

PORTA-ENXERTOS DE VIDEIRA: MECANISMOS DE ADAPTAÇÃO FRENTE ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

NINA IRIS VERSLYPE¹
ANDRÉ CÂMARA ALVES NASCIMENTO¹
ROSIMAR DOS SANTOS MUSSER¹
LUIZA SUELY SEMEN MARTINS¹
ANGÉLICA VIRGÍNIA VALOIS MONTARROYOS¹
RICARDO BASTOS CAVALCANTE PRUDENCIO²

¹ Universidade Federal Rural de Pernambuco.

² Universidade Federal de Pernambuco.

Autor para correspondência: nina.verslype@ufrpe.br

RESUMO: A videira (*Vitis* spp.) é considerada uma fruteira perene de grande importância socioeconômica, que apresenta alto valor agregado aos seus produtos. Porém face às mudanças climáticas e a limitação de recursos hídricos, tem havido um crescente investimento no desenvolvimento e uso de porta-enxertos tolerantes ao déficit hídrico. No entanto, a obtenção de novas cultivares, tolerantes ao déficit hídrico, trata-se de um processo demorado e difícil por ser uma característica poligênica. Nesse sentido, a compreensão dos principais mecanismos envolvidos na adaptação dos porta-enxertos de videira, frente as projeções de aumento da escassez hídrica ao redor do mundo ocasionadas pelas mudanças climáticas, podem propiciar a facilidade de identificação de materiais promissores em programas de melhoramento genético de plantas, através da identificação de parâmetros secundários que podem ser usados para realizar a seleção assistida. Dessa forma, o objetivo desta revisão é de fornecer um panorama sobre os mecanismos identificados na literatura quanto a adaptação dos porta-enxertos de videira as mudanças climáticas.

Termos para Indexação: Escassez de água, Potencial osmótico, Tolerância ao déficit hídrico, *Vitis* spp.

GRAPEVINE ROOTSTOCK: ADAPTATION MECHANISMS TO CLIMATE CHANGES

ABSTRACTS: Grapevines (*Vitis* spp.) are perennial plants of great socioeconomic importance and highly valuable products. However, there has been an increase in investment to develop and use grape rootstocks due to climate change and water resource scarcity. Nonetheless, new drought-tolerant varieties obtention is a long and challenging process since a polygenic trait. In this sense, the principal involved mechanisms comprehension in the grape's drought adaptation can provide conditions to identify secondary parameters and perform assisted selection in breeding programs. Thus, this review aims to provide an overview of the mechanisms recognized in the literature regarding the adaptation of grapevine rootstocks to climate change.

Index terms: Water scarcity, Osmotic potential, Drought-tolerance, *Vitis* spp.

INTRODUÇÃO

Entre as espécies agrícolas de maior importância no mundo, a videira (*Vitis* spp.) ocupa lugar de destaque. Por ser uma frutífera perene, mundialmente cultivada sob condições ambientais muito diversas, e por apresentar grande importância alimentar, econômica e social (TONIETTO & CARBONNEAU, 2004; ZHANG *et al.*, 2016; WALKER *et al.*, 2019).

As videiras são geralmente bem adaptadas aos climas áridos e semiáridos principalmente por conta de mecanismos de prevenção à seca em situações de stress hídrico (CHAVES *et al.*, 2010), porém variam conforme a cultivar, por conta de sua grande diversidade genética (ZARROUK *et al.*, 2016). Embora apresentem vários mecanismos de sobrevivência é considerada uma espécie dependente do clima, sendo sensível às variações climáticas bruscas, principalmente nas fases consideradas mais críticas como na brotação, floração e maturação das uvas (MANDELLI *et al.*, 2009; JONES & WEBB, 2010; FRAGA *et al.*, 2013).

Segundo Tonietto & Carbonneau (2004), o caráter climático de uma região, a longo prazo, determina em grande parte o seu potencial vitícola e enológico. Enquanto as variações sazonais, de curto a longo prazo, são considerados fatores-chave de produção, tendo influência na sua quantidade e qualidade de uva e vinho produzido (JACKSON & LOMBARD, 1993), o que representa uma importante limitação para o crescimento e desenvolvimento da espécie (MALHEIRO *et al.*, 2010). Assim, o planejamento da escolha do local de implantação do vinhedo e das cultivares é crucial para o sucesso de um vinhedo e deve seguir as exigências ecofisiológicas da cultura (MANDELLI *et al.*, 2009). Conforme evidenciam diversos autores, em que o estado hídrico da videira

é empregado como um fator de produção, pois a escassez de água, já acomete extensas áreas cultiváveis, e é considerada o fator mais limitante na agricultura, devido aos distúrbios metabólicos ocasionados nas plantas, que afetam tanto no crescimento, distribuição do sistema radicular, produtividade, quanto na qualidade final das uvas (MAGALHÃES FILHO *et al.*, 2008; LIMA FILHO *et al.*, 2009; NETZER *et al.*, 2009; SERRA *et al.*, 2014).

As projeções das significativas mudanças climáticas em curso indicam uma crescente escassez de água no mundo, notabilizando-se um risco quanto à segurança alimentar. Desta forma, torna-se um desafio inevitável que a sociedade terá de enfrentar nas próximas décadas, exigindo que sejam tomadas medidas apropriadas de adaptação no setor agrícola, não obstante do setor vitivinícola, em que se preveem potenciais reduções de áreas cultiváveis nas regiões vinícolas tradicionais (JONES *et al.*, 2005; HALL & JONES, 2009; MALHEIRO *et al.*, 2010; JONES *et al.*, 2012; FRAGA *et al.*, 2013).

A enxertia é uma técnica empregada na maioria das regiões vitícolas do mundo, que consiste na associação entre dois genótipos, a cultivar porta-enxerto e a cultivar copa, caracterizados por apresentarem funções específicas (KELLER, 2015; VILLA, 2018). Segundo Leão *et al.*, (2016), o uso de cultivares de porta-enxertos adequados as cultivares copa possibilita aos vinhedos atingirem o seu potencial máximo de produção e qualidade das uvas, por agregarem diversas vantagens tais como a sua influência na absorção da água, adaptação a diferentes tipos de solos, entre outras.

A busca por porta-enxertos mais tolerantes à seca deve ser um dos objetivos da vitivinicultura mundial (SERRA *et al.*, 2014). Como destacam Zhang *et al.*, (2016)

tem havido um crescente investimento nos últimos anos no desenvolvimento de materiais tolerantes à seca, a exemplo de cultivares porta-enxertos, por conta de determinadas interações entre o porta-enxerto e a copa que podem induzir um melhor desempenho e produção à cultivar copa mesmo quando o suprimento de água é limitado, ou seja, sob estresse hídrico (SOUZA *et al.*, 2001; SERRA *et al.*, 2014).

Numerosos trabalhos desenvolvidos em diversas localidades no mundo, demonstram o potencial do uso de porta-enxertos frente a problemática da escassez da água, buscando-se melhorar e desenvolver porta-enxertos tolerantes à seca, como os da autoria de Alsina *et al.*, (2011), Marguerit *et al.*, (2011), Tsegay *et al.*, (2014), Zhang *et al.*, (2016), Prinsi *et al.*, (2018), entre outros. Entranto, poucos são os estudos sobre esse tema no Brasil. Além disso, a tolerância ao estresse hídrico

nas videiras é considerada uma característica poligênica (CHAVES *et al.*, 2003; ASHRAF, 2010; MARGUERIT *et al.*, 2012; SERRA *et al.*, 2014; DAYER *et al.*, 2019), o que dificulta a seleção de genótipos para esse fim em programas de melhoramento genético de porta-enxertos de videira, tendo em vista a interação genótipo-ambiente. Diante disso, o objetivo desta revisão é de fornecer um panorama geral sobre a origem, aspectos botânicos e a importância dos porta-enxertos no setor vitivinícola, assim como, de abordar sobre os potenciais impactos das mudanças climáticas no setor e finalmente indicar os principais mecanismos de adaptação dos porta-enxertos, já identificados na literatura, quanto a sua adaptação frente a escassez dos recursos hídricos de qualidade e às mudanças climáticas.

MATERIAL E MÉTODOS

A presente revisão de literatura do tipo integrativa foi realizada entre os anos de 2020 e 2022, no Programa de Pós-graduação em Agronomia - Melhoramento Genético de Plantas (PPGAMGP) em Recife na Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE). No presente estudo, foram consideradas informações sobre características agronômicas, bioquímicas e fisiológicas de porta-enxertos de videira relacionadas sua conferência de tolerância à seca. Para isso, a busca foi apoiada na combinação de diferentes palavras-chave, em português, francês e inglês, tais como: “*rootstock*”, “*vine*”, “*grapevine*”, “*drought*”, “*tolerance*”, “*mechanism*”, “*physiological*”, “*porta-enxerto*”, “*seca*”, “*sécheresse*”, “*porte-greffe*”.

Todas as informações levantadas sobre os principais mecanismos envolvidos na adaptação de porta-enxertos de videira frente as mudanças climáticas e ao déficit hídrico, foram obtidas a partir de pesquisas nas plataformas do Google Acadêmico, Portal de Periódicos da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Bases de Dados da Pesquisa Agropecuária (BDPA), Biblioteca Eletrônica Científica Online (SciELO), Sistema Online de Arquivamento de Revistas Acadêmicas (JSTOR), Science Direct, Biblioteca Digital Brasileira de Teses e Dissertações (BDTD), Portal Nacional de Teses da França (theses.fr), livros e capítulos de livros.

VIDEIRAS E SEUS MECANISMOS DE ADAPTAÇÃO

Dentro do Reino Vegetal, a videira (*Vitis* spp.) encontra-se classificada na Divisão *Magnoliophyta* Cronq., Takht. & W. Zimm. ex Reveal, na Classe *Magnoliopsida* Brongn., Subclasse *Rosidae* Takht., na Ordem *Rhamnales* Lindl. e na família *Vitaceae* Juss. (VILLA, 2018; ROSKOV *et al.*, 2019; TROPICOS, 2020). A família *Vitaceae* Juss. engloba principalmente espécies de arbustos que são lianas do tipo trepadeiras ou cipós lenhosos perenes que possuem folhas originadas de nós, dispostas alternadamente e com gavinhas opostas às folhas (GIOVANNINI, 2014; KELLER, 2015).

A família *Vitaceae* Juss. é constituída por quinze gêneros vivos e dois gêneros fósseis, abrangendo ao total cerca de 1000 espécies (GIOVANNINI 2014; ROSKOV *et al.*, 2019). Dentre estes gêneros, o gênero *Vitis* L., é considerado o mais antigo e o único com importância econômica por produzir frutos comestíveis, compreendendo mais de 70 espécies, entre as espécies de maior interesse econômico destacam-se as videiras européias também conhecidas como viníferas (*Vitis vinifera* L.), as videiras americanas (*Vitis labrusca* L.) e as videiras híbridas (*Vitis* spp.) (THIS *et al.*, 2006; GIOVANNINI 2014; KELLER, 2015).

