



FACULTAD DE CIENCIAS

GRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

TRABAJO DE FIN DE GRADO

Tolerancia a altas temperaturas en distintas variedades de vid

Autor: Miguel Cortijo Ruiz
Tutor/es: Mercedes Uscola Fernández e
Ignacio Morales Castilla

2021

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	1/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

Índice

Resumen.....	1
Abstract.....	2
Introducción.....	3
Material y métodos.....	8
Revisión bibliográfica y obtención de las bases de datos.....	8
Análisis de datos (meta análisis).....	13
Resultados.....	15
Efectos de las altas temperaturas en la fotosíntesis en el género Vitis.....	15
Efectos de las altas temperaturas en la reducción de la eficiencia potencial del fotosistema II (Fv/Fm).....	18
Discusión.....	22
Conclusiones.....	25
Agradecimientos.....	26
Referencias.....	26
Material suplementario.....	31

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	4/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGkuireHBpEEA==			

Resumen

Como consecuencia del aumento de las temperaturas y de los eventos de calor asociados al cambio climático, podría reducirse la producción de ciertos cultivos o incluso hacerlos inviables. La vid es uno de los cultivos más importantes en el Mediterráneo y aún se desconoce hasta qué punto, las altas temperaturas pueden dañar a este cultivo. Por ello, es importante conocer el impacto del cambio climático en esta especie.

Se estudió la tolerancia al calor del género *Vitis*. Para ello, se realizó una revisión bibliográfica, creando una base de datos con distintas especies del género *Vitis* y su respuesta a altas temperaturas mediante: 1) el análisis de la tasa fotosintética a distintas temperaturas y 2) el análisis de la reducción de la eficiencia del fotosistema II provocado por calor. Con las bases de datos se realizaron meta análisis y se ajustaron modelos específicos a cada variable.

Los resultados muestran que el género *Vitis* tiene alta tolerancia al calor ya que la temperatura óptima de fotosíntesis fue alta, 30.8°C, y el 50% de reducción de eficiencia potencial de la maquinaria fotosintética ocurrió a temperaturas superiores a 48°C. Aunque se encontraron pocos datos para el meta análisis, se observaron notables diferencias entre especies y variedades. Las variedades de *Vitis vinifera* Riesling y Chasselas fueron más vulnerables al calor que *Vitis vinifera* Semillon y la especie *Vitis californica*, y presentaron temperaturas óptimas de fotosíntesis más bajas. Igualmente, *V. pseudoreticulata*, *V. vinifera* x *V. labrusca* y *V. davidii* Foex fueron las especies más resistentes al calor con respecto a la estabilidad de la maquinaria fotosintética. Es necesario conocer tolerancia al calor en un mayor número de especies y variedades de *Vitis* para poder establecer criterios y estrategias de adaptación al cambio climático.

Palabras clave: Cambio climático, eficiencia potencial del fotosistema II (Fv/Fm), fotosíntesis, LT50.

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	5/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

Abstract

Increase in temperatures and in heat waves can lead to a reduction in production or the non-viability of crops. The grapevine is one of the most important crops in the Mediterranean basin and yet, it is unknown how it is affected by high temperatures. Therefore, it is important to understand the impact of climate change on this species.

Heat tolerance of the genus *Vitis* was studied. A bibliographic review was carried out, creating a database with different species of the genus *Vitis* and their response to high temperatures through 1) the analysis of the photosynthetic rate at different temperatures; and 2) the analysis of the reduction of the efficiency of photosystem II by heat. With this database, a meta-analysis was performed and specific models were adjusted to each variable.

The obtained results shown that genus *Vitis* has high tolerance to heat since the optimum temperature for photosynthesis was high, 30.8°C, and the 50% reduction in potential efficiency of the photosynthetic machinery occurred at temperatures above 48°C. Although few data were found for the meta-analysis, notable differences were observed between species and varieties. The varieties of *Vitis vinifera* *Riesling* and *Chasselas* were more vulnerable to heat than *Vitis vinifera* *Semillon* and the species *Vitis californica*, and presented lower optimal temperatures for photosynthesis. Similarly, *V. pseudoreticulata*, *V. vinifera* x *V. labrusca* and *V. davidii* *Foex* were the most resistant species to heat with respect to the stability of the photosynthetic machinery. It is necessary to improve the knowledge of heat tolerance on a higher number of species and varieties of *Vitis* in order to establish criteria and adaptation strategies to continue growing winegrapes under climate change.

Keywords: Climate change, photosynthesis, photosystem II potential efficiency (Fv / Fm), LT50.

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	6/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

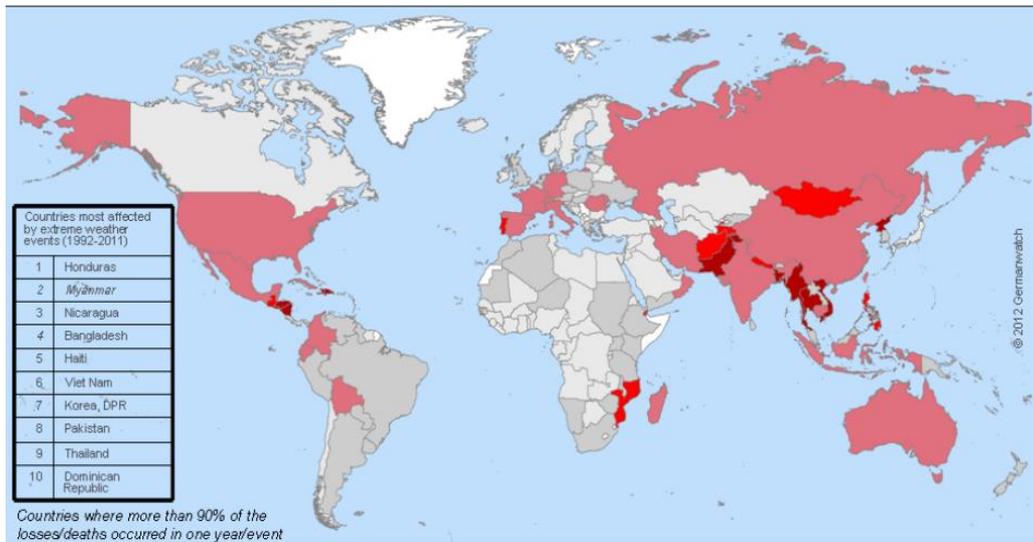
Introducción

El aumento global de la temperatura y la variación de las precipitaciones a la baja, asociadas al cambio climático, están afectando en gran medida, tanto positiva como negativamente a cultivos de todo el mundo (Alley et al., 2007). Aunque estos fenómenos afecten a todas las regiones, hay diferentes grados de afectación (Figura 1). En concreto, en zonas como el norte y centro de Europa, el cambio climático podría tener efectos positivos debido a que suavizaría sus inviernos y produciría un aumento de las temperaturas en verano. En estas áreas, los cultivos no estarían tan limitados en su crecimiento, alargando su periodo productivo, ya que las plantas brotarían antes en primavera y podrían crecer hasta más tarde en el otoño y, por tanto, podrían aumentar su productividad (Branka Javornik *et al.*, 2013; Kahiluoto *et al.*, 2014). Sin embargo, en otras regiones climáticas como la Mediterránea, se prevé un efecto negativo, debido a que se agravarían las condiciones limitantes. De hecho, en la zona Mediterránea se incrementarían aún más las temperaturas máximas y los periodos de temperaturas elevadas (olas de calor) y se reduciría la precipitación en verano, ya de por sí, bastante calurosos, secos y limitantes para la vegetación. Por ejemplo, es muy probable que regiones como Andalucía, La Mancha (España), Alentejo (Portugal), Sicilia, Puglia y Campania (Italia) padezcan graves déficits de agua. Por todo ello, se pronostica una fuerte caída en la producción agrícola de estas regiones (Morales-Casco y Zúñiga-González, 2016).

Los principales efectos en la agricultura derivados de los cambios de precipitación que provoca el cambio climático consisten en un incremento de estrés hídrico en los cultivos al disminuir la cantidad de precipitación, o la acumulación de precipitaciones abundantes en poco tiempo, llegando a causar inundaciones (Lobell et al., 2008). Con respecto a los impactos asociados al aumento progresivo de la temperatura, cabría destacar los cambios en la fenología (Morales-Castilla et al., 2020), así como la posible proliferación de plagas y la aparición de enfermedades para los cultivos (Castex et al., 2018). Además, la vid sufre importantes cambios en su desarrollo ante el estrés por altas temperaturas (Liu et al., 2012; Torregrosa et al., 2017). Las lesiones directas debido a las altas temperaturas incluyen desnaturalización y agregación

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	7/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

de proteínas, y una mayor fluidez de los lípidos de membrana. Las lesiones por calor indirecto o más lento incluyen la inactivación de enzimas en el cloroplasto y en las mitocondrias, la inhibición de la síntesis de proteínas, la degradación de proteínas y la pérdida de la integridad de la membrana (Wahid et al., 2007). En general, el principal efecto negativo de las altas temperaturas, incluye la reducción de la maquinaria fotosintética (tanto por degradación como por limitación en la síntesis de pigmentos fotosintético) y reducción de la fotosíntesis (tanto por reducción de la maquinaria, del intercambio gaseoso o la reducción de la cantidad y eficiencia de la maquinaria fotosintética) (Ahmad, 2019). Por todo ello, el cambio climático va a tener graves efectos económicos, entre los que cabe destacar el aumento de barbechos forzados, la reducción de la superficie dedicada a regadío, los problemas de comercialización por bajo calibre o baja calidad de la uva, el incremento de precios en producciones agrícolas debido a la falta de oferta, el incremento del precio del agua subterránea y la reducción de cantidad de agua cedida por hectárea (Olcina Cantos y Rico Amorós, 1995).



