



Universidad
de Navarra

Efecto del cambio climático sobre la producción y calidad de las bayas de dos variedades de vid (*Vitis vinifera* L.), Tempranillo blanco y tinto

Trabajo Fin de Grado

Grado en Biología

Curso 2014-2015

Autor: **Alexandra Egunez Zalakain**

Tutor: Inmaculada Pascual

Indice

Resumen.....	1
1. Introducción.....	2
2. Material y métodos.....	3
2.1. Material vegetal.....	3
2.2. Diseño experimental.....	4
2.3. Determinación del crecimiento de la baya y análisis de la calidad de la uva.....	5
2.3.1. Producción y componentes de la cosecha.....	5
2.3.2. Madurez tecnológica de la uva.....	6
2.3.3. Madurez fenólica de la uva.....	6
2.4. Análisis estadístico.....	6
3. Resultados.....	7
3.1. Cosecha y componentes de la cosecha.....	7
3.2. Madurez tecnológica de la uva.....	9
3.3. Madurez fenólica de la uva.....	11
4. Discusión.....	14
4.1. Efecto de la temperatura elevada en la producción y calidad de la uva.....	14
4.2. Efecto del déficit hídrico en la producción y calidad de la uva.....	16
4.3. Efecto del CO ₂ en la producción y calidad de la uva.....	17
4.4. Efecto de la interacción de factores (CO ₂ , temperatura y déficit hídrico) en la producción y calidad de la uva.....	17
5. Conclusión.....	19
6. Bibliografía.....	20

Resumen

El objetivo del estudio fue evaluar el impacto de un aumento en los niveles de CO₂ atmosférico y de temperatura, y un descenso en la disponibilidad hídrica, sobre la producción y calidad de la baya de dos variedades de vid (*Vitis vinifera* L.), Tempranillo blanco y tinto. Para ello, estaquillas fructíferas de vid fueron expuestas desde cuajado hasta madurez, en invernaderos de gradiente térmico, a ocho tratamientos resultantes de la combinación de: (i) dos niveles de CO₂ (ambiente, ca. 390 ppm vs 700 ppm), (ii) dos temperaturas (ambiente vs ambiente + 4°C) y (iii) dos disponibilidades hídricas (riego vs sequía cíclica). Tempranillo tinto presentó un mayor tamaño del racimo y un mayor número de bayas por racimo, así como una menor riqueza fenólica, en relación a la variedad blanca. Las combinación de CO₂ elevado, temperatura elevada y déficit hídrico no modificó significativamente la producción de uva ni el tamaño de la baya en ninguno de los cultivares estudiados. En relación a la calidad de la baya, las condiciones de cambio climático redujeron el índice de polifenoles totales (IPT) y la concentración de ácido málico, y aumentaron los niveles de tartárico en Tempranillo tinto, no viéndose afectados ni la concentración de antocianinas ni la coloración de la baya. En Tempranillo blanco, las condiciones de cambio climático disminuyeron la concentración de ácido tartárico. La variedad tinta mostró una mayor vulnerabilidad a las condiciones de cambio climático, con respecto a la blanca. Los efectos individuales de cada uno de los factores estudiados sobre la producción y calidad de la uva se vieron modulados cuando los factores fueron aplicados en combinación.

1. Introducción

El cambio climático está definido por el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (*Intergovernmental Panel on Climate Change*, IPCC) como todo cambio en el estado del clima que persiste en un periodo de tiempo extenso (IPCC 2007). El principal responsable de este cambio es el efecto invernadero, siendo el dióxido de carbono (CO₂) el gas invernadero antropogénico más importante. La concentración de CO₂ atmosférico ha aumentado desde el periodo pre-industrial de 280 ppm a 379 ppm en el año 2005. Se espera que este valor pueda aumentar hasta aproximadamente 700 ppm al final de este siglo (IPCC 2013). Además, se estima que si las emisiones de los gases de efecto invernadero continúan, la temperatura sufrirá un incremento de unos 4,8°C (*National Academy of Sciences* 2014). Por otro lado, las predicciones de cambio climático para el sur de Europa sugieren una reducción de las precipitaciones y un aumento en la evapotranspiración de los cultivos (IPCC 2013).

La vid es uno de los cultivos de mayor importancia económica del mundo. Dada la sensibilidad de este cultivo a los cambios en los factores ambientales (Xu et al. 2014), se prevé que el cambio climático pueda impactar sobre su fenología y la duración de las etapas de crecimiento (Bock et al. 2013), así como sobre la calidad de la uva. Particularmente, un aumento en los niveles de CO₂ puede provocar un incremento en el crecimiento y la producción de la vid (Bowes 1993; Rogers et al. 1994; Bindi et al. 1996; Bock et al. 2013). En lo que respecta al efecto del CO₂ en la calidad de la baya, los trabajos realizados muestran que los niveles de azúcares solubles totales, antocianinas y taninos no se ven afectados por un incremento en la concentración de CO₂ (Goncalves et al. 2009). La temperatura durante la etapa de crecimiento también se ha demostrado que adelanta la fecha de cosecha (Meier et al. 2007), y por consiguiente, puede afectar a la producción final y la composición de la uva (Coombe 1987), disminuyendo la acumulación de antocianinas (Cohen et al. 2008; Mazza y Miniati 1993; Shiraishi y Watanabe 1994; Yamane y Shibayama 2006). La temperatura también tiene un efecto significativo en el ácido málico (Koundouras et al. 2006), observándose mayores concentraciones de este ácido en zonas más frías (Blouin y Guimberteau 2003; Lakso y Kliewer 1975). Por otro lado, el estrés hídrico puede disminuir la asimilación del carbono por la planta (Maroco et al. 2002), el crecimiento vegetativo, la producción y la composición de la baya (Myburgh 2003; Pellegrino et al. 2005). Durante el crecimiento del racimo, el estrés hídrico restringe la división celular y, en consecuencia,

reduce el tamaño de la baya (Matthews y Anderson 1989; McCarthy 1997; Ojeda et al. 2002). El contenido fenólico, en general, y la concentración de antocianinas, en particular, pueden verse incrementados por el déficit hídrico al aumentar la relación piel/pulpa (Koundouras et al. 2006; Ojeda et al. 2002; Roby y Matthews 2004; Singleton 1972). En relación al efecto del déficit hídrico sobre el ácido málico, los resultados son contradictorios, con incrementos en unos casos (López et al. 2007), disminuciones en otros (De souza et al. 2005; Intrigliolo y Castel 2009; Koundouras et al. 2006; Salon et al. 2005) o ausencia de cambios (Esteban et al. 1999).

La información sobre el efecto del cambio climático en la fisiología de la vid y la calidad de la uva se encuentra bastante fragmentada. Algunos estudios han documentado el efecto del CO₂ elevado, la disponibilidad de agua y la temperatura elevada de forma individual, pero no en combinación, ya que estos estudios en condiciones de campo son complejos, difíciles y caros de ejecutar (Salazar-Parra et al. 2010). Sin embargo, los viñedos están expuestos simultáneamente a diferentes factores (Levitt 1980; Mooney et al. 1991), por lo que el estudio de la interacción de estos factores resulta primordial.

El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto del CO₂ elevado, la temperatura elevada y el déficit hídrico, de forma individual o combinada, sobre la producción y calidad de la baya en dos variedades de vid (*Vitis vinifera* L.), Tempranillo tinto y blanco.

2. Material y métodos

2.1. Material vegetal

Tempranillo tinto es una variedad importante de uva roja autóctona del norte de España, ampliamente cultivada en Navarra y La Rioja. Este cultivar se caracteriza por tener un racimo de tamaño mediano-grande, compacto y longitud del pedúnculo medio-corto (Chomé et al., 2003). Sus bayas son pequeñas y uniformes, circulares, de piel gruesa y color negro-azul. Su mosto presenta un color intenso, bajo contenido en ácidos, siendo una buena base de mezclas. Tempranillo blanco es el resultado de una mutación natural de una cepa del Tempranillo tinto, hallada en 1988 en un antiguo viñedo en Murillo de Río Leza (La Rioja, España). Tempranillo blanco ha sufrido reorganizaciones y deleciones que afectan a los cromosomas 2 y 5. Concretamente, esta variedad ha sufrido la deleción de un fragmento de uno de los cromosomas 2, que contiene genes funcionales responsables de la coloración de la uva. Esto ha dado lugar a la pérdida de

la pigmentación de la baya (Fernández et al., 2013). La hoja de la variedad blanca es típicamente característica de Tempranillo tinto, pero de menor tamaño, con más protuberancia en el haz y mayor densidad de pelos erguidos en los nervios de la parte de atrás. El racimo es de tamaño medio y no compacto, y la baya está ligeramente aplanada (Martínez et al., 2006). Tempranillo blanco es una variedad equilibrada en contenido de alcohol (13.6 grados), ácido y polifenoles. Estas propiedades pueden ser adecuadas tanto para la elaboración de vinos jóvenes, como para otro tipo de vino de crianza de barril (Vicente et al., 2001).