Não existe consenso entre os autores quanto à classificação das espécies de videira no gênero *Vitis* L., no entanto, para Keller (2015) a classificação da *Muscadinia* (Planch.) Small em subgêneros ou seções dentro do gênero *Vitis* L. está caindo em desuso. Dessa forma a *Muscadinia* (Planch.) Small ($2n = 40$ cromossomos), que compreende apenas três espécies, e *Vitis* L. ($2n = 38$ cromossomos) seriam dois gêneros distintos na família *Vitaceae*. Esta classificação é cada vez mais apoiada por alguns melhoristas e pesquisadores, por conta dos cruzamentos entre os dois táxons serem difíceis e os híbridos obtidos são quase todos estéreis ($2n = 39$

cromossomos), além de certas diferenças morfológicas como as gavinhas ramificadas nas espécies pertencentes ao gênero *Vitis* L. e as gavinhas simples na *Muscadinia* (Planch.) Small (WALKER, 2019).

O centro de origem paleontológico das videiras segundo Giovannini (2014), é na Groenlândia, onde pode-se encontrar os fósseis mais antigos. A videira teria se dispersado nas direções Américo-Asiática e Euro-Asiática, formando três centros de origem distintos, localizados no Sul da Europa e Ásia Menor, no Leste da Ásia e nas Américas do Norte e Central (GIOVANNINI, 2014; VILLA, 2018).

A videira possui uma longa e rica história cultural e geográfica, por ter sido dispersa, cultivada e moldada pelo homem desde a antiguidade (DOUGHERTY, 2012). Na civilização ocidental o seu cultivo e produção de vinho desempenhou um importante papel; impactando significativamente nas atividades humanas, econômicas e culturais (ALBUQUERQUE, 2003; DOUGHERTY, 2012). No entanto, permanece incerto o seu local e período de domesticação original, assim como, se houveram domesticações secundárias independentes, porém evidências sugerem que a sua domesticação teria ocorrido no Oriente Próximo há cerca de 6000 mil anos e cultivada há milênios (THIS *et al.*, 2006; VILLA, 2018).

Nas videiras existe uma grande variabilidade genética e de cultivares (WALKER *et al.*, 2019). No qual, as folhas da videira variam de forma, cor, pilosidade, brilho e tamanho, (GIOVANNINI, 2014), em função da espécie e variedade (ALBUQUERQUE, 2003), conforme pode ser visualizado na Figura 1, a variabilidade entre quarenta e cinco variedades de porta-enxerto. Enquanto as suas inflorescências são opostas do tipo racimo, com flores que podem ser unissexuais ou hermafroditas, e cachos e bagas que podem apresentar diversos formatos, sendo as suas bagas

macias, bicarpelares, compostas pela película, e pruína (cera) na parte externa que retém as leveduras e outros microrganismos (GIOVANNINI, 2014; KELLER, 2015; VILLA, 2018).

Figura 1 - Variabilidade de folhas em quarenta e cinco cultivares de porta-enxertos de videira. Fonte: Adaptado de FPS (2020), Embrapa Uva e Vinho (2020) e Maul *et al.*, (2020).



Legenda: Harmony (1), IAC 313 Tropical (2), IAC 572 Jales (3), IAC 766 Campinas (4), SO4 (5), 101-14 MGt (6), Ramsey (7), Paulsen 1103 (8), Freedom (9), Richter (10), 1616 C (11), 3309 C (12), 44-53 M (13), 420 A MGt (14), VR 039-16 (15), Riparia Gloire de Montpellier (16), 140 Ru (17), Schwarzmann (18), 5 C (19), 196-17 Cl (20), 216-3 Cl (21), 157-11 C (22), 161-49 C (23), 1202 C (24), 1613 C (25), 3306 C (26), Dogridge (27), 34 EM (28), Fercal (29), Ganzin 1 (30), 26 G (31), Golia (32), Gravesac (33), 125 AA (34), 41 B MGt (35), 106-8 MGt (36), 99 R (37), Sori (38), 5 BB (39), 8B (40), 93-5 C (41), VR 043-43 (42), Rupestris du lot (43), 62-66C (44) e *Vitis champinii* (45).

1. Importância socioeconômica da videira

As principais áreas de cultivo da videira concentram-se entre as latitudes 30°N e 50°N e entre as latitudes 30°S e 40°S, e inclusive em regiões próximas ao equador. Apesar de ser originária de regiões de clima temperado (MOURA *et al.*, 2009; VILLA, 2018; WALKER *et al.*, 2019), pode ser cultivada em diversas regiões do mundo, que variam desde regiões com ambientes quente e seco desérticos até muito frios e climas tropicais, além de ser explorada em todas as regiões de clima temperado

(DOUGHERTY, 2012; WALKER *et al.*, 2019).

A videira é uma das culturas perenes mais valiosas do mundo, por ser considerada uma cultura versátil com alto valor agregado aos seus produtos (ZHANG *et al.*, 2016; WALKER *et al.*, 2019), podendo ser utilizada de diversas formas, tais como para a produção de sucos, vinhos, espumantes, passas, vinagres, geleias, fármacos, pigmentos, óleo a partir de suas sementes, produção de etanol, couro vegano produzido a partir de cascas e sementes resultantes do processo de vinificação, destilados (brandy e graspa), a borra também pode ser aproveitada para compostagem, alimentação animal, adubo, entre outros. Além disso, a videira se destaca por seu potencial para o Enoturismo (KIST *et al.*, 2019; WALKER *et al.*, 2019; DE SOUZA & FONSECA, 2020; NAYAK *et al.*, 2020).

No Brasil a viticultura é um dos setores mais representativos na fruticultura nacional, quanto a geração de emprego, renda e valor bruto, pelos múltiplos usos da matéria-prima, do consumo *in natura* até a elaboração de sucos, vinhos, espumantes e doces (MOURA *et al.*, 2009; KIST *et al.*, 2019).

2. Uso de porta-enxertos na Vitivinicultura

A enxertia é uma técnica empregada na maioria das regiões vitícolas do mundo, que teve início a partir do século XIX, quando a filoxera acometeu os vinhedos europeus obrigando a adoção de porta-enxertos para impedir a sua dizimação (GIOVANNINI, 2014; KELLER, 2015). Apesar de quase todos os porta-enxertos de videira utilizados atualmente terem sido desenvolvidos em sua maioria há mais de 100 anos para resistir à infestação por filoxera (RIAZ *et al.*, 2019). Para Peterson *et al.*, (2019), o seu uso na viticultura é relativamente recente, quando se leva em conta a extensa história de cultivo de uvas pelo homem.

Os porta-enxertos são utilizados nas mais diversas regiões vitivinícolas no mundo, sendo poucas exceções de regiões em que é possível cultivar sem o seu uso, e mesmo assim vem sendo adotado por conta de se tratar de uma tecnologia simples, que associa duas cultivares e agrega diversas vantagens (HERNANDES *et al.*, 2011; OLLAT *et al.*, 2016).

A base genética da maioria dos porta-enxertos, são provenientes de espécies de videiras americanas selvagens resistentes à filoxera, como a *Vitis rupestris* Scheele, *V. riparia* Michx., *V. berlandieri* Planch. e *V. champinii* e seus híbridos (GOLDAMMER, 2018; RIAZ *et al.*, 2019; MAUL *et al.*, 2020).

Os porta-enxertos de videira são propagados vegetativamente e geralmente não chegam a produzir frutos e quando produzem não apresentam valor comercial devido ao tamanho diminuto de cachos e bagas (HERNANDES *et al.*, 2011; GIOVANNINI, 2014; KELLER, 2015). Porém, a sua importância na viticultura mundial é amplamente conhecida (LEÃO *et al.*, 2016).

Os porta-enxertos possibilitam que haja o elo entre o ambiente edáfico e a cultivar copa, por conta do seu sistema radicular resistente à pragas e às situações adversas do solo, exercendo influência direta no porte da planta, e na capacidade de transmitir o seu vigor, na qualidade final dos seus frutos, além de outras características como na resistência às cultivares copa enxertadas, sendo responsáveis pela captação de água e minerais (HERNANDES *et al.*, 2011; LEÃO *et al.*, 2016; OLLAT *et al.*, 2016; PETERSON *et al.*, 2019). Dessa forma, essa prática, é capaz de agregar diversas vantagens aos vinhedos, tais como o controle de pragas, a melhoria da qualidade da uva, indução de maior vigor à copa, maior desenvolvimento inicial das plantas, precocidade de produção, aumento da produtividade, maior resistência à doenças de solo, influência na absorção de água e

nutrientes, adaptação a diferentes tipos de solos, conferindo assim resistência às condições abióticas adversas (LEÃO *et al.*, 2016; VILLA, 2018; SOUZA *et al.*, 2022). Por conta de suas vantagens, pesquisadores comentam que os porta-enxertos vem sendo empregados inclusive em regiões privilegiadas como no Chile, que apresentam algum isolamento geográfico ou climático ou condições edáficas que desfavorecem o desenvolvimento de pragas e dessa forma não seria necessário o seu uso (HERNANDES *et al.*, 2011).

A escolha do porta-enxerto deve ser realizada de forma cautelosa, uma vez que existem centenas de cultivares e cada porta-enxerto se comporta diferentemente com a cultivar copa enxertada, assim como se adapta a determinadas condições de solo e clima (CAMARGO, 2003; LEÃO, 2010). Além disso, a sua escolha é uma decisão importante, não apenas pelo benefício potencial que os viticultores esperam, mas também por conta do estabelecimento de um vinhedo ser um investimento a longo prazo (SERRA *et al.*, 2014). Em razão disto, devem ser levados em consideração alguns fatores tais como a susceptibilidade do porta-enxerto a doenças e pragas ocorrentes na região em que se encontra o vinhedo, assim como a sua adaptação aos solos da região, a tolerância à deficiência nutricional, a cultivar copa que deseja-se usar, que deve apresentar boa compatibilidade na enxertia; além disso, o porta-enxerto deve apresentar facilidade de enraizamento e de pegamento na enxertia (CAMARGO, 2003; LEÃO, 2010).

No Submédio do Vale do São Francisco, o porta-enxerto ideal deve reunir características como vigor, fácil enraizamento e cicatrização na enxertia, devendo minimizar às condições adversas do solo, como baixa fertilidade, salinidade, alcalinidade e déficit hídrico, assim como, devem apresentar resistência a pragas e doenças, principalmente nematoides presentes nos solos arenosos da região e ter boa afinidade com as cultivares copa que se

deseja enxertar (LEÃO, 2010; LEÃO & SILVA, 2014). Entre as cultivares de porta-enxertos que se destacam no Submédio do Vale do São Francisco, tem-se o Paulsen 1103, SO4, IAC 572 Jales, IAC 313 Tropical, IAC 766 Campinas, Salt Creek, Freedom e 101-14 MGt que apresentam resultados promissores na região com cultivares de uva de mesa (LEÃO *et al.*, 2020a; LEÃO, 2020b); assim como, a cultivar Harmony de bom desempenho com cultivares de uva de mesa sem semente (LEÃO & SILVA, 2014).

3. A Vitivinicultura e as mudanças climáticas

A influência do clima no agronegócio nunca foi tão evidente quanto no setor vitivinícola, pois encontra-se intimamente ligado a geografia do vinho, interferindo diretamente na escolha do local de plantio e cultivares, potencial vegetativo, desenvolvimento, comportamento fitossanitário, rendimento e inclusive no amadurecimento e qualidade final das uvas (MOURA *et al.*, 2009; JONES *et al.*, 2012; FRAGA *et al.*, 2013; JONES, 2016). Dessa forma, o sucesso de todos os sistemas agrícolas foi ajustado a determinado nicho climático, permitindo assim obter uma produção economicamente sustentável (JONES *et al.*, 2012; JONES, 2016).

