



Rivar

REVISTA IBEROAMERICANA DE
VITICULTURA, AGROINDUSTRIA
Y RURALIDAD

Editada por el Instituto
de Estudios Avanzados de la
Universidad de Santiago de Chile

ACUMULACIÓN Y DEGRADACIÓN DE SOLUTOS EN BAYAS *VITIS VINIFERA* L. EN CLIMAS CONTRASTANTES*



Accumulation and Degradation of Solutes

Vitis vinifera L. Berries in Contrasting Climates

Acumulacção e degradação de solutos em bagas

Vitis vinifera L. em climas contrastantes

Vol. 11, N° 32, 190-212, mayo 2024

ISSN 0719-4994

Artículo de investigación

<https://doi.org/10.35588/8znt5686>

María Julia Salvarrey

Universidad de la República

Montevideo, Uruguay

0009-0003-0679-1587



jsalva@fagro.edu.uy

Claudio Pastenes

Universidad de Chile

Santiago, Chile

000-0002-6390-6534



cpastene@uchile.cl

Milka Ferrer

Universidad de la República Oriental del Uruguay

Montevideo, Uruguay

0000-0002-3572-8056



mferrer@fagro.edu.uy

Recibido

31 de marzo de 2023

Aceptado

28 de abril de 2024

Publicado

Mayo de 2024

Artículo científico

Agradecemos al Establecimiento Juanico y H. Stagnari por la disposición de sus viñedos comerciales y al Proyecto CSIC "Estudio de la interacción ambiente-planta según regiones climáticas para determinar el rendimiento, la composición y la tipicidad de la variedad Tannat", periodo 2017-2019.

Cómo citar

Salvarrey, M.J., Pastenes, C. y Ferrer, M. (2024). Acumulación y degradación de solutos en bayas *Vitis Vinifera* L. en climas contrastantes. *RIVAR*, 11(32), 190-212, <https://doi.org/10.35588/8znt5686>

ABSTRACT

Grape ripening is a complex process conditioned by climatic factors, which influence the evolution of solutes and define its composition. The objective of the study was to evaluate the behavior of the red Tannat variety in contrasting climatic situations, considering the dynamics of berry growth, the rate of accumulation and reduction of solutes during ripening, and their composition at harvest. The trial was installed in two regions, warm and temperate climate, in rainfed commercial vineyards, during 2018 and 2019. Primary berry composition at ripening and secondary composition at harvest were determined. Multivariate analysis and comparison of means (Fisher's LSD test) were performed. The climatic type (region) conditions the evolution of solutes at ripening, but their interaction with annual conditions determines berry composition. The annual variability is explained by rainfall, with a direct influence on the duration of the cycle and the ripening, size, and composition of the berry. In warm climates, there is greater sensitivity to the ripening year effect, with a strong influence on the rapid phase. In temperate climates, the greater stability between years results from a thermal condition more favorable to ripening processes.

KEYWORDS

Tannat (*Vitis vinifera* L.), climate, ripening stages, berry composition.

RESUMEN

La maduración de la uva es un proceso complejo condicionado por factores climáticos, que influyen en la evolución de solutos y definen su composición. El objetivo del estudio fue evaluar el comportamiento de la variedad tinta Tannat en situaciones climáticas contrastantes, considerando la dinámica de crecimiento de la baya, la tasa de acumulación y reducción de solutos durante maduración y su composición en cosecha. El ensayo se instaló en dos regiones, clima cálido y templado-cálido, en viñedos comerciales de secano, durante 2018 y 2019. Se determinó la composición primaria de la baya en maduración, y secundaria en cosecha. Se realizó análisis multivariado y comparación de medias (test LSD de Fisher). El tipo climático (región) condiciona la evolución de solutos en maduración, pero su interacción con las condiciones anuales determina la composición de la baya. La variabilidad anual se explica por las precipitaciones, con directa influencia sobre la duración del ciclo y la maduración, tamaño y composición de la baya. En clima cálido, se registra mayor sensibilidad al efecto año en maduración, con fuerte incidencia en su fase rápida. En clima templado-cálido, la mayor estabilidad entre años resulta por una condición térmica e hídrica más favorable a los procesos de la maduración.

PALABRAS CLAVE

Tannat (*Vitis vinifera* L.), clima, fases de maduración, composición de la baya.

RESUMO

A maturação da uva é um processo complexo condicionado por fatores climáticos, que influem na evolução de solutos e definem sua composição. O objetivo do estudo foi avaliar o comportamento da variedade tinta Tannat em situações climáticas contrastantes, considerando a dinâmica de crescimento da baya, a taxa de acumulação e redução de solutos durante maturação e sua composição na colheita. O ensaio instalou-se em duas regiões, clima cálido e temperado-cálido, em vinhedos comerciais de secano, durante 2018 e 2019. Determinou-se a composição primária da baya em maturação, e secundária em colheita. Realizou-se um análise multivariado e comparação de médias (test LSD de Fisher). O tipo climático (região) condiciona a evolução de solutos em maturação, mas sua interação com as condições anuais determina a composição da baya. A variabilidade anual explica-se pelas precipitações, com direta influência sobre a duração do ciclo e a maturação, tamanho e composição da baya. Em clima cálido, registra-se maior sensibilidade ao efeito ano em maturação, com forte incidência em sua fase rápida. Em clima temperado-cálido, a maior estabilidade entre anos resulta por uma condição térmica e hídrica mais favorável aos processos da maturação.

PALAVRAS-CHAVE

Tannat (*Vitis vinifera* L.), clima, fases de maturação, composição da baya.

Introducción

En Uruguay, el 96% de la producción de uva se destina a la elaboración de vinos, siendo Tannat la variedad emblemática, representando el 45% de las uvas tintas (INAVI, 2022). La principal característica del cultivar es su aclimatación a las condiciones de cultivo del país, expresando su potencial productivo y enológico (González-Neves et al., 2006; Ferrer et al., 2020). Entre las características distintivas de sus uvas, se ha reportado para el sur del país, que Tannat presenta altos valores de riqueza fenólica (80 ua), antocianos totales (2540 mg L⁻¹) y baja extractibilidad de antocianos (50%) (González-Neves et al., 2010; Ferrer et al., 2014).

Estudios nacionales han regionalizado el país según el método de Clasificación Climática Multicriterio (CCM) adaptado por Ferrer et al. (2007). Atendiendo a esta clasificación se identifican dos tipos climáticos contrastantes, con marcadas potencialidades vitícolas, uno situado al noroeste del país, clasificado IH₅ IF₁ IS₁, clima cálido (IH entre 2400 y 3000 °C), noches cálidas (IF ≥ 18 °C) y sequía moderada (IS de 50 a -100 mm); otro al sur, IH₄ IF₂ IS₁, correspondiendo a un clima templado-cálido (IH entre 2100 y 2400 °C), noches templadas (IF entre 14 y 18 °C) y sequía moderada (IS de 50 a -100 mm). Las características climáticas de cada región influyen en la composición de la uva, determinada principalmente, por el régimen hídrico y el térmico, durante la etapa de maduración (Ferrer et al., 2012).

El desarrollo fenológico de la planta de vid responde a la acumulación de temperatura, definida por las condiciones climáticas locales y a los requerimientos genéticos de la variedad. Durante la etapa de maduración, la composición de la baya está condicionada por factores climáticos (temperatura, radiación y disponibilidad hídrica) y por las técnicas de cultivo que determinan entre otros, la relación hoja-fruta (Kuhn et al., 2014; Candar et al., 2023).

La temperatura influye en la acumulación de azúcares y en la degradación de ácidos orgánicos, siendo el ácido málico, el principal sustrato de la respiración al inicio de la maduración, seguido por una mayor contribución de hexosas en etapas posteriores (Rienth et al., 2016; Shahood et al., 2020). Se reportan umbrales óptimos de temperatura para el crecimiento de bayas de 20-25 °C, para síntesis y acumulación de compuestos primarios de 25-30 °C, degradación a 30-35 °C, detención de éstos procesos de 37-40 °C y disminución de carga de azúcares con temperaturas por encima de 40 °C (Abeyasinghe et al., 2019). Para la biosíntesis y acumulación de antocianos, las reducciones son significativas con temperaturas por encima de 35 °C, incidiendo, además, el régimen hídrico, con un efecto directo sobre el tamaño de la baya e indirecto y favorable sobre la biosíntesis de compuestos fenólicos (Ojeda, 2007; Cataldo et al., 2023).

La baya de uva (*Vitis vinifera* L.) es un fruto no climatérico que presenta una doble curva sigmoideal en la que dos fases de crecimiento (I y III) están separadas por una detención (II) durante la cual, las semillas maduran. Además de señales internas de la planta, la duración de estas fases también se afecta por el clima. El inicio de la maduración está asociado a la transición de la fase II a la III, denominado envero, caracterizado por un cambio drástico en el metabolismo de las bayas (Conde et al., 2007). Este cambio se inicia con el ablandamiento de la baya y acumulación de azúcares, mientras que los niveles de ácidos orgánicos disminuyen

durante la maduración, comenzando una rápida acumulación de antocianos en los hollejos de las variedades tintas. Alrededor del envero, se produce un cambio de la vía de descarga simplástica (o pasiva) del floema a una apoplástica (o activa), lo que conduce a una importación masiva de hexosas hacia la baya (Zhang et al., 2006). En etapas finales de la maduración podría ocurrir una fase IV, caracterizada por pérdidas de peso y concentración de solutos, debido a una sobre maduración (Rogiers et al., 2006).

La cuantificación de azúcares por baya es una estimación del funcionamiento fisiológico de la planta, proporcionando información sobre su cinética de acumulación. Deloire et al. (2021) distinguen dos perfiles de acumulación de azúcares, uno continuo y rápido, asociado al funcionamiento activo de las fuentes de carbono y al crecimiento vegetativo, dando lugar a un mayor volumen de bayas. Mientras que el otro, podría ser lento y con bajo contenido de azúcar por baya, asociado al bloqueo de la maduración debido a un desequilibrio fisiológico (por ejemplo, en respuesta al déficit hídrico). Después de esta función activa, se produce una fase de meseta, que representa un cese en la acumulación de azúcar y corresponde a la madurez.

En atención a las consideraciones anteriores, el objetivo del presente estudio es evaluar el comportamiento de la variedad tinta Tannat (*Vitis vinifera* L.) en situaciones climáticas contrastantes y el efecto del año, centrado en la dinámica de crecimiento de las bayas y la tasa de acumulación/reducción de solutos durante la maduración y la composición en cosecha.

