

SISTEMA RADICAL DE LA VID: IMPORTANCIA Y PRINCIPALES FACTORES QUE LO AFECTAN

Ignacio Serra Stepke¹ y Victoria Carey²

¹Departamento de Producción Vegetal, Facultad Agronomía, Universidad de Concepción; ²Department of Viticulture and Oenology, Faculty of Agrisciences, University of Stellenbosch

Introducción

El rendimiento de la vid en términos de cantidad y calidad de la cosecha está determinado por el *terroir*, el cual es definido como las múltiples interacciones entre clima, propiedades físico-químicas del suelo y las características del cultivar de vid, todas ellas modificadas por la actividad humana (Vaudour, 2002). De acuerdo a un trabajo realizado por Van Leeuwen *et al.* (2004), quienes estudiaron simultáneamente los efectos de los principales componentes del terroir en el desarrollo de la vid y la composición de las bayas, la influencia del clima es el que ejerce un mayor efecto en la mayoría de los parámetros estudiados, seguido por el suelo y el cultivar. Sin embargo, en una determinada área con el mismo mesoclima, el efecto del suelo es altamente relevante, ejerciendo una gran influencia en el crecimiento de la vid (Saayman, 1977). Si se consideran las zonas vitícolas a nivel mundial, es posible constatar que los viñedos están establecidos en un amplio rango de suelos, lo que determina la existencia de numerosas interacciones suelo-raíz.

Es también importante considerar que debido a los cambios climáticos a largo plazo, aparentemente asociados con altas temperaturas y menores precipitaciones, factores como la eficiencia del uso del agua y la selección de sectores para nuevas plantaciones, son asuntos que cobran cada vez más importancia en la vitivinicultura. En este contexto, es de esperar que el sistema radical cobre una mayor relevancia. A pesar de la conocida importancia de las raíces, poco se sabe acerca de ellas en comparación con el amplio espectro de literatura acerca del dosel, situación que se explica principalmente por las dificultades inherentes a los estudios subterráneos. En general, es posible clasificar la investigación realizada en raíces de plantas leñosas dentro de dos categorías principales: fisiología de la raíz y ecología de la raíz. La fisiología de la raíz cubre principalmente aspectos relacionados con el estudio de los procesos fisiológicos en las raíces, mientras que la ecología de raíces investiga la influencia de los factores ambientales en el desarrollo de los sistemas radicales (Young, 1990). En el presente manuscrito se hará una revisión de las principales funciones del sistema radical en la planta de vid y los factores que la afectan con especial atención a los factores edáficos y de manejo del dosel.

Sistema radical

La morfología del sistema radical es determinada por códigos genéticos y atenuada por las condiciones ambientales históricas y contemporáneas (Smucker, 1993). En general, el término sistema radical es utilizado en vez de referirse a raíces individuales, debido al hecho que las raíces presentan menor variabilidad morfológica que las hojas y es probable que los sistemas de raíces hayan sido el foco de la selección natural en vez de raíces individuales, lo que significa que la arquitectura es más importante que la morfología (Fitter, 1987). La mayor parte de las raíces se encuentran en el primer metro de suelo, sin embargo excepcionalmente se pueden encontrar a profundidades de 6 m (Seguin, 1972). El sistema radical está formado por una estructura principal de raíces (6-100 mm de diámetro), las cuales usualmente se encuentran a una profundidad de 30 cm a 35 cm desde la superficie del suelo, y raíces más pequeñas permanentes (2-6 mm de diámetro), las cuales derivan de esta estructura principal y crecen ya sea en forma horizontal o hacia abajo. Estas raíces se van ramificando produciendo de esta manera las raíces absorbentes, las cuales son efímeras y son continuamente reemplazadas por nuevas raíces laterales (Mullins *et al.*, 1992). El crecimiento lateral de raíces es caracterizado por un crecimiento de primer y segundo año. Al inicio de cada temporada de crecimiento, las raíces que sobreviven el invierno desarrollan nuevas raíces absorbentes a partir de varios puntos de crecimiento. Cada raíz joven es caracterizada por regiones distintivas anatómicamente y funcionalmente, las cuales existen únicamente en relación con el punto de crecimiento, ya que ellas son etapas de transición a la madurez (zona de conducción). El crecimiento del segundo año de las raíces incluye la reanudación de la división y la elongación celular en la zona apical de las raíces que sobrevivieron el invierno, lo cual produce nuevas raíces absorbentes jóvenes y la expansión radial de las raíces persistentes. Nuevas raíces laterales a veces se desarrollan a partir de raíces viejas a mediados del verano, especialmente si las raíces viejas han sido cortadas (Pratt, 1974).

