

## LOS COMPUESTOS FENÓLICOS DE LA UVA

Hernán OJEDA

Ing. Agr., M.S., Dr. Técnico de la Estación Experimental Agropecuaria Mendoza del INTA Mendoza, Argentina (de 1993 a 2003). Actualmente en INRA Unité Expérimentale de Pech Rouge, 11430 GRUISSAN, France.

### RESUMEN

Los polifenoles son constituyentes fundamentales del mundo vegetal. Se encuentran en todos los órganos de las plantas, desde las raíces a los frutos, en variadas formas de estructuras químicas.

En la uva, los fenoles juegan un rol importante en la calidad, y la manera por la cual estas sustancias son transformadas durante la vinificación influye directa o indirectamente sobre la característica de los vinos, confiriéndoles una gran parte de su estructura, su color y de sus propiedades sensoriales.

El estudio de los compuestos fenólicos de la uva ha sido una vieja preocupación de los investigadores cuyos primeros aportes decisivos se deben al enólogo francés Ribéreau-Gayon en la década del 60. En los últimos años, los polifenoles de los vinos han sido sujeto de un creciente interés debido a sus propiedades antioxidantes y sus potenciales efectos sobre la salud humana.

Los compuestos fenólicos se clasifican en no flavonoides y flavonoides. Cada cepaje tiene una composición polifenólica determinada pero está fuertemente condicionada por factores agronómicos o ambientales (Carbonneau et al. 1978; Cheynier et al. 1998). En esta revisión bibliográfica veremos, en líneas generales, algunas características de los diferentes compuestos fenólicos, sus contenidos en uvas y vinos, la influencia de los factores agronómicos y ambientales sobre esta composición, y los efectos sobre la salud humana.

### ABSTRACT

Polyphenols are essential constituents of the vegetal world. They can be found in every plant organ, from roots to fruits, with different chemical structures. In terms of the grape quality, phenols play an important role. The way in which their transformation occurs during vinification has a direct or indirect effect on wine characteristics since they provide wines with most of their structure, color and sensorial properties. Phenological compounds of grapes has been a traditional field of study among researchers. French enologist Ribéreau-Gayon's findings were the first turning point in the 1960s. In recent years, wine polyphenols have become a topic of growing interest due to their antioxidant properties and potential benefits to human health. Phenological compounds can be classified in non-flavonoids and flavonoids. Each stock has a determined polyphenolic composition but it is highly conditioned by agronomic or environmental factors (Carbonneau et al. 1978; Cheynier et al. 1998). In this bibliographic review, some of the characteristics of the different phenological compounds, their presence in grapes and wines, the influence of agronomic and environmental factors in this composition, and the effects on human health will be addressed in general terms.



---

**Palabras Claves:** Polifenoles, Compuestos Fenólicos, Ácidos Fenoles  
Flavonoides, Antocianos, Taninos

**Key Words:** Polyphenols, Phenolic compounds, Phenolic acids, Flavonoids,  
Anthocyanins, Tannins

## NO FLAVONOIDES

Bajo esta denominación encontramos generalmente los ácidos fenoles (benzoico y cinámico) y otros derivados fenólicos como los estilbenos.

### Ácidos Fenoles

Los ácidos cinámicos son principalmente los ácidos hidroxicinámicos bajo la forma de ésteres del ácido tartárico (Cheynier *et al.* 1998) (Figura 1).

Los más importantes son los ácidos Cafeico, Ferúlico y p-Cumárico que en la uva se encuentran en las vacuolas de las células de la película (u hollejo) y en la pulpa. Las proporciones son de 2 a 100 veces más elevadas en el hollejo que en la pulpa según el cepaje. Su concentración disminuye durante el desarrollo de la baya y se estabiliza a la madurez (Romeyer *et al.* 1983). El contenido de esos derivados, expresados en porcentaje de la suma de los tres ésteres, es constante y puede servir de criterio taxonómico (Boursiquot *et al.* 1986).

En vinos, el ácido cafeico está en concentraciones relativamente bajas tanto en tintos (5-13 mg/L) como en blancos (1-4 mg/L) (Frankel *et al.* 1995). Proviene de la hidrólisis del ácido caftárico proceso que depende del nivel de exposición al sol de la uva (Price 1994).

Ghiselli y colaboradores (1998) reportaron, en un vino tinto italiano, concentraciones de ácido cafeico de 17 mg/L, caftárico (éster) 178 mg/L, ác. ferúlico 19 mg/L, fertrarico 27 mg/L, ác. p-cumárico 22 mg/L y p-cumariltartárico 139 mg/L.

La importancia en la salud humana de estos ácidos cinámicos estaría basada en su actividad antioxidante (Rice-Evans 1997) y en su posible rol anticancerígeno (Leighton y Urquiaga 1999).

Entre los ácidos benzoicos de la uva se encuentra principalmente el ácido gálico bajo la forma de éster de flavanol (galocatequinas, epigalocatequinas) (Cheynier *et al.* 1998) (Figura 1). En vinos tintos es uno de los compuestos monoméricos más abundantes (65-165 mg/L) y en blancos varía entre 4-11 mg/L.