Climate Risk Index: Ranking 1992 – 2011

■ 1 - 10 ■ 11 - 20 ■ 21 - 50 ■ 51 - 100 ■ > 100 □ No data

Figura 1. Índice de riesgo global sobre el cambio climático. Este índice desarrollado por Germanwatch (Harmeling, 2008), cuantifica los impactos directos de los eventos climáticos extremos, tales como pérdidas humanas o económicas. En base a los datos que posea cada país, se establece un ranking de Índice de Riesgo Climático (Climate Risk Index). De esta manera, valores menores del índice indican países que han sido afectados en mayor medida por el cambio climático y, por tanto, los que mayores pérdidas personales y económicas han tenido con estos eventos de riesgo frecuentes (Cameron et al., 2019). Fuente: (Morales-Casco y Zúñiga-González, 2016).

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	8/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

En el periodo estival el efecto principal del cambio climático es el incremento de la sequía, pero también el incremento de temperaturas, no solo de las temperaturas promedio, sino también de las máximas absolutas y la duración de los periodos con elevadas máximas diarias, olas de calor. Tanto las sequías como las olas de calor suelen coincidir, y son más frecuentes, en el periodo estival. Ambos fenómenos parten del mismo origen ya que se producen por la penetración de aire tropical continental de procedencia africana de forma prolongada (Rodríguez y Villazán, 2000). Sin embargo, en el caso de las olas de calor, aunque se desarrollan frecuentemente en condiciones de sequía, pueden desarrollarse también en condiciones de lluvias (Olcina Cantos y Rico Amorós, 1995). Por otro lado, con el fin de reducir los efectos adversos de la sequía muchos cultivos se realizan en condiciones de regadío. Por ello, los efectos del cambio climático asociados a la sequía pueden mitigarse, si bien aun así los cultivos seguirían viéndose afectados por el calor. Por ello, para entender los efectos del cambio climático es clave estudiar el efecto de las altas temperaturas en las especies vegetales.

En el caso de la España Peninsular, se ha producido un aumento de la temperatura media de unos 0.3°C por década, lo que supone un 50% más que la media europea (Heras Hernández, 2018). El número de las olas de calor es superior en junio y julio, aunque el mes más caluroso suele ser agosto. Además, el calor es especialmente intenso en la zona Mediterránea y en la mitad oriental peninsular (Martínez Navarro et al., 2004).

La viticultura es una actividad económica importante en muchas regiones del mundo (Figura 2). En el 2011 los viñedos alcanzaron un área de 7.59 Mha a nivel mundial (OIV, 2019). Si bien en los últimos años la superficie de cultivo ha tendido a disminuir en Europa, en otras regiones como Argentina, Australia, Chile y Sudáfrica ha aumentado. En general, a nivel global, la producción de uva sigue en proceso ascendente (Fraga et al., 2012). Concretamente, España cuenta con la mayor superficie de viñedo de uva dedicado a la vinificación de la UE, 950.541 ha, lo que supone el 30% de la superficie europea (OIV, 2019). Además, es el tercer cultivo con más peso en extensión de España, solo por detrás de los cereales y el olivar (Resco et al., 2015).

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./Juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	9/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==			

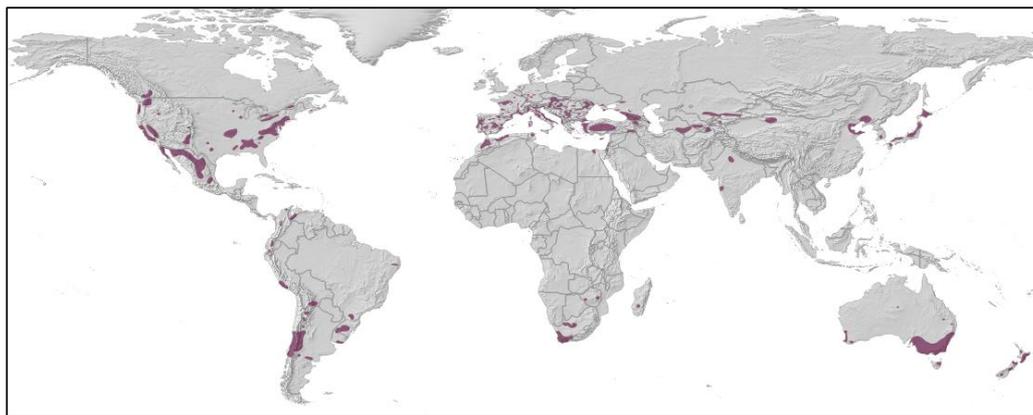


Figura 2. Distribución mundial de las regiones vitivinícolas, sombreadas en color granate. Fuente: (Morales-Castilla et al., 2020).

Las inminentes condiciones de cambio climático, afectarán también a la vid produciendo modificaciones en la zonificación en la viticultura mundial (Morales-Castilla et al. 2020). A nivel local, los golpes de calor y/o la sequía pueden aumentar la mortalidad en especies y variedades poco tolerantes y la reducción de la producción por condiciones adversas. Además, el aumento de la temperatura en la etapa de crecimiento, genera brotes más tempranos, lo que puede afectar la calidad del vino reduciendo el color de la uva y produciendo un exceso de alcohol en la baya (Fraga et al., 2012; Wolkovich et al., 2018). Ante esta reciente problemática, es necesario que se busquen diferentes opciones para solventarla. Por ello, es importante implementar medidas concretas para que no se desestabilice la producción. Una manera de hacerlo es implementar medidas de adaptación, que son importantes para la estabilización a largo plazo de las concentraciones de CO₂ y pueden reducir los requerimientos de agua agrícola en aproximadamente un 40% en comparación con las regiones de cultivo no mitigados (Fraga et al., 2012).

Si bien la vid es un cultivo ampliamente extendido a nivel mundial, se utilizan diversas especies y variedades. Existen múltiples especies del género *Vitis* como *Vitis vinifera*, *Vitis lambrusca* o *Vitis californica*. Aunque se comparará con otras especies de vid, *Vitis vinifera* constituye uno de los cultivos más importantes económicamente hablando (Jones et al., 2005). Dentro de la especie *Vitis vinifera*, se estima que hay más de 1.100 variedades de vid en todo el mundo, de las que unas 20 variedades francesas son las que predominan en los

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	10/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGkuireHBpEEA==			

10 millones de hectáreas de viñedo plantadas en la Tierra (Wolkovich et al., 2018). En España, existen unas 400 variedades diferentes de *Vitis vinifera*, pero solo se usan apenas unas 12, mientras que la gran mayoría se han dejado de utilizar (Wolkovich y Morales-Castilla, 2019). Cada especie o variedad de vid está adaptada a un clima de una determinada región, por lo que la temperatura que tenga la uva en su etapa de crecimiento será muy importante para su desarrollo y calidad (Fraga et al., 2012). La herramienta de explotar la diversidad de la vid parece ser el método con mayor potencial para combatir los efectos del cambio climático (Wolkovich y Morales-Castilla, 2019), tanto seleccionando las variedades y especies mejor adaptadas a las condiciones climáticas de una zona concreta, presentes y futuras, como desarrollando la variabilidad genética de las variedades tradicionales o desarrollando nuevas variedades mejor adaptadas a plagas o estrés térmico e hídrico (Compés y Sotés, 2018). Por ello, es clave estudiar esta diversidad con el fin de seleccionar las especies y variedades mejor adaptadas a las condiciones climáticas concretas de la zona y a las condiciones futuras en función de escenarios de cambio climático.

Por otro lado, hay que considerar otro factor importante, las especies portainjertos. Las especies portainjertos se utilizan a nivel radical mientras que la variedad productiva se injerta sobre esta. Las principales propiedades que introducen es la de aumentar la capacidad de la vid de tolerar estrés ambiental y, por lo tanto, conservar o aumentar la calidad de la uva (Ahmad, 2019). Las especies portainjertos, provenientes de América del Norte, se introdujeron en Europa tras la aparición de la peste de la filoxera (*Daktulosphaira vitifoliae*). Estas especies impedían el desarrollo de la plaga y permitieron salvaguardar el futuro de la viticultura europea (Corso y Bonghi, 2014). Por ello, es importante evaluar también las especies portainjertos, ya que ambas especies, portainjertos y variedades productivas, deben tolerar los mismos factores de estrés para resultar eficientes.

En este contexto el objetivo de este trabajo de fin de grado es realizar una revisión bibliográfica que evalúe el estado de conocimiento sobre tolerancia al calor en el género *Vitis*. Mediante las conclusiones sacadas de este trabajo se pretende aportar información útil que sirva de ayuda de cara a la proyección de planes de adaptación al cambio climático, concretamente, que ayude en la

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	11/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

selección de especies o variedades para distintas zonas de cultivo en función de su tolerancia a estrés por calor.

Material y métodos

Revisión bibliográfica y obtención de las bases de datos

Se realizó una revisión bibliográfica sobre la tolerancia al calor en vid. Para ello, se buscaron artículos relacionados con la tolerancia al calor de diferentes variedades de vid, en exclusiva de la especie *Vitis vinifera*, tanto de España como de cualquier país. El objetivo inicial era crear una base de datos que relacionara el daño sufrido por la vid de vino, medido en base a los valores de temperatura letal 50, o LT_{50} para cada una de las variedades. Se define el LT_{50} como la temperatura que genera la mortandad del 50% de la población o el 50% de daño en un individuo o tejido. Además, dada la baja disponibilidad de datos de LT_{50} se incluyó el daño en distintos aspectos fisiológicos de la planta de las distintas variedades a 47°C. Este umbral se seleccionó por ser una temperatura que está cercana al LT_{50} de un gran abanico de especies, por lo que a partir de ella se pueden identificar diferencias en la tolerancia al calor entre variedades (Curtis et al. 2014; García Pérez 2019).