Nesse sentido, qualquer variação que ocorra no clima para a elaboração de vinhos, deve levar em conta vários fatores que operam em escalas temporais e espaciais (JONES *et al.*, 2012). Por conta das plantas, serem imóveis e autotróficas, necessitando do suprimento de água e nutrientes do solo, assim como, do CO₂ da atmosfera e da luz para se desenvolverem (KATHPALIA & BHATLA, 2018). Dessa forma, às mudanças climáticas tornam a produção agrícola extremamente vulnerável, principalmente no quesito de disponibilidade hídrica (JONES, 2016), devido a água ser essencial para a vida, que dependendo da espécie representa até 99% da sua composição, permitindo assim o seu

crescimento e reprodução (TAIZ & ZIEGER, 2004; SOARES & COSTA, 2009; KATHPALIA & BHATLA, 2018).

Para Ashraf (2010), a seca é sem dúvida um dos principais estresses abióticos do mundo, ocasionando perdas de produção consideráveis, devido as projeções indicarem alterações significativas, tanto nas temperaturas quanto na intensidade e regime das precipitações nas próximas décadas (MARGUERIT *et al.*, 2011; FRAGA *et al.*, 2013). Dessa forma, espera-se que haja uma intensificação na limitação dos recursos hídricos de qualidade na maioria das regiões vitivinícolas (FRAGA *et al.*, 2013; SOUZA *et al.*, 2022). Onde o aquecimento global impactará em um aumento de 20% na escassez de água no mundo, acometendo desde áreas atualmente propensas à seca, assim como, diversos ecossistemas (SILVA *et al.*, 2011). Apesar destas projeções de mudanças espaciais exatas do clima no futuro sejam especulativas neste momento, para Jones e Webb (2010), tem-se a certeza de que os climas do futuro, tanto a curto como a longo prazo, serão diferentes dos de hoje. E estas mudanças, podem gerar impactos econômicos significativos sobre o setor, principalmente nas regiões vinícolas mais famosas e tradicionais, que se adequam a determinadas cultivares e produzem diferentes estilos de vinhos, apresentando *terroir* próprio, por geralmente possuírem características ambientais específicas diretamente interferidas pelo clima (JONES *et al.*, 2012; FRAGA *et al.*, 2013).

Entre estes impactos Jones e Webb (2010) relatam, a pressão adicional sobre o abastecimento de água cada vez mais escasso, mudanças no ciclo fenológico da videira, interrupção ou alteração da composição equilibrada das uvas e de vinhos regionais, necessidade de alterar as variedades cultivadas, mudanças nos estilos regionais de vinho e mudanças espaciais nas regiões viáveis de cultivo de uvas no mundo. Dessa forma, o maior desafio de adaptação será provavelmente a forma

como os produtores e consumidores responderão culturalmente às mudanças nas identidades regionais devido a mudanças nas cultivares ou no estilo do vinho (JONES *et al.*, 2012).

Por conta de grande parte dos vinhedos já se encontrarem localizados em regiões com seca sazonal, que ocasionam grandes restrições no rendimento e na qualidade final das uvas (ZARROUK *et al.*, 2016), e para obter-se uma produção economicamente sustentável nestas regiões vinícolas, torna-se essencial o uso da irrigação (BASSOI *et al.*, 1999). No entanto, nestas regiões existe uma crescente demanda por irrigação, para possibilitar que os vinhedos resistam a um leve estresse hídrico, com pouca ou nenhuma redução no rendimento e um potencial impacto positivo na qualidade da baga (ZARROUK *et al.*, 2016). Conforme Fort *et al.*, (2017), relatam que tanto nos Estados Unidos quanto na Austrália, recentemente as principais regiões produtoras de uvas foram acometidas por secas severas. Dessa forma, autores como Chaves *et al.*, (2010); Zarrouk *et al.*, (2016) e Fort *et al.*, (2017), enfatizam a necessidade de melhoria na eficiência do uso da água, visto a crescente demanda por irrigação nos vinhedos, para aumentar a competitividade destas regiões, face à escassez dos recursos hídricos e o alto custo dos insumos (NETZER *et al.*, 2009). A água é um elemento natural precioso, que deve ser utilizado de maneira eficiente pela agricultura intensiva, para que não venha a causar impactos ao ambiente, assim como, ao próprio homem (SOARES & COSTA, 2009). Desta forma, torna-se crucial o uso de medidas de adaptação à seca (MALHEIRO *et al.*, 2010).

Embora várias abordagens possam ser empregadas para aliviar o problema da seca na agricultura, o melhoramento genético de plantas, apresenta-se como um meio eficiente e economicamente sustentável que possibilita adaptar as culturas para produzirem com sucesso em ambientes propensos à seca (ASHRAF, 2010), como a

mudança de cultivares (MALHEIRO *et al.*, 2010), visto que as videiras segundo Zarrouk *et al.*, (2016), possuem uma imensa diversidade genética. Dessa forma, a obtenção de novos materiais vegetais pode reduzir a necessidade de irrigação e aumentar a conservação da água, mantendo a produtividade, e protegendo as videiras de danos ocasionados pela seca a longo prazo (ZHANG *et al.*, 2016; SOUZA *et al.*, 2022).

No entanto, os mercados locais e globais frequentemente restringem as cultivares que podem ser cultivadas e, desta forma, tem-se procurado cada vez mais conferir características particulares de interesse como a tolerância à seca, por meio de enxertia para não alterar as cultivares copas exploradas tradicionalmente (ZHANG *et al.*, 2016). Nesse sentido, os porta-enxertos podem ser o melhor meio de adaptação dos vinhedos face às mudanças climáticas (MARGUERIT *et al.*, 2011; SOUZA *et al.*, 2022), sendo inclusive considerado por Ollat *et al.*, (2016), como um elemento-chave de adaptação. Inúmeros trabalhos demonstraram o papel positivo dos porta-enxertos tolerantes à seca no controle da condutância estomática foliar e, portanto, na transpiração da cultivar copa (SERRA *et al.*, 2014). Desta forma, para Marguerit *et al.*, (2011), os programas de melhoramento genético de porta-enxertos de videira devem priorizar entre os seus objetivos à sua adaptação ao déficit hídrico, o que para Fort *et al.*, (2017), pode contribuir significativamente na continuidade da produção sustentável dos vinhedos, à medida que diminui o suprimento de água disponível para a irrigação.

4. Estresse hídrico nas videiras

As chuvas, a umidade do solo e o balanço hídrico são características que devem ser levadas em conta, dada a sua influência no equilíbrio da videira, na qualidade dos seus frutos e na pressão de doenças, sendo muito importante compreender as relações d'água em

qualquer região vinícola (JONES *et al.*, 2012). Principalmente em regiões que apresentam seca sazonal com baixa disponibilidade d'água no solo associado a altas temperaturas e baixa umidade do ar, que ocasionam déficit hídrico nos vinhedos (ZARROUK *et al.*, 2016), como pode ser observado no Submédio do Vale do São Francisco.

De acordo com Lima Filho *et al.*, (2009) quando o conteúdo de água disponível no solo não é suficiente para repor as perdas de água da videira por evapotranspiração, ocorre o estresse hídrico. Segundo Dane & Hopmans (2002), a água disponível no solo para as plantas depende do tipo de poros e da energia com que a água se encontra retida nestes, estando disponível para as plantas entre a capacidade de campo e o ponto de murcha permanente. Dessa forma, solos com texturas distintas podem apresentar valores de potencial mátrico diferentes, sendo de -0,01 MPa para solos de textura mais grosseira (CASSEL & NIELSEN, 1986), e de -0,033 MPa para solos argilosos (COLMAN, 1947). Segundo Taiz & Zieger (2004), o ponto de murcha permanente, em geral ocorre quando o conteúdo d'água disponível no solo encontra-se retido em um potencial mátrico de -1,5 MPa, ocasionando assim uma murcha irreversível nas plantas, no qual não conseguem readquirir a pressão de turgor das folhas.

As videiras, de acordo com Ojeda *et al.*, (2004), apresentam uma demanda média de 1 L de água para produção de 2 gramas de massa seca, destes 82% são transpirados, 17% armazenado e apenas 1% utilizado na fotossíntese para a produção de açúcares. Para repor as grandes quantidades de água perdidas pela transpiração para a atmosfera, a videira necessita retirar do solo um volume equivalente (GIOVANNINI, 2014). Segundo Lima Filho *et al.*, (2009), o estado hídrico da videira é considerado uma variável de grande importância por afetar a qualidade da uva, o seu crescimento vegetativo, e inclusive seu metabolismo,

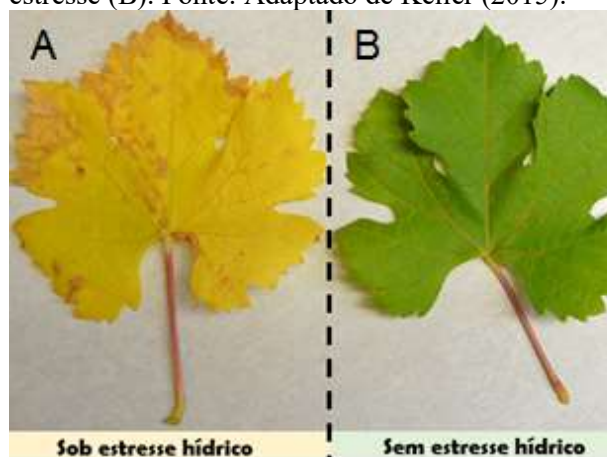
devido a fotossíntese ser um dos processos fisiológicos sensíveis a esta condição. Ojeda *et al.*, (2004) destacam que, um potencial hídrico do solo entre -0,2 e -0,6 MPa é suficiente para ocasionar um estresse hídrico moderado na videira.

Basso *et al.*, (1999) evidenciam, que a deficiência hídrica pode, simultaneamente afetar os tecidos e os seus processos reprodutivos por se tratar de uma espécie perene. Dessa forma, o momento e a intensidade do estresse hídrico, podem afetar negativamente ou induzir um impacto positivo na qualidade final da baga, no entanto, isso pode variar de acordo com a cultivar empregada (ZARROUK *et al.*, 2016). Um estresse hídrico moderado após o início da maturação, para Ojeda *et al.*, (2004), pode favorecer a qualidade enológica da uva por influenciar no metabolismo das bagas, e, como consequência, nas características sensoriais do vinho (ZARROUK *et al.*, 2016). Devido ao controle do vigor vegetativo, pela manutenção plena da função foliar em conjunto com a restrição no crescimento vegetativo, promovem maior direcionamento de fotoassimilados das folhas para síntese de pigmentos e compostos aromáticos na uva (OJEDA *et al.*, 2004). No entanto, quando as videiras sofrem alguma deficiência hídrica antes do início da maturação, o crescimento do fruto é afetado negativamente, tanto no seu volume quanto em tamanho (BASSOI *et al.*, 1999). Principalmente quando as videiras são submetidas a uma condição com excesso de restrição hídrica, em conjunto a paralisação do crescimento e maturação da uva, ocorre uma redução drástica da qualidade enológica por influenciar na concentração de metabólitos das bagas. (OJEDA *et al.*, 2004; ZARROUK *et al.*, 2016). Além disso, compromete também o acúmulo de reservas na planta, e é possível observar a paralisação da maturação dos ramos (OJEDA *et al.*, 2004).