El ácido gálico posee importante actividad antioxidante, antimutagénica y hepatoprotectora (Leighton y Urquiaga 1999).

### Estilbenos

A esta familia de compuestos fenólicos pertenecen las fitoalexinas, sustancias sintetizadas por las plantas en respuesta a restricciones o estrés de diversa índole. En la uva se ha encontrado el resveratrol, bajo su forma trans y de su derivado glicosilado (Cheynier *et al.* 1998) (Figura 1). El resveratrol está presente en la película solamente en valores del orden de 20 µg por gramo de peso fresco en uvas maduras. Esta concentración varía según el cepaje, el Pinot Noir es particularmente rico en transresveratrol (Goldberg *et al.* 1995).

El resveratrol juega un rol importante en la resistencia de ciertas bayas de uva al ataque de enfermedades fúngicas como la "Podredumbre del racimo" (*Botrytis cinerea*) (Langkake et Pryce 1976).

Por esta acción fungicida, su presencia y niveles son muy variables según el grado de inducción de la infección.

En el vino, el contenido de resveratrol ha concitado la mayor atención. Su concentración puede variar entre 0 y 10 mg/L en vino tinto y entre 0 y 1,3 mg/L en blancos (Goldberg *et al.* 1995; Frankel *et al.* 1995).

Tiene acción antioxidante y, como compuesto purificado, se ha demostrado que tiene actividad anticarcinogénica (Jang *et al.* 1997).

---



## FLAVONOIDES

Entre los flavonoides propiamente dichos encontramos las antocianinas (malvidol, peonidol,...) que dan el color a los vinos tintos, los taninos catequinos (flavanoles o flavan3-oles) principales responsables de la astringencia y de la estructura de los vinos, y los flavanoles (quercetol, miricetol, ...) que parecen contribuir al gusto amargo (Gawel 1998).

### Antocyaninas

Las antocyaninas son los pigmentos responsables del color de los vinos tintos. Están localizadas en la vacuola de las células del hollejo y en las tres o cuatro primeras capas celulares de la hipodermis.

También están presentes en la pulpa de variedades tintoreras (*Vitis vinifera* cv. Alicante-Bouschet, Aspirant-Bouschet, Gamay Fréaux, ...).

### Taninos Catequinos (Flavan 3-Oles)

Los taninos juegan un rol importante tanto en el plano organoléptico como nutricional, fisiológico y farmacológico. Su capacidad de formar complejos con las proteínas es el origen de sus múltiples propiedades, principalmente la sensación de astringencia percibida en la cavidad bucal (Bate-Smith 1954).

Los taninos catequinos, también llamados flavanoles o flavan 3-oles, están presentes en la baya de uva al estado de monómeros y bajo formas de oligopolímeros (las proantocianinas) (Figura 1).

En la baya, los taninos catequinos están localizados principalmente en las semillas y en el hollejo.

En el hollejo, los taninos libres están localizados en el jugo vacuolar bajo forma de gránulos que aumentan de tamaño a medida que su localización es más próxima a la superficie del hollejo. Además, los taninos están ligados a las proteínas constitutivas de la cara interna de las membranas vacuolares de las células del hollejo (Amrani *et al.* 1994). Park (1995) mostró la presencia de taninos en la vacuola de ciertas células de las capas externas de la hipodermis. Durante el crecimiento de la baya de uva, ciertas células de la hipodermis se transforman en células de pulpa y sus taninos vacuolares desaparecen totalmente (Fougère-Rifot *et al.* 1996). Los taninos son sintetizados durante la primera etapa del crecimiento de la baya o "crecimiento herbáceo" y su síntesis finaliza poco después del envero (Figura 3).

Los principales taninos catequinos monómeros de la baya de uva son la (+) -catequina, la (-) epicatequina, la gallocatequina y la epigallocatequina (Souquet *et al.* 1996, Cheynier *et al.* 1998). El nombre de proantocianinas (o procianidinas) de las formas polimerizadas de los taninos catequinos proviene de su propiedad de liberar antocianidoles (o antocianinas), en medio ácido y caliente, por ruptura de las uniones intermonoméricas (Porter *et al.* 1986, Souquet *et al.* 1996, Cheynier *et al.* 1998).

Los tenores de taninos en el hollejo (expresados en mg de catequina por kg de uva) varían de 13,8 mg/kg para los monómeros, 7,2 mg/kg para los oligómeros y 312 mg/kg para los polímeros (bayas de Cabernet franc) (Souquet *et al.* 1996). Los contenidos de taninos de las semillas son siempre netamente superiores a aquellos del hollejo, ya sea de monómeros, oligómeros o polímeros.

La catequina es el compuesto fenólico monomérico más abundante en vinos tintos (120-390 mg/L).

En vinos blancos varía entre 14-46 mg/L (Frankel *et al.* 1995). Los contenidos de epicatequina son menores: 25-160 mg/L en tintos, 6-60 mg/L en blancos.

