



Dr. Claudio Pastenes
Laboratorio de Fisiología del Estrés en Plantas
Departamento de Producción Agrícola
Facultad de Ciencias Agronómicas
Universidad de Chile

cpastene@uchile.cl

Fono: 6785840

Fax: 6785805

Fotosíntesis en Vides de interés enológico

El proceso fotosintético es fundamental en la supervivencia de los vegetales, primero por que es el que le confiere a estos su condición autótrofa y, segundo, por que de su capacidad de adaptación a situaciones extremas depende la capacidad del vegetal completo de adaptarse a tales condiciones.

Abreviadamente, el proceso de fotosíntesis puede dividirse en dos partes, una fase clara y otra fase oscura. La fase clara consiste en la absorción de la luz por parte de las moléculas de clorofila al interior de los cloroplastos, induciendo la producción de un poder reductor (NADPH) y energía (ATP) (Figura 1). Este poder reductor y energía se utilizarán en reducir el CO_2 tomado desde el aire, convirtiéndolo en sacarosa, fundamentalmente, y también en almidón. Todo este proceso de absorción de luz, de producción de ATP y NADPH, así como de la reducción del CO_2 y síntesis de almidón, ocurren en el cloroplasto. La síntesis de sacarosa ocurre en último término, en el citoplasma de las células.

Las moléculas de clorofila son los pigmentos que le confieren el color verde a las hojas por ser justamente este el color más débilmente absorbido por estas. Hojas que han iniciado el proceso de senescencia, es decir de muerte controlada, adquieren colores cada vez más amarillentos por la pérdida de este pigmento. También, situaciones de estrés, inducen amarillamiento de hojas, lo mismo que el déficit de nitrógeno. Cada molécula de clorofila está formada por cuatro moléculas de nitrógeno por lo que la falta de este elemento repercute en una menor concentración de clorofilas. En ciertos casos, la aparición de pigmentos del tipo antocianos confiere a las hojas coloraciones fuertemente rojizas, como es el caso de hojas de vides tintas, en el inicio de la senescencia o de situaciones de estrés. Estos pigmentos, más que ser accesorios en la captación de energía luminosa, aparecen con

funciones de protección contra estreses ambientales o bióticos.

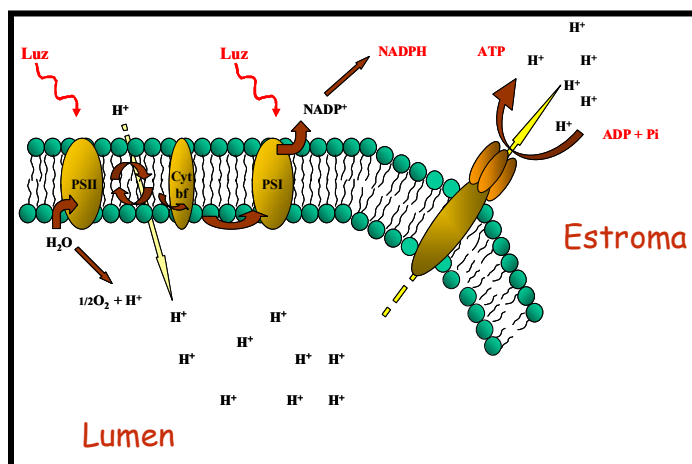


Figura 1. Al interior de los cloroplastos se absorbe la luz por parte de las moléculas de clorofila asociadas a los fotosistemas I y II. Con esto, se transportan electrones desde el agua hasta reducir moléculas de NADP formando NADPH, un poder reductor. Al mismo tiempo, se acumulan protones al interior del espacio encerrado por las membranas tilacoidales (lumen) generando un potencial electroquímico. Este potencial es aprovechado por las enzimas ATP-sintasas, fosforilando ADP, con la consecuente formación de ATP (en el estroma de los cloroplastos). Todo lo anterior se conoce como fase clara de la fotosíntesis.