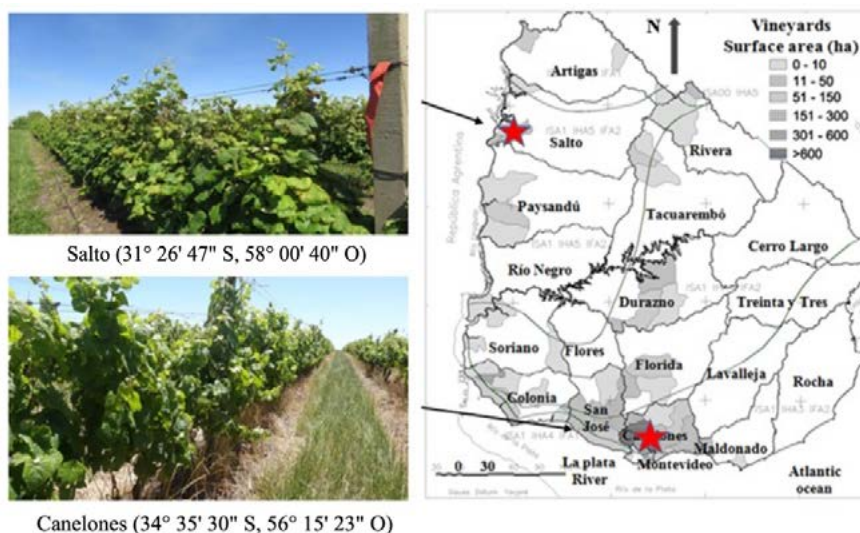
Materiales y métodos

Regiones climáticas de estudio y material vegetal

El estudio se realizó en dos regiones vitivinícolas de Uruguay con climas contrastantes, ubicadas al noroeste del país, en la localidad de Salto (31° 26' 47" S, 58° 00' 40" O), y al sur, en Canelones (34° 35' 30" S, 56° 15' 23" O). En cada región se instaló una parcela experimental independiente en viñedos comerciales y en dos años consecutivos (2018 y 2019), resultando en 4 situaciones climáticas, definidas por la combinación de la región (Salto y Canelones) y el año (2018 y 2019). Dichas situaciones se identifican como (S1) clima y noches cálidas, sequía moderada (IH₅ IF₁ IS₁); (S2) clima templado-cálido, noches templadas, sequía moderada (IH₄ IF₂ IS₁); (S3) clima y noches cálidas, húmedo (IH₅ IF₁ IS₀₀), y (S₄) clima templado-cálido, noches templadas, sub-húmedo (IH₄ IF₂ IS₀).

El material vegetal fue *Vitis vinifera* L. cv Tannat sobre portainjerto SO4. Las plantas fueron conducidas en espaldera alta, con poda Guyot doble, densidad de plantas comparable entre regiones (3200/3333 plantas ha⁻¹) y en condiciones de secano. El diseño estadístico fue en bloques completos al azar, con cuatro repeticiones y la unidad experimental de siete plantas, totalizando 28 plantas por parcela experimental.

Figura 1. Mapa geográfico departamental de República Oriental del Uruguay con la delimitación de los tipos climáticos y ubicación de las parcelas experimentales
Figure 1. Departmental geographic map of the Oriental Republic of Uruguay with the delimitation of climatic types and location of experimental plots



Al Norte, Salto: IH₅ IF₁ IS₁ (clima y noches cálidas, sequía moderada en serie histórica) y al Sur, Canelones: IH₄ IF₂ IS₁ (clima templado-cálido, noches templadas, sequía moderada en serie histórica). Estrellas indican ubicación de parcelas experimentales. Fuente: elaboración propia. To the north, Salto: IH₅ IF₁ IS₁ (warm climate, warm nights, moderate drought in historical series) and to the south, Canelones: IH₄ IF₂ IS₁ (temperate warm climate, warm nights, moderate drought in historical series). Stars indicate location of experimental plots. Source: own elaboration.

Caracterización fenológica

El registro fenológico se realizó semanalmente según escala de Eichhorn y Lorenz modificada por Coombe (1995), desde brotación hasta ablandamiento de baya (04 a 34 E-L), evaluando al azar, cien yemas por parcela. De envero a madurez definida en 23 °Brix (35 E-L a 23 °Brix), se realizó un seguimiento del peso y composición de las bayas, cada diez días, en muestras de setenta bayas, con cuatro repeticiones.

Caracterización climática

La caracterización climática se realizó a meso-escala, utilizándose el método de Clasificación Climática Multicriterio (CCM) adaptado por Ferrer et al. (2007). La información climática provino de estaciones meteorológicas situadas a 3,13 km (Salto) y 13,9 km (Canelones) de las parcelas experimentales, pertenecientes al Instituto Uruguayo de Meteorología y del Instituto Nacional Investigación Agropecuaria. Para el cálculo del Índice de Sequía (IS) de Salto, se consideró un suelo Brunosol lúvico sub-eutrófico con una reserva útil de agua de 115 mm y en Canelones un Brunosol sub-eutrófico típico de 110 mm. Para el análisis del efecto año, se tomaron los registros de las precipitaciones (PP, mm), cálculo de Σ Grados día base 10 (Σ GDB₁₀, °C) y las temperaturas (máxima y mínima) durante el período de maduración, el número de días con T > 30 °C, con información de las mismas estaciones meteorológicas (Tabla 1).

Tabla 1. Índices meteorológicos y bioclimáticos utilizados. Niveles de restricción hídrica

Table 1. Meteorological and bioclimatic indices used. Levels of water restriction.

| Escala climática | Nombre índice | Abreviatura | Ecuación | Periodo considerado | Referencia |
|---|--------------------------------------|--------------------|--|------------------------------------|---|
| Meso | <i>Índices bioclimáticos</i> | | | <i>Cronológico</i> | |
| | Índice heliotérmico de Huglin (°C) | IH | $IH = \sum\{(T_{med} - 10) + (T_{m\acute{a}x} - 10)\} / 2 * k$ | 1 de septiembre al 28 de febrero | Huglin (1978) |
| | Índice de frescor nocturno (°C) | IF | IF T. mín. media del mes previo | Febrero | Tonietto (1999) |
| | Índice de sequía (mm) | IS | $IS = W = W_0 + P - TV - ES^*$ | 1 de septiembre al 28 de febrero | Riou (1994) (referencias adaptadas por Ferrer et al., 2007) |
| Efecto año | <i>Índices meteorológicos</i> | | | <i>Fenológico</i> | |
| | Precipitación (mm) | PP(04-38 E-L) | | Ciclo | Eichhorn y Lorenz (1977) (modificada por Coombe, 1995) |
| | | PP(04-27 E-L) | | Brotación-cujado | |
| | | PP(29-34 E-L) | | Bayas 4 mm-ablandamiento | |
| | | PP(35-38 E-L) | \sum PP diarios | Envero-cosecha | |
| | Suma térmica grados día base 10 (°C) | $\sum GDB_{10}$ | $GDB10 = \sum\{(T_{max} * T_{min})\}$ | Envero-cosecha (35 E-L a 23 °Brix) | Winkler et al. (1974) |
| | | | | <i>Fenológico</i> | |
| | Temperatura media mínima (°C) | Tmín | | 04 E-L a cosecha | Eichhorn y Lorenz (1977) (modificada por Coombe, 1995) |
| | Temperatura media máxima (°C) | Tmáx | | | |
| | N° horas ≥ 30 °C (~ días) ciclo | N° hs ≥ 30 °C | | | |
| N° horas ≥ 35 °C (~ días) enero | | | | | |
| N° horas ≥ 30 °C (~ días) maduración | | | | | |
| | | | 34 E-L a 23 °Brix | | |
| Umbrales de estrés | <i>Nivel de restricción hídrica</i> | | | | |
| | Nula o leve | Ψ_{hfb} | | 0 a -0,2 MPa | Ojeda (2007) |
| | Leve a media | | | -0,2 a -0,6 MPa | |
| | Media a fuerte | | | -0,4 a -0,6 MPa | |
| | Fuerte a severa | | | > -0,6 MPa | |

Fuente: elaboración propia. Source: own elaboration.

Estado hídrico de la planta durante el ciclo

La caracterización hídrica de la planta se determinó mediante el potencial hídrico foliar de base (Ψ_{fb}), utilizando la cámara de presión (Soil Moisture Equipment, Santa Barbara, Estados Unidos). Se tomaron tres hojas por repetición y medición, entre las 2 am y las 5 am, en los estados fenológicos de floración (23 E-L), cierre del racimo (29 E-L), 5% de envero (34 E-L), 50% de envero (35 E-L), 80% de envero (36 E-L) y madurez tecnológica (38 E-L). La escala de estrés utilizada fue la propuesta por Ojeda (2007) (Tabla 1).

Peso y composición de las bayas

Los análisis de rutina se realizaron según los protocolos OIV del año 2009, en muestras de setenta bayas frescas, compuestas por grupos de 3-5 bayas del centro del racimo, desde envero a cosecha, cada diez días. Se determinó: el peso de baya con balanza digital (Ohaus 600 x 0.1 g, Scout Pro, Estados Unidos), sólidos solubles totales (SST) por refractometría (Atago, MASTER-T, Japón), pH por potenciometría (Hanna pH-ORP, HI2211, Estados Unidos) y acidez total (AT), por refractometría cuantificando el ácido tartárico (Atago, A73360, Japón), expresado en $\text{g L}^{-1} \text{H}_2\text{SO}_4$, utilizando la regresión $y = -0,15 + 10,27 \times \text{ácido tartárico} / 1,53$ y en el cálculo de tasas de reducción de AT, se utilizó la fórmula: $\text{AT (meq baya}^{-1}) = [\text{AT (g H}_2\text{SO}_4 \text{ L}^{-1}) \times \text{peso de la baya (g)} / (0,0046 \times \text{°Brix} + 0,9927) / 1000] \times 0,24$ (Vila et al., 2009). Para el cálculo de volumen de baya se utilizó la fórmula de densidad mosto de uva $\text{kg L}^{-1} (D) = [(0,0046 \times \text{°Brix}) + 0,9927]$ (Vila et al., 2009) y $D = \text{Masa (g)} / \text{Volumen (cm}^3)$. La cuantificación de los azúcares totales expresados en g L^{-1} y en g baya^{-1} se calcularon a partir de la fórmula: $\text{azúcares totales (g baya}^{-1}) = \text{SST (g L}^{-1}) \times \text{peso de la baya (g)} / (0,0046 \times \text{°Brix} + 0,9927) / 1000$ (Vila et al., 2009). Para los análisis polifenólicos, se colectaron muestras de 100 bayas en cosecha (23 °Brix de SST y pH ~ 3,4), almacenándose a -20 °C (Panavox, FH-150, China) hasta su procesamiento analítico. Se determinó el índice de polifenoles totales (IPT), el potencial antocianico (Aph1,0) por espectrofotometría (único, S-2150UVE, Estados Unidos), según González-Neves et al. (2006). Los contenidos de Aph1,0 expresados en mg L^{-1} y en mg baya^{-1} se calcularon a partir de la fórmula: $\text{antocianos totales (mg baya}^{-1}) = \text{Aph1,0 (mg L}^{-1}) \times \text{peso de la baya (g)} / (0,0046 \times \text{°Brix} + 0,9927) / 1000$ (Vila et al., 2009).