Los taninos catequinos a menudo están asociados a la astringencia de los vinos. Estos taninos, y en especial las proantocianinas (oligo-polímeros), son principalmente responsables de la astringencia de los vinos tintos mientras que los monómeros contribuyen significativamente al sabor amargo (Singleton 1992). Sin embargo la actividad (astringencia) de las proantocianinas disminuye si la



polimerización es muy elevada (Haslam 1974, Jones et al. 1976, Oh et al. 1980). El grado de polimerización de los taninos puede ser significativamente aumentado con una restricción hídrica (Ojeda 1999).

Los monómeros catequina y epicatequina tanto como sus polímeros tienen una importante capacidad antioxidante, incluso más efectiva que la vitamina E (Frankel et al. 1995).

### **Flavonoles**

Los flavonoles están presentes únicamente en el hollejo de uvas blancas y rojas. Entre las variedades rojas y blancas el contenido global de flavonoles es similar (de 10 a 100 mg/kg de uva), pero su composición es muy diferente (Cheynier y Rigaud 1986).

Entre los principales flavonoles de la baya de uva los derivados del quercetol (quercetina) son siempre predominantes; los del miricetol (miricetina) y los glucósidos del isoramnetol parecen ser específicos de los cepajes rojos (Souquet et al. 1996).

El contenido total de flavonoles en vinos tintos, considerado como la suma de quercetina y miricetina, varía entre 4,6 y 41,6 mg/L (Mc Donald et al. 1998). Estos dos compuestos se encuentran en forma libre o conjugada. La proporción de flavonoles libres varía entre un 20 a 50% del total.

La síntesis de flavonoles se produce prácticamente durante todo el crecimiento de la baya (Figura 3) y, al igual que las fitoalexinas, su contenido varía en respuesta a condiciones restrictivas o de estrés. En efecto, ciertos trabajos han mostrado que el contenido de quercetina es dependiente de la exposición al sol de las uvas (Price et al. 1995), de la fertilización nitrogenada (Keller y Hradzina 1998), del estado hídrico de la planta (Ojeda 1999) y del cepaje (Soleas et al. 1997). En cuanto a las características sensoriales, la quercetina parece ejercer un gusto amargo con una débil astringencia (Dadic y Belleau 1973).

Una propiedad importante de los flavonoles es su capacidad para actuar como fuertes copigmentos formando complejos con las antocianinas favoreciendo la disolución y la retención de éstas en el vino, lo que se traduce en un aumento del color (Boulton 1999).

Estudios epidemiológicos asocian a los flavonoles con menor mortalidad general y menor mortalidad por enfermedad coronaria.

### **Flavonas**

Las flavonas son compuestos pertenecientes a la familia de los flavonoides que han sido identificados en el hollejo de uvas blancas. Sus concentraciones varían entre 9 y 0,6 mg / kg de uva según el tipo de molécula (astilbina o engeletina), lo que representa el 5% de los compuestos fenólicos totales del hollejo de la uva (Cheynier et al. 1998).