El sistema radical no es uniforme, ya que está formado por diferentes raíces con disímiles estados de diferenciación (Mapfumo & Aspinall, 1994) que desde el punto de vista anatómico y fisiológico son distintas, aún cuando tengan un tamaño similar. Al respecto, (Wells & Eissenstat 2003) encontraron heterogeneidad en las raíces finas (<1-2 mm en diámetro) en términos de morfología, anatomía, fisiología e historial de vida, situación que puede influenciar su habilidad de absorber agua y nutrientes. Adicionalmente, el sistema radical no es estático y el envejecimiento de las raíces modifica su funcionamiento. Las zonas apicales de la raíz exhiben las mayores tasas de absorción de nutrientes y muestran un rápido descenso de esta capacidad con la edad (Wells & Eissenstat, 2003), específicamente en el caso de la absorción de nitratos, la tasa a la cual declina es del 50% después de un día (Volder *et al.*, 2005). Estudios realizados en Sudáfrica (clima Mediterráneo) mostraron que la formación de nuevas raíces alcanza un máximo en floración y en el período posterior a la cosecha (Van Zyl, 1984). Sin embargo, un estudio realizado en Nueva York, Estados Unidos, mostró la ausencia de un máximo de nuevas raíces en otoño, lo cual se explica por la relativa corta temporada que termina abruptamente inmediatamente después de la cosecha en comparación con otras zonas vitícolas (Comas *et al.*, 2005). No obstante, para ambos casos el crecimiento secundario y engrosamiento de las raíces ocurre a través de toda la temporada (Mullins *et al.*, 1992).

Funciones de las raíces

El sistema radical está involucrado en varias funciones: absorción de agua y nutrientes, soporte estructural de la planta, almacenamiento (Fitter, 1987) y síntesis de fitohormonas (Davies *et al.*, 2005; Dodd, 2005; Jiang & Hartung, 2008), las cuales están ligadas a procesos de señalización desde las raíces hacia los brotes. Debido a la importancia de la absorción de agua y los procesos de señalización de las raíces para la fisiología de la vid, estos dos factores serán analizados con mayor detalle.

Absorción de agua

El movimiento del agua desde el suelo a la vid se realiza a través de las raíces y es dependiente del potencial de agua en el suelo, el cual debe ser mayor a -0.1 MPa. La absorción de agua es cada vez más difícil a medida que el contenido de agua en el suelo va disminuyendo. La mayor pérdida de agua desde la planta es vía transpiración a través de los estomas, por lo que cuando la planta pierde agua desde las hojas su potencial de agua se reduce. La pérdida de agua desde las hojas por la transpiración es la fuerza que dirige la absorción de agua desde el suelo. La disminución en el potencial de agua en la hoja establece un gradiente en el potencial de agua entre la hoja y el suelo lo cual hace que el agua pase a través de las raíces (Mullins *et al.*, 1992). Mapfumo & Aspinall (1994), en un estudio utilizando raíces de vides de 212 días de edad crecidas en macetero y las raíces jóvenes de vides de 20 años de edad establecidas en el campo, sugirieron que el flujo de agua hacia las raíces no se realiza únicamente a través de las zonas apicales, sino que también se produce a través de las zonas basales de la raíz, las cuales están altamente suberizadas pero cuentan con vasos xilemáticos más desarrollados.

Señalización desde las raíces hacia los brotes

La interrelación entre el sistema radical y el dosel es mediado por el proceso de señalización desde las raíces hacia los brotes donde las moléculas de señalización (sin considerar agua y nutrientes) son suplementadas por las raíces y su rol predominante es la regulación del crecimiento del brote y el uso del agua (Dodd, 2005). During & Dry (1995) encontraron que la osmoregulación (la acumulación de solutos debido al estrés hídrico) en las raíces y la mantención de un estado hídrico positivo en las raíces bajo condiciones de déficit hídrico en el suelo, tiene una influencia positiva en el intercambio gaseoso realizado por las hojas. Estos autores especularon que debido a la osmoregulación, las raíces podrían reducir su sensibilidad como sensores y por lo tanto dificultar la producción de moléculas de señalización por las raíces tales como ácido abscísico (ABA). Algunas moléculas que le han sido adscritos un rol como moléculas de señalización por raíces son: ABA, ácido aminociclopropano carboxílico (ACC), citoquininas (CKs), giberelinas y nitratos (Dodd, 2005). Por causa de la compleja naturaleza de la señalización a larga distancia, todavía existen dudas acerca de los procesos exactos que ocurren en la planta. La relevancia del sistema radical en la fisiología de la vid es tal que una limitación en su crecimiento o en su funcionamiento afectará el crecimiento aéreo de la planta. Una restricción en el volumen de raíces conduce al desarrollo de un tronco más