Para determinar el daño que produce la elevada temperatura, se pueden emplear cuatro métodos diferentes: fotosíntesis, fluorescencia o método OJIP, electrolitos y necrosis, aunque todos tienen en común que son métodos que trazan curvas de respuesta de una variable a distintas temperaturas:

- 1) La fotosíntesis consiste en un método que trata de medir cual es la capacidad de adquisición de carbono (fotosíntesis) que realiza la planta a distintas temperaturas de la hoja.
- 2) Estimación del daño por variaciones en la eficiencia potencial del fotosistema II o método OJIP: es el más comúnmente utilizado. Se basa en que la eficiencia de la maquinaria fotosintética puede medirse indirectamente a través de cambios en la fluorescencia de la hoja. De esta manera, se aprovecha esta fluorescencia transitoria de la clorofila para medir la energía cinética y utilizando medidas de análisis no destructivas con alta resolución, mide el rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m), cuyo valor máximo en ausencia de estrés es 0.8, y se reduce ante daño en la maquinaria

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	12/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==			

fotosintética, indicando menor eficiencia. Ya que la fotosíntesis es uno de los procesos más sensibles al calor, la reducción del Fv/Fm indica de forma directa daños debidos a estrés térmico (Xu et al., 2014). Por ello, midiendo la caída en la Fv/Fm tras someter la hoja a distintas temperaturas se puede trazar su curva de daño. Además, es un método que permite obtener resultados muy rápido.

- 3) Estimación de daño por cuantificación de liberación de electrolitos: El daño calorífico en la membrana celular produce la fuga de electrolitos que es fácilmente cuantificable. Para medirlo, se cortan hojas tras ser estresadas a una determinada temperatura, y se sumergen en agua, para que se liberen los electrolitos tras lo cual se mide su conductividad eléctrica (E1). Seguidamente, se hierven 60 minutos y se enfrían a 25°C para medir nuevamente su conductividad, o la máxima liberación de electrolitos que es función directa de la masa introducida (E2). La fórmula empleada es la Fuga Relativa de Electrolitos (FRE) (%)= $E1/E2 \times 100$ que indica la liberación debida al daño térmico (Xu et al., 2014; Zha et al., 2018). Midiendo la FRE de distintas hojas sometidas a cada una de las temperaturas se obtiene la curva de daño vs temperatura.
- 4) Estimación de daño por cuantificación de necrosis foliar. Al igual que en los dos casos anteriores cada hoja se somete a una temperatura. Pero después del daño se mide la proporción de la hoja que presenta necrosis. Este método tiene la ventaja de que indica el límite de tolerancia general del tejido de la hoja, sin importar donde se haya producido el daño primario.

Cada método presenta unas ventajas e inconvenientes que les hacen más o menos adecuados en función de qué pregunta se pretenda abordar. La fotosíntesis es un método que mide la termotolerancia de forma directa, a diferencia de la pérdida de electrolitos que puede ser utilizado como un indicador de la estabilidad de las membranas y como una medida indirecta de la tolerancia al calor (Chaves-Barrantes y Gutiérrez-Soto, 2016). La fluorescencia de la clorofila como daño por calor irreversible no es tan evidenciable como el daño hecho en el tejido de la hoja por necrosis. Otra ventaja del método de necrosis es que, mientras que en el método de fluorescencia solo se monitorea la membrana tilacoidea durante el tratamiento térmico, en la necrosis se monitorea

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./Juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	13/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==			

durante más tiempo permitiendo observar procesos de reparación o daños secundarios (Bilger et al., 1984). Por ello, distintos métodos aportan distinta información y no son comparables entre sí de forma cuantitativa.

En la primera búsqueda bibliográfica solo se descartó una metodología de análisis de tolerancia al calor: la fotosíntesis. Para encontrar los diversos artículos, se buscaron en la biblioteca virtual de la página web de la Universidad de Alcalá (UAH) y en Google Académico (Figura 3). Las principales bases de datos consultadas fueron “Science Direct”, “Web of Science”, “Scopus” y “Dialnet”, además de utilizar las palabras claves siguientes: “*Vitis vinifera*”, “tolerance”, “lethal temperature”, “heat”, “climate change”, “fluorescence”, “high temperature”, “acclimation”, “heat tolerance”, “photosynthesis”, “grapevine”, “necrosis” y “leaf”. Para centrar más la búsqueda se usaron operadores booleanos: “AND”, “OR”, “NOT”, combinado las palabras clave con los conectores para poder encontrar artículos científicos que se ajustasen al objetivo de este trabajo.

Previamente, se definieron criterios específicos para incluir un artículo en la base de datos. Los criterios de inclusión fueron:

1. Que el artículo esté escrito en español o inglés.
2. Eran susceptibles de incluirse artículos de revistas, tesis doctorales o Trabajos Fin de Grado o Máster.
3. Que el tema principal del artículo fuera la tolerancia al daño por calor exclusivamente en la especie *Vitis vinifera* sin importar la variedad.
4. Que para determinar el daño por calor se utilizasen cualquiera de los tres métodos de daño descritos con anterioridad.
5. Que de los datos del artículo se pudiera extraer el valor de LT50 o el valor de daño (medido por cualquier método) a 47°C.
6. Artículos que contuvieran datos sobre hojas maduras sin distinción de posición en altura de la planta. En caso de encontrar datos para varias posiciones de hojas se utilizaría la posición intermedia de la rama. Evitándose hojas cercanas al racimo o hojas al final de rama que pueden ser inmaduras.

Los criterios de exclusión fueron:

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	14/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

1. Que los artículos no estuviesen disponibles a la hora de leer el texto completo.
2. Que los artículos no fueran experimentales, y no tuvieran datos propios. En dicho caso se acudiría a la referencia original.
3. Que fuesen artículos sobre otras especies de vid.
4. No se incluyó ninguna restricción de año de publicación. Sin importar el año en el que se hubiera escrito mientras aportara información de utilidad.

Una vez seleccionados los artículos (Figura 3), se incluyeron en la base de datos de una hoja de cálculo de Excel que incluía los siguientes elementos: título del artículo, autores, año, revista, nº de revista, páginas, especie/s que estudia, métodos utilizados, tipo de variable de daño medida y valor de temperaturas testados, LT_{50} si estaba disponible y/o daño a 47°C y comentarios que describían características ecológicas de las variedades estudiadas en los artículos.

Tras la primera búsqueda, y dado el bajo número de artículos válidos encontrados, se modificó el objetivo para incluir datos de fotosíntesis a cualquier temperatura y daño medido por el método de fluorescencia a cualquier temperatura y, por último, se incluyeron otras especies del género *Vitis*. En esta segunda búsqueda se añadieron los siguientes criterios de selección:

- Se restringió la búsqueda a artículos que contuvieran gráficas y/o tablas que relacionen fotosíntesis con temperatura o fluorescencia (F_v/F_m) con temperatura.
- Se descartaron los datos de métodos electrolitos y necrosis, que apenas habían arrojado resultados en la primera búsqueda.
- Las mediciones de fotosíntesis debían realizarse en condiciones de luz saturantes ($>1000 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y CO_2 ambiente ($\sim 400 \text{ ppm}$).
- Los datos de fotosíntesis se considerarían válidos tanto si se mostraban en unidades absolutas ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) como relativas (%).
- Los datos de F_v/F_m se considerarían válidos tanto si se mostraba el daño relativo (reducción de F_v/F_m respecto al valor máximo de 0.8) como si se mostraban los valores directos de F_v/F_m .

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	15/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

Con los datos obtenidos de los artículos se crearon dos bases de datos diferentes: base de datos de fotosíntesis y base de datos de fluorescencia. En primer lugar, la base de datos de fotosíntesis en la que se incluyeron los datos extraídos de figuras y/o tablas de los artículos encontrados que relacionaran la temperatura con los datos de fotosíntesis. Para facilitar su comparación si los datos de fotosíntesis eran datos absolutos se transformaron a valores relativos (%) respecto al máximo valor de fotosíntesis en el conjunto de datos del artículo específico y la variedad o especie concreta. En caso de encontrar varios artículos con la misma especie o variedad estudiada se incluyeron todos los datos encontrados en la base de datos.

En segundo lugar, la base de datos de fluorescencia en la que se incluyeron los datos de reducción de Fv/Fm extraídas de tablas y/o figuras de los artículos. En el caso de que los artículos aportaran los datos de Fv/Fm en valor absoluto se calculó la reducción de Fv/Fm (Fv/Fm_{temp}), estableciendo como valor inicial de Fv/Fm (Fv/Fm_0) 0.8. La reducción de Fv/Fm se calculó con la siguiente ecuación:

$$\text{Reducción } Fv/Fm = \frac{(Fv/Fm)_0 - (Fv/Fm)_{temp}}{(Fv/Fm)_{temp}} \times 100 \quad (\%) \quad (1)$$

En cuanto a la estructura de las bases de datos, en la de fotosíntesis se dividió en: especie de vid y variedad, temperatura y fotosíntesis (%). En el caso de la base de datos de fluorescencia, la base de datos se dividió en: especie, variedad, temperatura y reducción de Fv/Fm. A la hora de analizar los datos para obtener los resultados, se añadieron dos variables más en forma de columnas: país de origen de la especie o variedad y color del fruto. Estos últimos datos se completaron acudiendo al Vitis International Variety Catalogue - www.vivc.de – (acceso junio, 2020) (Adam-Blondon et al., 2016).

