partir de estos cocientes se obtiene la variación de la eficiencia en el uso del agua (en biomasa (g) / agua (L)) de la planta entera a lo largo del día. Como puede observarse en la línea naranja (eficiencia del uso del agua media de las tres plantas) esta eficiencia se mantiene bastante uniforme a lo largo de las horas centrales del día (Figuras 6 y 7) independientemente de si la planta tiene o no fruto.

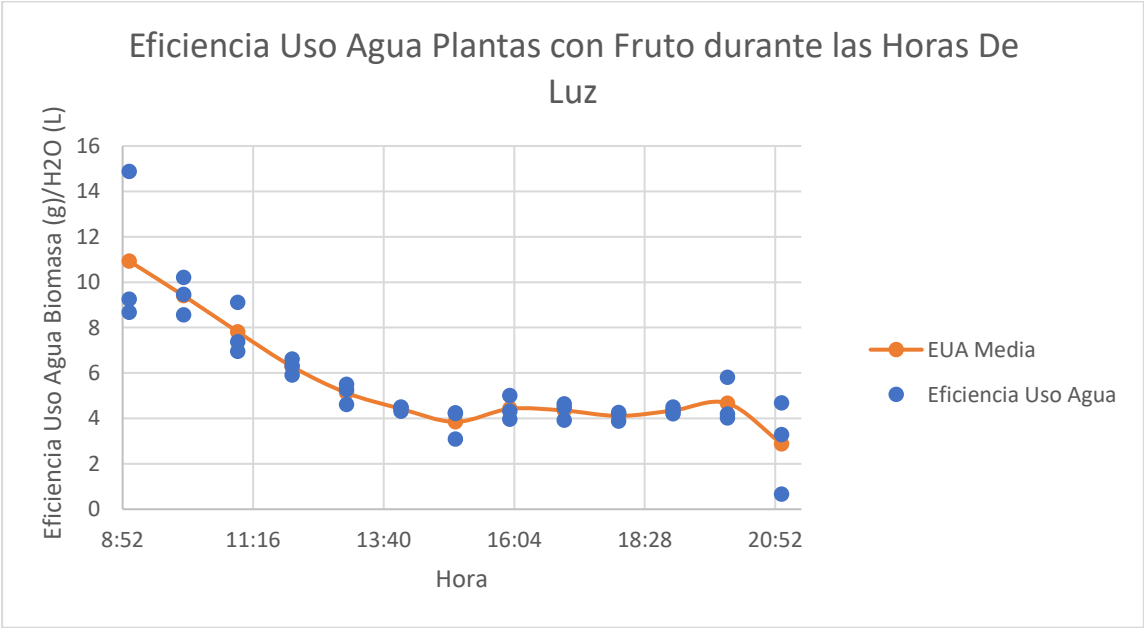


Figura 6 Eficiencia del uso del agua de las plantas con fruto según la hora durante las horas de luz.

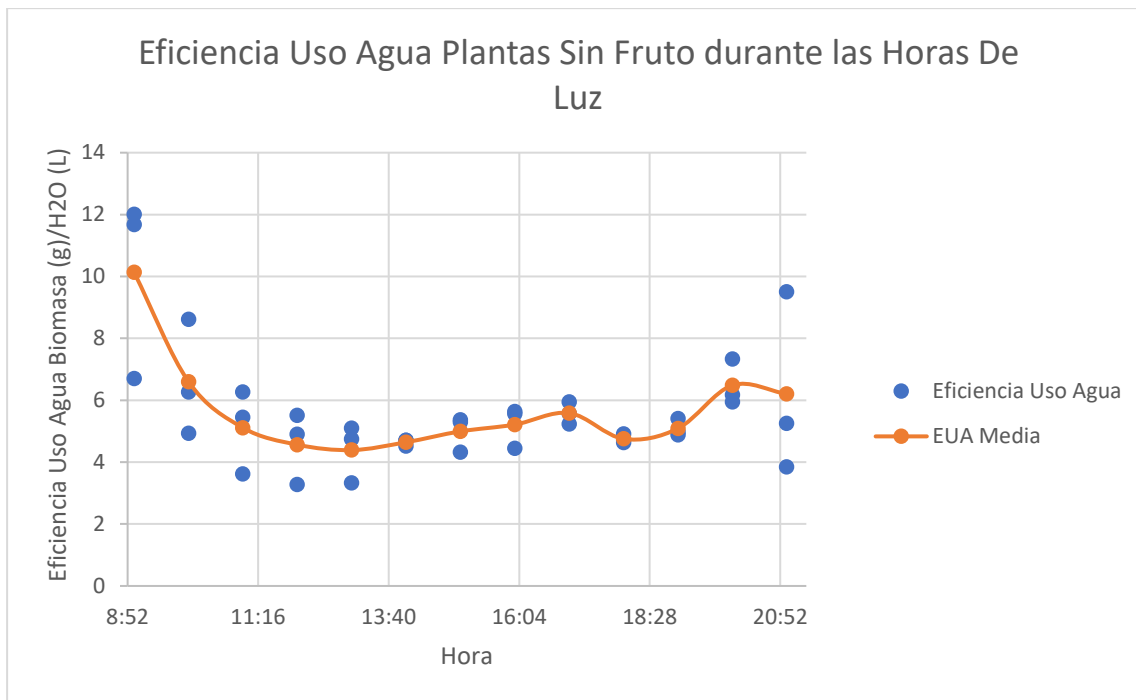


Figura 7 Eficiencia del uso de agua de las plantas sin fruto según la hora durante las horas de luz.