Quando a deficiência hídrica ocorre em estádios iniciais do ciclo vegetativo, o

crescimento dos ramos laterais podem ser menores, e praticamente nulos quando ocorre entre a fase de pegamento dos frutos e intermediária de crescimento da baga (BASSOI *et al.*, 1999). Outra sintomatologia nas videiras bastante observada é a murcha de suas folhas e de gavinhas mais novas, por conta da redução do conteúdo de água após alguns dias de sua falta provocando alterações fisiológicas em suas folhas. E caso a deficiência se estenda por um período maior, evoluem posteriormente, para alterações físicas nas folhas como o aparecimento de áreas necrosadas e a sua senescência (BASSOI *et al.*, 1999; LIMA FILHO *et al.*, 2009), conforme pode ser visualizado na (Figura 2).

Figura 2 - Folhas da cultivar Merlot, com sintomas de estresse hídrico (A) e sem sofrer estresse (B). Fonte: Adaptado de Keller (2015).

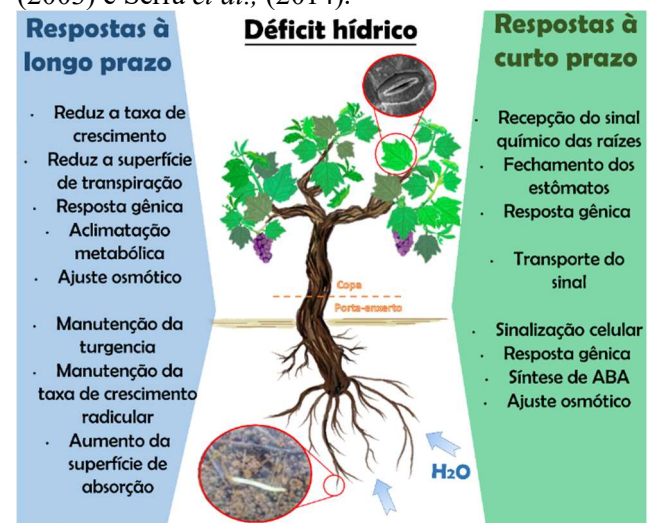


Para Alsina *et al.*, (2011), as plantas perenes respondem ao estresse hídrico de várias maneiras importantes que variam em escala temporal. Nas videiras, podemos observar que as cultivares de porta-enxertos diferem em sua capacidade de fornecer água a copa em situações de estresse hídrico, dessa forma, dependendo da variedade de porta-enxerto empregada, a copa pode sofrer menores estresses hídricos (SERRA *et al.*, 2014; SOUZA *et al.*, 2022). Esta variação pode ser explicada, devido aos avanços recentes em pesquisa nesta área demonstrarem que, a tolerância à seca na videira é uma característica controlada por

um grande número de genes, e muitos destes genes são quantitativos, dificultando assim, a compreensão de suas respostas aos déficits hídricos (ASHRAF, 2010; MARGUERIT *et al.*, 2012; SERRA *et al.*, 2014; DAYER *et al.*, 2019).

Foram detectadas que 17 proteínas na cultivar 101-14 MGt e 23 proteínas na cultivar M4, foram afetadas, estando envolvidas nas respostas ao estresse hídrico, demonstrando à nível proteômico diferenças entre genótipos (PRINSI *et al.*, 2018). Dessa forma, as videiras reagem tanto em níveis fisiológicos e bioquímicos, quanto genéticos para tolerar as restrições hídricas, apresentando algumas características adaptativas de prevenção na perda de água (SERRA *et al.*, 2014) (Figura 3).

Figura 3 - Respostas da videira quando submetida a curto e longo prazo sob déficit hídrico. Fonte: Adaptado de Chaves *et al.*, (2003) e Serra *et al.*, (2014).



A tolerância à seca deve ser entendida como um compromisso entre a sobrevivência da planta e a sua produção (SERRA *et al.*, 2014). As raízes desempenham um papel central na resposta das videiras ao estresse hídrico, atuando desde a sua percepção e sinalização para as folhas, até possibilitar que a planta se adapte para manter um balanço hídrico adequado (PRINSI *et al.*, 2018). Dessa forma, a máquina genética permite que os porta-enxertos controlem a capacidade de

extração de água e a transpiração da cultivar copa (SERRA *et al.*, 2014).

Os porta-enxertos de videira tolerantes à seca, devem possibilitar que a cultivar copa se desenvolva e produza mesmo quando o suprimento de água é limitado (SERRA *et al.*, 2014). A compreensão e conhecimento de todos os mecanismos envolvidos na influência dos porta-enxertos que confere tolerância à seca e as suas interações entre porta-enxerto e copa estão longe de estarem completos (ZHANG *et al.*, 2016). Dessa forma, estudos que possibilitem compreender os mecanismos de tolerância à seca induzidos e regulados por porta-enxertos de videira, assim como, as bases fisiológicas das respostas em função da intensidade do estresse que variam de leves a moderados, é fundamental para otimizar o manejo da irrigação por déficit, assim como, para facilitar na identificação de genótipos mais adequados a essas condições em programas de melhoramento, a fim de desenvolver cultivares de porta-enxertos tolerantes à seca para cada região vitivinícola, principalmente aquelas que apresentam climas áridos e semiáridos (CHAVES *et al.*, 2010; MARGUERIT *et al.*, 2012; SERRA *et al.*, 2014; ZARROUK *et al.*, 2016; ZHANG *et al.*, 2016).

Entre as características conhecidas, que contribuem para a resposta à seca dos porta-enxertos, destacam-se o ajuste osmótico nas raízes por meio de padrões de crescimento e anatomia da raiz, e o controle da perda de água por meio de sinais químicos e físicos relacionados à condutância estomática (SERRA *et al.*, 2014; TSEGAY *et al.*, 2014), conforme descritas a seguir:

4.1. Arquitetura do sistema radicular

O sistema radicular das videiras desempenha como principais funções a sustentação da planta, assim como, atua na absorção e transporte de água e nutrientes, no acúmulo de reservas e como fonte de fitormônios (SMART *et al.*, 2006; KELLER, 2015). Para Magalhães Filho *et*

al., (2008), a forma como se desenvolve o sistema radicular, tanto na sua distribuição como no seu crescimento, afeta diretamente nas respostas das plantas à ocorrência de deficiência hídrica. Quando bem desenvolvido, pode representar um terço do peso seco total da planta (GIOVANNINI, 2014).

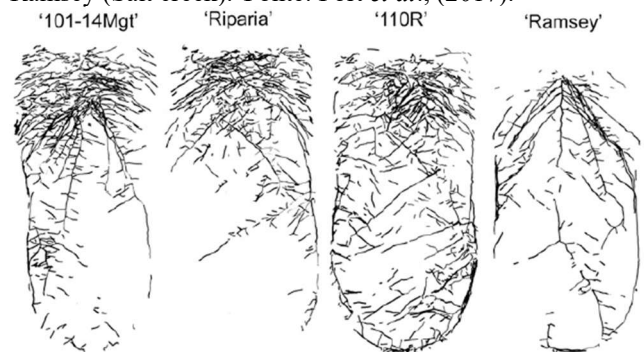
Nas videiras, de acordo com Ollat *et al.*, (2016), os efeitos causados pelo porta-enxerto no desempenho das cultivares copas estão associados às suas propriedades fisiológicas e estruturais como a morfologia de suas raízes. Conforme Fernández-Cano & Togores (2011) comentam, as raízes das cultivares provenientes da espécie *Vitis berlandieri*, assim como, seus híbridos e inclusive nas espécies de *Vitis vinifera* é possível observar raízes grossas e carnosas, enquanto nas cultivares originadas da espécie *Vitis rupestris* tendem a apresentar raízes finas, fibrosas e duras. Para Fort *et al.*, (2017), quando as cultivares de porta-enxertos tolerantes à seca, são submetidas a condições sob estresse hídrico o seu sistema radicular apresenta como características a manutenção da taxa de crescimento de raízes e raízes profundas (VILLA, 2018).

No entanto o papel desempenhado pelo sistema radicular na tolerância à seca tem informações muito limitadas, em comparação com as respostas observadas acima do solo, e ainda não está totalmente esclarecido como os porta-enxertos podem melhorar a tolerância à seca da cultivar copa (ALSINA *et al.*, 2011; SERRA *et al.*, 2014). Segundo Tsegay *et al.*, (2014), a anatomia da raiz e os seus padrões de crescimento podem contribuir significativamente para a resposta à seca dos porta-enxertos. Em razão de apresentarem diferenças, tanto na constituição anatômica das raízes quanto nos padrões de crescimento, que variam desde o calibre dos vasos até a proporção de fibras liberianas em relação às xilemáticas, assim como, no ângulo geotrópico, as espécies de videira possuem diferentes graus de adaptação aos diversos tipos de solo (ALBUQUERQUE, 2003;

GIOVANNINI, 2014). Dessa forma, pode-se citar entre as variáveis que afetam na indução de tolerância à seca o ângulo geotrópico e a profundidade de suas raízes.

Os genótipos de videira e o sistema de cultivo determinam a distribuição da profundidade de enraizamento (SMART *et al.*, 2006). Dessa forma, genótipos distintos possuem diferentes padrões de crescimento do sistema radicular que são controlados a nível genético, conforme pode ser visualizado na (Figura 4), no estudo de Fort *et al.*, (2017), pode-se observar que todas as cultivares submetidas a um período de seis dias sob estresse hídrico, apresentaram diferentes padrões de crescimento do sistema radicular e tolerância à seca, como no caso da cultivar 101-14MGt que apresentou uma distribuição radicular muito superficial e susceptível ao estresse hídrico junto com a Riparia, enquanto a cultivar Ramsey apresentou a maior distribuição de raízes e mostrou-se com alta tolerância à seca junto com o 110R, mantendo a sua taxa produção de novas raízes e induzindo uma menor taxa de crescimento à copa Merlot. Porém, os genótipos são afetados pelas condições edafoclimáticas do local onde encontra-se o vinhedo, devido a interação genótipo x ambiente, interferindo assim, no padrão de crescimento de novas raízes laterais (SERRA *et al.*, 2014; SOUZA *et al.*, 2022), principalmente quando se tem a presença de uma camada de impedimento no solo.

Figura 4 - Distribuição do sistema radicular de quatro cultivares de porta-enxertos de videira, sendo 101-14MGt (Millardet de Grasset 101-14), Riparia (Riparia Gloire de Montpellier), 110R (Richter 110), Ramsey (Salt creek). Fonte: Fort *et al.*, (2017).



Geralmente a área coberta pelas raízes das plantas é muito grande (KATHPALIA & BHATLA, 2018). Não obstante das videiras, em que o seu sistema radicular se desenvolve tanto horizontalmente como verticalmente, as suas raízes podem atingir profundidades entre dois e três metros ou até superior a cinco metros quando em solos arenosos sem camadas de impedimento, tais como, a presença de horizontes compactados no solo, pedregosidade, rochas, barreiras químicas e ou lençol freático superficial (SMART *et al.*, 2006; MANDELLI *et al.*, 2009; SOARES & COSTA, 2009; GIOVANNINI, 2014; FAO, 2020). Concentrando a sua região de captação máxima de água a 50 cm de profundidade, onde ocorre o desenvolvimento ativo das raízes laterais (GIOVANNINI, 2014; KATHPALIA & BHATLA, 2018), entre 1 e 2 m de profundidade, onde são absorvidos normalmente 100% da água extraída (FAO, 2020).

