

UNIVERSIDAD MIGUEL HERNÁNDEZ DE ELCHE
ESCUELA POLITÉCNICA SUPERIOR DE ORIHUELA
Master Universitario Oficial en Ingeniería Agronómica



**Mecanismos de resistencia a la sequía en
plantas de *Diospyros kaki***

TRABAJO FIN DE MASTER

AUTORA: Isabel Griñán Mora

DIRECTORA: Dra. Francisca Hernández García (UMH)

CODIRECTOR: Dr. Alejandro Galindo Egea (University of Twente, Holland)

Septiembre 2017

MASTER EN INGENIERÍA AGRONÓMICA

REFERENCIAS DEL TRABAJO FIN DE MÁSTER

Título: Mecanismos de resistencia a la sequía en plantas de *Diospyros kaki*

Title: Drought resistance mechanisms in *Diospyros kaki* plants

Modalidad (proyecto/experimental): Experimental.

Type (project/research): Research

Autor/Author: Isabel Griñán Mora

Director/es/Advisor: Francisca Hernández García (UMH)

Codirector: Alejandro Galindo Egea (University of Twente, Holland)

Convocatoria: Septiembre 2017

Month and year: Septiembre 2017

Número de referencias bibliográficas/number of references: 87

Número de tablas/Number of tables: 3

Número de figuras/Number of figures: 10

Número de planos/Number of maps: 2

Palabras clave: Caqui, relaciones hídricas, riego deficitario, cultivos emergentes, estrés hídrico, cultivos mediterráneos

Key words: Persimmon, deficit irrigation, emerging crops, water stress, Mediterranean crops, water relations.

Agradecimientos

Después de un intenso periodo de trabajo, y algún que otro tropiezo, hoy es el día. Hoy acabo el máster que tanto me ha gustado y costado realizar; y por eso hoy, quiero dar las gracias a todas aquellas personas que, de un modo u otro, han hecho posible que hoy esté aquí.

En primer lugar, quiero agradecer a mis directores la dedicación y el apoyo que me han brindado en todo momento. Gracias Alejandro. Gracias Paqui.

A los hermanos Arnau de Explotaciones Ecológicas Harisa S.L. (Beniel, Murcia) y a la Oficina Comarcal Agraria Huerta de Murcia de la Consejería de Agua, Agricultura y Medio Ambiente de la Región de Murcia por las facilidades obtenidas en el desarrollo de nuestro trabajo experimental.

A Arturo, por las muchas horas dedicadas que me han hecho aprender y disfrutar de esta profesión, pero sobre todo, por las largas charlas que conseguían motivarme y relajar mi visión sobre el mundo. Solo espero que esto sólo sea el comienzo.

A mi familia, por estar siempre ahí, por apoyarme cuando las cosas se complican y facilitarme la tarea cuando el ánimo no lo conseguía.

Y sobre todo a ti, Jose, por estar a mi lado, por aguantarme cuando todo me parece imposible, por acompañarme a seguir mis sueños y sobre todo por recordarme cuando flaqueaba, el porqué estoy aquí.

A todos vosotros, mil veces gracias.

Resumen

El objetivo del presente trabajo se centra en el estudio de las relaciones hídricas en plantas de caqui (*Diospyros kaki* L.f.) a fin de determinar los mecanismos de resistencia (evitación y tolerancia) a la sequía. Para ello, se utilizó una plantación de árboles de la variedad Rojo Brillante sita en Alquerías (Murcia) con tres tratamientos de riego. Un tratamiento control (T0), regado por encima de la ETc a fin de conseguir condiciones no limitantes de agua en el suelo, un tratamiento T1, regado según los criterios del agricultor y otro tratamiento (T2) al que se le suprimió el riego durante 5 semanas, regándose posteriormente como el T0 a fin de recuperar el estado hídrico. Los resultados obtenidos indicaron que las plantas de caqui afrontan situaciones de déficit hídrico suave esencialmente con el desarrollo de un mecanismo de evitación del estrés, no desarrollando ningún mecanismo de tolerancia al déficit hídrico. En este sentido, la conductancia foliar demostró una muy alta sensibilidad al déficit hídrico, disminuyendo de forma muy precoz para controlar las pérdidas de agua vía transpiración y evitar la pérdida de la turgencia celular. Complementariamente, debe mencionarse que los altos niveles de agua apoplástica pueden considerarse como una característica xeromórfica de estas plantas.

Palabras clave: Caqui, relaciones hídricas, riego deficitario, cultivos emergentes, estrés hídrico, cultivos mediterráneos

Abstract

No information exists on the mechanisms developed at the level of leaf water relations by persimmon trees (*Diospyros kaki* L.f.) to confront drought. For this reason, the purpose of the present study was to analyse its leaf water relations in order to clarify the resistance mechanisms (avoidance and tolerance) developed in response to a water stress and during recovery. Field-grown 3-year-old pear-jujube trees (cv. Rojo Brillante) were subjected to three irrigation treatments. Control (T0) plants were drip irrigated (112% ETo) in order to guarantee non-limiting soil water conditions, T1 plants were drip irrigated according to the criteria used by the grower and T2 plants irrigated as T0 but subjected to water withholding for 34 days and a subsequent re-irrigation at the levels used in T0 for 15 days, during the summer of 2016. The results indicated that persimmon plants do not develop tolerance mechanisms (osmotic adjustment and elastic adjustment) to confront mild water stress. However, they develop stress avoidance mechanisms. From the beginning of water deficit, leaf conductance and the duration of maximum stomatal opening in water stressed plants decreased, avoiding leaf turgor lost. Also, the gradual recovery of g_l observed after rewatering the plants can be considered as a mechanism for promoting leaf rehydration. The high leaf apoplastic water content levels can be considered another drought resistance characteristic in persimmon plants because so it can support a steeper gradient in water potential between the leaf and the soil.

Key words: Persimmon, deficit irrigation, emerging crops, water stress, Mediterranean crops, water relations.

CONTENIDOS

1.	INTRODUCCIÓN	8
1.1.	Problemática del agua en la cuenca mediterránea.....	9
1.2.	Problemática de la fruticultura mediterránea de regadío.	9
1.3.	Riego deficitario. Conceptos y estrategias.....	10
1.3.1.	Riego deficitario sostenido (SDI).....	15
1.3.2.	Riego deficitario controlado (RDI)	15
1.3.3.	Riego deficitario por secado parcial de raíces (PRD).....	19
1.4.	El caqui y el déficit hídrico.	21
2.	OBJETIVOS.....	25
3.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	26
3.1.	Condiciones experimentales, material vegetal y tratamientos.	26
3.2.	Parámetros medidos.....	30
3.3.	Diseño experimental y análisis estadístico	31
4.	RESULTADOS.....	32
5.	DISCUSIÓN.....	40
6.	CONCLUSIONES	43
	BIBLIOGRAFÍA	44

ÍNDICE DE FIGURAS

	<u>Pág.</u>
Figura 1. Esquema gráfico del riego cubriendo las necesidades del cultivo (FI), riego deficitario sostenido (SDI), riego deficitario controlado (RDI), y riego deficitario mediante humedecimiento parcial de las raíces (PRD) en cultivos leñosos.....	15
Figura 2. Patrón de crecimiento de frutos de hueso (doble sigmoide).....	18
Figura 3. Detalle de los frutos de caqui (cv. Rojo Brillante).....	24
Figura 4. Árbol de caqui (<i>D. kaki</i>) y detalle de las flores femeninas y masculinas del árbol.....	24
Figura 5.A. Plano de situación de la finca experimental.....	28
Figura 5.B. Detalle de la parcela experimental.....	28
Figura 6. Evapotranspiración del cultivo de referencia (ET _o , línea segmentada), temperatura media diaria (T _m , línea gruesa), déficit de presión de vapor medio diario (VPD, línea delgada) y lluvia diaria (líneas verticales) durante el periodo experimental..	29
Figura 7. Caquis (<i>D. kaki</i>) de la parcela experimental.....	30
Figura 8. Evolución durante el periodo experimental de los valores de potencial hídrico foliar antes del alba (Ψ_{pd}) (A), potencial hídrico foliar al mediodía (Ψ_{md}) (B), potencial de presión foliar antes del alba (Ψ_{ppd}) (C) y potencial de presión foliar al mediodía (Ψ_{pmd}) (D).....	32
Figura 9. Evolución durante el periodo experimental de los valores de potencial hídrico de tallo al mediodía (Ψ_{stem}) (A) y conductancia foliar al mediodía (g_{lmd}) (B).....	35
Figura 10. Evolución circadiana de los valores foliares de potencial hídrico (Ψ_{leaf}), potencial de presión (Ψ_p) y conductancia (g_l) en las plantas de los tratamientos.....	37

ÍNDICE DE TABLAS

	Pag
Tabla 1. Principales ventajas de las estrategias de riego deficitario (DI): riego deficitario sostenido (SDI), riego deficitario controlado (RDI) y riego deficitario mediante humedecimiento parcial de raíces (PRD) con bibliografía no exhaustiva.....	13
Tabla 2. Principales inconvenientes de las estrategias de riego deficitario (DI): riego deficitario sostenido (SDI), riego deficitario controlado (RDI) y riego deficitario mediante humedecimiento parcial de raíces (PRD) con bibliografía no exhaustiva.....	14
Tabla 3. Efecto del deficit hídrico en el potencial osmótico foliar a máxima turgencia (Ψ_{os}), potencial osmótico foliar en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_{tp}), módulo de elasticidad foliar (ϵ), contenido relativo de agua foliar en el punto de pérdida de turgencia (RWC_{tp}) y contenido relativo de agua apoplástica (RWC_a) en las hojas de plantas de caqui de los tratamientos control (T0), T1 y T2 al final del periodo de supresión del riego. Los valores en cada fila seguidos con alguna letra en común son iguales según el test de rango múltiple de Duncan de la misma ($P \leq 0.05$).....	40

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Problemática del agua en la cuenca mediterránea.

Hablar de países de clima mediterráneo no incluye únicamente los que se encuentran bordeando el Mar Mediterráneo sino que abarca también otras regiones del planeta como el sur de California, Chile, Sudáfrica o el sur de Australia. Todas estas regiones se caracterizan por tener veranos secos y calurosos, inviernos principalmente lluviosos y otoños y primaveras parcialmente húmedos. En estas regiones, para asegurar una producción regular y reducir la variabilidad interanual de la producción, la escasez de lluvia ha de ser suplida con riego, a fin de evitar situaciones de déficit hídrico en las plantas. De hecho, la escasez de agua en estas regiones se agravará gradualmente debido al cambio climático (Collins et al., 2009). Además, otros factores tales como los aumentos de población que conducen a una mayor actividad urbana, turística e industrial contribuyen a empeorar la escasez de agua, provocando, incluso, que se intensifiquen las tensiones y conflictos entre los usos del agua y las presiones sobre el medio ambiente.

1.2. Problemática de la fruticultura mediterránea de regadío.

Consecuentemente, y considerando que los agrosistemas mediterráneos son importantes consumidores de agua dulce, es de suma importancia proteger los recursos hídricos y su integridad futura (Katerji et al., 2008). Entre las estrategias que se pueden aplicar para lograr este objetivo, se encuentra el ahorro de agua a través de prácticas mejoradas, innovadoras y precisas de manejo del riego deficitario (DI) capaces de minimizar el impacto sobre el rendimiento y la calidad de los cultivos (Fernandez y Torrecillas, 2012). Además, a fin de contribuir al ahorro de agua, el cultivo de frutales ha de ser dirigido hacia el uso de nuevos materiales vegetales con menor demanda hídrica y adecuada resistencia al déficit hídrico, para que el impacto sobre la producción y su calidad sea mínimo.

Sobre este último aspecto, es importante considerar que en la historia de la humanidad, de 40.000 a 100.000 especies de plantas se han estado usando como alimento o con fines medicinales e industriales. A día de hoy, al menos 7.000 especies de plantas continúan en uso alrededor del mundo. Sin embargo, en los últimos siglos, los sistemas agrarios han promovido el cultivo de un número muy limitado de especies vegetales. Mientras esas especies se convertían en el foco de atención del comercio y la investigación científica alrededor del mundo; muchas especies se veían relegadas a una posición de cultivos descuidados, subutilizados y, en gran parte, ignorados (Padulosi et al., 2001; Chivenge et al., 2015). Además, esta reducción de especies cultivadas para alimentación, tiene un efecto directo sobre la biodiversidad; que es fundamental para la correcta marcha del ecosistema, para la producción agraria sostenible y la obtención de la necesaria seguridad alimentaria y nutricional (Toledo y Burlingamen, 2006; Chappell y LaValle, 2011). Por consiguiente, la diversificación de la producción y de los hábitos de consumo, incluido el uso de un amplio rango de especies vegetales; en particular las que actualmente se identifican como especies subutilizadas y que necesitan un bajo aporte de fertilizantes sintéticos, plaguicidas y agua (resistentes al estrés hídrico), pueden contribuir no solo a mejorar la biodiversidad, sino también al ahorro de agua, guardando y, por tanto, protegiendo la integridad de los recursos hídricos en el futuro. En este sentido, en algunos países, en las últimas décadas, ha surgido un cierto interés en diversificar la producción de fruta mediante el cultivo de especies cuyo potencial está poco explotado. Entre estos cultivos emergentes, muchos han sido caracterizados por sus atractivas frutas y sus propiedades relativas a la salud, lo que atrae la atención del consumidor y puede asegurar una productividad rentable.

