MEDICIÓN DE LA FOTOSÍNTESIS DE TODA LA CANOPIA PARA ENTENDER LOS EFECTOS DEL DÉFICIT HÍDRICO SOBRE UVAS PREMIUM

(Traducción de J. Perez Peña de artículo publicado en Acta Horticulturae)*

Tarara, J. M.¹, J. Perez Peña² **, M Keller²

- 1 USDA-Agricultural Research Service Horticultural Crops Research Unit Prosser, WA, USA 2 Department of Horticulture Washington State University Prosser, WA, USA
- ** Actualmente EEA Mendoza INTA

RESUMEN

Se midieron la fotosíntesis y la transpiración de canopias de 18 plantas de vid a campo (cv. Cabernet Sauvignon, sobre pie franco, regadas por goteo) bajo tres regímenes de déficit regulado de riego (RDI): 1) RDI estándar (aplicación semanal equivalente al 70% de los requerimientos de evapotranspiración potencial de la vid (ET_v); 2) déficit temprano (aplicación semanal equivalente al 35% del RDI estándar entre cuaje y envero, y luego riego igual a RDI estándar; y 3) déficit tardío (riego igual a RDI estándar hasta envero y luego aplicaciones semanales equivalentes al 35% del RDI estándar hasta cosecha. Después de cosecha las plantas se regaron como ET_v. Se instalaron cámaras para medición de fotosíntesis y transpiración de canopias durante 7-8 días en las etapas de cuaje, pre-envero, post-envero, pre-cosecha y post-cosecha. Se registraron grandes diferencias en intercambio neto de carbono y transpiración entre plantas bajo RDI estándar y aquellas sometidas a déficit hídricos adicionales. Antes del envero, integrando períodos de 24 horas de medición, las plantas bajo déficit temprano fijaron más de un 40% menos de carbono, y transpiraron hasta un 46% menos que las plantas bajo RDI estándar. Después del envero, las plantas bajo déficit tardío transpiraron hasta un 38% menos que las bajo RDI estándar. Las plantas bajo déficit temprano, a pesar de regarse como aquellas bajo RDI estándar, no parecieron recuperarse completamente en cuanto a fijación diaria de carbono y transpiración.

En las plantas bajo déficit tardío, después de dos o tres ciclos bajo déficit, las reducciones en fijación de carbono y transpiración fueron proporcionalmente similares a aquellas observadas en las plantas bajo déficit temprano previo al envero. Muy pequeñas diferencias fueron detectadas entre tratamientos antes y después de la cosecha, cuando las temperaturas diarias eran menores y la duración del día más corta que en envero.

Palabras Clave: *Vitis vinifera*, transpiración, intercambio neto de carbono, déficit regulado de riego

* Tarara, J. M., Perez Peña, J. E., and Keller, M. 2005. Using whole-photosynthesis to understand the effects of water deficit irrigation on premium wine grapes. Acta Horticulturae 689, 301-307. Proceedings of The Seventh International Symposium on Grapevine Physiology and Biotechnology, Davis, California, USA (June 21-25, 2004).

INTRODUCCIÓN

Los antecedentes científicos sugieren que el déficit regulado de riego (RDI) es una práctica viable en viñedos para controlar excesivo vigor, reducir poblaciones de insectos y presiones de enfermedades, y mejorar la calidad de vino (ver revisión de Jackson and Lombard, 1993). Uno de los objetivos principales del RDI es el control de la canopia: reducción de crecimiento de brotes y área foliar para optimizar el balance entre canopia y fruta. Un crecimiento excesivo de brotes en vid puede sombrear racimos evitando un buen desarrollo de compuestos responsables del color y aromas en la fruta (e.g., Cabernet Sauvignon, Smart et al., 1990; Zoecklein et al., 1998). Canopias grandes también pueden competir con racimos por fotoasimilados (Hunter et al., 1995). Sin embargo, una canopia demasiado pequeña puede resultar en una insuficiente fuente de carbohidratos para madurar la producción (Petrie et al., 2003), reponer reservas en las estructuras permanentes, y conducir a una pobre calidad por demasiada exposición de la fruta a la radiación durante la etapa de maduración (Bergqvist et al., 2001; Spayd et al., 2002).