La segunda etapa de la fotosíntesis, llamada oscura, comienza con la enzima Rubisco (Figura 2). Esta enzima es capaz de incorporar CO_2 a moléculas de 5 carbonos, formando triosas fosfato (Gliceraldehído 3-fosfato [G-3P], entre otros). Estas triosas pueden dar curso a la síntesis de sacarosa y, en menor medida, almidón al interior de los cloroplastos. El ciclo metabólico de incorporación de CO_2 , es conocido como Ciclo de Calvin (Figuras 2 y 3). Para el normal funcionamiento de este ciclo, se requieren los subproductos de la fase clara: ATP y NADPH.

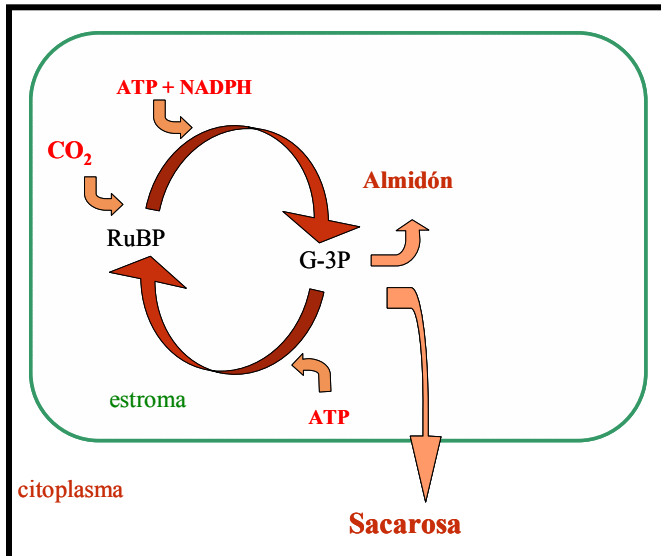


Figura 2. El ATP y NADPH formado en la fase clara de la fotosíntesis, es utilizada en la reducción del CO_2 . Este es destinado a la síntesis de almidón al interior de los cloroplastos y de sacarosa en el exterior de los mismos, es decir, en el citoplasma. En horas de la noche, el almidón puede transformarse nuevamente en triosas fosfatos, saliendo al citoplasma y formando sacarosa. La sacarosa es exportada al resto del vegetal como fuente energética.

La incorporación del CO_2 al ciclo, es catalizada por la enzima Rubisco. Esta enzima, además de incorporar CO_2 , es capaz de incorporar oxígeno, dando curso, en vez del Ciclo de Calvin, a la “Fotorrespiración”. Este último proceso implica la pérdida de CO_2 previamente fijado y se ve favorecido cuando se cierran los estomas o aumenta la temperatura de las hojas.

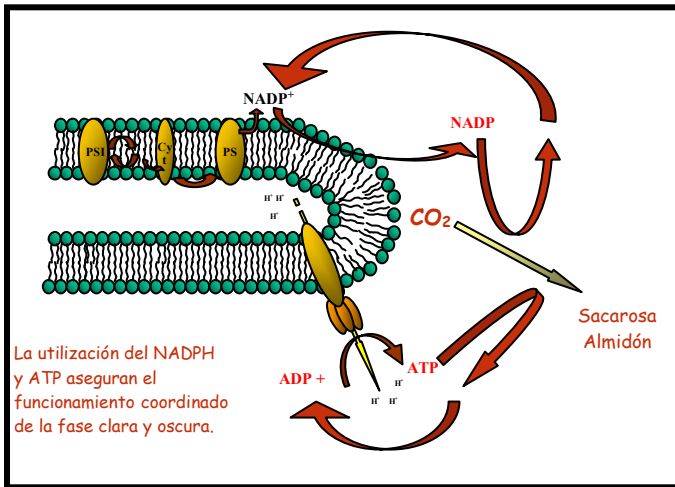


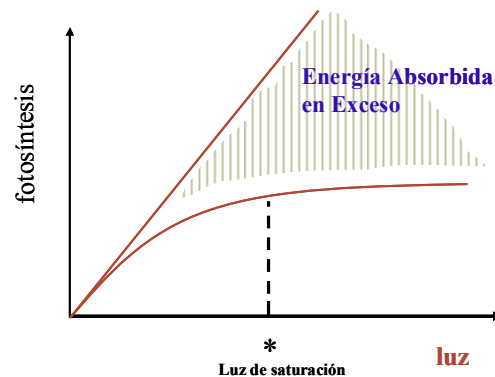
Figura 3. Esquema del funcionamiento simultáneo de la fase clara y oscura, en la que los subproductos de la fase clara, el NADPH y ATP son utilizados por la fase oscura en la reducción del CO_2 , proveniente del aire, en sacarosa y almidón. Para que el sistema fotosintético mantenga su funcionamiento, se requiere la utilización del ATP y NADPH.