2.2. Diseño experimental

Los experimentos se realizaron con esquejes fructíferos de vid (*Vitis vinifera* L.) cv. Tempranillo tinto (clon 43) y Tempranillo blanco, obtenidos a partir de estaquillas recolectadas en el viñedo experimental del Instituto de Ciencias de la Vid y del Vino (ICVV) de Logroño (La Rioja) en enero de 2013. El método empleado para la obtención de los esquejes fructíferos es el descrito por Mullins (1966) y modificado por Santa María (2004). El enraizamiento se indujo mediante la inmersión de las estaquillas en ácido indolbutírico y posterior incubación en un lecho caliente (27°C) dentro de una cámara fría (5°C). Un mes después, los esquejes se trasplantaron a macetas de plástico de 13 L que contenían una mezcla de turba y perlita (2:1, v/v) y se transfirieron al invernadero. Las condiciones de crecimiento en el invernadero fueron de 24/14°C de temperatura y 50/59% de humedad relativa (día/noche). Cuando las plantas alcanzaron la fase de cuajado fueron transferidas a Invernaderos de Gradiente Térmico (Morales et al. 2015). Las plantas correspondientes a cada cultivar se dividieron en 8 grupos homogéneos (9 plantas por tratamiento: tres replicas biológicas de tres plantas cada una), a los que se les aplicó hasta la fase de madurez los siguientes tratamientos: (i) dos niveles de CO₂: ambiente (ACO₂, ca. 390 ppm) y elevado (ECO₂, ca. 700 ppm), (ii) dos regímenes de temperatura: ambiente (T) y ambiente + 4°C (T+4) y (iii) dos condiciones de disponibilidad de agua: riego óptimo (riego) y déficit hídrico (sequía) (Tabla 1). Las plantas crecieron hasta madurez, que se consideró cuando las bayas alcanzaron una concentración de sólidos solubles totales (SST) de entre 21 y 23° Brix. Las plantas fueron regadas con la solución nutritiva descrita por Ollat et al. (1998).

Tabla 1. Relación de los tratamientos aplicados en el experimento.

Abreviatura	Tratamiento
Tinto, ACO₂, T, riego	cv. Tinto, CO ₂ ambiente, temperatura ambiente y riego
Tinto, ACO₂, T, sequía	cv. Tinto, CO ₂ ambiente, temperatura ambiente y sequía
Tinto, ACO₂, T+4, riego	cv. Tinto, CO ₂ ambiente, temperatura ambiente +4°C y riego
Tinto, ACO₂, T+4, sequía	cv. Tinto, CO ₂ ambiente, temperatura ambiente +4°C y sequía
Tinto, ECO₂, T, riego	cv. Tinto, 700 ppm de CO ₂ , temperatura ambiente y riego
Tinto, ECO₂, T, sequía	cv. Tinto, 700 ppm de CO ₂ , temperatura ambiente y sequía
Tinto, ECO₂, T+4, riego	cv. Tinto, 700 ppm de CO ₂ , temperatura ambiente +4°C y riego
Tinto, ECO₂, T+4, sequía	cv. Tinto, 700 ppm de CO ₂ , temperatura ambiente +4°C y sequía
Blanco, ACO₂, T, riego	cv. Blanco, CO ₂ ambiente, temperatura ambiente y riego
Blanco, ACO₂, T, sequía	cv. Blanco, CO ₂ ambiente, temperatura ambiente y sequía
Blanco, ACO₂, T+4, riego	cv. Blanco, CO ₂ ambiente, temperatura ambiente +4°C y riego
Blanco, ACO₂, T+4, sequía	cv. Blanco, CO ₂ ambiente, temperatura ambiente +4°C y sequía
Blanco, ECO₂, T, riego	cv. Blanco, 700 ppm de CO ₂ , temperatura ambiente y riego
Blanco, ECO₂, T, sequía	cv. Blanco, 700 ppm de CO ₂ , temperatura ambiente y sequía
Blanco, ECO₂, T+4, riego	cv. Blanco, 700 ppm de CO ₂ , temperatura ambiente +4°C y riego
Blanco, ECO₂, T+4, sequía	cv. Blanco, 700 ppm de CO ₂ , temperatura ambiente +4°C y sequía

El contenido de agua del sustrato se controló con sensores de humedad del suelo (EC-5 Soil Moisture Sensors, Decagon Devices Inc., Pullman, WA, USA). En el tratamiento de riego óptimo, el sustrato se mantuvo alrededor del 80% de la capacidad de campo (contenido hídrico volumétrico entre 30 y 40 m³ H₂O m⁻³ suelo). En el tratamiento con déficit de agua, las plantas fueron sometidas a una sequía cíclica que consistió en dejar de regar hasta que el sustrato alcanzó valores de contenido hídrico volumétrico cercanos a 2 m³ H₂O m⁻³ suelo, y posterior riego hasta capacidad de campo, y así sucesivamente.

A partir de material vegetal obtenido en este experimento, se procedió a la realización de las determinaciones que se describen a continuación y que constituyen el Trabajo Fin de Grado propiamente dicho.

2.3. Determinación del crecimiento de la baya y análisis de la calidad de la uva

2.3.1. Producción y componentes de la cosecha

Cuando las bayas alcanzaron la madurez (SST 21-23 °Brix), se cosecharon los racimos, determinándose el peso fresco y número de bayas del racimo, el calibre de la baya y la relación piel/pulpa. Las bayas fueron inmediatamente congeladas en nitrógeno líquido y almacenadas a -80°C hasta su posterior análisis.

2.3.2. *Madurez tecnológica de la uva*

Se tomaron 30 bayas por cada réplica biológica (cada réplica biológica consistió en un pool de bayas procedentes de 3 plantas diferentes dentro de cada tratamiento), y éstas fueron machacadas para extraer el mosto. Los extractos se centrifugaron a 6000 rpm (Sorvall SS-34 rotor) durante 10 minutos, recogiendo el sobrenadante para las determinaciones. La concentración de sólidos solubles totales se midió con refractómetro (modelo Zuzi nº315, ABBE digital). La acidez total fue determinada valorando 10 mL del extracto con NaOH 0,1 N, usando azul de bromotimol como indicador (Ough y Amerine, 1988). El pH se midió con pH metro (modelo Crison micropH 2000). Para la determinación del ácido tartárico se empleó el método descrito por Rebelein (1973) y Vidal y Blouin (1978), que consistió en la medida mediante espectrofotómetro (modelo U-2001, Hitachi Instruments Inc., USA) de la absorbancia a 530 nm de la coloración provocada por el ácido vanádico. El ácido málico fue medido usando un método enzimático (Enzytec L- Malic Acid, Boehringer Manneheim/ R-Biopharm).

2.3.3. *Madurez fenólica de la uva*

Se tomaron 30 bayas por réplica biológica, que fueron homogeneizadas en la licuadora. Parte del homogeneizado se centrifugó a 6000 rpm durante 10 min, para la determinación de la intensidad colorante y tonalidad. La intensidad colorante se determinó a partir de la suma de las densidades ópticas medidas a 420, 520 y 620 nm (Glories, 1978). La tonalidad fue cuantificada como la relación de las densidades ópticas del sobrenadante medidas a 420 y 520 nm (Sudraud, 1958). La madurez fenólica se determinó siguiendo el método de Glories (Glories y Augustin, 1993). Para ello, se procedió a la maceración del homogeneizado con tampones de ácido clorhídrico pH 1 y ácido tartárico pH 3,2, a razón 1:1 (homogeneizado:tampón), durante 4 h. Posteriormente, las muestras se centrifugaron (6000 rpm, 10 min) recuperándose los sobrenadantes. El índice de polifenoles totales (IPT) se determinó sobre el sobrenadante obtenido de la maceración a pH 3.2 (diluido 100 veces con agua destilada), midiendo la absorbancia a 280 nm según Ribéreau-Gayon et al. (1972). El contenido en antocianinas totales y extraíbles se determinó midiendo la absorbancia a 520 nm de los extractos macerados a pH 1 y pH 3,2, respectivamente, de acuerdo con Ribéreau-Gayon y Stonestreet (1965). El índice de extractabilidad (EA%) fue calculado como $[(A_{pH1} - A_{pH3.2}) / A_{pH1}] \times 100$.

2.4. Análisis estadístico

El análisis de varianza (ANOVA) se aplicó para determinar los efectos de los principales factores de estudio (variedad de cultivo, CO₂, temperatura y disponibilidad hídrica) y las interacciones entre ellos. Cuando los efectos de los tratamientos fueron estadísticamente significativos ($p < 0,05$), las diferencias entre los grupos se analizaron con el test post-hoc de diferencia mínima significativa. Todos estos análisis estadísticos fueron ejecutados utilizando el paquete estadístico XLSTAT 7.5.2.