pequeño, brotes más pequeños, menor área foliar y menor tasa fotosintética (Wang *et al.*, 2001), e inclusive estudios recientes muestran que una limitación en el crecimiento de las raíces afecta la asimilación de carbono de la planta y que este efecto es de carácter inmediato (Smart *et al.*, 2006a). Es posible, por lo tanto, esperar diferencias en la maduración de las bayas de vides del mismo cultivar pero con disímiles estados de desarrollo del sistema radical, aún cuando estén sobre el mismo portainjerto.

Factores edáficos que influyen el crecimiento de raíces

Las propiedades del suelo son divididas en físicas y químicas. Las primeras afectan la entrada, almacenaje y drenaje del agua a través del suelo, la aireación, el crecimiento de las raíces y la probabilidad de que el suelo sea sujeto a erosión y cómo reaccionará ante las operaciones de labranza. Las últimas influyen el estatus nutricional de la vid y también las condiciones físicas del suelo, y por tanto los regímenes hídricos (Maschmedt, 2005). Por lo tanto el efecto del suelo en el funcionamiento de la vid es complejo, debido a su efecto en varios aspectos como la nutrición mineral de la vid, la absorción de agua, profundidad de las raíces y temperatura en la zona de las raíces (Van Leeuwen & Seguin, 2006). Raíces vigorosas y profundas son el resultado de una continua entrega de agua y nutrientes (Gladstones, 1992), lo cual permite un óptimo desarrollo del dosel.

La distribución de las raíces en el perfil de suelo es influenciada por las características edáficas y las prácticas culturales (Mullins *et al.*, 1992). Recientemente una revisión bibliográfica y análisis de la información disponible en distribución vertical y horizontal de especies e híbridos de *Vitis* creciendo en diversos tipos de suelos, concluyó que las propiedades de suelo, como la presencia de capas de suelo impermeables a la penetración de raíces, la pedregosidad y la presencia de lentejones de grava tienen una mayor influencia en la penetración en profundidad de las raíces que el genotipo, incluso en suelos profundos y fértiles (Smart *et al.*, 2006b). Las raíces crecen en respuesta a la disponibilidad en la entrega de agua, y al contrario, se espera una limitación en suelos y horizontes de suelo mal drenados, con una alta resistencia a la penetración y suelos que presenten mayores valores de densidad en masa (Morlat & Jacquet, 1993). Actualmente, es sabido que un simple estrés o la combinación de varios estreses físicos en la planta debido a condiciones del suelo pueden limitar la elongación de las raíces (para una revisión, refiérase a (Bengough *et al.*, 2006), y que los efectos físicos de la sequía en el crecimiento de las raíces son debido a los múltiples factores y no únicamente a la falta de agua. Estos otros factores incluyen la interacción con factores como calor, enfermedades, resistencia del suelo, situación de un nivel bajo de nutrientes e incluso hipoxia (Whitmore & Whalley, 2009).

Textura y estructura del suelo

La textura del suelo es una medida de las proporciones relativas de las partículas de arena, limo y arcilla en el suelo. Es una de las propiedades del suelo más importantes debido a su influencia en la retención de nutrientes, erodabilidad y capacidad de retención de agua

(Maschmedt, 2005). Por ejemplo, un suelo con una textura muy arenosa y un bajo nivel de materia orgánica puede inducir un crecimiento mínimo de raíces debido a la excesiva rapidez con que se pierde el agua en el suelo (Morlat & Jacquet, 1993). La textura del suelo influye la profundización de las raíces así como su distribución vertical (Nagarajah, 1987). (Morlat & Jacquet 1993), luego de analizar varios tipos de suelo del valle de Loire en Francia, encontraron que la diferenciación textural tiene un efecto negativo en el crecimiento de las raíces, mientras que un mayor porcentaje de arcilla presenta un efecto favorable. Sin embargo, es posible que exista un nivel de arcilla sobre el cual la resistencia del suelo a la penetración es aumentada a tal grado que la penetración de la raíces se vería afectada negativamente. En un estudio realizado en terroirs vitícolas en Stellenbosch, Sudáfrica, se encontró que un suelo “pesado” (contenido de arcilla mayor a 25%), especialmente en el subsuelo, fue relacionado con un crecimiento vegetativo reducido debido a menor crecimiento de raíces (Carey *et al.*, 2008).