De acuerdo a lo señalado, el CO_2 debe ingresar desde el aire hacia las células que conforman el parénquima de las hojas, y de ahí, hacia el interior de los

cloroplastos. La única vía posible de entrada son los estomas. Los estomas en las hojas de vid, se conforman por dos células oclusivas que al aumentar o disminuir su turgencia y volumen, mantienen abierto o cerrado el poro estomático, respectivamente. Al sufrir deshidratación las hojas, las células oclusivas pierden turgencia y el estoma se cierra. Este es un mecanismo que evita la pérdida de agua en condiciones de estrés hídrico. Además, cuando el suelo comienza a perder agua, este cambio es advertido por las raíces. Producto de lo anterior, y por mecanismos aún controversiales, aumenta la concentración de ácido abscísico en las hojas. El ácido abscísico, entre muchos otros efectos, induce también el cierre de los estomas. De este modo, incluso antes de que las hojas pierdan agua, los estomas se cierran evitando la pérdida de agua desde el tejido foliar. Al cerrarse los estomas, se producen dos efectos concretos inmediatos: a) primero, el agua no sale al aire. Esto significa que la actividad de evaporación se detiene y la temperatura de las hojas comienza a aumentar a los niveles de la temperatura del aire o incluso superiores, dependiendo del grado de exposición al sol de las hojas. b) el CO_2 no ingresa al interior de las hojas por lo que el proceso fotosintético se detiene.

La fotosíntesis, al iluminar una hoja desde la oscuridad, aumenta al aumentar la intensidad luminosa, hasta que el proceso se satura, es decir, aumentos progresivos de la intensidad luminosa no resultan en mayores aumentos en la asimilación de CO_2 (Figura 4).

Respuesta de la fotosíntesis a la luz



* $800 - 900 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$

Santiago: 13,30 h en diciembre: $2.300 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$

Figura 4. Respuesta de la fotosíntesis a la intensidad luminosa. La luz de saturación indica la intensidad luminosa más allá de la cual no ocurren aumentos en la tasa fotosintética. Eso sí, al aumentar la luz, y aunque no haya respuesta en fotosíntesis, la luz continua siendo absorbida por las moléculas de clorofila foliares. En condiciones normales, a plena luz, una hoja perpendicular al sol absorbe una intensidad varias veces superior al nivel de saturación.

El hecho de que las hojas absorban más luz de la que pueden procesar fotosintéticamente puede inducir problemas foto-oxidativos. Es decir, esa energía luminosa se dirige a la formación de especies tóxicas para el vegetal, como oxígeno singlete excitado o superóxido (Figura 5). Las plantas tienen mecanismos de defensa ante la eventualidad mencionada, pero tienen un límite, más allá del cual se induce daño y pérdida de compuestos.