Se ha sugerido que el balance entre fuentes y destinos puede modular los efectos de déficit hídricos y viceversa (Poni et al., 1993). El estrés hídrico reduce las tasas de fotosíntesis en hojas individuales de vid, que es el nivel de medición en el cual se han realizado la gran mayoría de determinaciones (ver revisión: Williams et al., 1994). Sin embargo, las mediciones de hojas individuales ofrecen una información incompleta y pueden llegar a sobreestimar hasta un 40% la tasa real de fotosíntesis de la canopia (Katerji et al. 1994; Intrieri et al., 1997; Poni et al. 1997). La mediciones de canopia son fundamentales para lograr un mejor entendimiento de los déficit hídricos regulados en plantas a campo sobre la productividad, la calidad de la fruta y el manejo del viñedo, ya que los mismos dependen de la etapa fisiológica durante la cual se impone el déficit y de la severidad de dicho déficit (e.g., Matthews and Anderson, 1988). El desafío de los viticultores es determinar el momento, la duración y la severidad del déficit hídrico para balancear la productividad de la canopia con la producción de fruta y obtener la calidad de uva deseada por el enólogo de la bodega. Este estudio se condujo para investigar los efectos de déficit hídricos impuestos en diferentes momentos del desarrollo de la baya en viñedos comerciales sobre la fisiología de la planta mediante mediciones de fotosíntesis y transpiración de canopias enteras.

MATERIALES AND MÉTODOS

Se estableció un experimento de RDI en 1999 en un bloque de 4 hectáreas de Vitis vinifera cv. Cabernet Sauvignon situado a 22 km al oeste de Paterson, Washington, EEUU (45.88 °N, 119.76 °W). El viñedo fue plantado en 1992 sobre pie franco con una densidad de 2057 pl ha-1 (1.8 entre plantas y 2.7 m entre hileras). Las plantas se condujeron en dos troncos y cordones bilaterales de pitones a 1.1 m de altura. El promedio de precipitaciones en la región es de 175 a 250 mm anuales, ocurriendo la mayor parte entre octubre y abril. El valor máximo de ETo se estimó en 12.4 mm día-1 (1998-2003, Paterson, Washington, Sistema Público de Estaciones Meteorológicas). El promedio para la acumulación de grados día para 10 años (GDD; 1 de abril a 31 de octubre; base 10oC) es de 1590.

El experimento consistió de tres regímenes de RDI variando la oportunidad y severidad del déficit hídrico en un diseño en bloques completamente aleatorizados con cuatro repeticiones. El riego era por goteo con dos emisores por planta de 1.8 L hr⁻¹. El riego se aplicaba al principio de la estación (abril-mayo) para controlar el crecimiento

vegetativo. Una vez que el ritmo de crecimiento del brote disminuía y se obtenía el largo deseado (1-1.25 m), se impusieron los siguientes tratamientos: 1) práctica estándar de RDI (S), riego semanal para reponer el 70% de la evapotranspiración estimada para plantas bien regadas (ET_v); 2) un déficit temprano (E) definido como riego semanal para reponer el 35% de ET_v entre cuaje y envero, y luego riego RDI estándar hasta cosecha; y 3) déficit tardío (L) definido como RDI estándar hasta envero, y luego riego semanal para reponer el 35% de ET_v hasta cosecha. Todas las plantas fueron bien regadas desde la cosecha hasta caída de hojas. La estimación de ET_v de la estación meteorológica de referencia se corregía mediante mediciones semanales de humedad de suelo en el primer metro de profundidad con sonda de neutrones. La capacidad de campo (14.6% v/v) y el punto de marchitez permanente (7.1% v/v) del suelo (arena fina Quincy [Mixed Mesic Typic Torriepsamment]) había sido determinado previamente.