A maior razão entre a raiz e parte aérea é considerada uma característica importante de escape dos porta-enxertos ao déficit hídrico, pois o balanço funcional entre a copa e as raízes pode ser alterado de acordo com a disponibilidade hídrica (MAGALHÃES FILHO *et al.*, 2008; TAIZ *et al.*, 2017). As cultivares 110R e Ramsey, consideradas com alta tolerância à seca,

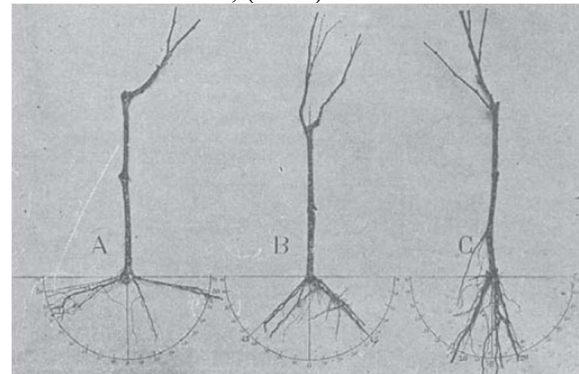
mantiveram a taxa de produção de novas raízes sob estresse hídrico, enquanto as cultivares 101-14MGt e Riparia Gloire de Montpellier ambas classificadas com baixa tolerância à seca, apresentaram um declínio na taxa de produção de novas raízes (FORT *et al.*, 2017; SOUZA *et al.*, 2022).

Estes ajustes na arquitetura do sistema radicular, para Alsina *et al.*, (2011), é um dos principais meios das plantas lenhosas perenes tolerarem à seca, e geralmente nas videiras, ocorre em dias ou até semanas (SERRA *et al.*, 2014). Através da inibição da expansão foliar, reduzem a superfície de transpiração e o consumo de carbono e energia, possibilitando direcionar uma maior porção de fotoassimilados para o sistema radicular para sustentar o seu crescimento em profundidade e ramificações, aumentando a densidade de raízes e a capacidade em fornecer água para a parte aérea (CHAVES *et al.*, 2003; TAIZ & ZIEGER 2004; ALSINA *et al.*, 2011; SERRA *et al.*, 2014; OLLAT *et al.*, 2016). Desta forma, a densidade e extensão das raízes são consideradas características importantes para a extração de água no solo (TAIZ & ZIEGER, 2004; KATHPALIA & BHATLA, 2018). Mandelli *et al.*, (2009) mencionam, que vinhedos com bom desenvolvimento e aprofundamento de suas raízes podem suportar, por curtos períodos, potenciais de água no solo próximos ao do ponto de murcha de -1,5 MPa. As suas raízes em camadas mais profundas do solo apresentam uma vida útil mais longa do que em solo raso (OLLAT *et al.*, 2016), e a possibilidade de alcançar regiões mais profundas do solo que permanecem úmidas (SERRA *et al.*, 2014).

Nem todas as plantas possuem a mesma tendência em aprofundar o seu sistema radicular no solo, nas videiras, esta capacidade varia em função do seu ângulo geotrópico (FERNÁNDEZ-CANO & TOGORES, 2011). O ângulo geotrópico, de acordo com Giovannini (2014), se caracteriza por ser o ângulo formado entre a direção da raiz e o tronco da videira com a

vertical, conforme pode ser visualizado na (Figura 5).

Figura 5 - Diferenças no ângulo geotrópico em função da disposição de emergência de raízes adventícias em diferentes cultivares de porta-enxertos, sendo A - Riparia Gloire de Montpellier, B - 3309C e C - Rupestris du Lot. Fonte: Smart *et al.*, (2006).



De acordo com Giovannini (2014), o ângulo geotrópico é muito influenciado pelo regime de chuvas, pela textura e manejo do solo, e apesar de ser considerado uma característica genética da cultivar, percebeu-se que cultivares de porta-enxertos com ângulo geotrópico aberto seriam mais sensíveis à seca do que as de ângulo mais fechado. Devido às plantas com ângulo geotrópico aberto favorecerem o crescimento superficial das raízes, conforme pode ser visualizado no caso da cultivar Riparia Gloire de Montpellier apresentada na (Figura 5A) (SMART *et al.*, 2006; MAGALHÃES FILHO *et al.*, 2008; FERNÁNDEZ-CANO & TOGORES 2011; SERRA *et al.*, 2014; KELLER 2015), que é classificada por diversos autores como uma cultivar muito sensível ao estresse hídrico (CARBONNEAU, 1985; BETTIGA *et al.*, 2003; GIOVANNINI, 2014; VILLA, 2018; AUDEGUIN *et al.*, 2020).

O ângulo geotrópico mais fechado favorece o aprofundamento das raízes conferindo uma maior tolerância à seca por possibilitar que as raízes alcancem camadas mais profundas e úmidas do solo absorvendo nutrientes móveis solubilizados

em água, como no caso da cultivar *Rupestris* du Lot (SMART *et al.*, 2006; MAGALHÃES FILHO *et al.*, 2008; FERNÁNDEZ-CANO & TOGORES, 2011; SERRA *et al.*, 2014; KELLER, 2015), conforme pode ser observado na (Figura 5C), que é classificada na literatura como uma cultivar de média tolerância à seca (KELLER, 2015; VILLA, 2018; AUDEGUIN *et al.*, 2020). Enquanto a cultivar 3309C, com um ângulo intermediário (Figura 5B), é classificada como uma cultivar sensível ao estresse hídrico (BRANCADORO *et al.*, 2014; VILLA, 2018; AUDEGUIN *et al.*, 2020; PECILE *et al.*, 2020).

4.2. Controle estomático

Os estômatos são estruturas microscópicas presente na epiderme das folhas das plantas, formada pelo poro estomático e por duas células guarda especializadas, que controlam a troca de vapor d'água e CO₂ com a atmosfera (FRANKS & BEERLING, 2009). De acordo com Kathpalia & Bhatla (2018), os estômatos são responsáveis por mais de 90% da perda de água devido à transpiração nas plantas. Dessa forma, segundo Marguerit *et al.*, (2012), uma das principais estratégias pelas quais as plantas lidam com o estresse hídrico é através do controle estomático.

Para Chaves *et al.*, (2003) o fechamento dos estômatos está entre as respostas iniciais das plantas sob déficits hídricos leves a moderados, a sua abertura e fechamento é ocasionado pelo movimento das células guarda (KATHPALIA & BHATLA, 2018). Nas videiras, segundo Giovannini (2014), o déficit hídrico ocasiona o fechamento progressivo dos estômatos, diminuindo assim a transpiração, a absorção e fixação de carbono (CHAVES *et al.*, 2003), e consequentemente a taxa fotossintética (ALBUQUERQUE, 2003).

Em situações de estresses hídrico muito intenso, ou seja, inferior a -1,2 Mpa,

ocorre o fechamento estomático (GIOVANNINI, 2014), ocasionando um alto custo para a videira (SERRA *et al.*, 2014), devido a transpiração ser um dos processos metabólicos de maior importância e de efeito benéfico para a planta, por desencadear o mecanismo de absorção de água e nutrientes minerais, produção de energia, assim como, a sua atuação no resfriamento e manutenção da sua temperatura de suas folhas possibilitando tolerar pressões ambientais severas (GIOVANNINI, 2014; KATHPALIA & BHATLA, 2018).

Segundo Serra *et al.*, (2014), um ajuste na condutância estomática pode ocorrer dentro de minutos ou segundos na videira. Para Chaves *et al.*, (2010), já se reconhece que o controle estomático depende muito do genótipo, principalmente a respeito da anatomia, estado hídrico da planta, momento e intensidade da resposta aos déficits hídricos no solo e na atmosfera. O sistema radicular das videiras não só pode melhorar a captação e o transporte de água, mas também pode detectar déficits de água no solo e enviar sinais que regulam o funcionamento estomático (SERRA *et al.*, 2014), ocasionando alterações fisiológicas nas videiras, que possibilitam reduzir a transpiração (BASSOI *et al.*, 1999).

Evidenciam-se assim, o papel fundamental do porta-enxerto no controle da transpiração da cultivar copa (MARGUERIT *et al.*, 2012). Nesse sentido, os estômatos podem sofrer o fechamento hidropassivo ou hidroativo, sendo o primeiro ocasionado pela perda da turgidez da célula-guarda, enquanto o fechamento hidroativo é mediado pelo ácido abscísico (ABA) (KATHPALIA & BHATLA, 2018).

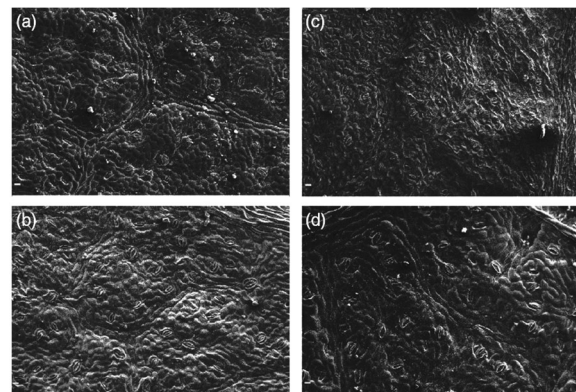
As plantas enfrentam uma dissecação potencialmente letal através do poro estomático, por conta do conflito entre a necessidade de assimilação de CO₂ e a conservação de água, ocasionando assim perda de água para a atmosfera (TAIZ & ZIEGER, 2004). Devido a esta problemática, segundo Kathpalia & Bhatla

(2018), as plantas desenvolveram vários mecanismos adaptativos para evitar esta perda de água para o ambiente através da transpiração, como por exemplo a presença de estômatos apenas no lado inferior das folhas, conforme pode ser observado nas videiras (ALBUQUERQUE, 2003).

A densidade de estômatos e o tamanho do poro estomático são características variáveis entre as espécies, de acordo com Franks & Beerling (2009), ambas as características determinam a condutância estomática máxima que pode ser alcançada pela folha para os locais de assimilação de CO₂. Para Giovannini (2014), nas videiras em geral este número varia entre 50 e 400 estômatos/mm² nas folhas das viníferas, enquanto na grande maioria dos porta-enxertos o número médio de estômatos varia entre 125 e 250 estômatos/mm², enquanto as videiras americanas em geral apresentam mais de 300 estômatos/mm². Um grande número de estômatos com pequeno tamanho do poro estomático possibilita alcançar taxas mais altas de fotossíntese, porém também podem aumentar as taxas de transpiração (FRANKS & BEERLING, 2009).

A densidade de estômatos por unidade de área e o seu tamanho podem ser afetados significativamente por restrições hídricas e de intensidade luminosa, assim como, pelo uso de diferentes cultivares de porta-enxertos em uma mesma cultivar copa (SERRA *et al.*, 2014). Conforme pode ser visualizado na (Figura 6), em que a cultivar copa Pinotage, quando enxertada na cultivar 140 Ru apresentou menor densidade estomática e maior diâmetro do poro estomático do que quando enxertada nas cultivares 110 R e 1103 P. Enquanto, o déficit hídrico induziu uma redução do diâmetro de poros, e a menor intensidade de luz aumentou o diâmetro de poros e diminuiu a densidade estomática. Para Franks & Beerling (2009), estas reduções de tamanho do poro estomático ocasionam uma redução nas perdas d'água das folhas para a atmosfera.

