

VALIDACIÓN DE UN MODELO PARA ESTIMAR LA CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA DE HOJAS EN VIDES CV CABERNET SAUVIGNON

Model validation for estimating the leaf stomatal conductance in cv Cabernet Sauvignon grapevines

**Francisco Jara-Rojas¹, Samuel Ortega-Farías^{1*}, Héctor Valdés-Gómez^{1,2},
Carlos Poblete¹, y Alejandro del Pozo³**

ABSTRACT

The coupled model of assimilation and stomatal conductance ($A-g_s$) was evaluated to estimate leaf stomatal conductance of a drip-irrigated vineyard (*Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon) located in the Péncahue Valley (35°22' S, 71°47' W, 150 m.a.s.l.), Maule Region, Chile, during the 2003-2004 and the 2004-2005 growing seasons. Additionally, a calibration of the three parameters mesophyll conductance (g_m), maximum specific humidity (D_{max}) and coupled factor (f_0) was applied on vines growing in 35 L pots. An infrared gas analyzer was used to calibrate and evaluate the $A-g_s$ which allowed simultaneous measuring of the leaf net assimilation (A) and stomatal conductance (g_s) in 2 to 3 h intervals of time. The calibration indicated that the g_m , D_{max} and f_0 values were 1.15 mm s⁻¹, 52.31 g kg⁻¹ and 0.90, respectively. The validation in the drip-irrigated vineyard indicated that the $A-g_s$ model was able to estimate the leaf stomatal conductance with a root mean square error (RMSE) of 0.05 mol m⁻² s⁻¹, model efficiency of 61% and agreement index of 90%. The sensitivity analysis indicated that the $A-g_s$ model is affected considerably by the g_m , D_{max} and f_0 Parameterization.

Key words: $A-g_s$ model, photosynthesis, mesophyll conductance, stem water potential, sensitivity analysis.

RESUMEN

El modelo acoplado de asimilación neta y conductancia estomática ($A-g_s$) fue evaluado para estimar la conductancia estomática de hojas (g_s) de un viñedo regado por goteo (*Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon) ubicado en el Valle de Péncahue (35°22' S; 71°47' O; 150 m.s.n.m.), Región del Maule, Chile, durante las temporadas 2003-2004 y 2004-2005. Además, una calibración de la conductancia del mesófilo (g_m), valor máximo de humedad específica a saturación (D_{max}) y el factor acoplado (f_0) fue realizada en

¹ Universidad de Talca, Facultad de Ciencias Agrarias, Centro de Investigación y Transferencia en Riego y Agroclimatología (CITRA), Casilla 747, Talca, Chile. *Autor para correspondencia (sortega@utalca.cl).

² Universidad de Talca, Facultad de Ingeniería, Escuela de Bioinformática, Casilla 747, Talca, Chile.

³ Universidad de Talca, Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Producción Agrícola, Casilla 747, Talca, Chile.

vides creciendo en maceteros de 35 L. Para calibrar y evaluar el modelo $A-g_s$ se utilizó un analizador infrarrojo de gases, el cual permitió medir simultáneamente la asimilación neta (A) y la conductancia estomática (g_s) en intervalos de tiempo de 2 a 3 h. La calibración indicó que los valores de g_m , D_{\max} y f_0 fueron de $1,15 \text{ mm s}^{-1}$; $52,31 \text{ g kg}^{-1}$ y $0,90$ respectivamente. La validación en el viñedo regado por goteo mostró que el modelo $A-g_s$ fue capaz de estimar la conductancia estomática con una raíz del cuadrado medio del error (RMSE) de $0,05 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, una eficiencia del modelo de 61% y un índice de acuerdo de 90%. El análisis de sensibilidad indicó que el modelo es considerablemente afectado por la parametrización de g_m , D_{\max} y f_0 .

Palabras clave: modelo $A-g_s$, fotosíntesis, conductancia del mesófilo, potencial hídrico del xilema, análisis de sensibilidad.

INTRODUCCIÓN

Investigaciones recientes indican que es posible estimar directamente el consumo de agua o evapotranspiración actual (ET) de los cultivos, sin la necesidad de utilizar los coeficientes de cultivo (Olioso *et al.*, 2005; Ortega-Farias *et al.*, 2004; 2007). Los modelos de transferencia suelo-vegetación-atmósfera (TSVA), cuya aplicación requiere de información de suelo, clima y una caracterización del follaje, han sido sugeridos como una vía para estimar la ET en diversas especies vegetales (Olioso *et al.*, 2005). Versiones recientes de los modelos TSVA incorporan formulaciones matemáticas de la conductancia estomática (g_s), la cual regula el intercambio gaseoso (CO_2 y vapor de agua) dependiendo de las condiciones climáticas y humedad de suelo. Entre los algoritmos matemáticos que permiten estimar g_s podemos mencionar el modelo de Jarvis (1976), el cual utiliza una serie de variables climáticas tales como radiación solar incidente, temperatura y humedad relativa del aire y contenido de agua del suelo como variables de entrada. Collatz *et al.* (1991) plantearon un modelo que usa la tasa de asimilación de CO_2 , calculada a través de los modelos propuestos por Farquhar, como parámetro de entrada en la estimación de g_s (Farquhar *et al.*, 1980). Esta asociación de modelos mejora la estimación de g_s al incorporar la interacción no lineal entre la transpiración y la asimilación neta de CO_2 . Jacobs (1994) propuso un modelo acoplado de asimilación neta y g_s ($A-g_s$) para estimar g_s en hojas de vides. El modelo $A-g_s$, a diferencia de aquel propuesto por Jarvis, incluye una descripción de la interacción sinérgica entre la concentración de CO_2 , factores ambientales y factores de la planta. Así, el modelo $A-g_s$ permite una respuesta apropiada a los cambios climáticos producidos por el aumento sistemático del CO_2 en la atmósfera (Jacobs *et al.*, 1996; Calvet *et al.*, 1998b; Calvet, 2000; Calvet *et al.*, 2004).

El modelo $A-g_s$ ha sido aplicado exitosamente en viñas cv. Airen (Jacobs *et al.*, 1996), encontrándose que este modelo fue capaz de predecir g_s en hojas de vid con un error experimental de un 16% y una desviación máxima de $4,0 \text{ mm s}^{-1}$ ($0,16 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Por otro lado, estudios realizados por Calvet *et al.* (1998b) indicaron que el modelo $A-g_s$ es sensible a la parametrización de la conductancia del mesófilo (g_m) y concentración de CO_2 interna. Para mejorar el comportamiento del modelo $A-g_s$, Calvet *et al.* (2004) realizaron una optimización no lineal de g_m y de la función que determina la concentración de CO_2 dentro de la cavidad estomática. En términos prácticos, la cuantificación de g_s es compleja ya que presenta una gran variabilidad temporal, explicada fundamentalmente por cambios en las condiciones ambientales, de suelo y de la propia planta (Baldocchi *et al.*, 1991). En el caso de la vid bajo condiciones de campo sin restricción hídrica, se ha reportado un amplio rango de valores de g_s que van entre los $0,6$ a $0,1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (15 mm s^{-1} a $2,5 \text{ mm s}^{-1}$, respectivamente), donde el efecto de la variedad es muy importante (Pire y Ojeda, 1999).