Caracterización vegetativa y productiva

El área foliar fue estimada en envero (35 E-L), por el cálculo de la superficie foliar expuesta potencial, $\text{SFEp (m}^2 \text{ ha}^{-1}) = (10000 / E) \times (1 - T / D) \times S \text{ inicial}$; donde E = distancia entre filas, T = espacio en el follaje, D = distancia entre plantas, S inicial = perímetro exterior expuesto, según Carbonneau (1995). En cosecha (23 °Brix) se evaluó el rendimiento (kg planta^{-1}) por parcela experimental.

Análisis estadístico

Los datos se analizaron mediante análisis multivariado considerando el efecto región (R), año (A) y las interacciones entre esos factores (RxA). Las diferencias significativas, se sometieron a la prueba de comparación múltiple mediante el test LSD de Fisher, indicándose la significación estadística, $p < 0,001 = ***$; $p < 0,01 = **$; $p < 0,1 = *$. Las variables climáticas se asociaron con las fisiológicas mediante correlaciones de Pearson, reteniendo las de significancia ($\alpha < 0,05$). Se utilizó el software estadístico SAS (versión SAS 9.1.3, SAS Institute Inc. Cary, Estados Unidos) e Infostat (versión libre 2020).

Resultados

Caracterización de las situaciones climáticas

A nivel meso climático los índices calculados por región clasificaron a Salto con clima y noches cálidas, valores de $IH_5 = 2870$ y 2793 °C, $IF_1 = 18$ y 22 °C, situación 1 y 3 (S1 y S3), respectivamente. Estos valores coincidieron con la caracterización de la serie histórica ($IH_{1972-2000} = 2674$ °C, $IF_{1972-2000} = 19$ °C), reportada por Ferrer et al. (2012). El IS en esta región, varió entre los años de estudio, siendo el 2018 de sequía moderada ($IS_1 = 39$), en concordancia con la histórica, mientras que el 2019 fue húmedo ($IS_{00} = 169$ mm). Canelones se clasificó con clima templado-cálido y noches templadas en los años evaluados, situación 2 y 4 (S2 y S4), en coincidencia con la serie histórica ($IH_4 = 2253$ y 2165 °C e $IF_2 = 16$ °C, respectivamente). El IS también varió entre años en esta región con sequía moderada en 2018 ($IS_1 = 38$ mm), en el rango de la histórica y sub-húmeda en 2019 ($IS_0 = 74$ mm) (Tabla 2).

Tabla 2. Índices bioclimáticos vitícolas de la serie histórica (1972-2000) y en los años 2018-2019
Table 2. Viticultural bioclimatic indices of the historical series (1972-2000) and 2018-2019

| Índices bioclimáticos | Salto (norte) | | | Canelones (sur) | | |
|-----------------------|---|--|---------------------|---|---|------------------|
| | Periodo 1972-2000 | Año 2018 | Año 2019 | Periodo 1972-2000 | Año 2018 | Año 2019 |
| IH (°C) | 2674 | 2870 | 2793 | 2188 | 2253 | 2165 |
| IF (°C) | 19 | 18 | 22 | 17 | 16 | 16 |
| IS (mm) | 31 | 39 | 169 | 50 | 38 | 74 |
| Denominación | $IH_5 IF_1 IS_1$ | $IH_5 IF_1 IS_1$ | $IH_5 IF_1 IS_{00}$ | $IH_4 IF_2 IS_1$ | $IH_4 IF_2 IS_1$ | $IH_4 IF_2 IS_0$ |
| Tipo climático | Clima y noches cálidas, sequía moderada | Clima y noches cálidas, sequía moderada en 2018 y húmedo en 2019 | | Clima templado-cálido, noches templadas y sequía moderada | Clima templado-cálido, noches templadas, sequía moderada en 2018 y sub-húmedo en 2019 | |

Donde IH: Índice Heliotérmico, IF: Índice de Frescor Nocturno del mes anterior a cosecha e IS: Índice de Sequía. Fuente: elaboración propia. HI: Thermal Helio Index, FI: Night Freshness Index for the month prior to harvest and DI: Drought Index. Source: own elaboration.

Situación climática y efecto año

La duración del ciclo (desde brotación hasta SST~ 23 °Brix) fue de 181 y 179 días en S1 y S2, respecto a 171 días en S3 y S4, siendo cronológicamente más temprano en la región cálida comparada a la templada-cálida. Por otro lado, al analizar el efecto del año, el ciclo fue más largo en condiciones de sequía moderada (S1 y S2), respecto a las condiciones húmedas y subhúmedas (S3 y S4). La duración de la etapa de maduración (34 E-L hasta 23 °Brix) dependió de las condiciones anuales, influyendo principalmente el volumen de PP durante ese período. En clima cálido (S1 y S3), la etapa de maduración fue condicionada por el volumen de las PP, con un acortamiento de 9 días en S1 respecto a S3 (Tabla 3). Mientras que, en el templado-cálido (S2 y S4) las PP fueron menos variables anualmente.

La distribución de ΣGDB_{10} por periodo fenológico fue similar en S1 y S2, con mayores valores entre cierre de racimo a pre-enero (40-45%). En S3 y S4, los ΣGDB_{10} variaron por etapa fenológica, con mayores registros de cierre de racimo a pre-enero en S3 y de enero a cosecha

en S4 (41% en cada caso). Los ΣGDB_{10} diarios en maduración, variaron entre situaciones, con mayores valores en S1 (16,4 °C), seguido de S3 (14,4 °C) y S4 (14,5 °C) y, S2 (11,8 °C). Las temperaturas medias mínimas del ciclo presentan mayores registros en S3 (17,8 °C), seguido de S1 (15,8 °C), S4 y S2 (13,8 y 13,6 °C, respectivamente). Las temperaturas medias máximas del ciclo presentan mayores registros en S1 y S3 (28,2 y 28,0 °C, respectivamente), seguido de S2 (25,7 °C) y S4 (24,8 °C). El número de días durante el ciclo con temperaturas por encima de 30 °C fue mayor en S3 (67 días) y S1 (62 días), seguido por S2 (55 días) y finalmente S4 (35 días). El número de días de enero (mes más cálido) con temperaturas por encima de 30 °C fue mayor en S1 (23 días), seguido de S2 (19 días) y S3 (17 días) y S4 (10 días). Mientras que el número de días desde ablandamiento de la baya hasta cosecha (23 °Brix) fue mayor en S1 (32 días), seguido por S2 y S3 (25 días cada uno) y finalmente S4 (20 días).

El volumen de precipitaciones (PP) fue el componente climático con mayor variabilidad entre años. El menor registro fue en 2018, categorizado de sequía moderada, de 691 y 470 mm (S1 y S2), en comparación al 2019, húmedo y sub-húmedo, de 1056 y 752 mm (S3 y S4), respectivamente (Tabla 2 y 3). La distribución de PP por período fenológico fue similar entre climas con sequía moderada (2018), donde el 92% ocurrió en etapa inicial del desarrollo de baya y el 8% en maduración (S1 y S2). En cambio, el año con condiciones húmedas y sub-húmedas (2019), las PP variaron entre períodos, con mayor registro + 43% durante maduración en clima cálido (S1 y S3), y + 54% de cierre de racimo a pre-enero en el templado-cálido (S3 y S4) (Tabla 3).

Tabla 3. Registros meso-climáticos por período fenológico y situación climática
Table 3. Climate records by phenological period and climatic situation

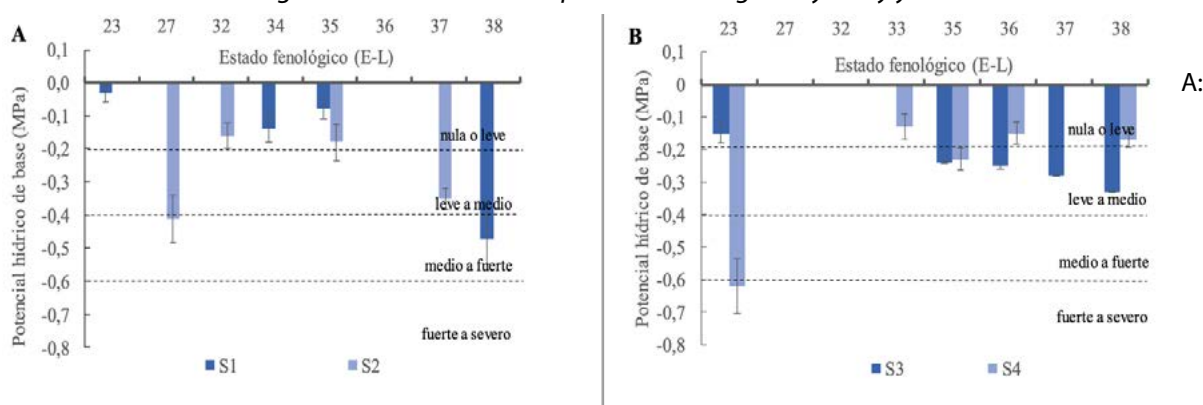
| | Situación climática | | | |
|--|----------------------------|-------------|-----------------|-------------|
| | Cálido | | Templado-cálido | |
| | Sequía moderada | Húmedo | Sequía moderada | Sub-húmedo |
| Fenología / cronología | S1 | S3 | S2 | S4 |
| Brotación (4 E-L) | 27/07/17 | 28/08/18 | 07/09/17 | 15/09/18 |
| Ablandamiento de la baya (34 E-L) | 19/12/17 | 28/12/18 | 19/01/18 | 08/01/19 |
| Cosecha (~23 °Brix) | 25/01/18 | 16/02/19 | 05/03/18 | 05/03/19 |
| Días ciclo (4 E-L a 23 °Brix) | 181 | 171 | 179 | 171 |
| Días maduración (ablandamiento a 23 °Brix) | 36 | 50 | 45 | 47 |
| Factores meso-climáticos | Situación climática | | | |
| ΣGDB_{10} (°C) por período fenológico | S1 | S3 | S2 | S4 |
| Brotación a cuajado (04 a 27 E-L) | 353 (20%) | 447 (23%) | 460 (28%) | 453 (27%) |
| Bayas pequeñas (4 mm) hasta ablandamiento (29 a 34 E-L) | 765 (45%) | 820 (41%) | 666 (40%) | 537 (32%) |
| Envero a cosecha (35 E-L a 23 °Brix) | 591 (35%) | 719 (36%) | 533 (32%) | 680 (41%) |
| ΣGDB_{10} (diario en maduración (°C), 35 E-L a 23 °Brix) | 16,4 | 14,4 | 11,8 | 14,5 |
| Ciclo (04 E-L a 23 °Brix) | 1709 | 1986 | 1659 | 1670 |
| Temperatura media mínima ciclo (°C) | 15,8 | 17,8 | 13,6 | 13,8 |
| Temperatura media máxima ciclo (°C) | 28,2 | 28,0 | 25,7 | 24,8 |
| Días con temp > 30 °C en el cielo | 62 | 67 | 55 | 35 |
| Días con temp > 30 °C en enero | 23 | 17 | 19 | 10 |
| Días con temp > 30 °C desde 34 E-L a 23 °Brix | 32 | 25 | 25 | 20 |