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	16/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==			

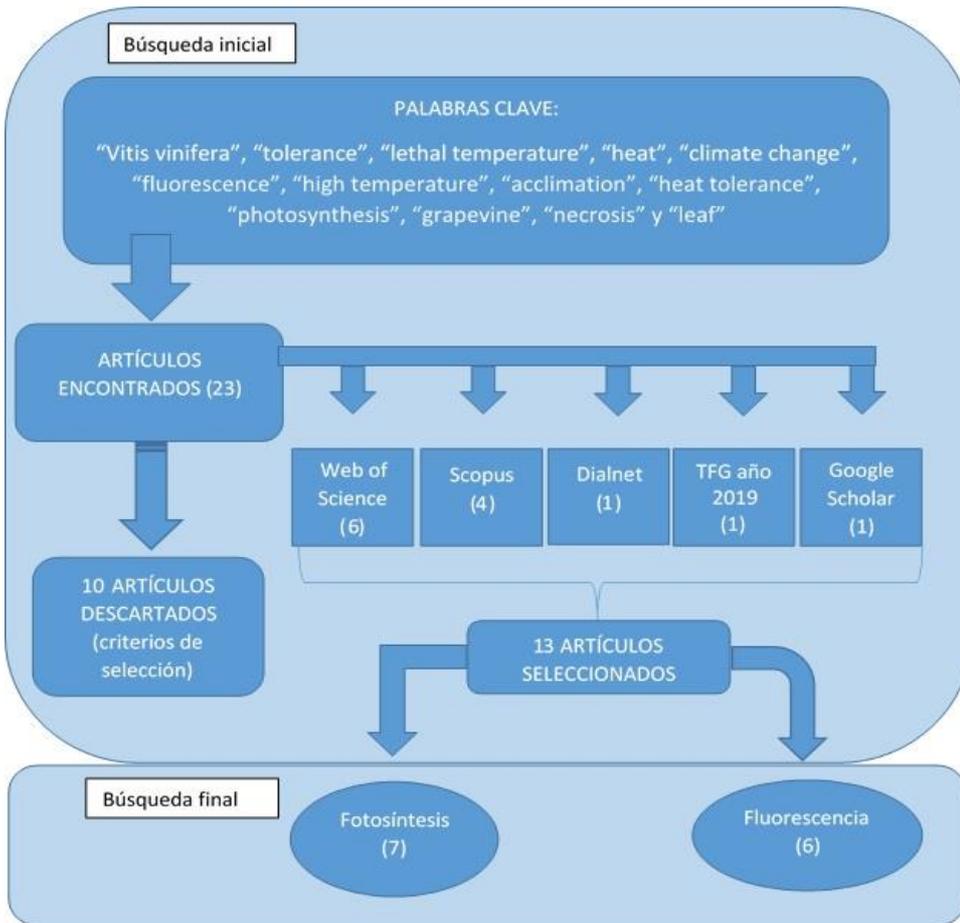


Figura 3. Representación esquemática del proceso de búsqueda bibliográfica.

Análisis de datos (meta análisis)

En primer lugar, para el análisis de los datos de fotosíntesis se realizaron dos análisis. En el primer análisis, se ajustó un modelo general del género *Vitis* con todos los datos obtenidos independientemente de la especie o la variedad. En el segundo análisis, se ajustó un modelo individual para cada especie del género *Vitis* o variedad de *Vitis vinifera* dentro de la base de datos. En ambos casos se ajustó un modelo cuadrático (parábola) utilizando la fotosíntesis como variable dependiente (eje y) y la temperatura como variable independiente (eje x), siguiendo la siguiente ecuación:

$$A = aT^2 + bT + c \tag{2}$$

donde A es la fotosíntesis, T es la temperatura y “a”, “b” y “c” los parámetros ajustados del modelo. La temperatura a la que se obtiene la máxima fotosíntesis

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	17/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGkuireHBpEEA==			

o temperatura óptima de fotosíntesis (T_{opt}) es equivalente al valor de temperatura en el vértice de la curva para el modelo concreto y se calcula mediante la siguiente ecuación:

$$T_{opt} = \left(-\frac{b}{2a}\right) \quad (3)$$

donde “a” y “b” son los parámetros en el modelo ajustado.

Las temperaturas a las que la fotosíntesis se hace cero, son los puntos de corte con el eje de las x, y se obtienen mediante la ecuación, siendo el valor menor el valor donde la fotosíntesis neta empieza a ser positiva y el segundo valor donde la temperatura es tan alta que de nuevo anula la fotosíntesis (Temperatura crítica, T_{crit}), y se calculan con la ecuación:

$$T_{crit} = \frac{-b \pm \sqrt{4ac}}{2a} \quad (4)$$

Por último, la velocidad de descenso de la fotosíntesis ante incrementos de temperatura se calculó con la ecuación:

$$\text{Rampa} = 100 / (T_{opt} - T_{crit}) \quad (5)$$

En el caso del análisis de los datos de fluorescencia, se utilizó un modelo logístico de tres parámetros para ajustar los datos enfrentando temperatura como variable independiente (eje x) con F_v/F_m como variable dependiente (eje y) según la ecuación:

$$\text{Daño} = \frac{\alpha}{1 + e^{[scale(x_{mid} - T)]}} \quad (6)$$

dónde: “daño” es la reducción en F_v/F_m ; “ α ” es la asíntota del lado derecho, o el máximo daño alcanzado; “ x_{mid} ” representa el valor de Temperatura al punto de inflexión de la curva que se asemeja a la temperatura que genera el 50% del daño (DT_{50}); “scale” es la tasa de variación del daño con respecto a la variación de temperatura, en la parte lineal de la curva; y “T” es la temperatura.

Con objeto de determinar los efectos de la temperatura sobre la eficiencia de la maquinaria fotosintética, se realizaron tres análisis. El primer análisis ajustó un modelo general de la reducción de F_v/F_m en función de la temperatura para el conjunto total de los datos, modelo general del género *Vitis*. El segundo análisis comparó el valor de reducción de F_v/F_m a una temperatura concreta

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	18/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==			

(50°C) en las especies del género *Vitis* encontradas mediante una representación box-plot. El tercer y último análisis, se centró en las especies productivas (*V. vinífera* y *V. vinífera* x *V. lambrusca*) y comparó el valor de reducción de Fv/Fm a una temperatura concreta (50°C) para las variedades, en función de su país de origen. Se eligió el valor de temperatura de 50°C, debido a que la mayor parte de variedades de *Vitis vinífera*, solo estaban medidas en 50°C, así, esta era la temperatura que mayor cantidad de datos agrupaba.

Todos los análisis estadísticos descritos anteriormente se llevaron a cabo utilizando el lenguaje de programación R, mediante la interfaz de software “RStudio v2.0”.

Resultados

Efectos de las altas temperaturas en la fotosíntesis en el género *Vitis*

Para evaluar el efecto de las altas temperaturas en la fotosíntesis y en el género *Vitis*, se incluyeron cinco artículos, en la que se observan datos de dos especies (*V. californica* y *V. vinífera*) y tres variedades de esta última (*Riesling*, *Chasselas* y *Semillon*) (Tabla 1).

Tabla 1. Especies del género *Vitis*, variedades de *Vitis vinífera*, referencia y número de datos (n) utilizados para el meta-análisis de los efectos de altas temperaturas en la fotosíntesis.

Especie y variedad	Referencia	n
<i>V. californica</i>	(Gamon y Pearcy, 1990) (Gamon y Pearcy, 1989)	14
<i>V. vinífera</i> var. <i>Riesling</i>	(Zufferey et al., 2000)	5
<i>V. vinífera</i> var. <i>Chasselas</i>		5
<i>V. vinífera</i> cv. <i>Semillon</i>	(Greer y Weedon, 2012) (Greer, 2012)	11

El modelo global de fotosíntesis con respecto a la temperatura para el género *Vitis* fue altamente significativo y presentó un ajuste a una curva cuadrática capaz de explicar más de la mitad de la variación de los datos (Figura 4, Tabla 2). La temperatura óptima para la fotosíntesis fue de 30.8°C, mientras que la temperatura a la que la fotosíntesis se hace cero en el modelo general fue de 49.1°C. La incertidumbre del modelo fue relativamente elevada (ver Figura 4),

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	19/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==			

especialmente en torno a la temperatura óptima para la fotosíntesis, tal y como muestran las líneas de error con una mayor variabilidad entorno al eje (líneas grises que representan la incertidumbre de las predicciones del modelo). A partir de los 40°C, la incertidumbre disminuyó ya que las líneas se empiezan a juntar más a la línea del modelo (Figura 4).

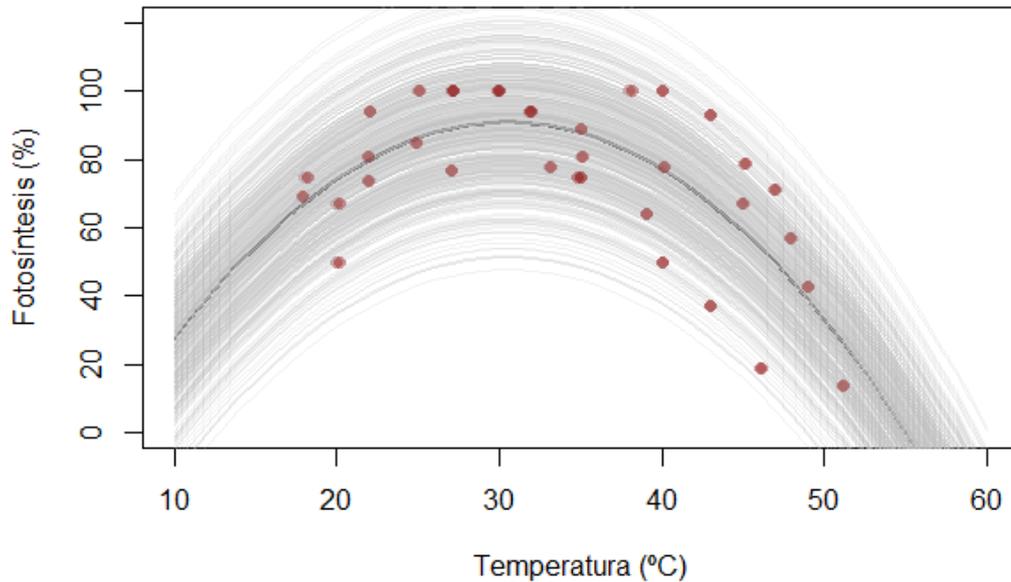


Figura 4. Variación de la fotosíntesis con respecto a la temperatura en el género *Vitis*. Cada punto se corresponde con un dato de fotosíntesis de una especie o variedad a una determinada temperatura. La línea negra representa el modelo global ajustado según un modelo cuadrático con todos los datos de las tres variedades de *Vitis vinifera* y la especie *Vitis californica*. Las líneas grises se corresponden con predicciones del modelo, dentro de su intervalo de confianza al 95% de probabilidad y, por tanto, informan de la incertidumbre que existe alrededor del modelo. Nota: los puntos son transparentes por lo que puntos más oscuros indican superposición de datos.

Los modelos cuadráticos para cada una de las variedades por separado, también fueron altamente significativos (Tabla 2), aunque dada la menor disponibilidad de datos, la incertidumbre fue mayor que en el modelo global. Mientras que en el caso de *Vitis californica* y de *Vitis vinifera cv Semillon* los modelos fueron capaces de explicar alrededor del 50% de la variación en la fotosíntesis, en el caso de *Vitis vinifera cv Riesling* y *Chasselas*, sus modelos cuadráticos explicaron más del 75% de la variación en la fotosíntesis, respectivamente (Tabla 2).