Los resultados obtenidos a diferentes intensidades de luz por la mañana se han analizado estudiando la correspondencia entre intensidad de flujo luminoso y tasa de fotosíntesis en forma similar a lo que se entiende como una “curva de respuesta a la luz”. En estas curvas, se calcularon los parámetros que habitualmente se utilizan para calcular la respuesta de la hoja a diferentes intensidades de luz.

En la siguiente tabla (Tabla 5) podemos observar las diferencias en la respiración oscura (ordenada en el origen), punto de compensación de la luz (intensidad de la luz con fotosíntesis equivalente a la respiración), eficiencia de la planta entera (pendiente inicial de la curva) respecto al flujo luminoso y la fijación de carbono neta en el punto de saturación de la curva. Estos valores se han calculado tanto para las plantas con fruto como para las plantas una vez escindido este.

Tabla 5 Respiración oscura, punto de compensación de la luz, eficiencia de la luz y fijación de carbono en el punto de saturación en plantas con y sin fruto.

	Respiración oscura ($\mu\text{mol CO}_2 / \text{m}^2$)	Punto de compensación (PAR)	Eficiencia luz	A Max ($\mu\text{mol CO}_2 / \text{m}^2$)
Fruto	-16,77	19,03	0,053	23,77

No fruto	-11,22	9,23	0,086	26,45
----------	--------	------	-------	-------

Como puede apreciarse, la respiración oscura de la planta, es decir, la cantidad de CO₂ neto que la parte aérea de la planta emite al exterior cuando no hay luz, es mucho mayor (casi un 50%) en las plantas con fruto que en las plantas sin fruto, siendo esto un claro indicio de la cantidad de CO₂ que se respira por los frutos.

Respecto al punto de compensación de la luz, encontramos que es claramente inferior (menos de la mitad) en las plantas sin fruto. Esto significa que la cantidad de luz PAR necesaria para que el balance neto entre CO₂ absorbido y CO₂ liberado sea cero es menor.

En cuanto a la eficiencia cuántica (pendiente inicial) en las plantas con fruto, resulta claramente inferior en las plantas con fruto. En la estimación de la respiración, y el punto de compensación, se utilizan valores de intensidad bajos, pero en el caso de la eficiencia se integran valores más elevados de la intensidad luminosa.

Respecto a los valores de fotosíntesis máxima, resulta claramente mayor en las plantas sin fruto, quedando marcado cómo el fruto, en respiración continua a lo largo del día, afecta la tasa neta de fotosíntesis de la planta.

Integrales diarias de asimilación de carbono, gasto de agua y EUA

Los valores registrados permiten calcular la integral de fotosíntesis y transpiración a lo largo de cada uno de estos ciclos.

En la siguiente tabla (Tabla 6) podemos observar el total de CO₂ fijado por metro cuadrado de hoja a lo largo del día por las plantas con y sin fruto. También podemos observar el aumento de CO₂ fijado en porcentaje al quitar este fruto.

Tabla 6 Total de CO₂ fijado por las plantas por metro cuadrado de hoja durante un día entero antes y después de quitar el fruto y el aumento de fijación de CO₂ porcentual al quitarse este fruto.

CO ₂ fijado día (g) / Área Foliar (m ²)	Cámara 1	Cámara 2	Cámara 3
Fruto	2,93	1,36	2,66
No Fruto	3,81	1,57	3,08
Incremento de la fijación (%)	30,23	15,08	15,67

Se observa un gran aumento del CO₂ fijado por planta a lo largo del día cuando el fruto es extraído, con aumentos de hasta el 30%. Esto nos muestra la importancia de los frutos como sumideros de carbono que, como se esperaba, también ejercen un efecto negativo sobre el carbono neto que la planta fija a lo largo del día.

En la siguiente tabla (Tabla 7) podemos observar la transpiración por metro cuadrado de hoja de la planta a lo largo del día cuando tienen y cuando no tienen fruto. También podemos observar la diferencia de transpiración en porcentaje al quitar este fruto.

Tabla 7 Total de H₂O transpirado por las plantas por metro cuadrado de hoja durante un día entero antes y después de quitar el fruto y la diferencia porcentual de transpiración porcentual al quitarse este fruto.

H₂O transpirado día (L) / Área Foliar (m²)	Cámara 1	Cámara 2	Cámara 3
Fruto	0,310	0,134	0,273
No Fruto	0,470	0,132	0,254
Incremento de la transpiración (%)	51,91	-2,20	-6,97

En este caso, al comparar los datos entre plantas con y sin fruto en función del área foliar de cada planta, los resultados muestran efectos del fruto dispares en función del área foliar total. En la primera cámara encontramos que hay un aumento de más del 50% en cuanto al agua transpirada al quitar el fruto, mientras que en las cámaras 2 y 3 encontramos que el agua transpirada disminuye de manera muy poco perceptible, no llegando al 10%. Este efecto de área foliar parece asociado a que la cámara 1 es la que menor área foliar tiene y la que mayor disparidad muestra entre medidas, mientras que la de la cámara 2 es la que mayor área foliar tiene y la que menor disparidad muestra. La explicación podría estar en el hecho de que la menor densidad de hojas en la cámara puede suponer una circulación del aire más favorecida y por tanto una menor capa limitante para la transpiración, aunque la presencia o no del fruto no debería cambiar tanto la transpiración y no se descarta alguna interferencia en los datos registrados.