3. Resultados

3.1. Cosecha y componentes de la cosecha

En la mayoría de tratamientos, la variedad Tempranillo tinto presentó una producción (peso racimo) superior al Tempranillo blanco (Tabla 2). La diferencia se debió principalmente a un mayor número de bayas en el racimo (Tabla 2). En general, no se observaron diferencias significativas en el peso fresco de la baya entre variedades, mientras que Tempranillo blanco mostró un mayor diámetro de la baya en condiciones actuales (riego, temperatura ambiente y CO₂ ambiente). En Tempranillo tinto, las mayores producciones se obtuvieron en los tratamientos con riego, temperatura elevada y CO₂ elevado, y con sequía, temperatura ambiente y CO₂ elevado, mientras que la menor producción fue la del tratamiento con sequía, temperatura elevada y CO₂ elevado, es decir, en condiciones del cambio climático (Tabla 2). En el caso de Tempranillo blanco, la mayor producción se consiguió en las bayas sujetas a sequía con temperatura ambiente y CO₂ elevado (Tabla 2). El valor mínimo de producción en la variedad blanca se obtuvo en condiciones de sequía, temperatura elevada y CO₂ ambiente. En esta variedad, las condiciones de cambio climático (CO₂ elevado, temperatura elevada y sequía) tendieron a aumentar la producción respecto a las condiciones ambientales actuales (CO₂ ambiente, temperatura ambiente y riego) (diferencias no significativas, Tabla 2).

Las bayas de Tempranillo tinto presentaron mayor relación piel/pulpa que las bayas de la variedad blanca en tres casos: (i) y (ii) cuando crecieron tanto con CO₂ ambiente como elevado, en temperatura ambiente y riego y (iii) cuando crecieron bajo condiciones de sequía, temperatura ambiente y CO₂ elevado (Tabla 2). En la variedad tinto, el mayor valor de la relación piel/pulpa se obtuvo en sequía, temperatura ambiente y CO₂ elevado, mientras que el resto de tratamientos presentaron valores similares de

relación piel/pulpa (Tabla 2). En la variedad blanca, destacó el valor más alto en condiciones de cambio climático, mientras que el valor mínimo se observó en condiciones de sequía, temperatura ambiente y elevado CO₂ (Tabla 2).

Se observaron interacciones significativas entre los factores analizados para el número de bayas y relación piel/pulpa (Tabla 2).

Tabla 2. Media, error estándar y análisis de la varianza de los parámetros de producción y componentes de la cosecha de los diferentes tratamientos en Tempranillo tinto y blanco. Los valores seguidos de letras en común dentro de la misma columna son estadísticamente diferentes ($p < 0,05$). T: temperatura ambiente, T+4: temperatura ambiente más 4°C; ACO₂: CO₂ ambiente y ECO₂: 700 ppm CO₂. Efectos principales de la variedad, concentración de CO₂ atmosférico (CO₂), temperatura (T) y la disponibilidad hídrica (DH), e interacción entre factores.

Tratamientos			Peso racimo (g)	Número de bayas	Peso fresco baya (g)	Diámetro baya (mm)	Relación piel masa (DW/DW)
Tinto	Riego	T A CO ₂	248,9 ± 49 abcd	276,9 ± 29 a	0,89 ± 0,12 cd	11,47 ± 0,42 c	0,32 ± 0,02 bc
		T E CO ₂	224,3 ± 19,9 abcde	208,4 ± 9,2 cdef	1,07 ± 0,06 abcd	12,61 ± 0,58 abc	0,37 ± 0,02 b
		T+4 A CO ₂	215 ± 18,4 bcde	193,1 ± 16,4 cdefg	1,12 ± 0,09 abcd	12,88 ± 0,59 abc	0,32 ± 0,03 bc
		T+4 E CO ₂	281,6 ± 23,1 ab	269,4 ± 30 ab	1,06 ± 0,06 abcd	11,95 ± 0,27 bc	0,31 ± 0,02 cd
	Sequía	T A CO ₂	258,2 ± 22,9 abc	211,8 ± 24 cdef	1,27 ± 0,22 a	9,77 ± 0,78 d	0,30 ± 0,02 cd
		T E CO ₂	285,9 ± 25 a	231,3 ± 15,7 abc	1,23 ± 0,05 a	12,57 ± 0,35 abc	0,49 ± 0,02 a
		T+4 A CO ₂	198 ± 10 cdef	176,4 ± 14,1 efg	1,13 ± 0,06 abcd	13,04 ± 0,44 ab	0,33 ± 0,01 bc
		T+4 E CO ₂	189,7 ± 18,4 def	218,3 ± 9 bcde	0,87 ± 0,08 d	13,52 ± 0,77 a	0,32 ± 0,01 bc
Blanco	Riego	T A CO ₂	178,6 ± 4,5 ef	154,7 ± 11,4 gh	1,17 ± 0,08 abc	12,88 ± 0,12 abc	0,25 ± 0,02 de
		T E CO ₂	198,3 ± 40,3 cdef	186,7 ± 19 fgh	1,20 ± 0,12 ab	12,17 ± 0,39 abc	0,31 ± 0,02 cd
		T+4 A CO ₂	174,8 ± 27 def	189,1 ± 19 cdefg	0,92 ± 0,06 bcd	12,72 ± 0,22 abc	0,29 ± 0,02 cde
		T+4 E CO ₂	182,1 ± 20 def	166,4 ± 8 efgh	1,11 ± 0,15 abcd	12,68 ± 0,30 abc	0,28 ± 0,02 cde
	Sequía	T A CO ₂	175,6 ± 14,3 ef	178,2 ± 11 defg	0,99 ± 0,10 abcd	11,44 ± 0,70 c	0,30 ± 0,01 cde
		T E CO ₂	226,7 ± 16,6 abcde	198,0 ± 30 cdefg	1,17 ± 0,12 abc	12,35 ± 0,82 abc	0,24 ± 0,04 e
		T+4 A CO ₂	143,4 ± 9,4 f	122,1 ± 7 h	1,18 ± 0,08 abc	12,75 ± 0,20 abc	0,32 ± 0,03 bc
		T+4 E CO ₂	206,3 ± 14,5 cdef	229,2 ± 6 abcd	0,90 ± 0,05 cd	12,11 ± 0,40 abc	0,34 ± 0,01 bc
P Variedad			0,000	<0,0001	0,982	<0,0001	0,185
P CO₂			0,039	0,018	0,905	0,245	0,149
P T			0,036	0,440	0,085	0,245	0,972
P DH			0,833	0,461	0,613	0,008	0,805
P CO₂*T*DH			0,282	0,932	0,158	0,165	0,65
P variedad*CO₂*T*DH			0,116	0,002	0,131	0,202	<0,0001

3.2. Madurez tecnológica de la uva

Tal y como se ha descrito en el apartado de material y métodos, se procuró cosechar todos los racimos cuando estos alcanzaron niveles similares de sólidos soluble totales (21-23 °Brix), sin embargo, en algunos de los tratamientos (6 de los 16) los niveles de SST apenas alcanzaron los 20° Brix (Fig. 1A). El tratamiento de sequía, temperatura ambiente y CO₂ elevado fue el que resultó tener mayores valores de SST tanto en Tempranillo blanco como tinto (Fig. 1A). No se observaron diferencias significativas en los niveles de SST de bayas crecidas en condiciones del cambio climático (sequía, temperatura elevada y CO₂ elevado) con respecto a las condiciones actuales (riego, temperatura ambiente y CO₂ ambiente) en ninguna de las dos variedades estudiadas (Fig. 1A). El pH aumentó significativamente en aquellas uvas sometidas a sequía, temperatura elevada y CO₂ ambiente, con respecto al tratamiento con condiciones actuales tanto en la variedad tinta como en la blanca (Fig. 1B). Las condiciones del cambio climático no provocaron cambios significativos en el pH del mosto en ninguna de las variedades estudiadas (Fig. 1B). Se observaron interacciones significativas entre los factores estudiados para el pH (Tabla S1).