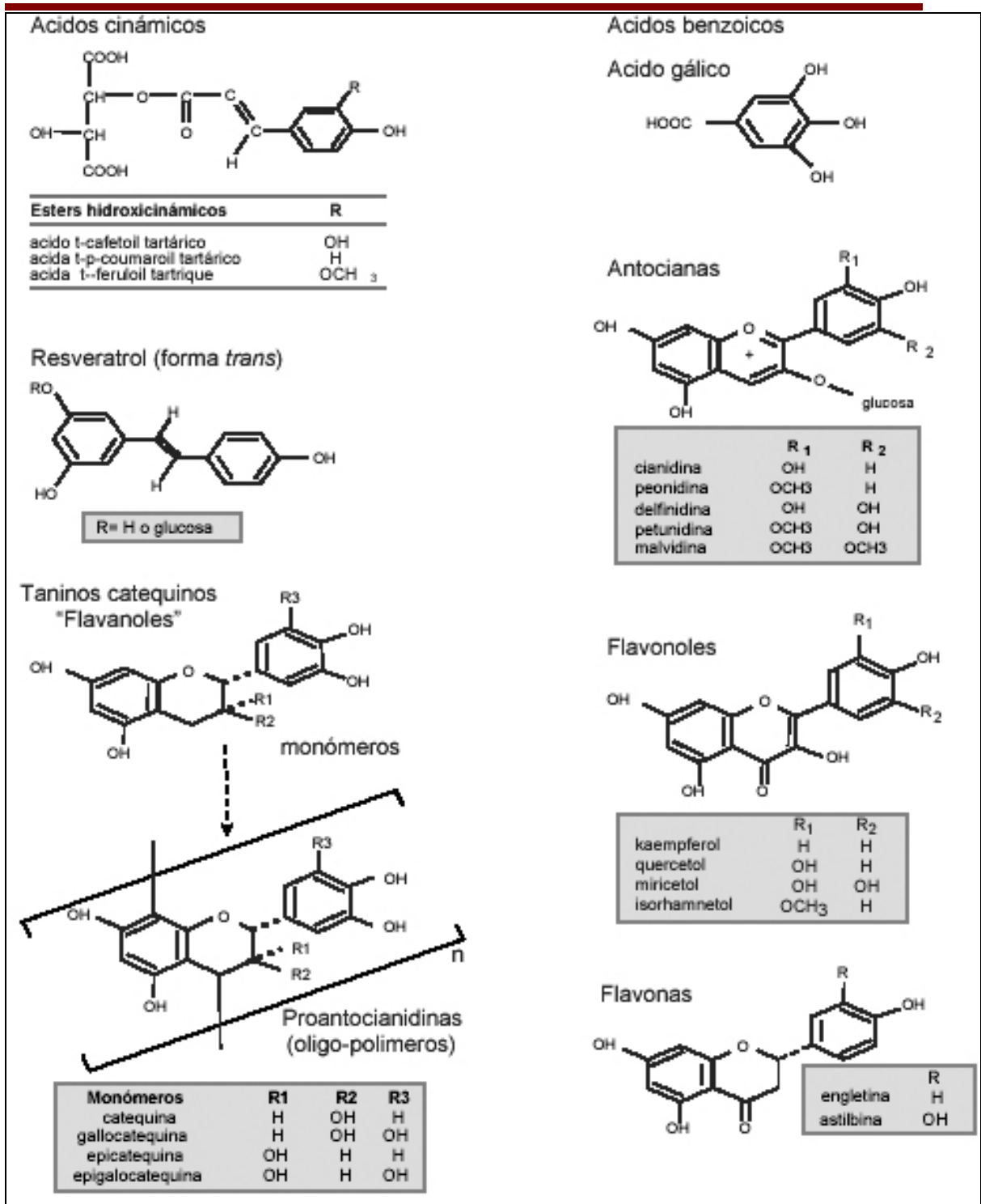


Figura 1: Estructuras químicas de los principales compuestos fenólicos (Cheynier et al. 1998).

Anthocyanes	Cabernet-Sauvignon	Merlot	Pinot noir	Syrah
3 β-D-glucoside de cyanidol	2,2 <sup>(1)</sup>	2	1,36	0,9
3 β-D-glucoside de péonidol	6,5	7	26,08	9,3
3 β-D-glucoside de delphinidol	12	9	2,7	5,7
3 β-D-glucoside de pétunidol	8,4	8,4	3,5	7,1
<b>3 β-D-glucoside de malvidol</b>	<b>36,5</b>	<b>39,9</b>	<b>66,4</b>	<b>34,5</b>
3 β-D-(6-acétyl glucoside) de cyanidol	0,5	0,2		0,2
3 β-D-(6-acétyl glucoside) de péonidol	1	1,9		2,8
3 β-D-(6-acétyl glucoside) de delphinidol	3	2		0,9
3 β-D-(6-acétyl glucoside) de pétunidol	2,4	2		1
<b>3 β-D-(6-acétyl glucoside) de malvidol</b>	<b>18,6</b>	<b>14</b>		<b>9,5</b>
3 β-D-(6- p-coumaroyl glucoside) de cyanidol	0,1	-		0,3
3 β-D-(6- p-coumaroyl glucoside) de péonidol	0,1	1,6		1,9
3 β-D-(6- p-coumaroyl glucoside) de delphinidol	0,8	-		2,5
3 β-D-(6- p-coumaroyl glucoside) de pétunidol	0,5	+		0,2
<b>3 β-D-(6- p-coumaroyl glucoside) de malvidol</b>	<b>7,2</b>	<b>12</b>		<b>22</b>
3 β-D-(6- p-cafeoyl glucoside) de malvidol	0,2	+		1,2

(<sup>1</sup>) % de antocianas totales, + = trazas

Figura 2: Distribución de las antocianas en algunas variedades de vid (Souquet et al. 1996)