En la siguiente tabla (Tabla 8) podemos observar la eficiencia del uso de luz a lo largo del día por las plantas con y sin fruto. También podemos observar el aumento de eficiencia en porcentaje al quitar este fruto.

Tabla 8 Eficiencia en el uso de la luz de las plantas durante un día entero antes y después de quitar el fruto y el aumento de esta eficiencia en porcentaje al quitarse el fruto de la planta.

EUA total Día (Biomasa (g) / H2O (L))	Cámara 1	Cámara 2	Cámara 3
Fruto	4,35	4,66	4,48
No Fruto	3,73	5,48	5,57
Incremento de la EUA (%)	-14,27	17,66	24,33

Consecuente con los resultados encontrados en la tabla 7, en la tabla 8 observamos que la EUA de la cámara 1 disminuye y en la cámara 2 y 3 aumenta. Sin embargo, las diferencias halladas en los cambios en el CO₂ fijado y el H₂O transpirado tras quitar el fruto son notables. Pese a la gran diferencia de transpiración de la cámara 1, la EUA solo ha disminuido un 14%. A su vez, pese a las pequeñas variaciones halladas en la transpiración de las cámaras 2 y 3, observamos que la EUA de estas aumenta de manera considerable tras la extracción del racimo, con aumentos del 20% aproximadamente.

Usando los valores registrados también hemos calculado la eficiencia del uso del agua o de fijación de CO₂ en ciertos periodos de tiempo de interés comparativo, como son las horas de luz diurnas o las horas nocturnas sin luz.

En la siguiente tabla (Tabla 9) podemos observar la eficiencia del uso del agua durante las horas diurnas dependiendo de si las plantas tienen fruto o no.

Tabla 9 Eficiencia media del uso de agua de las plantas durante las horas de de luz según si tienen fruto o no

EUA Diurno (Biomasa (g) / H2O (L))	Cámara 1	Cámara 2	Cámara 3
Fruto	4,88	5,33	4,87
Sin fruto	4,29	5,57	5,78
Incremento de la EUA (%)	-13,62	4,21	15,71

Observamos que la EUA aumenta en todas las cámaras al considerar únicamente las horas de luz diurna, sin embargo, los incrementos y disminuciones de la EUA se reduce en las tres cámaras, aunque en menor medida en la cámara 1. Esta reducción puede ser debido al ruido que encontramos en las mediciones nocturnas de fijación de CO₂ y a la disminución de transpiración durante las horas de menor calor y de no fotosíntesis.

En las siguientes tablas (Tabla 10 y Tabla 11) podemos observar la cantidad de CO₂ fijado por metro cuadrado de hoja a lo largo del día diferenciando entre CO₂ fijado durante las horas diurnas y nocturnas y si las plantas tienen o no fruto.

Tabla 10 CO₂ fijado durante el día y durante la noche en función al área foliar de cada planta cuando estas tienen fruto.

Con fruto	Cámara 1	Cámara 2	Cámara 3
CO ₂ fijado durante el día (g) / Área Foliar (m ²)	3,19	1,52	2,83
CO ₂ fijado durante la noche (g) / Área Foliar (m ²)	-0,27	-0,15	-0,17

Tabla 11 CO₂ fijado durante el día y durante la noche en función al área foliar de cada planta cuando estas no tienen fruto.

Sin Fruto	Cámara 1	Cámara 2	Cámara 3
CO ₂ fijado durante el día (g) / Área Foliar (m ²)	3,77	1,63	3,19
CO ₂ fijado durante la noche (g) / Área Foliar (m ²)	0,04	-0,06	-0,11

Observamos de nuevo que la cantidad de CO₂ fijado aumenta al extraer el fruto, encontrando además que este fenómeno se da tanto en las horas de luz diurna como en las horas nocturnas sin luz. En la cámara 1, sin embargo, los datos indican que hay fijación de CO₂ durante la noche, lo cual es imposible. Este resultado podría deberse a que los incrementos de CO₂ son débiles y están entre los límites de error de nuestro sistema de medida. Cuando la planta tiene el fruto, o una masa foliar considerable, estos “errores de sistema de medida” son menores.

La distinta respuesta encontrada en función del área foliar de la planta hace pensar si dicha área foliar afecta al intercambio de gases de la planta entera. En las siguientes figuras (Figura 8 y 9) se contrastan los valores de la fotosíntesis y transpiración de cada cámara respecto a su área foliar. Como podemos observar, la correspondencia es lineal y muy fuerte (valores de R² muy grandes) indicando que efectivamente, el intercambio de gases está muy determinado por el área foliar de la planta entera, y por tanto las distintas cámaras deben ser analizadas individualmente, cómo hemos hecho a lo largo del trabajo.