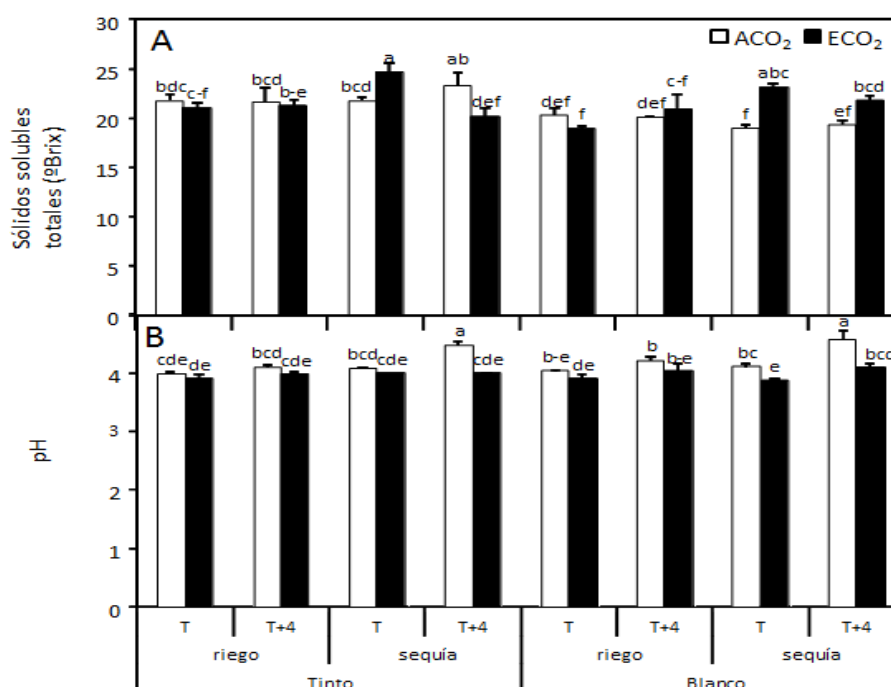


Figura 1. Efecto del CO₂, temperatura y disponibilidad de agua sobre los sólidos solubles totales (A) y pH (B) de bayas de *V. Vinifera* cv. Tempranillo tinto y blanco en madurez. Las diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos se indican con letras diferentes. T: temperatura ambiente, T+4: temperatura ambiente más 4°C; ACO₂: CO₂ ambiente y ECO₂: 700 ppm CO₂.

En Tempranillo tinto, las bayas cultivadas en condiciones de temperatura elevada y CO₂ ambiente presentaron valores significativamente menores de acidez al tratamiento con condiciones actuales (riego, temperatura ambiente y CO₂ ambiente), independientemente del nivel de riego (Fig. 2A). También la combinación de CO₂ elevado y sequía, provocó un descenso en la acidez del mosto en este cultivar. En el caso de Tempranillo blanco, las plantas con menor acidez fueron las cultivadas con temperatura elevada y CO₂ ambiente, independientemente del nivel de riego (Fig. 2A). La combinación de los factores CO₂ elevado, temperatura elevada y sequía no provocó cambios significativos en este parámetro en ninguna de las variedades estudiadas (Fig. 2A).

En Tempranillo tinto se observó una disminución de la concentración de ácido málico en relación al tratamiento con condiciones actuales (riego, temperatura y CO₂ ambiente) en cuatro casos: (i) en condiciones de riego, elevada temperatura y CO₂ ambiente, (ii) y (iii) en sequía y temperatura ambiente, tanto con CO₂ ambiente como elevado (Fig. 2B) y (iv) en sequía, temperatura elevada y CO₂ elevado (condiciones de cambio climático). Las condiciones del cambio climático, también tendieron a disminuir la concentración de ácido málico en la variedad blanca, aunque de forma menos acusada que en la tinta (Fig. 2B).

La concentración ácido tartárico disminuyó significativamente en condiciones de sequía y temperatura ambiente y CO₂ ambiente en Tempranillo tinto, aumentando en dos casos: (i) en condiciones de riego, temperatura elevada y CO₂ ambiente, y (ii), especialmente, en condiciones del cambio climático (sequía, temperatura y CO₂ elevados) (Fig. 2C). En Tempranillo blanco el ácido tartárico disminuyó significativamente en condiciones de sequía y temperatura elevada, independientemente del nivel de CO₂ (Fig. 2C). Por el contrario, en condiciones de sequía, temperatura ambiente y CO₂ elevado la concentración de tartárico se vio incrementada en el mosto de la variedad blanca (Fig. 2C). Se observó una interacción muy significativa entre los factores estudiados para el ácido tartárico (Tabla S1).

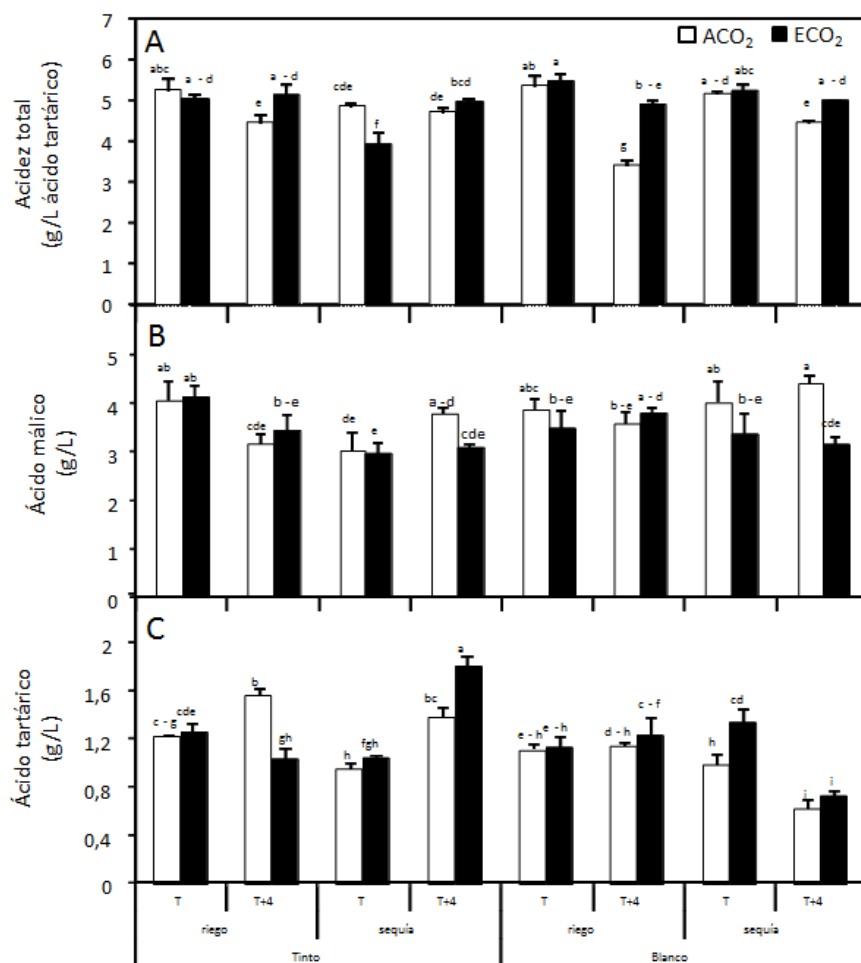


Figura 2. Efecto del CO₂, la temperatura y la disponibilidad hídrica sobre la acidez total (A), la concentración de ácido málico (B) y ácido tartárico (C) de bayas de *V. Vinifera* cv. Tempranillo tinto y blanco en madurez. Las diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos se indican con letras diferentes. T: temperatura ambiente, T+4: Temperatura ambiente más 4°C; ACO₂: CO₂ ambiente y ECO₂: 700 ppm CO₂.

3.3. Madurez fenólica de la uva

La intensidad colorante, tendió a aumentar en el tratamiento de cambio climático (sequía, temperatura elevada y CO₂ elevado) en Tempranillo tinto, aunque los únicos cambios significativos fueron los observados en el tratamiento con riego, temperatura elevada y CO₂ elevado (Fig. 3A). Respecto a la tonalidad, los tratamientos aplicados no provocaron cambios significativos en relación a la situación actual (Fig. 3B).

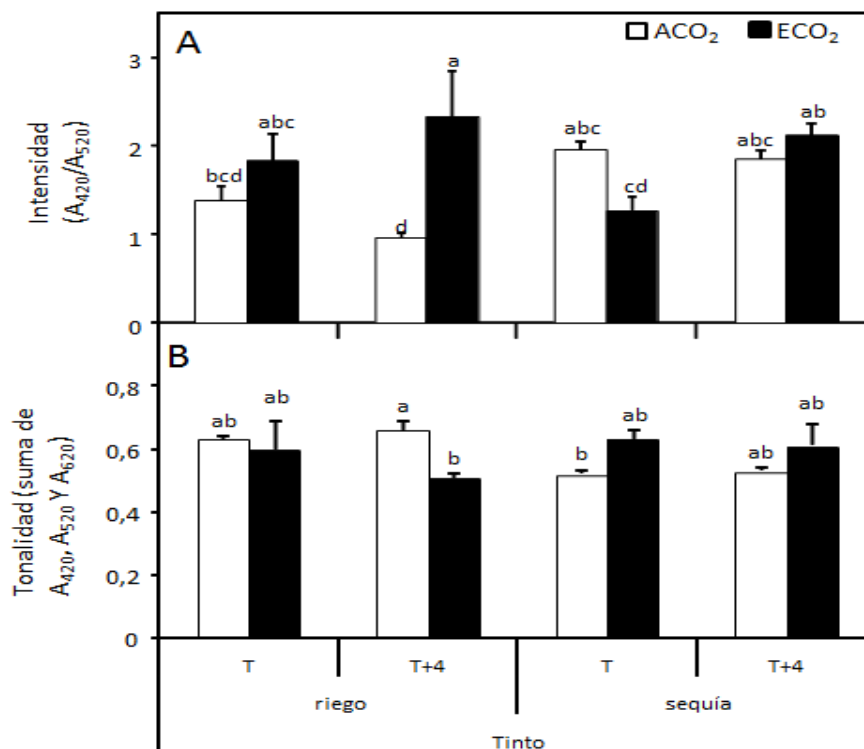


Figura 3. Efecto del CO₂, temperatura y disponibilidad de agua sobre la intensidad colorante (A) y la tonalidad (B) de bayas de *V. Vinifera* cv. Tempranillo tinto en madurez. Las diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos se indican con letras diferentes. T: temperatura ambiente, T+4: Temperatura ambiente más 4°C; ACO₂: CO₂ ambiente y ECO₂: 700 ppm CO₂.