1.3. Riego deficitario. Conceptos y estrategias.

Para hacer frente a la escasez de agua, la agricultura mediterránea se encuentra inmersa en la búsqueda de innovaciones tecnológicas más eficientes y nuevos enfoques para el manejo del riego. Por estas razones, ya son muchos los países que han pasado de regar sus cultivos con el objetivo de satisfacer sus requerimientos de evapotranspiración (ETc), al empleo de estrategias de

riego deficitario (DI). Es decir, se ha pasado de una norma convencional que buscaba maximizar el rendimiento de los cultivos por unidad de superficie, a regar deficitariamente, lo que implica que el agua aportada al cultivo, desde el suelo, la lluvia y el riego sea inferior a la necesaria para el crecimiento máximo de la planta, induciendo déficit hídrico que se traduce en una reducción de la producción más o menos importante, especialmente en suelos de baja capacidad de almacenamiento de agua.

Cuando la escasez de agua es la consecuencia de factores incontrolados y el suministro de agua no está garantizado, los agricultores encuentran muy difícil programar cualquier estrategia de riego deficitario. Por el contrario, si los agricultores tienen garantizado el suministro de agua durante la etapa de crecimiento de los cultivos, es posible mejorar la productividad del agua (WP) elaborando estrategias de riego deficitario basadas en principios científicos, procurando obtener casi los máximos rendimientos aún si los cultivos disponen de menos agua de la que dispondrían en otras estrategias de riego (mantener el consumo de las cosechas por debajo de su tasa potencial). En otras palabras, aumentar la producción comercializable por unidad de agua usada en lugar de lograr los máximos rendimientos (Kijne et al., 2003; Zhang, 2003). Ventajas complementarias incluyen la reducción de pérdida de nutrientes en la zona de la raíz y una reducción del excesivo vigor vegetativo, acompañado de un menor riesgo de enfermedades de la planta ligadas a la humedad (Goodwin y Boland, 2002; Unlu et al., 2006) (Tabla 1).

Sin embargo, se han realizado muy pocas investigaciones sobre el riesgo de salinización del suelo como consecuencia de cualquier disminución en la lixiviación de sales y del uso de agua de riego de baja calidad (Boland et al., 1996; Kaman et al., 2006) (Tabla 2)

Las tres estrategias de riego deficitario más importantes son: riego deficitario sostenido (SDI), donde la cantidad de riego aplicada durante toda la estación está por debajo de la demanda por evapotranspiración del cultivo (ETc); y, las otras dos, ambas basadas en aspectos fisiológicos de la respuesta de las plantas al, riego deficitario controlado (RDI) y al secado parcial de la zona de las raíces (PRD) (Figura 1)

Tabla 1

Principales ventajas de las estrategias de riego deficitario (DI): riego deficitario sostenido (SDI), riego deficitario controlado (RDI) y riego deficitario mediante humedecimiento parcial de raíces (PRD) con bibliografía no exhaustiva.

Estrategia de DI	Ventajas	Bibliografía
SDI, RDI y PRD	Maximiza la eficiencia del uso del agua y la productividad del agua (WP)	Liu et al. (2006a,b); Saeed et al. (2008); Geerts y Raes (2009); Ahmadi et al. (2010).
	Mínimos impactos en la producción cuando de utilizan herramientas de precisión en el manejo del DI	García-Orellana, et al. (2007); Ortuño et al. (2009)
	Reducción de las pérdidas de nutrientes desde la zona radical, disminuyendo el impacto en las aguas subterráneas y las necesidades de fertilizantes	Ünlü et al. (2006); Goodwin y Boland (2002)
	Disminución del riesgo de enfermedades en las plantas asociadas a altos niveles de humedad en el suelo	Goodwin y Boland (2002); Ünlü et al. (2006)
RDI	Mejora el ahorro de agua e incluso la calidad de la cosecha	Chalmers et al. (1981); McCarthy et al. (2002)
	Reduce el excesivo vigor vegetativo	Goodwin y Boland (2002).
	Puede ser programado mediante el uso de sólo sensores del diámetro del tronco	Conejero et al. (2011); Girón et al. (2015).
PRD	Puede utilizarse en riego por goteo y riego por surcos	Grimes et al. (1968); Samadi y Sepaskhah (1984).
	Los cultivos mantienen un favorable estado hídrico a pesar de regar deficitariamente	Santos et al. (2003); Kang y Zhang (2004)
	La cuantía y la calidad de la cosecha puede mejorarse como consecuencia del reparto de carbohidratos entre los diferentes órganos de la planta	Kang y Zhang (2004)

Tabla 2

Principales inconvenientes de las estrategias de riego deficitario (DI): riego deficitario sostenido (SDI), riego deficitario controlado (RDI) y riego deficitario mediante humedecimiento parcial de raíces (PRD) con bibliografía no exhaustiva.

Estrategia de DI	Inconvenientes	Bibliografía
SDI, RDI y PRD	En todos los casos es fundamental alcanzar una determinada cantidad de agua, por debajo de la cual el DI no tiene ningún efecto beneficioso	Zhang (2003)
	Hay una clara escasez de investigaciones sobre los riesgos de salinización del suelo como consecuencia de la disminución de la lixiviación y el mayor uso de aguas de baja calidad para el riego	Boland et al. (1996); Kaman et al. (2006)
	Los cultivos siempre experimentan un cierta reducción de la cosecha como consecuencia del déficit hídrico soportado, excepto cuando el agua del suelo puede suplementar el riego hasta alcanzar la ET _c	Fereres et al. (1978); Costa et al. (2007)
SDI	La disminución de la cosecha se debe fundamentalmente a la disminución del peso unitario de los frutos	Castel y Buj (1990)
RDI	El estado hídrico del cultivo tiene que mantenerse dentro de un estrecho rango de déficit hídrico durante los periodos fenológicos críticos. Cambios imprevistos y radicales en la demanda evaporativa puede inducir pérdidas considerables en la cosecha y calidad de la fruta	Jones (2004)
	Se precisan criterios muy precisos para definir el déficit hídrico, ya que los criterios basados en la ET _c pueden tener efectos finales impredecibles debido a las características del suelo, carga de fruta, portainjerto, cultivar, etc.	Shackel et al. (1997); Marsal et al. (2008)
	Los suelos pesados y profundos precisan de manejos del riego peculiares debido a la lentitud en el agotamiento y la recarga del agua en el suelo.	Girona et al. (1993)
PRD	No existen estudios detallados sobre el efecto del déficit hídrico sobre el desarrollo de las yemas	Naor et al. (2005); Marsal et al. (2008)
	No existen criterios sólidos para determinar el momento óptimo de cada lado del sistema radical	Saeed et al. (2008)
	Es imposible tener un absoluto control del secado de raíces en condiciones de campo y la redistribución de las raíces desde horizontes más profundos a más superficiales evita los claros resultados obtenidos en macetas	Bravdo (2005)

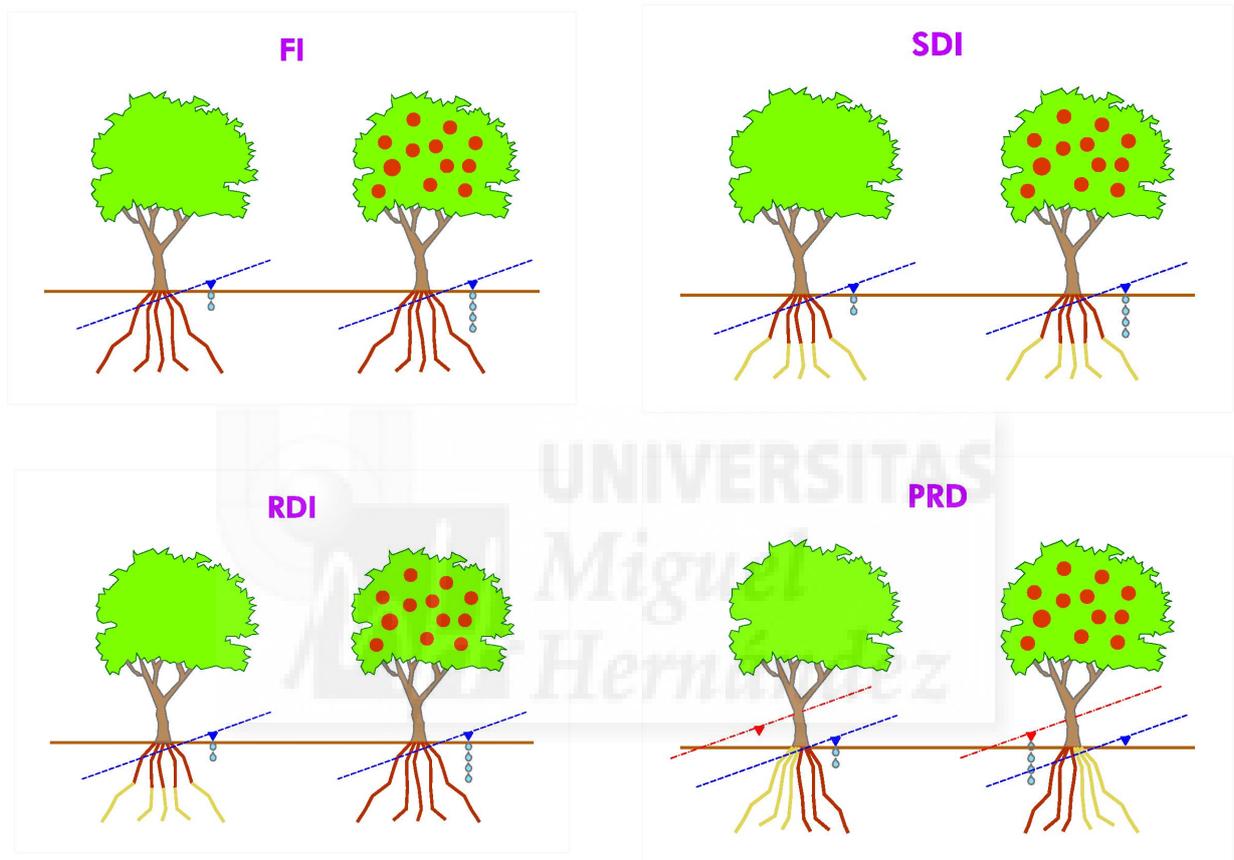


Figura 1. Esquema gráfico del riego cubriendo las necesidades del cultivo (FI), riego deficitario sostenido (SDI), riego deficitario controlado (RDI), y riego deficitario mediante humedecimiento parcial de las raíces (PRD) en cultivos leñosos.

1.3.1. Riego deficitario sostenido (SDI)

A finales de los años setenta, se obtuvieron resultados muy alentadores mediante el riego deficitario con muy frecuentes aportes. La estrategia de riego deficitario de alta frecuencia (DHFI), demostró no ser útil cuando el suelo contaba con poca agua almacenada. Únicamente fue posible usar esta estrategia y obtener los máximos rendimientos cuando la ET_c fuese alcanzada mediante la combinación del riego aplicado y los aportes de agua desde el suelo (Fereret et al, 1978).

De hecho, la estrategia DHFI es muy similar a la SDI (Figura 1), que se basa en la idea de regar deficitariamente durante toda la estación de cultivo, evitando así que se produzca un déficit hídrico severo en cualquier periodo fenológico que pueda afectar al rendimiento comercial o a la calidad de los frutos.

1.3.2. Riego deficitario controlado (RDI)

El riego deficitario controlado se basa en la premisa de que la transpiración es más sensible al déficit hídrico que la fotosíntesis y el crecimiento de la fruta, y que el déficit hídrico induce la producción de señales químicas desde las raíces, como el ácido abscísico (ABA). Así, los frutales que han de enfrentarse con una reducción del agua disponible, lo hacen mediante una reducción de la transpiración (regulación estomática o reducción de la superficie foliar a través de la disminución del crecimiento de la misma) (Wilkinson y Hartung, 2009).

En este sentido, la sensibilidad de los frutales al déficit hídrico, no es constante durante toda la estación de crecimiento. Además el déficit hídrico durante periodos concretos puede beneficiar la productividad hídrica mediante el ahorro de agua de riego, minimizando o eliminando los impactos negativos sobre el rendimiento y la rentabilidad del cultivo e incluso mejorando la calidad de la cosecha (Chalmers et al., 1981; McCarthy et al., 2002; Domingo et al., 1996) (Tabla 1). Por consiguiente, en RDI se aplica el riego necesario durante los periodos fenológicos sensibles a la sequía (periodos críticos) mientras que

se reduce el riego, o incluso se suprime, si la lluvia lo suple, durante los periodos fenológicos tolerantes a la sequía (periodos no críticos) (Chalmers et al., 1981; Mitchell y Chalmers, 1982; Geerts y Raes, 2009) (Figura 1).

El crecimiento de los frutales de hueso se ajusta a un modelo de doble sigmoide con dos periodos de crecimiento rápido separados por un periodo en el que el crecimiento es muy pequeño o inexistente (Figura 2). El primer periodo de crecimiento, fase I, abarca la división y expansión celular; la fase II es el periodo en el que ocurre la esclerificación del endocarpo del fruto y el crecimiento de la fruta es mínimo o nulo; y la fase III es el segundo periodo de crecimiento del fruto, que es rápido debido a la expansión de las células existentes, y va desde el inicio de este segundo periodo hasta la madurez. Los frutales de pepita y los cítricos muestran una única fase de crecimiento rápido (modelo sigmoide simple) que tiene lugar tras el periodo inicial de división celular y mínima expansión y que se debe principalmente a un proceso de expansión celular, aunque, al principio, también puede ocurrir algún proceso de división celular (Rodríguez et al., 2007).

En los frutales de hueso, se han identificado dos periodos críticos. El primero de ellos corresponde con el segundo periodo de crecimiento rápido (fase III), cuando el estrés por sequía lleva a una disminución del rendimiento debido a un menor tamaño de la fruta cosechable, y el segundo periodo crítico es justo tras la cosecha, cuando el estrés por sequía afecta a la inducción y/o a la diferenciación floral. En este último caso, se induce un menor potencial de germinación del polen en la siguiente floración y se fomenta la caída prematura de la fruta en la siguiente estación (Uriu, 1964; Ruiz-Sánchez et al, 1999; Torrecillas et al, 2000). En otras especies de *Prunus* como el almendro (*Prunus dulcis* Mill.), la floración, los periodos de rápido crecimiento vegetativo y de la fruta (fases II y III) y el período post cosecha (fase V), se han mostrado como periodos críticos dado que el déficit hídrico afecta al rendimiento (Goldhamer y Smith, 1995; Goldhamer y Viveros, 2000).