| Precipitaciones (mm) por periodo fenológico | | | | |
|---|-----------|-----------|-----------|-----------|
| Brotación a cuajado (04 a 27 E-L) | 386 (56%) | 244 (23%) | 241 (51%) | 180 (24%) |
| Bayas pequeñas (4 mm) hasta ablandamiento (29 a 34 E-L) | 252 (36%) | 357 (34%) | 193 (41%) | 405 (54%) |
| Envero a cosecha (35 E-L a 23 °C Brix) | 53 (8%) | 454 (43%) | 36 (8%) | 167 (22%) |
| Ciclo (04 E-L a 23 °C Brix) | 691 | 1056 | 470 | 752 |

Donde S1 (Salto 2018), S3 (Salto 2019), S2 (Canelones 2018) y S4 (Canelones 2019). Fuente: elaboración propia. Where S1 (Salto 2018), S3 (Salto 2019), S2 (Canelones 2018), and S4 (Canelones 2019). Source: own elaboration.

El estado hídrico de la planta, Ψ_{hfb} (MPa), mostró diferencias entre situaciones climáticas, asociado a las PP acumuladas ($R^2 = 0,51$; $p = 0,06$) y a la ΣGDB_{10} ($R^2 = 0,68$; $p = 0,01$) (Tabla 3). S1 no presentó restricciones hídricas en floración (23 E-L), 5% envero (34 E-L) y 50% envero (35 E-L), mientras que en cosecha (23 °Brix) la restricción hídrica fue de media a fuerte (-0,47 MPa). S2 presentó restricción hídrica de media a fuerte en cierre del racimo (27 E-L) y en pre-cosecha (37 E-L), -0,41 y -0,40 MPa, respectivamente, mientras que, sin restricción crítica, en cierre de racimos (32 E-L) y envero (35 E-L) (Figura 2A). La S3 no presentó restricción hídrica en floración (23 E-L), -0,17 MPa y fue de leve a media (-0,24 a -0,33 MPa) de envero a cosecha (35 a 23 °Brix). La S4 presentó restricción media a fuerte en floración (27 E-L), -0,62 MPa; a partir de este estado y hasta cosecha (23 °Brix), no registró restricción hídrica $\Psi_{hfb} < 0,2$ MPa (Figura 2B).

Figura 2. Potencial hídrico foliar de base durante el ciclo por año
Figure 2. Base foliar water potential during the cycle by year



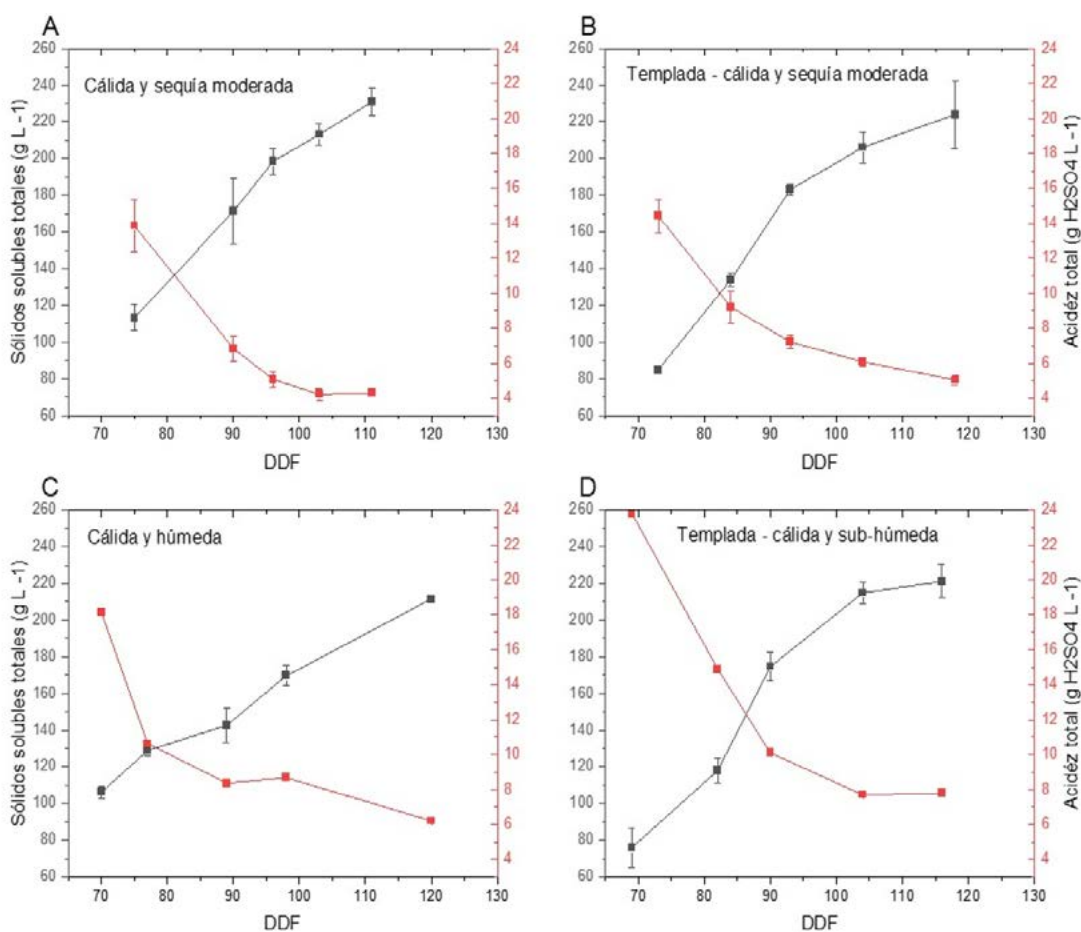
2018, S1 (Cálida y sequía moderada) y S2 (Templada-cálida y sequía moderada); B: 2019, S3 (Cálida y húmeda) y S4 (Templada-cálida y sub-húmeda). Datos con barras de error analítico. Los estados fenológicos en A: 23, 27, 32, 34, 36, 37, 38 y en B: 27, 32, 33, 37, no fueron posibles de medir en ambas situaciones climáticas, debido a inconvenientes operativos. Fuente: elaboración propia. A: 2018, S1 (Warm and moderate drought) and S2 (Temperate-warm and moderate drought); B: 2019, S3 (Warm and humid) and S4 (Temperate-warm and sub-humid). Data with analytical error bars. Phenological stages in A: 23, 27, 32, 32, 34, 36, 37, 38 and in B: 27, 32, 33, 37, were not possible to measure in both climatic situations, due to operational inconveniences. Source: own elaboration.

Evolución de la composición primaria de la baya durante la maduración

La evolución de SST (34 E-L a 23 °Brix) (g L^{-1}), mostró una tendencia que no varió entre situaciones climáticas ($p = 0,213$). El contenido de SST en S1 (cálida y sequía moderada), mostró incrementos de $3,27 \text{ g L}^{-1}$ en 36 días de maduración, en contraposición a S3 (cálida y húmeda), de $2,12 \text{ g L}^{-1}$ en cincuenta días (Figura 3A y C). S2 y S4 (templada-cálida y sequía moderada; templada-cálida y sub-húmeda), mostraron incrementos similares de $3,08 \text{ g L}^{-1}$, en 45-47 días de maduración, respectivamente (Figura 3B y D).

La evolución de AT ($\text{g H}_2\text{SO}_4 \text{ L}^{-1}$), no diferenció situaciones climáticas ($p = 0,729$), sin embargo, se detectaron efectos independientes de la región ($p = 0,093$) y del año ($p = 0,001$). Los mayores contenidos de AT se obtuvieron en condiciones templada-cálida (S2 y S4) comparadas a las cálidas (S1 y S3). Las reducciones de AT diarias para S1 y S3 (cálida y sequía moderada; cálida y húmeda) fueron de $-0,27$ y $-0,24 \text{ g H}_2\text{SO}_4 \text{ L}^{-1}$ en 36 y 50 días, respectivamente (Figura 3A y C); mientras que en S2 (templada-cálida y sequía moderada) y S4 (templada-cálida y sub-húmeda), de $-0,21 \text{ g H}_2\text{SO}_4 \text{ L}^{-1}$ en 45 días y de $-0,34 \text{ g H}_2\text{SO}_4 \text{ L}^{-1}$ en 47 días, respectivamente (Figura 3B y D).

Figura 3. Evolución de sólidos solubles totales (SST) y de acidez total (AT) por situación climática
Figure 3. Evolution of total soluble solids (TSS) and total acidity (TA) by climatic situation



Donde A: Salto 2018, B: Canelones 2018, C: Salto 2019 y D: Canelones 2019. Datos con barras de error analítico. Fuente: elaboración propia. Where A: Salto 2018, B: Canelones 2018, C: Salto 2019 and D: Canelones 2019. Data with analytical error bars. Source: own elaboration.

Tasa de crecimiento de la baya durante la maduración

El crecimiento de baya (volumen), distinguió dos fases, una rápida (I) y otra lenta (II). En la fase I, las situaciones climáticas mostraron diferencias ($p = 0,002$), explicadas por la interacción de los efectos región y año (RxA), con mayores tasas de crecimiento en S2 (templada-cálida y sequía moderada) y S3 (cálida y húmeda), de $0,031$ y $0,022 \text{ cm}^3 \text{ baya}^{-1} \text{ día}^{-1}$, comparado a S1 (cálida y sequía moderada) y S4 (templada-cálida y sub-húmeda), de $0,012$ y $0,011 \text{ cm}^3 \text{ baya}^{-1} \text{ día}^{-1}$, respectivamente. La fase II, mostró diferencias en decrecimiento del volumen de baya entre situaciones ($p = 0,009$), explicadas por un efecto región ($p = 0,038$). El mayor descenso de volumen en fase II ocurrió en S2 (templada-cálida y sequía moderada) de $-0,021 \text{ cm}^3 \text{ baya}^{-1} \text{ día}^{-1}$ (Tabla 4 y Figura 4).