Tempranillo blanco presentó un índice de polifenoles totales significativamente superior a la variedad tinta (Fig. 4, Tabla S1). En Tempranillo tinto las plantas desarrolladas bajo condiciones del cambio climático (sequía, temperatura elevada y CO₂ elevado) presentaron un índice de polifenoles totales significativamente inferior en relación a las condiciones actuales (Fig. 4). Por el contrario, en Tempranillo blanco, las condiciones de cambio climático no afectaron de forma significativa al índice de polifenoles totales (Fig. 4). En la variedad blanca las bayas maduras bajo condiciones de sequía, temperatura ambiente y CO₂ elevado mostraron el mayor índice de polifenoles totales (Fig. 4). La interacción entre los factores fue significativa para el IPT (Tabla S1).

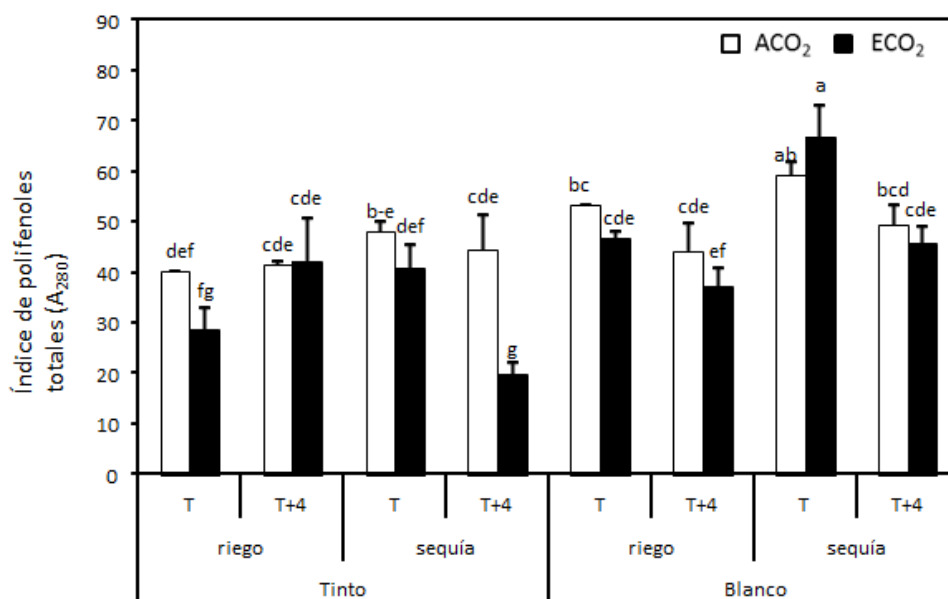


Figura 4. Efecto del CO₂, temperatura y disponibilidad de agua sobre el índice de polifenoles totales (IPT) de bayas de *V. Vinifera* cv. Tempranillo tinto y blanco en madurez. Las diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos se indican con letras diferentes. T: temperatura ambiente, T+4: Temperatura ambiente más 4°C; ACO₂: CO₂ ambiente y ECO₂: 700 ppm CO₂.

La sequía aplicada como único factor de estrés no modificó los niveles de antocianinas extraíbles y totales (Figs. 5A y B). Sin embargo, el CO₂ elevado incrementó la concentración de antocianinas totales y extraíbles en condiciones de riego óptimo, independientemente de la temperatura (Figs. 5A y B). Las condiciones de cambio climático no modificaron los niveles de antocianinas extraíbles ni totales, con respecto a las condiciones actuales (Figs. 5A y B). El porcentaje de extractabilidad (% EA) aumentó en el tratamiento con sequía, temperatura ambiente y CO₂ elevado (Fig. 5C). La menor extractabilidad se observó en plantas crecidas bajo condiciones de riego, temperatura elevada y CO₂ elevado. No se observaron interacciones significativas entre factores (Tabla S2).

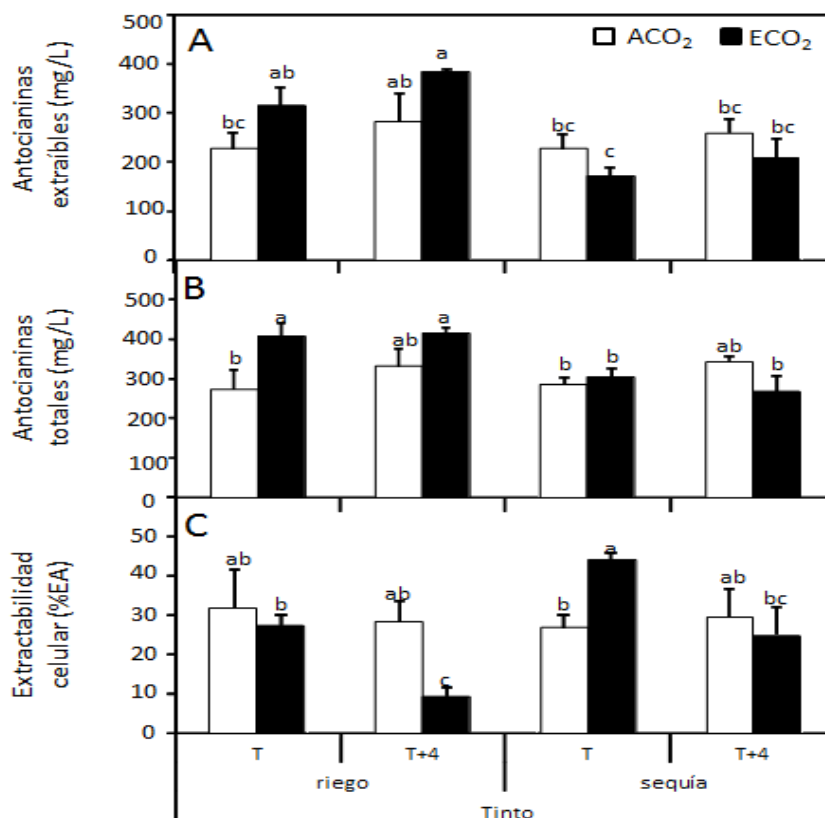


Figura 5. Efecto del CO₂, temperatura y disponibilidad de agua sobre la concentración de antocianinas extraíbles (A), antocianinas totales (B) y porcentaje de extractabilidad (EA%) (C) de bayas de *V. Vinifera* cv. Tempranillo tinto en madurez. Las diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos están indicadas por diferentes letras. T: temperatura ambiente, T+4: Temperatura ambiente más 4°C; ACO₂: CO₂ ambiente y ECO₂: 700 ppm CO₂.

4. Discusión

En el presente trabajo se investigó el efecto individual y combinado de concentraciones elevadas de CO₂, temperatura elevada y déficit hídrico, factores implicados en el cambio climático, sobre la producción y la composición de las baya de dos variedades de vid (*Vitis vinifera*), cv. Tempranillo blanco y tinto.

4.1. Efecto de la temperatura elevada en la producción y calidad de la uva

El peso del racimo se vio negativamente afectado por la temperatura, tanto en Tempranillo tinto como blanco, cuando ésta se aplicó como único factor (riego, temperatura ambiente y CO₂ ambiente vs riego, temperatura elevada y CO₂ ambiente). En general, este descenso en el tamaño del racimo se debió principalmente a un menor

número de bayas, más que a un menor tamaño de las mismas, especialmente en los tratamientos de CO₂ ambiente. Los resultados concuerdan con trabajos anteriores, en los que se muestra que la temperatura elevada disminuye el peso del racimo (Greer y Weston, 2010; Texeira et al. 2013).

En relación a la madurez tecnológica, estudios previos muestran que la temperatura elevada disminuye los niveles de acidez total (Coombe, 1987; Tarara et al., 2008). En el presente trabajo, se observó una disminución significativa de los niveles de acidez del mosto con el aumento de temperatura en los dos cultivares estudiados, asociada a ligeros incrementos en el pH del mosto. El descenso en la acidez se debió principalmente a una menor concentración de ácido málico en los tratamientos con temperatura elevada y condiciones de riego óptimo. Se conoce que el ácido málico es principalmente degradado por combustión a lo largo del proceso de maduración, y este proceso es favorecido por un incremento en la temperatura. Estudios previos muestran que la temperatura es uno de los factores más influencia tienen en el contenido de ácido málico de las uvas (Intrigliolo y Castel, 2009). Sin embargo, la concentración de ácido tartárico fue superior en los tratamientos con temperatura elevada en el caso de Tempranillo tinto, no observándose cambios en la variedad blanca. Mira de Orduña et al. (2010) reporta que, a diferencia del ácido málico, el ácido tartárico es relativamente estable a la temperatura.