Seis cámaras para medición de intercambio de gases de canopias de sistema abierto fueron diseñadas y construidas para la medición (ver detalles de cámaras en Perez Peña and Tarara, 2004). Durante etapas fenológicas relevantes con respecto a los tratamientos de déficit se midieron en 2002 y 2003 las tasas de fotosíntesis (NCE) y trasnpiración (Tr): 1) cuaje antes de la imposición de los tratamientos de RDI; 2) antes de envero (effectos de E); 3) después de envero (effectos de L y consecuencias de E); 4) pre-cosecha (effectos de L); y 5) post-cosecha (todas las plantas bien regadas). Simultáneamente por 48 hr se operaron seis cámaras (2 por régimen de RDI) que luego se movían a plantas vecinas hasta que se realizaban tres tandas de mediciones. Cada corrida de medición descripta duraba de 7 a 8 días. Las mismas 18 plantas se midieron durante toda la temporada durante los dos años. Se registraron las tasas máximas diarias de NCE y Tr y se integraron los valores durante 24 hr calculando los valores totales diarios de NCE (NCEiv) y de Tr (TRiv). Los valores obtenidos se expresaron por planta y por unidad de superficie foliar. La superficie foliar por planta se estimó en tres pasos: (1) se relacionó el largo de brote con su área foliar mediante muestreo destructivo de 50 brotes; (2) se midió el largo del 50% de los brotes de las plantas medidas con las cámaras y se estimó el área foliar por brote mediante la relación establecida en (1); y (3) el área foliar por planta se calculó utilizando el área foliar promedio por brote y el número de brotes por planta. Se cosechó en forma manual la fruta de cada planta experimental y se registraron las variables estándar: racimos por planta, número de bayas por racimo, peso promedio de racimo, peso promedio de baya, Brix, pH, acidez titulable, color y matiz. Las mediciones de intercambio gaseoso se realizaron en un diseño completamente aleatorizado con una estructura de dos tratamientos (riego y día del año). Los datos se analizaron por el procedimiento de modelos lineales generales (GLM) del paquete estadístico de SAS ((V8[2]; SAS Institute, Cary, NC, USA). La comparación de medias se realizó por el método de Tukey-Kramer $(p \le 0.05)$.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las condiciones meteorológicas fueron similares en 2002 y 2003. Ambos años fueron más calurosos que el promedio, siendo el período de maduración en 2002 más fresco que en 2003. La acumulación de GDD de los dos años fue similar hasta 1000 GDD, diferenciándose a partir del envero y hasta el final de la estación (total GDD fueron 1670 en 2002 y 1857 en 2003), con una diferencia en cosecha de alrededor de 50 GDD entre años. Plena floración (50% caída de cápsulas) y envero (50% de bayas blandas y coloreadas) ocurrieron una semana antes en 2003 (floración: DOY 162; envero: DOY 217) que en 2002 (floración: DOY 169; envero: DOY 224). Las parcelas E recibieron entre 28 y

30% menos agua de riego que las S, mientras que las L recibieron entre 16 y 18% menos (Tabla 1). (DOY: día del año, correspondiendo 1 al 1 de enero y 365 al 31 de diciembre en años no bisiestos).

Tabla 1. Precipitación (lluvia) recibida y riego aplicado en el sitio experimental

	Precipi	tación	Riego aplicado por RDI						
Año	Invierno (Octubre – Marzo)	Verano (Abril- Setiembre)	Estándar (S)	Déficit Temprano (E)	Déficit Tardío (L)				
	mr	n	mm						
2002	124	41	390	280	320				
2003	151	54	224	157	188				

En ambos años se cosechó en DOY 262 con un promedio de 26 Brix en 2002 y 26.9 en 2003 (Tabla 2). Las concentraciones de sólidos solubles en fruta de E y L fueron similares a las de S. En ambos años se cosechó menos fruta de S que de E o L. Sin embargo estos rendimientos son considerados bajos para Cabernet Sauvignon en el sitio del experimento. La variación de rendimiento se debió principalmente a las diferencias en el número de racimos por planta y en el peso de racimos. El tamaño de las bayas no se diferenció entre los regímenes en ninguno de los dos años. Dado que el productor estaba preocupado por el deficiente cuaje, el tratamiento E pudo haber sido impuesto demasiado tarde como para producir efectos importantes sobre el tamaño de la baya. Entre las variables de calidad, se observaron algunas diferencias pero sin una consistencia en la tendencia a lo largo de los años.

Tabla 2. Rendimiento, componentes y calidad de fruta

		,	-		•							
	Régimen de riego											
	2002						2003					
Variables de Rendimiento			E		L		S		E		L	
Rendimiento (kg planta ⁻¹)	4.5	b	5.3	ab	6.3	a	3.2	В	4.6	a	4.7 a	
No. racimos planta ⁻¹	94		86		99		93	В	109	ab	125 a	
Peso racimo (g)	41	b	62	a	64	a	34	В	43	a	38 a	
Peso baya (g)	0.97		0.97		1.00		0.93		0.92		0.94	
No. bayas racimo ⁻¹	50	b	64	ab	65	a	37	В	47	a	41 ab	
Area foliar:rendimiento (cm ² g ⁻¹)		a	15.3	b	17.1	ab	25.4	Α	19.6	ab	16.4 b	
Variables de Calidad de Fruta			E		L		S		E		L	
°Brix	26.0		25.2		25.7		26.9		26.8		26.6	
рН	3.71	b	3.81	a	3.75	ab	3.76	Α	3.77	a	3.66 b	
AT (g ácido tártarico/100mL)	0.63		0.62		0.54		0.55	В	0.53	b	0.65 a	
Densidad de Color	16.4	a	13.6	b	15.4	a	15.5		16.0		15.2	
	8		2		3		6		3		0	
Matiz	0.20		0.21		0.20		0.20		0.20		0.2	