Tasa de acumulación de azúcares durante la maduración

La acumulación de azúcares por baya distinguida por fases de maduración, no presentó diferencias en la fase I entre las situaciones climáticas ($p = 0,46$). Sin embargo, se observaron mayores tasas de acumulación diarias en condiciones templadas-cálidas comparadas a las cálidas ($p = 0,003$), de $0,009$ y $0,006 \text{ g baya}^{-1} \text{ día}^{-1}$, respectivamente. En la fase II las tasas de acumulación variaron acentuadamente respecto a la fase I, con diferencias entre situaciones climáticas ($p = 0,014$). Se evidenció un descenso marcado en S2 (templada-cálida y seca), de $-0,002 \text{ g baya}^{-1} \text{ día}^{-1}$, respecto a las demás situaciones que incrementaron los contenidos de azúcares. Esta respuesta se debe a un efecto región ($p = 0,011$), con mayor acumulación en la condición cálida respecto a la templada-cálida, de $0,003$ y $0,0003 \text{ g baya}^{-1} \text{ día}^{-1}$, respectivamente (Tabla 4 y Figura 4).

La duración de las fases de maduración varió entre situaciones climáticas, siendo la fase I estable para todos los casos, de 19 a 21 días, mientras que, la fase II varió, de 25-26 días en S2 y S4 (templada-cálida y sequía moderada; templada-cálida y sub-húmeda), contrariamente a S1 (cálida y sequía moderada), de quince días y S3 (cálida y húmeda), de 31 días. La asociación entre acumulación de azúcares y volumen de baya, mostró que el cambio de fases durante maduración ocurre alrededor de 18°Brix , independientemente de las situaciones climáticas. Las S2 y S4, mostraron que el cambio de fase coincidió con el volumen máximo de baya (Figura 4B y D); mientras que en S1 y S3, el volumen máximo de baya no hubo coincidencia, alcanzándose de manera anticipada en S1 y postergada en S3, indicando un desfase entre las tasas de acumulación y crecimiento de baya (Figura 4A y C).

Los patrones de acumulación de azúcar fueron similares en S1 y S4, alcanzándose una curva en forma de meseta hacia cosecha, confirmando que la acumulación de azúcares se logró a un volumen de baya constante (Figura 4A y D). En S2 y S3, las curvas de respuesta presentaron variaciones en la fase II; alcanzándose en S2, un valor máximo de acumulación y crecimiento a los 93 DAF y descendiendo hacia cosecha, mientras que, en S3, la acumulación fue continua y con pérdidas del volumen de baya hacia cosecha (Figura 4B y C).

Tasa de reducción de acidez durante la maduración

La tasa de reducción de AT por baya mostró diferencias en la fase I entre situaciones climáticas ($p = 0,01$), con las mayores reducciones en S4 (templada-cálida y sub-húmeda), de $-0,018 \text{ meq baya}^{-1} \text{ día}^{-1}$, respecto a las demás. Esta respuesta se debe a un efecto región ($p = 0,02$), con mayor reducción en condición templada-cálida respecto a la cálida, de $-0,012$

y $-0,008$ meq baya⁻¹ día⁻¹, y a un efecto año ($p = 0,002$), con mayor reducción en la húmeda en contraposición a sequía moderada, de $-0,014$ y $-0,006$ meq baya⁻¹ día⁻¹. En la fase II, la tasa de reducción de AT presentó variantes entre situaciones climáticas ($p = 0,006$), con menor reducción en S1 (cálida y sequía moderada), de $-0,001$ meq baya⁻¹ día⁻¹, respecto a las demás. Esta respuesta se debe a un efecto región ($p = 0,002$), con mayor reducción en la región templada-cálida comparado a la cálida, de $-0,004$ y $-0,002$ meq baya⁻¹ día⁻¹ (Tabla 4).

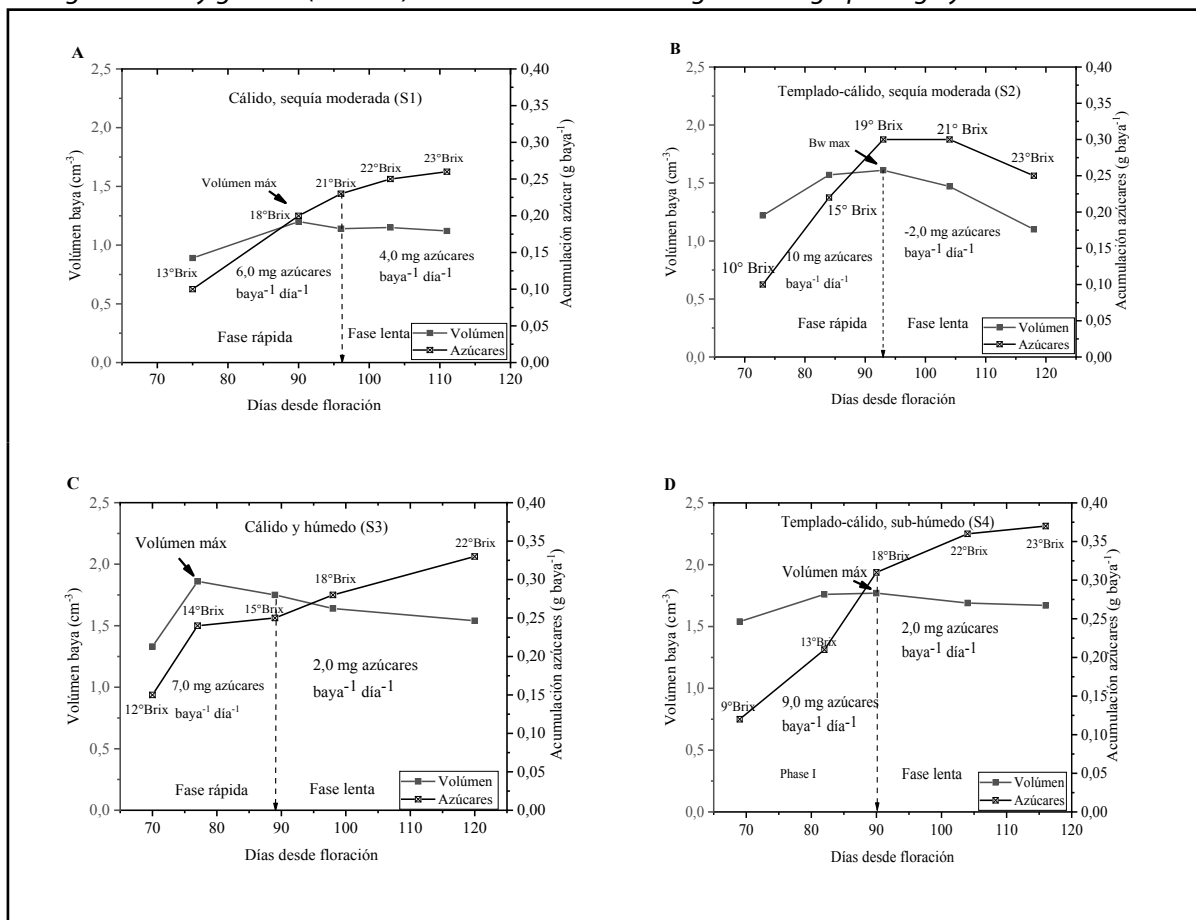
Tabla 4. Tasas de incremento de volumen de baya y de azúcares, reducción de AT por fase de maduración
Table 4. Rates of berry increase (volume), sugars and TA reduction by ripening stage

| Fases | Tasas | Región (R) | | | Año (A) | | | RxA | | | |
|------------|--|------------|-----------------|---------------------------|---------|--------|--------------------------|---------|----|---------------------------|---------------------------|
| | | F valor | | Media | F valor | | Media | F valor | | Media | |
| Rápida (I) | Incremento volumen (cm ³ baya ⁻¹ día ⁻¹) | 1,15 | Templada-cálida | 0,021 | 1,17 | Sequía | 0,022 | 15,47 | S2 | 0,031^a | |
| | | ns | Cálida | 0,017 | ns | Húmedo | 0,017 | ** | S3 | 0,022^{ab} | |
| | | | | | | | | | | S1 | 0,012 ^b |
| | | | | | | | | | | S4 | 0,011 ^b |
| | Incremento azúcares (g baya ⁻¹ día ⁻¹) | 15,14 | Templada-cálida | 0,009^a | 0,008 | Húmedo | 0,008 | 0,6 | S2 | 0,01 | |
| | | ** | Cálida | 0,006 ^b | ns | Sequía | 0,008 | ns | S4 | 0,009 | |
| | | | | | | | | | | S3 | 0,007 |
| | | | | | | | | | | S1 | 0,006 |
| | Reducción acidez (meq baya ⁻¹ día ⁻¹) | 7,64 | Templada-cálida | -0,012^a | 33,1 | Húmedo | 0,014^a | 9,04 | S4 | -0,018^a | |
| | | * | Cálida | -0,008 ^b | *** | Sequía | 0,006 ^b | * | S3 | -0,010 ^b | |
| | | | | | | | | | | S1 | -0,006 ^b |
| | | | | | | | | | | S2 | -0,006 ^b |
| Lenta (II) | Incremento volumen (cm ³ baya ⁻¹ día ⁻¹) | 5,7 | Templada-cálida | -0,012^a | 2,6 | Sequía | -0,011 | 10,4 | S2 | -0,011^a | |
| | | * | Cálida | 0,004 ^b | ns | Húmedo | -0,005 | ** | S3 | -0,007 ^b | |
| | | | | | | | | | | S4 | -0,004 ^b |
| | | | | | | | | | | S1 | -0,001 ^b |
| | Incremento azúcares (g baya ⁻¹ día ⁻¹) | 9,77 | Cálida | 0,003^a | 2,75 | Húmedo | 0,002 | 8,96 | S1 | 0,004^a | |
| | | * | Templada | 0,0003 ^b | ns | Sequía | 0,00q | * | S3 | 0,002^a | |
| | | | | | | | | | | S4 | 0,002^a |
| | | | | | | | | | | S2 | -0,002 ^b |
| | Reducción acidez (meq baya ⁻¹ día ⁻¹) | 16,81 | Templada-cálida | -0,004^a | 1,78 | Húmedo | -0,004 | 11,66 | S2 | -0,005^a | |
| | | * | Cálida | -0,002 ^b | ns | Sequía | -0,003 | * | S4 | -0,004^a | |
| | | | | | | | | | | S3 | -0,003^a |
| | | | | | | | | | | S1 | -0,001 ^{ab} |

S1: Cálida, sequía moderada (Salto 2018), S2: Templada-cálida, sequía moderada (Canelones 2018), S3: Cálidas, húmeda (Salto 2019), S4: Templada-cálida, sub-húmeda. Fase I: rápida, Fase II: lenta. Significancia estadística ($p < 0,001 = ***$; $p < 0,01 = **$; $p < 0,1 = *$). S1: Warm, moderate drought (Salto 2018), S2: Temperate-warm, moderate drought (Canelones 2018), S3: Warm, humid (Salto 2019), S4: Warm-warm, sub-humid. Phase I: fast, Phase II: slow. Statistical significance ($p < 0.001 = ***$; $p < 0.01 = **$; $p < 0.1 = *$).