En frutales de pepita y cítricos, el crecimiento rápido de la fruta puede ser considerado como un periodo crítico. En un experimento en limonero

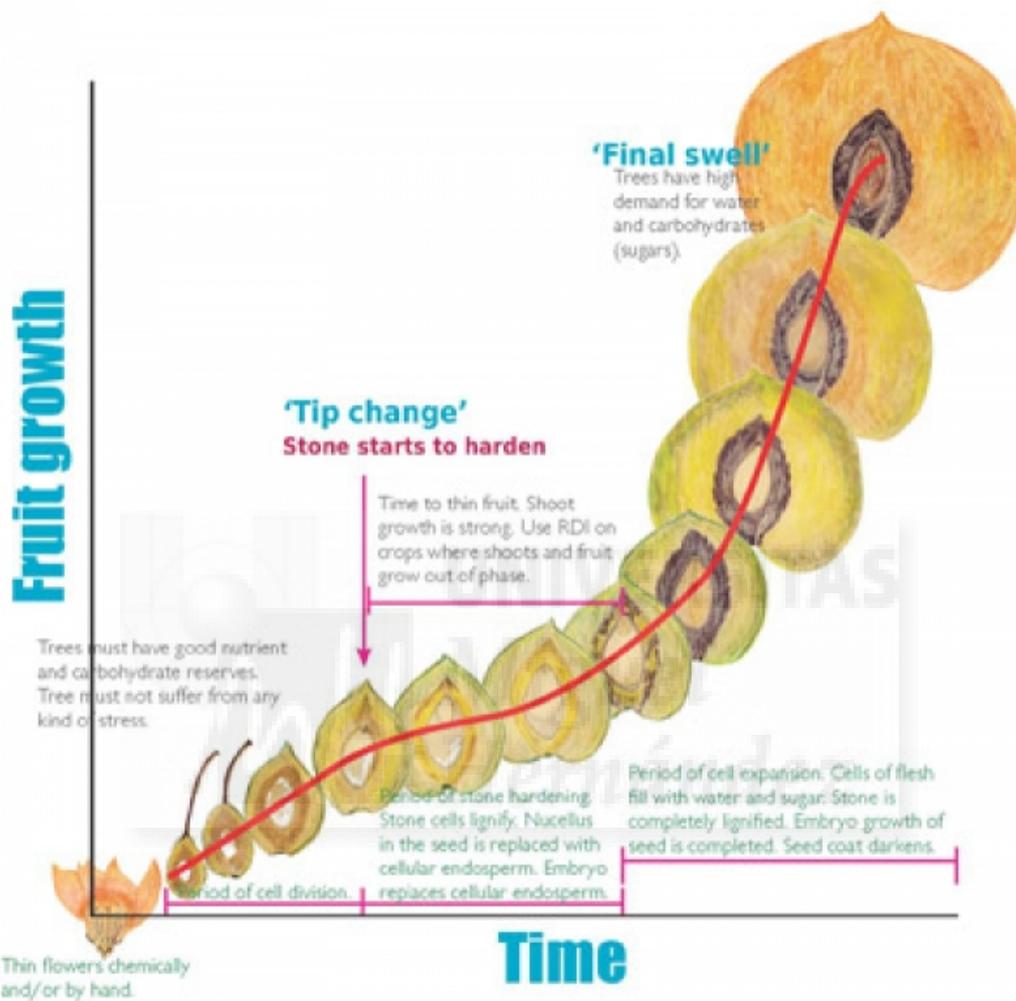


Figura 2. Patrón de crecimiento frutos de hueso (doble sigmoide). (<http://www.treefruit.com.au/orchard/crop-growth-management/item/138-stone-fruit-growth-management>)

(*Citrus Lemon* (L.) Burm fil. cv. Fino), los árboles mostraron, durante cuatro temporadas, (Domingo et al., 1996), que el principal periodo crítico corresponde con la fase de crecimiento rápido de la fruta, porque la falta de agua provoca un retraso en alcanzar el tamaño comercializable de la fruta, mientras que un riego deficitario moderado durante la floración y cuajado de los frutos, no resulta crítico en cuanto a rendimientos se refiere. De hecho, el efecto sobre el rendimiento del riego deficitario aplicado durante este último periodo fenológico, está relacionado no sólo con el nivel de déficit hídrico alcanzado sino también con la especie vegetal de que se trate. En los naranjos Salustiana (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck), sobre naranjo amargo (*Citrus aurantium* L.), Castel y Buj (1990) consiguieron una disminución del rendimiento de tan solo el 4%, mientras Ginestar y Castel (1996) observaron que Clementina de Nules (*Citrus clementina* Hort ex Tan) sobre Carrizo Citrange (*Citrus sinensis* Osb. x *Poncirus trifoliata* (L.) Raf.) fue extremadamente sensible a las restricciones hídricas durante ese periodo (disminución del rendimiento).

En frutales extra tempranos, con un periodo muy breve desde el cuaje a la recolección y un periodo fenológico post-recolección muy extenso, el riego deficitario debe aplicarse únicamente durante el periodo post cosecha, cuidando de no afectar a los procesos de inducción y diferenciación floral (Torrecillas et al., 2000; Conejero et al., 2011).

Teniendo en cuenta que el efecto del riego deficitario depende no sólo del momento en que se aplica sino también de la duración y magnitud del mismo, el estado hídrico de la planta durante los periodos no críticos ha de mantenerse dentro de unos ciertos niveles de déficit hídrico con el fin de prevenir que un moderado, y potencialmente beneficioso esté por sequía, se convierta finalmente en una disminución severa del rendimiento (Tabla 2) (Johnson et al., 1992; Kang y Zhang, 2004). En este sentido, se han encontrado problemas en mantener un nivel correcto de déficit hídrico en la planta porque, cuando se aplican cantidades pequeñas de agua de riego, situaciones adversas tales como un repentino incremento en la temperatura, pueden ocasionar grandes pérdidas en el rendimiento y la calidad de la fruta, (Tabla 2) (Jones, 2004).

La lentitud en el agotamiento y recarga del agua en suelos arcillosos dificulta el empleo del RDI (Tabla 2) (Girona et al., 1993). En esta situación, el éxito de RDI depende en buena medida del uso apropiado de las técnicas de micro irrigación y de la utilización de sensores capaces de proporcionar, en tiempo real, información sobre el estado hídrico de la planta y el suelo (Dichio et al., 2007; Ortuño et al., 2009).

En los últimos años, el uso de indicadores del estado hídrico de la planta ha empezado a popularizarse para planificar programas de riego más precisos, dado que se ha reconocido que el mejor indicador del estado hídrico de las plantas es la propia planta (Tabla 1) (Shackel et al., 1997; García-Orellana et al., 2007; Fernández y Cuevas, 2010). En este sentido, sensores como los traductores lineales de desplazamiento variable (LVDTs) son capaces de medir las fluctuaciones diarias del diámetro del tronco (TDF) con mucha precisión, generando parámetros sensibles que están fuertemente relacionados con los parámetros convencionales de diagnóstico del estado hídrico de las plantas (Fernandez y Cuevas, 2010; Ortuño et al., 2010). Los parámetros TDF más utilizados para la programación del riego en cultivos leñosos son la contracción máxima diaria del tronco (MDS) y la tasa de crecimiento del mismo (TGR) (Huguet et al., 1990; Moriana et al., 2013).

Por otra parte, las ventajas operativas de las medidas TDF, tales como la posibilidad de conectar dispositivos automáticos de riego de manera remota y la capacidad de ajustar rápidamente la programación en función de la señal diaria, convierten estas medidas en herramientas muy adecuadas para la programación precisa de RDI (Conejero et al., 2011; Girón et al., 2015).

1.3.3. Riego deficitario por secado parcial de raíces (PRD)

Esta estrategia de riego deficitario, que también se conoce como riego parcial de la zona de las raíces (PRD), se puede llevar a cabo alternando el riego en surcos (Grimes et al., 1968) y mediante el riego por goteo en superficie y sub superficie (Tabla 1) (Samadi y Sepaskhah, 1984). Esta técnica consiste en regar únicamente una parte de la zona de raíces, dejando que la otra parte

disminuya su nivel de agua hasta cierto contenido de humedad en el suelo; momento en el cual el riego se cambiará de lado (Dry y Loveys, 1998; Sepaskhah y Ahmadi, 2010) (Figura 1). La estrategia se basa en la idea de que, en PRD, la sensibilidad de las raíces a la humedad del suelo provoca la síntesis de la hormona ácido abscísico (ABA), que reduce el crecimiento de las hojas y la conductancia estomática, mientras que, simultáneamente, las raíces del lado húmedo del suelo absorben suficiente agua como para mantener un estado hídrico favorable en la planta (Tabla 1) (Liu et al., 2006; Zegbe et al., 2006; Ahmadi et al., 2010). Además, otras respuestas fisiológicas complementarias al PRD, como son los bajos niveles de citoquininas (Stoll et al., 2000; Davies et al., 2005) o un elevado pH en el xilema (Davies y Zhang, 1991; Stoll et al., 2000), pueden favorecer el cierre de estomas. Otros resultados en vid (*Vitis vinifera* L.) indican que el PRD puede incrementar el crecimiento de las raíces (Dry et al., 2000).

Actualmente, no existe un criterio sólido definitivo, para decidir el óptimo reparto de riego para cada lado de la zona de raíces (Tabla 2), probablemente debido a la diversidad de factores involucrados como la demanda de evaporación, las características del suelo, el estado del agua en cada momento concreto, el estado fenológico del cultivo, etc., ninguno de los cuales puede determinar la respuesta de la planta al secado o humedecimiento de cada una de las zonas de las raíces (Saeed et al., 2008). En este sentido, se ha propuesto que el momento en que la extracción de agua del suelo en la parte seca de las raíces sea depreciable, es el momento óptimo para cambiar el riego de la zona húmeda a la zona seca (Kriedmannand Goodwin, 2003). Igualmente, Liu et al. (2008) han propuesto como criterio para el cambio de la zona de riego, el contenido límite de agua en el suelo en el momento en que la concentración de ABA en el xilema es máxima.

Algunos autores observaron que los cultivos bajo PRD dieron mejores rendimientos que los mismos cultivos bajo otras estrategias de DI cuando se aplicaba la misma cantidad de agua. Esto resulta en una mayor productividad del agua e incluso en una mejor calidad de la fruta (Kriedmann y Goodwin, 2003; Kang y Zhanf, 2004; Liu et al., 2006). No obstante, Wakrim et al. (2005) no encontró diferencias significativas en la eficiencia del uso del agua (WUE)

entre PRD y el resto de estrategias de DI, pero si un incremento sustancial de la misma cuando PRD se comparó con FI.

1.4. El caqui y el déficit hídrico.

El caqui (Figura 3) es el fruto comestible de una serie de especies del género *Diospyros* (del griego *alimento de los dioses*), el cual pertenece a la familia Ebenaceae y es conocido de diversas formas (caqui, caqui oriental, caqui japonés, ciruela china, etc.). El género ocupa unas 400 especies nativas de regiones tropicales y subtropicales. Algunas de ellas son de hoja perenne, pero otras, como el *Diospyros kaki* (Figura 4), son de hoja caduca y están adaptadas a los climas cálidos (Mowat y George, 1996).

El origen del caqui parece corresponder a China, Japón, Burma e Himalayas y las Colinas de Khasi al norte de la India, aunque en Japón es considerado como el fruto nacional (Kajiura, 1980; George et al., 1997). Desde hace más de un siglo se cultiva en el sur de Rusia y en la costa mediterránea, siendo España e Italia los principales países productores de la UE.

Aunque existe bastante bibliografía sobre algunos aspectos culturales del caqui, no existe bibliografía sobre los mecanismos desarrollados a nivel de relaciones hídricas por el caqui para afrontar situaciones de sequía. De forma similar, los estudios sobre la respuesta del caqui al riego son muy escasos, si bien Kanety et al. (2014) comprobaron cómo existe una clara respuesta al riego, ya que incrementa la producción y el crecimiento vegetativo. Sin embargo, a niveles altos de riego los aumentos de producción disminuían. Por el contrario, el riego no afectó al comportamiento postrecolección, aunque la cantidad de frutos cosechados a descartar por defectos en el color, tamaño o deformidades disminuyó hasta que se alcanzaba una relación riego/ET_o de 0.8, por encima de la cual las dosis de riego dejaron de influir.

Yamamura et al. (1989) señalaron que además de los factores genéticos, el déficit hídrico es el principal factor ambiental que afecta a la estabilidad de la producción (caída fisiológica de frutos y alternancia productiva) de este cultivo.

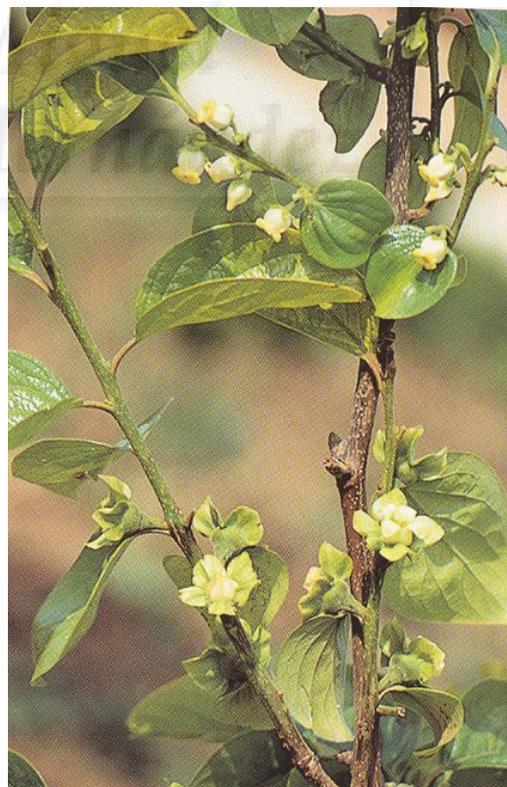
A valores moderados de déficit hídrico ($\Psi_{\text{leaf}} \approx -1.8$ MPa) se incrementa la caída de frutos y esencialmente en frutos procedentes de flores mal polinizadas. (Suzuki et al., 1988; George et al. 1996). Sin embargo, Badal et al. (2013) mostraron que el déficit hídrico en primavera y verano disminuían la caída de frutos del cv. Rojo Brillante, la cual acontece en Junio, Julio y principios de Agosto.