^{*}Valores con letras diferentes son significativos a p=0.05 por método de Tukey-Kramer dentro del año.

Las plantas de E presentaron canopias más reducidas que las de S y L, pero las diferencias eran pequeñas (Tabla 3) a pesar de que esas diferencias eran evidentes en fotografías aéreas del viñedo. Tanto S como L se regaron de forma idéntica cada estación hasta envero, momento en el cual el crecimiento de brotes estaba detenido. Debido a que las plantas de los distintos regímenes presentaron canopias similares, las tendencias en los

valores de fotosíntesis y transpiración fueron similares ya sea estos se expresen por planta o por unidad de superficie foliar.

		Régimen de riego										
		20002						20003				
Estado Fenológico	S		E		L		S		E		L	
Cuaje			_				8.80	ab	8.24	b	9.66	a
Envero	9.38	ab	7.50	b	10.76	a	8.40	b	8.15	b	9.78	a
Pre-cosecha	10.15		8.48		10.63		7.06	b	6.7	b	8.70	a
Post-cosecha							6.00	b	6.28	b	7.58	a
Promedio estación	9.76	a	7.99	b	10.70	a	7.94	b	7.70	b	9.20	a

Tabla 3. Area foliar por planta en cada régimen de riego en 2002 y 2003

Antes de la imposición de los tratamientos no se detectaron diferencias en fotosíntesis o transpiración en ninguno de los dos años entre tratamientos (Fig. 1a), sugiriendo que no hubieron consecuencias de un año a otro ya que los tratamientos aplicados en el año previo no afectaron el crecimiento o las funciones fisiológicas del siguiente año. Cuando se midió el intercambio gaseoso, las plantas ya habían estado sometidas a los tratamientos E, L y S durante 3 y 4 años. Antes del cuaje, los niveles de déficit hídricos podrían ser caracterizados como leves (R. Smithyman, datos no publicados de potencial agua en hoja), una situación que disminuyó la tasa de crecimiento de brotes y expansión de hojas sin inhibir la tasa de fotosíntesis por unidad de área foliar. El RDI permite que la situación de déficit hídrico se desarrolle gradualmente lo que hace esperar que solo se produzcan pequeñas diferencias en asimilación neta y transpiración durante estas etapas tempranas.

Para las mediciones de pre-envero, las plantas del tratamiento E que ya habían estado por más de 30 días bajo déficit hídrico adicional, presentaron un 46% menos NCE_{iv} que las plantas en L o S en ambos años (Fig. 1b). La transpiración se redujo de forma similar (45% menos TR_{iv} en E comparado con S y L). En las mediciones de post-envero (Fig. 1c), las plantas en E que volvieron al régimen de riego de las S por dos o tres ciclos de riego, fijaron un 28% menos carbono y transpiraron un 33% menos que las S, sugiriendo que las plantas en E se podrían haber aclimatado por vía morfológica (e.g., menos densidad estomática) y/o que el sistema fotosintético no revirtió su aclimatación al período previo al envero. Durante la medición de pos-envero las plantas en L que habían estado bajo un déficit adicional por entre 14 y 21 días, fijaron en promedio un 33% menos de carbono y transpiraron un 49% menos agua que las plantas en S. Estas tasas reducidas de fotosíntesis estuvieron gobernadas probablemente más por la conductancia estomática que por una inhibición del aparato fotosintético. Las diferencias en los valores de conductancia estomática explicó la mayoría de la reducción de NCE_v en las plantas en E y L. Otros trabajos sobre plantas sometidas a déficit hídrico a campo apoyan la preponderancia de la conductancia estomática como reductora de las tasa de fotosíntesis neta (Escalona et al., 1999; Flexas et al., 1998). Por el contrario, en plantas bajo estrés hídrico en macetas, mecanismos no estomáticos se tornan más importantes en estas reducciones de fotosíntesis (Düring, 1998).