Figura 4. Crecimiento de baya (volumen) y acumulación de azúcares durante la maduración por situación climática

Figure 4. Berry growth (volume) and accumulation of sugars during ripening by climatic situation



Donde A: S1 (Salto 2018), B: S2 (Canelones 2018), C: S3 (Salto 2019) y D: S4 (Canelones 2019). Datos con barras de error analítico, flecha indica 18 °Brix~200 g L⁻¹ de SST. Fuente: elaboración propia. Where A: S1(Salto 2018), B: S2 (Canelones 2018), C: S3 (Salto 2019) and D: S4 (Canelones 2019). Data with analytical error bars, arrow indicates 18 °Brix~200 g L⁻¹ to TSS. Source: own elaboration.

Rendimiento y composición de la baya en cosecha

El rendimiento en cosecha mostró diferencias entre situaciones climáticas (RxA) ($p = 0,001$), con mayores valores en S2 (5,38 kg planta⁻¹) y los menores en S1(1,43 kg planta⁻¹), respectivamente (Tabla 5). El efecto región fue significativo ($p < 0,0001$), con mayor peso en condición templada-cálida respecto a la cálida, valores de 4,48 y 2,97 kg pl⁻¹, respectivamente. El efecto año fue significativo ($p < 0,0001$), con mayor rendimiento en condiciones húmedas y sub- húmedas (2019), en comparación al de sequía moderada (2018), de 4,05 y 3,40 kg planta⁻¹, respectivamente (Tabla 5). Adicionalmente, se obtuvieron valores de SFEp por situación climática de 1,37 m² planta⁻¹ en S1, de 1,71 m² planta⁻¹ en S2, de 1,58 m² planta⁻¹ en S3 y de 2,01 m² planta⁻¹ en S4; dando coeficientes de la relación SFEp/Rend de 0,96 en S1, seguido de 0,56 en S4, 0,35 en S3 y 0,32 en S2 (datos no mostrados en Tabla 5).

El peso de baya en cosecha no mostró diferencias entre situaciones climáticas ($p = 0,23$), sin embargo, hubo un efecto de la región ($p = 0,08$), con mayores valores en condición templada-cálida respecto a la cálida, de 1,60 y 1,51 g, respectivamente. El efecto año fue significa-

tivo ($p \leq 0,0001$), siendo mayor el peso en condiciones húmedas y sub- húmedas (2019), en comparación al de sequía moderada (2018), de 1,76 y 1,22 g, respectivamente (Tabla 5).

La cantidad de azúcar por baya, no diferenció situaciones climáticas ($p = 0,12$), ni de la región ($p = 0,77$). Sin embargo, sí hubo un efecto año ($p = 0,004$), con mayores cantidades en condición húmeda y sub-húmeda (2019), comparado con la condición de sequía moderada (2018), de 0,35 y 0,27 g/baya, respectivamente.

La AT mostró diferencias entre situaciones climáticas ($p = 0,004$), con el mayor contenido en S4 (templada-cálida y sub-húmeda), en contraposición a S1 (cálida y sequía moderada), de 7,82 y 4,31 g H_2SO_4 L⁻¹, respectivamente. El efecto región fue significativo ($p \leq 0,0001$), con mayor contenido en la condición templada-cálida comparada a la cálida (6,50 y 5,25 g H_2SO_4 L⁻¹). El efecto año fue significativo ($p \leq 0,0001$), con mayor contenido en condiciones húmedas y sub-húmedas (7,00 g H_2SO_4 L⁻¹), respecto al de sequía moderada (4,74 g H_2SO_4 L⁻¹).

La relación azúcar/acidez no varió entre situaciones climáticas ($p = 0,234$), sí se diferenciaron efectos debido a la región ($p = 0,014$) y al año ($p = 0,001$). Los mayores valores se obtuvieron en condición cálida respecto a la templada-cálida, de 44 y 34, respectivamente; y en el año con sequía moderada (2018), respecto al húmedo y sub-húmedo (2019), de 47 y 31, respectivamente.

El pH mostró diferencias entre situaciones climáticas ($p = 0,002$), con las mayores unidades en S1 (cálida y sequía moderada), de 3,52. Esta respuesta es explicadas por un efecto región ($p \leq 0,0001$), con mayores unidades en condición cálida, de 3,46 respecto a la templada-cálida, de 3,29.

Los antocianos totales (mg L⁻¹), mostraron los mayores contenidos en S4 (templada-cálida y sub-húmeda) en contraposición a S1 (cálida y sequía moderada), de 2.511 mg L⁻¹ y 1.701 mg L⁻¹, respectivamente; explicada por la interacción entre factores RxA ($p = 0,063$).

La cantidad de antocianos totales (mg baya⁻¹), diferenció las situaciones climáticas ($p = 0,039$), con mayores cantidades en S4 (templada-cálida, sub-húmeda), de 4,19 mg baya⁻¹ y la menor en S2 (templada-cálida y sequía moderada), de 2,39 mg baya⁻¹. Esta respuesta se debió a un efecto región ($p = 0,072$) y año ($p = 0,025$), con mayor cantidad en condición templada-cálida respecto a la cálida, de 3,29 y 2,58 mg baya⁻¹, respectivamente; y en condición húmeda y sub-húmeda (2019), de 3,41 mg baya⁻¹ respecto al de sequía moderada (2018), de 2,16 mg baya⁻¹.

La relación antocianos/azúcares mostró diferencias entre situaciones climáticas ($p = 0,035$), con el mayor valor en S4 (templada-cálida y sub-húmeda), en contraposición a S3 (cálida y húmeda), de 11,30 y 8,03, respectivamente.

La riqueza fenólica diferenció situaciones climáticas ($p = 0,047$), con los menores contenidos en S3 (cálida y húmeda), atribuido a un efecto año ($p = 0,015$), con menores valores en condiciones húmedas y sub-húmedas, de 65 ua respecto a las de sequía moderada de 78 ua (Tabla 5).

Tabla 5. Rendimiento y composición de la baya en cosecha
Table 5. Yield and berry composition at harvest

| Evalúadas | F valor | | Media | F valor | | Media | F Valor | | Media |
|---|---------|------------------------|-------------------------|---------|-----------------------------|-------------------------|---------|-----------|--------------------------|
| Rendimiento (kg planta⁻¹) | 44,51 | Templada-cálida | 4,48^a | 6,68 | Húmeda y semi-húmeda | 4,05^a | 98,2 | S2 | 5,38 ^a |
| | *** | Cálida | 2,97 ^a | ** | Sequía | 3,40 ^b | *** | S3 | 4,52 ^b |
| | | | | | | | | S4 | 3,57 ^c |
| | | | | | | | | S1 | 1,43 ^d |
| Peso baya (g) | 3,67 | Templada-cálida | 1,60^a | 80,77 | Húmeda y semi-húmeda | 1,76^a | 1,6 | S4 | 1,83 |
| | * | Cálida | 1,51 ^b | *** | Sequía | 1,35 ^b | ns | S3 | 1,69 |
| | | | | | | | | S1 | 1,36 |
| | | | | | | | | S2 | 1,33 |
| Azúcares (g baya⁻¹) | 0,09 | Templada-cálida | 0,31 | 13,52 | Húmeda y semi-húmeda | 0,35^a | 2,78 | S4 | 0,37 |
| | ns | Cálida | 0,31 | ** | Sequía | 0,27 ^b | ns | S3 | 0,33 |
| | | | | | | | | S1 | 0,28 |
| | | | | | | | | S2 | 0,25 |
| Acidez total (g H₂SO₄ L⁻¹) | 140,4 | Templada-cálida | 6,50^a | 454,5 | Húmeda y semi-húmeda | 7,00^a | 13,51 | S4 | 7,82^a |
| | *** | Cálida | 5,25 ^b | *** | Sequía | 4,74 ^b | ** | S3 | 6,18 ^b |
| | | | | | | | | S2 | 5,18 ^c |
| | | | | | | | | S1 | 4,3 ^d |
| Relación azúcares/acidez (g/g H₂SO₄ baya⁻¹) | 8,97 | Cálida | 44^a | 20,75 | Húmeda y semi-húmeda | 47^a | 1,57 | S1 | 54 |
| | * | Templada-cálida | 34 ^b | *** | Sequía | 31 ^b | ns | S2 | 40 |
| | | | | | | | | S3 | 34 |
| | | | | | | | | S4 | 28 |
| pH | 52,6 | Cálida | 3,46^a | 1,21 | Sequía húmeda y semi-húmeda | 3,38 | 17,97 | S1 | 3,52 ^a |
| | *** | Templada-cálida | 3,29 ^b | ns | Sequía | 3,36 | ** | S3 | 3,39 ^b |
| | | | | | | | | S4 | 3,32 ^c |
| | | | | | | | | S2 | 3,25 ^c |
| Antocianos pH1 (mg baya⁻¹) | 4,5 | Templada-cálida | 3,29^a | 8,09 | Húmeda y semi-húmeda | 3,41^a | 6,4 | S4 | 4,19^a |
| | ** | Cálida | 3,58 ^b | * | Sequía | 2,46 ^b | * | S3 | 2,69 ^b |
| | | | | | | | | S1 | 2,53 ^b |
| | | | | | | | | S2 | 2,39 ^b |
| Relación antocianos/azúcares (mg/g L⁻¹) | 2,95 | Templada-cálida | 9,79 | 1,94 | Húmeda y semi-húmeda | 9,66 | 6,77 | S4 | 11,30^a |
| | ns | Cálida | 8,49 | ns | Sequía | 8,61 | * | S1 | 8,94 ^b |
| | | | | | | | | S2 | 8,27 ^b |
| | | | | | | | | S3 | 8,03 ^b |

S1: Cálida, sequía moderada (Salto 2018), S2: Templada-cálida, sequía moderada (Canelones 2018), S3: Cálida, húmeda (Salto 2019), S4: Templada-cálida, sub-húmeda. Significancia estadística (p < 0,001 = ***, p < 0,01 = **, p < 0,1 = *). S1: Warm, moderate drought (Salto 2018), S2: Temperate-warm, moderate drought (Canelones 2018), S3: Warm, humid (Salto 2019), S4: Warm-warm, sub-humid. Statistical significance (p < 0.001 = ***, p < 0.01 = **, p < 0.1 = *).