Debido a la escasa información sobre el modelamiento de la conductancia estomática en vides y su potencial uso en los modelos TSVA para estimar directamente la ET, el presente estudio tuvo por objetivo evaluar el modelo $A-g_s$ en hojas de vides cv. Cabernet Sauvignon regadas por goteo bajo condiciones semi-áridas.

Descripción del modelo $A-g_s$

La estimación de la conductancia estomática se puede expresar como (Jacobs *et al.*, 1996):

$$g_s = \frac{1,6 \cdot A}{C_s - C_i} \quad [1]$$

donde, g_s es la conductancia al flujo de vapor de agua a través del estoma ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), $1,6$ representa la relación entre las difusividades del CO_2 y del vapor de agua en el aire, A es la asimilación neta de CO_2 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), C_s es la concentración de CO_2 en la superficie adyacente a la hoja ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) y C_i es la concentración de CO_2 en el interior de la cavidad estomática ($\mu\text{mol mol}^{-1}$). C_i se puede calcular usando las Ecuaciones [2] y [3] (Jacobs *et al.*, 1996; Calvet *et al.*, 1998b):

$$C_i = f_0 \cdot \left(1 - \frac{D_s}{D_{\max}}\right) \cdot C_s + \left(1 - f_0 \cdot \left(1 - \frac{D_s}{D_{\max}}\right)\right) \cdot \Gamma \quad [2]$$

$$D_s = q^*(T_s) - q_s \quad [3]$$

donde, f_0 es un factor acoplado cuando $D_s = 0 \text{ g kg}^{-1}$, D_s es el déficit de humedad específica entre la cavidad subestomática y la atmósfera (g kg^{-1}), D_{\max} es el valor máximo de humedad específica a saturación (g kg^{-1}), q_s es la humedad específica en la atmósfera próxima a la superficie de la hoja (g kg^{-1}),

$q^*(T_s)$ es la humedad específica en saturación (g kg^{-1}) a la temperatura de la hoja T_s ($^{\circ}\text{C}$) y Γ es el punto de compensación de CO_2 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$). En este caso se asume que la cavidad estomática, por donde se realiza el intercambio gaseoso con la atmósfera, se encuentra permanentemente saturada.

La asimilación neta de CO_2 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) puede estimarse de acuerdo a la ecuación de saturación (Calvet *et al.*, 1998b):

$$A = ((A_m + R_d) [1 - \exp(-\varepsilon \cdot I_a \cdot F_c / (A_m + R_d))] - R_d) \cdot F_{\text{CO}_2} \quad [4]$$

donde, A_m es la asimilación neta en función del CO_2 ($\text{mg m}^{-2} \text{s}^{-1}$), R_d es la respiración de la hoja ($\text{mg m}^{-2} \text{s}^{-1}$), I_a es la radiación fotosintéticamente activa (PAR) que llega a la hoja ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), ε es la eficiencia de uso de quantum inicial ($\text{mg CO}_2 [\text{J PAR}]^{-1}$), F_c es el factor de conversión entre la PAR que alcanza a la hoja y su energía asociada ($F_c = 0,22 \text{ J PAR } \mu\text{mol}^{-1}$, de acuerdo a la relación $1 \text{ mol de fotones} \equiv 0,22 \text{ MJ PAR}$ [Thornley y Johnson, 2000]) y F_{CO_2} es el factor de conversión entre unidad de masa y unidad molar de CO_2 ($22,727 \mu\text{mol CO}_2 [\text{g CO}_2]^{-1}$).

La asimilación neta en función del CO_2 ($\text{mg m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se puede expresar a través de la siguiente ecuación de saturación (Calvet *et al.*, 2004):

$$A_m = A_{m,\text{max}} [1 - \exp(-0,001 \cdot g_m \cdot (C_i - \Gamma) \cdot \Phi_{\text{CO}_2} / A_{m,\text{max}})] \quad [5]$$

donde, $A_{m,\text{max}}$ es la máxima asimilación neta ($\text{mg m}^{-2} \text{s}^{-1}$), g_m es la conductancia del mesófilo (mm s^{-1}) y Φ_{CO_2} es el factor de conversión asociado al paso desde fracción molar de CO_2 a mg CO_2 por unidad de volumen ($\Phi_{\text{CO}_2} = 1,799 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-3}$ a 25°C y 1 atm).

La emisión de CO_2 del sistema debido a la respiración de la hoja, R_d ($\text{mg m}^{-2} \text{s}^{-1}$), es calculada como (Calvet *et al.*, 2004):

$$R_d = A_m / 9 \quad [6]$$

La eficiencia de uso del quantum inicial ($\text{mg CO}_2 [\text{J PAR}]^{-1}$) es definida como (Jacobs *et al.*, 1996; Calvet *et al.*, 1998b; 2004):

$$\varepsilon = \varepsilon_0 \cdot \frac{C_i - \Gamma}{C_i + 2\Gamma} \quad [7]$$

donde, ε_0 es la eficiencia de uso del quantum máxima ($\text{mg CO}_2 [\text{J PAR}]^{-1}$).

Los valores de Γ , $A_{m,\text{max}}$ y g_m son ajustados de acuerdo a la temperatura de la hoja (T_s) por las funciones Q_{10} como lo muestran las Ecuaciones [8] y [9] (Jacobs *et al.*, 1996; Calvet *et al.*, 1998b):

$$X(T_s) = X(@25) \times Q_{10}^{(T_s - 25)/10} \quad [8]$$

$$X(T_s) = \frac{X(@25) \times Q_{10}^{(T_s - 25)/10}}{[1 + \exp(0,3 \cdot (T_1 - T_s))] [1 + \exp(0,3 \cdot (T_s - T_2))]} \quad [9]$$

donde, $X(@25)$ es el valor base de los parámetros a 25 °C (**Cuadro 1**), T_s es la temperatura de la hoja (°C), T_1 es la temperatura inferior de referencia (°C) y T_2 es la temperatura superior de referencia (°C). El ajuste por temperatura para Γ se hizo utilizando la Ecuación [8], y para $A_{m,max}$ y g_m se hizo empleando la Ecuación [9]. El resumen de los parámetros de entrada se presenta en el **Cuadro 1**.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para evaluar las estimaciones de g_s usando el modelo $A-g_s$ se realizó un ensayo durante las temporadas 2003-2004 y 2004-2005. Los datos se registraron entre enero y marzo en un viñedo comercial regado por goteo cv. Cabernet Sauvignon sin injertar, de 11 años de edad, ubicado en el Valle de Pencahue (35°22' S; 71°47' O; 150 m.s.n.m.), Región del Maule, Chile. La distancia de plantación del viñedo fue de 3,0 x 1,2 m, con plantas conducidas en espaldera vertical simple y podadas en cordón apitonado (20 yemas m⁻¹), con hileras orientadas 18° O en relación al eje N-S.