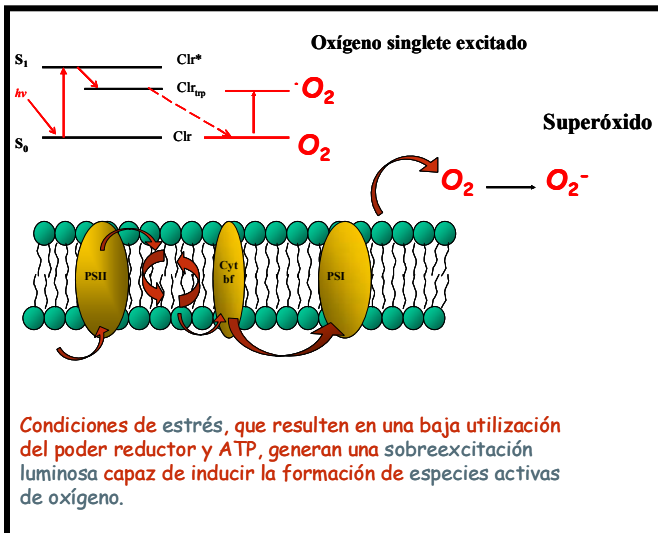


Figura 5. Cuando la intensidad luminosa excede la capacidad de utilización de esta en fotosíntesis, la cadena transportadora de electrones puede ir a reducir oxígeno formando superóxido. Así mismo, las moléculas de clorofila pueden transferir energía al oxígeno formando otra especie activa de oxígeno, el oxígeno singlete excitado. Ambas moléculas son especies tóxicas para el vegetal.

La toxicidad de las especies activas de oxígeno han sido explotadas por la industria de las agroquímicas en el diseño de herbicidas. Por ejemplo, el *Gramoxone G*, cuyo ingrediente activo es el *Paraquat* induce la formación de superóxido. Otros herbicidas, más selectivos como aquellos en base a DCMU, generan oxígeno singlete excitado y la muerte del vegetal.

Como se dijo anteriormente, las plantas pueden protegerse hasta ciertos límites del estrés foto-oxidativo. Una de esos mecanismos consiste en activar enzimas capaces de eliminar aquellas especies, o promover la síntesis de pigmentos capaces de desactivarlas. Otra manera, es la de regular la concentración de clorofilas en las hojas. En un parronal, por ejemplo, las hojas más expuestas a la luz, son de color más claro (Figura 6). Esto por que estas hojas al tener suficiente luz, disminuyen su absorción mediante la disminución de los pigmentos absorbentes. Lo contrario sucede en plantas u hojas de sombra. Las hojas más inferiores de un parronal, o más escondidas en una espaldera, normalmente presentan colores más oscuros. Esto por que al tener poca disponibilidad luminosa, maximizan la

probabilidad de absorberla mediante el incremento de los pigmentos absorbentes (Figura 6).



Figura 6. Uno de los mecanismos de adaptación posibles en las hojas, es el de la variación en la concentración de pigmentos de clorofila en las hojas. Hojas más expuestas a la luz toman coloraciones más claras que aquellas expuestas a la sombra.

Es importante subrayar el hecho de que los mecanismos protectores frente a excesos de luz tienen un máximo posible. Esto significa que condiciones ambientales que promuevan el exceso de luz absorbida podrán incidir en una mayor probabilidad de daño a las plantas. Tal es el caso del estrés hídrico, en el que se induce rápidamente un cierre de estomas, limitando de manera severa la entrada de CO_2 desde el aire hasta el interior de los cloroplastos y, por lo tanto, generando una condición de luz en exceso respecto de la capacidad de la fase oscura de utilizar esa luz. Es decir, si no hay suficiente CO_2 que reducir, la luz se dirigirá a la formación de especies reactivas de oxígeno.

Se debe recalcar, además, que el cierre estomático redundará en una mayor temperatura foliar, lo que afectará la fotosíntesis, desviando el metabolismo desde la reducción del CO_2 en el ciclo de Calvin hacia la fotorrespiración. Otra condición ambiental que determinará la actividad fotosintética de las hojas, es la humedad relativa. Condiciones de aire seco generarán una diferencia en la concentración de vapor de agua entre las cavidades sub-estomáticas y el aire, mayores a la diferencia en condiciones de aire húmedo. Si esta diferencia es considerable, el agua sale más velozmente desde las hojas, deshidratándose más fácilmente, generando un cierre de estomas y disminución de la fotosíntesis por falta de CO_2 .

Todo lo anterior hace suponer que el proceso fotosintético en las vides de interés enológico es muy

inestable y posiblemente afectado por las prácticas comunes de manejo de campo. Más aún, las plantas conducidas en espaldera están sujetas a condiciones de iluminación distinta a lo largo del día. Las hojas expuestas a iluminación en la mañana tienen una condición de humedad relativa alta y temperaturas óptimas. Al contrario, al ser iluminadas las hojas en la exposición de la tarde, estas estarán en una condición de humedad relativa menor y temperatura del aire elevada (Figura 7).