Los niveles de IPT no se vieron modificados de forma significativa en ninguna de las dos variedades cuando la temperatura elevada fue el único factor aplicado. En general la variedad blanca mostró mayores niveles de IPT. De forma similar, Santesteban (2008) observó que las variedades blancas tienen mayor contenido en polifenoles totales que las tintas. Las antocianinas son un tipo de compuestos fenólicos pertenecientes al grupo de flavonoides. Estos compuestos se sintetizan y acumulan en la piel de las variedades tintas a partir del envero y son los responsables del color de la uva y de los vinos tintos. El color de la baya es un aspecto importante en la comercialización de los vinos tintos producidos a partir de este tipo de uva (Kuhn et al. 2013). Numerosos estudios muestran una disminución en la concentración de antocianinas totales de la baya con el aumento de la temperatura (Kliwer 1970; Mori et al. 2007). Sin embargo, en el presente trabajo, no se observaron cambios en la concentración de antocianinas cuando la temperatura se aplicó como único factor. Quizás, el incremento de 4°C aplicado no fue lo suficientemente grande como para inducir cambios en la concentración de antocianinas

como los observados en otros estudios. Sin embargo, la temperatura tuvo efectos significativos, reduciendo el porcentaje de extractabilidad celular de las antocianinas, cuando las plantas crecieron en CO₂ elevado (tratamiento riego, temperatura elevada y CO₂ elevado). Una disminución en la EA% indica que las antocianinas presentes en las uvas son más fáciles de extraer, lo que explicaría la elevada intensidad colorante de este tratamiento.

4.2. Efecto del déficit hídrico en la producción y calidad de la uva

El peso total del racimo no se vio afectado cuando la sequía se aplicó como único factor (riego, temperatura ambiente y CO₂ ambiente vs sequía, temperatura ambiente y CO₂ ambiente). Aunque algunos autores han demostrado que el déficit hídrico puede provocar una disminución en el peso del racimo (Castellarin et al., 2007; Deluc et al., 2009), otros trabajos indican que el peso del racimo puede no variar e incluso aumentar en condiciones de estrés hídrico (Bravdo et al., 1985; Kennedy et al., 2002). Estos resultados tan divergentes pueden deberse a la diferente respuesta de la vid ante el déficit hídrico según la etapa de desarrollo en la que éste se aplique, la duración o el grado de intensidad del estrés.

El déficit hídrico aplicado como único factor de estrés disminuyó la concentración de ácido málico y tartárico en Tempranillo tinto, mientras que no se observaron diferencias en la variedad blanca. La disminución de los niveles de ácido málico como consecuencia de un estrés hídrico ha sido demostrada en estudios anteriores (Chaves et al., 2010; Matthews and Anderson, 1989), y puede estar relacionada con un menor desarrollo vegetativo y, por consiguiente, una mayor exposición del racimo a la luz, lo que aumentaría su temperatura. Este aumento de temperaturas puede inducir un descenso en los niveles de acidez por combustión del ácido málico (Smart y Coombe, 1983), tal y como se ha comentado anteriormente.

En lo que respecta al efecto de la sequía sobre la calidad fenólica del mosto, se observó un incremento en el IPT de las plantas expuestas a déficit hídrico como único factor de estrés (solo significativo en el caso de la variedad blanca). Este resultado concuerda con estudios previos realizados en otras variedades de vid (Chaves et al., 2010; Cohen and Kennedy 2010). En general la concentración de antocianinas (totales y extraíbles) y el índice de extractabilidad no se vieron alterados cuando la sequía fue aplicada individualmente, lo que tampoco provocó cambios en las características cromáticas del mosto. Contrariamente a lo observado en este trabajo, estudios anteriores muestran que

el déficit hídrico puede amentar los niveles de antocianinas totales (Kuhn et al., 2013; Roby et al., 2004). En ocasiones, el aumento en la concentración de las antocianinas en el mosto con la sequía se ha relacionado un con un descenso en el tamaño de la baya y, por consiguiente, una mayor relación piel/pulpa (Roby et al. 2004, Santesteban et al., 2011), puesto que las antocianinas se sintetizan exclusivamente en la piel. En nuestro caso, la relación piel/pulpa no se vio afectada por la sequía, por lo que podría explicar la ausencia de cambios en los niveles de antocianinas del mosto.

4.3. Efecto del CO₂ en la producción y calidad de la uva

Los efectos del aumento de CO₂ atmosférico sobre la producción y calidad de la vid han sido poco estudiados, siendo escasos los estudios publicados hasta el momento. En el presente trabajo, el CO₂ elevado incrementó, en general, el peso del racimo (p=0,039), tanto en la variedad blanca como tinta, aunque no se observaron diferencias significativas cuando éste fue aplicado individualmente (riego, temperatura ambiente, CO₂ ambiente vs riego, temperatura ambiente, CO₂ elevado). El CO₂, aplicado como único factor de estrés, tampoco provocó cambios remarcables en los niveles de acidez y pH. Del mismo modo, Goncalves et al. (2009) no observaron diferencias significativas en los niveles de acidez total, ácido málico y tartárico de bayas maduras con concentraciones elevadas de CO₂. Por el contrario, Mira de Orduña (2010) muestra que la acidez aumenta bajo condiciones de CO₂ elevado, mientras que Salazar-Parra et al. (2010) observaron una disminución en los niveles de ácido málico en condiciones de CO₂ elevado. En relación a la madurez fenólica, mientras que el índice de polifenoles totales tendió a disminuir en las uvas sometidas a CO₂ elevado (riego, temperatura ambiente, CO₂ ambiente vs riego, temperatura ambiente, CO₂ elevado), la concentración de antocianinas tendió a aumentar en estas condiciones, no siendo estos cambios significativos en ninguno de los casos. Este aumento en los niveles de antocianinas se vio acompañado de un aumento en la intensidad colorante del mosto (diferencias no significativas).

4.4. Efecto de en la interacción de factores (CO₂, temperatura y déficit hídrico) en la producción y calidad de la uva

La temperatura elevada combinada con el déficit hídrico tendieron, en general, a reducir el tamaño del racimo en ambos cultivares. McCarthy (1997) observó que el déficit hídrico redujo el tamaño de las bayas de la variedad Shiraz especialmente en años con una elevada temperatura media. Sin embargo, en el caso de la variedad blanca, el CO₂

elevado compensó el descenso en la producción inducido por la temperatura elevada y la sequía, no observándose diferencias significativas ni en el peso del racimo ni en el número de bayas entre el tratamiento con condiciones actuales (riego, temperatura ambiente y CO₂ ambiente) y cambio climático (sequía, temperatura elevada y CO₂ elevado). En el caso de la variedad tinta, las condiciones de cambio climático tendieron a disminuir tanto el número de bayas como el peso total del racimo (diferencias no significativas) con respecto a las condiciones actuales.

En relación a la calidad tecnológica de Tempranillo tinto, la concentración ácido málico disminuyó significativamente en condiciones de cambio climático en relación a las condiciones actuales. Los resultados concuerdan con los obtenidos por Salazar-Parra et al., (2010), quienes observaron un descenso en los niveles de ácido málico en bayas maduras en condiciones de CO₂ y temperatura elevados. Sin embargo, el descenso en el ácido málico observado en el presente estudio fue compensado por un incremento en la concentración de ácido tartárico, por lo que los niveles de acidez se mantuvieron similares en ambos tratamientos. En el caso de Tempranillo blanco, únicamente cabe señalar el descenso en los niveles de ácido tartárico en condiciones de cambio climático, con respecto a las condiciones actuales.

En relación al efecto de la combinación de factores sobre la madurez fenólica, señalar que cuando el CO₂, la temperatura y el déficit hídrico fueron aplicados de forma individual, cada uno de estos factores apenas modificó los niveles de polifenoles totales en Tempranillo tinto. Sin embargo, la combinación de todos ellos redujo significativamente la riqueza fenólica del mosto en este cultivar. Este descenso en el IPT no coincide con los resultados de Salazar-Parra et al. (2010), quienes no observaron cambios en la riqueza fenólica de Tempranillo tinto cultivado en condiciones de elevado CO₂, elevada temperatura y sequía. Estas discrepancias podrían estar relacionadas con el tipo de sequía aplicada en ambos estudios, así como por el momento de aplicación de la misma (sequía cíclica impuesta tras el cuajado en el presente estudio *vs* sequía mantenida aplicada a partir de enero en Salazar-Parra et al., 2010). Contrariamente, en la variedad blanca, el incremento en el IPT observado en condiciones de sequía y CO₂ elevado, se vio anulado al interactuar también la temperatura elevada, no observándose diferencias significativas en el IPT entre condiciones actuales y condiciones de cambio climático.