El clima de la zona es de tipo templado semi-árido, con una temperatura promedio anual máxima y mínima de 32,6 y 5,5 °C, respectivamente. La precipitación promedio anual es de 709 mm, el déficit hídrico asciende a 863 mm, con un período seco de 7 meses. El detalle de las condiciones climáticas durante el período de mediciones se resume en la **Figura 1**. El suelo es de textura franco arenosa perteneciente a la serie Cunculén, Aquic Palexeralfs, con una profundidad efectiva de raíces hasta los 60 cm. A esta profundidad, la densidad aparente, capacidad de campo, punto de marchitez permanente y humedad volumétrica aprovechable alcanzan 1,48 g cm⁻³, 30% (180 mm), 11% (66 mm) y 19% (114 mm), respectivamente. Los tiempos de riego se determinaron de acuerdo a los valores diarios de ET del viñedo (Acevedo *et al.*, 2005) y la aplicación de agua se realizó usando goteros de 3,5 L h⁻¹ espaciados a 1,2 m.

Una estación meteorológica automática (Adcon Telemetry, modelo A730, Klosterneuburg, Austria), instalada en el viñedo para registrar la temperatura del aire, humedad relativa, radiación solar, precipitaciones, velocidad y dirección del viento a intervalos de 30 min. Los sensores se encontraban a 2,5 m sobre el suelo, con excepción de los sensores de temperatura y humedad relativa, los cuales se ubicaron dentro del follaje a 1,5 m sobre el suelo, y el pluviómetro se ubicó a 3 m sobre el suelo.

Un analizador infrarrojo de gases (ADC BioScientific Ltd., modelo LCi, Hoddesdon, UK) se usó para medir la variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), conductancia estomática (g_s),

transpiración (E) y asimilación neta de CO_2 (A) en 30 hojas sanas, así como otras variables relacionadas al intercambio gaseoso (C_i , C_s , T_s y D_s). Las mediciones de intercambio gaseoso se realizaron entre las 08:00 y 20:00 h a intervalos regulares (cada 2 ó 3 h) durante ambas temporadas. De forma paralela, se midió el potencial hídrico del xilema (Ψ_x), usando una cámara de presión (PMS Instrument Co., model 600, Corvallis, Oregon, USA) (Choné *et al.*, 2001). En este caso, 6 hojas completamente expandidas se cubrieron con una lámina de plástico y luego con papel aluminio 2 h antes de efectuar las mediciones, las cuales se realizaron entre las 13:00 y 14:00 h (Ortega-Farías *et al.*, 2004). Para las mediciones con el equipo ADC y cámara de presión se seleccionaron hojas sanas de la zona media del follaje, con exposiciones solares oriente y poniente, respectivamente (Jacobs *et al.*, 1996; Moutinho-Pereira *et al.*, 2004).

La información de intercambio gaseoso obtenida se sometió a un análisis exploratorio de datos, para investigar la existencia de errores de medición. Se filtraron todos aquellos datos cuya temperatura al interior de la cámara al momento de ser registrados fue mayor a 42 °C (Jacobs, 1994) y todos aquellos valores que se encontraban separados de la media en ± 2 desviaciones estándar.

Previo a la evaluación del modelo, los parámetros g_m , D_{\max} y f_0 se calibraron en vides plantadas en macetas de 35 L de capacidad. Para esto se estableció un ensayo en la Estación Experimental de Panguilemo (36°26' S, 71°41' O; 110 m.s.n.m.), perteneciente a la Universidad de Talca, Región del Maule, en la temporada 2004-2005. Para el ensayo se utilizaron 16 plantas de vid cv. Cabernet Sauvignon en pie franco de 6 años de edad, de las cuales se seleccionaron cuatro plantas al azar para realizar las mediciones de intercambio gaseoso. Como sustrato se utilizó suelo orgánico comercial cuya densidad aparente, capacidad de campo y punto de marchitez permanente fueron 0,6 g cm⁻³, 37% (167 mm) y 12% (54 mm), respectivamente. Las macetas se distribuyeron en hileras al aire libre con orientación N-S, espaciadas a 3 x 1 m, y cubiertas con plástico blanco para minimizar las pérdidas de agua por evaporación y para reducir el calentamiento debido a la exposición solar de las mismas. Las plantas se condujeron en espaldera vertical simple y se podaron en cordón apitonado, evaluándose poscuaja desde finales de noviembre a febrero. Debido a la variabilidad en la carga frutal entre plantas observada en temporadas anteriores, se removieron todos los racimos antes de cuaja. Los niveles de reposición hídrica se determinaron con el mismo criterio utilizado en el experimento de campo (Acevedo *et al.*, 2005). Datos de intercambio gaseoso, potencial hídrico y variables microclimáticas básicas se obtuvieron con el mismo equipamiento y a la misma frecuencia de las mediciones descritas para el experimento de campo.

La calibración de los parámetros g_m , D_{\max} y f_0 se realizó usando un método de optimización no lineal que consistió en la reducción del valor de la raíz del cuadrado medio del error (RMSE) calculada entre los valores observados y los estimados de asimilación neta (Calvet *et al.*, 1998a; 1998b; 2004; Calvet, 2000). Con los valores de g_m , D_{\max} y f_0 calibrados y las constantes descritas en la literatura (**Cuadro 1**) se evaluó el comportamiento del modelo $A-g_s$ con datos obtenidos del viñedo regado por goteo ubicado en Penciahue. Para esto se utilizaron los siguientes indicadores estadísticos: raíz del cuadrado medio del error (RMSE), índice de acuerdo (IA) y eficiencia del modelo (EF) (Mayer y Butler, 1993; Willmott, 1982) entre los valores observados y estimados de A y g_s . Finalmente, se realizó un análisis de sensibilidad del modelo variando $\pm 30\%$ los valores de ϵ_0 , f_0 , Γ , g_m , $A_{m,\max}$ y D_{\max} para detectar los parámetros críticos del modelo.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Condiciones ambientales y estado hídrico de la planta

La temperatura máxima y mínima del aire fueron de 37,6 y 9 °C, respectivamente, en la temporada 2003-2004, y 38,0 y 5,9 °C, en la temporada 2004-2005. En ambas temporadas, la temperatura mínima ocurrió entre las 07:00 y 08:00 h y la máxima se alcanzó entre 16:00 y 17:00 h (**Figura 1C y 1D**). El déficit de presión de vapor máximo fluctuó alrededor de 4,5 kPa en ambas temporadas y se registró en las mismas horas en que se observaron las máximas temperaturas. La cobertura de nubes en los días en que se tomaron las mediciones fue inferior al 10% del cielo, lo que permitió una adecuada insolación de las plantas (**Figura 1A y 1B**). Finalmente, las precipitaciones ocurridas entre brotación y cosecha durante las temporadas 2003-2004 y 2004-2005 fueron de 120 y 131 mm, respectivamente, de las cuales sobre el 80% se concentraron en primavera.

Los valores de potencial hídrico de xilema medidos en ambas temporadas de estudio fluctuaron entre -0,5 y -1,0 MPa, siendo los valores más negativos aquellos observados entre pinta y cosecha de la temporada 2004-2005 (**Figura 2**). Estos valores indican que las plantas no se sometieron a condiciones de estrés hídrico importante durante ambos períodos de estudio (Ortega-Farias *et al.*, 2007).