En relación al uso de estrategias de RDI en el cultivo del caqui, cabe mencionar que las opiniones sobre el crecimiento de este fruto no son unánimes y no parecen relacionadas con el efecto del cultivar. Por ejemplo, el cv. Fuyu, no astringente y de media estación, sigue un crecimiento sigmoideal de forma muy similar a otras bayas (Schroeder, 1960). Igualmente, Buesa et al. (2013) demostraron que el cv. Rojo Brillante crece de forma similar sin detener el crecimiento en ningún momento. Por el contrario, Kitagawa (1970), Kitagawa y Glucina (1984) y Yakushiji et al. (2013) señalaron que los frutos del cv. Fuyu presentaban un crecimiento ajustado a una doble sigmoide, tal y como hacen los frutos de hueso. Igualmente, Candir et al. (2009) demostraron que los frutos del cv. Harbiye crecen ajustándose a una curva con dos fases de crecimiento.

Las investigaciones sobre la respuesta del caqui al déficit hídrico en distintos periodos fenológicos son también muy escasas. No obstante, Yakushiji et al. (2013) estudiaron la respuesta de plantas (cv. Nishiura) en contenedor al déficit hídrico durante tres fases de crecimiento del fruto. Independientemente del periodo de crecimiento, los valores de Ψ_p disminuyeron cuando Ψ_{leaf} alcanzaba valores por debajo de un umbral de -0.7 a -0.8 MPa. La respuesta del fruto al déficit hídrico varió en función del estado de crecimiento. Así, el déficit hídrico tuvo un claro efecto negativo sobre los frutos jóvenes al incrementar la caída de estos durante la fase I e inhibir la acumulación de sólidos solubles totales durante el estado II, mientras que el déficit hídrico durante la fase III apenas afectó el estado hídrico del fruto. Además, Buesa et al. (2013) evaluaron durante tres estaciones la respuesta del caqui a DI (50 % ETc) aplicado en tres periodos fenológicos diferentes (principal periodo de caída de frutos, final de la caída de frutos y fase de crecimiento lineal y final del crecimiento y maduración del fruto).



Figura 3. Detalle de los frutos de caqui (*D. kaki* cv. Rojo Brillante)



FLORES MASCULINAS

FLORES FEMENINAS

Figura 4. Árbol de caqui (*D. kaki*) y detalle de las flores femeninas y masculinas del árbol.

Estos tratamientos permitieron un ahorro de agua del 20 % sin afectar la producción. Sin embargo, en todos los casos se produjo una significativa reducción del tamaño del fruto, con el consiguiente efecto negativo en el precio de la fruta. No obstante, estos autores señalaron que el déficit hídrico durante el principal periodo de caída de frutos, tras la floración, podría ser de interés en años de baja carga.

Es importante considerar que el DI puede afectar negativamente la calidad física de algunos cultivares de caqui. Así, el cv. Triumph, el más cultivado en Israel, caracterizado por frutos de excelente sabor, textura de la pulpa y aroma, después de eliminar la astringencia, puede ver afectado hasta un 30 % de su producción por deformaciones en los frutos. Zilkah et al. (2009) concluyeron que condiciones adversas tales como déficit hídrico, alta temperatura y alta radiación pueden contribuir a alteraciones de la forma de los frutos.

Algunos trabajos han considerado la influencia del déficit hídrico sobre la composición química de los caquis. De esta manera, parece ser que las restricciones hídricas durante el final del crecimiento del fruto y la maduración acelera este último proceso, ya que los frutos aumentan la coloración externa y disminuyen la firmeza de los frutos. Este aspecto resulta clave, ya que la precocidad en la entrada en el Mercado se relaciona directamente con el precio. Por otra parte, parece ser que el déficit hídrico en los tres periodos mencionados no mejora la efectividad de los tratamientos con CO₂ para eliminar la astringencia (Intrigliolo et al., 2011, 2014).

2. OBJETIVOS

Considerando la situación expuesta, el **objetivo global** de este trabajo se centró en *investigar las relaciones hídricas a nivel foliar del caqui (Diospyros kaki) para clarificar los mecanismos de resistencia (evitación y tolerancia) desarrollados en respuesta al déficit hídrico y durante la recuperación*

Para la consecución de este objetivo se abordaron los siguientes **objetivos parciales**:

- Análisis del desarrollo del ajuste elástico y osmótico en respuesta a distintas condiciones de déficit hídrico.
- Análisis de la evolución de la conductancia estomática y los componentes del potencial hídrico foliar en respuesta al déficit hídrico.
- Elaboración de isotermas presión-volumen para la determinación de los niveles de potencial hídrico y contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia celular.
- Análisis de los contenidos relativos de agua simplástica y apoplástica.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Condiciones experimentales, material vegetal y tratamientos.

El experimento se desarrolló en el verano de 2016 en una finca cercana a la localidad de Beniel (Murcia) (38°1'N, -1°2'W) (Figura 5A), que presentaba un suelo Calcaric fluvisol de textura arcillosa. El agua de riego presentó una conductividad eléctrica entre 1.2 y 1.4 dS/m con un contenido en cloruros de entre 20 y 35 mg L⁻¹.

El clima de la zona es típicamente mediterráneo, con baja pluviometría, inviernos suaves y veranos muy calurosos. Durante el periodo experimental, la temperatura máxima y mínima media diaria fueron 31,5 y 18,4 °C, respectivamente (Figura 6), el déficit de presión de vapor medio diario (VPD_m) osciló entre 0,24 y 2,64 kPa, mientras que la evapotranspiración del cultivo de referencia (ET_o), (Allen et al., 1998) sumó 169 mm. Las precipitaciones registradas fueron muy escasas, totalizando 27 mm, los cuales acontecieron esencialmente los DOY 257 y 264 (6.1 y 15.4 mm, respectivamente) (Figura 6).

El material vegetal utilizado en el ensayo fueron caquis (*Diospyros kaki* L. f. cv. Rojo Brillante) sobre *Diospyrus lotus* de 3 años de edad plantados a un marco de 3 m x 5 m. (Figura 7). La parcela se mantiene siguiendo todas las pautas de cultivo propias de la agricultura ecológica, sin aporte de productos químicos de síntesis y eliminando las malas hierbas con procedimientos mecánicos.

Los árboles se regaron diariamente por la noche usando un sistema de riego por goteo con una tubería lateral por fila de árboles. Se realizaron tres tratamientos de riego. Las plantas del tratamiento T1 se regaron de acuerdo con los criterios utilizados por los agricultores usando dos emisores de 4 L h⁻¹ por planta. A fin de conseguir plantas bajo condiciones no limitantes de agua en el suelo, plantas control (T0), se utilizaron seis emisores por planta del mismo caudal. A las plantas del tratamiento T2 se les suprimió el riego durante 34 días



Figura 5.A. Plano de situación de la finca experimental.

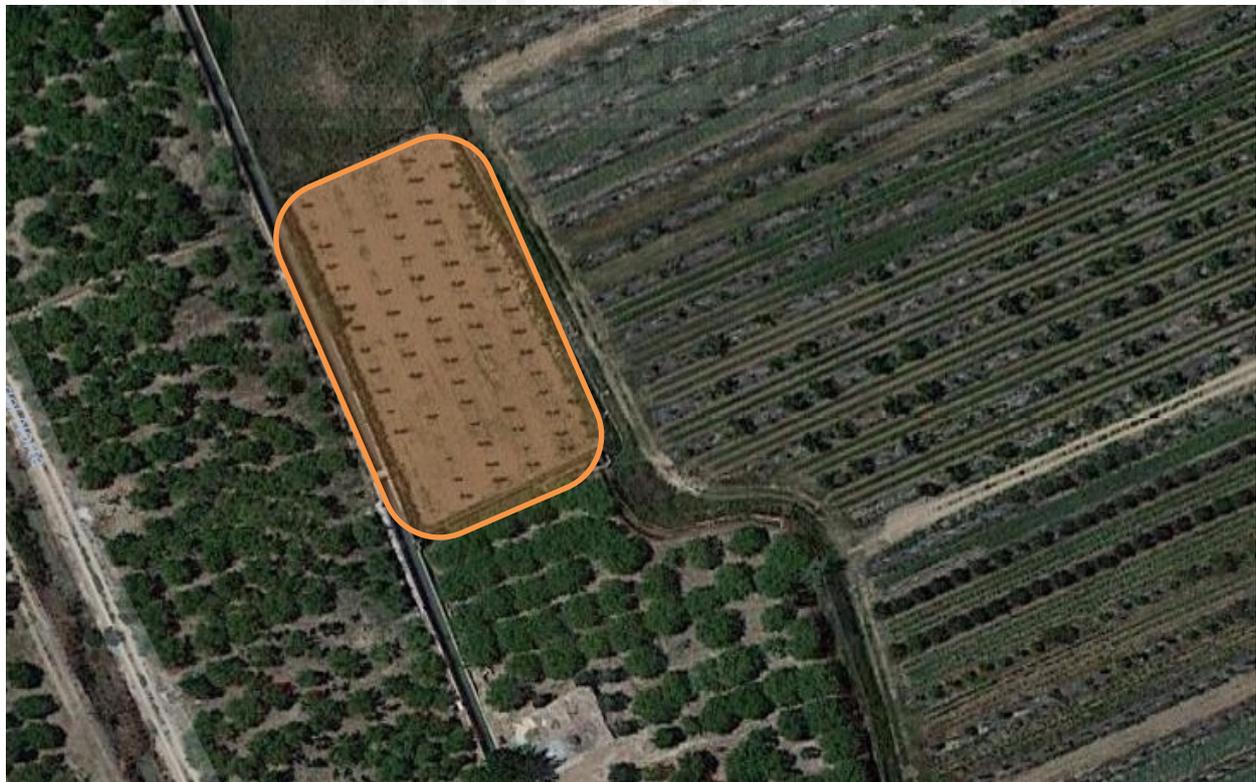


Figura 5.B. Detalle de la parcela experimental.

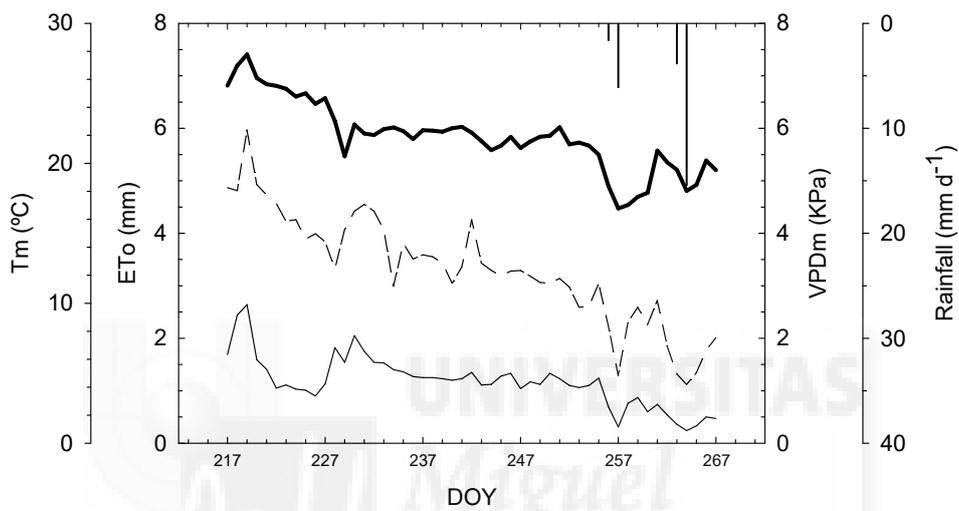


Figura 6. Evapotranspiración del cultivo de referencia (E_{To}, línea segmentada), temperatura media diaria (T_m, línea gruesa), déficit de presión de vapor medio diario (VPD, línea delgada) y lluvia diaria (líneas verticales) durante el periodo experimental.



Figura 7. Caquis (*D. kaki*) de la parcela experimental.

desde el día del año (DOY) 217 al 251) y posteriormente se regaron a los niveles de las plantas T0 durante 15 días (DOY 251 to 266).