Durante la estación de crecimiento, los valores máximos de NCE_{iv} y Tr_{iv} ocurrieron antes del envero, un momento que coincide con los máximos valores de superficie foliar por planta y con los mayores de déficit de presión de vapor de la temporada. Las plantas bajo el régimen S asimilaron 131 g CO₂ planta⁻¹ día⁻¹ durante este período, mientras que 21

^{*}Valores con letras diferentes son significativos a p=0.05 por método de Tukey-Kramer dentro del año.

días después durante la pre-cosecha, las mismas plantas promediaron una asimilación de 32 g CO₂ planta⁻¹ día⁻¹. La transpiración máxima ocurrió en este período y fue de 20 L día⁻¹, equivalente a 4 mm día⁻¹ para este marco de plantación. Para la época de las mediciones de pre-cosecha, las plantas en E que ya habían sido regadas como las S por más de 30 días, fijaron en promedio un 34% menos de carbono por día que las S, mientras que las plantas en L que se regaban con la mitad de agua que las S, fijaron en promedio un 38% menos por día que las S (Fig. 1d). Durante el período de post-cosecha todas las plantas estaban bien regadas y no se observaron diferencias en NCE_{iv} o Tr_{iv} entre tratamientos, aunque los valores absolutos de fijación y transpiración eran pequeños comparados con los obtenidos alrededor del envero (Fig. 1d) debido a la reducción de la longitud del día, menores temperaturas, y canopias de mayor edad fisiológica. Las plantas retuvieron una porción significativa de sus canopias hasta una helada ocurrida al final de octubre de cada año que causó una completa defoliación.

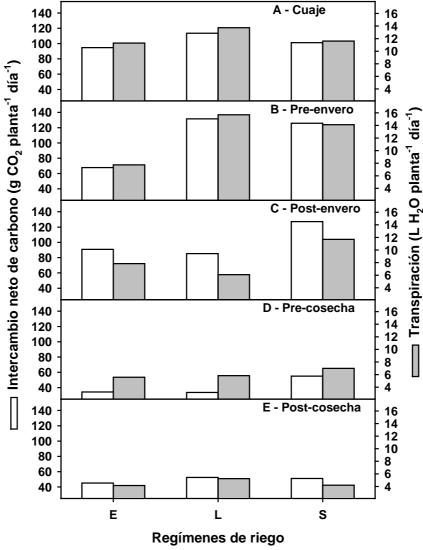


Figura 1. Total de intercambio neto de carbono por planta por día (NCE_{iv}) y total de agua transpirada por planta por día (Tr_{iv}) durante las etapas fenológicas relevantes a los regímenes de RDI

a) post-cuaje (todas las plantas regadas igual); b) antes de envero (período de déficit adicional en plantas de E); c) después de envero (período de déficit en plantas de L); d) pre-cosecha (período de déficit en plantas de L); e) post-cosecha (todas las plantas bien regadas). Los valores son medias de 6 plantas por régimen de riego, encerradas en las cámaras de medición en tandas repetidas de 2 plantas por tratamiento por día durante corridas de mediciones de 7-8 días

CONCLUSIÓN

Un sistema para medición el intercambio gaseoso de canopias enteras fue utilizado para medir simultáneamente fotosíntesis y transpiración de varias plantas a campo sometidas a tres regímenes de déficit hídrico que variaban en el momento y severidad. Las reducciones de fotosíntesis de las canopias fueron de alrededor del 58% en las plantas sometidas a déficit hídricos adicionales comparadas con aquellas sometidas a déficit estándar. Fueron detectadas sólo pequeñas diferencias de tamaño en las canopias con la aplicación de déficit hídricos adicionales. Se consiguieron ahorros de agua en los tratamientos de déficit adicionales. A lo largo de la estación, las diferencias en CO₂ fijado parecen estar más relacionadas alas diferencias en longitud del día, temperatura ambiente y humedad de suelo que a la edad promedio de las hojas de la canopia. A pesar de que se podrían esperar valores más altos de NCE_{iv} durante las etapas tempranas del desarrollo de la baya, cuando la la canopia es relativamente joven, la combinación de altas temperaturas, días largos y valores altos de demanda atmosférica entre los momentos de cuaje y envero, posiblemente enmascaren las posibles diferencias de NCE_{iv} debido a la edad fisiológica de la canopia. La ausencia de síntomas visuales severos de estrés hídrico (e.g., senescencia temprana de hojas) sugiere que los valores objetivos de humedad de suelo fueron sólo suficientes para reducir el crecimiento de la canopia y la fotosíntesis. Agregar indicadores de déficit hídricos basados en mediciones de la planta a las técnicas de programación del riego podría refinar un poco la práctica de apoyarse solamente en mediciones semanales de humedad de suelo, de modo tal que los productores logren obtener los efectos fisiológicos u cualitativos buscados por la estrategia del RDI.