(Maschmedt 2005) define friabilidad del suelo como la facilidad con que los materiales del suelo se desmenuzan y retienen esta condición en su conjunto. Es un atributo complejo y está relacionado con el tamaño de partícula (textura), la disposición de las partículas y el espacio entre ellas (estructura), y la naturaleza de unión entre las partículas (influenciada por la materia orgánica, óxidos, carbonatos, etc.). La cal agrícola y la materia orgánica mejoran la friabilidad, mientras que la sodicidad la afecta negativamente. La friabilidad influye la tasa de movimiento del agua y del aire a través del suelo y, de manera similar, la facilidad con la cual las raíces pueden penetrar el suelo y la eficiencia de la labranza. Por lo tanto, entre más friable el suelo mejor será el desarrollo subterráneo de la vid.

Composición química del suelo y pH

La composición química del suelo afecta no sólo la nutrición de la vid, sino también las condiciones físicas del suelo y por lo tanto los regímenes de humedad (Maschmedt, 2005). Por tanto, el crecimiento de raíces y su desarrollo se pueden ver también afectados. Una alta concentración de Cu en el suelo disminuye el crecimiento de raíces (Toselli *et al.*, 2009); condiciones salinas afectan negativamente el transporte de agua (Shani *et al.*, 1993); y las condiciones de suelos ácidos alteran la toma de nutrientes por las raíces (Conradie, 1988). (Kirchhof *et al.* 1991) encontraron que, bajo condiciones químicas edáficas favorables, el crecimiento de las raíces puede ser disminuido por otros factores, como parámetros físicos del suelo, pero bajo condiciones ácidas del suelo (pH (KCl) menor a 4,5) un pH bajo o alto dominan como factores limitantes. Por otro lado, el desarrollo de las raíces incluyendo la producción de raíces, su longitud, longevidad y mortalidad puede ser plástico en respuesta a la disponibilidad de recursos del suelo (Pregitzer *et al.*, 1993). Finalmente, es importante mencionar la complejidad de las interacciones entre las propiedades del suelo y el sistema radical. A modo de ejemplo, si consideramos la disponibilidad y absorción del nutriente K se debe tomar en cuenta, por un lado, factores edáficos como la textura del suelo, mineralogía de las arcillas, capacidad de intercambio catiónico (CIC), pH del suelo, humedad del suelo, aireación del suelo, temperatura del suelo, y la cantidad de K en el suelo y subsuelo. Es también necesario tomar en cuenta las partículas de arcilla en el suelo y la mineralogía de las

arcillas del suelo, las cuales influyen indirectamente la disponibilidad de K impactando la CIC y la capacidad de retención de agua del suelo. Por el otro lado, se debe considerar la profundidad del sistema radical (Sipiora *et al.*, 2005), la distribución y el funcionamiento de las raíces.

Temperatura del suelo

La temperatura del suelo afecta el crecimiento de los componentes del sistema radical, la iniciación y ramificación, la orientación y dirección del crecimiento y la tasa de renovación de las raíces. A medida que el calentamiento por el sol avanza hacia abajo durante la temporada de crecimiento, progresivamente capas más profundas de suelo pasan a ser aptas para el crecimiento de las raíces. La temperatura del suelo generalmente limita tanto la expansión del sistema radical como su proliferación, particularmente temprano en la temporada de crecimiento (Kaspar & Bland, 1992). Sin embargo, el efecto de la temperatura del suelo en la respiración de las raíces está relacionado con la disponibilidad de N. La temperatura del suelo controla fundamentalmente la variación estacional en la respiración de las raíces dentro de un mismo lugar, mientras que la tasa de mineralización neta de N y las concentraciones asociadas de N en el tejido de las raíces, influyen el patrón de la respiración de las raíces entre lugares separados geográficamente (Zogg *et al.*, 1996).