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	20/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

En cuanto a las curvas, se observaron dos tendencias contrastadas entre los modelos de las especies y variedades estudiadas. Por un lado, las curvas de *Vitis vinifera* cv *Riesling* y *Chasselas*, más desplazadas hacia la izquierda y, por tanto, con una mayor sensibilidad al daño por calor, es decir, presentan mayor fotosíntesis a temperaturas inferiores. Por otro lado, las curvas de *Vitis vinifera* cv *Semillon* y *Vitis californica*, más desplazadas hacia la derecha y con una subida y bajada de la fotosíntesis ante cambios en la temperatura más suave que en las dos anteriores y, por tanto, presentaron más resistencia al calor (Figura 5, tabla 2).

Además, se encontraron diferencias en la temperatura a la que la fotosíntesis se maximiza (T_{opt}) de hasta 5°C entre las especies/variedades estudiadas. *Vitis californica* y *V. vinifera* cv *Semillon* presentaron temperaturas óptimas para la fotosíntesis, superiores al modelo general, siendo superior en *V. californica*. Las restantes dos variedades presentaron valores inferiores al modelo global y muy similares entre sí (Tabla 2).

Tabla 2. Ecuaciones del modelo global para el género *Vitis* y modelos independientes ajustados para la especie *Vitis californica* y para tres variedades de *Vitis vinifera*, p valores, R^2 , temperatura a la que la fotosíntesis se hace máxima- temperatura optima (T_{opt}) y temperatura máxima a la que la fotosíntesis se anula (T_{crit}).

	Ecuación	P valor	R^2 (%)	T_{opt} (°C)	T_{crit} (°C)	Rampa
Modelo global	$-0.15T^2 + 9.24T - 49.99$	0.008	53.1	30.8	49.1	-5.4
<i>V. californica</i>	$-0.19T^2 + 12.45T - 114.38$	> 0.01	47.3	32.8	57.3	-4.1
<i>V. vinifera</i> cv <i>Riesling</i>	$-0.30T^2 + 16.49T - 127.32$	> 0.01	78.6	27.5	48.1	-4.9
<i>V. vinifera</i> cv <i>Chasselas</i>	$-0.36T^2 + 19.88T - 170.02$	> 0.01	98.2	27.6	49.3	-4.6
<i>V. vinifera</i> cv <i>Semillon</i>	$-0.21T^2 + 13.19T - 113.6$	> 0.01	49.7	31.4	54.6	-4.3

Las especies/variedades también difirieron notablemente en la temperatura a la que la fotosíntesis se anula (T_{crit}), con hasta 10°C de diferencia entre la variedad/especie de menor y la de mayor valor en este parámetro. La T_{crit} fue menor y bastante parecida en las variedades *V. vinifera* cv *Riesling* y *V. vinifera* cv *Chasselas*. La variedad *Vitis vinifera* cv *Semillon*, presentó valores intermedios de T_{crit} . Por último, la especie *Vitis californica* tuvo el valor más alto de T_{crit} que cualquiera de las variedades/especies estudiadas.

Además, se encontraron diferencias en la T_{opt} y, aunque las diferencias fueron menores, presentaron los mismos patrones que en la T_{crit} . Las T_{opt} más bajas se encontraron en las dos variedades más sensibles al calor (*Vitis vinifera*

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./Juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	21/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

Riesling y *Chasselas*), y 5 °C por encima se encontraron las T_{opt} de las otras restantes especies/variedades estudiadas (Figura 5). La mayor diferencia entre las especies/variedades estudiadas se observó en la rampa de descenso de la fotosíntesis a incrementos de temperaturas por encima de la T_{opt} . Así la rampa más acusada de descenso de la fotosíntesis fue en la variedad *V. vinifera Chasselas*, con valores muy similares a los de *V. vinifera Riesling*, y la rampa más suave en la especie *V. californica*, mientras que *V. vinifera Semillon* presentó valores intermedios.

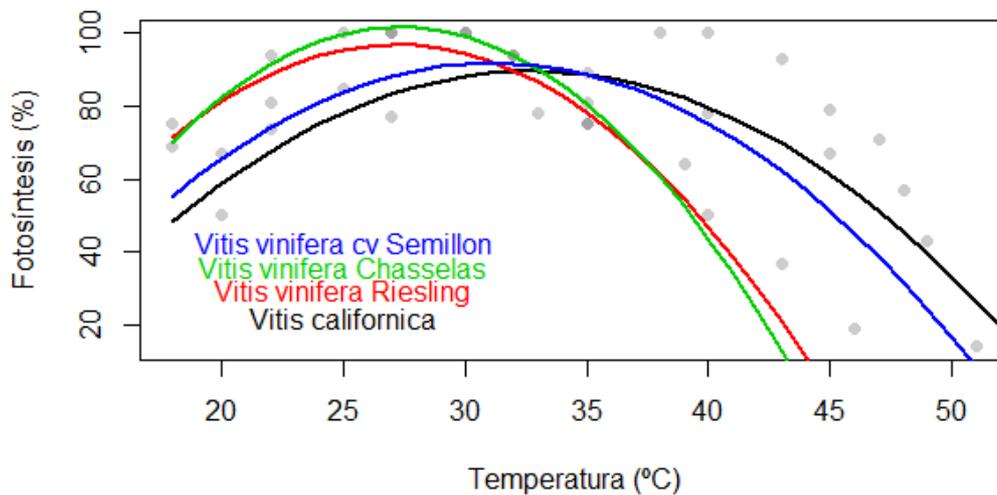


Figura 5. Respuesta a las altas temperaturas de *Vitis californica* y tres variedades diferentes de *Vitis vinifera* en la tasa fotosintética relativa. Cada línea de colores representa el modelo cuadrático para cada variedad/especie. Cada punto es un dato de fotosíntesis de una especie o variedad a una determinada temperatura. Nota: los puntos son transparentes por lo que puntos más oscuros indican superposición de datos.

Efectos de las altas temperaturas en la reducción de la eficiencia potencial del fotosistema II (Fv/Fm)

En el caso de la Fv/Fm, a pesar del bajo número de referencias encontradas, cinco artículos, se encontraron datos para las especies *Vitis vinifera*, *V. davidii*, *V. californica* y para el híbrido entre *V. vinifera* x *V. labrusca* y, por último, para tres especies de portainjertos (*V. riparia*, *V. rupestris* x *V. berlandieri* y *V. pseudoreticulata*). Además, se han encontrado una gran cantidad de variedades de *V. vinifera* (20 en total) y del híbrido (43 en total). La mayor parte de las variedades se encontraron en un único artículo (Zha *et al.*, 2018), que aporta 68

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./Juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34
Observaciones		Página	22/36
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==		



variedades, aunque para cada una de ellas tan solo se encontraron datos a una única temperatura, 50 °C (Tabla 3 en material suplementario).

El modelo logístico de tres parámetros, ajustado para el conjunto de datos, incluyendo especies del género fue altamente significativo ($p = 0.008$; Figura 6). Este modelo indica que hasta superar la temperatura de 40°C no se aprecia daño en la eficiencia del fotosistema II. El valor de α , asíntota derecha, o máxima reducción de Fv/Fm tuvo un valor de $88.32 \pm 14.69\%$. El valor de X_{mid} , que indica el valor de LT_{50} para el modelo general de *Vitis*, fue de $48.83 \pm 1.09^\circ\text{C}$. Por último, el valor del parámetro scale, que marca la pendiente de la curva, fue de 2.83 ± 0.55 , que implica que por cada aumento de temperatura de un grado centígrado, el valor de Fv/Fm se reduce en un 2.83%.

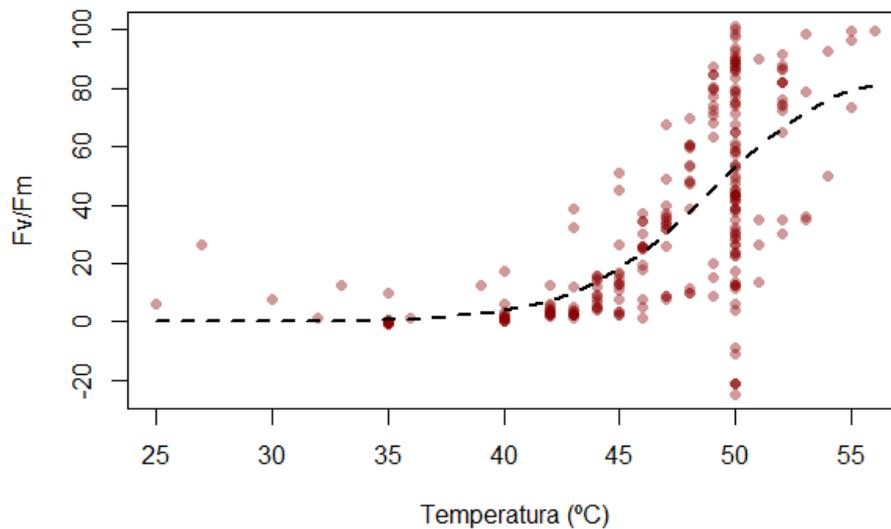


Figura 6. Porcentaje de reducción de Fv/Fm en respuesta a altas temperatura para el conjunto de datos correspondiente a las diferentes variedades y especies del género *Vitis*. La línea discontinua representa el ajuste de un modelo logístico de tres parámetros (forzando la asíntota inferior a ser igual a cero), para el conjunto de los datos. Nótese que este modelo ha de ser interpretado con precaución, dado que el tratamiento de temperatura correspondiente a 50°C presenta un número mayor de datos que el resto de tratamientos.