3.2. Parámetros medidos

El potencial hídrico foliar (Ψ_{leaf}) se midió en la cara sur de los árboles y a la altura del tercio medio, utilizando dos hojas de cada árbol de cada repetición y usando una cámara de presión (PMS 600-EXP, PMS Instruments Company, Albany, USA) de la forma aconsejada por Turner (1988). Tras la medida del Ψ_{leaf} las hojas se congelaron en nitrógeno líquido y el potencial osmótico se midió tras descongelarlas y extraerles la savia, usando un osmómetro de presión de vapor (Wescor 5600, Logan, USA). El potencial de turgencia de las hojas (Ψ_p) se estimó como la diferencia entre el potencial hídrico y el osmótico. El potencial de tallo al mediodía (Ψ_{stem}) (12 h solares) se midió de forma similar al Ψ_{leaf} , tapando las hojas con una bolsa de plástico negro y lámina de aluminio durante al menos 2 h antes de la medida en la cámara de presión (Fulton et al., 2001; Shackel, 2011). La conductancia foliar (g_{leaf}) se midió sobre la superficie abaxial de hojas del mismo tipo y posición a las utilizadas para la medida de Ψ_{leaf} y utilizando un porómetro (Delta T AP4, Delta-T Devices, Cambridge, UK)

Al final del periodo de supresión del riego a las plantas del tratamiento T2, se realizaron isotermas presión-volumen (PV) para estimar los valores del potencial osmótico a plena turgencia (Ψ_{os}), potencial hídrico en el punto de pérdida de la turgencia (Ψ_{tip}), módulo de elasticidad (ϵ), contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (RWC_{tip}) y contenido relativo de agua apoplástica (RWC_a) (Tyree y Hammel, 1972; Tyree y Richter, 1981; 1982; Savé et al., 1993). Para ello, se tomaron hojas antes del amanecer y se hidrataron hasta saturación, introduciendo los peciolo en agua destilada durante 24 h en la oscuridad y a 4 °C. Posteriormente, las hojas se pesaban en una balanza analítica (con precisión de 0.1 mg), se colocaban en la cámara de presión, cuyas paredes se cubrían de papel empapado en agua y se aumentaba la presión muy lentamente (0.025 MPa s^{-1}) hasta alcanzar la presión de equilibrio (aparición de savia en la sección del peciolo que sobresale de la cámara). Después de despresurizar la cámara se deja a las hojas transpirar libremente

sobre la poyata del laboratorio a temperatura ambiente (22 ± 2 °C). El proceso de pesada y determinación de la presión de equilibrio se repite sucesivamente hasta cubrir todo el rango de valores del manómetro de medida (Kikuta y Richter, 1986). Los datos de peso inicial de las hojas saturadas, peso fresco intermedio (correspondientes a cada valor de Ψ_{leaf}) y el peso final seco (a 80 °C durante 48 h) se usan para calcular el contenido relativo de agua (RWC).

Las curvas de las isotermas PV se realizaron una transformación tipo II (Tyree y Richter 1982). Para ello, se tomaron los valores del inverso del Ψ_{leaf} frente a los correspondientes valores de RWC, originando un tramo lineal y otro no lineal en cada curva. La extrapolación de la porción lineal a un valor de RWC = 1 proporciona la inversa de Ψ_{os} y la extrapolación a la abscisa estima el valor de RWC_a. Los valores de Ψ_{tip} y RWC_{tip} se estimaron en la intersección del tramo lineal y el curvilíneo de la curva de la isoterma PV. El módulo de elasticidad del tejido foliar (ϵ) al 100 % del RWC (RWC_o) se estimó según Patakas y Noitsakis (1999) as ϵ (MPa) = $(\Psi_{os} - \Psi_{stlp}) (100 - RWC_a) / (100 - RWC_{tip})$, donde Ψ_{stlp} es el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia y Ψ_{os} corresponde al obtenido del análisis de la cueva de la isoterma PV.

3.3. Diseño experimental y análisis estadístico

El diseño experimental fue completamente aleatorio con cuatro repeticiones, cada una de ellas estuvo formada por tres filas adyacentes de 7 árboles cada una. Las medidas se realizaron en el árbol central de la fila intermedia de cada repetición, los cuales fueron de aspecto muy similar (masa foliar, sección del tronco, altura, superficie sombreada, etc.), mientras que los otros árboles se utilizaron como bordes.

El análisis estadístico se realizó mediante un análisis de la varianza usando un modelo general lineal (GLM) de SPSS (SPSS, 2002). Los valores medios se compararon mediante el test de rango múltiple de Duncan al nivel de significación del 0.05. Los valores de cada repetición se promediaron antes del cálculo del valor medio y el error estándar de cada tratamiento.

4. RESULTADOS

Los valores de potencial hídrico antes del alba (Ψ_{pd}) en las plantas del tratamiento T0 fueron muy altos y casi constantes durante todo el periodo experimental (Figura 8A), mientras que los correspondientes valores en las plantas del tratamiento T2 fueron también relativamente altos, aunque disminuyeron desde el inicio de la supresión del riego alcanzando valores significativamente menores que los de las plantas T0 desde el DOY 224 hasta el último día de supresión del riego (DOY 251). Los valores de Ψ_{pd} en las plantas del tratamiento T1 fueron similares a los de las plantas del tratamiento T0 hasta el DOY 245 cuando disminuyeron, aumentando posteriormente al final del ensayo (Figura 8A). Cuando se reanudó el riego de las plantas del tratamiento T2, los valores de Ψ_{pd} incrementaron hasta alcanzar similares valores a los obtenidos en las plantas T0 (Figura 8A).

Las plantas de los tratamientos T0, T1 y T2 presentaron valores relativamente altos y similares de potencial hídrico al mediodía (Ψ_{md}) durante todo el periodo experimental (Figura 8B). Los valores de Ψ_{stem} en todos los tratamientos fueron más altos que los correspondientes de Ψ_{md} durante todo el ensayo (Figuras 8B y 9A). Además, los valores de Ψ_{stem} en los tres tratamientos presentaron un comportamiento bastante parecido al observado en los valores de Ψ_{pd} , ya que los valores de Ψ_{stem} en las plantas de los tratamientos T0 y T1 fueron similares desde el inicio del ensayo hasta el DOY 251, cuando los valores de Ψ_{stem} en las plantas del tratamiento T1 fueron significativamente menores que en las plantas del tratamiento control (T0). Los valores de Ψ_{stem} en las plantas del tratamiento T2 disminuyeron progresivamente durante todo el periodo de supresión del riego, presentando valores significativamente inferiores a los observados en las plantas control (Figura 9A). Tras la reanudación del riego, los valores de Ψ_{stem} en las plantas del tratamiento T2 aumentaron alcanzando valores similares a los observados en las plantas del tratamiento T0 (Figura 9A).

Los valores foliares de potencial de turgencia antes del alba (Ψ_{ppd}) y al mediodía (Ψ_{pmd}) en los tres tratamientos de riego permanecieron siempre por

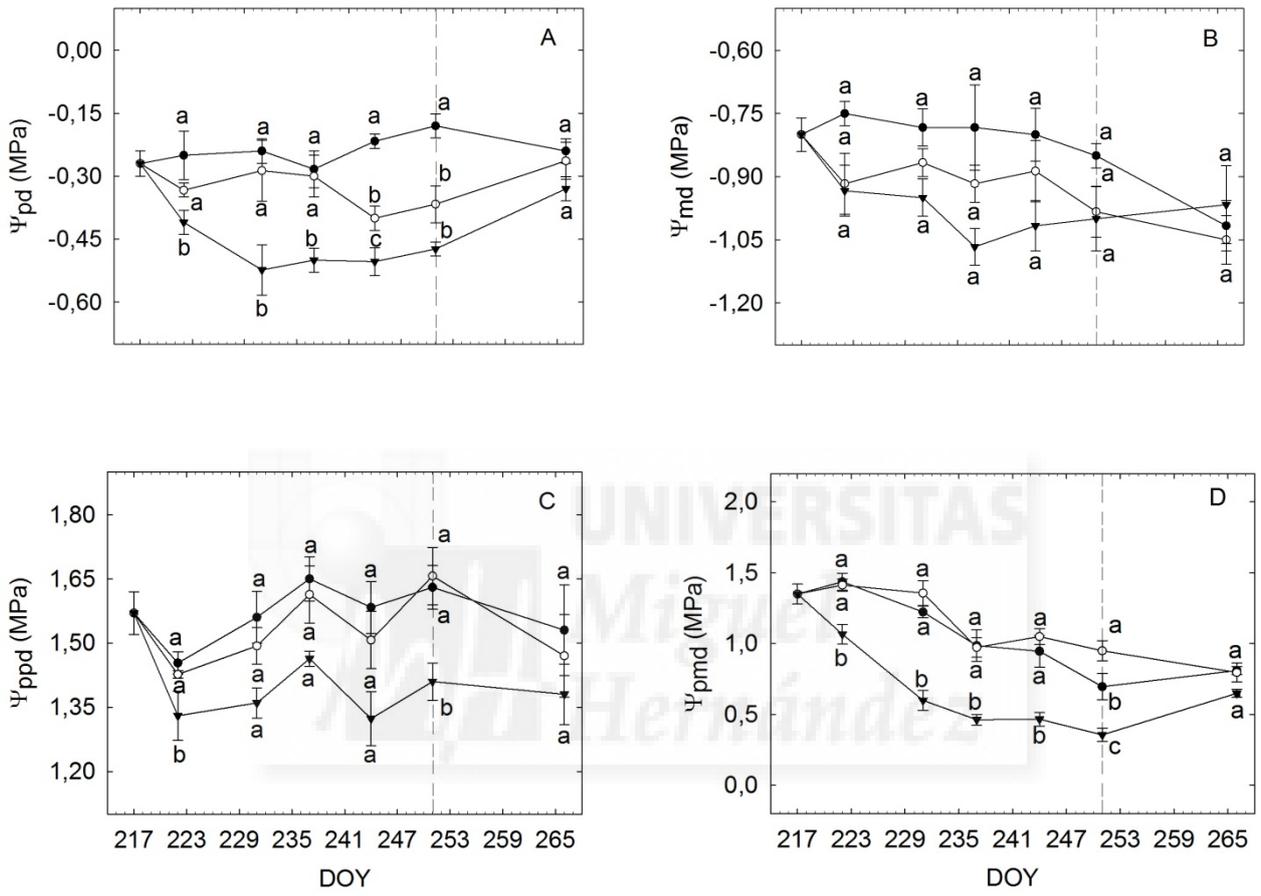


Figura 8. Evolución durante el periodo experimental de los valores foliares de potencial hídrico antes del alba (Ψ_{pd}) (A), potencial hídrico al mediodía (Ψ_{md}) (B), potencial de presión antes del alba (Ψ_{ppd}) (C) y potencial de presión al mediodía (Ψ_{pmd}) (D) en las plantas de los tratamientos T0 (●), T1 (○) y T2 (▼) durante el periodo experimental.

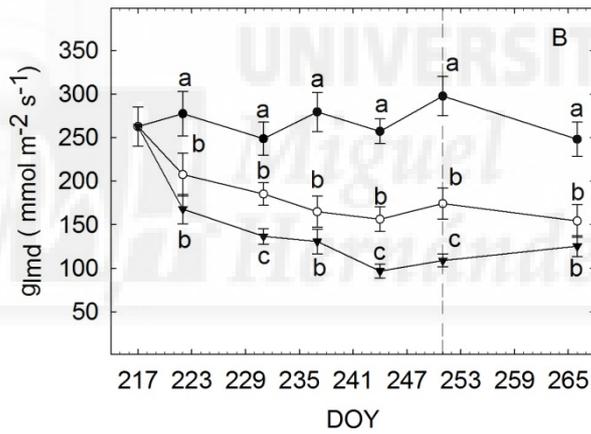
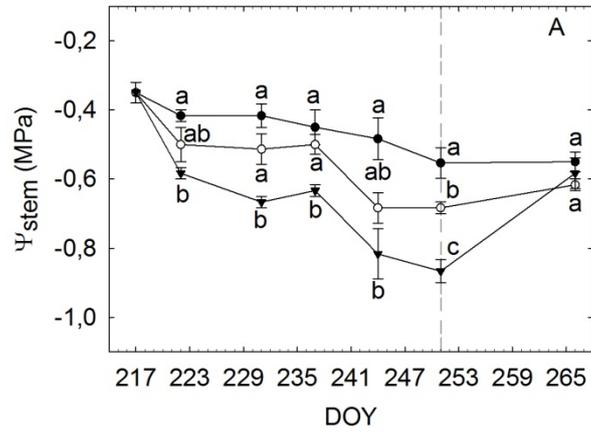


Figura 9. Evolución durante el periodo experimental de los valores de potencial hídrico de tallo al mediodía (Ψ_{stem}) (A) y conductancia foliar al mediodía (g_{lmd}) (B) en las plantas de los tratamientos T0 (●), T1 (○) y T2 (▼) durante el periodo experimental.

encima de cero, indicando el mantenimiento de la turgencia celular durante todo el ensayo (Figuras 8C y 8D). Además, los valores de Ψ_{ppd} en las plantas de los tres tratamientos de riego permanecieron altos durante todo el periodo experimental, sin presentar diferencias entre tratamientos excepto el último día de supresión del riego (DOY 251) en el que las plantas del tratamiento T2 presentaron valores significativamente inferiores a los otros tratamientos (Figura 8C). Los valores de Ψ_{pmd} en las plantas de los tres tratamientos tendieron a disminuir durante el periodo experimental (Figura 8D). Además, los valores en las plantas de los tratamientos T0 y T1 fueron similares, excepto el DOY 251 en el que los valores de Ψ_{pmd} en las plantas del tratamiento T1 fueron significativamente inferiores a las de las plantas T0. Por el contrario, los valores de Ψ_{pmd} en las plantas del tratamiento T2 fueron inferiores a los de las plantas de los tratamientos T0 y T1 durante todo el periodo de supresión del riego, si bien, tras la reanudación del riego, los valores de Ψ_{pmd} incrementaron alcanzando valores similares a los de las plantas T0 y T1 (Figura 8D).

Los niveles de conductancia foliar al mediodía (g_{lmd}) en las plantas del tratamiento control (T0) fueron prácticamente constantes durante todo el ensayo, mientras que los valores correspondientes a las plantas de los tratamientos T1 y T2 disminuyeron progresivamente hasta el DOY 251, presentando diferencias entre ellos sólo los DOY 231, 245, y 251 (Figura 9B). Cabe destacar que la reanudación del riego no afectó a los valores de g_{lmd} en las plantas del tratamiento T2 (Figura 8B).