Evaluación del modelo y análisis de sensibilidad

La optimización no lineal realizada con los datos obtenidos de las vides plantadas en macetas indicaron que los valores de g_m , D_{\max} y f_0 fueron 1,15 mm s⁻¹, 52,31 g kg⁻¹ y 0,90, respectivamente. Estos valores se encuentran en los rangos de valores reportados por Calvet *et al.* (2004) para especies frutales, donde g_m varió entre 0,21 y 8,5 mm s⁻¹, D_{\max} entre 20 y 300 g kg⁻¹ y f_0 entre 0,434 y 0,90. Estos resultados discrepan

con los encontrados por Jacobs (1994) y Jacobs *et al.* (1996), quienes indicaron valores de g_m , D_{\max} y f_0 equivalentes a $2,0 \text{ mm s}^{-1}$, $58,2 \text{ g kg}^{-1}$ y $0,92$, respectivamente. Asimismo, g_m es distinto del valor de $2,5 \text{ mm s}^{-1}$ obtenido por Düring (2003) para el cv. Riesling. Esta diferencia en los valores de g_m podría asociarse a características propias de cada cultivar como lo señalan Patakas *et al.* (2003). Estos últimos investigadores estudiaron las tasas fotosintéticas de tres cultivares de vid (Syrah, Athiri y Asyrtiko) durante distintos estados fenológicos, y observaron que las diferencias entre ellos se explicaban entre otros por: i) sus diferencias anatómicas inherentes (grosor del parénquima esponjoso y de empalizada, fracción de espacios intercelulares), ii) la edad de la hoja, y iii) las diferencias en la resistencia de la fase líquida- CO_2 de las hojas. De este mismo estudio se puede deducir que el valor de conductancia del mesófilo correspondiente a los niveles de potencial hídrico de xilema medidos en nuestro estudio, fue cercano a $0,9 \text{ mm s}^{-1}$, que es próximo al valor optimizado para el cv. Cabernet Sauvignon. Los antecedentes anteriores indican que el cultivar, el estado hídrico, así como la edad de la hoja son factores a considerar al momento de estudiar el intercambio gaseoso en el tiempo. En un estudio más global sobre 32 bases de datos de especies vegetales de utilidad agronómica, forestal y ornamental, Calvet *et al.* (2004) plantearon la existencia de una relación entre g_m y f_0 , la cual sería estable entre las especies del estudio. Esta relación entrega valores de g_m de $1,0 \text{ mm s}^{-1}$ para valores de f_0 cercanos a $0,9$, tal como los obtenidos en el presente estudio.

Las comparaciones de los valores observados con los estimados por el modelo $A-g_s$, en el experimento de campo, mostraron valores de RMSE de $2,28 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $0,05 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para la asimilación neta y g_s , respectivamente (**Cuadro 2**). Estos valores se asemejan a los observados por Calvet *et al.* (2004) en árboles de pino, quienes indicaron que el modelo fue capaz de predecir asimilación neta y g_s con valores de RMSE de $2,95 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $0,03 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente. En el presente estudio, los valores de eficiencia del modelo fueron iguales o superiores a 60% y los índices de acuerdo superaron el 90%, lo cual indica un ajuste correcto del modelo $A-g_s$ a los datos observados (Garnier *et al.*, 2001). La **Figura 3** muestra que las estimaciones de la asimilación neta de CO_2 presentan una variabilidad mayor que las estimaciones de g_s . Al respecto, la nube de puntos se distribuyó en torno a la línea 1:1 con una subestimación para valores de g_s mayores a $0,3 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

El análisis de sensibilidad sugiere que el modelo $A-g_s$ es altamente sensible a errores en los valores de g_m , D_{\max} y f_0 (**Cuadro 3**). En este caso, un error de $\pm 30\%$ en los valores de g_m , D_{\max} y f_0 provocó una variación entre un 17,9 y -21,5%, entre un 33,3 y -40,1% y entre un -241 y -51%, en las estimaciones de g_s , respectivamente. Por otro lado, el modelo presentó una baja sensibilidad para los parámetros $A_{m,\max}$, Γ y ε_0 . Estos resultados confirman la elección hecha de calibrar g_m , D_{\max} y f_0 , lo cual ha sido sugerido por

Calvet *et al.* (2004) para lograr una mejor estimación de la conductancia estomática de hoja por parte del modelo $A-g_s$.

Variación diaria de la conductancia estomática y de la asimilación neta de CO₂

Para las dos temporadas de estudio, las **Figuras 4** y **5** indican que los valores de A y g_s observados y estimados son muy cercanos entre las 8:00 y 18:00 h. Los valores medidos de g_s de hoja y de asimilación de CO₂ que se observan en las **Figuras 4** y **5** se encuentran en los rangos reportados en la literatura para un gran número de cultivares de vid (Jacobs *et al.*, 1996; Pire y Ojeda, 1999; Patakas *et al.*, 2003; Düring, 2003; Singsaas *et al.*, 2003). Sin embargo, pocos de estos estudios hacen alusión al efecto de la posición de la hoja o su orientación sobre la magnitud de las mediciones. En relación a este último punto, Jacobs *et al.* (1996) reportaron para vides (cv. Airen), valores máximos de g_s de 0,29 mol m⁻² s⁻¹ para el lado sombreado del follaje y de 0,33 mol m⁻² s⁻¹ para el lado soleado, así como valores máximos de asimilación de 5,7 μmol m⁻² s⁻¹ para el lado sombreado del follaje y de 15,6 μmol m⁻² s⁻¹ para el lado soleado. Estos valores son muy próximos a los medidos para el cv. Cabernet Sauvignon en nuestra investigación.

El buen comportamiento diurno que presenta el modelo para estimar la conductancia estomática al vapor de agua sugiere que el modelo $A-g_s$ podría ser utilizado en el algoritmo matemático de los modelos TSVA para estimar directamente el consumo de agua del viñedo. Esto permitiría, en el mediano y largo plazo, estudiar el impacto del cambio climático global en el requerimiento hídrico de la vid, el cual es muy importante para optimizar la aplicación de agua a nivel predial y regional.

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio indicaron que el modelo $A-g_s$ fue capaz de estimar la conductancia estomática de hojas de vides (cv. Cabernet Sauvignon) con una raíz del cuadrado medio del error (RMSE) de 0,05 mol m⁻² s⁻¹, una eficiencia del modelo de 61% y un índice de acuerdo de 90%. El modelo reproduce, de forma general, la variabilidad diaria de la conductancia estomática observada en ambos lados de la espaldera del viñedo (lado soleado y sombreado). La calibración indicó que los valores de g_m , D_{\max} y f_0 fueron de 1,15 mm s⁻¹, 52,31 g kg⁻¹ y 0,90, respectivamente. El análisis de sensibilidad indicó que el modelo $A-g_s$ es considerablemente afectado por los errores de los valores de g_m , D_{\max} y f_0 .