En el caso de las antocianinas, el aumento de antocianinas totales provocado por el CO₂ aplicado de forma individual o combinado con la temperatura elevada, fue completamente anulado por la sequía, de tal forma que las condiciones de cambio climático no alteraron los niveles de antocianinas ni las características cromáticas del mosto en relación a las condiciones actuales. La reducción o cancelación del efecto de un factor ambiental como el CO₂ por otros factores aplicados simultáneamente, sobre la producción y calidad de la uva fue reportado por Bindi et al. (2001) y revela la importancia de estudiar no solo el efecto individual de estos factores, sino la combinación de todos ellos.

5. Conclusiones

1. Tempranillo blanco y tinto mostraron diferencias claras en relación al rendimiento y la calidad de la baya. La variedad roja presentó un mayor tamaño del racimo, principalmente asociado a un mayor número de bayas, así como una menor riqueza fenólica del mosto, comparado con Tempranillo blanco.
2. Las condiciones de cambio climático (CO₂ elevado, temperatura elevada y sequía) no modificaron de forma significativa la producción (tamaño del racimo y número de bayas) de ninguna de las dos variedades.
3. Los factores de cambio climático aplicados individualmente produjeron modificaciones en la composición de la uva. La temperatura elevada redujo la acidez del mosto, aumentando el pH, mientras que el CO₂ elevado tendió a incrementar la concentración de antocianinas y la intensidad colorante en la variedad tinta. El déficit hídrico redujo los niveles de ácido málico y tartárico en Tempranillo tinto, aumentando el IPT en la variedad blanca.
4. Las bayas de Tempranillo tinto maduras en condiciones de cambio climático (combinación de los tres factores) presentaron mayores niveles de ácido tartárico, descensos en el ácido málico y en la riqueza fenólica en relación a las maduras en el ambiente actual. En el caso del blanco, el cambio climático únicamente afectó de forma significativa a la concentración de ácido tartárico, mostrando una menor vulnerabilidad a los factores ambientales, con respecto a la variedad Tinta.
5. Los efectos individuales de los factores de cambio climático sobre la producción y la calidad de la uva, fueron anulados, en algunos casos, y potenciados, en

otros, por la combinación de todos ellos. Este es el caso de las antocianinas y el IPT en Tempranillo tinto o la producción y el IPT en Tempranillo blanco.

6. Bibliografía

- Bindi M., Fibbi L., Gozzini B., Orlandini S., Miglietta F. (1996) Modelling the impact of future climate scenarios on yield and yield variability of grapevine. *Clim Res* 7:213-224.
- Bindi M., Fibbi L. and Miglietta F. (2001) Free Air CO₂ Enrichment (FACE) of grapevine (*Vitis vinifera* L.): II. Growth and quality of grape and wine in response to elevated CO₂ concentrations. *Eur J Agron* 14:145–155.
- Blouin J., Guimberteau G. (2003) Maduración. In *Maduración y madurez de la uva*. Mundi-Prensa Libros, pp. 32-40.
- Bock A., Sparks T.H., Estrella N. and Menzel A. (2013) Climate-Induced Changes in Grapevine Yield and Must Sugar Content in Franconia (Germany) between 1805 and 2010. *PLoS ONE* 8(7): e69015. doi:10.1371/journal.pone.0069015.
- Bowes G. (1993) Facing the inevitable – plants and increasing atmospheric CO₂. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 44:309-332.
- Bravdo B., Hepner Y., Loinger C., Tabacman H. (1985) Effect of irrigation and crop level on growth, yield and wine quality of Cabernet Sauvignon. *American Journal Of Enology and Viticulture* 36:132-139.
- Castellarin S., Matthews M.A., Gaspero G.D., Gambetta G.A. (2007) Water deficits accelerate ripening and induce changes in gene expression regulating flavonoid biosynthesis in grape berries. *Planta* 227:101-112.
- Chaves M.M., Zarrouk O., Francisco R., Costa J.M., Santos T., Regalado A.P., Rodrigues M.L., Lopes C.M. (2010) Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Ann. Bot.* 105:661-676.
- Chomé P.M., Sotés V., Benayas F., Cayuela M., Hernández M., Cabello F., Ortiz J., Rodríguez I., Chaves J. (2003) Variedades de vid, registro de variedades comerciales. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación (MAPA). Madrid, España, 303 pp.
- Cohen S.D., Kennedy J.A. (2010) Plants Metabolism and the Environment: Implication for Managing Phenolics. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition* 50:620-643.
- Cohen S.D., Tarara J.M. and Kennedy J.A. (2008) Assessing the impact of temperature

- on grape phenolic metabolism. *Anal Chim Acta* 621:57–67.
- Coombe B.G. (1987) Influence of temperature on composition and quality of grapes. *Acta Horti* 206: 23–33.
- Deluc L.G., Quilici D.R., Decendit A., Grimplet J., Wheatley M.D., Schlauch K.A., Mérillon J.M., Cushman J.C., Cramer G.R. (2009) Water deficit alters differentially metabolic pathways affecting important flavor and quality traits in grape berries of Cabernet Sauvignon and Chardonnay. *BMC Genomic* 10: 212.
- De Souza C.R., Maroco J.P., Dos Santos T.P., Rodrigues M.L., Lopez C.M., Pereira J.S., Chavez M.M. (2005) Grape berry metabolism in field-grown grapevines exposed to different irrigation strategies. *Vitis* 44:103-109.
- Esteban M.A., Villanueva M.J. and Lisarrague J.R. (1999) Effect of irrigation on changes in berry composition of Tempranillo during maturation. Sugars, organic acids, and mineral elements. *Am J Enol Vitic* 50:418–434.
- Fernández L., Torres Pérez R., Franco J., Grimplet J., Juárez D., Lijavetzky D, Hernáiz E., Baroja J., Martínez E., García-Escudero J., Ibáñez J., Martínez-Zapater J.M.. (2013) Chromosome reorganizations in the origin of Tempranillo Blanco and other White cultivars. IX International Symposium on grapevine Physiology and Biotechnology.
- Goncalves B., Falco V., Moutinho-Pereira J., Bacelar E., Peixoto F., Correia C. (2009) Effects of elevated CO₂ on grapevine (*Vitis vinifera* L.): volatile composition, phenolic content, and in vitro antioxidant activity of red wine. *J Agric Food Chem* 57:265-273.
- Intrigliolo D.S. and Castel J.R. (2009) Response of *Vitis vinifera* cv. ‘Tempranillo’ to partial rootzone drying in the field: water relations, growth, yield and fruit and wine quality. *Agric Water Manag* 96:282–292.
- Glories Y. (1978) Recherches sur la matiere colorante des vins rouges. Thèse Doctorat Etat. Université de Bordeaux II, France.
- Glories Y. and Augustin M. (1993) Maturité phénolique du raisin, conséquences technologiques: applications aux millésimes 1991 et 1992. Actes du Colloque “Journée technique du CIVB” 21 Janvier, Bordeaux, 56.
- Greer D.H., Weston C. (2010) Heat stress affects flowering, berry growth, sugar accumulation and photosynthesis of *Vitis vinifera* cv. Semillon grapevines grown in a controlled environment. *Funtional Plant Biology* 37:206-214.
- IPCC (2007) Climate change: The physical basis summary for policy makers.

Cambridge University Press, Cambridge.

IPCC (2013) Climate Change 2013: The Physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Kennedy J.A., Matthews M.A., Waterhouse A. (2002) Effect of maturity and vine water status on grape skin and wine flavonoids. *Am. J. Enol. Vitic* 4:268-274.

Kliewer W. (1970) Effect of day temperature and light intensity on coloration of *Vitis vinifera* L. grapes. *J Am Soc Hortic Sci* 95:693-697.

Koundouras S., Marinos V., Gkoulioti A., Kotseridis Y., van Leeuwen C. (2006) Influence of vineyard location and vine water status on fruit maturation of nonirrigated cv. Agiorgitiko (*Vitis vinifera* L.). Effect on wine phenolic and aroma components. *J Agric Food Chem* 54:5077-5086.

Kuhn N., Guan L., Wu Dai Z., Wu B. H., Lauvergeat V., Gomés E., Li S. H., Godoy F., Arce-Johnson P., Delrot S. (2013) Berry ripening: recently heard through the grapevine. *Journal of Experimental Botany* 10:1093.

Lakso A.N., Kliewer W.N. (1975) The influence of temperature on malic acid metabolism in grape berries: I. enzyme responses. *Plant Physiol* 56:370-372.

Levitt J. (1980) Responses of plants to environmental stresses. Academic.

López M.I., Sánchez M.T., Díaz A., Ramírez P., Morales J. (2007) Influence of a deficit irrigation regime during ripening on berry composition in grapevines (*Vitis vinifera* L.) grown in semi-arid areas. *Int J Food Sci Nutr* 58:491-507.

Maroco J.P., Rodrigues M.L., Lopes C.M. and Chaves M.M. (2002) Limitations to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought - metabolic and modelling approaches. *Funct. Plant Biol.*, 29:451-459.