Figura 6 - Variação no diâmetro de poros estomáticos e no número de estômatos da cultivar Pinotage. Sendo A - 1103 P sob restrições hídricas e exposto a luz solar (119.1 ± 6.3 poros/mm² e 13.2 ± 0.31 μ m), B - 1103 P sob restrições hídricas e sombreado (91.0 ± 6.3 poros/mm² e 20.0 ± 0.3 μ m), C - 140 Ru sob restrições hídricas e exposto a luz solar (113.8 ± 6.3 poros/mm² e 16.0 ± 0.31 μ m) e D - 140 Ru sob restrições hídricas e sombreado (96.3 ± 6.3 poros/mm² e 17.2 ± 0.31 μ m). Fonte: Serra *et al.*, (2014).



Apesar de ainda não serem explicados como os porta-enxertos afetam no desenvolvimento estomático das copas, Serra *et al.*, (2014) mencionam, que devem estar relacionadas com a interação do vigor induzido pelo porta-enxerto na copa e na sua demanda de água. Dessa forma, segundo Fregoni *et al.*, (1978), a densidade de estômatos é um parâmetro que pode ajudar na seleção precoce de genótipos de porta-enxertos tolerantes à seca, por ser uma característica de alta herdabilidade e geneticamente relacionada com a seca.

Serra *et al.*, (2014) comentam que essas diferenças na condutância estomática entre os porta-enxertos interferem no estado hídrico da planta, afetando o crescimento das folhas e, conseqüentemente, causando variabilidade na densidade e tamanho estomático da cultivar copa, estando intimamente relacionado à troca de gases nas folhas e à eficiência no uso da água.

4.3. Fitormônios x Estresse hídrico

À medida que o solo seca, sinais químicos são produzidos pelas raízes das videiras, sendo importantes principalmente em estágios iniciais do estresse hídrico, por possibilitar que se adaptem a este estresse abiótico (SCHACHTMAN & GOODGER, 2008). Entre os fitormônios que podem estar associados ao estresse hídrico nas plantas pode-se citar o etileno, as citocininas e o ácido abscísico (TSEGAY *et al.*, 2014; KELLER, 2015; KATHPALIA & BHATLA, 2018). No geral, o ácido abscísico (ABA) é um sinal químico dominante no controle do crescimento e da transpiração das espécies vegetais (SCHACHTMAN & GOODGER, 2008; TSEGAY *et al.*, 2014), atuando como sinalizador de estresses nas videiras (GIOVANNINI, 2014), pois em perdas d'água da ordem de 10%, que ocasionam o murchamento de suas folhas, desencadeiam um aumento rápido na concentração de ABA, em média 40 vezes maior, promovendo assim o fechamento rápido dos estômatos (LIMA FILHO *et al.*, 2009), e geralmente essa resposta da videira ao ABA ocorre em horas (SERRA *et al.*, 2014).

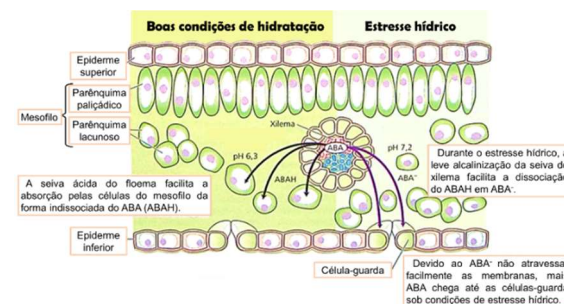
Por conta disso, o ABA vem sendo referenciado na literatura como um antitranspirante, devido ao seu potencial em reduzir perdas d'água pelas plantas em situações de estresse hídrico (KATHPALIA & BHATLA, 2018). No entanto, podem ocorrer diferenças significativas nas respostas estomáticas em função do porta-enxerto empregado, devido a capacidade de produção do ABA ser parcialmente determinadas por sua genética (DAYER *et al.*, 2019).

Apesar de seu papel reconhecido de indução do fechamento dos estômatos em situações de estresse hídrico, para Giovannini (2014), o ABA também atua na videira em condições normais, através da iniciação do processo de maturação da uva, à medida que aumenta a sua concentração nos frutos em sintonia com a redução das auxinas. Dessa forma, o ABA normalmente

é biossintetizado a partir de B-caroteno presente em folhas adultas, no entanto, em situações de déficit hídrico ou sob outros estresses abióticos, é sintetizado nas raízes sendo transportado através do xilema rapidamente para as folhas, e induzindo assim o fechamento estomático, que permite a videira regular sua perda de água e reduzir o crescimento de suas folhas (SCHACHTMAN & GOODGER, 2008; GIOVANNINI, 2014; KELLER, 2015; KATHPALIA & BHATLA, 2018; DAYER *et al.*, 2019).

O transporte do ABA nas videiras em situação de estresse hídrico ocorre via xilema, que simultaneamente sofre normalmente uma alteração no pH da seiva do xilema (SCHACHTMAN & GOODGER, 2008; TSEGAY *et al.*, 2014). Esta alcalinização de seu pH atua sinergicamente com o ABA, interferindo na sua distribuição nas folhas da planta, favorecendo a produção da forma dissociada do ABA, que dificulta a travessia na membrana e reduz a sua absorção pelas células do mesofilo, propiciando assim, um aumento na quantidade de ABA que alcança as células guarda e conseqüentemente aprimorando o fechamento estomático induzido pelo ácido (TAIZ & ZIEGER, 2004; SCHACHTMAN & GOODGER, 2008), conforme pode ser visualizado na (Figura 7).

Figura 7 – pH da seiva do xilema sob estresse hídrico. Fonte: Adaptado de Taiz e Zieger (2004).

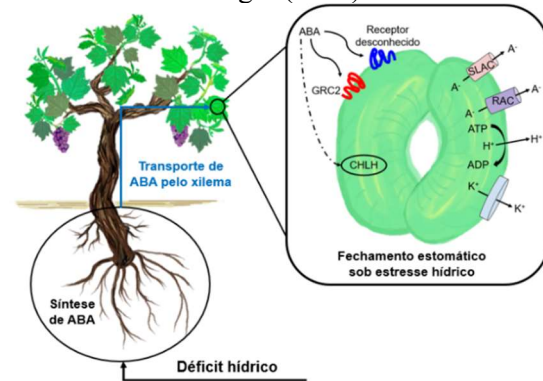


Os fitoormônios atuam inicialmente ao nível das membranas plasmáticas, onde

existem proteínas receptoras de ABA nas células-guardas tanto intracelulares quanto extracelulares (TAIZ *et al.*, 2017). Schachtman & Goodger (2008), destacam a importância de receptores ligados à membrana plasmática como o GCR2 (receptor acoplado à proteína G2) dentre outros ainda desconhecidos, e de receptores intracelulares como o CHLH localizado no cloroplasto (subunidade H da protoporfirina-IX quelatase de magnésio), que são importantes na transdução das concentrações aumentadas de ABA nos apoplastos, ocasionando o fechamento estomático quando as células-guardas identificam o ABA.

O ABA causa uma despolarização da membrana plasmática da célula-guarda, que seria causada pelo aumento de Ca^{2+} citosólico (TAIZ *et al.*, 2017). Dessa forma quando o fechamento estomático é induzido pelo ABA, um grande número de canais de íons é regulado por sinais de Ca^{2+} . O ABA então induz o fechamento estomático através da abertura dos canais aniônicos, lento e rápido presentes na membrana plasmática das células-guardas, permitindo o efluxo de Cl^- das células-guardas, além disso, também inibe a bomba H^+ e abre ainda mais os canais de K^+ , possibilitando que saiam das células-guardas, ocasionando a perda de íons (ânions e cátions) (SCHACHTMAN & GOODGER, 2008; KATHPALIA & BHATLA, 2018). E esta redução na concentração de solutos nas células-guardas é seguida pela perda de água, para as células subsidiárias, fechando assim os estômatos (KATHPALIA & BHATLA, 2018), conforme pode ser visualizado de forma esquematizada na (Figura 8).

Figura 8 – Fechamento hidroativo dos estômatos sob estresse hídrico. Sendo A- (ânions), SLAC (canal aniônico lento) e RAC (canal aniônico rápido). Fonte: Adaptado de Schachtman e Goodger (2008).



4.4. Potencial osmótico

As plantas como as videiras, são compostas principalmente por água que atua como solvente para solutos orgânicos e inorgânicos (KELLER, 2015). A osmose é considerada como um processo biológico no qual as moléculas de solvente se deslocam através de membrana semipermeável, controlada tanto pela concentração quanto pelo gradiente de pressão, no qual o solvente se desloca da célula vegetal com menor concentração de soluto para a célula com maior concentração de soluto aumentando assim a sua pressão de turgor (KELLER, 2015; KATHPALIA & BHATLA, 2018). Essa tensão provocada pela presença de solutos em uma célula nas moléculas de água ao redor da célula, é denominada potencial osmótico (KELLER, 2015).

Dessa forma, esse tipo especial de difusão mantém a taxa de crescimento, desenvolvimento e turgidez das células vegetais através da osmorregulação, pois à medida que as células perdem água para a atmosfera, principalmente através dos poros estomáticos, vão recebendo, por osmose, mais água das células adjacentes, até atingirem os vasos que contêm água livre induzindo um déficit nas raízes. Isso ocasiona um rápido ajuste osmótico, e auxilia o restabelecimento da pressão de turgor que leva a captação de mais água do

solo pelas raízes, estabelecendo um gradiente hídrico entre a atmosfera e o sistema de condução de seiva da videira, e permite a manutenção do alongamento celular (MAGALHÃES FILHO *et al.*, 2008; GIOVANNINI, 2014; KELLER, 2015; KATHPALIA & BHATLA, 2018).

Normalmente o ajuste osmótico nas videiras, quando sob estresse hídrico, pode ocorrer em horas, induzindo o acúmulo de solutos (CHAVES *et al.*, 2010), e reduzindo o potencial osmótico nas raízes da videira, atraindo assim água para as células, e possibilitando a absorção de água e a pressão do turgor celular (SERRA *et al.*, 2014; KELLER, 2015). Dessa forma, a tolerância à seca com baixo potencial hídrico da planta envolve a tolerância à dessecação e a manutenção do turgor, principalmente por ajuste osmótico, restringindo a produção de ABA pelas raízes (SERRA *et al.*, 2014).

4.5. Osmorreguladores

De acordo com Keller (2015), o crescimento da videira é extremamente sensível a reduções no potencial hídrico. No entanto, a sua taxa de osmose pode ser aumentada pela adição de substâncias osmoticamente ativas, conhecidas como osmorreguladores, que envolvem solutos inorgânicos retirados do substrato e ou solutos orgânicos sintetizados pela própria planta, tais como a sacarose, o potássio, o cálcio e a prolina (SERRA *et al.*, 2014; KELLER, 2015; KATHPALIA & BHATLA, 2018). Dentre estes osmorreguladores, a prolina é um exemplo, pois trata-se de um aminoácido bastante estudado nas videiras por conta de sua relação com o estresse hídrico nas plantas (GIOVANNINI, 2014). De acordo com Keller (2015), durante o estresse hídrico, grande parte da síntese de prolina resulta da glutamina produzida pela forma GS1 da glutamina sintetase nas células companheiras do floema. Dessa forma, quando a planta encontra-se sob situações de estresse hídrico a prolina por ser

altamente solúvel, é acumulada no citoplasma em níveis elevados, sem interromper o metabolismo da planta, possibilitando assim, manter em equilíbrio o potencial hídrico dentro da célula vegetal e a pressão de turgor durante os períodos de seca (KELLER, 2015; TAIZ *et al.*, 2017).