RECONOCIMIENTOS

Los autores desean agradecer al Fondo de Desarrollo de Ciencia y Tecnología por el financiamiento del proyecto FONDECYT 1030314 y al Proyecto Bicentenario PSD-86/2006 en el marco de los cuales se realizó la presente investigación

LITERATURA CITADA

- Acevedo, C., S. Ortega-Farías, C. Hidalgo, Y. Moreno, y F. Córdova. 2005. Efecto de diferentes niveles de agua aplicada en poscujaja y pospinta sobre la calidad del vino cv. Cabernet Sauvignon. *Agric. Téc. (Chile)* 6:397-410.
- Baldocchi, D.D., R.J. Luxmoore, and J.L. Hatfield. 1991. Discerning the forest from the trees: an essay on scaling canopy stomatal conductance. *Agric. For. Meteorol.* 54:197-226.
- Calvet, J.-C. 2000. Investigating soil and atmospheric plant water stress using physiological and micrometeorological data. *Agric. For. Meteorol.* 103:229-247.
- Calvet, J.-C., J. Noilhan, and P. Bessemoulin. 1998a. Retrieving the root-zone soil moisture from surface soil moisture or temperature estimates: a feasibility study based on field measurements. *J. Appl. Meteorol.* 37:371-386.
- Calvet, J.-C., J. Noilhan, J.-L. Roujean, P. Bessemoulin, M. Cabelguenne, A. Olioso, and J.-P. Wigneron. 1998b. An interactive vegetation SVAT model tested against data from six contrasting sites. *Agric. For. Meteorol.* 92:73-95.
- Calvet, J.-C., V. Rivalland, C. Picon-Cochard, and J.-M. Guehl. 2004. Modeling forest transpiration and CO₂ fluxes-response to soil moisture stress. *Agric. For. Meteorol.* 124:143-156.
- Choné, X., C. Van Leeuwen, D. Dubourdieu, and J.P. Gaudillère. 2001. Stem water potential is a sensitive indicator of grapevine water status. *Ann. Bot. (London)* 87:477-483.

- Collatz, G.J., J.T. Ball, C. Grivet, and J.A. Berry. 1991. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. *Agric. For. Meteorol.* 54:107-136.
- Düring, H. 2003. Stomatal and mesophyll conductances control CO₂ transfer to chloroplasts in leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Vitis* 42:65-68.
- Farquhar, G.D., S. von Caemmerer, and J.A. Berry. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149:78-90.
- Garnier, P., C. Néel, B. Mary, and F. Lafolie. 2001. Evaluation of a nitrogen transport and transformation model in bare soil. *Eur. J. Soil Sci.* 52:253-268.
- Jacobs, C.M.J. 1994. Direct impact of atmospheric CO₂ enrichment on regional transpiration. 179 p. Ph.D. Thesis. Agricultural University, Wageningen, The Netherlands.
- Jacobs, C.M.J., B.J.J.M. van den Hurk, and H.A.R. de Bruin. 1996. Stomatal behaviour and photosynthetic rate of unstressed grapevines in semi-arid conditions. *Agric. For. Meteorol.* 80:111-134.
- Jarvis, P.G. 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopy in the field. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B.* 273:593-610.
- Mayer, D.G., and D.G. Butler. 1993. Statistical validation. *Ecol. Model.* 68:21-32.
- Moutinho-Pereira, J.M., C.M. Correia, B.M. Gonçalves, E.A. Bacelar, and J.M. Torres-Pereira. 2004. Leaf gas exchange and water relations of grapevines grown in three different conditions. *Photosynthetica* 42:81-86.
- Olioso, A., S. Ortega-Farías, H. Valdés, y R. Antonioletti. 2005. Estimación de la evapotranspiración en tomate usando el modelo de interacción suelo-vegetación-atmósfera (ISBA). *Agric. Téc. (Chile)* 65:284-294.

- Ortega-Farías, S., A. Oliosio, R. Antonioletti, and N. Brisson. 2004. Evaluation of the Penman-Monteith model for estimating soybean evapotranspiration. *Irrig. Sci.* 23:1-9.
- Ortega-Farias, S., M. Carrasco, A. Oliosio, C. Acevedo, and C. Poblete. 2007. Latent heat flux over a Cabernet Sauvignon Vineyard using the Shuttleworth and Wallace model. *Irrig. Sci.* 25:161-170.
- Patakas, A., G. Kofidis, and A.M. Bosabalidis. 2003. The relationships between CO₂ transfer mesophyll resistance and photosynthetic efficiency in grapevine cultivars. *Sci. Hort. (Canterbury, Engl.)* 97:255-263.
- Pire, R., and M. Ojeda. 1999. Effects of the irrigation regime on water relations of a table grape and two wine grape cultivars in a semiarid region of Venezuela. *Acta Hort. (ISHS)* 493:97-102.
- Sibille, I., H. Ojeda, J. Prieto, S. Maldonado, J.N. Lacapere, and A. Carbonneau. 2007. Relation between the values of three pressure chamber modalities (midday leaf, midday stem and predawn water potential) of 4 grapevine cultivars in drought situation of the southern of France. Applications for the irrigation control. p. 685-695. *In* Proceeding of the XVth Conference of Groupe d'Etude des Systèmes de Conduite de la Vigne (GESCO), Porec, Croacie. 20-23 June 2007.
- Singsaas, E.L., D.R. Ort, and E.H. DeLucia. 2003. Elevated CO₂ effects on mesophyll conductance and its consequences for interpreting photosynthetic physiology. *Plant Cell Environ.* 27:41-50.
- Thornley, J.H.M., and I.R. Johnson. 2000. *Plant and crop modelling: A mathematical approach to plant and crop physiology.* 669 p. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey, USA.
- Willmott, C.J. 1982. Some comments on the evaluation of model performance. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 63:1309-1313.

Cuadro 1. Parámetros de entrada usados por el modelo acoplado de asimilación neta-conductancia estomática ($A-g_s$) para vides.

Table 1. Input parameters used in the coupled assimilation-stomatal conductance ($A-g_s$) model for vines.

Parámetro	Ajuste por	$X(@25)^1$	Q_{10}	T_1 (°C)	T_2 (°C)	Fuente
ε_0 , mg CO ₂ [J PAR] ⁻¹	-	0,017	-	-	-	Farquhar <i>et al.</i> , 1980; Jacobs <i>et al.</i> , 1996; Calvet <i>et al.</i> , 1998b
f_0 , adimensional	-	0,916	-	-	-	Jacobs <i>et al.</i> , 1996
Γ , $\mu\text{mol mol}^{-1}$	Ecuación [8]	45,0	1,5	-	-	Jacobs <i>et al.</i> , 1996; Calvet <i>et al.</i> , 1998b
g_m , mm s ⁻¹	Ecuación [9]	2,0	2,0	0	42	Jacobs <i>et al.</i> , 1996; Candolfi-Vasconcelos y Koblet, 1991; Moutinho-Pereira <i>et al.</i> , 2004
$A_{m,\text{max}}$, mg m ⁻² s ⁻¹	Ecuación [9]	2,2	2,0	15	42	Jacobs <i>et al.</i> , 1996; Calvet <i>et al.</i> , 1998b
D_{max} , g kg ⁻¹	-	58,2	-	-	-	Jacobs <i>et al.</i> , 1996

¹ Valor del parámetro a 25 °C. ε_0 es la eficiencia de uso del quantum máxima, f_0 es un factor acoplado cuando el déficit de humedad específica es igual a 0, Γ es el punto de compensación de CO₂, $A_{m,\text{max}}$ es la máxima asimilación neta, g_m es la conductancia del mesófilo y D_{max} es el valor máximo de humedad específica a saturación,

Cuadro 2. Análisis estadístico para los modelos de asimilación neta y conductancia estomática en vides (cv. Cabernet Sauvignon).