Para observar mejor las diferencias entre especies y variedades con respecto al daño por reducción de Fv/Fm, se analizó mediante un gráfico de cajas y bigotes (v.g. boxplot) el dato de reducción Fv/Fm a 50°C, punto de la curva para el que se disponía de mayor cantidad de datos (Figura 7). Dado que para tres especies solo se encontró un dato, la figura tan sólo muestra el valor

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./Juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34
Observaciones		Página	23/36
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGkuireHBpEEA==		



medio para ellas. Por un lado, se encontraron altos valores de reducción Fv/Fm en dos especies portainjertos *V. rupestris* x *V. berlandieri*, *V. riparia* y una especie productiva, *V. vinifera*, que superan las tres el valor de 60% de reducción de Fv/Fm al ser tratadas a 50°C. Por otro lado, las tres especies portainjertos. *pseudoreticulata*, y *V. davidii* Foex, y la especie productiva, *V. vinifera* x *V. labrusca* presentan valores más bajos de reducción de Fv/Fm, siendo *V. davidii* Foex la especie que menor valor de reducción de Fv/Fm presentó (un poco por encima de 20) y, por ello, la más resistente al calor.

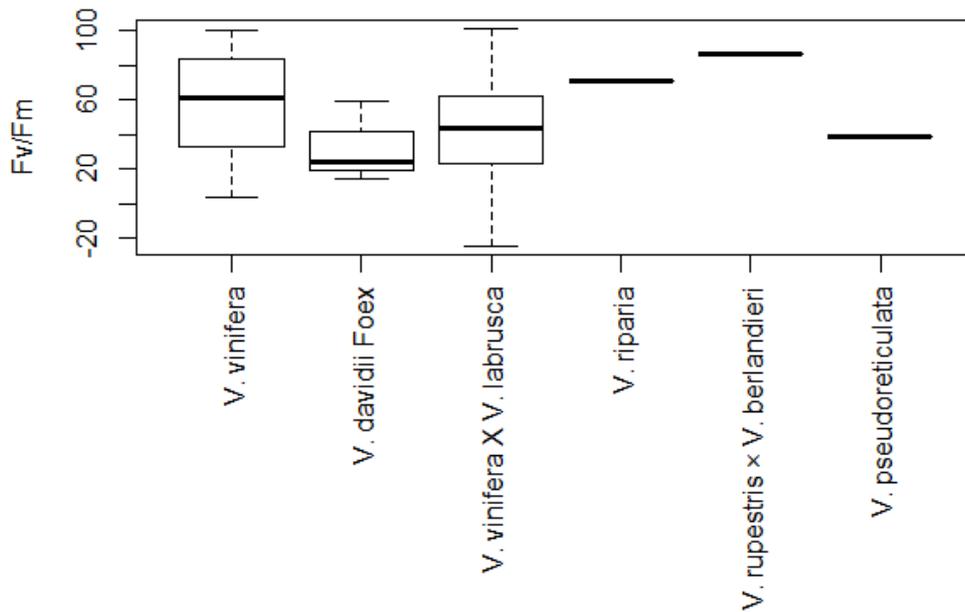


Figura 7. Reducción de Fv/Fm tras un tratamiento de calor a 50°C en hojas de seis especies del género *Vitis*: dos especies son especies productivas *V. vinifera*, y el híbrido *V. vinifera* x *V. labrusca* y las tres restantes son especies portainjertos.

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	24/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

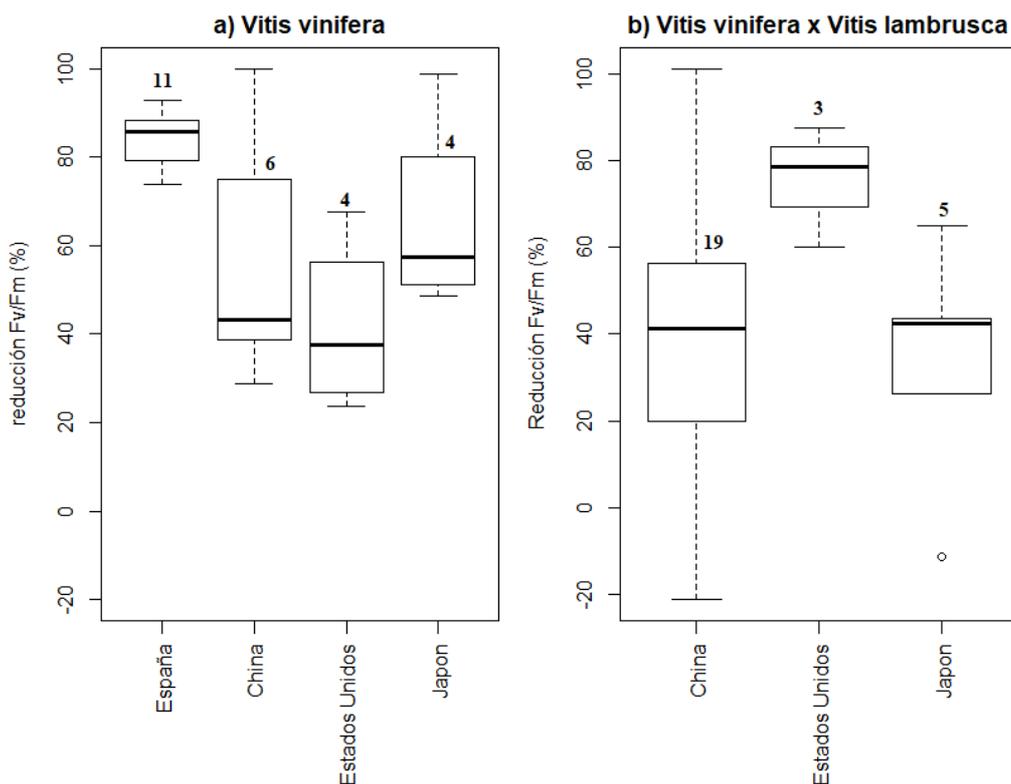


Figura 8. Reducción de Fv/Fm tras un tratamiento de calor a 50°C en variedades de dos especies productivas (a) *Vitis vinifera* y (b) *Vitis vinifera* x *V. labrusca* agrupadas por países de origen. Los números indican el número de variedades incluidas en cada box-plot.

En el caso de *Vitis vinifera*, las variedades de Estados Unidos fueron las más tolerantes a 50°C ya que presentaron menor reducción de Fv/Fm a esta temperatura. En el caso de las variedades de España, estas fueron las más afectadas por esta temperatura (Figura 8) y se observó un comportamiento homogéneo de las variedades, a pesar de incluir 12 variedades. En España los datos de todas las variedades pertenecen a un único estudio y todas las variedades son de uva tinta. En China, a pesar de incluir menos datos, solo 6 variedades, éstas se comportaron de manera más heterogénea con una amplia variabilidad a la tolerancia a 50°C.

Por otro lado, en el híbrido de *Vitis vinifera* x *Vitis labrusca*, destaca la gran variedad y cantidad de datos en China, ya que se encontraron datos para 19 variedades y de nuevo, su gran variabilidad en tolerancia a 50°C. En EE. UU se observaron las variedades más sensibles al calor.

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34
Observaciones		Página	25/36
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==		



Discusión

De la gran diversidad existente dentro del género *Vitis*, solo se encontraron estudios para cuatro especies/variedades que evaluaran el efecto del calor en la fotosíntesis. En el caso del estudio de los efectos de las altas temperaturas en la eficiencia potencial de la maquinaria fotosintética (Fv/Fm), aunque no se encontró un número elevado de estudios, sí se pudieron extraer datos para un mayor número de variedades: 84 en total. Estas 84 variedades son un número prácticamente insignificante en comparación con la gran cantidad de variedades existentes en la especie *Vitis vinifera*, que llegan a sumar más de 1.100 (Wolkovich et al., 2018). En concreto de variedades productivas solo se encontraron 33 datos para *V. vinifera* y 43 para el híbrido *V. vinifera x V. labrusca*. Llama la atención que esta temática no esté más estudiada, dada la importancia económica que la viticultura tiene en muchos países, uno de los cultivos alrededor del cual existe una industria que mueve en torno a 300.000 millones de dólares anualmente.

De las 84 variedades/especies estudiadas, en 68 de ellas tan solo se ofrecían datos de reducción de Fv/Fm bajo un único tratamiento de temperatura de 50°C, datos pertenecientes a un único artículo. Al no abarcarse un rango más amplio de temperaturas, un meta-análisis de los datos aportados por esta referencia no permite ni determinar el umbral de inicio de aparición del daño a altas temperaturas ni calcular un valor de LT50 para las variedades/especies del estudio.

Además, no todas las zonas geográficas de origen de la vid se han investigado con igual intensidad. Como muestra de ello, las variedades de vid más cultivadas y más distribuidas en el mundo son variedades de origen francés (Wolkovich et al., 2018). De hecho, de las variedades productivas, solo se encontraron datos para países como China, Estados Unidos, Japón y España. De esta manera, en países europeos con una larga tradición vitícola apenas se han llevado a cabo estudios o al menos no están publicados y disponibles. El grupo de especies/variedades más estudiadas son aquellas que pertenecen a países que actualmente están experimentando un auge de su producción vitivinícola, tales como China, Chile, Sudáfrica, Argentina o Australia (Fraga

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	26/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

et al., 2012). En estos países, aunque dispongan de variedades/especies locales del género *Vitis*, no todas serían adecuadas para el proceso de vinificación y, por ello, se suelen usar variedades comunes con buenos resultados agrícolas y reconocidas en el mercado, tales como *Cabernet-Sauvignon*, *Merlot*, *Syrah*, o *Pinot noir* (de origen francés), *Riesling* (de origen alemán), o *Garnacha* y *Monastrell* (de origen español) (Morales-Castilla et al., 2020).

Por último, de la gran variedad de vides existentes en España, alrededor de 400 (Wolkovich y Morales-Castilla, 2019), en la revisión bibliográfica solo encontraron datos de 11 variedades de uso mayoritario de uva tinta para uso vinícola (García, 2019). Todo ello indica que existe un gran vacío de conocimiento en este tema en concreto y, por tanto, es necesario realizar un esfuerzo de evaluación de esta diversidad para la correcta selección de variedades con respecto a su tolerancia al calor.