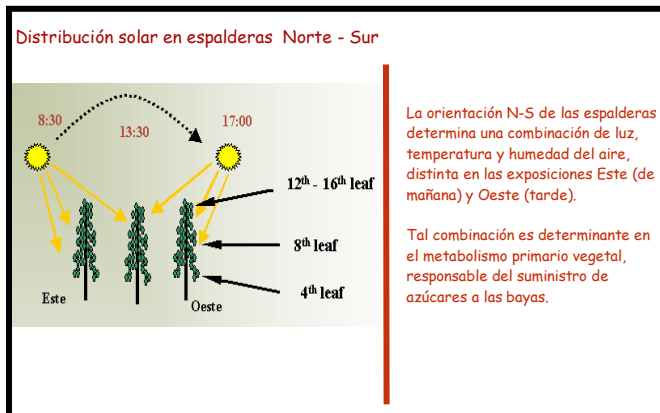


Figura 7. La figura superior muestra la variación diaria en la iluminación de una espaldera. La posición de las hojas también es un factor importante ya que las hojas basales en primeras horas de la mañana en exposición este, lo mismo que en las últimas horas de la tarde en la oeste, serán sombreadas por las hileras adyacentes. En la foto inferior se aprecia la iluminación v/s sombra de las dos exposiciones en cierta hora del día.



Es bien sabido que la calidad de las bayas aumenta al disminuir el volumen de estas debido a que los compuestos mayoritariamente responsables de características de aroma y color, entre otras, está concentrada en la piel de las bayas. En este sentido, el proceso fotosintético responsable de la exportación de sacarosa a las bayas, determinará la capacidad de concentración de azúcares fermentables, de compuestos terminales de la ruta de los fenilpropanoides (taninos, antocianos, flavonoides) y de ácidos inicialmente (Figura 8). Así mismo, esa capacidad fotosintética estará seriamente limitada por el estrés hídrico impuesto a las parras con el propósito

de disminuir el volumen de las mismas, así como el vigor general de las plantas de vid.

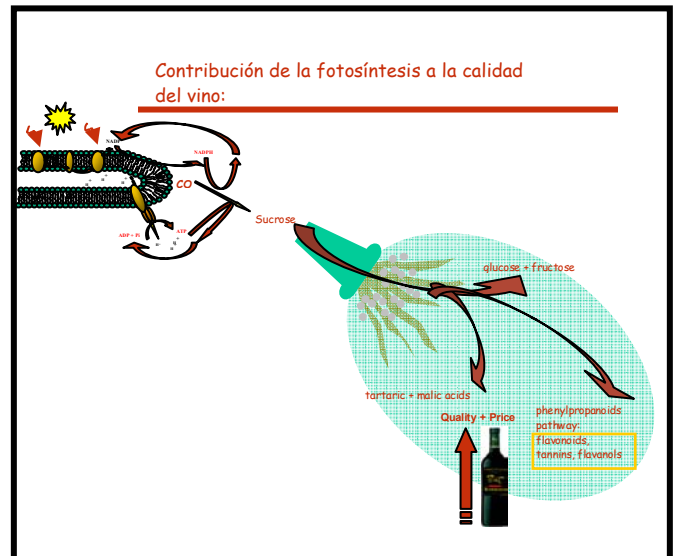


Figura 8. El producto final de la fotosíntesis, la sacarosa, es el responsable de la formación de a) ácidos, inicialmente en la fase de crecimiento de las bayas, b) de acumulación de azúcares fermentables y c) de la formación de compuestos importantes en la calidad y precio del vino final. Estos últimos se acumulan en la piel de las bayas por lo que es común que las viñas se sometan a condiciones de estrés hídrico. Esto último, interfiere en la actividad fotosintética y por lo mismo, en el rendimiento.