Rol del riego en el crecimiento de las raíces y su distribución

El riego es una herramienta altamente relevante para el viticultor ya que mediante ella puede modificar el vigor de la vid, el rendimiento, la composición de la baya (Ojeda *et al.* 2002; Roby *et al.*, 2004) y la calidad del vino (Myburgh, 2006). La disponibilidad de agua ejerce un gran impacto en el crecimiento de las raíces (Morlat & Jacquet, 1993). Al modificar el momento y la intensidad del estrés hídrico es posible alterar el crecimiento de las raíces. El crecimiento de las raíces puede ser disminuido por un estrés severo, sin embargo un estrés moderado puede aumentarlo (Van Zyl, 1984). Adicionalmente, la distribución de las raíces puede ser alterada por el tipo de riego. En un estudio que involucró la conversión de vides desde riego por aspersión a riego por goteo (Soar & Loveys, 2007), se concluyó que este cambio resultó en un incremento significativo en la masa total de raíces bajo la línea de gateros, particularmente 25-50 cm. bajo la superficie. Sin embargo, este estudio también muestra que las raíces fueron influenciadas diferencialmente por la historia de riego de acuerdo a su clase de diámetro. Bajo el riego por goteo, el mayor incremento en la densidad de raíces ocurrió con raíces con una clase de diámetro entre 1-4 mm de diámetro. Las vides establecidas bajo aspersores y subsecuentemente convertidas a riego por goteo tuvieron un sistema radical significativamente mayor que las vides que se mantuvieron bajo riego por aspersión. No obstante, existen otros estudios (Basso *et al.*, 2003; Sipiora *et al.*, 2005) que indican que bajo ciertas condiciones el riego o los sistemas de riego no tienen un efecto significativo en el crecimiento de las raíces y su distribución. En algunos casos la explicación para la falta de respuesta del crecimiento de raíces al riego puede estar relacionado con la textura del suelo, como por ejemplo en casos donde un suelo profundo con una textura media provee grandes reservas de agua disponible para la planta y de ese modo limita una respuesta rápida a la estrategia de riego (Van Zyl, 1984).

Rol del manejo del dosel y el sistema de conducción en el crecimiento de las raíces

La cantidad de producción anual de raíces puede ser afectada por la demanda de carbohidratos desde los órganos sumideros en competencia. Altos rendimientos en la cosecha generalmente conllevan a una reducción en el crecimiento de las raíces. Una poda limitada y el riego también pueden conllevar a una mayor producción de raíces. La producción de raíces también puede ser afectada por la fotosíntesis de la planta, la cual a su vez puede ser afectada por la interceptación de luz y el área foliar (Eissenstat, 2007). (Comas *et al.* 2005), en un estudio a largo plazo, encontraron que los tratamientos con podas severas produjeron menores raíces finas, aún cuando la influencia debida a la poda puede variar ligada a las condiciones climáticas anuales (Anderson *et al.*, 2003). (McLean *et al.* 1992) observaron un aumento en la densidad de raíces con la remoción de racimos, mientras que otro estudio incluso mostró una influencia de la carga de fruta en la actividad de las raíces, reportando una disminución en la respiración de las raíces finas y de la absorción de ^{15}N en vides con una mayor carga de fruta en comparación con una menor carga (Morinaga *et al.*, 2000). En el caso de la defoliación, la influencia no es tan clara, con una relativa baja influencia (Hunter *et al.*, 1995,) un ligero aumento de las raíces finas debido a la remoción de los brotes laterales o feminelas realizado a partir del estado de tamaño de arveja de las bayas (Serra, 2010) y en otros casos con un efecto significativo en el incremento de la densidad de raíces, especialmente con defoliaciones tardías (Hunter & Le Roux, 1992). El efecto de la defoliación en el crecimiento de las raíces puede ser rápido cuando éste existe. Eissenstat & Duncan (1992) encontraron que la remoción parcial del dosel en un huerto subtropical siempreverde de naranja dulce causó una disminución en el crecimiento de raíces en el período de una o dos semanas, lo cual lleva al supuesto que los fotosintatos u otros compuestos producidos activamente en las hojas por la fotosíntesis en curso directamente afectan los procesos de las raíces.

Los sistemas de conducción influyen la producción de raíces en general y además la producción de los distintos tipos de raíces (Slavtcheva & Pourtchev, 2007). Los sistemas de conducción que permiten un mayor tamaño de dosel incrementarán el sistema radical, principalmente debido a un incremento en la densidad de raíces, específicamente de las raíces finas (Archer *et al.*, 1988). Hunter & Volschenk (2001), en un estudio en el cual un sistema de conducción vertical fue convertido de manera que aumentara al doble la longitud original de cordón ya sea removiendo vides alternadas o implementando el sistema de conducción Lira, el sistema radical fue aumentado al doble en el primer caso, mientras que en el último caso se mantuvo igual que para las vides sin convertir. Estos autores encontraron que la expansión del sistema radical ocurrió cuando tanto el crecimiento aéreo como el volumen de la planta subterráneo fue incrementado, mientras que una mayor eficiencia del sistema radical fue evidente cuando la proporción entre la longitud del cordón y el volumen de raíces fue incrementada. Al prevenir la compensación por el sistema radical, el vigor individual de los brotes fue disminuido y se promovió un crecimiento balanceado y condiciones de microclima mejores para la maduración de las bayas. El marco de plantación también puede afectar el crecimiento de las raíces. Hunter (2000) encontró que la distancia entre hileras tiene un efecto principal en las condiciones del suelo, mientras que la distancia en la hilera tiene un efecto dominante en el crecimiento subterráneo. Las mayores densidades de raíces de vides

espaciadas a menor distancia contribuyeron a un mayor rendimiento de las vides por metro cuadrado de superficie de suelo.