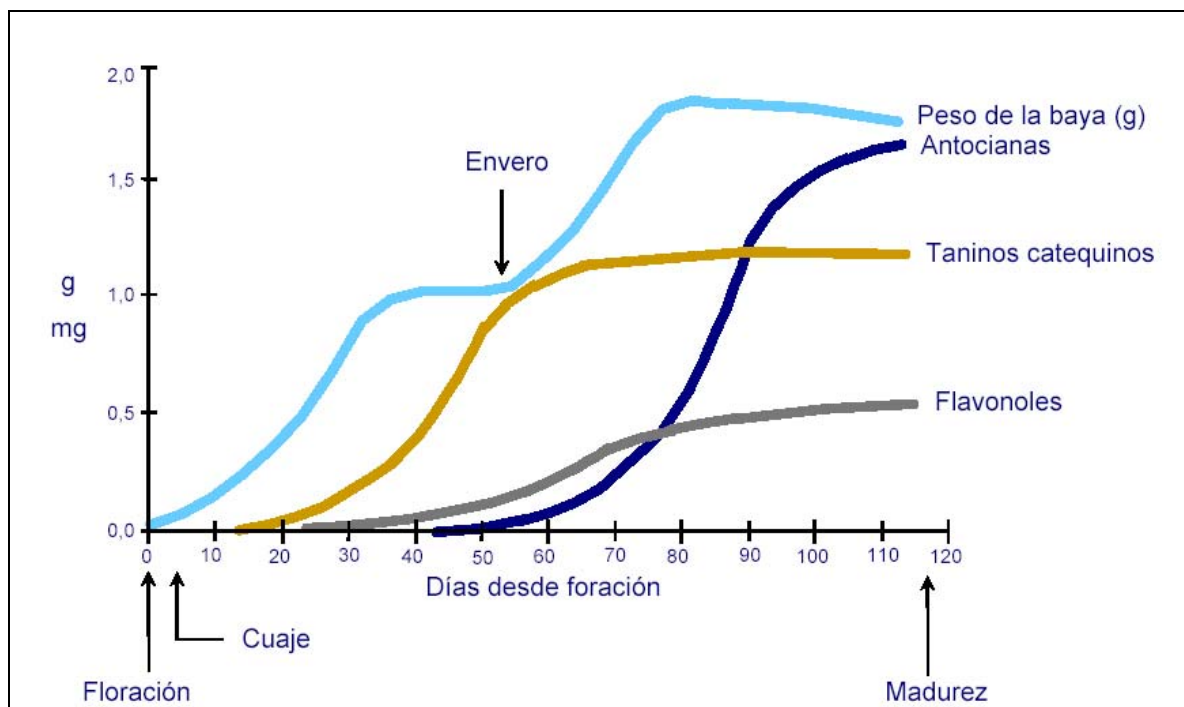


Figura 3: Evolución del contenido total de antocianas, taninos y flavonoles (en mg) durante el crecimiento de la baya de Syrah (en g) (Ojeda 1999).

### INFLUENCIA DEL MANEJO DEL VIÑEDO

Como hemos visto, la composición polifenólica depende de cada cepaje y para un celaje determinado está fuertemente condicionada por factores agronómicos o ambientales. Es decir que las diferentes prácticas de manejo del viñedo constituyen una potente herramienta para modificar los contenidos de fenoles. Diferentes sistemas de conducción, por citar un ejemplo, modifican el microclima



del racimo variando, principalmente, la luminosidad y la temperatura y estos dos factores inciden significativamente en la composición polifenólica de la uva.

La cepa y, sobre todo, la baya de uva sintetizan polifenoles como defensa ante situaciones adversas o estresantes. Esta respuesta metabólica se presenta ya sea cuando la planta es sometida a un estrés de tipo biótico, por ejemplo en respuesta al ataque de un hongo (oidio, podredumbre de racimos) o a un estrés abiótico como el que se produce por la falta de agua (estrés hídrico), la radiación ultravioleta o las variaciones de temperaturas (Deloire et al. 1998, 1999). Existe una respuesta directa sobre la biosíntesis de polifenoles que puede ser positiva o negativa según el tipo de fenol, el período durante el que se produce el estrés y la intensidad de éste (Ojeda 1999).

## EL TAMAÑO DE LA BAYA SÍNTESIS Y CONCENTRACIÓN

El tamaño final de la baya es un factor importante que determina la concentración de polifenoles a partir de la relación superficie del hollejo/volumen de pulpa. En efecto, los componentes polifenólicos se localizan principalmente en el hollejo mientras que en la pulpa se sitúan los ácidos y azúcares. La figura 4 muestra una simulación de cálculo de variaciones de diámetro y volumen de hipotéticas bayas esféricas.

En la figura 4-A podemos observar que a pequeñas variaciones de diámetro le corresponden grandes variaciones de volumen. Efectivamente, a un incremento del 100% en el diámetro de la baya le corresponde un aumento del 800% en el volumen. En la figura 4-B se observa que cuando el diámetro de la baya aumenta, la relación superficie/volumen disminuye.

Este efecto de concentración/dilución de los compuestos fenólicos sintetizados por la uva cuando, mediante una práctica de manejo del viñedo, se modifica el tamaño de la baya se puede apreciar claramente en el ejemplo de la figura 5. Una restricción hídrica precoz, antes del invierno, no modifica significativamente la síntesis de antocianinas (expresadas en mg por baya) respecto a las bayas sin restricción hídrica (Figura 5-A). Sin embargo, y como consecuencia de la reducción del tamaño de la baya, los contenidos de antocianinas por kg de uva fueron mayores en las plantas sometidas al estrés precoz que en las uvas provenientes de las plantas bien regadas (Figura 5-B). Es decir, el estrés en pre-invierno no modificó la síntesis de antocianinas pero éstas fueron concentradas al reducirse el tamaño de la baya.

Por otro lado el estrés hídrico post-invierno aumentó la síntesis de antocianinas en la baya (Figura 5-A) y la diferencia respecto a las plantas sin restricción se incrementó cuando los contenidos se expresaron por kg de uva (Figura 5-B). En este caso el estrés hídrico tardío produjo un doble efecto: por un lado aumentó la síntesis del fenol y por otro lo concentró al disminuir el tamaño de la baya.