Discusión

Evolución del crecimiento y solutos primarios de la baya en función del clima

El tipo climático, definido por el componente térmico como cálido o templado-cálido, condiciona la potencialidad vitícola de las regiones, coincidiendo con Ferrer et al. (2012). Los factores anuales, caracterizados por el componente hídrico en interacción con el clima de cada región, determinan la duración de las etapas del ciclo de cultivo, la evolución de los solutos primarios y la composición de la uva en cosecha.

Los índices térmicos (IH e IF), se mantienen en los rangos de la serie histórica reportada por región (Ferrer et al., 2007) (Tabla 2). El índice hídrico (IS), por otra parte, identifica y explica la variabilidad anual, en concordancia con las predicciones de cambio climático para nuestro país. La duración del ciclo del cultivo se mantiene estable entre regiones para un mismo año, siendo más extenso en condiciones de sequía (2018), respecto al húmedo o sub-húmedo (2019). En cambio, la etapa de maduración difiere en su duración entre regiones, presentando un efecto anual acentuado en condiciones cálidas, de 36 respecto a 50 días (Tabla 3). Además, la brotación ocurre cronológicamente antes en la región cálida respecto a la templada-cálida, con diferencias entre regiones de 42 días en 2018 y 18 días en 2019, indicando que los requerimientos térmicos varietales se cumplen antes en condiciones cálidas (García de Cortázar et al., 2009).

En clima cálido, la planta es sensible al componente hídrico y térmico (efecto año), influyendo en la duración de la maduración y por ende en los procesos de crecimiento, acumulación y reducción de solutos. En S1 (cálida y sequía moderada), las escasas PP durante maduración aceleran y acortan la etapa, exacerbada por el número de días con temperatura mayores a 30 °C (32 días), repercutiendo en un menor tamaño de baya (Ojeda, 2007). Mientras que en S3 (cálida y húmeda), las abundantes PP acumuladas en maduración, alargan y ralentizan la etapa, por un retraso en la acumulación/reducción de los compuestos primarios, en concordancia con Ribalta-Pizarro et al. (2021). En clima templado-cálido, S2 (sequía moderada) y S4 (sub-húmeda), la evolución de solutos presenta mayor estabilidad anual, con similitud en la duración de maduración, explicado por menores fluctuaciones de PP entre años y temperaturas más frescas (Tabla 3) (Ferrer et al., 2020).

La mayor tasa de acumulación de azúcares en fase rápida es alcanzada en clima templado-cálido (S2 y S4), independientemente del año, producto de una asociación directa y favorable con las condiciones térmicas e hídricas en etapas previas a la maduración, en concordancia con van Leeuwen et al. (2019). En fase lenta, la mayor tasa de acumulación del clima cálido (S1 y S3), se podría explicar por las abundantes PP en maduración, extendiendo la etapa de carga. Mientras que, el efecto año en S2, se asocia a un estrés térmico (25 días con temperaturas > 30 °C en maduración), junto con una restricción hídrica media (-0,2 MPa > Ψ_{hf} < -0,4 MPa), deshidratando la baya y disminuyendo la carga de foto-asimilados (Ojeda, 2007) (Tabla 3 y Figura 4).

Los contenidos de azúcares y de acidez, muestran una interacción negativa, destacándose mayores tasas de acumulación y reducción en fase rápida de maduración, en concordancia con Shahood et al. (2020). La reducción acentuada de AT a inicios de la maduración en S4 (templada-cálida y sub-húmeda), alude a una carga activa de azúcares más que una de-

pendencia de temperatura, de acuerdo con Rienth et al. (2016). Por otro lado, los mayores contenidos de AT (S3 y S4), definidos en etapas tempranas del ciclo, se asocian al vigor de las plantas producto de una mayor disponibilidad hídrica (2019), pudiendo servir como sustrato de respiración durante la maduración. En la fase lenta, las tasas de acumulación y reducción disminuyen de manera acentuada respecto a la rápida, intensificándose la dependencia entre ambos procesos, en S2 y S4 pareciera priorizarse la acumulación de azúcares, incrementada con el consumo de AT con altas temperaturas (Tabla 3) (Rienth et al., 2016).

La mayor tasa de crecimiento de la baya en S2 (templada-cálida y sequía moderada) y S3 (cálida y húmeda) en fase rápida, es consistente con los umbrales térmicos e hídricos reportados como óptimos (Abeysinghe et al., 2019; Gutiérrez-Gamboa et al., 2021). En fase lenta, las temperaturas superiores a 30 °C junto con las condiciones de sequía moderada (restricción hídrica media), inciden en una mayor pérdida de peso, S2 (Figura 4B, Tabla 3), por deshidratación tardía de bayas (Deloire et al., 2021). La deshidratación de la baya se produce por pérdidas de agua, debido a alteraciones en su balance hídrico y ocurre cuando la transpiración y el flujo de agua hacia la planta, superan la importación hacia la baya. De acuerdo a Zhang y Keller (2015), si bien la transpiración está determinada por la temperatura y la humedad relativa, un menor tamaño de baya podría explicar el mínimo efecto de deshidratación en S1. Por otro lado, el descenso del volumen de baya a inicios del envero en S3 (deshidratación prematura), podría deberse a una redistribución de agua a las partes vegetativas producto de la menor disponibilidad hídrica a nivel de suelo (Ortega et al., 2004) o bien una pérdida directa de agua desde la baya (Rogiers et al., 2006).

La acumulación de azúcar en forma de meseta obtenido en S1 y S4 (cálidas y sequía moderada; templada-cálida y sub-húmeda), es un indicativo de máxima descarga del floema y desacoplamiento entre fases, coincidiendo con el modelo de Shahood et al. (2020). Antalick et al. (2021), informan que a partir de la meseta de acumulación de azúcar (fase lenta) asociada a un volumen de baya constante, el aumento de azúcares se debe a una concentración por pérdidas de agua de la baya. Este concepto puede ser utilizado como indicador fisiológico, siendo constatado en S1 y S4, por una mayor relación hoja/fruta (SFEp/Rend). La S2 (templada-cálida y sequía moderada) con un descenso marcado de volumen y de acumulación en fase lenta, indica una perturbación de la fotosíntesis, a causa de temperaturas > 30 °C junto con una deshidratación de la baya por restricciones hídricas medias (Tabla 3, Figura 2) (Rogiers et al., 2006). En S3 (cálida y húmeda), la acumulación de azúcar continúa asociada a un descenso del volumen de baya, indica disturbios en la maduración, provocada por excesivas PP en esa etapa, debido al desacople entre el crecimiento y la acumulación (Ojeda, 2007). En S3 no se observa una meseta de acumulación de azúcar sugiriendo que, la misma fue lenta e inestable, explicado a un exceso hídrico que activó el mecanismo fotosintético durante toda la etapa y generó una acumulación desigual en bayas (Antalick et al., 2021). El cruce entre las curvas de crecimiento y de carga se produce con un contenido de SST~18 °Brix, pudiendo atribuirse a un comportamiento varietal como el punto de inflexión que define la fase rápida, en coincidencia con lo reportado por Deloire et al. (2021) y Shahood et al. (2020). En condiciones cálidas (S1 y S3), ese punto de inflexión entre la velocidad de acumulación y crecimiento de la baya, no coincide con el cambio de fases pre-definido, sujeto a perturbaciones debido a variaciones hídricas en maduración.

Composición primaria y secundaria de la baya en cosecha

La situación cálida y sequía moderada (S1), definida por un componente térmico (acentuado) e hídrico (escaso), inciden directamente en reducciones del peso de baya en cosecha. Mientras que la situación templada-cálida y sub-húmeda (S4), asociada a mayor disponibilidad de PP, sin restricciones hídricas y menores temperaturas extremas, presenta mayor peso de baya en cosecha (Ojeda, 2007) (Figura 2, Tabla 3).

La situación templada-cálida y sequía moderada (S2), el menor contenido de azúcar en cosecha se explica por un efecto de deshidratación de la baya sumado a un bloqueo de fotosíntesis en fase lenta (Figura 4). Esta respuesta se podría deber a temperaturas $> 30\text{ }^{\circ}\text{C}$ y déficit hídrico medio, intensificado con una mayor SFEp y mayor carga de uva por planta. Por el contrario, la situación templada-cálida y sub-húmeda (S4), logra el mayor contenido de azúcar por baya, sugiriendo un óptimo balance entre acumulación y crecimiento de baya en maduración, asociado a la disponibilidad hídrica (Ferrer et al., 2014) (Tabla 4).

La situación cálida y sequía moderada (S1), presenta el menor contenido de AT en cosecha, por un efecto directo del menor vigor e indirecto ligado a mayores temperaturas en maduración. Por otro lado, el mayor contenido de AT en la situación templada-cálida y sub-húmeda (S4), se debe a un mayor vigor ($2.01\text{ m}^2\text{ planta}^{-1}$), y temperaturas más templadas durante el ciclo y en maduración (Tabla 3). La relación Azúcares/AT refleja el grado de madurez de la baya, señalando una interacción negativa entre ambos metabolitos, comprobado por el valor de pH. Tal es así que, S1 presenta el mayor grado de madurez contrariamente a S4, debido a la interacción entre procesos durante la maduración (Rienth et al., 2016). Las condiciones cálidas, se relacionan con un mayor grado de madurez, mayor pH y menor relación Azúcares/AT, estando fuertemente determinado por el clima, con mayor ΣGDB_{10} en maduración y marcada variación hídrica interanual.

El mayor contenido de ApH1 (concentración y cantidad) y relación ApH1/Azúcares, obtenido en la situación templada-cálida y sub-húmeda (S4), se explica por los umbrales térmicos e hídricos reportados como óptimos para la acumulación de solutos primarios y secundarios en maduración (Tabla 3 y 4) (Gutiérrez-Gamboa et al., 2021). Esto se evidencia por los contenidos de metabolitos y tasas de acumulación/degradación más equilibradas y estables en esa condición (relaciones azúcares/AT y azúcares/volumen), en acuerdo a lo reportado por Ferrer et al. (2020). En contraposición, la situación cálida y húmeda (S3) presenta la menor concentración de ApH1 y relación ApH1/azúcares, sugiriendo perturbaciones en la maduración explicadas por mayor volumen de PP en esa etapa, Tabla 3 (González-Neves et al., 2010; Ferrer et al., 2014). La riqueza fenólica es mayor en la situación cálida y sequía moderada (S1), sugiriendo que los umbrales térmicos (temperaturas de envero a cosecha $> 30\text{ }^{\circ}\text{C}$) e hídricos (restricción hídrica de media a fuerte) óptimos para su síntesis, difiere de los reportados para antocianos (Ojeda, 2007) (Figura 2).