Durante el periodo de supresión del riego, independientemente del tratamiento de riego, los valores de Ψ_{leaf} presentaron un ritmo circadiano similar en los cinco días de medida, alcanzando valores máximos antes del alba, disminuyendo rápidamente durante la mañana para alcanzar mínimos valores entre las 14:00 y las 17:00 h y recuperando progresivamente a continuación (Figura 10). Las diferencias entre los valores circadianos de Ψ_{leaf} en las plantas del tratamiento T0 y en las plantas bajo déficit hídrico (T1 o T2) variaron de un día a otro, aunque estas diferencias fueron más frecuentes entre T0 y T2 que entre T0 y T1. Al final del periodo de supresión del riego (DOY 251), el comportamiento diario de los valores de Ψ_{leaf} en las plantas del tratamiento T2

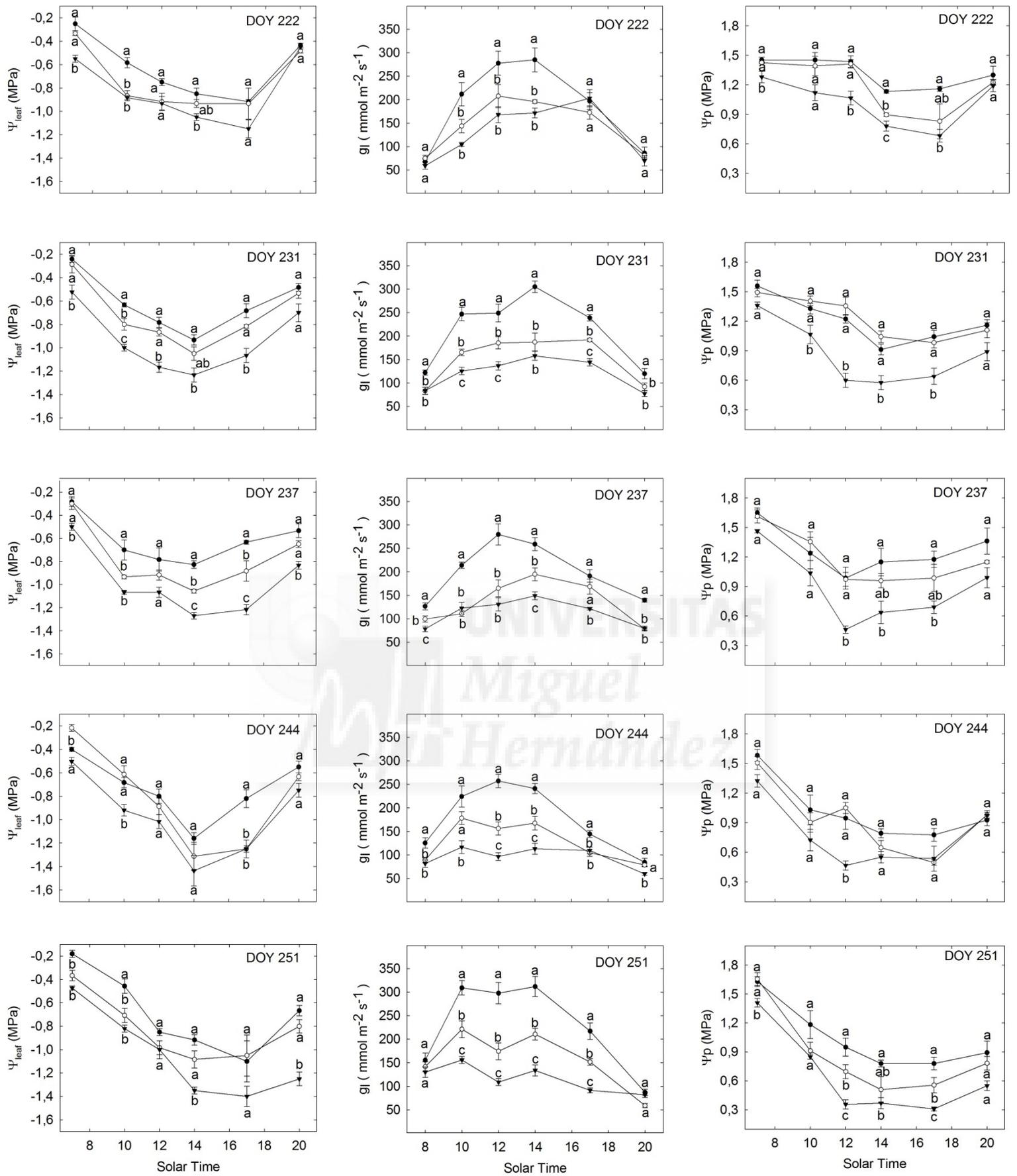


Figura 10. Evolución circadiana de los valores foliares de potencial hídrico (Ψ_{leaf}), potencial de presión (Ψ_p) y conductancia (g_l) en las plantas de los tratamientos T0 (●), T1 (○) y T2 (▼) los DOY 222, 231, 237, 244 y 251.

se caracterizó por una gradual disminución de los valores a lo largo de la mañana, alcanzando mínimos valores hacia las 14:00 h y no experimentando recuperación antes de las 20 h (Figura 10).

Al alba, el aumento de la radiación solar indujo la apertura estomática con el consiguiente aumento de los valores de g_{leaf} hasta alcanzar valores máximos entre las 10:00 y las 12:00 h, disminuyendo posteriormente de forma progresiva (Figura 10). Las plantas del tratamiento T0 presentaron valores circadianos de g_{leaf} superiores a los de las plantas de los tratamientos T1 y T2 durante la mayor parte del día y esencialmente cuando se alcanzan los valores más altos de g_{leaf} . Las diferencias entre los valores de g_{leaf} en las plantas de los tratamientos T1 y T2 aumentaron progresivamente debido a la respuesta de las plantas del tratamiento T2 a la supresión del riego, lo cual disminuyó progresivamente la duración de la máxima apertura estomática, registrándose bajos y casi constantes valores de g_{leaf} durante la mayor parte del día desde el DOY 231 hasta el DOY 251 (Figura 10).

Los valores de Ψ_p mostraron un ritmo circadiano similar en las cinco fechas estudiadas, caracterizado por presentar valores máximos antes del alba y mínimos entorno a las 12:00 – 17:00 h (Figura 10). Esta disminución desde los máximos a los mínimos valores ocurrió de forma más progresiva en las plantas del tratamiento T2 ya que los valores de Ψ_p en las plantas de los tratamientos T0 y T1 fueron constantes entre las 10:00 y las 12:00 h los DOY 222 y 231. Las diferencias entre los valores de los tratamientos T0 y T1 fueron muy escasas ya que sólo a las 14:00 h del DOY 222 y a las 12:00 y 17:00 h el DOY 251 los valores de Ψ_p en las plantas del tratamiento T1 fueron menores que en las del tratamiento T0. Por el contrario, los valores de Ψ_p en las plantas del tratamiento T2 mostraron una clara tendencia a ser inferiores a los de las plantas del tratamiento T0 en las horas centrales del día (12:00 y 17:00 h)

Al final del periodo de supresión del riego a las plantas del tratamiento T2 (DOY 251), no se detectaron diferencias entre tratamientos en los valores de Ψ_{os} , Ψ_{tp} y ϵ (Tabla 3). Los valores de RWC_a , los cuales oscilaron entre el 57 y el 70%, fueron altos en las plantas de todos los tratamientos de riego y disminuyeron como consecuencia de la supresión del riego en las plantas del

tratamiento T2 (Tabla 3). Por otra parte, los valores de RWC_{tip} en las plantas del tratamiento T2 fueron significativamente inferiores a los encontrados en las plantas de los tratamientos T0 y T1 (Tabla 3).



Tabla 3.

Efecto del déficit hídrico en el potencial osmótico foliar a máxima turgencia (Ψ_{os}), potencial osmótico foliar en el punto de pérdida de turgencia ($\Psi_{t\dot{p}}$), módulo de elasticidad foliar (ϵ), contenido relativo de agua foliar en el punto de pérdida de turgencia ($RWC_{t\dot{p}}$) y contenido relativo de agua apoplástica (RWC_a) en las hojas de plantas de caqui de los tratamientos control (T0), T1 y T2 al final del periodo de supresión del riego. Los valores en cada fila seguidos con alguna letra en común son iguales según el test de rango múltiple de Duncan de la misma ($P \leq 0.05$).

Parametro	T0	T1	T2
Ψ_{os} (MPa)	-1.41a	-1.39a	-1.50a
$\Psi_{t\dot{p}}$ (MPa)	-2.76a	-3.10a	-3.32a
ϵ (MPa)	2.50a	3.14a	3.38a
$RWC_{t\dot{p}}$ (%)	77.50a	83.33a	76.95b
RWC_a (%)	58.09a	69.52a	56.94b

5. DISCUSIÓN

El hecho de que los valores de Ψ_{pd} en las plantas T0 fuesen muy altos y bastante constantes durante todo el periodo experimental (Figura 1A) confirmó que estas plantas estuvieron adecuadamente regadas, ya que los valores de Ψ_{pd} dependen de los niveles de humedad del suelo (Elfving et al., 1972; Torrecillas et al., 1988; Sellin, 1996). Además, la escasa diferencia observada en el estado hídrico (Ψ_{pd} , Ψ_{md} , Ψ_{stem} , Ψ_{ppd} y Ψ_{pmd}) de las plantas T0 y T1 (Figuras 8 y 9) induce a pensar que el riego aplicado a las plantas T1 pudo ser muy próximo al necesario para satisfacer sus requerimientos hídricos. Por el contrario, el hecho de que los valores de Ψ_{pd} , Ψ_{md} y Ψ_{stem} en las plantas T2 fuesen significativamente menores que los observados en las plantas T0 confirma que las plantas T2 se encontraron bajo déficit hídrico, aunque el nivel de déficit hídrico alcanzado puede considerarse como suave, ya que la turgencia celular se mantuvo (Figuras 8C y 8D) y los valores mínimos de Ψ_{pd} , Ψ_{md} y Ψ_{stem} fueron sólo del orden de -0.52, -1.07 y -0.87 MPa, respectivamente (Figuras 8A, 8B y 9A). Considerando los valores de Ψ_{pd} , Ψ_{md} y Ψ_{stem} al inicio y final del periodo de supresión del riego en las plantas T2 (0.01, 0.01 y 0.02 MPa d⁻¹, respectivamente), cabe indicar que el déficit hídrico alcanzado se desarrolló de forma lenta (Hale and Orcutt, 1987).

Por otra parte, la existencia de diferencias entre los valores de Ψ_{pd} y Ψ_{md} en las plantas a las que se les suprimió el riego (T2) (Figuras 8A, 8B y 10) demuestra cómo, a los niveles de déficit hídrico alcanzados, la capacidad del sistema conductor de las plantas de caqui fue suficiente como para conseguir cierta rehidratación de las hojas a partir de los valores mínimos del mediodía solar. La rápida recuperación de los valores de Ψ_{pd} , Ψ_{md} , Ψ_{stem} , Ψ_{ppd} y Ψ_{pmd} en las plantas T2 tras la reanudación del riego (Figuras 8, y 9A) se ha observado en otros cultivos, incluso en situaciones de déficit hídrico más severo (Torrecillas et al. 1995, 1996; Cruz et al. 2012; Rodríguez et al., 2012).

El hecho de que los valores de Ψ_{os} y ϵ fuesen iguales en los tres tratamientos de riego (Tabla 1) indicó que las plantas de caqui, a niveles suaves de déficit hídrico, no desarrollaron ni ajuste osmótico (acumulación activa de solutos) ni ajuste elástico (aumento de la elasticidad de las paredes celulares, disminución

de los valores de ϵ). De acuerdo con Arndt et al. (2000), debe subrayarse que en las plantas del tratamiento T2 se dieron las condiciones ideales para el desarrollo del ajuste osmótico, ya que el déficit hídrico se desarrolló lentamente y durante un periodo de tiempo prolongado. No obstante, hay que mencionar que la capacidad para osmorregular no depende sólo de la especie si no que varía en función de cada cultivar (Lakso, 1990; Torrecillas et al., 1996; Silva et al., 2009).

La constancia de los valores de $\Psi_{t/p}$ en los tres tratamientos de riego (Tabla 1) pudo deberse a la idea de que estos valores vienen condicionados por los de Ψ_{os} (Sánchez-Blanco et al., 1991; Torrecillas et al., 1996). Por otro lado, aunque se ha sugerido que los valores de ϵ controlan los valores del $RWC_{t/p}$ (Savé et al. 1995), en las condiciones experimentales estudiadas los valores de $RWC_{t/p}$ en las plantas del tratamiento T2 disminuyeron.

El hecho de que la turgencia celular fuese mantenida en todas las situaciones estudiadas, a pesar de no desarrollarse ni ajuste osmótico, ni ajuste elástico (Tabla 1), pudo deberse a la significativa regulación estomática observada no sólo en las plantas T2 sino en la T1 (Figuras 9B y 10), y a la tendencia a reducir la duración de la máxima apertura estomática conforme progresaba el déficit hídrico en las plantas del tratamiento T2 (Figura 10), lo que evidentemente jugó un papel esencial en el control del estado hídrico de los tejidos foliares. Esta disminución de los valores de conductancia foliar en respuesta al déficit hídrico se considera como crucial para mejorar la eficiencia en el uso del agua (Rieger and Duemmel, 1992; Girona et al., 1993).

La ausencia de recuperación de los valores de g_{lmd} en las plantas del tratamiento T2, tras la reanudación del riego (Figura 9B), indica que ya a los niveles suaves de déficit hídrico alcanzados la apertura estomática no estaba regulada por un mecanismo hidroactivo (Torrecillas et al., 1995), sino que este retraso en la apertura de los estomas, después de la rehidratación de los tejidos foliares, pudo deberse a cambios hormonales en las hojas, tales como aumentos en los niveles de ácido abscísico y/o una disminución en las citoquininas (Mansfield, 1987; Davies y Zhang, 1991; Ruiz-Sánchez et al., 1997). En cualquier caso, el retraso en la apertura estomática tras la

reanudación del riego podría considerarse como un mecanismo para facilitar la recuperación de la turgencia celular de forma mucho más eficiente (Torrecillas et al., 1999).