En síntesis, todos estos estudios nos muestran que a partir de la utilización de una práctica de manejo del viñedo adecuada se puede controlar la composición fenólica de la uva de dos maneras: 1) directamente, favoreciendo la síntesis de algunos fenoles respecto a otros eligiendo el momento y la intensidad de aplicación de un estrés; 2) indirectamente, a partir del control del tamaño de la baya y por consecuencia la calidad tecnológica, aumentando la concentración de los compuestos polifenólicos de la uva.

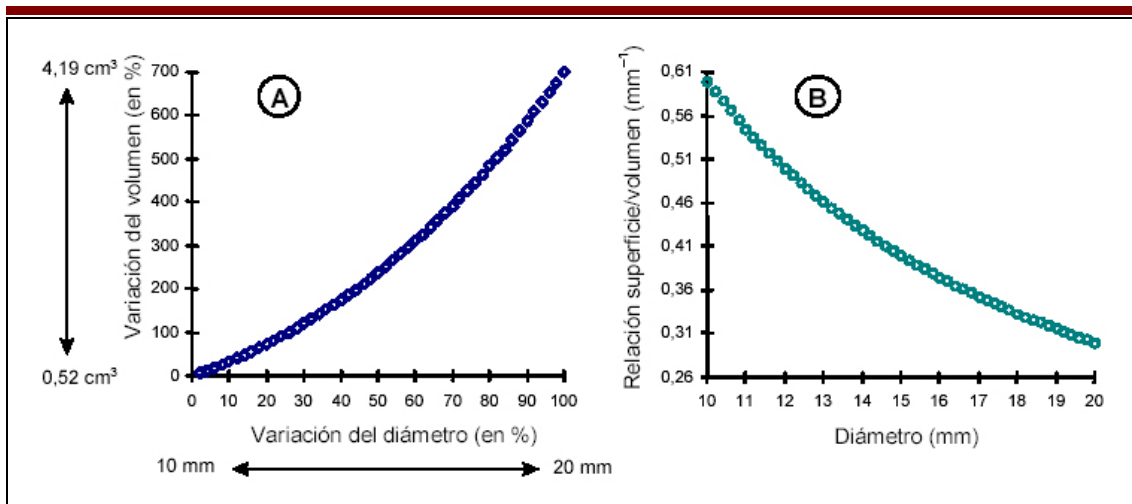


Figura 5: Contenido de antocianinas en bayas de Syrah sometidas a diferentes tipos de restricciones hídricas. A) por baya, B) por kg de uva. (Ojeda 1999).

## CONCLUSIONES

Es evidente que el perfil polifenólico de la uva y del vino es un indicador de calidad y su determinación constituye una herramienta fundamental para la caracterización de, por ejemplo, diferentes cepajes y zonas de producción, distintos clones de una variedad, para examinar los efectos de factores culturales (riego, fertilización, manejo de canopia, manejo de suelo, tratamientos fitosanitarios,...) o de procesos enológicos (maceración, microoxigenación,...). Desde el punto de vista de la salud humana ya hay evidencias suficientes que permiten aseverar el efecto beneficioso de los compuestos fenólicos de los vinos, principalmente por sus excelentes propiedades antioxidantes. Finalmente, el estudio y desarrollo del conocimiento de los diferentes compuestos fenólicos contribuye a mantener y aumentar la calidad de los vinos con el objetivo final de la promoción integral de la industria vitivinícola argentina en los mercados internos y externos.

## BIBLIOGRAFÍA

1. Amrani Joutei K., Glories Y., Mercier M. Localisation des tanins dans la pellicule de baie de raisin. *Vitis* 33: 133-138 (1994).
2. Bate-Smith E. C. Astringency in foods. *Foods* 23: 124 (1954).
3. Bavaresco L., Petegolli D., Cantú E., Fregoni M., Chiusa G., Trevisan M.. Elicitation and accumulation of stilbene phytoalexins in grapevine berries infected by *Botrytis cinerea*. *Vitis* 36:77-83 (1997).
4. Boulton R. El fenómeno de copigmentación en los vinos tintos. Seminario Internacional hacia la Enología del Siglo XXI. 3 al 7 de mayo de 1999. FCA (UNCuyo) – EEA Mendoza INTA.
5. Boursiquot J.-M., Sapis J. M., Macheix J. J. Les esters hydroxycinnamiques chez le genre *Vitis*. Essai d'application taxonomique: premiers résultats. *CR Acad Sci, Paris Série III* 302(6): 177-180 (1986).
6. Bravdo B., Hepner Y., Loinger C., Cohen S., Tabacman H. Effect of irrigation and crop level on growth, yield and wine quality of Cabernet Sauvignon. *Am. J. Enol. Vitic.* 36:132-139 (1985).
7. Brouillard R. Chemical structure of anthocyanins. En: Markakis P. (1982). *Anthocyanins as food color*, Academic Press, New York, 1-40 (1982).
8. Buttrose M. S., Hale C. T., Kliever W. M.. Effect of temperature on the composition of Cabernet Sauvignon berries. *Am. J. Enol. Vitic.* 22:71-75 (1971).
9. Carbonneau A., Casteran P., Leclair Ph.. Essai de détermination, en biologie de la plante entière, de relations essentielles entre le bioclimat naturel, la physiologie de la vigne et la composition du raisin. *Méthodologie et premiers résultats sur les systèmes de conduite. Ann. Amélior. Plantes* 28:195-221 (1978).