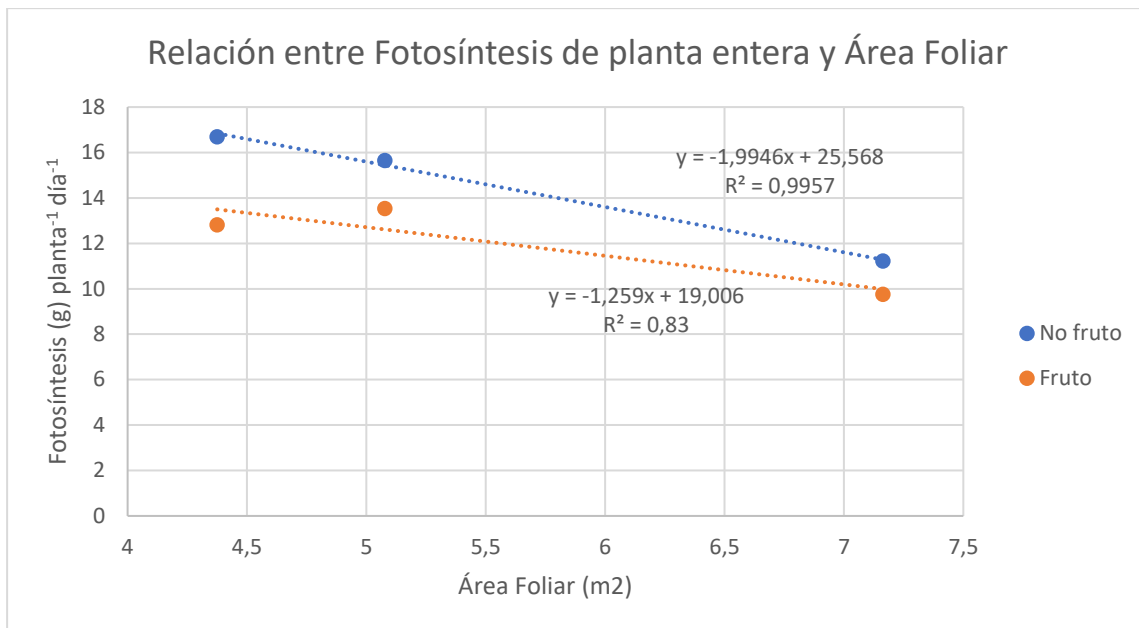


Figura 8 Efecto del área foliar sobre el CO₂ total fijado por las plantas estudiadas durante un día.

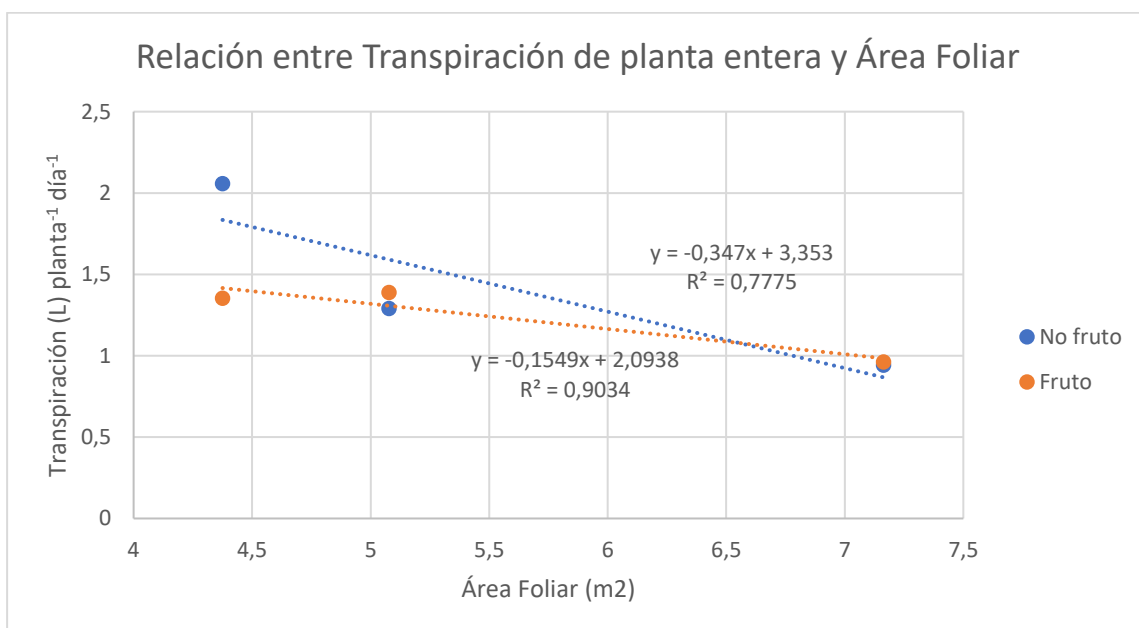


Figura 9 Efecto del área foliar sobre el H₂O total transpirado por las plantas estudiadas durante un día.

Podemos observar como la relación CO₂ fijado/Área foliar sigue una relación lineal clara, tanto en las plantas con fruto como en las plantas sin fruto, con pendiente negativa, lo que supone que al aumentar el área foliar disminuyen las tasas de intercambio de gases de la planta entera. El efecto negativo que ejerce el fruto sobre la fijación de carbono es también evidente. Sin embargo, observamos que las plantas sin fruto tienen una pendiente negativa mayor (en valores absolutos) a la de las plantas con fruto.