4.6. Condutividade hidráulica

Os severos déficits hídricos nas videiras, provocam respostas mais drásticas, tais como a abscisão de folhas e, em casos graves a embolia (DAYER *et al.*, 2019). Ocasionalmente por respostas físicas tais como a condutividade hidráulica, que para Schachtman & Goodger (2008), demonstraram ter mais significado durante condições severas de déficits hídricos, enquanto os sinais químicos desempenham uma maior importância em estágios iniciais do estresse.

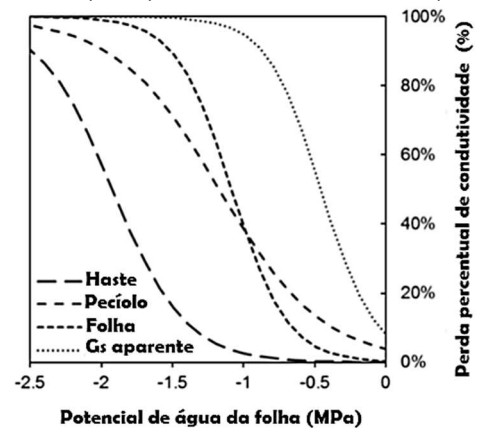
Nas plantas o sistema hidráulico encontra-se localizado na interface entre a água disponível no solo e a atmosfera (CHARRIER *et al.*, 2016). Apesar da sinalização hidráulica ser um mecanismo bastante discutido, segundo Zhang *et al.*, (2016), ainda é pouco estudado nas videiras. No entanto, sabe-se que reduções na condutividade hidráulica das raízes levam a reduções no turgor e potencial d'água das folhas. Conforme foi observado por Serra *et al.*, (2014), que os porta-enxertos mais vigorosos, conferem um maior crescimento da copa e conseqüente demandam mais água, parecem estar balanceados por ajustes na condutividade hidráulica de suas raízes, por meio de suas raízes finas e maior área de alcance.

O aumento da resistência ao fluxo d'água provoca alterações na resistência em vários órgãos das videiras tais como nas raízes, caule, ramos, pecíolos e folhas, controlados pelo fechamento estomático e perda de condutividade hidráulica do xilema (CHARRIER *et al.*, 2016). Devido ao grande calibre dos vasos do xilema, quando comparado com o seu caule e outras espécies, o que acaba favorecendo a

cavitação sob potenciais inferiores a -1MPa, gerando assim o colapso da tensão da coluna de água e o preenchimento do vaso ou traqueídeos com ar (SERRA *et al.*, 2014; TAIZ *et al.*, 2017; KATHPALIA & BHATLA, 2018).

Os efeitos da cavitação são mais evidentes em órgãos distais produzidos anualmente como as folhas, pecíolos e raízes finas, que são mais vulneráveis à embolia, por meio deste mecanismo, permite as videiras se protegerem o máximo possível de embolias na proximidade de seus órgãos vitais, como hastes e o caule considerados perenes, impedindo assim que sofram perdas mais severas (SERRA *et al.*, 2014; CHARRIER *et al.*, 2016; TRAMONTINI & LOVISOLO, 2016; DAYER *et al.*, 2019). De acordo com Charrier *et al.*, (2016), a progressão da mortalidade foliar reflete o aumento da embolia foliar e peciolar, conforme pode ser observado na (Figura 9), a perda percentual de condutividade hidráulica nos órgãos das videiras, à medida que aumenta a tensão ocasionada pelo estresse hídrico.

Figura 9 - Perda percentual de condutividade hidráulica (%) na *Vitis vinifera* em suas hastes, pecíolos, folhas e a condutância estomática aparente (Gs) em função do potencial da água nas folhas (MPa). Fonte: Charrier *et al.*, (2016).



Para Serra *et al.*, (2014), a maior condutividade hidráulica está associada aos porta-enxertos mais tolerantes à seca, devido a menor ocorrência de embolização dos seus vasos. Desta forma, algumas cultivares de porta-enxertos são menos propensas a cavitarem do que outras, devido à crescente elasticidade de suas paredes celulares sob condições de estresse hídrico, assim como, por sua sensibilidade diferencial ao ABA. Também se observa um aumento da suberização radicular sob estresse hídrico, reduzindo assim a condutância hidráulica total do sistema radicular (TRAMONTINI & LOVISOLO, 2016; DAYER *et al.*, 2019).

CONCLUSÕES

Frente as projeções das mudanças climáticas e o seu significativo impacto negativo no setor vitivinícola, a compreensão dos principais mecanismos envolvidos na adaptação dos porta-enxertos de videira ao déficit hídrico, tais como, o osmótico nas raízes, os sinais químicos envolvidos no controle de perda de água e

físicos relacionados à condutância estomática, podem auxiliar programas de melhoramento genético de porta-enxertos. Através da identificação de parâmetros secundários que podem ser usados para realizar a seleção assistida em materiais promissores, por se tratar de uma característica de herança complexa.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão de bolsa de mestrado à primeira autora.

REFERÊNCIAS

ALBUQUERQUE, T. C. S. Videira (*Vitis* sp). In: CASTRO, P. R. C.; KLUGE, R. A. (Coord.). **Ecofisiologia de fruteiras: abacateiro, aceroleira, macieira, pereira e videira**. Piracicaba: Agronômica Ceres, 2003, p. 93-119. Disponível em <<https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/139052>>. Acesso em abril 2020.

ALSINA, M. M. *et al.* Seasonal changes of whole root system conductance by a drought-tolerant grape root system. **Journal of Experimental Botany**, USA, v.62, n.1, p. 99-109, 2011. Doi: 10.1093/jxb/erq247.

ASHRAF, M. Inducing drought tolerance in plants: recent advances. **Biotechnology advance**, v.28, n.1, p. 169-183, 2010. Doi: 10.1016/j.biotechadv.2009.11.005.

AUDEGUIN, L. *et al.* **Pl@ntGrape**: le catalogue des vignes cultivées en France. Montpellier, France: IFV – INRA – Montpellier SupAgro, 2020. Disponível em <<http://plantgrape.plantnet-project.org/en/porte-greffe/>>. Acesso em setembro 2020.

BASSOI, L.H. *et al.* **Interrupções da irrigação no período de maturação da uva cv Itália**. Petrolina: Embrapa-CPATSA, 5p, 1999. Disponível em <<https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/131605>>. Acesso em maio 2020.

BETTIGA, L.J. *et al.* **Wine grape varieties in Califórnia**. Califórnia: UCANR Publications, 188p, 2003.

BRANCADORO, L. *et al.* I nuovi portainnesti della serie M a 20onfront con altri in commercio. In Scienza A, FAILLA, O. & ESPEN, L. (Eds). **Innovative strategies for the selection of new rootstocks of vines**, Verona: L'Informatore Agrario, p. 25-58, 2014.

CAMARGO, U.A. Porta-enxerto e cultivares. Embrapa Uva e Vinho, Bento Gonçalves, **Sistema de produção 2**, 2003. Disponível em <<https://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Uva/UvaAmericanaHibridaClimaTemperado/cultivar.htm>>. Acesso em maio 2020.

CARBONNEAU, A. The early selection of grapevine rootstocks for resistance to drought conditions. **Am. J. Enol. Vitic. 36**: 195-198, 1985.

CASSEL, D.K. & NIELSEN, D.R. Field capacity and available water capacity. In: KLUTE, A. (Eds) **Methods of soil analysis**. Physical and mineralogical methods. 2nd ed., SSSA, Madison, p. 901-926, 1986.

CHAVES, M.M. *et al.* Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. **Annals Appl. Biol. 1**: 661-676, 2010.

CHAVES, M.M. *et al.* Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology 30**: 239-264, 2003.

CHARRIER, G. *et al.* Evidence for hydraulic vulnerability segmentation and lack of xylem refilling under tension. **Plant Physiol 172**: 1657-1668, 2016.

COLMAN, E.A. A laboratory procedure for determining the field capacity of soils. **Soil Science** **63**: 277-283, 1947.

DANE, J.H. & HOPMANS, J.W. Water retention and storage. In: DANE, J.H. & TOPP, G.C. (eds). **Methods of soil analysis: physical methods**. American Society of America, Madison, p. 671-720, 2002.

DAYER, S. *et al.* Response and Recovery of Grapevine to Water Deficit: From Genes to Physiology. In: CANTU, D. & WALKER, M. (Eds.) **The Grape Genome**. Compendium of Plant Genomes. Springer, Switzerland, p. 223-245, 2019.

DE SOUZA, B.M. & FONSECA, E.M.B. Aproveitamento de resíduos de vinificação na produção de novos materiais com aplicação tecnológica. **Scientia**, v. 10, n. 31, 2020.

DOUGHERTY, P.H. Introduction to the geographical study of viticulture and wine production. In Dougherty, Percy H (eds) **The Geography of Wine: Regions, Terroir and Technique**. Springer, Netherlands, p. 3-36, 2012.

FAO - Food and Agriculture Organization of the United Nations. **Crop information: grape**. 2020. Disponível em <<http://www.fao.org/land-water/databases-and-software/crop-information/grape/en/>>. Acesso em março 2020.

FERNÁNDEZ-CANO, L.H. & TOGORES, J.H. **Tratado de viticultura**. Ediciones Mundi prensa, Madrid, 1031p, 2011.

FORT, K. *et al.* Early measures of drought tolerance in four grape rootstocks. **J. Amer. Soc. Hort. Sci.** **1**: 36-46, 2017.

FRAGA, H. *et al.* An overview of climate change impacts on European viticulture. **Food Energy Security** **1**: 94-110, 2013.

FRANKS, P.J. & BEERLING, D.J. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **106**: 10343-10347, 2009.

FREGONI, M. *et al.* Evaluation précoce de la résistance des porte-greffes à la sécheresse. In : POUGET, R. & DOAZAN, J.P. (eds.) **Proceedings of the II^e Symposium International sur l'Amélioration de la Vigne Bordeaux, 14- 18 Juin 1977**. INRA, Paris, p. 287-96, 1978.

GIOVANNINI, E. **Manual de viticultura**. Bookman, Porto Alegre, 264p, 2014.

GOLDAMMER, T. Wine Grape Rootstocks In: GOLDAMMER, T. (Ed.) **Grape Grower's Handbook: a guide to viticulture for wine production**. Apex Publishers, Virginia, p. 25-34, 2018.

HALL, A. & JONES, G.V. Effect of potential atmospheric warming on temperature-based indices describing Australian wine grape growing conditions. **Aust.J. Grape Wine Res.** **15**: 97-119, 2009.

HERNANDES, J.L. *et al.* **Uso de porta-enxertos: Tecnologia simples e fundamental na cultura da videira**. Jundiaí, SP: Instituto Agrônomo de Campinas, 19p, 2011.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2020) **Levantamento Sistemático da Produção Agrícola**. Disponível em <<https://sidra.ibge.gov.br/tabela/1618#resultado>>. Acesso em janeiro 2020.