Martínez J., Vicente T., Martínez t., Chávarri J.B., García-Escudero E. (2006) Una nueva variedad blanca para la DO Ca. Rioja: el Tempranillo blanco. XIX Congreso Mundial de la Viña y el Vino. Logroño (La Rioja)

Matthews M.A., Anderson M.M. (1989) Reproductive development in grape (*Vitis vinifera* L.): responses to seasonal water deficits. *Am J Enol Vitic* 40:52-60.

Mazza G., Miniati E. (1993) Anthocyanins in fruit, vegetables, and grains. CRC, Boca Raton.

McCarthy M.G. (1997) The effect of transient water deficit on berry development of cv.

- Shiraz (*Vitis vinifera* L.). Australian Journal of Grapevine and Wine Research 3:2-8.
- Meier N., Rutishauser T., Pfister C., Wanner H. and Luterbacher J. (2007) Grape harvest dates as a proxy for Swiss April to August temperature reconstructions back to AD 1480. *Geophys Res Lett*, 34(20):L20705.
- Mooney H., Winner W.E., Pell E.J. (1991) Responses of plants to multiple stresses. Academic.
- Morales F., Pascual I., Sánchez-Díaz M., Aguirreolea J., Irigoyen J.J., Goicoechea N., Antolín M.C., Oyarzun M. and Urdiain A. (2015) Methodological advances: Using greenhouses to simulate climate change scenarios. *Plant Science* 226:30-40.
- Mori K., Goto-Yamamoto N., Kitayama M., Hashizume H. (2007) Loss of anthocyanins in red-wine grape under high temperature. *J Exp Bot* 58:1935-1945.
- Mullins M.G. (1966) Test-plants for investigations of the physiology of flowering in *Vitis vinifera* L., *Nature* 209:419–420.
- Myburgh P.A. (2003) Responses of *Vitis vinifera* L. cv. Sultanina to water deficits during various pre- and post-harvest phases under semi-arid conditions. *S Afr J Enol Vitic* 24:25-33.
- National Academy of Sciences (2014) Climate Change: Evidence and Causes: Set of 5 Booklets. Washington, DC: The National Academies Press.
- Ojeda H., Andary C., Kraeva E., Carbonneau A. and Deloire A. (2002) Influence of pre- and postveraison water deficits on synthesis and concentration of skin phenolic compounds during berry growth of *Vitis vinifera* cv. Shiraz. *Am. J. Enol. Vitic.*, 53 :261-267.
- Ollat N., Geny L. and Soyer J. (1998) Les boutures fructifères de vigne: validation d'un modèle d'étude du développement de la physiologie de la vigne, I Caractéristiques de l'appareil végétative, *J. Int. Sci. Vigne. Vin.* 32:1–9.
- Orduña R. (2010) Climate change associated effects on grape and wine quality and production. *Food Res. Int.* 43:1844-1855.
- Ough C.S. and Amerine M.A. (1988) Acidity and individual acids. In *Methods for Analysis of Musts and Wine* 2nd ed. pp 50-70. John Wiley & Sons, New York.
- Pellegrino A., Lebon E., Simonneau T. and Wery J. (2005) Towards a simple indicator

- of water stress in grapevine (*Vitis vinifera* L.) based on the differential sensitivities of vegetative growth components. *Aust. J. Grape Wine Res.* 11:306-315.
- Ribéreau-Gayon J. and Stonestreet E. (1965) Le dosage des anthocyanes dans le vin rouge. *Bull Soc Chim* 9:2649–2652.
- Ribereau-Gayon P., Peynaud E., Sudraud P., Ribereau-Gayon P. (1972) In. *Traité D'oenologie. Sciences et Techniques Du Vin*, pp. 353 361. Paris: Dunod.
- Roby G. and Matthews M.A. (2004) Relative proportions of seed, skin and flesh, in ripe berries from Cabernet Sauvignon grapevines grown in a vineyard either well irrigated or under water deficit. *Aust J Grape Wine Res* 10:74–82.
- Roby G., Harbertson J.F., Adams D.A., Matthews M.A. (2004) Berry size and vine water deficits as factors in wine grape composition: anthocyanins and tannins. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 10: 100-107.
- Rogers H.H., Runion G.B., Krupa S.V. (1994) Plant-responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. *Environ Pollut* 83:155-189.
- Salazar-Parra C., Aguirreolea J., Sánchez-Díaz M., Irigoyen J.J. and Morales F. (2010) Effects of climate change scenarios on Tempranillo grapevine (*Vitis vinifera* L.) ripening: response to a combination of elevated CO₂ and temperature, and moderate drought. *Plant and Soil*, 337:179–191.
- Salon J.L., Chirivella C., Castel J.R. (2005) Response of cv. Bobal to timing of deficit irrigation in Requena, Spain: water relations, yield, and wine quality. *Am J Enol Vitic* 56:1-8.
- Santa María E. (2004) Incidencia de *Botrytis cinerea* en relación con diferentes aspectos fisiológicos de la vid. PhD Dissertation. University of Navarra, Spain.
- Santesteban H. (2008) Estudio sobre el papel del ácido abscísico y las poliaminas en la maduración del fruto bajo condiciones de riego deficitario en vid (*Vitis vinifera* L.) Tesis doctoral. Universidad de Navarra, Pamplona.
- Santesteban L.G., Miranda C., Royo J.B. (2011). Regulated déficit irrigation effects on growth, yield, grape quality and individual anthocyanin composition in *Vitis vinifera* L. cv. “Tempranillo”. *Agriculture, Water and Management*, 98: 1171.
- Shiraishi S., Watanabe Y. (1994) Anthocyanin pigments in the grape skins of cultivars (*Vitis* spp.). *Sci Bull Fac Agric Kyushu Univ* 48:255-262.
- Singleton V. (1972) Effects on red wine quality of removing juice before fermentation

- to simulate variation in berry size. *Am J Enol Vitic* 43:63-70.
- Smart, R.E. and Coombe, B.H. (1983) Water relations of grapevines. In: (Kozlowski TT Ed.) *Water deficits and plant growth*. Academic Press. New York pp. 137-196.
- Sudraud P. (1958) Interprétation des courbes d'absorption des vins rouges. *Ann Technol Agric* 7:203–208.
- Tarara J.M., Lee J., Spayd S.E., Scagel C.F. (2008) Berry temperature and solar radiation alter acylation, proportion, and concentration of anthocyanin in Merlot grapes. *American Journal of Enology and Viticulture* 59:235-247.
- Texeira A., Eiras-Dias J., Castellarin S., Gerós H. (2013) Berry phenolics of grapevine under challenging environments. *International Journal of Molecular Sciences* 14:18711-18739.
- Vicente T., Martínez J., Martínez T. (2001) Tempranillo blanco: una nueva variedad para personalizar los vinos blancos de Rioja. *Cuadernos de Campo*, 14: 47-51
- Vidal M. and Blouin J. (1978) Dosage colorimétrique rapide de l'acide tartrique dans les moûts et les vins. *Rev Fr Oenologie* 16:39–46.
- Xu H., Liu G., Liu G., Yan B., Duan W., Wang L. and Li S. (2014) Comparison of investigation methods of heat injury in grapevine (*Vitis*) and assessment to heat tolerance in different cultivars and species. *BMC Plant Biology*, 14:156.
- Yamane T., Shibayama K. (2006) Effects of changes in the sensitivity to temperature on skin coloration in “Aki Queen” grape berries. *J Jpn Soc Hortic Sci* 75:458-462.

Anexo I. Información suplementaria

Tabla S1. Efectos principales de la variedad, concentración de CO₂ atmosférico (CO₂), temperatura (T) y la disponibilidad hídrica (DH), e interacción entre factores, para los componentes de la madurez tecnológica e IPT. SST: sólidos solubles totales, IPT: índice de polifenoles totales.

	SST	pH	Acidez	Ácido málico	Ácido tartárico	IPT
P variedad	0,000	0,253	0,360	0,074	<0,0001	<0,0001
P CO₂	0,105	<0,0001	0,011	0,029	0,037	0,004
P T	0,465	<0,0001	<0,0001	0,664	0,121	0,001
P DH	0,025	0,001	0,310	0,136	0,005	0,024
P CO₂*T*DH	0,002	0,081	0,391	0,07	0,038	0,022
P variedad*CO₂*T*DH	0,414	0,603	0,089	0,748	0,000	0,281

Tabla S2. Efectos principales de la variedad, la concentración de CO₂ atmosférico (CO₂), la temperatura (T) y la disponibilidad hídrica (DH), así como la interacción entre los factores, para los componentes de la madurez fenólica.

	Intensidad colorante	Tonalidad	Antocianinas extraíbles	Antocianinas totales	% Extractabilidad
P CO₂	0,070	0,871	0,447	0,128	0,542
P T	0,273	0,643	0,070	0,360	0,030
P DH	0,348	0,465	0,003	0,027	0,093
P CO₂*T*DH	0,980	0,528	0,930	0,660	0,644