Este efecto muestra la importancia del sombreado que ejercen las hojas sobre otras. Las hojas que se encuentran debajo de otras hacen menos fotosíntesis debido a que otras hojas les bloquean la luz solar, con lo que fijan menos carbono, pero a su vez, siguen haciendo la misma respiración y transpiración por área foliar al tener los estomas abiertos.

Esta misma relación observada en el CO₂ fijado/Área foliar se puede observar en el H₂O transpirado/Área foliar. Aquí hallamos el mismo patrón de relaciones lineales visibles con efecto negativo debido al fruto que se ven afectadas por el efecto sombreado de las hojas. Este efecto puede ayudar a entender los valores tan dispares hallados en las tablas de transpiración de agua a lo largo del día (tabla 7).

Determinación de la transpiración nocturna en planta entera

A través de los valores registrados también hemos calculado la transpiración de las plantas durante las horas nocturnas y el total que esta transpiración supone sobre la transpiración total del día.

En la siguiente tabla (Tabla 12) podemos observar la transpiración nocturna que encontramos en las plantas dependiendo de su área foliar y de si estas tienen fruto o no.

Tabla 12 Transpiración nocturna de las plantas en función de su área foliar y de si tienen fruto o no. En la cámara 2 encontramos una transpiración negativa, esto es debido a la condensación que se da en las paredes de la cámara.

Transpiración Nocturna (L) / m²	Cámara 1	Cámara 2	Cámara 3
Fruto	0,037	0,027	0,030
Sin fruto	0,290	-0,023	0,003

En este caso observamos disparidad entre los diferentes datos. En la cámara 1 la transpiración nocturna aumenta y en la cámara 3 disminuye. Los datos de la cámara 2 parecen indicar que la planta absorbe agua, pero esto se explica porque la humedad condensa y se forma rocío en las paredes de la cámara debido a la gran área foliar de la planta de la cámara 2.

En la siguiente tabla (Tabla 13) podemos observar el porcentaje de agua transpirada durante la noche sobre el total de agua transpirada durante el día que encontramos en las plantas antes y después de quitarles el fruto.

Tabla 13 Porcentaje de agua transpirada durante la noche sobre el total de agua transpirada durante el día según si la planta tiene o no fruto.

% Transpiración Nocturna	Cámara 1	Cámara 2	Cámara 3
Fruto	2,73	2,84	2,14
Sin Fruto	14,09	-2,43	0,24

El porcentaje de agua transpirada durante las horas nocturnas por las plantas con fruto es bajo respecto al total del día. Sin embargo, los datos de la cámara 2 sin fruto no pueden ser usados en este caso debido al efecto rocío, la parte aérea de la vid no absorbe agua, no tienen sentido a nivel fisiológico de la planta. El porcentaje de agua transpirada durante las horas nocturnas suele ser muy bajo con respecto al total del día debido a que hace menos calor, no hay incidencia solar que caliente la planta ni tampoco procesos fotosintéticos que requieran mantener los estomas abiertos.

Producción de biomasa, gasto hídrico y EUA

A partir de los datos registrados y de las tablas que hemos calculado a lo largo de los resultados, hemos calculado dos tablas más. La primera corresponde a la materia seca que sintetiza cada planta a lo largo del día de acuerdo con Zhu et al., 2010. La segunda es un modelo básico de lo que sería una planta promedio.

En la siguiente tabla (Tabla 14) podemos observar la cantidad de materia seca sintetizada por metro cuadrado de hoja a lo largo del día por las plantas con y sin fruto. También podemos observar el aumento de eficiencia en porcentaje al quitar este fruto.

Tabla 14 Materia seca sintetizada por las plantas durante un día entero antes y después de quitar el fruto.

Materia seca total Día (g) / Área Foliar (m2)	Cámara 1	Cámara 2	Cámara 3
Fruto	2,30	1,07	2,09
No Fruto	2,99	1,23	2,42
Incremento de fijación de materia seca (%)	30,23	15,08	15,67

Esta tabla ha sido obtenida a partir de la tabla 6 y nos sirve para observar el crecimiento de la planta en materia seca en lugar de carbono. Los incrementos siguen siendo los mismos porcentualmente.

A partir de los datos anteriores y a pesar de la diferencia entre cámaras, se han calculado los valores promedio por planta a fin de mantener una comparación entre tratamientos. En la tabla 15 se presentan los datos de lo que sería una planta promedio.

Tabla 15 Planta Promedio con y sin fruto a lo largo de un día entero.

Planta Promedio	CO2 Fijado (g) planta ⁻¹ día ⁻¹	Materia Seca (g) planta ⁻¹ día ⁻¹	Transpiración (L) planta ⁻¹ día ⁻¹	CO2 Fijado Horas de luz (g) planta ⁻¹ día ⁻¹	EUA Biomasa (g) / H2O (L) planta ⁻¹ día ⁻¹
Fruto	12,03±1,52	9,43±1,19	1,24±0,18	13,07±1,48	4,50±0,11
No Fruto	14,52±2,20	11,39±1,72	1,43±0,42	14,79±2,07	4,93±0,80
Diferencia Eficiencia (%)	17,14	17,14	13,64	11,62	8,75

En una planta promedio encontraríamos que se produce un incremento del CO2 fijado de un 17,14% tras perder el fruto, además, estas plantas transpirarían más agua por metro cuadrado de hoja. Igualmente, la fijación de CO2 durante las horas de luz apenas aumenta frente al CO2 fijado durante un día entero en las plantas sin fruto, pero sí que aumenta considerablemente en las plantas con fruto. Esto puede ser debido a la masa extra que aporta este fruto a la planta, ya que son frutos con procesos fisiológicos que incluyen la respiración celular. Además de esto, vemos que la EUA es mayor en plantas cuando estas no tienen fruto.