La fotosíntesis es un proceso vital para la supervivencia y productividad de los cultivos. Por tanto, la capacidad de mantener elevadas tasas de fotosíntesis a altas temperaturas es una característica que determina la capacidad de tolerar altas temperaturas sin reducir la productividad. Los resultados obtenidos en este estudio, indican que el género *Vitis* es altamente tolerante al calor. De hecho, solo a partir de 40°C se detecta un descenso notable de la tasa fotosintética y para que ésta llegue a anularse, deberían alcanzarse temperaturas muy altas, superiores a 50°C (ver Figuras 4 y 5). Además, su T_{opt} es alta, similar a la de otros cultivos como los cereales y vegetales como el arroz, el trigo, la espinaca, el tomate y árboles como manzanos, melocotoneros y el eucalipto en grano, con temperaturas óptimas de fotosíntesis en torno a 30°C (Yamori et al., 2014).

Los datos de reducción de F_v/F_m ante incrementos de la temperatura refuerzan los resultados observados para la fotosíntesis, y también indican la alta tolerancia en general del género *Vitis* a las altas temperaturas. El daño por reducción de F_v/F_m , que indica daños en la maquinaria fotosintética y por tanto pérdida de eficiencia, solo aparecen por encima de 43°C. Además, la LT_{50} , el umbral de temperatura a la que se pierde el 50% de la eficiencia potencial, supera los 49°C y apoya las conclusiones sacadas a partir del estudio de la fotosíntesis. Desafortunadamente, no hemos podido encontrar datos otras de

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./Juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	27/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGkuireHBpEEA==			

especies vegetales cultivadas para compararlas. Sin embargo, si se han podido comparar con las LT50 de diferentes especies adaptadas al desierto. El rango de LT50 para estas oscilaba entre 48.2°C y 54.3°C, por tanto la vid posee una resistencia al calor parecida a especies propias del desierto (Curtis et al., 2014).

Por otro lado, hay grandes diferencias entre especies y variedades dentro del género *Vitis*. Tanto *Vitis vinifera Riesling* como *Vitis vinifera Chasselas* fueron de las variedades estudiadas menos tolerantes ya que presentan un mayor descenso de la tasa fotosintética por encima de la T_{opt} , además de tener unas T_{opt} y T_{crit} bajas. Por el contrario, tanto la especie *Vitis californica* como la variedad de *Vitis vinifera cv. Semillon* presentan una mayor resistencia al calor lo que se demuestra por sus altos valores de T_{opt} y T_{crit} . Hay que destacar que la variabilidad interespecífica es tan amplia como la intraespecífica. Las diferencias de tolerancia al calor están más asociadas al cambio de variedad que al cambio de especie. Así se encontraron grandes diferencias de tolerancia al calor entre las distintas variedades de *Vitis vinifera*, en concreto entre *Riesling* y *Chasselas* con *Semillon*, aunque ésta a su vez es igual de tolerante al calor que *Vitis californica*. Este hecho de nuevo refuerza la idea de la importancia de escrutar la variabilidad de la tolerancia al calor en un mayor número de especies y variedades.

En el estudio de las variedades productivas, se pudo observar que el híbrido *V. vinifera x V. labrusca* fue más tolerante a altas temperaturas que la especie *Vitis vinifera*, pero también mucho más diverso en su tolerancia (Figura 7). Además, parte de la variabilidad estuvo asociada al país de origen de las variedades de cada especie (Figura 8). En el caso de *V. vinifera* las variedades más tolerantes tuvieron como origen Estados Unidos, con una reducción promedio de Fv/Fm a 50°C entorno al 40%, mientras que las menos tolerantes fueron las de origen español, con una reducción de Fv/Fm en torno al 87%. En el caso del híbrido *V. vinifera x V. labrusca* las variedades más tolerantes pertenecieron a Japón o China. En ambas especies las variedades de origen en China mostraron la mayor variabilidad en su tolerancia al calor. Esta gran diversidad puede explicarse por el gran número de variedades incluidas (6 y 19 variedades para *V. vinifera* y *V. vinifera x V. labrusca*, respectivamente) y por qué China es muy diversa climáticamente hablando.

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./Juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	28/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

Por último, cabe destacar que las especies de portainjertos que se utilizan por ser resistentes a la filoxera y debido a su mejor adaptación al suelo, también presentaron grandes diferencias en cuanto a su tolerancia al calor. Por ejemplo, *V. davidii foex*, a 50°C tan solo mostraba una reducción de Fv/Fm de 50% mientras que otras especies a esa temperatura la reducción fue del 90%. La especie portainjertos más tolerante a las altas temperaturas fue *V. pseudoreticulata*, mientras que el híbrido *V. rupestris x V. verlandieri* fue la menos tolerante. Lo que sugiere que es importante estudiar la tolerancia a otros factores de estrés como el calor para la correcta selección de la especie portainjerto.

Conclusiones

Las altas temperaturas son un factor de estrés clave en los escenarios futuros de cambio climático. Una de las principales conclusiones que se pueden extraer tras la realización del trabajo es la falta de investigación y datos que existe destinada a documentar la variación inter-específica e inter-varietal en cuanto a tolerancias al calor dentro del género *Vitis*. Para el estudio de la fotosíntesis tan solo se pudieron encontrar datos de tres variedades de *Vitis vinifera* y dos especies (*Vitis vinifera* y *Vitis californica*) con datos relativos a sus tolerancias al calor. En el caso del estudio de la fluorescencia, se encontraron un mayor número de variedades y especies (84 variedades/especies), aunque de ellas, tan solo 68 mostraban datos de Fv/Fm a 50°C, lo que demuestra las carencias de conocimiento en este sentido.

Por otro lado, se puede concluir que el género *Vitis* es, en general, muy tolerante al calor, debido a que las temperaturas óptimas de fotosíntesis son altas, al igual que las temperaturas críticas que la hacen cero, y el LT50 para el Fv/Fm es también alto. Además, se encontró mayor variación entre variedades dentro de las especies que entre especies. Este hallazgo apoyaría la utilidad potencial de la diversidad intra-específica o varietal para adaptar el cultivo de la vid al cambio climático.

El estudio del daño por fluorescencia por altas temperaturas, demuestra que tanto las especies/variedades portainjertos como productivas difirieron notablemente en su tolerancia a altas temperaturas. Este resultado indica la

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	29/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGkuireHBpEEA==			

importancia de la elección del par adecuado de especie portainjerto y variedad productiva en base a un amplio conjunto de factores de estrés.

Por ello, y en base a los resultados de este estudio, es fundamental que se realicen estudios sobre más variedades y especies que incluyan un amplio rango de temperaturas ante la inminente situación de cambio climático para prevenir daños por golpe de calor en la producción y en la calidad de la uva. En concreto, habría que priorizar aquellas especies y variedades españolas, para las cuales no hay casi estudios, pero presentan una gran diversidad, y además tiene alta importancia económica y cultural.

Agradecimientos

Agradecer en primer lugar a mi tutora Mercedes Uscola Fernández por ayudarme en todo momento a enfocar el estudio de manera correcta y seleccionar las especies y variedades idóneas para la búsqueda bibliográfica, además de organizar reuniones semanales para resolver dudas y motivarnos a medida que íbamos avanzando. También quiero agradecer la labor de Ignacio Morales Castilla que ha estado pendiente en todo momento de las dudas que iban surgiendo en torno a R para poder obtener las figuras de los resultados y ayudándome también con las revisiones finales. Por último, quiero agradecer a mis compañeros de las reuniones (José, Sofía, María, Lara y Karen) por compartir su tiempo conmigo, contarme sus experiencias y apoyarme en el proceso de realización del trabajo.

Referencias

Adam-Blondon, A.F., Alaux, M., Pommier, C., Cantu, D., Cheng, Z.M., Cramer, G., Davies, C. et al. 2016. Towards an open grapevine information system. Horticulture research 3: 22.

Ahmad, W. 2019. Abiotic stresses and their effects, responses and adaptations in Grapevines (*Vitis vinifera*): Overview of modern research : a review. American journal of agricultural research 33: 1-14.

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	30/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==			

Alley, R., Berntsen, T., Bindoff, N.L., Chen, Z., Chidthaisong, A., Friedlingstein, P., Gregory, J. et al. 2007. Intergovernmental panel on climate change. Climate change 2007: The physical science basis summary for policymaker's contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change summary for policymakers IPCC WGI fourth assessment report.

Bilger, H.W., Schreiber, U., Lange, O.L. 1984. Determination of leaf heat resistance: comparative investigation of chlorophyll fluorescence changes and tissue necrosis methods. *Oecologia* 63: 256-262.

Cameron, E.K., Martins, I.S., Lavelle, P., Mathieu, J., Tedersoo, L., Bahram, M., Gottschall, F. et al. 2019. Global mismatches in aboveground and belowground biodiversity. *Conservation biology* 33: 1187-1192.

Castex, V., Beniston, M., Calanca, P., Fleury, D., Moreau, J. 2018. Pest management under climate change: The importance of understanding tritrophic relations. *Science of the total environment* 616-617: 397-407.

Chaves-Barrantes, N.F., Gutiérrez-Soto, M.V. 2016. Respuestas al estrés por calor en los cultivos. I. Aspectos moleculares, bioquímicos y biológicos. *Agronomía mesoamericana* 28: 237.

Compés López, R. y Sotés Ruiz, V. 2018. El sector vitivinícola frente al desafío del cambio climático. *Cajamar caja rural* 37: 372.

Corso, M., Bonghi, C. 2014. Grapevine rootstock effects on abiotic stress tolerance. *Plant science today* 1: 108-113.

Curtis, E.M., Knight, C.A., Petrou, K., Leigh, A. 2014. A comparative analysis of photosynthetic recovery from thermal stress: A desert plant case study. *Oecologia* 175: 1051-1061.

Ferran M.N., Fernando S.S., y Gonzalo L.A. Evaluation of the impact of the heat wave in the summer of 2003 on mortality. *Gac sanit.* 2004, vol.18, n.4, pp.250-258.

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	31/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

Fraga, H., Malheiro, A.C., Moutinho-Pereira, J., Santos, J.A. 2012. An overview of climate change impacts on European viticulture. *Food and energy security* 1: 94-110.