Conclusiones

La absorción de agua y la señalización desde las raíces hacia los brotes se encuentran entre las funciones más importantes de las raíces debido a su influencia en la fotosíntesis. Al respecto, la disponibilidad de agua en el suelo juega un rol clave en conjunto con el crecimiento de las raíces y su funcionamiento. El porcentaje de arcilla en el suelo es considerado favorable hasta cierto umbral, a partir del cual pasa a ser negativo, y el pH del suelo puede ser un factor limitante clave para la raíz en el subsuelo bajo las condiciones de suelos ácidos. Debido a la compleja interacción entre los órganos aéreos y el sistema radical (a través de la señalización a larga distancia y la demanda de carbohidratos por órganos sumideros en competencia), el efecto del manejo de dosel en el crecimiento de las raíces y su desarrollo es difícil de predecir. El potencial efecto del manejo del dosel será sobre la producción anual de raíces e influirá principalmente en la cantidad de raíces finas. El crecimiento de las raíces puede ser afectado principalmente por una limitación en la profundización de las raíces, cambios en la densidad de raíces y modificaciones de la proporción de raíces finas y raíces gruesas. La importancia del estudio de los factores edáficos que influyen el desarrollo del sistema radical de la vid como parte de los estudios de terroir es claro cuando se considera el importante rol que las condiciones del suelo juegan en determinar el crecimiento de las raíces y su distribución y la importante interrelación entre el crecimiento aéreo y el subterráneo, como ha sido demostrado en esta revisión de la investigación existente en estos tópicos.

Agradecimientos. Department of Viticulture and Oenology, Stellenbosch University, Winetech, Ministerio de Educación a través del Programa MECESUP2.

Bibliografía

- Anderson, L.J., Comas, L.H., Lakso, A.N. & Eissenstat, D.M. 2003. Multiple risk factors in root survivorship: a 4-year study in Concord grape. *New Phytologist* **158**, 489-501.
- Archer, E., Swanepoel, J.J. & Strauss, H.C. 1988. Effect of plant spacing and trellising systems on grapevine root distribution. In: Van Zyl, J.L. (ed.). *The grapevine root and its environment*. Technical Communication No. 215. Department of Agriculture and Water Supply: Pretoria. pp. 74-87.
- Basso, L.H., Hopmans, J.W., Jorge, I.A.C., Alencar, C.M. & Silva, J.A.M. 2003. Grapevine root distribution in drip and microsprinkler irrigation. *Scientia Agricola* **60** (2), 377-387.
- Bengough, A.G., Bransby, M.F., Hans, J., McKenna, S.J., Roberts, T.J. & Valentine, T.A. 2006. Root responses to soil physical conditions; growth dynamics from field to cell. *Journal of Experimental Botany* **57** (2), 437-447.