Discusión

Debido a la incertidumbre en la futura disponibilidad de agua a nivel de suelo y del incremento progresivo en la temperatura en la zona del Mediterráneo (Cramer et al., 2018; Lionello et al., 2014) es necesario mejorar la gestión de agua de los cultivos. Para esto se necesita una mejor comprensión de los flujos de carbono y agua de manera holística en la planta. Está ampliamente referenciado que estos flujos en planta entera difieren de los obtenidos cuando se infieren a partir de datos en una sola hoja, y los estudios en campo en cámaras que incluyen la planta entera pueden ayudar a resolver estas discrepancias.

En este sentido, se han realizado diferentes aproximaciones a la medida de la planta entera en vid, en buena parte auspiciadas por la necesidad de valores realistas de balance de carbono en condiciones de campo (Douthe et al., 2018; Medrano et al., 2012; M. Tomás et al., 2012). Sin embargo, debido a la particularidad de este tipo de medidas y el equipamiento requerido, no encontramos muchos estudios realizados en planta entera (Perez Peña & Tarara, 2004), siendo este trabajo uno de los pocos en los que se analiza el intercambio de

gases (fotosíntesis y transpiración) mediante el uso de cámaras de planta entera en campo real.

Por otra parte, encontramos que tampoco hay muchos estudios realizados en los que se analice el efecto que la respiración del fruto ejerce sobre el balance de carbono y de agua de la planta. Estos datos pueden ayudar a entender también los efectos de dicha respiración sobre la eficiencia en el uso del agua.

En el apartado de resultados hemos descrito una relación positiva, esperable, entre la fotosíntesis y la radiación solar en todas las réplicas. A nivel de planta entera, se seguía el patrón clásico de intercambio neto de carbono en función de la interceptación de luz en el dosel vegetal (Poni et al., 1997). Por otra parte, el estudio de los resultados del ciclo diario pone de manifiesto que los valores de fotosíntesis y de transpiración en planta entera, a pesar de que el dosel vegetal y la orientación de la fila amortiguan el efecto de la hora del sol (intensidad y dirección de la luz), se ven afectados por el fruto. Este, por su actividad respiratoria, tiene un efecto negativo sobre el CO₂ neto fijado, como ha quedado de manifiesto en los resultados tanto de balance total de carbono como de balance de día o de noche.

Analizando la relación entre los valores de la fotosíntesis y los de la densidad de flujo radiante (PAR) a lo largo de la mañana se observa una curva de respuesta similar a la típica “curva de luz”, pudiéndose determinar los parámetros habituales de dicha curva. Los resultados obtenidos son diferentes a los referidos por Escalona, J. M.; Flexas, J.; Medrano, (1999), lo que puede entenderse por el hecho de que estamos comparando la fotosíntesis de una masa foliar compleja, frente a los resultados de una sola hoja.

El análisis comparativo de dichos parámetros ha permitido diferenciar claramente plantas con y sin fruto mostrando en todos los parámetros valores claramente superiores en las plantas sin fruto. Todo esto es indicativo de que el fruto actúa como una carga negativa sobre la fotosíntesis de planta que, incrementando la respiración del conjunto, reduce el balance de carbono.

Consecuentemente, los resultados obtenidos muestran que las plantas tienen una mayor fijación de carbono y una mayor producción de materia seca cuando no hay presencia de fruto, con aumentos de entre el 15 y el 30% al perder el mismo. Las diferencias en las tasas de respiración de la planta con y sin fruto, referidas en los resultados (0,07 g Carbono h⁻¹ planta⁻¹), son superiores a los resultados de respiración de racimos (0,03 g Carbono h⁻¹ planta⁻¹) referidos en otros estudios (Hernández-Montes et al., 2020). Sin embargo, los resultados coinciden con varios estudios en que los frutos sí son una fuente de CO₂ hacia el exterior (Zhang & Keller, 2015). Esta diferencia puede explicarse por el hecho de que las determinaciones referidas por Hernández-Montes et al., (2020) se realizan en momentos

concretos del día mientras que en nuestro caso el resultado es el promedio de la respiración del día entero, lo que por otra parte supone también una discrepancia entre valores instantáneos y valores de más largo plazo que incluyen día y noche.

Por otra parte, las plantas sin fruto también transpiran más, pero el incremento en la fijación de carbono es muy superior, con lo que en términos generales encontramos que la eficiencia del uso de agua aumenta al quitar los frutos. Este aumento puede asociarse también a la disminución de la respiración y la consecuente mejora del balance de carbono.

Respecto al caso particular de la transpiración nocturna, a través de los datos estudiados hallamos que esta transpiración es baja con respecto a la total del día tanto en las plantas con fruto como en las plantas sin fruto. Este resultado es esperable ya que durante las horas nocturnas la temperatura baja, los estomas están cerrados y las tasas registradas deben responder a la transpiración cuticular.