10. Carbonneau A. Trellising and Canopy management for Cool Climate Viticulture. Proceedings First Intern. Symp. on Cool Climate Viticulture and Enology. Oregon State University (eds). Eugene (Oregon), pp 158-174 (1984).
11. Carbonneau A., Casteran P.. Interactions "training system x soil x rootstock" with regard to vine ecophysiology, vigor, yield and red wine quality in the Bordeaux area. *Acta Horticulturae* 206:119-140 (1987).
12. Cheyrier V., Moutounet M., Sarni-Manchado P. Les composés phénoliques. In: Lavoissier Tec&Doc (eds) *Oenologie, fondements scientifiques et technologiques*. C. Flanzy, Paris, pp 124-164 (1998).
13. Cheyrier V., Rigaud J. Identification et dosage des flavonols du raisin. *JIEP* 86: 442-444 (1986).
14. Crippen D. D., Morrison J. C. The effects of sun exposure on the compositional development of Cabernet Sauvignon berries. *Am. J. Enol. Vitic.* 37:235-242 (1986).
15. Dadic M., Belleau G. Polyphenols and beer flavor. Proceedings of the American Society of Brewing Chemists 4:107-114 (1973).
16. Dai G. H., Andary C., Mondolot-Cosson L., Boubals D. Involvement of phenolic compounds in the resistance of grapevine callus to downy mildew (*Plasmopara viticola*). *Eur. J. Plan Pathol.* 101:541-547 (1995).
17. Deloire A., Kraeva E., Dai G.-H., Renault A.-S., Rochard J., Chatelain C., Carbonneau A., Andary C. Les mécanismes de défense de la vigne. Des utilisations possibles pour lutter contre les pathogènes. *Phytoma* 510:46-51 (1998).
18. Deloire A., Ojeda H., Kraeva E., Carbonneau A., Andary C.. L'Autodéfense des baies de raisin: Une nouvelle composante de la qualité? *Revue des Oenologues et des techniques vitivinicoles et oenologiques*, N°91, 5-7 (1999).
19. Dokoozlian N. K., W. M. Kliewer. Influence of light on grape berry growth and composition varies during fruit development. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 121:869-874 (1996).
20. Fougère-Rifot M., Cholet C., Bouard J. Evolution des parois des cellules de l'hypoderme de la baie de raisin lors de leur transformation en cellules de pulpe. *J. Int. Sci. Vigne Vin* 30 (2): 47-51 (1996).
21. Frankel E. N., Waterhouse A. L., Teissedre P. L. Principal phenolic phytochemicals in selected California wines and their antioxidant activity in inhibiting oxidation of human low-density lipoproteins. *J. Agric. Food Chem* 43: 890-894 (1995).
22. Freeman B. M., Kiewer W. M. Effect of irrigation, crop level and potassium fertilization on Carignane vines. II Grape an wine quality. *Am. J. Enol. Vitic.* 34:197-207 (1983).
23. Gawel R. Red wine astringency: a review. *Austr. J. Grape Wine Res.* 4:74-95 (1998).
24. Ghiselli A., Nardini M., Baldi A., Scaccini C. Antioxidant activity of different phenolic fractions separated from an italian red wine. *J Agric Food Chem* 46: 361-367 (1998).
25. Ginestar C., Eastham J., Gray S., Iland P. Use of sap-flow sensors to shedule vineyard irrigation. I. Effects of postveraison water deficits on composition of Shiraz grapes. *Am. J. Enol. Vitic.* 49:421-428 (1998).
26. Goldberg D. M., Yan J., Ng E., Diamandis E. P., Karumanchiri A., Soleas G., Waterhouse A. L.. A global survey of transresveratrol concentration in commercial wines. *Am. J. Enol. Vitic.* 46 (2): 159-165 (1995).
27. Haslam E. Polyphenol-protein interactions. *Biochem. J.* 139:285 (1974).
28. Hunter J. J., De Villiers O. T., Watts J. E.. The effect of partial defoliation on quality characteristics of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon grapes. II Skin color, skin sugar and wine quality. *Am. J. Enol. Vitic.* 42:13-18 (1991).
29. Jang M., Cai L., Udeani G. O., Slowing K. V., Thomas C. F., Beecher C. W. W., Fong H. H. S., Fransworth N. R., Kinghorn A. D., Mehta R. G., Moon R. C., Peewuto J. M. Carcer chemopreventive activity of resveratrol, a natural product derived from grapes. *Science* 275: 218-220 (1997).
30. Jones, W. T., R. B. Broarthurst, J. W. Lyttleton. The condensed tannins of pasture legume species. *Phytochemistry* 15:1407-1413 (1976).
31. Keller M., Hrazdina G. Interaction of nitrogen availability during bloom and light intensity during veraison. II. Effects on anthocyanin and phenolic development during grape ripening. *Am. J. Enol. Vitic.* 49:341-349 (1998).
32. Kliewer, W. M. Effect of day temperature and light intensity on coloration of *Vitis vinifera* L. grappes. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 95:693-697 (1970).
33. Kliewer, W. M. Influence of temperature, solar radiation and nitrogen on coloration and composition of Emperor grapes. *Am. J. Enol. Vitic.* 28:96-103 (1977).