Los valores de RWC_a en las plantas de los tres tratamientos de riego (Tabla 1) fueron del orden de los encontrados en *Pinus ponderosa* (57-81 %) (Hardegree, 1989), ligeramente superiores a los encontrados en la vid (51-63 %) (Rodrigues et al., 1993) y muy superiores a los encontrados en *Eucalyptus globulus* (14-27 %) (Correia et al., 1989) y *Quercus alba* (26-31 %) (Parker and Pallardi, 1987). Si bien las plantas xeromórficas presentan altos valores de RWC_a (Cutler et al., 1977), como consecuencia de paredes celulares más gruesas o con una estructura peculiar (Hellkvist et al., 1974), lo que podría ayudar a retener agua a bajos valores potencial hídrico foliar (Torrecillas et al., 1996), resulta difícil explicar las razones por las que los niveles de RWC_a disminuyeron en las plantas del tratamiento T2 (Tabla 1).

El conjunto de los resultados obtenidos indicaron que las plantas de caqui afrontan situaciones de déficit hídrico suave esencialmente con el desarrollo un mecanismo de evitación del estrés, no desarrollando ningún mecanismo de tolerancia al déficit hídrico. En este sentido, la conductancia foliar demostró una muy alta sensibilidad al déficit hídrico, disminuyendo de forma muy precoz para controlar las pérdidas de agua vía transpiración y evitar la pérdida de la turgencia celular. Complementariamente, debe mencionarse que los altos niveles de agua apoplástica pueden considerarse como una característica xeromórfica de estas plantas.

6. CONCLUSIONES

- A los niveles suaves de déficit hídrico desarrollados de forma progresiva, las plantas de caqui no desarrollaron ni ajuste osmótico ni ajuste elástico. Es decir, ningún mecanismo de tolerancia al estrés.
- Por el contrario, las plantas estudiadas presentaron una alta capacidad para afrontar el déficit hídrico mediante la regulación de la conductancia foliar. Este mecanismo de evitación del déficit hídrico se basó no sólo en la disminución de los valores circadianos de conductancia foliar sino en la reducción de la duración de la máxima apertura estomática conforme progresa el déficit hídrico.
- La eficiencia del mecanismo de evitación del déficit hídrico resultó plenamente avalada por el hecho del mantenimiento de la turgencia celular en todas las circunstancias estudiadas.
- El retraso en la recuperación de la conductancia foliar, tras la reanudación del riego, indicó que este mecanismo no es hidroactivo sino que estuvo regulado por cambios hormonales en las hojas a fin de facilitar la recuperación de la turgencia celular de forma mucho más eficiente.
- Las hojas de las plantas de caqui presentaron unos muy altos niveles de agua apoplástica, los cuales pueden ayudar a retener agua a bajos valores de potencial hídrico foliar

BIBLIOGRAFÍA

- Ahmadi, S.H., Andersen, M.N., Plauborg, F., Poulsen, R.T., Jensen, C.R., Sepaskhah, A.R., Hansen, S., 2010. Effects of irrigation strategies and soils on field grown potatoes: Gas exchange and xylem [ABA]. *Agricultural Water Management* 97, 1486-1494.
- Arndt, S. K., Wanek, W., Clifford, S.C. Popp, M. 2000. Contrasting adaptations to drought stress in field grown *Ziziphus mauritiana* and *Prunus persica* trees: water relations, osmotic adjustment and carbon isotope composition. *Australian Journal of Plant Physiology* 27, 985–996.
- Boland, A.M., Jerie, P.H., Mitchell, P.D., Irvine, J.L. and Nardella, N., 1996. The effect of saline and non-saline water table on peach tree water use, growth, productivity and ion uptake. *Australian Journal of Agricultural Research* 47, 121-139.
- Bravdo BA (2005). Physiological mechanisms involved in the production of non-hydraulic root signals by partial rootzone drying – a review. *Acta Horticulturae* 689, 267–276.
- Buesa, I., Badal, E., Guerra, D., Ballester, C., Bonet, L., Intrigliolo, D.S. 2013. Regulated deficit irrigation in persimmon trees (*Diospyros kaki*) cv. 'Rojo Brillante'. *Scientia Horticulturae* 159, 134–142.
- Candir, E.E., Ozdemir, A.E., Kaplankiran, M., Toplu, C. 2009. Physico-chemical changes during growth of persimmon fruits in the East Mediterranean climate region. *Scientia Horticulturae* 121, 42–48.
- Castel, J.R., Buj, A., 1990. Response of Salustiana oranges to high-frequency deficit irrigation. *Irrigation Science* 11, 121-127.
- Chalmers, D.J., Mitchell, P.D., Van Heek, L., 1981. Control of peach tree growth and productivity by regulated water supply, tree density and summer pruning. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 106, 307-312.

- Chappell, M.J., LaValle, L.A., 2011. Food security and biodiversity: Can we have both? An agroecological analysis. *Agriculture and Human Values* 28, 3-26.
- Chivenge, P., Mabhaudhi, T., Modi, A.T., Mafongoya, P., 2015. The potential role of neglected and underutilised crop species as future crops under water scarce conditions in sub-saharan Africa. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 12, 5685-5711.
- Collins, R., Kristensen, P., Thyssen, N., 2009. *Water Resources Across Europe-Confronting Water Scarcity and Drought*. European Environment Agency, Copenhagen, 57 pp.
- Conejero, W., Mellisho, C.D., Ortuño, M.F., Moriana, A., Moreno, F., Torrecillas, A., 2011. Using trunk diameter sensors for regulated deficit irrigation scheduling in early maturing peach trees. *Environmental and Experimental Botany* 71, 409-415.
- Correia, M. J., Torres, F. Pereira, J. S. 1989. Water and nutrient supply regimes and the water relations of juvenile leaves of *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiology* 5, 459–471.
- Costa, J. Miguel; Ortuño, Maria F; and Chaves, M. Manuela; 2007. Deficit Irrigation as a Strategy to Save Water: Physiology and Potential Application to Horticulture. *Journal of Integrative Plant Biology* 49: 1421–1434.
- Cruz, Z.N., Rodríguez, P., Galindo, A., Torrecillas, E., Ondoño, S., Mellisho, C.D., Torrecillas, A. 2012. Leaf mechanisms for drought resistance in *Zizyphus jujuba* trees. *Plant Science* 197, 77–83.
- Cutler, J. M., Rains, D.W., Loomis, R. S. 1977. The importance of cell size in the water relations of plants. *Physiologia Plantarum* 40, 255–260.
- Davies, W.J., Kudoyarova, G., Hartung, W., 2005. Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought. *Journal of Plant Growth Regulation* 24, 285–295.
- Davies, W.J., Zhang, J.H., 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42, 55-76.

- Dichio, B., Xiloyannis, C., Sofo, A., Montanaro, G., 2007. Effects of postharvest regulated deficit irrigation on carbohydrate and nitrogen partitioning, yield quality and vegetative growth of peach trees. *Plant Soil* 290, 127–137.
- Domingo, R., Ruiz-Sánchez, M.C., Sánchez-Blanco, M.J., Torrecillas, A., 1996. Water relations, growth and yield of Fino lemon trees under regulated deficit irrigation. *Irrigation Science* 16, 115-123.
- Dry, P.R., Loveys, B.R., 1998. Factors influencing grapevine vigour and the potential for control with partial rootzone drying. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 4, 140-148.
- Dry, P.R., Loveys, B.R., Düring, H., 2000. Partial drying of the rootzone of grape. II. Changes in the pattern of root development. *Vitis* 39, 9–12.
- Elfving, D.C., Hall, A.E., Kaufmann, M.R. 1972. Interpreting leaf water potential measurements with a model of soil-plant-atmosphere continuum. *Physiologia Plantarum* 27, 161–168.
- Fereres, E., Amry, B., Faci, J.M., Kamgar, A. Henderson, D.W., Resende, M., 1978. A closer look at deficit high-frequency irrigation. *California Agriculture*. 32, 4-5.
- Fernandez, J.E., Cuevas, M.V., 2010. Irrigation scheduling from stem diameter variations: a review. *Agricultural and Forest Meteorology* 150, 135–151.
- Fernandez, J.E., Torrecillas, A., 2012. For a better use and distribution of water: An introduction. *Agricultural Water Management* 114, 1-3.
- Fulton, A.; Buchner, R.; Olson, B.; Schwankl, L.; Giles, C.; Bertagnia, N.; Walton, J.; Shackel, K., 2001. Rapid equilibration of leaf and stem water potential under field conditions in almond walnuts and prunes. *HortTechnology* 11, 609–615.
- García-Orellana, Y., Ruiz-Sánchez, M.C., Alarcón, J.J., Conejero, W., Ortuño, M.F., Nicolás, E., Torrecillas, A., 2007. Preliminary assessment of the feasibility of using maximum daily trunk shrinkage for irrigation scheduling in lemon trees. *Agricultural Water Management* 89, 167-171.

- Geerts S., Raes D., 2009. Deficit irrigation as an on farm strategy to maximize crop water productivity in dry areas. *Agricultural Water Management* 96, 1275-1284.
- George, A.P., Nissen, R.J., de Kruiff, H.B., 1996. Effects of plant water stress on fruit set of non-astringent Persimmon under controlled environment conditions. *Acta Horticulturae* 409, 117–121.
- George, A.P., Mowat, A.D., Collins, R.J., Morley-Bunker, M. 1997. The pattern and control of reproductive development in non-astringent persimmon (*Diospyros kaki* L.)" a review. *Scientia Horticulturae* 70, 93-122.
- Ginestar, C., Castel, J.R., 1996. Response of young 'Clementine' in citrus trees to water stress during different phenological periods. *Journal of Horticultural Science* 71, 551-559.
- Girón, I.F., Corell, M., Martin-Palomo, M.J., Galindo, A., Torrecillas, A., Moreno, F., Moriana, A., 2015. Feasibility of trunk diameter fluctuations in the scheduling of regulated deficit irrigation for table olive trees without reference trees. *Agricultural Water Management*. 161, 114-126.
- Girona, J., Mata, M., Goldhamer, D. A., Johnson, R. S., Dejong, T.M. 1993. Patterns of soil and tree water status and leaf functioning during regulated deficit irrigation scheduling in peach. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 118, 580–586.
- Goldhamer, D.A., Smith, T., 1995. Single season drought irrigation strategies influence almond production. *California Agriculture* 49, 19-22.
- Goldhamer, D.A., Viveros, M., 2000. Effects of preharvest irrigation cutoff durations and postharvest water deprivation on almond tree performance. *Irrigation Science* 19, 125-131.
- Goodwin, I., Boland, A.M., 2002. Scheduling deficit irrigation of fruit trees for optimizing water use efficiency. *Deficit Irrigation Practices*. Water Reports Publication n. 22, FAO, Rome. pp. 67–79.
- Grimes, D.W., Walhood, V.T., Dickens, W.L., 1968. Alternate-furrow irrigation for San Joaquin valley cotton. *California Agriculture* 22: 4-6.

- Hale, M.G., Orcutt, D.M., 1987. *The Physiology of Plants Under Stress*. Wiley, New York.
- Hardegree, S.P., 1989. Discrepancies between water potential isotherm measurements on *Pinus ponderosa* seedling shoots: xylem hysteresis and apoplasmic potentials. *Plant Cell Environ* 12, 57–62.
- Huguet, J.G., Li, S.H., Lorendeau, J.Y., Pelloux, G., 1990. Utilisation de la micromorphometrie sur arbres fruitiers pour le contrôle de l'état hydrique et le pilotage de l'irrigation. *Le Fruit Belge* 431, 186–198.
- Intrigliolo, D.S., Bonet, L., Ferrer, P., Besada, C., Salvador, A. 2011. Short-term effects of regulated deficit irrigation of 'Rojo Brillante' persimmon (*Diospyros kaki*) – Yield, fruit quality and post-harvest performance. *Acta Horticulturae* 922, 113-120.
- Intrigliolo, D.S., Bonet, L., Badal, E., Besada, C., Salvador, A. 2014. Regulated Deficit irrigation of 'Rojo Brillante' persimmon (*Diospyros kaki*) yield, fruit quality and post-harvest performance. *Acta Horticulturae* 1038, 415-421.
- Johnson, S.R., Handley, D.F., DeJong, T.M., 1992. Long-term response of early maturing peach trees to postharvest water deficits. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 117, 881–886.
- Jones, H.G., 2004. Irrigation Scheduling: advantages and pitfalls of plant based methods. *Journal of Experimental Botany* 55, 2427-2436.
- Kaman, H., Kirda, C., Cetin, M., Topcu, S., 2006. Salt accumulation in the root zones of tomato and cotton irrigated with partial root-drying technique. *Irrigation and Drainage* 55, 533–544.
- Kajiura, I., 1980. Kaki culture in Japan (the persimmon). *Orchardist N.Z.* 53, 98-102.
- Kanety, T., Naor, A., Gips, A., Dicken, U., Lemcoff, J.H., Cohen, S. 2014. Irrigation influences on growth, yield, and water use of persimmon trees. *Irrigation Science* 32: 1–13.