- Carey, V.A., Archer, E., Barbeau, G. & Saayman, D. 2008. Viticultural terroirs in Stellenbosch, South Africa. II. The interaction of Cabernet-Sauvignon and Sauvignon blanc with environment. *J. Int. Sci. Vigne Vin* **42** (4), 185-201.
- Comas, L.H., Anderson, L.J., Dunst, R.M., Lakso, A.N. & Eissenstat, D.M. 2005. Canopy and environmental control of root dynamics in a long-term study of Concord grape. *New Phytologist* **167**, 829-840.
- Conradie, W.J. 1988. Effect of soil acidity on grapevine root growth and the role of roots as a source of nutrient reserves. In: Van Zyl, J.L. (ed.). The grapevine root and its environment. Technical Communication No. 215. Department of Agriculture and Water Supply: Pretoria. pp. 16-29.
- Davies, W.J., Kudoyarova, G. & Hartung, W. 2005. Long-distance ABA signalling and its relation to other signalling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought. *J. Plant Growth Regul.* **24**, 285-295.
- Dodd, I.C. 2005. Root-to-shoot signalling: assessing the roles of "up" in the up and down world of long-distance signalling in *planta*. *Plant and Soil* **274**, 251-270.
- During, H. & Dry, P.R. 1995. Osmoregulation in water stressed roots: responses of leaf conductance and photosynthesis. *Vitis* **34** (1), 15-17.
- Eissenstat, D.M. & Duncan, L.W. 1992. Root growth and carbohydrate responses in bearing citrus trees following partial canopy removal. *Tree Physiology* **10**, 245-257.
- Eissenstat, D.M. 2007. Dinamica di crescita delle radici nelle colture da frutto. *Italus Hortus* **14** (1), 1-8.
- Fitter, A.H. 1987. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytologist* **106**, 61-77.
- Gladstones, J. 1992. Viticulture and environment. Winetitles: Adelaide.
- Hunter, J.J. & Le Roux, D.J. 1992. The effect of partial defoliation on development and distribution of roots of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon grafted onto rootstock 99 Richter. *Am. J. Enol. Vitic.* **43** (1), 71-78.
- Hunter, J.J., Ruffner, H.P., Volschenk, C.G. & Le Roux, D.J. 1995. Partial defoliation of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon/99 Richter: effect on root growth, canopy efficiency, grape composition, and wine quality. *Am. J. Enol. Vitic.* **46** (3), 306-314.
- Hunter, J.J. 2000. Plant spacing effects on root growth and dry matter partitioning of *Vitis vinifera* L. cv. Pinot noir/99 Richter and implications for soil utilization. *Acta Hort* **526**, 63-74.
- Hunter, J.J. & Volschenk, C.G. 2001. Effect of altered canopy:root volume ratio on grapevine growth compensation. *S. Afr. J. Enol. Vitic.* **22** (1), 27-30.
- Jiang, F. & Hartung, W. 2008. Long-distance signalling of abscisic acid (ABA): the factors regulating the intensity of the ABA signal. *Journal of Experimental Botany* **59** (1), 37-43.
- Kaspar, T.C. & Bland, W.L. 1992. Soil temperature and root growth. *Soil Science* **154** (4), 290-299.
- Kirchhof, G., Blackwell, J. & Smart, R.E. 1991. Growth of vineyard roots into segmentally ameliorated acidic subsoils. *Plant and Soil* **134**, 121-126.
- Mapfumo, E. & Aspinall, D. 1994. Anatomical changes of grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Shiraz) roots related to radial resistance to water movement. *Aust. J. Plant Physiol.* **21**, 437-447.

- Maschmedt, D.J. 2005. Soils and Australian viticulture. In: Coombe, B.G. and Dry, P.R. (eds). *Viticulture*, Vol. 1, Resources. Winetitles: Adelaide.
- McLean, M., Howell, G.S. & Smucker, A.J.M. 1992. A minirhizotron system for *in situ* root observation studies of Seyval grapevines. *Am. J. Enol. Vitic.* **43** (1), 87-89.
- Morinaga, K., Yakushiji, H. & Koshita, Y. 2000. Effect of fruit load levels on root activity, vegetative growth and sugar accumulation in berries of grapevine. *Acta Hort.* **512**, 121-128.
- Morlat, R. & Jacquet, A. 1993. The soil effects on the grapevine root system in several vineyards of the Loire valley (France). *Vitis* **32**, 35-42.
- Mullins, M.G., Bouquet, A. & Williams, L.E. 1992. *Biology of the grapevine*. Ed. Michael G. Mullins. Cambridge University Press: Cambridge, UK.
- Myburgh, P.A. 2006. Juice and wine quality responses of *Vitis vinifera* L. cvs Sauvignon blanc and Chenin blanc to timing of irrigation during berry ripening in the coastal region of South Africa. *S. Afr. J. Enol. Vitic.* **27** (1), 1-7.
- Nagarajah, S. 1987. Effects of soil texture on the rooting patterns of Thompson Seedless vines on own roots and on Ramsey rootstock in irrigated vineyards. *Am. J. Enol. Vitic.* **38** (1), 54-59.
- Ojeda, H., Andary, C., Kraeva, E., Carbonneau, A. & Deloire, A. 2002. Influence of pre- and postveraison water deficit on synthesis and concentration of skin phenolic compounds during berry growth of *Vitis vinifera* cv. Shiraz. *Am. J. Enol. Vitic.* **53** (4), 261-267.
- Pratt, Ch. 1974. Vegetative anatomy of cultivated grapes-a review. *Amer. J. Enol. Vitic.* **25** (3), 131-150.
- Pregitzer, K., Hendrick, R. & Fogel, R. 1993. The demography of fine roots in response to patches of water and nitrogen. *New Phytol.* **125**, 575-580.
- Roby, G., Harbertson, J.F., Adams, D.A. & Matthews, M.A. 2004. Berry size and vine water deficits as factors in winegrape composition: anthocyanins and tannins. *Australian Journal of Grape and Wine Research* **10**, 100-107.
- Saayman, D., 1977. The effect of soil and climate on wine quality. In: Proc. Int. Symp. Quality of the Vintage, 14-21 February, Cape Town, South Africa. Pp. 197-208.
- Seguin, M.G. 1972. Répartition dans l'espace du système racinaire de la vigne. *Comptes rendus des seances de l'academie des sciences* **274** (D), 2178-2180.
- Serra, I. 2010. Influence of soil parameters and canopy structure on root growth and distribution. M.Sc. Agric Thesis, University of Stellenbosch. 82pp.
- Shani, U., Waisel, Y., Eshel, A., Xue, S. & Ziv, G. 1993. Response to salinity of grapevine plants with split root systems. *New Phytologist* **124**, 695-701.
- Sipiora, M.J., Anderson, M.M. Matthews, M.A. 2005. A role of irrigation in managing vine potassium status on a clay soil. Soil environment and vine mineral nutrition. *American Society for Enology and Viticulture* 1-9.
- Slavtcheva, T. & Pourtchev, P. 2007. Effect of training on root system development of cv. Merlot grapevines. *Acta Hort. (ISHS)* **754**, 221-226.
- Smart, D.R., Breazeale, A., & Zufferey, V. 2006a. Physiological changes in plant hydraulics induced by partial root removal of irrigated grapevine (*Vitis vinifera* cv. Syrah). *Am. J. Enol.* **57** (2), 201-209.
- Smart, D.R., Schwass, E., Lakso, A. & Morano, L. 2006b. Grapevine rooting patterns: a comprehensive analysis and a review. *Am. J. Enol.* **57** (1), 89-104.