34. Krake L. R. Characterization of grapevine leafroll disease symptomatology. Australian and New Zealand Wine Industry Journal 8: 40-44 (1993).
35. Langcake P., Pryce R. J. The production of resveratrol by *Vitis vinifera* and other members of the Vitaceae as a response to infection or injury. Physiol Plant Pathol, 9: 77-86 (1976).
36. Leighton F., Urquiaga I. Los componentes del vino y sus efectos beneficiosos para la salud humana. VII Congreso Latinoamericano de Viticultura y Enología. Mendoza, Argentina. P: 244-265 (1999).
37. Matthews. M. A., Anderson M. M. Fruit Ripening in *Vitis vinifera* L: Responses to Seasonal Water Deficits. Am. J. Enol. Vitic. 39:313-320 (1988).
38. McDonald M. S., Hughes M., Burns J., Lean M.E.J., Matthews D., Crozier A. Survey of the free and conjugated myricetin and quercetin content of red wines of different geographical origins. J Agric. Food Chem 46: 368-375 (1998).
39. Oh H. I., Hoff J. B., Armstrong G. H., Haff L. A. Hydrophobic interactions in tannin-protein complexes. J. Agric. Food. Chem. 28:394-402 (1980).
40. Ojeda H. Influence de la contrainte hydrique sur la croissance du péricarpe et sur l'évolution des phénols des baies de raisin (*Vitis vinifera* L.) cv. Syrah. Thèse de Doctorat, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier (1999).
41. Park H.-S. Le péricarpe des baies de raisin normales et millerandées: ontogenèse de la structure et évolution de quelques constituants biochimiques notamment des tanins. Thèse Université Bordeaux I, 209 p (1995).
42. Porter, L. J., Hrstich L. N., Chan B. G. The conversion of procyanidins and prodelphinidins to cyanidin and delphinidin. Phytochemistry 25:223-230 (1986).
43. Price S. F. Sun exposure and grape phenolic compounds. Thesis, Oregon State University (1994).
44. Price S. F., Breen P. J., Valladao M., Watson B. T. Cluster sun exposure and quercetin in Pinot noir grapes and wine. Am. J. Enol. Vitic. 46:187-194 (1995).
45. Reynolds A. G., Wardle D. A. Effects of timing and severity of summer hedging on growth, yield, fruit composition, and canopy characteristics on de Chaunac. II. Yield and fruit composition. Am. J. Enol. Vitic. 40:299-308 (1989).
46. Rice-Evans C. A., Miller N. J., Paganga G. Antioxidant properties of phenolic compounds. Trends in Plant Science 2:152-159 (1997).
47. Romeyer F. M., Macheix J. J., Goiffon J. J., Reminiac C. C., Sapis J. C. The browning capacity of grapes. 3. Changes and importance of hydroxycinnamic acid-tartaric acid esters during development and maturation of the fruit. J. Agric. Food Chem. 31: 339-346 (1983).
48. Singleton V. L. Tannins and the qualities of wines. In : Hemingway RW, Laks PE (eds) Plant Polyphenols: Synthesis Properties Significance. Plenum Press, New York, pp 859-880 (1992).
49. Smart R. E., Robinson J. B., Due G. R., Brien C. J. Canopy microclimate modification for the cultivar Shiraz. II. Effects on must and wine composition. Vitis 24:19-128 (1985).
50. Soleas G. J., Dam J., Carey M., Goldberg D. M. Toward the fingerprinting of wines : cultivar-related patterns of polyphenolic constituents in Ontario wines. J. Agric. Food. Chem. 45:3871-3880 (1997).
51. Souquet J.-M., Cheynier V., Sarni-Manchado P., Moutounet M. Les composés phénoliques du raisin. J. Int. Sci. Vigne Vin, n° hors serie, 13-23 (1996).
52. Walter B. Effets des Nepovirus. Progrès Agricole et Viticole 2: 54-58 (1997).
53. Woodham R. C., Krake L. R., Cellier K. M. The effect of grapevine leafroll plus yellow speckle disease on annual growth, yield and quality of grape from Cabernet franc under two pruning systems. Vitis 22: 324-330 (1983)
54. Yokotsuka K., Nagao A., Nadazawa K., Sato M.. Changes in anthocyanins in berry skins of Merlot and Cabernet Sauvignon grapes grown in two soils modified with limestone or oyster shell versus a native soil over two years. Am. J. Enol. Vitic. 50:1-12 (1999).



---

Recibido: Abril 2007  
Aceptado: Setiembre 2007

**NDLR:** Si desea contactarse con el autor comuníquese a [enologia@revistaenologia.com](mailto:enologia@revistaenologia.com)