En cuanto al efecto del área foliar de la planta sobre el intercambio de gases de la planta entera, encontramos que las cámaras utilizadas permiten tener todo el dosel vegetal de una planta dentro, como en otros diseños (Poni et al., 2009), aunque aparentemente en nuestras cámaras el dosel apenas se modifica al cubrirlo por la cámara, contrario a lo que ocurre en el diseño de Poni et al., (2009).

Los resultados aquí analizados muestran un efecto evidente de la “densidad foliar” del dosel, que supone, de acuerdo con los resultados, descensos de la fotosíntesis de hasta 2 g Carbono día⁻¹ planta⁻¹ por cada m² de aumento de la superficie del área foliar. Este efecto se entiende que está causado por el sombreadamiento que ejercen unas hojas sobre otras cuando hay muchas en poco espacio (que es el caso de las plantas de vid). Este sombreadamiento reduce la luz disponible para la hoja promedio, puesto que unas hojas hacen fotosíntesis a luz de saturación mientras otras hacen fotosíntesis reducida por la falta de luz, y, aunque el dosel se mantenga casi inalterado, en buena parte de las hojas se está recibiendo un promedio del 10-12% de la intensidad de la luz exterior (Escalona et al., 2003; Medrano et al., 2015).

Un efecto parecido se observa en la transpiración, aunque en este parámetro la disminución es de hasta 0,35 L día⁻¹ planta⁻¹ de agua por m² de hoja, considerablemente menor que en el caso de la fotosíntesis.

Este comportamiento diferencial de la transpiración refleja el hecho de que el umbral de luz para la apertura estomática es mucho más bajo (Aasamaa & Söber, 2011). Además, hay que considerar que esta densidad también provoca un efecto en el microambiente entre las hojas, donde se mantiene una mayor humedad relativa, lo que reduce el gradiente de humedad hoja-planta. Junto a estos efectos, hay que tener en cuenta también que, debido a la gran proximidad entre hojas, se dificulta el paso del viento entre ellas. La reducción de la velocidad

del viento incrementa notablemente el espesor de la capa limitante hoja/aire (Daudet et al., 1999). Estos factores juntos provocan que las plantas con mayor área foliar mantengan una tasa de transpiración por unidad de superficie foliar ($L \text{ día}^{-1} \text{ m}^{-2}$) claramente inferior y ponen de manifiesto la importancia de la “capa limitante” y el microclima de la hoja en los flujos de intercambio de gases hoja/aire. A partir de estos resultados cabe plantearse cuál es la “densidad óptima” de hojas en una planta de vid en espaldera, lo que puede ser del mayor interés tanto a nivel teórico como a nivel agronómico. Los presentes resultados indican que vale la pena explorar con cámaras de planta entera la “densidad óptima” de área foliar en la vid, lo que requiere nuevos experimentos planificados para estudiar expresamente este tema.

Por otra parte, los presentes resultados muestran, también, la necesidad de ajustar la densidad de hojas a efectos de comparar los resultados entre cámaras. Estos efectos fueron claramente sugeridos en anteriores experimentos en campo del grupo de fisiología vegetal de la UIB con medidas instantáneas de intercambios de gases en hojas a lo largo del día, al detectar que una importante parte del dosel en viña hace muy poca fotosíntesis y sin embargo mantiene una tasa de respiración relativamente aceptable (Escalona et al., 2003; Medrano et al., 2015).

Junto a este interesante efecto de la densidad foliar, el presente trabajo supone también una demostración del peso de la respiración del fruto en el balance de carbono de la planta, que como se ha demostrado, tiene un efecto diferencial para la fotosíntesis y la transpiración. En consecuencia, el balance de carbono y la eficiencia del uso de agua quedan claramente afectados por la presencia del fruto. Resultados previos mostrando claras diferencias entre los valores de eficiencia del uso del agua en planta respecto a determinaciones en hoja (M. Tomás et al., 2014) podrían explicarse en base a este efecto, que como queda de manifiesto en los presentes resultados puede suponer una caída del 17,14% en el balance de carbono con un reflejo de caídas de casi el 9% en la eficiencia del uso de agua.

Conclusiones

Los anteriores resultados nos permiten obtener las siguientes conclusiones:

1. Las cámaras de planta entera presentan interacciones planta-microclima que dificultan las medidas y ofrecen resultados con mayor incertidumbre que las medidas de hoja sencilla. No obstante, el presente experimento permite vislumbrar el gran interés de estos equipamientos para conocer con más detalle la importancia de dichas interacciones.
2. A nivel de planta entera, la presencia de fruto disminuye claramente el balance neto de carbono fijado por la planta.

3. Las plantas sin fruto transpiran más por unidad de área foliar que las plantas con fruto, sin embargo, el aumento de fotosíntesis compensa este aumento y la eficiencia del uso del agua es mayor al quitar este fruto.
4. La densidad foliar de la planta afecta de manera negativa a la fijación de carbono y a la transpiración, demostrando un importante efecto del microclima interno a nivel de la planta entera y que cabría analizar en futuros experimentos.