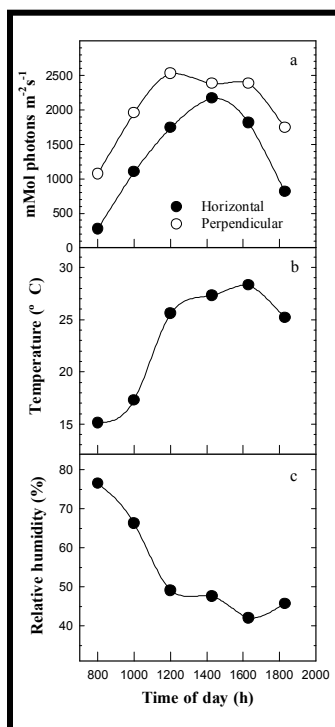


Figura 9. La restricción hídrica afecta la fotosíntesis por el consecuente cierre estomático. Este efecto es fuertemente reforzado en condiciones de clima caluroso como es el caso del verano en el Valle del Maipo.

En la figura se observa la variación en (a) la intensidad luminosa medida en forma horizontal y perpendicularmente al sol, (b) la temperatura del aire y (c) la humedad relativa a lo largo del día. En la medida que aumenta la luminosidad, sigue un aumento de temperatura cercano a los 30 °C al comienzo de la tarde con el consecuente descenso de la humedad relativa.

Tal como se observa en la figura 9, las hojas iluminadas en la mañana en el mes de diciembre o enero en el Valle del Maipo, fotosintetizarán con una temperatura de entre 17 y 25 °C y una humedad relativa superior al 50%. Al contrario, las hojas iluminadas en la tarde, fotosintetizarán con una

temperatura de 30 °C y una humedad relativa cercana al 40%, e incluso menos en pleno mes de enero.

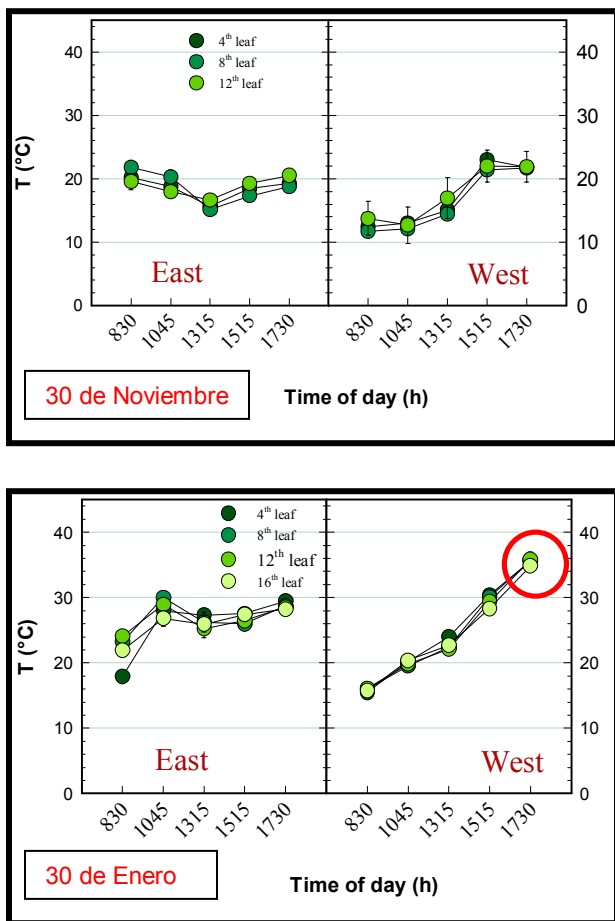


Figura 10. Temperatura de hojas a lo largo del día en las exposiciones Este y Oeste en plantas del cv. Cabernet Sauvignon en el Valle del Maipo. Las mediciones fueron realizadas con un termómetro infrarrojo durante el mes de noviembre y luego al final del mes de enero.

Durante el mes de noviembre las plantas, en general, no están sujetas a restricción hídrica producto de las reservas de humedad de suelo remanentes del invierno. Esta condición durará dependiendo de las texturas de suelo y de las condiciones pluviométricas invernales previas. Al aumentar las temperaturas significativamente hacia el mes de diciembre, la evapotranspiración tiende a disminuir el contenido de agua del suelo. Esto determina que las plantas dependerán fuertemente del suministro de agua proveniente de los sistemas de riego. Por lo mismo, la temperatura foliar registrada a fines del mes de noviembre, no supera los 24 °C, bastante menos a la temperatura del aire medida a la sombra. Hacia el mes de enero, la condición de disponibilidad hídrica de las plantas se hace más crítica, con una reposición de agua mediante el riego fuertemente restringida. Evidentemente, las plantas comienzan a cerrar sus estomas, especialmente hacia horas de la tarde, aumentando considerablemente su temperatura foliar.