BIBLIOGRAFIA

- **Bergqvist, J., N. Dokoozlian and N. Ebisuda.** (2001). Sunlight exposure and temperature effects on berry growth and composition of Cabernet Sauvignon and Grenache in the Central San Joaquin Valley of California. American Journal of Enology and Viticulture 52:1-7.
- **Düring, H**. (1998). Photochemical and non-photochemical responses of glasshouse-grown grape to combined light and water stress. Vitis 37:1-4.
- **Escalona, J.M., J. Flexas and H. Medrano** (1999). Stomatal and non stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. Australian J. Plant Physiol. 26:421-433.
- **Flexas, J., J. M. Escalona and H. Medrano** (1998). *Down-regulation of photosynthesis by drought under field conditions in grapevine leaves*. Australian J. Plant Physiol. 25:893-900.
- **Hunter, J.J., H. P. Ruffner, C. G. Volschenk and D. J. Le Roux** (1995). Partial defoliation of Vitis vinifera L. cv. Cabernet Sauvignon/99 Richter: Effect on root growth, canopy efficiency, grape composition and wine quality. Amer. J. Enol. Vitic. 46:306-314.
- **Intrieri, C., S. Poni, B. Rebucci and E. Magnanini** (1997). Effects of canopy manipulations on whole-vine photosynthesis: Results from pot and field experiments. Vitis 36:167-173.
- **Jackson, D.I. and P. B. Lombard** (1993): Environmental and management practices affecting grape composition and wine quality-A review. Amer. J. Enol. Vitic. 44:409-430.
- **Katerji, N., F. A. Daudet, A. Carbonneau and N. Ollat** (1994). Etude à l'echelle de la plante entière du fonctionnement hydrique et photosynthètique de la vigne: comparaison des systèmes de conduite traditionnel et en Lyre. Vitis 33:197-203.

- **Matthews, M.A. and M. M. Anderson** (1988). Fruit ripening in Vitis vinifera L.: Responses to seasonal water deficits. Amer. J. Enol. Vitic. 39:313-320.
- **Perez Peña, J. and J. Tarara** (2004). A portable whole canopy gas exchange system for several mature field-grown grapevines. Vitis 43:7-14.
- **Petrie, P.R., M. C. T. Trought, G. S. Howell and G. D. Buchan** (2003). The effect of leaf removal and canopy height on whole-vine gas exchange and fruit development of Vitis vinifera L. Sauvignon Blanc. Functional Plant Biol. 30:711-717.
- **Poni, S., A: N. Lakso, J. R. Turner and R. E. Melious** (1993). The effects of pre- and post-veraison water stress on growth and physiology of potted Pinot noir grapevines at varying crop levels. Vitis 32:207-214.
- **Poni, S., -E. Magnanini and B. Rebucci** (1997). An automated chamber system for measurements of whole vine gas exchange. HortScience 32:64-67.
- Smart, R.E., J. K. Dick., I. M. Gravett and B. M. Fisher (1990). Canopy management to improve grape yield and wine quality-principles and practices. South African J. Enol. Vitic. 11:3-17.
- **Spayd, S.E., J. M. Tarara., D. L. Mee and J. C. Ferguson** (2002). Separation of sunlight and temperature effects on the composition of Vitis vinifera cv. Merlot berries. Amer. J. of Enol. Vitic. 53:171-182.
- Williams, L.E., Dokoozlian, N.K. and R. Wample. 1994. Grape. p.85-133. In: B. Shaffer and P.C. Anderson (eds.), Handbook of Environmental Physiology of Fruit Crops, Vol. 2. CRC Press, Orlando, Florida, USA.
- Zoecklein, B.W., Wolf, T.K., Duncan, S.E., Mercy, J.E. and Jasinsky, Y. 1998. Effect of fruit zone removal on total glycoconjugates and conjugate fraction concentration of Riesling and Chardonnay (*Vitis vinifera* L.) grapes. Amer. J. Enol. Vitic. 49:259-265.