- Kang, S., Zhang, J., 2004. Controlled alternate partial root-zone irrigation: Its physiological consequences and impact on water use efficiency. *Journal of Experimental Botany* 55, 2437–2446.
- Katerji, N., Mastrorilli, M., Rana, G., 2008. Water use efficiency of crops cultivated in the Mediterranean region: Review and analysis. *European Journal of Agronomy*. 28, 493-507.
- Kijne, J.W., Barker, R., Molden, D., 2003. Improving water productivity in agriculture: editor's overview. In: Kijne, J.W., Barker, R.M.D. (eds.), *Water productivity in agriculture: limits and opportunities for improvement*. International Water Management Institute, Colombo, Sri Lanka , p. xi-xix.
- Kikuta, S.B.; Richter, H., 1986. Graphical evaluation and partitioning of turgor responses to drought in leaves of durum wheat. *Planta*. 168, 36–42.
- Kitagawa, H., 1970. Cultivation, storage and processing of kaki, Yokendo, Tokyo, pp. 273. (In Japanese).
- Kitagawa, H., Glucina, P.G., 1984. Persimmon culture in New Zealand. New Zealand Department of Scientific and Industrial Research Information Series No. 159. Science Information Publishing Centre, Wellington, New Zealand, 74 pp.
- Kriedmann, P.E., Goodwin, I., 2003. Regulated deficit irrigation and partial rootzone drying. *Irrigation insights no. 4*, Land and Water Australia, Canberra, 102 p.
- Lakso, A.N. 1990. Interactions of physiology with multiple environmental stresses in horticultural crops. *HortScience* 25, 1365–1369.
- Liu, F., Shahanzari, A., Andersen, M.A., Jacobsen, S.-E., Jensen, C.R., 2006a. Effects of deficit irrigation (DI) and partial root drying (PRD) on gas exchange, biomass partitioning, and water use efficiency in potato. *Scientia Horticulturae* 109, 113–117.
- Liu, F., Shahnazari, 6A., Andersen, M.N., Jacobsen, S.E., Jensen, C.R., 2006b. Physiological responses of potato (*Solanum tuberosum* L.) to

partial root-zone drying: ABA signaling, leaf gas exchange, and water use efficiency. *Journal of Experimental Botany* 57, 3727-3735.

- Liu, F., Song, R., Zhang, X., Shahnazari, A., Andersen, M.N., Plauborg, F., Jacobsen, S.E. Jensen, C.R., 2008. Measurement and modeling of ABA signaling in potato (*Solanum tuberosum* L.) during partial root-zone drying. *Environmental and Experimental Botany* 63, 385-391.
- Mansfield, T. A. 1987. Hormones as regulators of water balance. In *Plant Hormones and their Role in Plant Growth and Development* (Ed. P. J. Davies). Dordrecht, The Netherlands: Martinus Nijhoff Publishers. pp. 411–430
- McCarthy, M.G., Loveys, B.R., Dry, P.R., 2002. Regulated deficit irrigation and partial rootzone drying as irrigation management techniques for grapevines. In: *Deficit Irrigation Practices*. Water Reports Publication n. 22, FAO, Rome. pp. 79–87.
- Mitchell, P.D., Chalmers, D.J., 1982. The effect of reduced water supply on peach tree growth and yields. *Journal of American Society for Horticultural Science* 107, 853– 856.
- Moriana, A., Corell, M., Girón, I.F., Conejero, W., Morales, D., Torrecillas, A., Moreno, F., 2013. Regulated deficit irrigation based on threshold values of trunk diameter fluctuation indicators in table olive trees. *Scientia Horticulturae* 164, 102-111.
- Mowat, A.D., George, A.P., 1996. Environmental physiology of persimmons. The Horticultural and Food Research Institute of New Zealand, Hort.ResearchPublication.
<http://www.hotnet.co.nz/publication/science/persphys.htm>.
- Naor, A., Stern, R., Peres, M., Greenblat, Y., Gal, Y. and Flaishman, M.A. 2005. Timing and severity of postharvest water stress affect following-year productivity and fruit quality of field-grown ‘Snow Queen’ nectarine. *Journal of American Society for Horticultural Science* 130:806-812.
- Ortuño, M.F., Brito, J.J., Conejero, W., García-Orellana, Y., Torrecillas, A., 2009. Using continuously recorded trunk diameter fluctuations for

estimating water requirements of lemon trees. *Irrigation Science* 27, 271–276.

- Ortuño, M.F., Conejero, W., Moreno, F., Moriana, A., Intrigliolo, D.S., Biel, C., Mellisho, C.D., Pérez-Pastor, A., Domingo, R., Ruiz-Sánchez, M.C., Casadesus, J., Bonany, J., Torrecillas, A., 2010. Could trunk diameter sensors be used in woody crops for irrigation scheduling? A review of current knowledge and future perspectives. *Agricultural Water Management*. 97, 1–11.
- Padulosi, S., Hodgkin, T., Williams, J.T., Haq, N., 2001. Underutilized crops: Trends, challenges and opportunities in the 21st century. In: *Managing plant genetic diversity* (Engels, J.M.M., Ramanatha Rao, V., Brown, A.H.D., Jackson, M.T., eds.). Bioversity International, Maccaresse, Italy. pp. 323–338.
- Parker, W.C., Pallardi, S.G. 1987. The influence of resaturation method and tissue type on pressure-volume analysis of *Quercus alba* L. seedlings. *Journal of Experimental Botany* 38, 535–549.
- Patakas, A.; Noitsakis, B.; 1999. Mechanisms involved in diurnal changes of osmotic potential in grapevines under drought conditions. *Journal of Plant Physiology* 154, 767–774.
- Rieger, M., Duemmel, M. J. 1992. Comparison of drought resistance among *Prunus* species from divergent habitats. *Tree Physiology* 11, 369–380.
- Rodrigues, M. L., Chaves, M. M., Wendler, R., David, M. M., Quick, W. P., Leegood, R. C., Stitt, M., Pereira, J. S. 1993. Osmotic adjustment in water stressed grapevine leaves in relation to carbon assimilation. *Australian Journal of Plant Physiology* 20, 309–321.
- Rodríguez, M.C., Hueso, J.J., Cuevas, J., 2007. Flowering development in 'Algerie' loquat under scanning electron microscopy. *Acta Horticulturae* 750, 337–342.
- Rodríguez, P., Mellisho, C.D., Conejero, W., Cruz, Z.N., Ortuño, M.F., Galindo, A., Torrecillas, A. Plant water relations of leaves of pomegranate

trees under different irrigation conditions. *Environmental and Experimental Botany* 77 (2012) 19–24.

- Ruiz-Sánchez, M. C., Domingo, R., Savé, R., Biel, C., Torrecillas, A. 1997. Effects of water deficit and rewatering on leaf water relations of Fino lemon plants. *Biologia Plantarum* 39, 623–631.
- Ruiz-Sánchez, M.C., Egea, J., Galego, R., Torrecillas, A., 1999. Floral biology of ‘Búlida’ apricot trees subjected to postharvest drought stress. *Annals of Applied Biology* 135, 523–528.
- Saeed, H., Grove, I.G., Kettlewell, P.S., Hall, N.W., 2008. Potential of partial root zone drying as an alternative irrigation technique for potatoes (*Solanum tuberosum*). *Annals of Applied Biology* 152, 71-80.
- Samadi, A., Sepaskhah, A.R., 1984. Effects of alternate furrow irrigation on yield and water use efficiency of dry beans. *Iran Agricultural Research* 3, 95-115.
- Sánchez-Blanco, M. J., Bolarín, M. C., Alarcón, J.J., Torrecillas, A. 1991. Salinity effects on water relations in *Lycopersicon esculentum* and its wild salt-tolerant relative species *L. pennellii*. *Physiologia Plantarum* 83, 269–274.
- Santos TP, Lopes CM, RodriguesML, Souza CR, Maroco JP, Pereira JS et al. (2003). Partial rootzone drying: Effects on growth, and fruit quality of field-grown grapevines (*Vitis vinifera* L.). *Functional Plant Biology* 30, 663–671.
- Savé, R., Biel, C., Domingo, R., Ruiz-Sánchez, M.C., Torrecillas, A. 1995. Some physiological and morphological characteristics of citrus plants for drought resistance. *Plant Science* 110, 167–172.
- Savé, R.; Penuelas, J.; Marfá, O.; Serrano, L., 1993. Changes in leaf osmotic and elastic properties and canopy architecture of strawberries under mild water stress. *HortScience*. 28, 925–927.
- Schroeder, C.A. 1960. Fruit growth in the oriental persimmon. *California Avocado Society 1960 Yearbook* 44: 130-133.

- Sellin, A. 1996. Base water potential of *Picea abies* as a characteristic of the soil water status, *Plant Soil* 184 273–280.
- Sepaskhah, A.R., Ahmadi, S.H., 2010. A review on partial root-zone drying irrigation. *International Journal of Plant Production* 4, 241-258.
- Shackel, K.A., Ahmadi, H., Biasi, W., Buchner, R., Goldhamer, D., Gurusinge, S., Hasey, J., Kester, D., Krueger, B., Lampinen, B., McGourty, G., Micke, W., Mitcham, E., Olson, B., Pelletrau, K., Philips, H., Ramos, D., Schwankl, L., Sibbett, S., Snyder, R., Soutwick, S., Stevenson, M., Thorpe, M., Weinbaum, S., Yeager, J., 1997. Plant water status as an index of irrigation need in deciduous fruit trees. *HortTechnology* 7, 23–29.
- Shackel, K., 2011. A plant-based approach to deficit irrigation in trees and vines. *HortScience*. 46, 173–177.
- Silva, F.C.E., Shvaleva, A., Broetto, F., Ortuño, M.F., Rodrigues, M.L., Almeida, M.H., Chaves, M.M., Pereira, J.S., 2009. Acclimation to short-term low temperatures in two *Eucalyptus globulus* clones with contrasting drought resistance. *Tree Physiology* 29, 77–86.
- Stoll, M., Loveys, B.R., Dry, P., 2000. Hormonal changes induced by partial root zone drying of irrigated grapevine. *Journal of Experimental Botany* 51, 1627–1634.
- Suzuki, A., Sugiura, T., Murakami, Y., Maotani, T., 1988. Physiological studies on physiological fruit drop of Japanese persimmon, *Diospyros kaki* Thunb.: III. Relationship between AVG, ADD treatments and physiological fruit drop of persimmon, cv. Hiratanenashi. *Bull. Fruit Tree Res. Stn. A (Yatabe)* 15, 31-39, (In Japanese with English summary).
- Toledo, Á., Burlingame, B., 2006. Biodiversity and nutrition: A common path toward global food security and sustainable development. *Journal of Food Composition and Analysis* 19, 477-483.
- Torrecillas, A., Alarcón, J. J., Domingo, R., Planes, J., Sánchez-Blanco, M. J. 1996. Strategies for drought resistance in leaves of two almond cultivars. *Plant Science* 118, 135–143.

- Torrecillas, A., Domingo, R., Galego, R., Ruiz-Sánchez, M.C., 2000. Apricot tree response to withholding irrigation at different phenological periods. *Scientia Horticulturae* 85, 201–215.
- Torrecillas, A., Galego, R., Pérez-Pastor, A., Ruiz-Sánchez, M. C. 1999. Gas exchange and water relations of young apricot plants under drought conditions. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 132, 445–452
- Torrecillas, A., Guillaume, C., Alarcon, J.J., Ruiz-Sánchez, M. C. 1995. Water relations of two tomato species under water stress and recovery. *Plant Science* 105, 167–172.
- Torrecillas, A., Ruiz-Sánchez, M. C., Del Amor, F., León, A. 1988. Seasonal variations on water relations of *Amygdalus communis* L. under drip irrigated and nonirrigated conditions. *Plant and Soil* 106, 215–220.
- Turner, N.C., 1988. Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. *Irrigation Science* 9, 289–308.
- Tyree, M.T.; Hammel, H.T., 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany* 23, 267–282.
- Tyree, M.T.; Richter, H., 1981. Alternative methods of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications. 1. The impact of non-ideality and of some experimental errors. *Journal of Experimental Botany* 32, 643–653.
- Tyree, M.T.; Richter, H., 1982. Alternative methods of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications. II. Curvilinearity in water potential isotherms. *Canadian Journal of Botany* 60, 911–916.
- Ünlü, M., Kanber, R., Senyigit, U., Onaran, H., Diker, K., 2006. Trickle and sprinkler irrigation of potato (*Solanum tuberosum* L.) in the middle Anatolian region in Turkey. *Agricultural Water Management* 79, 43–71.
- Uriu, K., 1964. Effect of post-harvest soil moisture depletion on subsequent yield of apricot. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* 84, 93–97.
- Wakrim, R., Wahbi, S., Tah, H., Aganchich, B., Serraj, R., 2005. Comparative effects of partial root drying (PRD) and regulated deficit irrigation (RDI) on water relations and water use efficiency in common

bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agriculture, Ecosystems & Environment* 106, 275-287.

- Wilkinson, S., Hartung, W., 2009. Food production: reducing water consumption by manipulating long-distance chemical signalling in plants. *Journal of Experimental Botany* 60, 1885-1891.
- Yakushiji, H., Sugiura, H., Azuma, A., Yamasaki, A. 2013. Responses of water status and fruit quality of Japanese persimmon (*Diospyros kaki*) to drought stress. *Acta Horticulturae* 996, 265-270.
- Yamamura, H., Matsui, K., Matsumoto, T., 1989. Effects of gibberellins on fruit set and flower-bud formation in unpollinated persimmons (*Diospyros kaki*). *HortScience* 38, 77-86.
- Zegbe, J.A., Behboudian, M.H., Clothier, B.E., 2006. Responses of 'Petopride' processing tomato to partial rootzone drying at different phenological stages. *Irrigation Science* 24, 203–210.
- Zhang, H., 2003. Improving water productivity through deficit irrigation: Examples from Syria, the north China Plain and Oregon, USA. In: *Water Productivity in Agriculture: Limits and Opportunities for Improvement* (Kijne, J.W., Barker, R., and Molden, D. eds.). CABI publishing, 332 p.
- Zilkah, S., David, I., Lazar, M., Rotbaum, A., Faingersh, E. 2009. The effect of irrigation and shading on fruit deformation of persimmon cv. 'Triumph'. *Acta Horticulturae* 833, 319-324.