En la figura 10, se observa que la temperatura foliar en horas de la tarde, en el lado este, alcanza prácticamente los 29 °C. Esto es, en el lado expuesto a una condición de sombra durante la tarde. El lado Oeste, en tanto, al término de la tarde, cuando la temperatura del aire es máxima y la humedad relativa mínima (ver Fig. 9), las hojas iluminadas en ese momento por el sol, alcanzan temperaturas cercanas a los 35 °C, superiores incluso a la temperatura del aire (Fig. 10).

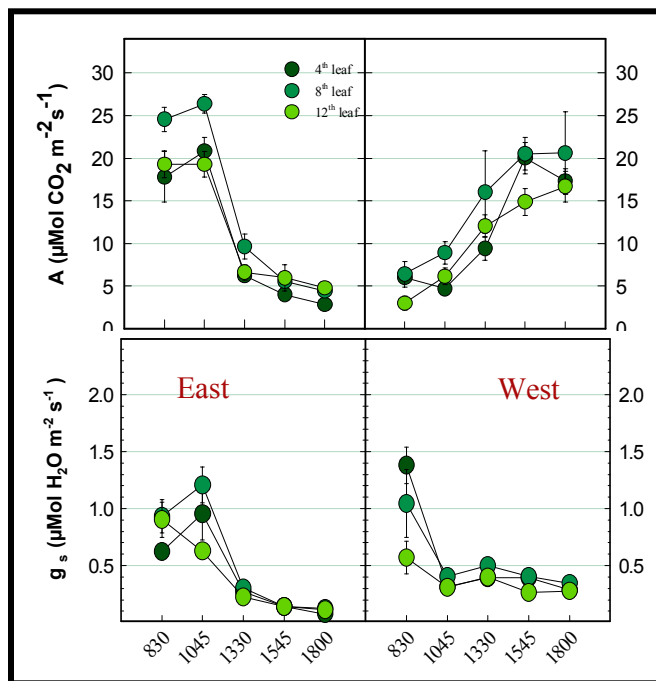


Figura 11. La figura superior muestra la tasa de asimilación de CO_2 , o fotosíntesis (A), medida el 30 de Noviembre a lo largo del día en las exposiciones Este y Oeste, en las distintas alturas de la canopia, desde la hoja 4 (correspondiente al cuarto nudo desde la base) hasta la 12. La Figura inferior muestra la conductancia estomática medida simultáneamente a la asimilación de CO_2 . Las determinaciones fueron hechas con un analizador infrarrojo de gases en terreno.

La figura 11 muestra la tasa fotosintética de las distintas hojas en el lado Este y Oeste y a lo largo del día, en las mismas hojas y al mismo tiempo en que fue medida la temperatura en la figura 10. Existe una diferencia en la tasa fotosintética alcanzada por las hojas a distintas alturas de la canopia, en que las más basales cuentan con menos luz y las más altas, correspondientes al nudo 12, son hojas en plena formación. Se puede observar con claridad que la tasa fotosintética es función de la exposición a la luz, alcanzando el máximo las hojas del lado Este a media mañana, mientras que las hojas de la exposición oeste, al ser iluminadas más tarde, alcanzan su máxima tasa fotosintética entre las 15.45 y 18 horas. Eso sí, las hojas de la exposición de la tarde, al contar con un ambiente más restrictivo en temperatura y humedad relativa, alcanzan máximos fotosintéticos menores a los observados en la cara Este.