Conclusiones

Los índices bioclimáticos son herramientas relevantes para caracterizar y definir el potencial vitícola de una región, siendo útiles para la toma de decisiones en el contexto del cambio climático.

El tipo climático (región) condiciona la evolución de los solutos durante la maduración de la baya, pero es su interacción con las condiciones anuales, las que determinan su composición en cosecha.

El efecto del clima (temperatura) incide sobre el adelantamiento de la brotación, por el cumplimiento de los requerimientos térmicos varietales, no obstante, la duración del ciclo de cultivo interactúa con la disponibilidad hídrica anual.

En nuestras condiciones, la variabilidad anual está dada por las precipitaciones, con directa influencia sobre la etapa de maduración (duración), el tamaño de la baya y su composición.

En clima cálido, la respuesta de la planta presenta mayor sensibilidad al efecto año durante la maduración de la baya, con fuerte incidencia en la fase rápida, acortándola en condiciones de sequía y alargándola en húmeda. La condición húmeda (2019), genera perturbaciones entre el crecimiento y la acumulación de solutos, creando un desequilibrio fisiológico entre procesos.

En clima templado-cálido, la respuesta de la planta presenta estabilidad entre años (metabolitos primarios y secundarios), debido a una menor variación hídrica entre años. La condición de sequía moderada (2018) junto con un efecto térmico, resulta en una deshidratación de la baya en la fase lenta.

La planta alcanza un mejor balance fisiológico (vegetativo-productivo) en las condiciones de clima cálido y sequía moderada (S1) así como templado-cálido y sub-húmedo (S4), redundando en que la máxima cantidad de azúcar se alcanza por la vía de descarga del floema. En clima templado-cálido, por otra parte, con sequía moderada (S2) y cálido-húmedo (S3), la máxima cantidad de azúcar se logra con una combinación de descarga de azúcar y pérdida de peso.

Agradecimientos

*Los autores agradecen al Establecimiento Juanico y H. Stagnari por la disposición de sus viñedos comerciales y al Proyecto CSIC "Estudio de la interacción ambiente-planta según regiones climáticas para determinar el rendimiento, la composición y la tipicidad de la variedad Tannat", periodo 2017-2019.

Bibliografía

- Abeyasinghe, S.K., Greer, D.H. y Rogiers, S.Y. (2019). The Effect of Light Intensity and Temperature on Berry Growth and Sugar Accumulation in *Vitis vinifera* "Shiraz" under Vineyard Conditions. *Vitis*, 58(1), 7-16. <http://dx.doi.org/10.17660/actahortic.2016.1115.18>
- Antalick, G., Šuklje, K., Blackman, J.W., Schmidtke, L.M. y Deloire, A. (2021). Performing Sequential Harvests Based on Berry Sugar Accumulation (mg/berry) to Obtain Specific Wine Sensory Profiles. *OENO One*, 55(2), 131-146. <https://doi.org/10.20870/oenone.2021.55.2.4527>
- Candar, S., Korkutal, İ., Bahar, E. y Aktas, F.B. (2023). Exploring the Relationship between Leaf Water Potential, Defoliation, and Grape Berry Physical Properties of Merlot (*Vitis vinifera* L.) Grapevine. *International Journal of Agriculture Environment and Food Sciences*, 7(3), 517-532. <https://doi.org/10.31015/jaefs.2023.3.6>
- Carbonneau, A. (1995). La surface foliaire exposée – guide pour sa mesure. *LeProAgretVit*, 9, 204-212.
- Cataldo, E., Eichmeier, A. y Mattii, G.B. (2023). Effects of Global Warming on Grapevine Berries Phenolic Compounds – A Review. *Agronomy*, 13, 2192. <https://doi.org/10.3390/agronomy13092192>
- Conde, C., Silva, P., Fontes, N., Dias, A.C.P., Tavares, R. M., Sousa, M. J., Agasse, A., Delrot, S., Gerós, H. (2007). Biochemical Changes throughout Grape Berry Development and Fruit and Wine Quality. *Global Science Books Food*, 1(1), 1-22.
- Coombe, B.G. (1995). Growth Stages of the Grapevine: Adoption of a System for Identifying Grapevine Growth Stages. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 1, 104-110. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0238.1995.tb00086.x>
- Deloire, A., Rogiers, S., Šuklje, K., Antalick, G., Zeyu, X. y Pellegrino, A. (2021). *Vine and Wine: IVES Technical Reviews*. <https://doi.org/10.20870/IVES-TR.2021.4615>
- Ferrer, M., Echeverría, G. y Carbonneau, A. (2014). Effect of Berry Weight and its Components on the Contents of Sugars and Anthocyanins of Three Varieties of *Vitis vinifera* L. under Different Water Supply Conditions. *South African Journal for Enology and Viticulture*, 35(1), 103-113. <https://doi.org/10.21548/35-1-989>
- Ferrer, M., González-Neves, G., Echeverría, G. y Camussi, G. (2012). Plant Response and Grape Composition of *Vitis vinifera* L. cv Tannat in Different Climatic Regions. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2, 1252-1261.

- Ferrer, M., Pedocchi, R., Michelazzo, M., González-Neves, G. y Carbonneau, A. (2007). Delimitación y descripción de regiones vitícolas del Uruguay en base al método de clasificación climática multicriterio utilizando índices bioclimáticos adaptados a las condiciones del cultivo. *Agrociencia Uruguay*, 11(1), 47-56. <https://doi.org/10.31285/AGRO.11.768>
- Ferrer, M., Pereyra, G., Salvarrey, J., Arrillaga, L. y Fourment, M. (2020). "Tannat" (*Vitis vinifera* L.) as a Model of Responses to Climate Variability. *Vitis*, 59(1), 41-46. <https://doi.org/10.5073/vitis.2020.59.41-46>
- García de Cortázar Atauri, I., Brisson, N. y Gaudillere, J.P. (2009). Performance of several models for predicting budburst date of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *International Journal of Biometeorology*, 53, 317-326. <https://doi.org/10.1007/s00484-009-0217-4>
- González-Neves, G., Gil, G., Barreiro, L., Ferrer, M. y Franco, J. (2006). Composición fenólica de las uvas de las principales variedades tintas de *Vitis vinifera* cultivadas en Uruguay. *Agrociencia Uruguay*, 10(2), 1-14. <https://doi.org/10.31285/AGRO.10.918>
- González-Neves, G., Gil, G., Ferrer, M., Charamelo, D., Balado, J., Bochicchio, R., Gatto, G. y Tessore, A. (2010). Prediction of the Colour and Polyphenolic Composition of the Young Red Wines from the Phenolic Potential of the Grapes. *International Journal of Food Science & Technology*, 45(9), 1843-1851. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.2010.02343.x>
- Gutiérrez-Gamboa, G., Zheng, W. y Martínez de Toda, F. (2021). Current Viticultural Techniques to Mitigate the Effects of Global Warming on Grape and Wine Quality: A Comprehensive Review. *Food Research International*, 139, 109946. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2020.109946>
- Instituto Nacional de Vitivinicultura (INAVI). (2022). *Estadísticas de viñedos 2021: Datos nacionales*. INAVI.
- Kuhn, N., Guan, L., Dai, W.Z., Wu, B.H., Lauvergeat, V., Gomes, E., Li S.H., Godoy, F., Arce-Johnson, P. y Delrot, S. (2014). Berry Ripening: Recently Heard through the Grapevine. *Journal of Experimental Botany*, 65(16), 4543-4559. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert395>
- Ojeda, H. (2007). Riego cualitativo de precisión en vid. *Revista de Internet de Viticultura y Enología*, 5, 1-10.
- Ortega Farías, S., Acevedo, C., Moreno, Y. y Pardo, C. (22 y 23 de julio de 2004). Deshidratación prematura de bayas en cv. "Merlot": ¿Un desequilibrio hídrico del viñedo? En *Tópicos de actualización en viticultura y enología* (pp. 1-17). Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile.
- Ribalta-Pizarro, C., Muñoz, P. y Munné-Bosch, S. (2021). Tissue-Specific Hormonal Variations in Grapes of Irrigated and Non-irrigated Grapevines (*Vitis vinifera* cv. "Merlot") Growing Under Mediterranean Field Conditions. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.621587>

- Rienth, M., Torregrosa, L., Sarah, G., Ardisson, M., Brillouet, J.M. y Romieu, C. (2016). *BMC Plant Biol*, 16(1),164. <https://doi.org/10.1186%2Fs12870-016-0850-0>
- Rogiers, S.Y., Greer, D.H., Hatfield, J.M., Orchard, B.A. y Keller, M. (2006). Solute Transport into Shiraz Berries during development and late-ripening shrinkage. *American Journal of Enology and Viticulture*, 57, 73-80. <http://dx.doi.org/10.5344/ajev.2006.57.1.73>
- Shahood, R., Torregrosa, L., Savoi, S. y Romieu, C. (2020). First Quantitative Assessment of Growth, Sugar Accumulation and Malate Breakdown in a Single Ripening Berry. *OENO One*, 54(4), 1077-1092. <https://doi.org/10.20870/oeno-one.2020.54.4.3787>
- Van Leeuwen, C. et al. (2019). An update on the impact of climate change in viticulture and potential adaptations. *Agronomy*, 9(9), 514.
- Vila, H.F., Paladino, S.C., Nazrala, J.B. y Lucero, C.C. (2009). *Manual de técnicas analíticas para la evaluación de compuestos fenólicos y otros componentes de la uva*. INTA, Facultad de Ciencias Agrarias UNCuyo, AACREA y COVIAR.
- Winkler, A.J. et al. (1974). *General Viticulture*. University of California Press.
- Zhang, X.Y. 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. <https://doi.org/10.5344/ajev.2015.15038>
- Zhang, X.Y., Wang, X.L., Wang, X.F., Xia, G.H., Pan, Q.H., Fan, R.C., Wu, F.Q., Yu, X.C. y Zhang, D.P. (2006). A shift of Phloem unloading from symplasmic to apoplasmic pathway is involved in developmental onset of ripening in grape berry. *Plant Physiology*, 142(1), 220- 232. <https://doi.org/10.1104/pp.106.081430>