Table 2. Statistical analysis for the leaf net assimilation and stomatal conductance models (cv. Cabernet Sauvignon).

Variable	RMSE	IA	EF
Asimilación neta de CO ₂ ^(x) , μmol m ⁻² s ⁻¹	2,28	0,91	0,63
Conductancia estomática de vapor de agua, mol m ⁻² s ⁻¹	0,05	0,90	0,61

^(x) $g_m = 1,15 \text{ mm s}^{-1}$, $D_{\text{max}} = 52,31 \text{ g kg}^{-1}$ y $f_0 = 0,90$. g_m es la conductancia del mesófilo, D_{max} es el valor máximo de humedad específica a saturación y f_0 es un factor acoplado cuando el déficit de humedad específica es igual a 0. RMSE: raíz del cuadrado medio del error ((μ)mol m⁻² s⁻¹, según corresponda); IA: índice de acuerdo (sin dimensión; IA = 1 representa predicción del modelo perfecta); EF: eficiencia del modelo (sin dimensión; EF = 1 representa eficiencia máxima, EF < 0 representa que el modelo es inadecuado).

Cuadro 3. Análisis de sensibilidad para los modelos de asimilación neta y conductancia estomática de hojas en vides (cv Cabernet Sauvignon).

Table 3. Sensitivity analysis for net assimilation and stomatal conductance models of vine leaves (cv Cabernet Sauvignon).

Parámetro y nivel de variación (%)	Asimilación neta ^(x) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)			Conductancia estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		
	EF	RMSE	Variación %	EF	RMSE	Variación %
$\varepsilon_0 + 30$	0,58	2,43	7,9	0,65	0,043	7,5
$\varepsilon_0 - 30$	0,66	2,19	-11,4	0,52	0,051	-11,0
$f_0 + 30$	0,09	3,59	23,1	N/A	6,290	-241,0
$f_0 - 30$	0,67	2,17	-25,7	-0,14	0,078	-50,5
$\Gamma + 30$	0,70	2,07	-10,8	0,58	0,047	-3,1
$\Gamma - 30$	0,49	2,68	11,8	0,63	0,044	3,4
$g_m + 30$	0,17	3,42	17,6	0,43	0,055	17,9
$g_m - 30$	0,68	2,13	-21,3	0,48	0,053	-21,5
$A_{m, \max} + 30$	0,62	2,33	1,1	0,60	0,046	1,3
$A_{m, \max} - 30$	0,66	2,19	-2,1	0,61	0,045	-2,3
$D_{\max} + 30$	0,36	3,01	13,4	0,36	0,059	33,3
$D_{\max} - 30$	0,61	2,35	-27,6	0,22	0,065	-40,1

^(x): $g_m = 1,15 \text{ mm s}^{-1}$, $D_{\max} = 52,31 \text{ g kg}^{-1}$ y $f_0 = 0,90$. g_m es la conductancia del mesófilo, D_{\max} es el valor máximo de humedad específica a saturación y f_0 es un factor acoplado cuando el déficit de humedad específica es igual a 0.

EF: eficiencia del modelo (sin dimensión; EF = 1 representa eficiencia máxima, EF < 0 representa que el modelo es inadecuado); RMSE: raíz del cuadrado medio del error ($(\mu)\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, según corresponda).

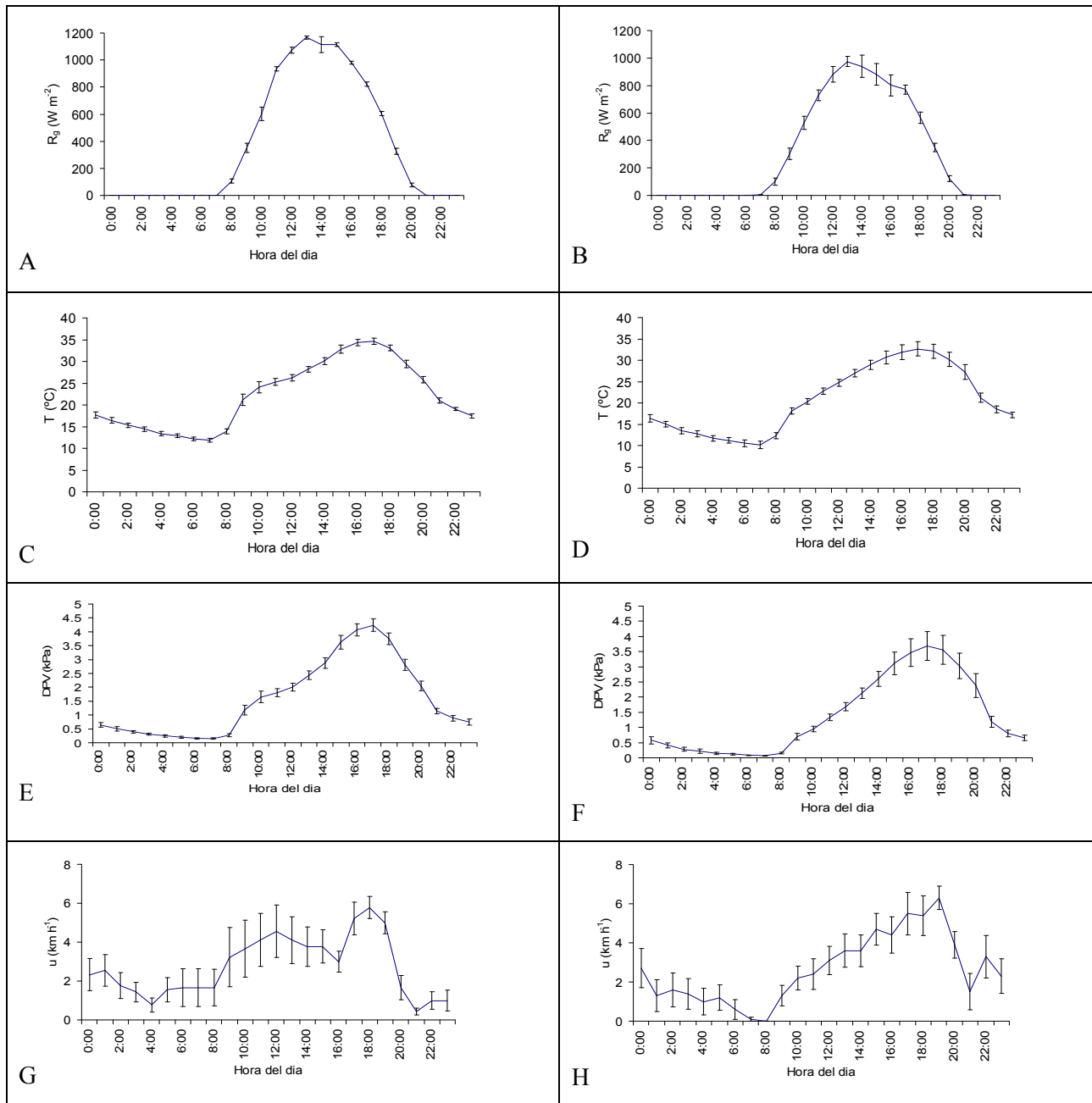


Figura 1. Caracterización micrometeorológica de la zona de ensayo en el Valle de Pencahue durante las temporadas 2003-2004 (izquierda) y 2004-2005 (derecha). A y B: radiación global (R_g , $W m^{-2}$); C y D: temperatura (T , $^{\circ}C$); E y F: déficit de presión de vapor de agua (DPV, kPa); G y H: velocidad del viento (u , $km h^{-1}$). Cada punto es el promedio de al menos 5 días de mediciones. Las barras verticales representan el error estándar de la media.