Gamon, J.A., Pearcy, R.W. 1989. Leaf movement, stress avoidance and photosynthesis in *Vitis californica*. *Oecologia* 79: 475-481.

Gamon, J.A., Pearcy, R.W. 1990. Photoinhibition in *Vitis californica*: The role of temperature during high-light treatment. *Plant physiology* 92: 487-494.

García Pérez, J. 2019. Efectos del cambio climático en distintas variedades de *Vitis vinifera* subs. *vinifera* de España según sus tolerancias al calor. Trabajo fin de grado Universidad de Alcalá.

Greer, D.H. 2012. Modelling leaf photosynthetic and transpiration temperature-dependent responses in *Vitis vinifera* cv. *semillon* grapevines growing in hot, irrigated vineyard conditions. *AoB Plants* 12: 1-13.

Greer, D.H., Weedon, M.M. 2012. Modelling photosynthetic responses to temperature of grapevine (*Vitis vinifera* cv. *Semillon*) leaves on vines grown in a hot climate. *Plant, cell and environment* 35: 1050-1064.

Harmeling, S. 2008. Global climate risk index 2009. Weather-related loss events and their impacts on countries in 2007 and in a long-term comparison. ISBN 978-3-939846-45-1.

Heras Hernández, F. 2018. Cambio climático: tan lejos, tan cerca. *Ambienta* 124: 58-67; ISSN 1577-9491.

Jones, G. V., White, M.A., Cooper, O.R., Storchmann, K. 2005. Climate change and global wine quality. *Climatic change* 73: 319-343.

Kahiluoto, H., Kaseva, J., Hakala, K., Himanen, S.J., Jauhiainen, L., Rötter, R.P., Salo, T., Trnka, M. 2014. Cultivating resilience by empirically revealing response diversity. *Global environmental change* 25: 186-193.

Liu, G., Wang, J., Cramer, G., Dai, Z., Duan, W., Xu, H., Wu, B. et al. 2012. Transcriptomic analysis of grape (*Vitis vinifera* L.) leaves during and after recovery from heat stress. *Plant biology* 12: 1-10.

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./Juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	32/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==			

Lobell, D. B., Burke, M. B., Tebaldi, C., Mastrandrea, M. D., Falcon, W. P., & Naylor, R. L. (2008). Prioritizing climate change adaptation needs for food security in 2030. *Science*, 319(5863), 607-610.

Morales-Casco, L.A., Zúñiga-González, C.A. 2016. Impactos del cambio climático en la agricultura y seguridad alimentaria. *Revista iberoamericana de bioeconomía y cambio climático* 2: 269-291.

Morales-Castilla, I., de Cortázar-Atauri, I.G., Cook, B.I., Lacombe, T., Parker, A., van Leeuwen, C., Nicholas, K.A., Wolkovich, E.M. 2020. Diversity buffers winegrowing regions from climate change losses. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America* 117: 2864-2869.

Morales-Castilla I. 2020. Supplementary information : Cultivar diversity buffers winegrowing regions from climate change losses. *Proceedings of the national academy of sciences*.

OIV, International Organization of Vine and Wine. 2019. Statistical report on world vitiviniculture. 2019 statistical report on world vitiviniculture 23.

Olcina Cantos, J., Rico Amorós, A.M. 1995. Sequías y golpes de calor en el sureste ibérico: efectos territoriales y económicos. *Investigaciones Geográficas* 13: 47-79.

Resco, P., 2015. Viticultura y cambio climático en España: Vulnerabilidad en las distintas regiones y estrategias de adaptación frente al desarrollo de nuevas políticas. Universidad Politécnica de Madrid. Tesis doctoral.

Rodríguez, C.M., Villazán, T.O. 2000. Riesgos climáticos en Castilla Y León. *Boletín de la A.G.E* Nº 30: 155-179.

Tomić, L., Štajner, N., Javornik, B. 2013. Editado por Danijela Poljuha and Barbara Sladonja. Characterization of grapevines by the use of genetic markers. Publicado por InTech.

Torregrosa, L., Bigard, A., Doligez, A., Lecourieux, D., Rienth, M., Roux, C., Adiveze, A. et al. 2017. Developmental, molecular and genetic studies on grapevine response to temperature open breeding strategies for adaptation to warming. *International journal of vine and wine* 51: 155-165.

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	33/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., Foolad, M.R. 2007. Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and experimental botany* 61: 199-223.

Wolkovich, E.; Morales Castilla, I. 2019. *Wine & Viticulture Journal - Climate change: Why varietal diversity is critical to winegrowing's warmer future (Humanities & Social Sciences Collection) - Informit.* 48-53.

Wolkovich, E.M., García De Cortázar-Atauri, I., Morales-Castilla, I., Nicholas, K.A., Lacombe, T. 2018. From Pinot to Xinomavro in the world's future wine-growing regions. *Nature climate change* 8: 29-37.

Xu, H., Liu, G., Liu, G., Yan, B., Duan, W., Wang, L., 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: 1-10.

Yamori, W., Hikosaka, K., Way, D.A. 2014. Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: Temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis research* 119: 101-117.

Zha, Q., Xi, X., He, Y., Jiang, A. 2018. Comprehensive evaluation of heat resistance in 68 *Vitis* germ plasm resources. *Vitis - journal of grapevine research* 57: 75-81.

Zsófi, Z., Váradi, G., Bálo, B., Marschall, M., Nagy, Z., Dulai, S. 2009. Heat acclimation of grapevine leaf photosynthesis: Mezo- and macroclimatic aspects. *Functional plant biology* 36: 310-322.

Zufferey, V., Murisier, F., Schultz, H.R. 2000. A model analysis of the photosynthetic response of *Vitis vinifera* L. cvs *Riesling* and *Chasselas* leaves in the field: I. Interaction of age, light and temperature. *Vitis* 39: 19-26.

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./Juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	34/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJ0LTGkuireHBpEEA==			

Material suplementario

Tabla 3. Diferentes especies y variedades de vid estudiadas por fluorescencia y el número de datos que se llegaron a recopilar por referencia, especie y variedad estudiadas (n).

Referencia	Especie	Variedad	n
(Zha et al., 2018)	<i>V. riparia</i>	Beta	1
	<i>V. rupestris</i> x <i>V. berlandieri</i>	1103	1
	<i>V. pseudoreticu lata</i>	Huajia 8	1
(Gamon y Pearcy, 1990)	<i>V. californica</i>	<i>V. californica</i>	6
(Zha et al., 2018)	<i>V. davidii</i> Foex	Downy Grape	1
	<i>V. davidii</i> Foex	Spine Grape	1
(Xu et al., 2014)	<i>V. davidii</i> Foex	Spine grape	16
(García, 2019)	<i>V. vinifera</i>	Bastarda	12
	<i>V. vinifera</i>	Bobal	12
	<i>V. vinifera</i>	Caiño	12
	<i>V. vinifera</i>	Garnacha	12
	<i>V. vinifera</i>	Mazuelo	12
	<i>V. vinifera</i>	Monastrel	12
	<i>V. vinifera</i>	Moravia	12
	<i>V. vinifera</i>	Ondarrabi	12
	<i>V. vinifera</i>	Rocía	12
	<i>V. vinifera</i>	Rufete	12
	<i>V. vinifera</i>	Tempranillo	12
(Zsófi et al., 2009)	<i>V. vinifera</i>	<i>V. vinifera</i> L. cv. Kékfrankos	11
(Xu et al., 2014)	<i>V. vinifera</i>	Jingxiu	9
	<i>V. vinifera</i>	Riesling	13
(Zha et al., 2018)	<i>V. vinifera</i>	Sugraone	1
	<i>V. vinifera</i>	Italy	1
	<i>V. vinifera</i>	Yuehong Seedless	1
	<i>V. vinifera</i>	Melissa	1
	<i>V. vinifera</i>	Aishen Rose	1
	<i>V. vinifera</i>	Takachiho	1
	<i>V. vinifera</i>	Christmas Rose	1
	<i>V. vinifera</i>	Ruidu Xiangyu	1
	<i>V. vinifera</i>	Ruidu Wanxia	1
	<i>V. vinifera</i>	Kaiji	1
	<i>V. vinifera</i>	Centennial Seedless	1
	<i>V. vinifera</i>	Tamina	1
	<i>V. vinifera</i>	Muscat Hamburg	1
	<i>V. vinifera</i>	Zaokangbao	1
	<i>V. vinifera</i>	White Muscat Hamburg	1
	<i>V. vinifera</i>	Fuefuki	1
	<i>V. vinifera</i>	Fukushima	1
<i>V. vinifera</i>	Guifei Rose	1	
<i>V. vinifera</i>	Autumn Red	1	
<i>V. vinifera</i>	Zizhenxiang	1	
(Zha et al., 2018)	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Canadice	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Golerula	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Himrod Seedlees	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Hupei 2	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Hupei 1	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Pione	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Aki Queen	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Shennong Shuofeng	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Shenhua	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Shinano Smile	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Takao	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Zuirenxiang	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Shennong Golden Queen	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Red Seedless	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Shenong Xiangfeng	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Brazil	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Zaoheibao	1
<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Hong Yuli	1	

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./Juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	35/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGKuireHBpEEA==			

	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Hong Shuangwei	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Juxuan	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Zenju	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Shenxiu	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	At Suma	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Bai Fushi	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Jingya	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Honghou	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Jingyou	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Shengfeng	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Shengyu	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Kyoho	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Gold Finger	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Shine Muscat	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Jinxiangyu	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	High Ruby	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Jingchao	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Guobao	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Heimeixiang	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Jumeigui	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	G26	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	G18	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Zuijinxiang	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Summer Black	1
	<i>V. vinifera</i> x <i>V. labrusca</i>	Hupei 3	1

Código Seguro De Verificación:	iuHeqOJOLTGkuireHBpEEA==	Estado	Fecha y hora	
Firmado Por	María Mercedes Uscola Fernández - Atracción Talento Invest./juan de la Cierva-incorporación	Firmado	20/02/2021 13:55:34	
Observaciones		Página	36/36	
Url De Verificación	https://vfirma.uah.es/vfirma/code/iuHeqOJOLTGkuireHBpEEA==			