- Smucker, A.J.M. 1993. Soil environmental modifications of root dynamics and measurement. *Annu. Rev. Phytopathol.* **31**, 191-216.
- Soar, C.J. & Loveys, B.R. 2007. The effect of changing patterns in soil-moisture availability on grapevine root distribution, and viticultural implications for converting full-cover irrigation into a point-source irrigation system. *Australian Journal of Grape and Wine Research* **13**, 1-13.
- Toselli, M., Baldi, E., Marcolini, G., Malaguti, D., Quartieri, M., Sorrenti, G. & Marangoni, B. 2009. Response of potted grapevines to increasing soil copper concentration. *Australian Journal of Grape and Wine Research* **15**, 85-92.
- Van Leeuwen, C., Friant, P., Choné, X., Tregoat, O., Kondouras, S. & Dubourdieu, D. 2004. Influence of climate, soil and cultivar on Terroir. *Am. J. Enol.* **55** (3), 207-217.
- Van Leeuwen, C. & Seguin, G. 2006. The concept of terroir in viticulture. *Journal of Wine Research* **17** (1), 1-10.
- Van Zyl, J.L. 1984. Response of Colombar grapevines to irrigation as regards quality aspects and growth. *S. Afr. J. Enol. Vitic.* **5** (1), 19-28.
- Vaudour, E. 2002. The quality of grapes and wine in relation to geography: notions of *Terroir* at various scales. *Journal of Wine Research* **13** (2), 117-141.
- Volder, A., Smart, D.R., Bloom, A.J. & Eissenstat, D.M. 2005. Rapid decline in nitrate uptake and respiration with age in fine lateral roots of grape: implications for root efficiency and competitive effectiveness. *New Phytologist* **165**, 493-502.
- Wang, S., Okamoto, G., Hirano, K., Lu, J. & Zhan, C. 2001. Effects of restricted rooting volume in vine growth and berry development of Kyoho grapevines. *Am. J. Enol.* **52** (3), 248-253.
- Wells, C.E. & Eissenstat, D.M., 2003. Beyond the roots of young seedlings: the influence of age and order on fine root physiology. *J. Plant Growth Regul.* **21**, 324-334.
- Whitmore, A.P. & Whalley, W.R. 2009. Physical effects of soil drying on roots and crop growth. *Journal of Experimental Botany* **60** (10), 2845-2857.
- Young, E. 1990. Woody plant root physiology, growth, and development: introduction to the colloquium. *Hortscience* **25** (3), 258-259.
- Zogg, G.P., Zak, D.R., Burton, A.J. & Pregitzer, K.S. 1996. Fine root respiration in northern hardwood forests in relation to temperature and nitrogen availability. *Tree Physiology* **16**, 719-725.