Figure 1. Micrometeorological characterization of experimental area in Pencahue Valley during 2003-2004 (left) and 2004-2005 (right) growing seasons. A and B: solar radiation (R_g , $W m^{-2}$); C and D: temperature (T , $^{\circ}C$); E and F: vapour pressure deficit (DPV, kPa); G and H: wind speed (u , $km h^{-1}$). Each point represents an average of at least 5 days of measurements. Vertical bars represent mean standard error.

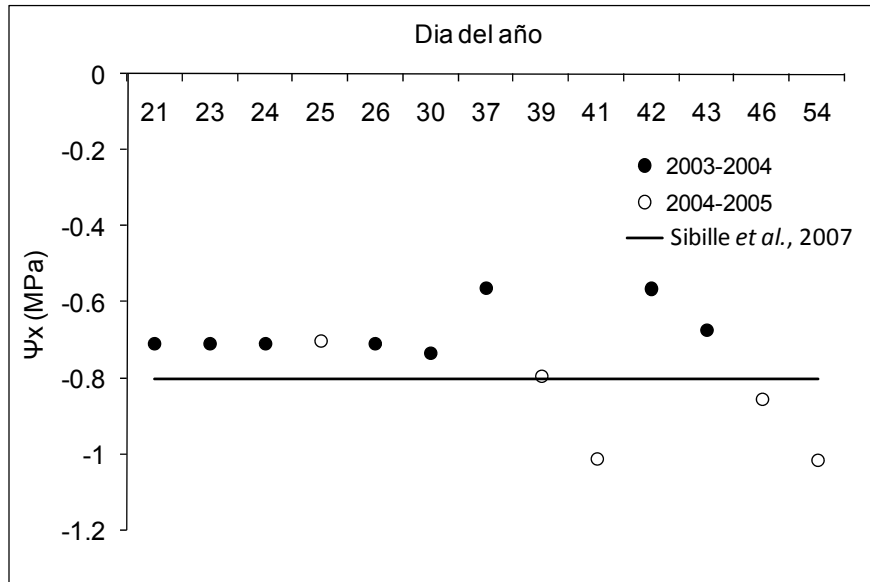


Figura 2. Evolución del potencial hídrico del xilema (Ψ_x) al mediodía durante el ensayo (Vides cv. Cabernet Sauvignon, temporadas 2003-2004 y 2004-2005, Penciahue, Región del Maule, Chile).

Figure 2. Evolution of midday stem water potential (Ψ_x) during experiment (Cabernet Sauvignon grapevines, 2003-2004 and 2004-2005 growing seasons, Penciahue, Maule Region, Chile).

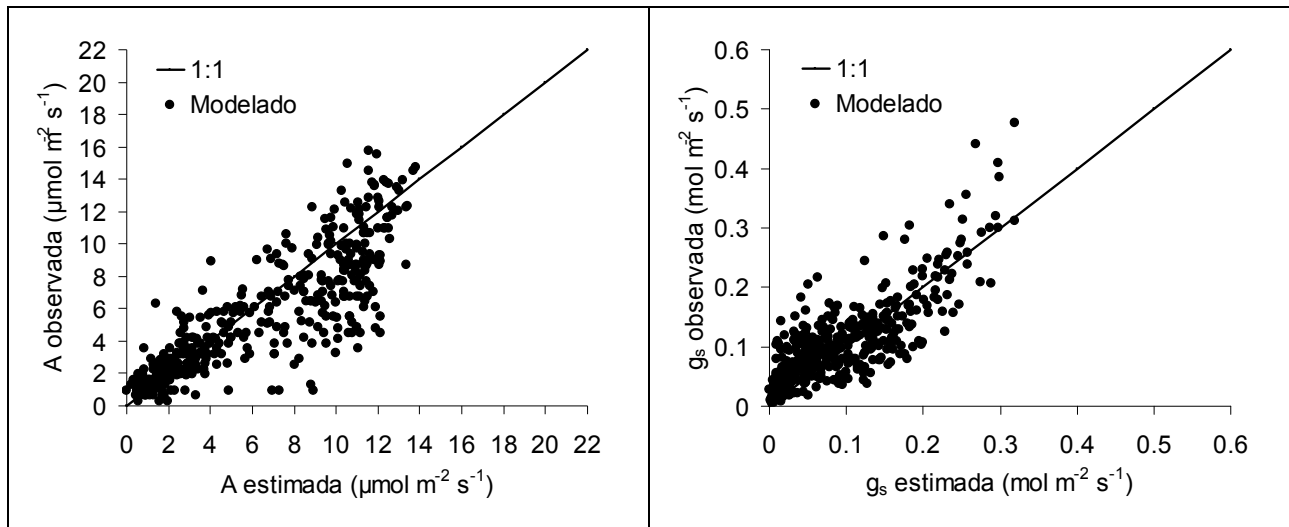
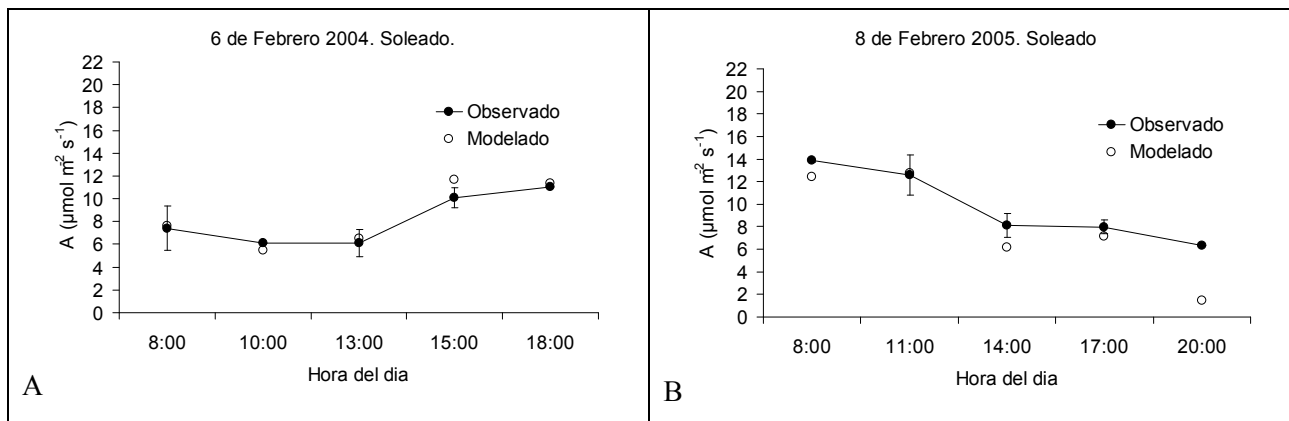


Figura 3. Comparación entre los valores observados y estimados de la asimilación neta de CO_2 (A) y de la conductancia estomática (g_s) (Vides cv. Cabernet Sauvignon, temporadas 2003-2004 y 2004-2005. Penciahue, Región del Maule, Chile).