IFV - Institut Français de la Vigne et du Vin **Catalogue des variétés et clones de vigne cultivés en France**. 2007. Disponível em <<https://www.vignevin-occitanie.com/fiches-pratiques/cepages-et-porte-greffes-utilises-dans-le-sud-ouest/>>. Acesso em junho 2020.

JACKSON, D.I. & LOMBARD, P.B. Environmental and management practices affecting grape composition and wine quality-a review. **American Journal of Enology and Viticulture** **44**: 409-430, 1993.

JONES, G.V. *et al.* Climate, grapes, and wine: structure and suitability in a variable and changing climate In: DOUGHERTY, P.H. (Eds.) **The Geography of Wine**: regions, terroir and technique. Springer, Netherlands, p. 109-36, 2012.

JONES, G.V. Grapevines in a changing environment: a global perspective. In: GERÓS, H.; CHAVES, M.M.; GIL, H.M.; DELROT, S. (Eds) **Grapevine in a changing environment**: a molecular and ecophysiological perspective. John Wiley & Sons, UK, p. 23-34, 2016.

JONES, G.V. & WEBB, L.B. Climate change, viticulture, and wine: challenges and opportunities. **Journal of Wine Research** **21**: 103-106, 2010.

JONES, G.V. *et al.* Climate change and global wine quality. **Clim. Change** **73**: 319-343, 2005.

KATHPALIA, R. & BHATLA, S.C. Plant Water Relations. In: BHATLA, S.C. & LAL, M.A. (Eds) **Plant physiology, development and metabolism**. Springer, Singapore, p. 3-36p, 2018.

KELLER, M. **The science of grapevines**: anatomy and physiology. 2nd ed., Academic press, San Diego, 509p, 2015.

KIST, B.B. *et al.* **Anuário Brasileiro de Horti e Fruti 2019**. Editora Gazeta Santa Cruz, Santa Cruz do Sul, 96p. 2019.

LEÃO, P.C.D.S. *et al.* Rootstocks for the new seedless table grape 'BRS Vitória' under tropical semi-arid conditions of São Francisco Valley. **Ciência e Agrotecnologia**, **44**: 2-8, 2020a.

LEÃO, P.C.D.S. *et al.* Yield components of the new seedless table grape 'BRS Ísis' as affected by the rootstock under semi-arid tropical conditions. **Scientia Horticulturae**, **263**: 109-114, 2020b.

LEÃO, P.C.S. & SILVA, D.J. Cultivo da videira no Semiárido brasileiro. In: Pio, R. (Ed.) **Cultivo de fruteiras de clima temperado em regiões subtropicais e tropicais**. UFLA, Lavras, p. 578-618, 2014.

LEÃO, P.C.S. **Cultivo da videira**. 2nd ed. Embrapa Semi-Árido, Petrolina, Sistemas de Produção, 2010. Disponível em <http://www.cpatas.embrapa.br:8080/sistema_producao/spuva/cultivares.html>. Acesso em maio 2020.

LEÃO, P.C.S. *et al.* Produção e características físico-químicas dos frutos de novas cultivares de uvas de mesa sobre diferentes porta-enxertos no Vale do Submédio São Francisco. In: **Proceedings of the XXIV Congresso brasileiro de fruticultura**, 24. SBF, São Luis, 1-7p, 2016.

LIMA FILHO, J.M.P. Aspectos fisiológicos. In: SOARES, J.M. & LEÃO, P.C.S. (Eds.) **A vitivinicultura no Semiárido Brasileiro**. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, Embrapa Semi-Árido, Petrolina, p. 73-108, 2009.

MAGALHÃES FILHO, J.R. *et al.* Deficiência hídrica, trocas gasosas e crescimento de raízes em laranjeira 'Valência' sobre dois tipos de porta-enxerto. **Bragantia** **67**: 75-82, 2008.

MALHEIRO, A.C. *et al.* European viticulture geography in a changing climate. **Climate Research** **43**: 163–177, 2010.

MANDELLI, F. *et al.* Uva em clima temperado. In: MONTEIRO, J.E.B.A. (Ed.) **Agrometeorologia dos cultivos: o fator meteorológico na produção agrícola**. INMET, Brasília, p. 503-515, 2009.

MARGUERIT, E. *et al.* Le porte-greffe, outil original et pertinent d'adaptation au changement climatique. In: **Proceedings of the 10 Journée Technique du Conseil Interprofessionnel du Vin de Bordeaux (CIVB)**. INRAE, Bordeaux, p. 1-4, 2011.

MARGUERIT, E. *et al.* Rootstock control of scion transpiration and its acclimation to water deficit are controlled by different genes. **New Phytologist**, n.194, 416–429, 2012.

MAUL, E. *et al.* **Vitis International Variety Catalogue (VIVC)**. Julius Kühn-Institut - Federal Research Centre for Cultivated Plants (JKI), Institute for Grapevine Breeding - Geilweilerhof (ZR), 2020. Disponível em <<http://www.vivc.de/>>. Acesso em abril 2020.

MOURA, M.S.B. *et al.* M Exigências climáticas. In SOARES, J.M. & LEÃO, P.C.S. (Eds.) **A vitivinicultura no Semiárido Brasileiro**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, Petrolina: Embrapa Semi-Árido, 2009. p.36-69.

NAYAK, R. *et al.* Sustainable technologies and processes adapted by fashion brands. In: **Sustainable Technologies for Fashion and Textiles**. Woodhead Publishing, 2020. p. 233-248.

NETZER, Y. *et al.* Water use and the development of seasonal crop coefficients for Superior Seedless grapevines trained to an open-gable trellis system. **Irrigation Science** **27**, 2009. 109-120p.

OIV - Organización Internacional de la Viña y el Vino (2020). **Estadísticas: informe sobre la situación de la viticultura em 2019**. Disponível em < <http://www.oiv.int/es/statistiques/recherche>>. Acesso em dezembro 2020.

OJEDA, H. *et al.* Detereminación y control del estado hídrico de la vid: efectos morfológicosy fisiológicos de la restricción hídrica en vides. **Viticultura/Enología Profesional**, n.90, 2004. p. 27-43.

OLLAT, N. *et al.* Rootstocks as a component of adaptation to environment. In: GERÓS, H.; CHAVES, M.M.; GIL, H.M. & DELROT, S. (Eds) **Grapevine in a changing environment: a molecular and ecophysiological perspective**. John Wiley & Sons, UK, 2016. p. 102-152.

PECILE, M. *et al.* **Registro nazionale delle varietà di vite**. Itália: MiPAAF, 2020. Disponível em <<http://catalog oviti.politicheagricole.it/catalogo.php>>. Acesso em agosto 2020.

PETERSON, J.C.D. *et al.* Grape rootstock breeding and their performance based on the wolpert trials in California. In: CANTU, D. & WALKER, M. (Eds) **The Grape Genome**. Compendium of Plant Genomes. Springer, Switzerland, p. 301-318, 2019.

PRINSI, B. *et al.* Root proteomic and metabolic analyses reveal specific responses to drought stress in differently tolerant grapevine rootstocks. **BMC plant biology**, n.18, 2018. 1-26p.

RIAZ, S. *et al.* Genetic diversity and parentage analysis of grape rootstocks. **Theoretical and Applied Genetics**, n.132, 2019. 1847–1860p.

ROSKOV, Y. *et al.* **Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist**. Netherlands, Species 2000, 2019. Disponível em <www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019>. Acesso em maio 2020.

SCHACHTMAN, D.P. & GOODGER, J.Q. Chemical root to shoot signalling under drought. **Trends Plant Sci.** **13**: 281-287, 2008.

SERRA, I. *et al.* The interaction between rootstocks and cultivars (*Vitis vinifera* L.) to enhance drought tolerance in grapevine. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, n.20, 2014, 1-14p.

SILVA, P.C.G. & CORREIA, R.C. Caracterização social e econômica da cultura da videira. In Leão PCS (eds) **Sistemas de Produção Embrapa: cultivo de videira**. 2nd ed., Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, Embrapa Semi Árido, Petrolina, 2016.

SILVA, M.A. *et al.* Melhoramento para eficiência no uso da água. In: FRITSCHÉ-NETO, R. & BORÉM, A. (Eds.) **Melhoramento de plantas para condições de estresses abióticos**. Suprema, Visconde do Rio Branco, 2011, p.126-149.

SMART, D.R. Grapevine rooting patterns: a comprehensive analysis and a review. **Am. J. Enol. Vitic.**, n.57, 2006, 89-104p.

SOARES, J.M. & COSTA, F.F. Irrigação. In: SOARES, J.M. & LEÃO, P.C.S. (Eds.) **A vitivinicultura no Semiárido Brasileiro**. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, Embrapa Semi-Árido, Petrolina, 2009, p.351-427.

SOUZA, C. R. *et al.* Trocas gasosas de mudas de videira, obtidas por dois porta-enxertos, submetidas à deficiência hídrica. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, n.36, 2001, 1221-1230p.

SOUZA, C. R. de *et al.*, Water deficit responses of field-grown Pinot noir mediated by rootstock genotypes in a cool climate region. **OENO One**, v. 56, n. 2, p. 136-148, 2022.

TAIZ, L. & ZIEGER, E. **Fisiologia vegetal**. Artmed, Porto Alegre, 2004, 723 p.

TAIZ, L. *et al.* **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. Porto Alegre: Artmed Editora, 6.ed., 2017, 888 p.

THIS, P. *et al.* Historical origins and genetic diversity of wine grapes. **Trends in Genetics**, n.22. 2006, 511-519p.

TONIETTO, J. & CARBONNEAU, A. A multicriteria climatic classification system for grape-growing regions worldwide. **Agricultural and forest meteorology**, n.124, 2004, 81-97p.

TRAMONTINI, S. & LOVISOLO, C. Embolism formation and removal in grapevines: a phenomenon affecting hydraulics and transpiration upon water stress. In: GERÓS, H.; CHAVES, M.M.; GIL, H.M.; DELROT, S. (Eds.) **Grapevine in a changing environment: a molecular and ecophysiological perspective**. UK: John Wiley & Sons, 2016, p. 185 – 200.

TROPICOS - Missouri Botanical Garden. *Vitis* spp. Missouri, Shaw Boulevard, 2020. Disponível em <<http://www.tropicos.org/Name/2710604>>. Acesso em março 2020.

TSEGAY, D. *et al.* Responses of grapevine rootstocks to drought stress. **International Journal of Plant Physiology and Biochemistry**, n.6, 2014, 1-6p.

VILLA, P. **Cultivar la vid**. Editorial de Vecchi, USA, 2018, 160p.

WALKER, M.A. *et al.* Grape Taxonomy and Germplasm. In: CANTU, D. & WALKER, M. (Eds.). **The grape genome**. Springer, Switzerland, 2019, p. 25-38.

ZARROUK, O. *et al.* Drought and water management in Mediterranean vineyards In: Gerós, H.; Chaves, M.M.; Gil, H.M.; Delrot, S. (Eds.) **Grapevine in a changing environment: a molecular and ecophysiological perspective**. UK: John Wiley & Sons, 2016, p. 67 – 88.

ZHANG, L. *et al.* The influence of grapevine rootstocks on scion growth and drought resistance. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v.28, 2016, 143-157p.