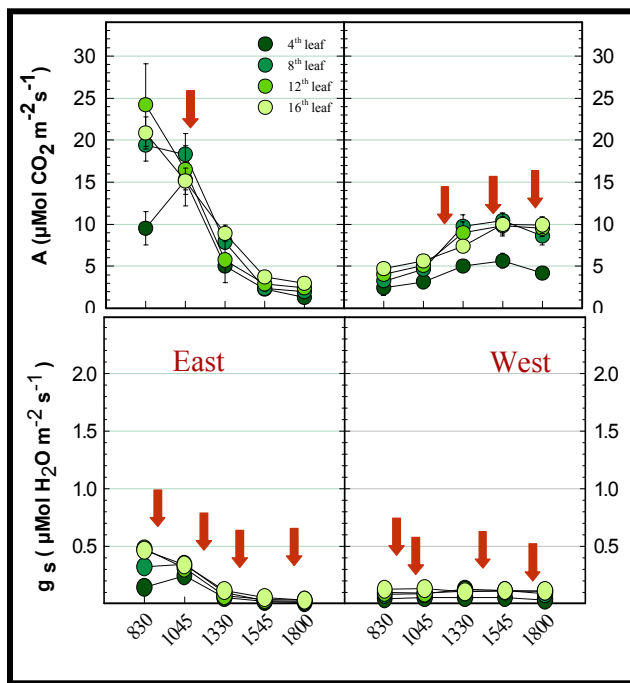


Figura 12. Fotosíntesis(A) en la figura superior y conductancia estomática (g) en la inferior determinadas el 30 de Enero en distintas hojas. Claramente, las tasas fotosintéticas están fundamentalmente deprimidas en el lado Oeste producto del cierre de los estomas. Las flechas rojas indican valores menores a los observados en Noviembre.

En el mes de Enero, producto de la menor disponibilidad hídrica del suelo, los estomas tendieron a cerrarse. Este fenómeno ya señalado a través de la temperatura foliar (Fig. 10), se aprecia claramente en la Figura 12. La conductancia estomática es un parámetro que indica la facilidad con que los gases, particularmente el CO₂, pasan a través de los estomas. En la medida que los estomas se cierran, la conductancia se deprime. Este efecto tiene una consecuencia directa sobre la tasa fotosintética en el mes de enero, en la que se alcanzan valores menores a los observados en Noviembre. Más aún, las hojas del lado Oeste de las plantas, expuestas a una condición de luz con mayores temperaturas y menores niveles de humedad relativa en comparación con el lado Este, se ven fuertemente inhibidas.

Es importante recalcar que las diferencias en los niveles de fotosíntesis en las hojas del cuarto nudo, no se deben a que estas entren en senescencia, en esta época, más aceleradamente que el resto, es decir que envejeczan. Al contrario, solo se debe a que son hojas mayoritariamente más sombreadas, ya sea por los brotes laterales ubicados inmediatamente por sobre el cuarto nudo, o por la sombra provocada por las hileras contiguas. Lo anterior se comprueba al observar que el contenido de clorofilas de estas hojas mantiene su proporción respecto del resto de las hojas muestreadas (datos no mostrados).

Los datos presentados, que corresponden a mediciones en viñas de Cabernet Sauvignon en el

Valle del Maipo, muestran el gran impacto de la restricción de riego sobre la tasa fotosintética en las plantas de vid. Así mismo, más allá de generar un impacto directo sobre los racimos en cada exposición, la combinación de luz, temperatura y humedad relativa en ambas exposiciones de una espaldera, generan una condición distintiva sobre la capacidad fotosintética de las plantas.

Estos resultados llevaron a continuar los estudios en la relación fuente-receptáculo en vides con el propósito de verificar el impacto de los ajustes de carga en las plantas y de evaluar la necesidad de estudiar más precisamente la potencialidad de producir más, sin afectar la calidad final de las bayas. Estos resultados serán presentados en un futuro próximo.

El presente artículo fue logrado gracias al financiamiento del Proyecto Fondecyt 1020151 (del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología adjudicado por los Investigadores Claudio Pastenes, Alvaro Peña y Rodrigo Callejas). Los investigadores agradecen la colaboración de las Viñas Pérez-Cruz, Haras de Pirque y Santa Rita. Las mediciones se realizaron con la colaboración de Karen Galdames, Javiera González, Carolina Kusch, Paula Pimentel (en estricto orden alfabético).

Se autoriza la reproducción de elementos del presente texto siempre que se haga clara referencia de la fuente.