Figure 3. Comparison between observed and estimated values of net assimilation (A) and stomatal conductance (g_s) (Cabernet Sauvignon grapevines, 2003-2004 and 2004-2005 growing seasons. Penciahue, Maule Region, Chile).



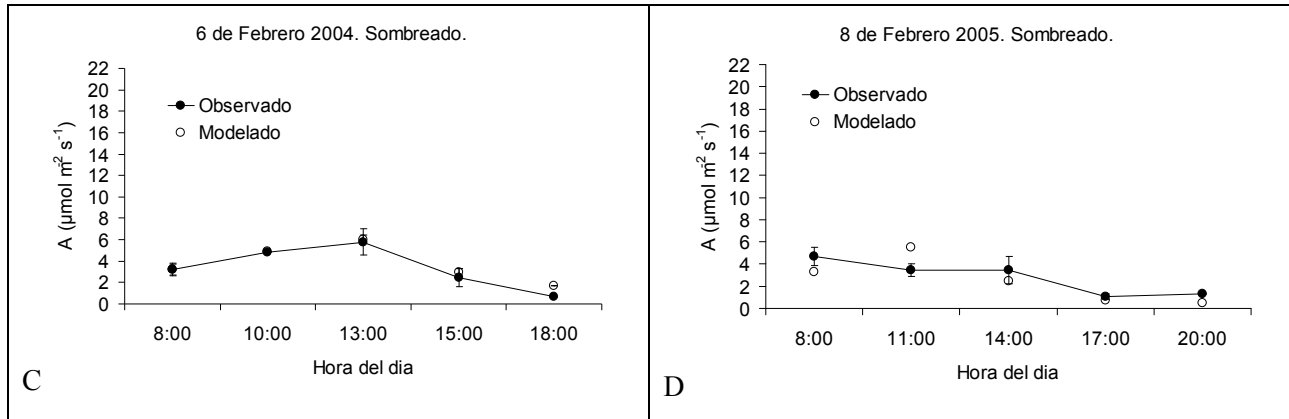


Figura 4. Variación diurna de la asimilación neta de CO₂ (A) en hojas soleadas y sombreadas para un día de cada temporada: 6 de Febrero de 2004 (A y C) y 8 de Febrero de 2005 (B y D). Cada punto es el promedio de tres repeticiones. Las barras verticales representan el error estándar de la media. Vides cv. Cabernet Sauvignon, Pencahue, Región del Maule, Chile.

Figure 4. Daytime variation of net assimilation (A) of sunlit and shaded leaves for one day each season: February 6, 2004 (A and C) and February 8, 2005 (B and D). Each point represents average of three replicates. Cabernet Sauvignon grapevines, Pencahue, Maule Region, Chile. Vertical bars represent mean standard error.

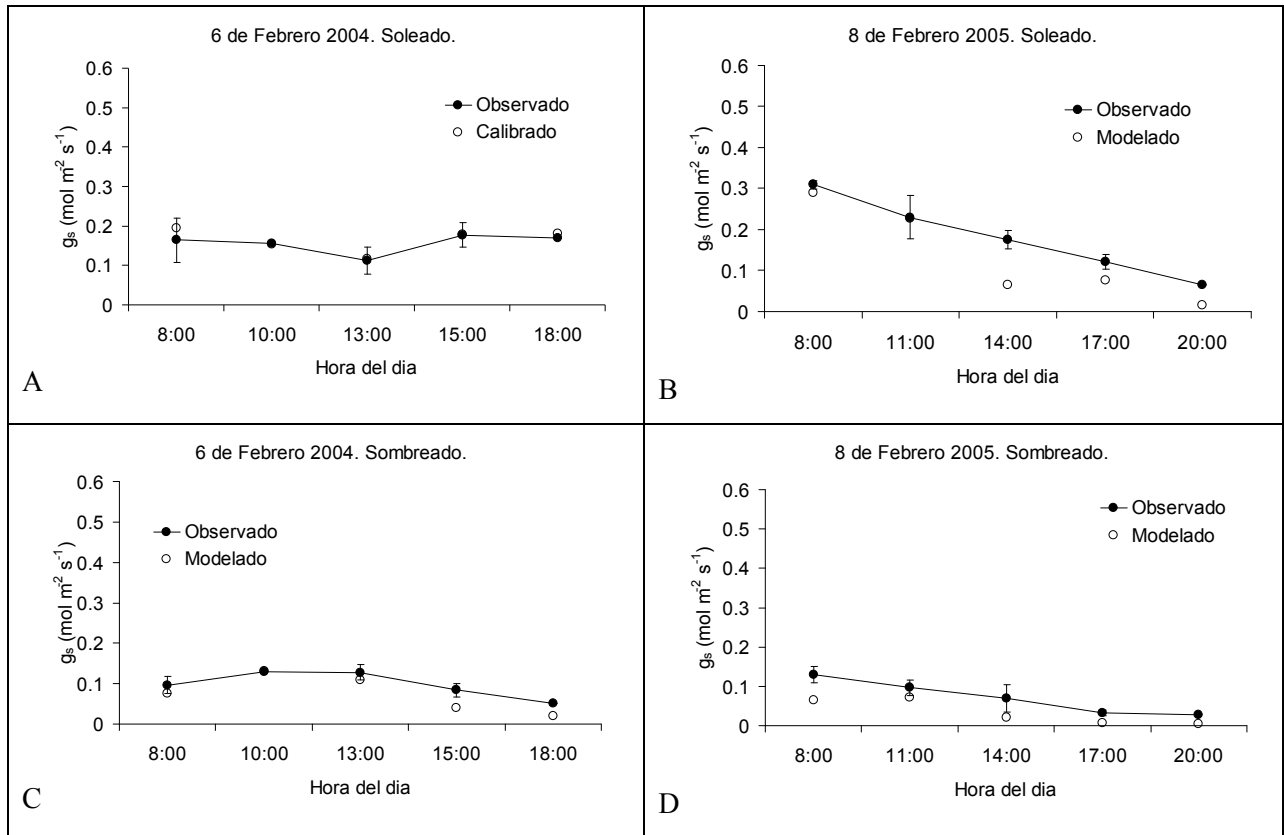


Figura 5. Variación diurna de la conductancia estomática (g_s) en hojas soleadas y sombreadas para un día de cada temporada: 6 de Febrero de 2004 (A y C) y 8 de Febrero de 2005 (B y D). Cada punto es el promedio de tres repeticiones. Las barras verticales representan el error estándar de la media. Vides cv. Cabernet Sauvignon, Pencahue, Región del Maule, Chile.

Figure 5. Daytime variation of stomatal conductance (g_s) of sunlit and shaded leaves for one day each season: February 6, 2004 (A and C) and February 8, 2005 (B and D). Each point represents average of three replicates. Cabernet Sauvignon grapevines, Pencahue, Maule Region, Chile. Vertical bars represent mean standard error.