Bibliografía

- Aasamaa, K., & Söber, A. (2011). Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO₂ concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. *Environmental and Experimental Botany*, 71(1), 72–78.
- Costa, J. M., Vaz, M., Escalona, J., Egipto, R., Lopes, C., Medrano, H., & Chaves, M. M. (2016). Modern viticulture in southern Europe: Vulnerabilities and strategies for adaptation to water scarcity. *Agricultural Water Management*, 164, 5–18.
- Cramer, W., Guiot, J., Fader, M., Garrabou, J., Gattuso, J. P., Iglesias, A., Lange, M. A., Lionello, P., Llasat, M. C., Paz, S., Peñuelas, J., Snoussi, M., Toreti, A., Tsimplis, M. N., & Xoplaki, E. (2018). Climate change and interconnected risks to sustainable development in the Mediterranean. *Nature Climate Change*, 8(11), 972–980.
- Daudet, F. A., Le Roux, X., Sinoquet, H., & Adam, B. (1999). Wind speed and leaf boundary layer conductance variation within tree crown. *Agricultural and Forest Meteorology*, 97(3), 171–185.
- Douthe, C., Medrano, H., Tortosa, I., Escalona, J. M., Hernández-Montes, E., & Pou, A. (2018). Whole-plant water use in field grown grapevine: Seasonal and environmental effects on water and carbon balance. *Frontiers in Plant Science*, 871(November), 1–12.
- Escalona, J. M.; Flexas, J.; Medrano, H. (1999). Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Ecology*, 26.
- Escalona, J. M., Flexas, J., Bota, J., & Medrano, H. (2003). Distribution of leaf photosynthesis and transpiration within grapevine canopies under different drought conditions. *Vitis*, 42(2), 57–64.
- Hernández-Montes, E., Escalona, J. M., Tomàs, M., & Medrano, H. (2020). Plant water status and genotype affect fruit respiration in grapevines. *Physiologia Plantarum*, 169(4), 544–554.

- Li, Y. M., Forney, C., Bondada, B., Leng, F., & Xie, Z. Sen. (2021). The Molecular Regulation of Carbon Sink Strength in Grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Frontiers in Plant Science*, 11(January), 1–14.
- Lionello, P., Abrantes, F., Gacic, M., Planton, S., Trigo, R., & Ulbrich, U. (2014). The climate of the Mediterranean region: research progress and climate change impacts. *Regional Environmental Change*, 14(5), 1679–1684.
- Medrano, H., Pou, A., Tomás, M., Martorell, S., Gulias, J., Flexas, J., & Escalona, J. M. (2012). Average daily light interception determines leaf water use efficiency among different canopy locations in grapevine. *Agricultural Water Management*, 114, 4–10.
- Medrano, H., Tomás, M., Martorell, S., Flexas, J., Hernández, E., Rosselló, J., Pou, A., Escalona, J. M., & Bota, J. (2015). From leaf to whole-plant water use efficiency (WUE) in complex canopies: Limitations of leaf WUE as a selection target. *Crop Journal*, 3(3), 220–228.
- Ollat, N., & Gaudillere, J. P. (2000). Carbon balance in developing grapevine berries. In *Acta Horticulturae* (Vol. 526, pp. 345–350).
- Patil, M. N., Dharmaraj, T., Waghmare, R. T., Prabha, T. V., & Kulkarni, J. R. (2014). Measurements of carbon dioxide and heat fluxes during monsoon-2011 season over rural site of India by eddy covariance technique. *Journal of Earth System Science*, 123(1), 177–185.
- Perez Peña, J., & Tarara, J. (2004). A portable whole canopy gas exchange system for several mature field-grown grapevines. *Vitis*, 43(1), 7–14.
- Poni, S., Magnanini, E., & Rebucci, B. (1997). An automated chamber system for measurements of whole-vine gas exchange. In *HortScience* (Vol. 32, Issue 1, pp. 64–67).
- Poni, Stefano, Bernizzoni, F., Civardi, S., Gatti, M., Porro, D., & Camin, F. (2009). Performance and water-use efficiency (single-leaf vs. whole-canopy) of well-watered and half-stressed split-root Lambrusco grapevines grown in Po Valley (Italy). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 129(1–3), 97–106.
- Sanchez-de-Miguel, P., Junquera, P., de la Fuente, M., Jimenez, L., Linares, R., Baeza, P., & Lissarrague, J. R. (2010). Estimación del área foliar del viñedo mediante regresión lineal. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 9(1), 202–212.
- Tomás, M., Medrano, H., Pou, A., Escalona, J. M., Martorell, S., Ribas-Carbó, M., & Flexas, J. (2012). Water-use efficiency in grapevine cultivars grown under controlled conditions: Effects of water stress at the leaf and whole-plant level. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 18(2), 164–172.

- Tomás, Magdalena, Medrano, H., Escalona, J. M., Martorell, S., Pou, A., Ribas-Carbó, M., & Flexas, J. (2014). Variability of water use efficiency in grapevines. *Environmental and Experimental Botany*, 103, 148–157.
- Zhang, Y., & Keller, M. (2015). Grape berry transpiration is determined by vapor pressure deficit, cuticular conductance, and berry size. *American Journal of Enology and Viticulture*, 66(4), 454–462.
- Zhu, X. G., Long, S. P., & Ort, D. R. (2010). Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annual Review of Plant Biology*, 61, 235–261.